

UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

Thèse de doctorat

Spécialité : Océanologie biologique et environnement marin

présentée par

Pascal Laffargue

Interactions entre comportement et variations de la croissance
des juvéniles de la sole (*Solea solea*) dans les nourriceries des
pertuis Charentais.

Soutenue à La Rochelle le 11 octobre 2004 devant le jury composé de :

Rachid AMARA, Maître de Conférence HDR, Univ. Littoral Côte d'Opale	Rapporteur
Gérard BLANCHARD, Professeur, Univ. de La Rochelle (co-Directeur de thèse)	Examinateur
Henrique CABRAL, Professeur auxiliaire, Univ. de Lisbonne	Examinateur
Yves CHÉREL, Directeur de Recherche, CNRS, CEBC Chizé	Rapporteur
Hélène DE PONTUAL, Chercheur Ifremer-LASAA	Invitée
Maurice HÉRAL, Directeur Scientifique Ifremer	Examinateur
Françoise LAGARDÈRE, Chargée de Recherche, CNRS (co-Directrice de thèse)	Examinatrice

Avant - propos

Je remercie les membres du jury qui ont accepté de juger ce travail :

Rachid Amara, Gérard Blanchard, Henrique Cabral, Yves Chérel, Hélène de Pontual, Maurice Héral, Françoise Lagardère.

Je remercie tout particulièrement Françoise Lagardère pour m'avoir permis de réaliser ce travail de recherche, qu'elle sache ma reconnaissance pour n'avoir jamais compté son temps et spécialement pour son aide précieuse lors des phases de rédaction des articles et du manuscrit de thèse.

J'adresse mes remerciements à Monsieur Patrick Gentien, directeur du CREMA, pour m'avoir accueilli au sein de son laboratoire.

Je tiens à remercier l'ensemble du personnel du CREMA, chercheurs, techniciens et stagiaires pour leur concours à la réussite de ce travail. Merci en particulier à Christophe, Marcel, Philippe, Michel, Gaël, Martine, Françoise, Lucette, Grégory, Grégoire, Bénédicte, Jean-Paul, Jérôme, Mireille, Alain, Yves, pour leur aide théorique ou pratique, sur le terrain ou au laboratoire. Merci à tous ceux qui m'ont accompagné sur et dans les eaux et vases des marais et pertuis Charentais.

Je remercie nos collaborateurs extérieurs, André Lacroix, Pierre Sasal, Rachid Amara, Hélène de Pontual, Colette Trouvé.

Je remercie également 'Jean Mimi' et son Rescator sans qui nous n'aurions pu réaliser les prélèvements en mer.

Merci aux camarades thésards pour leur sympathie, Oliv, Béa, Manu, Nathalie, Delphine, Fariba, Vincent, Eric, JC.

Une pensée toute particulière à Caro, Christine, Toni, Aghaouy, Nico, Aline, Forvain, Paco, Fer, Boris, Seb, Christelle, Maïté pour leur amitié, les innombrables orgies et autres fêtes décadentes en leur compagnie, indispensables à la santé mentale de tout thésard ordinaire.

Merci à Céline et Tn pour m'avoir supporté tout au long de la thèse.

L'ensemble de ces études a été réalisé au CREMA-L'HOUMEAU (UMR 10 CNRS-Ifremer), avec la collaboration du CEBC (UPR 1934 CNRS) et du laboratoire de Parasitologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR-UP 5555 CNRS-Univ. Perpignan). Elles ont bénéficié du soutien de programmes régionaux (Contrat de Plan Etat-Région Poitou-Charentes) et nationaux (Programme National de l'Environnement Côtier 'Chantier Golfe de Gascogne' Projet Nource 2001-04 et Défi Golfe de Gascogne 2002-04).

Cette thèse a reçu une aide financière de trois années du Conseil Général de la Charente Maritime (convention de bourse-allocation de recherche doctorale).

Sommaire

Chapitre I. Introduction Générale	1
I.1. Habitats essentiels et nourriceries.....	1
I.1.1. Notion d'habitat essentiel.....	1
I.1.2. Cas particulier des nourriceries de poissons	1
I.2. Performances d'une espèce dans son milieu.....	2
I.2.1. Un indice intégrateur : la croissance	3
I.2.2. Comportement et utilisation de l'habitat	4
I.3. Choix du modèle biologique et du site d'étude	5
I.3.1. Biologie de la sole, du golfe de Gascogne	5
I.3.2. Cadre écologique et économique de l'étude	7
I.4. Objectifs de la thèse et organisation du manuscrit	9

PARTIE 1 - Déterminants intrinsèques et environnementaux de la croissance ...13
--

Chapitre II. Croissance potentielle et réalisée des juvéniles de la sole (<i>Solea solea</i>) sous les contraintes environnementales d'une nourricerie côtière.	15
II.1. Introduction.....	15
II.2. Matériel et Méthode	18
II.2.1. Zone d'étude et campagnes en milieu naturel.....	18
II.2.2. Expérience en mésocosme	20
II.2.3. Enregistrements hydrologiques en mésocosme et en milieu naturel.....	21
II.2.4. Analyse des données	21
II.3. Résultats	23
II.3.1. Croissance en mer <i>versus</i> croissance en mésocosme.....	24
II.3.2. Condition en mer <i>versus</i> condition en mésocosme	29
II.3.3. Variations de la croissance somatique et de l'otolithe.....	32
II.4. Discussion.....	33
II.4.1. Echantillonnage en mer.....	34
II.4.2. Croissance potentielle et modèles dépendants de la température	36
II.4.3. Contraintes abiotiques de l'habitat	37
II.4.4. Contraintes biotiques de l'habitat.....	39

Chapitre III. Variations des concentrations en hormones thyroïdiennes de la sole *Solea solea* dans une nurricerie médio-atlantique des côtes de la France et saisons : quels types de relations?.....45

III.1. Introduction.....	45
III.2. Matériel et Méthodes	47
III.2.1. Origine du matériel biologique	47
III.2.2. Traitement des échantillons.....	48
III.2.3. Prélèvements de sang.....	49
III.2.4. Dosage par radio-immuno analyse (RIA)	49
III.2.5. Variables environnementales	50
III.2.6. Analyse des données et tests statistiques.....	51
III.3. Résultats	52
III.3.1. Effet du délai de prélèvement sur les concentrations en TH plasmatiques.....	52
III.3.2. Relation entre les concentrations en TH plasmatiques et la taille des poissons....	53
III.3.3. Comparaison des concentrations en TH plasmatiques entre prélèvements.....	54
III.3.4. Contexte environnemental.....	57
III.3.5. Indicateurs de l'état physiologique des soles et de la prise alimentaire récente....	58
III.4. Discussion.....	61
III.4.1. Facteurs de variabilité des niveaux hormonaux mesurés.....	62
III.4.2. Variations du niveau des TH et fluctuations de l'environnement côtier	63
III.4.3. Interactions entre TH, prise alimentaire, condition et croissance	67

PARTIE 2 - Comportement Alimentaire	71
--	-----------

Chapitre IV. Comportement alimentaire des juvéniles de la sole dans une nurricerie sous régime macrotidal et contribution aux flux de carbone73

IV.1. Introduction.....	73
IV.2. Matériel et Méthodes	75
IV.2.1. Capture et sous-échantillonnage des poissons	75
IV.2.2. Analyse des contenus digestifs.....	77
IV.2.3. Traitement et analyse statistique des données.....	78
IV.3. Résultats	80
IV.3.1. Régime alimentaire	81

IV.3.2. Rythmes d'alimentation.....	83
IV.3.3. Estimation du flux journalier de matières ingérées.....	85
IV.4. Discussion.....	87
IV.4.1. Rythme d'alimentation et accès aux proies.....	88
IV.4.2. Variations de l'estimation de la ration journalière.....	90
IV.4.3. Relation avec la croissance et flux trophique.....	93
IV.4.4. Conclusion.....	94

PARTIE 3 - Effets de la conchyliculture.....	97
---	-----------

Chapitre V. Effets à moyen terme de la pose des émetteurs de télémétrie sur la croissance des soles juvéniles.....

V.1. Introduction.....	99
V.2. Matériel et Méthodes.....	100
V.2.1. Protocoles expérimentaux.....	100
V.2.2. Analyse des données.....	102
V.3. Résultats.....	102
V.4. Discussion.....	106

Chapitre VI. Comportement natatoire des soles en mésocosme: activité et distribution spatiale dans un habitat influencé par l'élevage des huîtres.....

VI.1. Introduction.....	109
VI.2. Matériel et Méthodes.....	111
VI.2.1. Préparation et caractéristiques du mésocosme.....	111
VI.2.2. Matériel biologique.....	113
VI.2.3. Télémétrie acoustique.....	114
VI.2.4. Suivi des caractéristiques du milieu.....	115
VI.2.5. Traitement et analyse statistique des données.....	116
VI.3. Résultats.....	117
VI.3.1. Evolution spatio-temporelle des caractéristiques du mésocosme.....	117
VI.3.2. Activité natatoire.....	123
VI.3.3. Relation entre l'activité natatoire et les facteurs environnementaux.....	126
VI.4. Discussion.....	130

VI.4.1. Habitat naturel versus expérience en mésocosme.....	130
VI.4.2. Variations de l'activité natatoire.....	132
VI.4.3. Utilisation d'un habitat sous emprise ostréicole	135
VI.5. Conclusion.....	137
Chapitre VII. Infestation parasitaire de la sole commune (<i>Solea solea</i>) par les métacercaires de <i>Proisorhynchus</i> spp. (Digenea, Bucephalidae) dans des nurseries atlantiques sous influence mytilicole	139
VII.1. Introduction.....	139
VII.2. Matériel et Méthodes	141
VII.3. Résultats	142
VII.4. Discussion.....	145
Chapitre VIII. Conclusion Générale	151
VIII.1. Potentiel et variations de la croissance.....	151
VIII.2. Une modulation par des interactions complexes.....	154
VIII.2.1. Des déterminants intrinsèques du comportement et de la croissance	154
VIII.2.2. Un environnement de baie semi-fermée, la mer des Pertuis.....	156
VIII.3. Des nurseries sous contraintes ?	158
VIII.3.1. Des apports fluviaux limités.....	159
VIII.3.2. Des nurseries sous emprises conchyloles.....	160
VIII.4. Perspectives de Recherche	162
Bibliographie	165
Liste des Figures.....	185
Liste des Tableaux	191

INTRODUCTION GENERALE

Chapitre I. Introduction Générale

I.1.Habitats essentiels et nourriceries

I.1.1. Notion d'habitat essentiel

L'habitat essentiel d'un poisson est défini comme une zone géographique ou physique indispensable à la réalisation du cycle biologique d'une espèce (Lévêque 1995; Langton *et al.* 1996). Dans le cas particulier des espèces exploitées, une gestion durable de la ressource nécessite de connaître la nature et la qualité de l'ensemble des habitats essentiels. Le cycle biologique de la plupart des poissons marins comprend quatre grandes périodes qui définissent l'état ontogénique de l'individu : embryon (œuf), larve, juvénile et adulte (Balon 1984). Les besoins de l'espèce varient au cours de son développement et le passage de l'un à l'autre de ces états ontogéniques se traduit généralement par un changement plus ou moins marqué de comportement (e.g. comportement alimentaire et orientation dans la masse d'eau) et de localisation dans une aire géographique plus ou moins large (revue pour les poissons plats *in* : Gibson 1997). Le passage d'un état ontogénique à l'autre amène généralement à la recherche d'un biotope spécifique, ou habitat essentiel, l'ensemble de ces habitats constituant la niche ontogénique de l'espèce (Lévêque 1995). Si toutes les étapes sont évidemment indispensables à la réalisation complète du cycle biologique, certaines phases peuvent être critiques et déterminer la taille d'une cohorte, autrement dit, la participation d'une classe d'âge au renouvellement de la population adulte. Chez les poissons plats des zones tempérées, la variabilité de ce recrutement est attribuée aux conditions de réalisation des phases critiques que représentent les périodes larvaires et juvéniles (Rijnsdorp *et al.* 1992; Van der Veer *et al.* 1994; Iles & Beverton 2000).

I.1.2. Cas particulier des nourriceries de poissons

Les poissons sont des objets d'études représentatifs, permettant d'identifier des modifications de la qualité de l'environnement et d'en évaluer l'impact : présents dans les différents types d'écosystèmes aquatiques, ils offrent quantité d'informations à travers leur mode de vie et leurs réponses aux changements environnementaux. Ainsi, leur diversité de

comportements et d'habitats couvre potentiellement l'ensemble des compartiments perturbés par l'Homme (revue *in* : Whitfield & Elliott 2002). Les nourriceries sont des zones géographiques limitées où se concentrent les juvéniles de nombreuses espèces de poissons pour s'y nourrir et grandir pendant leur(s) première(s) année(s) d'existence (Beck *et al.* 2001). Selon ces auteurs, un habitat peut être considéré comme une nourricerie si sa contribution à la production d'individus est supérieure à celles des autres habitats. Pour mettre en évidence ce rôle, 4 variables biologiques sont donc essentielles : la densité, la croissance, la survie et les déplacements (identification des sources d'individus recrutés dans la population des adultes). Parmi les habitats identifiés comme nourricerie, les zones estuariennes et péri-estuariennes, jouent un rôle essentiel pour les juvéniles d'un grand nombre d'espèces démersales (i.e. vivant sur le fond ou au voisinage du fond) telles que les poissons plats (Riley *et al.* 1981; Lagardère 1982; Gibson 1997). L'attractivité et la fonction majeure de ces milieux résultent de compromis entre ce qu'ils procurent d'une part, c'est à dire une source d'aliments importante et diversifiée, assurée par une forte production primaire et secondaire (Nixon *et al.* 1986; Loneragan & Bunn 1999), et des abris, en particulier contre les prédateurs (Bergman *et al.* 1988) et, d'autre part ce qu'ils imposent, une forte variabilité et les contraintes spécifiques de ces environnements de faible profondeur (Miller *et al.* 1985). Dans le monde marin et par nature, les espaces côtiers sont les plus exposés aux modifications d'origine anthropique (Beck *et al.* 2001). Soumis à une exploitation intensive des ressources biologiques, ces systèmes subissent en outre des stress permanents liés à des activités et pollutions diverses (e.g. contaminants chimiques, Johnson *et al.* 1998; impact du chalutage, Tuck *et al.* 1998; eutrophisation, Pihl 1994). Leur utilisation par l'Homme entre en concurrence avec le système naturel. C'est le cas par exemple quand il y a occupation et modification d'habitats par les activités aquacoles ou encore, lorsque les animaux d'élevage sont des compétiteurs trophiques des organismes sauvages (Ackefors *et al.* 1983; Laffaille *et al.* 2000). La réduction de la surface ou la diminution de la qualité de ces habitats côtiers, essentiels pour la croissance et la survie des jeunes poissons, mais restreints et fragiles, sont ainsi susceptibles d'affecter la taille des populations (Pihl 1990; Rijnsdorp *et al.* 1992; Gibson 1994; Van der Veer *et al.* 1994; Nash & Geffen 2000; Scharf 2000).

I.2. Performances d'une espèce dans son milieu

De l'adéquation entre une espèce et son habitat dépendent les performances biologiques de cette espèce (Yamashita *et al.* 2001). Ces réponses aux facteurs

environnementaux, dans la gamme des capacités physiologiques et comportementales spécifiques à l'espèce considérée, peuvent être mesurées à partir des réponses immédiates, comportementales (occupation de l'espace proche et déplacements, alimentation) et physiologiques (rythmes cardiaques ou ventilatoires, capacité métabolique), jusqu'aux réponses caractérisées par des variables plus intégratives (indices de condition, croissance, distribution géographique). L'étude des performances d'une espèce peut donc s'effectuer à différentes échelles écologiques, impliquant l'individu (Lefrançois & Claireaux 2003; Bégout Anras & Lagardère sous presse), la population (Rogers 1994) ou ses interactions avec la communauté d'organismes qu'elle fréquente (Laffaille *et al.* 1998; Amara 2003; Prista *et al.* 2003). Elle peut intervenir également du micro-habitat (Cote *et al.* 2003) à l'aire de répartition (Jonassen *et al.* 2000) et d'une période du développement au cycle biologique (Horwood 1993).

I.2.1. Un indice intégrateur : la croissance

La croissance est définie comme une modification de biomasse (positive ou négative, exprimée en taille ou en masse) qu'il s'agisse d'un organisme dans son intégralité, de l'un de ses constituants ou encore de sa population (revue *in* : Weatherley & Gill 1987a). Des indices de condition dérivent de l'analyse de la croissance relative, ou croissance allométrique, existant entre les différentes composantes d'un organisme, par exemple la taille corporelle ou masse d'un organe par rapport à la masse corporelle totale. Si l'on considère que la qualité de l'habitat est une fonction positive de la croissance et/ou de la condition, les performances de croissance d'une espèce dans son milieu, au regard de performances connues, témoignent donc de la qualité de l'habitat (Van der Veer *et al.* 2001; Amara 2003). Les poissons sont caractérisés par une croissance théoriquement continue. Cela concerne plus particulièrement les juvéniles, non touchés par des événements particuliers tels que la reproduction. Ainsi, hors de toute contrainte, leur croissance dépend essentiellement des conditions de température (Yamashita *et al.* 2001). D'autre part, les multiples sources de variations de la croissance (Figure I.1) en font un indice potentiellement sensible, rendant compte des modifications à moyen terme de l'habitat. La croissance rapide qui est propre aux larves et juvéniles et le caractère durable de cette période du développement, encore peu ou pas touchée par la différenciation sexuelle, sont propices à la mise en évidence de variations spécifiquement liées aux qualités du milieu. La croissance des jeunes poissons constitue donc un indicateur adéquat de la qualité des nourriceries (Gibson 1994; Phelan *et al.* 2000). La relation existant

entre la survie et la croissance en taille des poissons (Sogard 1997), à cause d'un probable lien avec la pression de prédation (Witting & Able 1993), fait de la croissance l'un des processus centraux au succès des périodes larvaires et juvéniles et de la régulation du recrutement (Anderson 1988; Van der Veer *et al.* 1994).

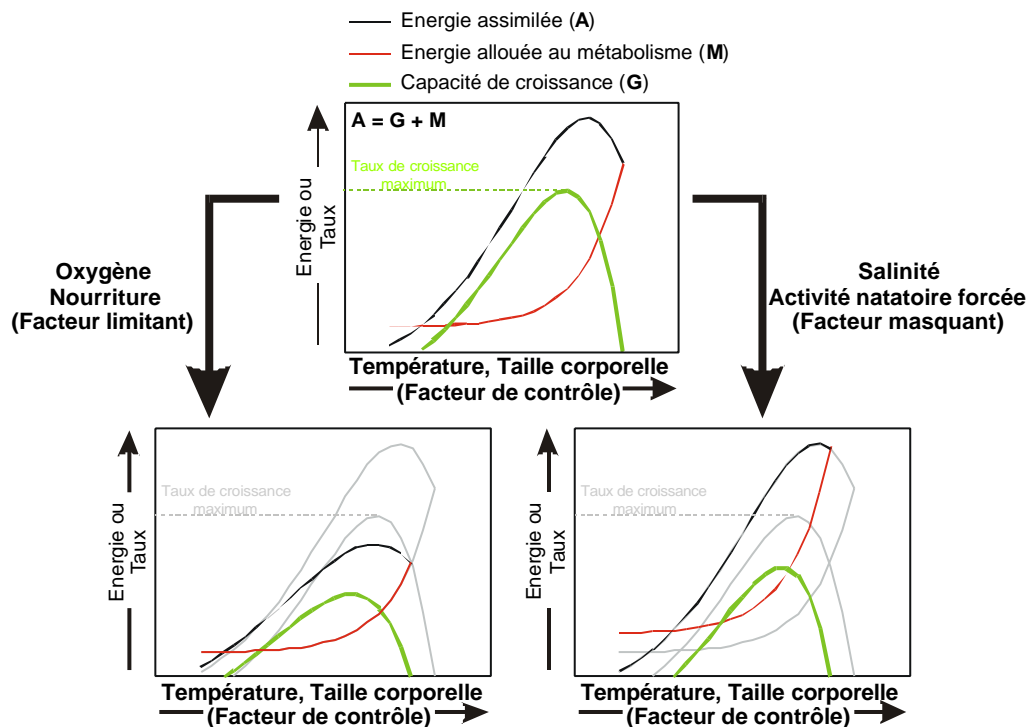


Figure 1.1 - Relations entre les facteurs environnementaux et la capacité de croissance. Les facteurs de contrôles fixent les taux métaboliques et donc la cinétique de l'acquisition et de l'utilisation de l'énergie, les facteurs limitants diminuent l'énergie assimilée et les facteurs masquants augmentent l'énergie allouée au métabolisme (adapté de Yamashita *et al.* 2001).

I.2.2. Comportement et utilisation de l'habitat

Les préférences d'habitat d'un individu ou d'une population sont le reflet de la distribution spatiale ou temporelle des ressources nécessaires à l'animal mais aussi de ses besoins instantanés et des conditions environnementales rencontrées (Gibson 1997; Railsback *et al.* 1999). L'identification des habitats utilisés nécessite des approches complémentaires. La quantification de l'occupation de l'espace, l'analyse des rythmes d'activités mais également du comportement alimentaire, sont autant d'informations permettant de juger de la place d'une espèce au sein d'un écosystème et de l'impact potentiel d'une altération de l'habitat sur ses performances. Les ajustements comportementaux témoignent de la capacité des animaux à s'adapter aux variations de leur milieu. Ils ont néanmoins des répercussions sur le fonctionnement et la production des écosystèmes côtiers (e.g. Diaz *et al.* 1992; Pihl & Van der Veer 1992; Aarnio & Mattila 2000).

I.3.Choix du modèle biologique et du site d'étude

I.3.1. Biologie de la sole, du golfe de Gascogne

L'espèce choisie pour cette étude est la sole commune *Solea solea* (L.), présente en abondance sur le plateau continental de l'Atlantique oriental. Sa distribution géographique s'étend de la Norvège aux côtes nord de l'Afrique et comprend le bassin méditerranéen (Quéro & Vayne 1997). Si elle fréquente une grande partie du plateau continental, ses habitats sont plus ou moins disjoints selon la latitude avec, dans tous les cas, des nourriceries côtières et estuariennes (revue *in* : Rogers 1989; Gibson 1997). Quelle que soit l'aire géographique concernée, l'hydro-climat détermine la période de ponte et la localisation des frayères. Alors que la ponte est printanière en mer du Nord et se déroule en zone très côtière et en estuaire (Riley 1974; Borremans 1987; Van der Land 1991), elle a lieu de l'hiver au début du printemps dans le golfe de Gascogne, sur des frayères situées sur des fonds de sables et de graviers, à 50-80 km des côtes (Arbault *et al.* 1986; Koutsikopoulos & Lacroix 1992) (Figure I.2). Dans le golfe de Gascogne, la sole a une vie larvaire pélagique d'environ 1 à 2 mois qui s'achève entre la fin de l'hiver et le début du printemps avec la métamorphose.

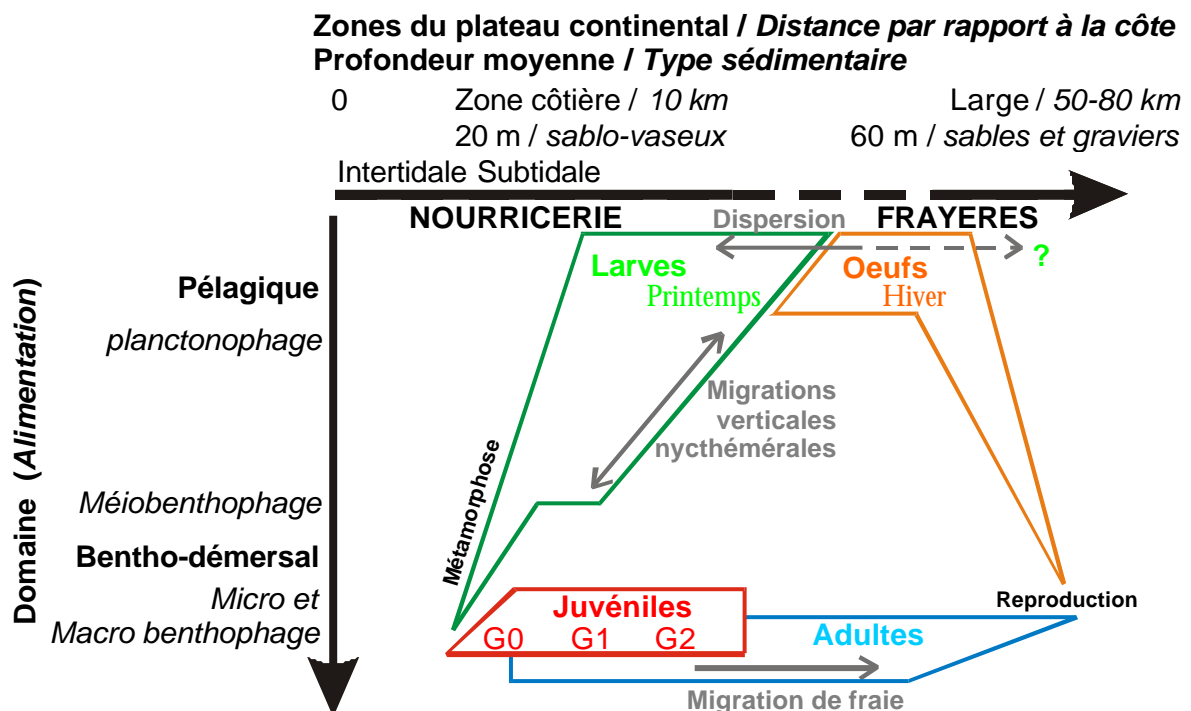


Figure I.2 - Représentation schématique des relations entre l'habitat et l'état ontogénique au cours du cycle biologique de la sole (*Solea solea*) du golfe de Gascogne – les habitats essentiels spécifiques aux juvéniles (nourriceries) et aux adultes (frayères) sont des zones de concentration représentées par les angles aigus situés à la base du diagramme.

Au cours de la métamorphose, les larves, initialement dispersées autour des frayères du large (Koutsikopoulos *et al.* 1991), modifient leur répartition verticale et horizontale en se concentrant près du fond et dans la zone côtière (Amara *et al.* 2000). Une fois métamorphosée, la sole a cette allure particulière des pleuronectiformes avec, pour la sole, le déplacement de l'œil gauche sur le côté droit de la tête, une pigmentation asymétrique développée après la rotation du corps de 90°, le flanc gauche étant dirigé vers le bas. Elle adopte alors le mode de vie benthique qui caractérise les juvéniles et adultes de cette espèce.

Les jeunes soles se concentrent dans les baies et estuaires, en sélectionnant spécifiquement les fonds meubles vaseux et sablo-vaseux généralement inférieurs à 20 m (Millner & Whiting 1990; Dorel *et al.* 1991). Dans le golfe de Gascogne, ce processus de colonisation, dont l'initiation et la durée sont modulées en fonction des conditions hydro-climatiques, débute d'une manière générale au mois d'avril et se termine au mois de juin (Marchand & Masson 1989; Amara *et al.* 2000). Le schéma d'occupation de la nourricerie généralement admis met en jeu des phases d'immigration / émigration déclenchées par les variations saisonnières de température, l'amplitude de l'émigration augmentant avec l'âge (Koutsikopoulos *et al.* 1989a; Dorel *et al.* 1991). Selon ce schéma, les juvéniles occupent la nourricerie aux périodes favorables à la croissance et la quittent pour des eaux plus profondes dès l'entrée de l'hiver ou parce que leur statut physiologique change (entrée en maturation sexuelle) ou les deux. Koutsikopoulos *et al.* (1995) ont montré par des campagnes de marquage que les juvéniles d'1 an et plus étendent leur répartition plus au large en automne – hiver, les nouveaux adultes atteignant les zones de fraie où ils participent à la reproduction. Dans les mers plus septentrionales, cela implique une arrivée plus tardive des juvéniles au sein de la nourricerie et une taille inférieure à l'entrée de l'hiver (e.g. Jager *et al.* 1993; revue *in* : Van der Veer *et al.* 2001).

En fait, quelques exceptions à ce schéma existent, conduisant d'ores et déjà à une vision plus complexe du mode d'utilisation des nourriceries de poissons plats selon des circonstances probablement géographiques et / ou climatiques. Ainsi, il a été montré que les juvéniles pouvaient hiverner dans l'estuaire du fleuve Tamar (sud-est de la Cornouaille, UK) et atteindre 15 cm comme groupe 1 lors de l'émigration de l'automne suivant (Coggan & Dando 1988). Un scénario analogue est décrit au sud de l'aire de répartition de l'espèce, à ceci près qu'il concerne des juvéniles d'âge 0, mais d'une taille d'environ 16-17 cm quand ils quittent l'estuaire du Tage (Portugal) en raison d'une première saison de croissance plus longue (Cabral 2003). Cet auteur souligne qu'une taille dite 'optimale', plus que l'âge, joue un rôle

déterminant dans les déplacements effectués par les juvéniles au sein des nourriceries et hors de celles-ci.

Les soles sont des prédateurs principalement nocturnes (Kruuk 1963) dont le régime alimentaire constitué par la faune d'invertébrés benthiques et épi-benthiques (polychètes, mollusques et crustacés) montre des variations qualitatives et quantitatives en fonction de la saison et/ou de la zone considérées (Lagardère 1987; Amara *et al.* 2001; Darnaude *et al.* 2001). Bien que de superficie restreinte et supportant des densités de poissons souvent élevées (jusqu'à 200 individus 1000 m⁻² l'été, toutes espèces confondues, Amara 2003), ce type d'habitat est essentiel aux juvéniles qui y trouvent les conditions d'une forte croissance. D'une taille moyenne de 12 – 14 mm au moment de la colonisation (Marchand 1991), les juvéniles ont un potentiel de croissance qui leur permet théoriquement de décupler cette taille initiale au premier hiver, pour atteindre, dans le golfe de Gascogne, près de 24 cm à la fin de leur deuxième année (Biais 2002). En outre, des données sur la physiologie de la sole existent (e.g. Fonds *et al.* 1989; Lefrançois & Claireaux 2003) qui s'ajoutent à cet ensemble d'informations sur le cycle biologique, faisant de la sole une bonne candidate pour évaluer la qualité de systèmes côtiers sous influence anthropique en raison de sa forte dépendance à ce type d'habitats.

I.3.2. Cadre écologique et économique de l'étude

La sole du golfe de Gascogne représente à la fois une seule population (Kotoulas *et al.* 1995; Exadactylos *et al.* 2003) et une même unité de gestion (ICES VIIIab divisions) qui fait l'objet d'une régulation (TAC). Jusqu'aux années 1990, ce stock était caractérisé par de faibles variations des taux de recrutement annuels (Forest 1995), comparées à celles des stocks exploités plus au nord (Rijnsdorp *et al.* 1992). Ces particularités de la sole du golfe de Gascogne ont été interprétées comme résultant de températures hivernales rarement limitantes, souvent supérieures à 9°C pendant la période de reproduction (Koutsikopoulos & Lacroix 1992). Espèce de première importance pour les pêcheries européennes et locales, le stock du golfe de Gascogne a récemment été reconnu comme ayant dépassé les limites biologiques de sécurité (Anonymous 2002).

Les pertuis Charentais sont des baies macrotidales situées au milieu des côtes atlantiques françaises (Figure I.3 A). Les courants de marées, relativement faibles sur le plateau continental (dans la gamme 10 – 30 cm.s⁻¹, *in* : Puillat *et al.* 2004), s'intensifient aux abords des pertuis et atteignent environ 0,5 m.s⁻¹ en condition de moyenne vives-eaux (Le Hir

et al. 2000). Les apports d'eau douce dus à la Charente et des rivières côtières (le Lay, la Sèvre Niortaise et la Seudre) y sont relativement faibles, en moyenne 70 et 90 m³.s⁻¹ pour le pertuis Breton et le pertuis d'Antioche, respectivement (Banque de données hydrologiques, www.ecologie.gouv.fr). De ce fait, la 'mer des Pertuis' a un hydroclimat dominé par l'influence marine, avec des baisses de salinité et de température limitées même l'hiver. Une tendance au réchauffement des eaux côtières dû aux hivers doux des dernières décades se vérifie non seulement pour les pertuis (2°C sur 18 ans, *in* : Soletchnik *et al.* 1998), mais également pour l'ensemble du golfe (Koutsikopoulos *et al.* 1998).

Les pertuis Charentais ont une superficie d'environ 1.300 km², dont 343 km² en vasières situées à moins de 5 m de profondeur (Le Pape, comm. pers., Figure I.3 B). Ils sont aussi très proches d'une frayère importante, celle de Rochebonne (Arbault *et al.* 1986). La conjonction de ces deux éléments favorise probablement la colonisation des juvéniles, expliquant que les pertuis constituent une nurserie importante pour la sole du golfe de Gascogne, les abondances et densités de juvéniles y étant parmi les plus fortes (Le Pape *et al.* 2003b). Les soles, placées parmi les principales espèces de poissons fréquentant les pertuis (Guérault *et al.* 1996; Guérault & Désaunay 2001), y jouent vraisemblablement un rôle écologique majeur.

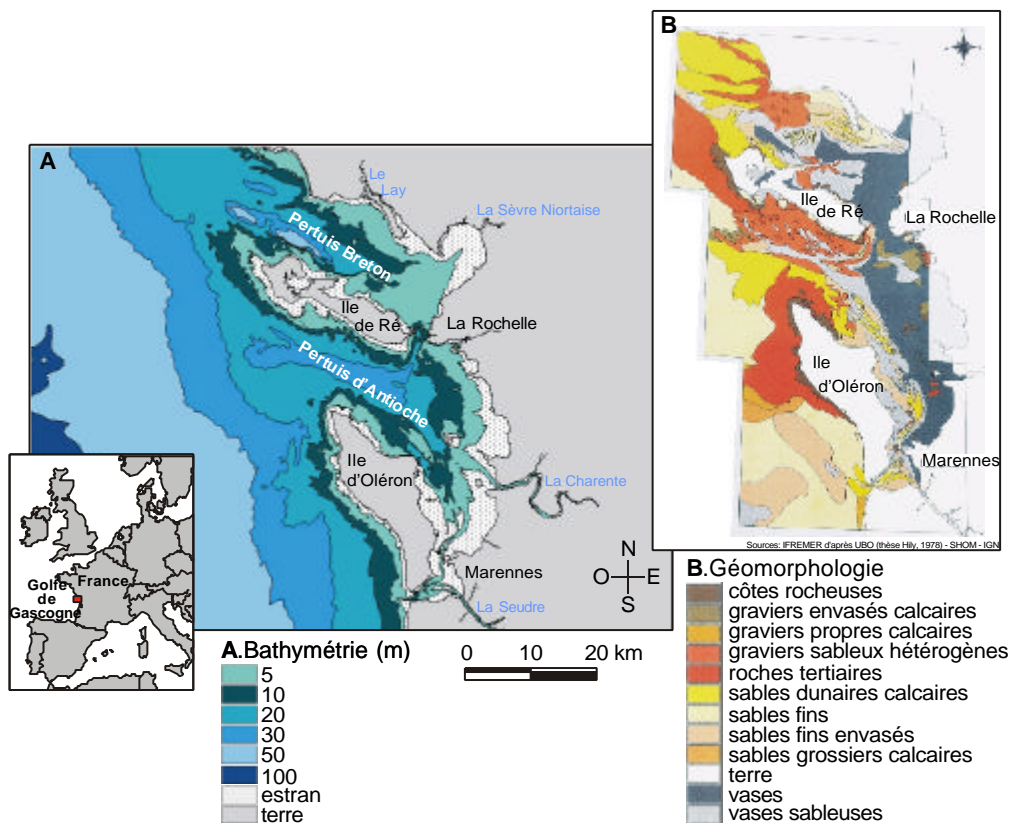


Figure I.3 - Situation géographique de la zone retenue pour l'étude. Cartes bathymétrique (A) et sédimentaire (B) des pertuis charentais.

S'il existe une activité de pêche côtière artisanale, l'exploitation par l'Homme de ces habitats est dominée par la conchyliculture. La surface des concessions ostréicoles représente 40 km² dans les pertuis Charentais (Gouletquer & Le Moine 2002), soit environ 11% de l'étendue des substrats meubles intertidaux susceptibles d'être utilisés par les jeunes soles (A. Bodoy, com. pers.). Ainsi, dans ces écosystèmes complexes, des forçages anthropiques s'ajoutent à des contraintes environnementales naturelles, l'un et l'autre volet représentant le cadre de l'étude. Dans la perspective d'extension des élevages de mollusques, la question posée est celle de leur incidence sur le réseau trophique et, par conséquent, sur les populations animales autochtones (Leguerrier *et al.* 2004).

I.4. Objectifs de la thèse et organisation du manuscrit

Le but de cette thèse était d'utiliser les performances biologiques des juvéniles de la sole, espèce dominante de l'ichtyofaune des nourriceries côtières du golfe de Gascogne, pour analyser les processus liés au fonctionnement de cet habitat essentiel au milieu de l'aire de répartition de l'espèce. Le site des pertuis Charentais ayant été retenu, cela a orienté l'étude sur un possible effet des emprises ostréicoles sur les caractéristiques de l'habitat. Deux questions expliquent l'approche méthodologique :

- Quelles sont les performances biologiques des juvéniles de la sole dans l'habitat des pertuis Charentais ?
- Comment s'exercent les effets des élevages ostréicoles sur la fonction de nourricerie ?

Pour répondre aux objectifs de l'étude, il me fallait disposer d'estimateurs biologiques permettant de tester l'hypothèse qu'une nourricerie de qualité optimale doit résulter en des performances biologiques maximisées. Les altérations du potentiel de croissance font partie des indicateurs les plus sensibles des changements de la qualité d'un habitat de poisson. Dans une perspective écologique, j'ai utilisé une évaluation intégrative des performances de croissance, afin d'identifier certains des déterminants intrinsèques et environnementaux des variations de la croissance. Cette comparaison entre croissance potentielle et croissance réalisée dans la nourricerie fait l'objet du chapitre I. Elle est complétée dans le second chapitre par une approche ciblant certaines fonctions hormonales pour approfondir quels changements de l'habitat, en synergie ou non avec l'état physiologique du poisson, sont de nature à moduler la croissance des soles dans les pertuis Charentais. Ces travaux permettent un diagnostic mais

ont amené à d'autres questions qui m'ont conduit à préciser le poids des contraintes environnementales par des approches comportementales. La première étude (Partie 2 - Chapitre IV) visait un re-examen de l'effet des contraintes hydrodynamiques, et plus spécialement du rythme tidal, sur le comportement alimentaire des jeunes soles lors de la période de croissance rapide. Cette partie nous permet d'aborder l'évaluation du rôle de la sole dans le réseau trophique des pertuis. La dernière partie s'intéresse à l'effet de la conchyliculture sur la fonction de nourricerie. Une fois définies les limites de la méthode (Chapitre V), le chapitre VI représente une approche expérimentale nous permettant de tester en mésocosme la capacité des soles à occuper un espace placé sous l'emprise des élevages d'huîtres. Quant au chapitre VII, il traite d'une interaction biotique inattendue entre les soles et les élevages mytilicoles relative au parasitisme. Dans la mesure du possible, j'ai utilisé l'expérimentation pour valider les hypothèses relatives aux travaux de terrain. Chacun des chapitres présentés dans ce document constitue un article paru, soumis ou en voie de l'être, dans différentes revues scientifiques. Ils constituent donc chacun des ensembles cohérents. Certains de ces articles sont traduits à partir de textes originaux publiés en anglais. Une conclusion générale rassemble les informations permettant de répondre aux objectifs de la thèse et ouvre des perspectives à ce travail.

Ce travail de thèse s'inscrit dans l'ensemble des programmes qui fédèrent, du niveau international au cadre des programmes institutionnels, des recherches fondamentales sur les relations entre les animaux marins et leur environnement, notamment chez les poissons, pour leurs nombreuses retombées sur les connaissances de la biologie des poissons, de leurs habitats, étendue, fonctionnement et impact que peut avoir le dysfonctionnement de ces habitats sur l'état des ressources. Au niveau national, ces travaux sont une contribution à deux programmes de rattachement : le Programme National de l'Environnement Côtier (PNEC axe 6) et le "Défi Golfe de Gascogne". A travers l'axe 6 du "Chantier Golfe de Gascogne", il s'agissait d'avoir une vision globale (projet HANOUR dédié à cartographier, quantifier et prédire la distribution des soles dans leurs nourriceries côtières et leur contribution au recrutement) et analytique du fonctionnement de ces habitats essentiels (projet NOURCE 2001-04 « Nourriceries sous Contraintes Environnementales »). L'opération « la sole dans le défi Golfe de Gascogne » (2002-04) visait le niveau de la population à travers une série d'actions allant du fonctionnement des nourriceries à leurs relations avec la population adulte. Les programmes de rattachement régionaux, complémentaires de ces actions, contribuent au Contrat de Plan Etat-Région Poitou Charentes, programme 2 : " Eléments pour une gestion

des pertuis Charentais / baie de l'Aiguillon et bassin de Marennes-Oléron ", avec une attention particulière portée à l'évaluation des effets des activités conchylocoles sur les aires de refuge et de nourrissage (nourriceries) des juvéniles de la sole, afin d'évaluer si possible les conséquences des interrelations entre pêche et conchyliculture sur les performances biologiques de l'espèce (CPER-PC, programme transverse Ifremer Interactions Pêche / Conchyliculture).

PARTIE 1 - Déterminants intrinsèques et environnementaux de la croissance

Chapitre II. Croissance potentielle et réalisée des juvéniles de la sole (*Solea solea*) sous les contraintes environnementales d'une nurserie côtière.

Article en révision : Laffargue P, Amara R, Arnaud C, Fillon A, Ryckaert M, Lagardère F. Field versus potential growth of juvenile sole (*Solea solea*) under environmental nursery constraints: evidence from a mesocosm experiment. soumis à Mar.Ecol.Prog.Ser.

Résumé : Nous avons utilisé les taux de croissance et la taille au moment de l'hivernage de jeunes soles de l'année pour évaluer la qualité d'une nurserie du golfe de Gascogne, le pertuis Breton (France), baie macrotidale abritant des élevages conchylicoles. Nous avons comparé la croissance en mer à la croissance potentielle en utilisant des modèles décrivant la croissance en fonction de la température et des données obtenues en mésocosme, sous l'hypothèse que les différences avec ces modèles dépendent de facteurs autres que ceux liés aux tendances saisonnières. A partir des échantillons prélevés en mer en 1999-2000, les taux de croissance moyens l'été (0,6 - 0,9 mm.jour⁻¹) sont proches des prédictions des modèles, alors qu'un arrêt de croissance prématuré (longueur totale moyenne de 13 cm environ), observé à l'automne, ne concorde pas avec ces mêmes modèles. Des modifications des relations de la masse de l'otolithe en fonction de la longueur des poissons ont confirmé cet arrêt de croissance. Dans la nurserie, les jeunes soles présentent une condition moyenne (K de Fulton de 1 g.cm⁻³ environ). Elevées en mésocosme, les soles présentent une meilleure condition (K de 1,2 - 1,3 g.cm⁻³ environ). Leurs courbes de croissance s'ajustent aux trajectoires de croissance maximales de telle sorte qu'elles atteignent une longueur totale de l'ordre de 16 cm au premier hiver. Cette expérience a montré que les variations de longueur de jour à l'automne ne permettent pas d'expliquer l'arrêt de croissance des jeunes soles, la croissance étant principalement contrôlée par la température. Ces données ont fourni des preuves indirectes que d'autres facteurs génèrent des surcoûts énergétiques en milieu naturel. Parmi ceux-ci, l'absence de contraintes hydrodynamiques en mésocosme, de faibles niveaux d'hypoxie et de turbidité sont des facteurs de mieux-être probables mais dont les effets restent à démontrer en milieu naturel. Aggravant l'effet de facteurs abiotiques, une insuffisance des ressources alimentaires semble responsable de performances de croissance en-dessous du potentiel de l'espèce. Cela suggère des interactions complexes, les ressources étant partagées entre les consommateurs benthiques, les mollusques en élevage et les espèces exotiques. Dans la perspective d'une gestion durable de la bande côtière, des contraintes supplémentaires pourraient entraîner un déséquilibre accru dans ce type de nurserie.

II.1. Introduction

Les performances de croissance des poissons dépendent avant tout des potentialités propres à chaque espèce qui déterminent les réponses observées pendant les phases larvaires et juvéniles ou encore l'âge d'entrée en maturation (Roff 2000). Les jeunes poissons présentent typiquement une croissance rapide qui va leur permettre d'atteindre à la fin de la saison de croissance une taille favorisant leur survie pendant l'hiver (revue *in* : Sogard 1997). Ces performances de croissance sont modulées par l'environnement et, les poissons étant pour la plupart ectothermes, la température est l'une des variables majeures impliquées dans les variations de croissance en agissant sur les besoins alimentaires et le métabolisme (Fry 1971;

Brett 1979). La croissance des poissons va dépendre également de la latitude (revue *in* : Pörtner *et al.* 2001). La taille atteinte à l'hiver sera le résultat des caractéristiques de la période et du lieu de ponte, de la durée de la vie pélagique avant la colonisation (effets maternels, revue *in* : Solemdal 1997) ainsi que des conditions rencontrées lors de cette colonisation.

Le concept de nourricerie recouvre les questions de la concentration des juvéniles, de la définition d'un habitat approprié en termes de croissance et de survie et, par conséquent, de la contribution au recrutement dans la population adulte (Beck *et al.* 2001; Van der Veer *et al.* 2001; Le Pape *et al.* 2003b). Pour de nombreuses espèces dont le cycle de vie se déroule sur le plateau continental, mais dans des habitats séparés pour les juvéniles et les adultes, les nouvelles recrues, après une migration vers la côte, colonisent des zones côtières et estuariennes éminemment variables (Gillanders *et al.* 2003). C'est le cas de la sole commune (*Solea solea* L.), avec des distances entre les zones de frayères (Riley 1974; Arbault *et al.* 1986; Borremans 1987; Van der Land 1991; Eastwood *et al.* 2001) et les nourriceries (Koutsikopoulos *et al.* 1989a; Cabral & Costa 1999; Amara *et al.* 2000; 2001; Riou *et al.* 2001; Van der Veer *et al.* 2001) qui dépendent de la latitude et/ou de la largeur du plateau continental. Miller *et al.* (1985) ont lancé le concept de la 'dépendance estuarienne' pour les juvéniles de poissons plats comme résultant d'un compromis entre les besoins de la population (principalement une température optimale pour la croissance, un abris contre les prédateurs et des proies en abondance) et les contraintes imposées par ces habitats (en particulier, des variations de l'hydrodynamisme et plus généralement des qualités physico-chimiques de l'eau). Ces conditions environnementales particulières impliquent que les poissons utilisant ces nourriceries aient développé un ensemble de processus, à travers des réponses comportementales et physiologiques, leur permettant d'optimiser la croissance (e.g. *Paralichthys californicus*, Madon 2002). C'est vrai pour la sole, et tout particulièrement pour ses juvéniles qui sont très eurythermes (Fonds 1975). Lefrançois & Claireaux (2003) ont mis en évidence la 'faible dépendance thermique de la sole' ; ces auteurs ont évalué à 13,3-22,9°C la gamme de températures au sein de laquelle les juvéniles conservent au moins 80% de leur capacité métabolique maximale, cette dernière ayant été obtenue pour une température de 19,7°C.

Ces propriétés expliquent probablement la large répartition géographique de cette espèce : les populations de soles se répartissent depuis la Norvège jusqu'aux côtes est de l'Afrique et occupent également la Méditerranée, exception faite des zones les plus orientales (Quéro *et al.* 1986). A l'échelle locale, les facteurs biotiques (la nourriture, la compétition

intra et inter-spécifique et la prédation) interagissent avec les facteurs abiotiques et les contraintes anthropiques, faisant des nourriceries côtières des systèmes multivariés et complexes (voir revue *in* : Roman *et al.* 2000). Quels que soient leurs effets sur la croissance des jeunes poissons, ces facteurs réduisent (voir revue *in* : Sogard & Olla 2002) ou accroissent les variations du taux de croissance (Sogard & Able 1992; Fitzhugh *et al.* 1996). Les processus de compensation modulent les taux de croissance observés à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce. Par exemple, les juvéniles de la sole sont plus petits (de 8 à 11,7 cm en longueur totale) à la fin d'une saison de croissance plus courte dans les nourriceries de Mer d'Irlande ou de la Mer du Nord (Rijnsdorp & Van Beek 1991; Rogers 1994; Amara 2003) que ceux de l'estuaire du Tage au Portugal (longueur totale de 16-17 cm, Cabral & Costa 1999), et ceci en dépit de taux de croissance plus élevés dans les nourriceries septentrionales (Jager *et al.* 1995; Van der Veer *et al.* 2001).

La sole du golfe de Gascogne est une espèce de première importance au sein des pêcheries européennes. Ce stock a récemment été reconnu comme ayant dépassé les limites biologiques de sécurité (Anonymous 2002). Il constitue à la fois une unique population (Kotoulas *et al.* 1995; Exadactylos *et al.* 2003) et une seule unité de gestion (ICES VIIIab divisions) qui fait l'objet d'une régulation (TAC). Depuis les années 1990, ce stock était caractérisé par une faible variation des taux de recrutement annuels (Forest 1995), comparé aux stocks situés plus au nord (Rijnsdorp *et al.* 1992). Il a été suggéré que ces conditions de recrutement particulières résultent des températures hivernales des masses d'eau, rarement limitantes dans le golfe de Gascogne (souvent au-dessus de 9°C pendant la période de reproduction, Koutsikopoulos & Lacroix 1992).

La sole constituait ainsi une bonne candidate pour étudier le potentiel de croissance d'une espèce eurytherme au milieu de son aire de répartition, le golfe de Gascogne (Figure II.1). Toutes conditions égales par ailleurs, si des températures optimales pour la croissance règnent au sein des nourriceries, à la fois en terme d'amplitude et de durée, les juvéniles devraient être capables d'atteindre une taille maximale avant l'hiver. Les pertuis Charentais, récemment reconnus comme abritant les plus fortes concentrations de juvéniles (Le Pape *et al.* 2003b), sont des baies macrotidales situées au milieu des côtes atlantiques françaises. Elles correspondent à la zone côtière turbide de petits estuaires ('nearshore turbid zone', Day *et al.* 1989) et constituent, pour les poissons, des habitats dominés par la conchyliculture (Leguerrier *et al.* 2003). Dans ces écosystèmes complexes, les contraintes environnementales naturelles ainsi que les forçages anthropiques peuvent contribuer à réduire la croissance des

juvéniles comme suggéré par Gilliers *et al.* (2004b) et Le Pape *et al.* (2003c). L'objectif de cette étude était d'utiliser les variations de croissance des juvéniles de la sole pour identifier si les conditions particulières rencontrées au sein de la nourricerie étaient susceptibles d'agir sur le taux de croissance et la taille atteinte à l'hiver. Une expérience en mésocosme a été conduite pour permettre une comparaison avec la croissance observée en milieu naturel et discriminer, si possible, certains des facteurs responsables des variations de croissance.

II.2. Matériel et Méthode

II.2.1. Zone d'étude et campagnes en milieu naturel

Deux séries de chalutages ont été menées dans le pertuis Breton (partie nord des pertuis Charentais, Figure II.1) de juillet à décembre 1999 et de juillet 2000 à janvier 2001.

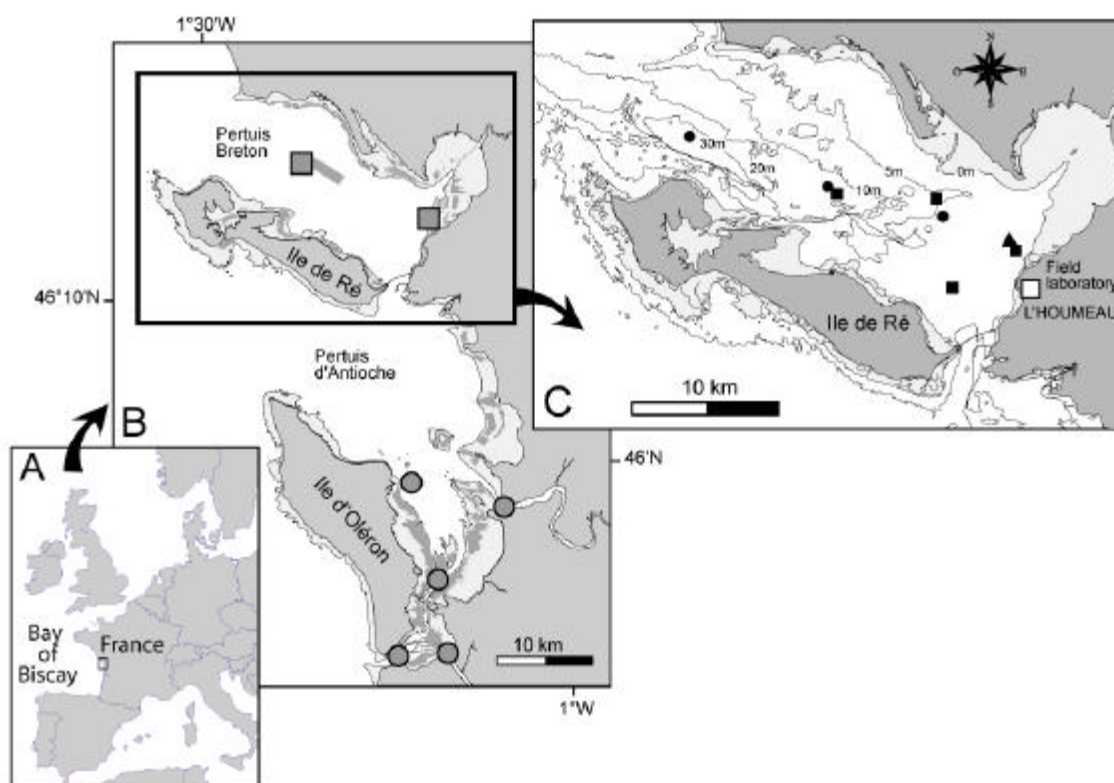


Figure II.1 - (A) Les pertuis Charentais, situés au milieu des côtes françaises du golfe de Gascogne, (B) Le pertuis Breton, partie nord des pertuis et localisation des stations de mesures hydrologiques (carrés), (C) zone d'échantillonnage, variant selon la saison et l'année, et laboratoire de terrain. Chaque point d'échantillonnage correspond à 2-4 traits de chalut effectués en : ▲ juillet-octobre 1999 et juillet-septembre 2000; ● décembre 1999; ■ octobre 2000-janvier 2001.

Dans ce système de baies, les habitats des poissons sont fragmentés : depuis des vasières subtidales de faible profondeur jusqu'à des vases, sables et substrats durs (e.g. bancs de crépidules) présents en alternance et qui s'étendent à partir des fonds de 5 m. De plus,

l'élevage conchylicole a fortement modifié le paysage de cette nourricerie: dans les eaux peu profondes, la mytiliculture sur bouchots côtoie des parcs à huîtres et, dans les parties plus profondes, les filières à moules sont en pleine expansion. Pour la présente étude, les échantillons ont été prélevés dans la zone peu profonde de la nourricerie (à des profondeurs de 0 à 5 m) jusqu'au mois d'octobre 1999 et de septembre 2000. La zone d'échantillonnage a été étendue aux parties plus profondes (de 5 m à 20-30 m) à raison de 3 stations en décembre 1999 et 4 stations au cours de l'automne-hiver 2000-01, 2 à 4 prélèvements étant effectué par station, en fonction des résultats de la pêche et des conditions météorologiques. Ces prélèvements ont été effectués à bord d'un petit chalutier de la pêche côtière artisanale (10 m de long) à l'aide d'un chalut à panneaux (corde de dos de 13 m, muni d'un "racasseur" et d'une poche maille étirée en cul de 40 x 40 mm). Ce chalut a été modifié par ajout d'une "chaussette" de maille étirée de 20 mm. Les échantillons ont été prélevés selon un rythme mensuel, de jour et autant que possible dans des conditions de marée équivalentes (moyennes vives-eaux, période de flot ou marée haute). Chaque trait de chalutage durait environ 10 minutes. Tous les poissons ont été conservés lorsque les prélèvements contenaient de 50 à 100 individus. Quand les poissons étaient capturés en excès, seul un sous-échantillon était conservé. En décembre 1999, la campagne a été réalisée à bord du N/O Côte de la Manche (24,70 m) en utilisant un chalut à crevettes modifié (corde de dos et de fond de 12,4 et 13,2 m respectivement, un racasseur et cul de chalut de 24 mm maille étirée).

Au laboratoire, nous avons effectué pour tous les échantillons de poissons, à l'exception de 3, les mesures (au mm près) de la longueur totale (LT, du museau à l'extrémité de la nageoire caudale) et de longueur standard (LS, du museau à la limite des plaques hypurales) ainsi que les pesées du poids frais (W, à 0.1 g près). Ces poissons sont ensuite congelés individuellement à -20°C. Les échantillons de septembre, octobre et décembre 1999 ayant été congelé en vrac après la pêche ont d'abord été dégelés avant d'effectuer les mesures décrites ci-dessus. Ces mesures ont été corrigées en utilisant des régressions des mesures fraîches en fonction des mesures après congélation, établies pour les variables LT, LS et W à partir des échantillons de juillet et août 1999 (Tableau **II.1**).

Tableau II.1 - Paramètres des régressions linéaires établis pour les poissons frais en fonction des poissons dégelés à partir des échantillons de juillet et août 1999.

	a	b	n	R ²	p
Longueur totale (cm)	1,064	-0,409	177	0,99	< 10 ⁻⁴
Longueur standard (cm)	1,051	-0,166	177	0,99	< 10 ⁻⁴
Masse (g)	1,089	-0,135	177	0,99	< 10 ⁻⁴

Au regard des distributions en taille des poissons, le processus de colonisation peut être considéré comme terminé en juin (Amara *et al.* 1994), ce qui nous a conduit à commencer les campagnes d'échantillonnages mensuelles en juillet. L'efficacité de capture en fonction de la maille des chaluts utilisés a été estimée pour les juvéniles de l'année (groupe 0) à partir d'un engin de 20 mm en maille étirée mais adapté à un chalut à perche de 3 m. (Dorel *et al.* 1989). Selon cette courbe de sélectivité, pour 11 échantillons sur un total de 12, 90% des individus étaient au-dessus d'un taux de rétention de 75%. Malgré cela les pertes des plus petits individus pour les échantillons de début juillet sont certaines. Ces pertes étant difficiles à évaluer, les distributions en taille n'ont pas été corrigées en fonction de l'efficacité de capture de l'engin de pêche.

II.2.2. Expérience en mésocosme

Une expérience sur la croissance des soles du groupe 0 a été menée de juin à novembre 2001, dans un bassin de terre utilisé comme mésocosme. Le bassin utilisé, situé dans le laboratoire de terrain du CREMA-L'HOUMEAU, était d'une superficie de 180 m², avait une hauteur d'eau minimale de 0,8 m lors des basses mers jusqu'à une hauteur maximale de 1,8 m. Il était approvisionné en eau de mer par un canal de 1,3 km de long relié au pertuis Breton, le renouvellement se faisant en fonction du cycle naturel des marées. A l'exception d'aérateurs assurant une oxygénation convenable, aucune modification n'a été apportée aux caractéristiques hydrologiques du bassin.

Les échantillons de soles ont été capturés en 3 lots depuis la mi-juin à la mi-juillet 2001 (21 juin, 5 juillet et 21 juillet respectivement), à partir de la nourricerie du pertuis Breton. Chaque individu a été mesuré au mm près (LT, longueur totale et LS, longueur standard) et pesé (W, poids frais, à 0.1 g près) et ensuite anesthésié dans une solution de phenoxy-éthanol (0,25 ml.l⁻¹ d'eau de mer) afin d'être marqué. Nous avons utilisé des marques souples VI-alpha (Northwest Marine Technology, Inc.) portant chacune un code alphanumérique et implanté ces marques sur la face gauche, dans la partie centrale du

poisson, juste en-dessous de la nageoire dorsale. Les 3 lots de poissons ont été relâchés dans le bassin, constituant ainsi un total initial de 120 soles pour une densité de 660 soles.1000 m⁻² et une biomasse de 2,65 g.m⁻². Aucun aliment n'a été distribué aux soles qui se sont nourries à partir des proies produites naturellement dans le bassin ou apportées par les marées. Les poissons ont été re-capturés, mesurés et pesés tous les 20 jours environ. L'expérience a été arrêtée le 14 novembre 2001 après une durée maximale de 160 jours.

II.2.3. Enregistrements hydrologiques en mésocosme et en milieu naturel

Des mesures, effectuées tous les 15 jours à une profondeur de 0,5 m dans la nourricerie (H, Figure II.1) par IFREMER DEL (Direction de l'Environnement et de l'Aménagement Littoral, laboratoire de L'Houmeau), nous ont permis d'établir les variations saisonnières de la température et de la salinité. Au cours de l'expérience en mésocosme, l'oxygène, la température et le pH ont été enregistrés en continu dans le bassin. La salinité a été mesurée à l'aide d'un thermo salinomètre portable.

II.2.4. Analyse des données

Afin de séparer les groupes d'âge se chevauchant dans la gamme de taille de 12 à 20 cm, les otolithes ont été extraits (sagittae). Les lectures d'âge sont basées sur l'absence (groupe 0) et la présence (groupe 1) d'une zone opaque saisonnière (Vianet *et al.* 1989, F. Lagardère données non publiées) Les mesures corporelles nous ont permis de calculer la taille moyenne (\pm écart-type) et l'indice de condition moyen pour chaque date d'échantillonnage à la fois sur le terrain et en mésocosme. Nous avons utilisé la longueur totale pour le calcul des taux de croissance en ajustant ces données à un modèle de von Bertalanffy (vB). Ce modèle, établi à partir de l'ensemble des données individuelles, a été choisi car il présentait le meilleur ajustement aux trajectoires de croissance observée en milieu naturel et en mésocosme pour la gamme de taille et la période de nos observations. A partir du modèle VB, nous avons estimé le taux de croissance absolu pendant la période de croissance (AGR mm.jour⁻¹) et la taille moyenne des soles (LT cm) avant l'hiver. Afin de comparer ces taux de croissance à ceux supposés représenter la croissance maximale (condition d'élevage avec alimentation *ad-libitum*), nous avons utilisé deux modèles de croissance théoriques :

1. la relation entre la température moyenne de l'eau (T, °C) et la longueur totale (L, cm) établie par Fonds (Fonds 1979) : $\Delta L = (0,14 T + 0,036 L - 1,2)$, avec ΔL , taux de

croissance en taille prédit (cm.mois^{-1}). Cette équation a été obtenue à partir de juvéniles sauvages (taille de 1-15 cm) élevés pendant plus d'un an dans une gamme de température de 10-20°C et nourris quotidiennement à partir de moules fraîches (*Mytilus edulis*) et occasionnellement à partir de vers vivants (*Arenicola marina*).

2. le second modèle de croissance (Irvin 1973, *in* : Howell 1997) décrit également le taux de croissance maximale (ΔL en cm.mois^{-1}) en fonction de la température : $\Delta L = 2,7 T + 21,9$. Cette relation a été obtenue à partir de juvéniles produits en éclosion et élevés à 5 températures constantes dans une gamme de 11-19°C et nourris ad-libitum à partir du vers oligochète, *Lumbricillus rivalis*.

Nous avons calculé l'indice de condition de Fulton (K) pour les juvéniles issus des campagnes en mer et de ceux élevés en mésocosme. K est un indice morphométrique, choisi pour sa simplicité, à la fois un bon indicateur de l'état de santé des poissons et un intégrateur des conditions environnementales (Bromley 1971; Lambert & Dutil 1997). Il est basé sur l'hypothèse que pour une taille donnée, une masse plus importante des poissons témoigne d'un meilleur statut énergétique. K a été calculé selon la formule suivante : $K = 100 W / LS^3$ (W = masse fraîche en g, LS = longueur standard en cm, avec K en g.cm^{-3}).

Afin de renforcer les informations sur la croissance obtenues à partir des échantillonnages en mer, nous avons utilisé la relation entre la masse de l'otolithe et la taille des poissons. Nous avons basé cette analyse sur l'hypothèse d'une croissance continue de l'otolithe, opposée à une croissance somatique discontinue, qui se traduit en conditions de croissance faible ou nulle par une modification de la relation liant ces 2 variables (Folkvord & Mosegaard 2002). Ainsi, la masse de l'otolithe peut se révéler un indice sensible de l'historique de la croissance et refléter les variations des conditions environnementales. Nous avons effectué un sous-échantillon semi-aléatoire de 50 individus pour chacun des prélèvements en mer de 1999 et 2000 en respectant la distribution initiale en taille (LT). Pour chacun des individus de ces sous-échantillons, les sagittae ont été prélevées et pesées (OW en mg). Pour chaque année, nous avons ajusté une régression linéaire du Log_{10} OW en fonction du Log_{10} LT et étudié les résidus de cette régression.

Les calculs statistiques ont été réalisés à l'aide des logiciels Excel 97 et XLSTAT 4.3. Les modèles de von Bertalanffy ont été calculés avec les outils de régression non-linéaire du logiciel SigmaPlot[®] 3.03 (Jandel Corporation). La normalité des échantillons a été établie par le test de Kolmogorov-Smirnov en utilisant les tables corrigées de Lilliefors, les paramètres

de la population ayant été établis à partir d'échantillons de cette population (Scherrer 1984). L'homoscédasticité a été estimée par le test de Bartlett. Afin de comparer les échantillons, nous avons utilisé l'ANOVA et l'analyse post-hoc basée sur le test t de Bonferroni. Lorsque les conditions d'application de l'ANOVA n'était pas établie (i.e. non-normalité des échantillons et hétéroscédasticité), nous avons utilisé le test de comparaison multiple non-paramétrique de Kruskal-Wallis et le test de comparaison par paires de Wilcoxon-Mann Whitney (test U).

II.3. Résultats

Variations saisonnières des conditions hydrologiques

Pendant la période d'échantillonnage en mer, les températures estivales étaient en moyenne de 21,7°C ($\pm 0,6$) en 1999 et de 20,7°C ($\pm 1,1$) en 2000, avec des valeurs maximales au-dessus de 23°C au mois d'août pour les 2 années (Figure II.2A). Les températures diminuent continuellement à partir de la mi-septembre et atteignent des valeurs proches de 10°C à partir de la mi-novembre. Au cours de l'expérience en mésocosme, les enregistrements journaliers ont amplifié les variations, avec des valeurs maximales et minimales de 27 à 5°C. Cependant, les tendances saisonnières sont semblables à celles observées en mer : la température estivale est en moyenne de 21,5°C ($\pm 2,4$) et les températures diminuent régulièrement à partir de la mi-septembre jusqu'à atteindre à la mi-novembre une valeur moyenne de 10,4°C ($\pm 2,8$). L'apparition de gelées nocturnes nous ont conduit à arrêter l'expérience. D'une manière générale, la Figure II.2A montre un plateau thermique, établi depuis le solstice d'été jusqu'à l'équinoxe d'automne (Figure II.2B), après lequel la chute des températures s'accroît. La salinité des eaux côtières est relativement élevée avec une moyenne de 31,7 ($\pm 2,6$) et 31,3 ($\pm 5,20$) en 1999 et 2000 respectivement (Figure II.2C), ces moyennes étant plus élevées et les variations plus réduites l'été ($33,6 \pm 0,6$ ou $0,9$ en fonction de l'année) par comparaison à l'automne ($28,0 \pm 2,2$ et $29,2 \pm 7,2$ pour 1999 et 2000 respectivement) (test U, $p < 0,05$). Dans le mésocosme, la salinité a varié entre 31 et 34, des valeurs proches des mesures en mer à la même saison. Le pH a varié entre 7,8 et 8,7 et les valeurs moyennes de la saturation en oxygène sont restées généralement au-dessus de 76%. Cependant 6 crises d'hypoxie marquée mais de courte durée (valeurs de saturation en-dessous de 60% pendant moins de 4 heures) ont été enregistrées au cours de l'été. Quant à la turbidité (Figure II.2D), aucune différence significative n'apparaît ni entre les années ni entre les saisons (test U, $p > 0,05$) avec une valeur moyenne de 8,3 NTU ($\pm 4,8$).

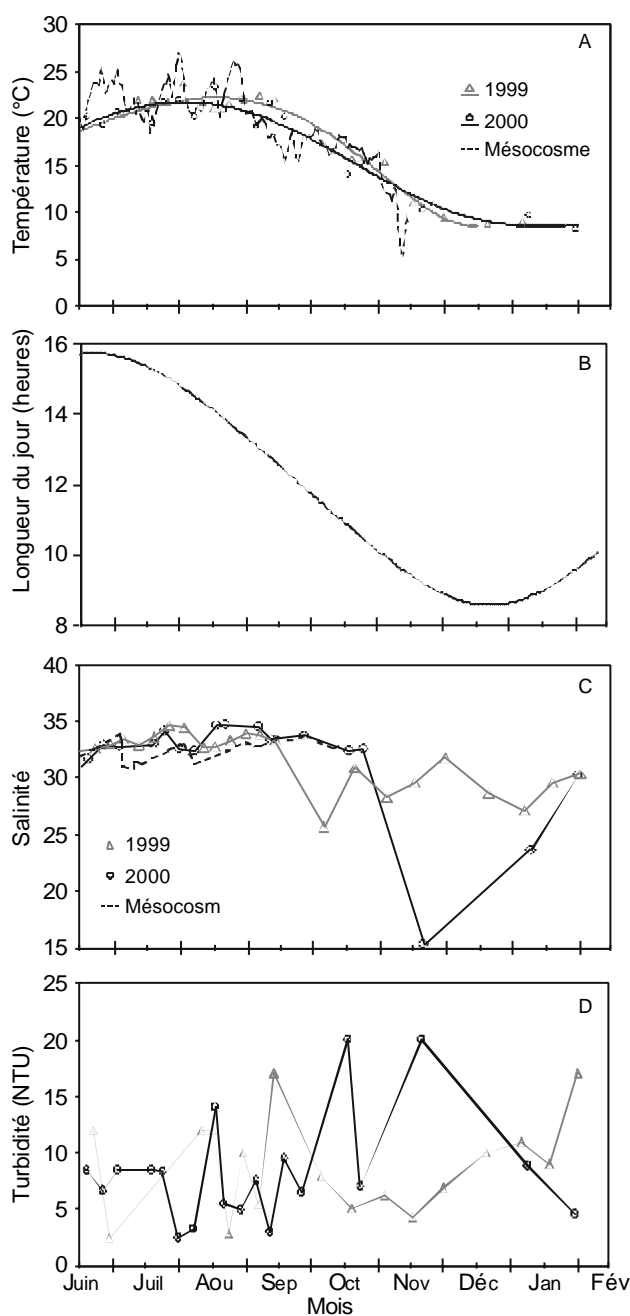


Figure II.2 - Caractéristiques hydrologiques principales de la nurricerie du pertuis Breton. **(A)** Variations de la température de l'eau enregistrée tous les 15 jours environ, en 1999 (courbe noire) et 2000 (courbe grise) et au cours de l'expérience en mésocosme (courbe pointillée). **(B)** Variations de la longueur du jour au cours de la période étudiée **(C)** variations de la salinité et **(D)** de la turbidité mesurées en mer en 1999 et 2000 et au cours de l'expérience en mésocosme (salinité uniquement, ligne pointillée).

II.3.1. Croissance en mer *versus* croissance en mésocosme

Parmi les soles capturées en mer, les individus du groupe 0 représentaient 85% des captures. Pour la plupart des échantillons, la distribution des longueurs totales respectait une loi normale, à l'exception des prélèvements de juillet 1999 et 2000 et d'octobre 2000, et les

moyennes, médianes, 1^{er} et 3^{ème} quartiles présentaient des variations parallèles (Figure II.3). Considérant tous les échantillons, une hétérogénéité significative des variances a été observée ($B = 225,6$ et $32,8$, $p < 0,0001$ pour 1999 et 2000, respectivement). En 1999, la variance des échantillons a augmenté pendant toute la période d'échantillonnage, alors qu'en 2000, c'est l'échantillon de fin-juillet qui est largement responsable de l'hypothèse nulle d'homoscédasticité. De juillet à septembre, la longueur totale moyenne a augmenté de 8 à 13 cm et les tailles atteintes à l'hiver étaient très proches pour les deux années (13,1 et 13,6 cm), comme le montre l'ajustement au modèle VB (Tableau II.2).

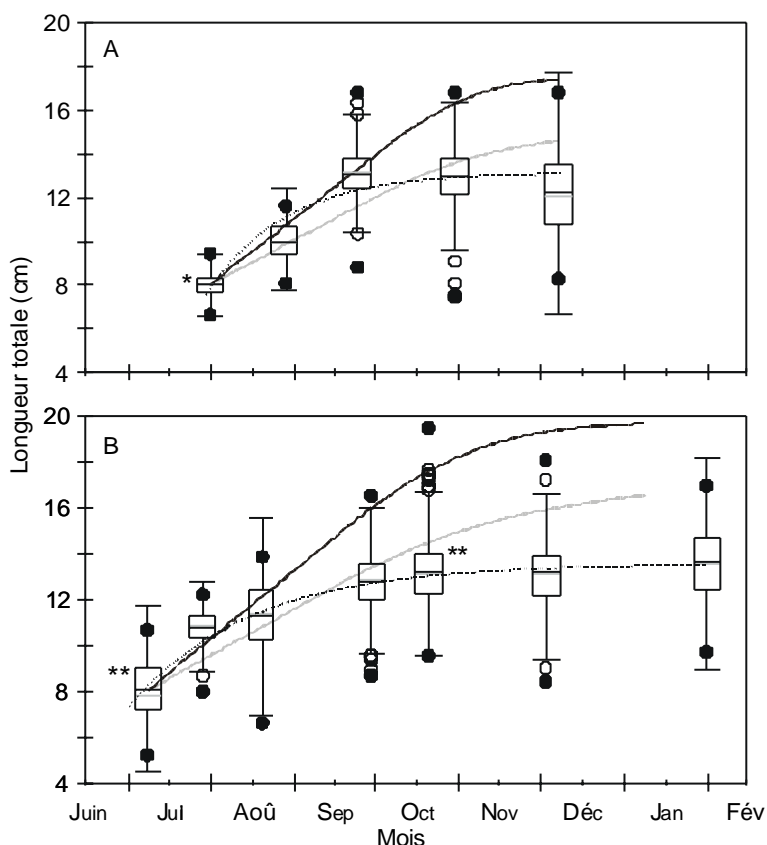


Figure II.3 - Box plot de la longueur totale des soles du groupe 0 échantillonnées dans la nurricerie du pertuis Breton pendant les campagnes de **(A)** 1999 et **(B)** 2000. Les distributions non normales sont également indiquées (test de Kolmogorov-Smirnov: ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$) Les courbes continues en gris et en noir représentent la taille attendue selon les modèles de Fonds et d'Irvin, respectivement ; la courbe pointillée représente l'ajustement selon l'équation de von Bertalanffy. Les disques noirs représentent les valeurs minimales et maximales observées pour la longueur totale et les cercles les "outliers" potentiels.

Tableau II.2 - Courbes de croissance et taille à l'entrée de l'hiver (L_{∞}) estimées à partir de l'équation de von Bertalanffy (a) pour les soles du groupe 0 échantillonnées dans le pertuis breton en 1999 et 2000.

Paramètres	1999			2000		
	Estimations	SD	CV (%)	Estimations	SD	CV (%)
L_{∞} (cm)	13,13	1,21.E-01	9,18.E-01	13,57	9,65.E-02	7,11.E-01
k (jour ⁻¹)	0,03429	2,91.E-03	8,49.E+00	0,02224	1,64.E-03	7,35.E+00
t_0 (jour)	36345,86	2,03.E+00	5,59.E-03	36673,13	3,79.E+00	1,03.E-02
R^2	0,61			0,40		

$$^{(a)}LT = L_{\infty} \cdot (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Sur la base des températures estivales enregistrées en 1999 et 2000, les tailles prédites des jeunes soles au début de l'hiver sont plus élevées que celles qui ont effectivement été observées en mer (de 15 à 17 cm selon le modèle de Fonds et de 17 à 20 cm selon le modèle d'Irvin, Figure II.3). Des différences inter-annuelles de la taille initiale sont apparues, avec des soles plus petites en juillet 1999 qu'en juillet 2000. Les jeunes soles atteignent une taille moyenne en fin d'été légèrement supérieure pour l'année 2000. Cependant, la croissance estivale est plus rapide en 1999, jusqu'à 0,9 mm.jour⁻¹ (Tableau II.3). En fonction des années, les tailles et taux de croissance attendus se rapprochent plus ou moins des valeurs observées (moyennes obtenus à partir de l'ajustement au modèle vB). Pendant la phase de croissance estivale rapide, le modèle d'Irvin s'avère plus proche des données observées pour l'année 1999 que le modèle de Fonds, ce dernier étant plus proche des valeurs observées pour l'été 2000. En automne, quelle que soit l'année considérée, aucun des modèles ne s'accorde avec les résultats observés. A l'exception des valeurs données par le modèle de Fonds pour la période estivale, les taux de croissance observés étaient généralement plus faibles que les valeurs prédites par les modèles, ce qui est particulièrement vrai à l'automne.

Tableau II.3 - Taux de croissance absolu (AGR) observés et attendus en été et en automne pour les soles du groupe 0 échantillonnées dans la nourricerie du pertuis Breton (1999 et 2000) et celles élevées en mésocosme (2001).

	Période	AGR moyen (mm.jour ⁻¹)			Température moyenne °C (± SD)
		Observé (± SD)	Attendu (Irvin)	Attendu (Fonds)	
Milieu Naturel	Été 1999	0,86 (± 0,44)	0,97 to 1,21	0,58 to 0,72	21,7 (± 0,6)
	Automne 1999	0,11 (± 0,08)	0,55 to 0,62	0,41 to 0,45	14,4 (± 3,6)
	Été 2000	0,58 (± 0,28)	0,94 to 1,12	0,59 to 0,68	20,7 (± 1,1)
	Automne 2000	0,09 (± 0,05)	0,51 to 0,62	0,39 to 0,45	13,9 (± 2,3)
Mésocosme	Été 2001	0,92 (± 0,28)	0,97 to 1,21	0,63 to 0,71	21,5 (± 2,4)
	Automne 2001	0,40 (± 0,25)	0,64	0,47	15,12 (± 3,4)

Pendant l'expérience en mésocosme, la survie des soles a été de 45,8%. La densité finale dans le bassin était de 300 soles.1000 m² ou 11,2 g.m⁻². En comparant les distributions en taille (LT) et de l'indice de condition (K), observées au moment du lâcher, entre les soles mortes pendant l'expérience et celles ayant survécu, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence (Tableau II.4A-B). Ce résultat indique que la mortalité a probablement touché les individus de façon aléatoire au sein des lots initiaux. Au moment de la première recapture, la croissance en taille moyenne est apparue plus faible que lors des séquences d'élevage suivantes (Fig. 4A) et ceci en dépit de valeurs estivales similaires de températures et de salinité. Ce résultat peut être expliqué par la nécessité de récupération et d'acclimatation des poissons pendant une période d'au minimum 15 jours, cette séquence a donc été éliminée dans la suite des analyses. La longueur moyenne des juvéniles élevés est de 8,1 cm à la mi-juillet et augmente jusqu'à 16,3 cm à la mi-novembre. Les modèles de croissance théoriques utilisés donnent dans une certaine mesure les limites minimales et maximales de croissance corporelle pour les 3 lots et, contrairement aux observations faites en mer, la variation en taille n'augmente pas à l'automne. L'essentiel de la croissance a été réalisée l'été, à partir du moment où les juvéniles étaient acclimatés.

Tableau II.4 - (A) Valeurs moyennes initiales (\pm SD) de la longueur totale (LT) et de l'indice de condition de Fulton (K) pour tous les poissons relâchés, les poissons survivants et les poissons morts au cours de l'expérience ; (n) donne la taille des échantillons des 3 lots initiaux a, b et c. **(B)** Résultats des comparaisons entre les soles survivantes et mortes (test U de Wilcoxon Mann-Whitney).

(A)	Total		Survivants		Individus morts	
	LT (cm) (n)	K (g.cm ⁻³)	LT (cm) (n)	K (g.cm ⁻³)	LT (cm) (n)	K (g.cm ⁻³)
a	6,79 \pm 0,99 (51)	1,01 \pm 0,09	6,99 \pm 1,06 (14)	1,04 \pm 0,05	6,72 \pm 0,96 (37)	1,00 \pm 0,10
b	7,62 \pm 1,13 (13)	1,02 \pm 0,10	7,64 \pm 1,19 (11)	1,02 \pm 0,10	7,55 \pm 1,06 (2)	0,99 \pm 0,02
c	9,24 \pm 0,83 (56)	1,05 \pm 0,06	9,38 \pm 0,74 (22)	1,06 \pm 0,06	9,15 \pm 0,87 (36)	1,05 \pm 0,06

(B)	LT	K
a	U = 234; p = 0,59	U = 177; p = 0,08
c	U = 335; p = 0,33	U = 313; p = 0,18

Au maximum, les taux de croissance absolue (AGR) étaient en moyenne de 0,96 (\pm 0,20) à 1,18 (\pm SD 0,21) mm.jour⁻¹ en fonction des lots considérés, avec une moyenne globale de 0,92 mm.jour⁻¹ (\pm 0,28, Tableau II.3). Les valeurs de croissance attendues dans le mésocosme, calculées pour des températures supérieures à la limite des températures testées par les modèles, sont représentées en grisé sur la Figure II.4. Bien qu'ils soient extrapolés à partir des modèles, les taux de croissance prédits par le modèle d'Irvin (gamme de 0,97-1,21 mm.jour⁻¹) sont très proches des valeurs observées. A la fin de l'été, les AGR moyens tombent à des valeurs proches de 0,65 mm.jour⁻¹ et diminuent rapidement à des valeurs inférieures à 0,1 mm.jour⁻¹ pour la mi-novembre, fin de l'expérience. Les 2 modèles décrivent cette chute des AGR mais les valeurs observées sont alors plus proches des valeurs prédites par le modèle de Fonds.

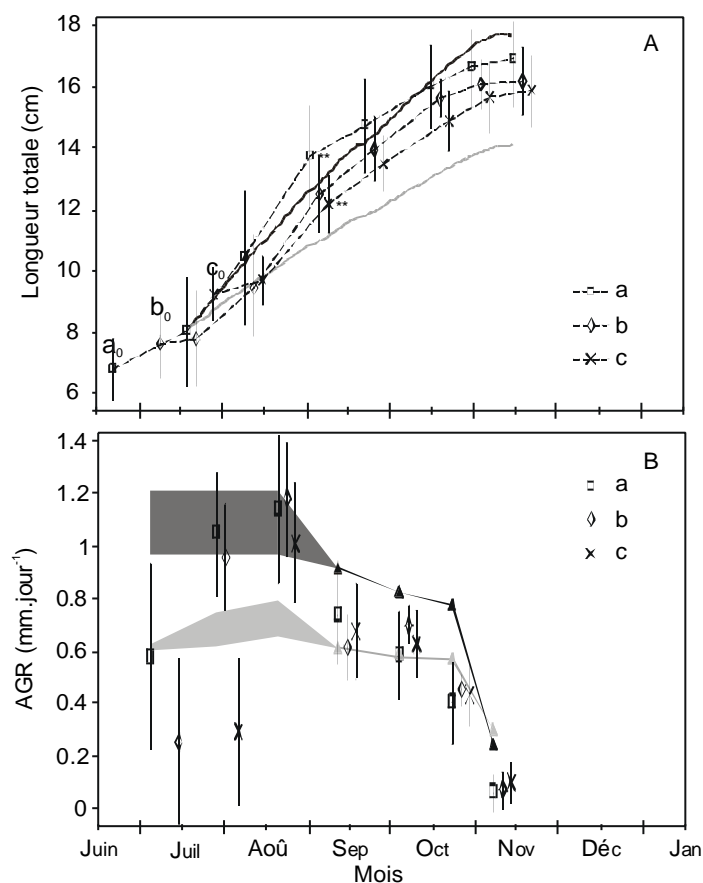


Figure II.4 - (A) Variations des longueurs totales moyennes des soles du groupe 0 pour l'expérience en mésocosme. Les 3 lots prélevés en mer en juin (lot **a**) et juillet (lots **b** et **c**) ont été élevés en mésocosme jusqu'au mois de novembre 2001 (a_0 , b_0 et c_0 : taille moyenne initiale de chaque lot). Les différences significatives entre lots à chaque date de re-capture sont indiquées (test-U: ** $p < 0,01$). Les barres verticales indiquent les écart-types. Les lignes continues représentent l'évolution des tailles estimée par les modèles de Fonds (ligne grise) et d'Irvin (ligne noire). **(B)** Comparaisons des taux de croissance absolus (AGR) observés aux valeurs prédites par les modèles de Fonds (graphique en gris) et d'Irvin (graphique en noir). Les aires grises et noires donnent une gamme de taux de croissance prédits pour des températures supérieures à celles supportées par les modèles.

II.3.2. Condition en mer *versus* condition en mésocosme

En mer, l'indice de condition de Fulton (K) pour les soles du groupe 0 a présenté des variations significatives pendant les 2 années de campagnes (Kruskal-Wallis: $T_{1999} = 228,2 > X^2_{0,05;4} = 9,49$, $p < 0,0001$; $T_{2000} = 77,46 > X^2_{0,05;6} = 12,59$, $p < 0,0001$). En 1999, K a augmenté depuis une valeur moyenne de $1,02 (\pm 0,08)$ pour atteindre une valeur maximale à la fin de l'été ($K = 1,14 \pm 0,09$, Figure II.5A) et ensuite décroître en automne pour retrouver une valeur équivalente à celle du début de l'été ($K \approx 1,01$). En 2000, les valeurs de K diminuent continuellement depuis l'été ($K = 1,15 \pm 0,08$) à l'hiver ($K = 1,06 \pm 0,09$).

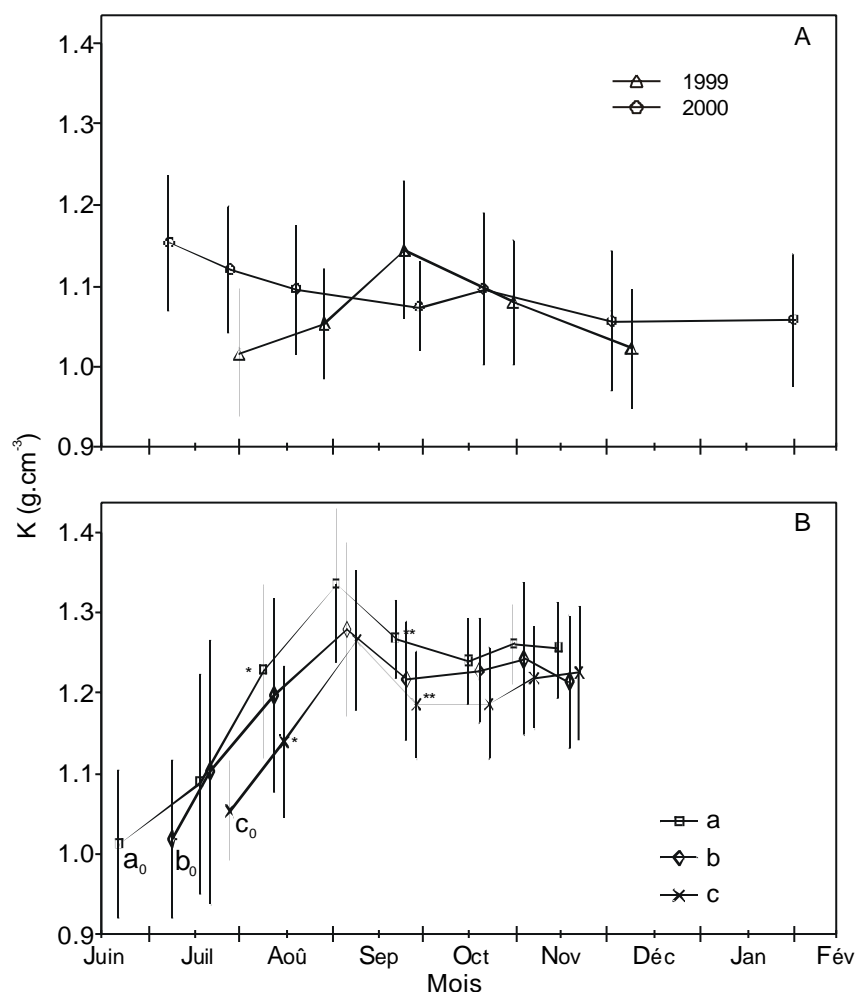


Figure II.5 - Variations de l'indice de condition de Fulton (K) observées chez les sole du groupe 0 (A) prélevées en mer, dans la nurserie du pertuis Breton, pendant les campagnes de 1999 et 2000 et (B) élevées au cours de l'expérience en mésocosme de 2001, avec la distinction entre les 3 lots comme pour la Figure II.4 (a, b et c), a₀, b₀ et c₀ représentant les valeurs moyennes initiales de K. Les différences significatives entre les lots sont également indiquées (test-U : * p < 0,05, ** p < 0,01). Les barres verticales indiquent les écart-types.

Les valeurs maximales de K observées en mer étaient très proches pour les 2 années (groupe V, Tableau II.5). Dans le mésocosme, les comparaisons entre les K moyens des 3 lots confondus ont montré des différences significatives (Kruskal-Wallis, $T = 244,5 > X^2_{0,05; 9} = 16,92$, $p < 0,0001$). Les valeurs de K ont augmenté régulièrement depuis des valeurs initiales faibles pour les 3 lots (K = 1,01 à 1,05) à un maximum début septembre (K = $1,29 \pm 0,09$; Figure II.5B). De fin septembre au terme de l'expérience,

Tableau II.5 - Classement des échantillons par ordre croissant de la valeur moyenne de l'indice de condition (K) et regroupements issus du test par paire de Wilcoxon Mann-Witney pour les campagnes en mer de 1999 et 2000 (5 et 7 échantillons, respectivement) et pour l'expérience en mésocosme de 2001 (3 lots initiaux R₀a, b and c et 6 re-captures, R₁ à R₇).

Dates et références des échantillons	K moyen (g.cm ⁻³)	Ecart-type (n)	Groupes																
21/06/2001 (R ₀ a)	1.012	0.092 (51)	I																
31/07/1999	1.016	0.077 (120)	I																
07/12/1999	1.021	0.073 (97)	I																
05/07/2001 (R ₀ b)	1.019	0.097 (13)	I	II															
28/08/1999	1.053	0.067 (118)		II															
21/07/2001 (R ₀ c)	1.053	0.061 (58)		II															
02/12/2000	1.056	0.087 (204)		II															
31/01/2001	1.056	0.081 (106)		II															
29/09/2000	1.074	0.055 (78)			III														
30/10/1999	1.079	0.076 (153)			III	IV													
19/08/2000	1.095	0.078 (136)				IV													
20/10/2000	1.095	0.093 (187)			III	IV													
18/07/2001 (R ₁)	1.115	0.146 (33)		II	III	IV	V												
28/07/2000	1.120	0.077 (62)					V												
24/09/1999	1.144	0.085 (221)					V												
08/07/2000	1.153	0.084 (36)					V	VI											
08/08/2001 (R ₂)	1.194	0.115 (61)						VI	VII										
21/09/2001 (R ₄)	1.208	0.076 (57)							VII	VIII									
15/10/2001 (R ₅)	1.217	0.073 (58)							VII	VIII									
14/11/2001 (R ₇)	1.234	0.074 (52)								VIII									
30/10/2001 (R ₆)	1.237	0.068 (51)								VIII									
01/09/2001 (R ₃)	1.289	0.091 (60)																	IX

la condition des poissons s'est stabilisée pour les 3 lots dans une gamme de valeurs moyennes de 1,20 à 1,26 (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). Quand les soles ont été relâchés dans le mésocosme, elles avaient des valeurs de K proches des valeurs minimales observées dans la nourricerie en 1999 et 2000 (Groupes I et II, Tableau II.5). Ces poissons ont atteint en un mois une valeur moyenne de K équivalente au maximum observé en mer et même des valeurs significativement plus élevées à partir du mois d'août (Groupes VI à IX).

II.3.3. Variations de la croissance somatique et de l'otolithe

Les relations linéaires entre les valeurs logarithmiques de la masse des sagittae et de la longueur totale des soles prélevées en mer sont fortement significatives ($R^2 = 0,9401$ $p = 0,0001$ et $R^2 = 0,9235$ $p = 0,0001$ pour 1999 et 2000, respectivement). Les ANOVA ont montré des variations très faibles ou non-significatives des résidus de ces relations linéaires, classés en fonction de la longueur totale ($R^2 = 0,0467$; $F = 2,3702$; $p = 0,04$ et $R^2 = 0,0216$; $F = 1,4236$; $p = 0,2152$ pour 1999 et 2000, respectivement) (Figure II.6).

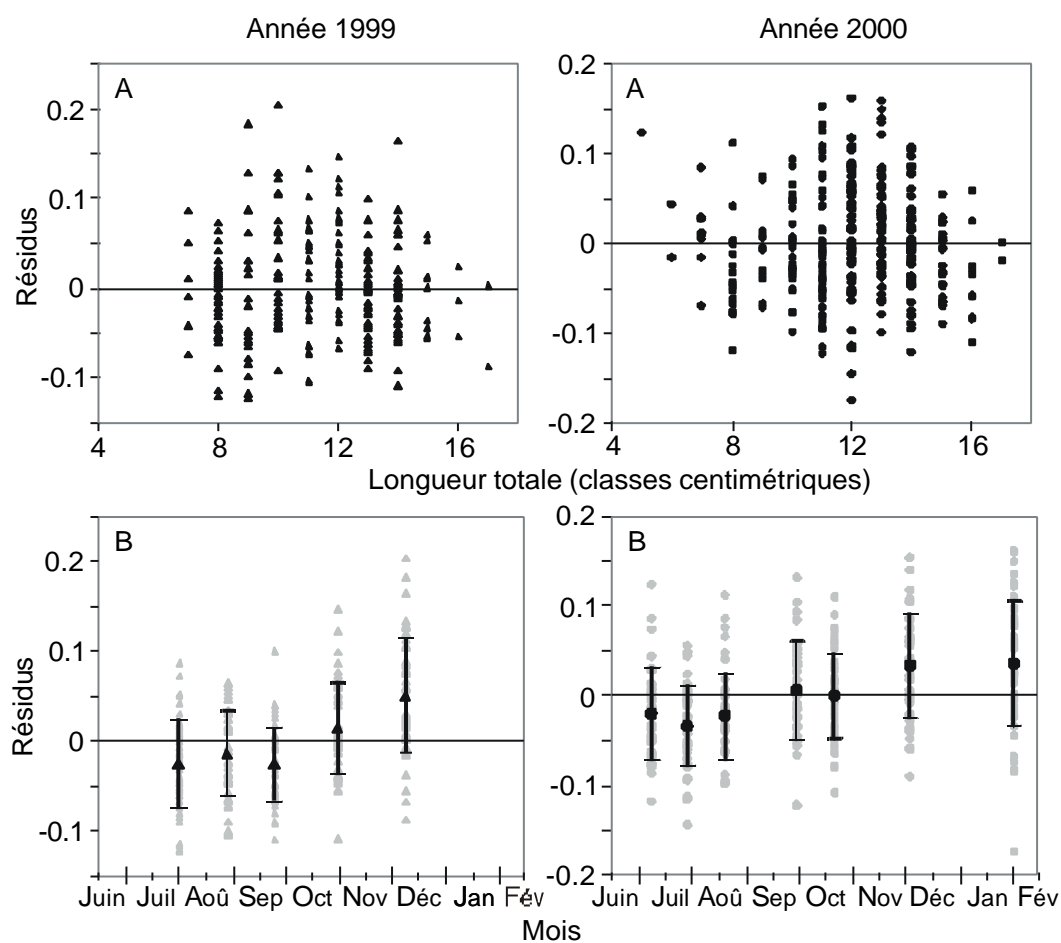


Figure II.6 - Résidus des relations linéaires établies entre le Log_{10} de la masse de l'otolithe en fonction du Log_{10} de la longueur totale des soles pour les campagnes en mer de 1999 et 2000. Les résidus sont représentés en fonction (A) de la longueur totale des poissons et (B) des dates de prélèvement avec, pour chaque date, les valeurs moyennes des résidus mettant en évidence les tendances saisonnières (les barres verticales indiquent l'écart-type).

Au contraire, les variations étaient significatives lorsque les résidus étaient classés en fonction des dates de prélèvement ($R^2 = 0,2537$; $F = 20,6518$; $p = 0,0001$ et $R^2 = 0,2171$; $F = 14,2424$; $p = 0,0001$ pour 1999 et 2000, respectivement). L'ANOVA montre des différences significatives entre les résidus moyens de la période estivale, en comparaison à la période automne-hiver pour les deux années (Tableau II.6). Les valeurs moyennes des résidus étaient négatives pendant l'été (Groupe I) et ont augmenté pour atteindre des valeurs positives en

automne (Groupes III et IV), alors que les poissons présentaient un arrêt de croissance en taille. Ces variations sont la preuve de modifications dans le rapport entre la croissance somatique et celle de l'otolithe.

Tableau II.6 - Résultats de l'ANOVA et des tests post-hoc (basés sur le test t de Bonferroni), pour les 2 campagnes en mer (1999 et 2000), effectués sur les résidus des régressions linéaires entre le Log_{10} de la masse de l'otolithe en fonction du Log_{10} de la longueur totale des poissons, les résidus étant regroupés en fonction des dates de prélèvements.

Dates de prélèvement	Moyennes des résidus	Groupes			
28-juil-2000	-0,0336	I			
24-sept-1999	-0,0263	I			
31-juil-1999	-0,0252	I			
19-août-2000	-0,0228	I	II		
08-juil-2000	-0,0197	I	II		
28-août-1999	-0,0137	I	II		
20-oct-2000	0,0001	I	II	III	
29-sept-2000	0,0055	I	II	III	
30-oct-1999	0,0145		II	III	IV
02-déc-2000	0,0340			III	IV
31-janv-2001	0,0361			III	IV
08-déc-1999	0,0503				IV

ANOVA : dl = 11; F = 14,24; p = 0,0001

II.4. Discussion

En mer et, dans une moindre mesure, dans les bassins de terre utilisés comme mésocosmes, la plupart des facteurs agissant sur les jeunes soles co-varient avec les événements climatiques périodiques (des rythmes tidaux, nyctéméraux aux saisons) ou aperiodiques (e.g. hydrodynamisme induit par le vent, crises hypoxiques). Ces événements climatiques vont réguler la disponibilité des proies, augmenter la variabilité de l'habitat et ainsi affecter le métabolisme des poissons (Yamashita *et al.* 2001) et la croissance (Phelan *et al.* 2000). Une première voie affectant la croissance passe par une réduction de l'énergie ingérée utilisable via des facteurs de contrôle (principalement la température) et des facteurs limitants (oxygène et ressources en nourriture). La deuxième voie est d'augmenter les dépenses énergétiques de l'animal par ces mêmes facteurs de contrôle et limitants ou par des facteurs masquants variés (i.e. stress environnementaux). Les soles du groupe 0 du golfe de Gascogne ont montré qu'elles pouvaient atteindre avant l'hiver des tailles moyennes (longueur totale) de 9 à 13 cm, avec des variations locales qui dépendent à la fois des années et des

nourriceries considérées (Marchand *et al.* 1996; Gilliers *et al.* 2004b; cette étude). Contrairement à notre hypothèse d'une prépondérance de la régulation par la température de la croissance, un arrêt de croissance a été enregistré par deux fois dès le début de l'automne dans une nourricerie du golfe de Gascogne (Tableau II.2, Figure II.3), les températures n'étant pas encore de nature à limiter fortement la croissance (autour de 19°C, Figure II.2A). Dans quelle mesure cette croissance représente-t-elle réellement le potentiel des jeunes soles de cette nourricerie médio-atlantique ou peut résulter d'éventuels biais dus à l'échantillonnage? La question de facteurs environnementaux interagissant avec une régulation de la croissance d'abord thermo-dépendante est discutée à partir des résultats obtenus en mésocosme, ces derniers nous donnant des indices directs ou indirects des effets de divers facteurs et nous permettant de poser de nouvelles hypothèses quant à leur implication dans les variations de croissance observées en mer.

II.4.1. Echantillonnage en mer

Les distributions de la taille des poissons prélevés en mer en 1999-2000 étaient normales pour la plupart des échantillons, à l'exception de ceux de juillet pour les 2 années et de celui d'octobre 2000. En juillet, cela témoigne de l'efficacité réduite de l'engin de pêche utilisé pour des juvéniles de moins de 5 cm (Dorel *et al.* 1989) entraînant une probable surestimation des tailles moyennes pour le mois de juillet et une sous-estimation des taux de croissance estivaux. Aucune explication claire n'a pu être donnée concernant l'échantillon d'octobre 2000. En échantillonnant dans des zones plus profondes de la nourricerie, l'objectif était de réduire le biais dû à un éventuel départ plus au large des poissons au fur et à mesure qu'ils grandissaient. Dans les nourriceries situées plus au nord, les juvéniles de soles ont montré qu'ils effectuaient des migrations dans des eaux plus profondes pendant l'hiver, sachant que, dans ces nourriceries, la profondeur n'excédait pas 20 m (voir: Riou *et al.* 2001; Van der Veer *et al.* 2001; Amara 2003). Cela est également vrai dans le golfe de Gascogne, mais avec des variations des conditions hivernales qui dépendent des débits des principales rivières. Ainsi, dans des nourriceries estuariennes telles que celles de la Loire ou de la Vilaine (Koutsikopoulos *et al.* 1989a; Dorel *et al.* 1991; Marchand *et al.* 1996), à la fois la température et la salinité peuvent brutalement diminuer et donc inciter les poissons (principalement les soles du groupe 1+) à se réfugier dans des eaux plus marines des baies et embouchures des estuaires. Dans des baies semi-fermées sous faible influence d'apports d'eaux douces continentales, telles que la baie de Bourgneuf ou les pertuis Charentais,

l'influence marine reste prédominante et les variations de températures enregistrées au cours des 10 dernières années montrent des conditions hivernales relativement clémentes, avec des températures moyennes qui ne descendent jamais en-dessous de 9°C pendant les mois les plus froids (décembre, janvier et février, Figure II.7A ; voir également Soletchnik *et al.* 1998). L'une des preuves de contraintes thermiques réduites dans ces baies est la capture des jeunes soles à proximité de la côte l'hiver (Figure II.1).

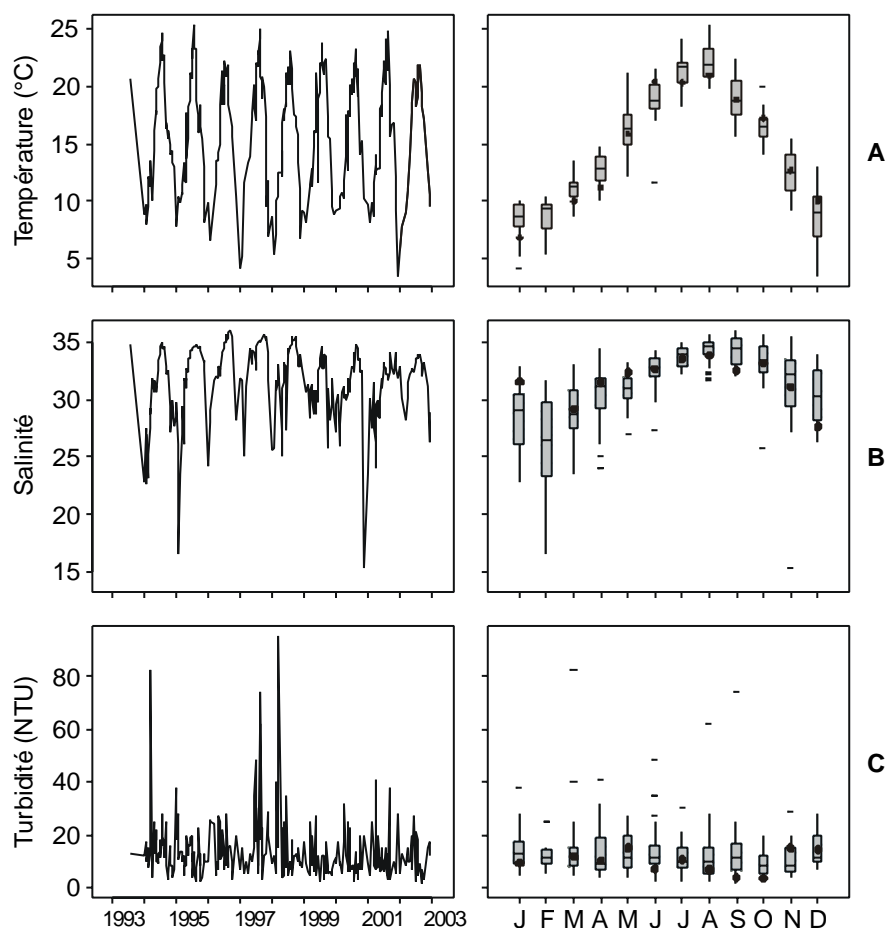


Figure II.7 - Variations de (A) la température, (B) la salinité et (C) la turbidité de l'eau de mer dans la nurserie du pertuis Breton au cours d'une période de 10 années. Les graphiques à gauche montrent les variations annuelles et à droite, les box-plots présentent les variations mensuelles (© REPHY-Ifrermer, base de données Quadrigé).

Cependant, les résultats de l'échantillonnage d'hiver pourraient être la conséquence d'un mode de distribution bathymétrique des poissons en fonction de leur taille, avec remplacement des poissons plus âgés par des poissons plus jeunes, plutôt qu'un réel arrêt de croissance. Cette hypothèse a été testée en analysant les résidus de la relation de la longueur des poissons en fonction de la masse de leurs otolithes. Si des poissons plus jeunes de même taille avaient remplacé de plus vieux poissons, au mieux auraient-ils dû présenter des otolithes aussi lourds que ces derniers. Autrement dit, un découplage de ces relations pourrait indiquer des changements de taux de croissance et / ou un arrêt de croissance (e.g. Huuskonen &

Karjalainen 1998, voir revue *in* : Wright *et al.* 2001). Ce découplage a été observé au cours de notre étude : l'augmentation de la masse des otolithes pour des poissons de mêmes tailles a pour résultat des différences significatives des résidus entre les échantillons d'été et d'automne-hiver. (Tableau II.6, Figure II.6). Ces résultats n'excluent pas totalement un éventuel mouvement des jeunes soles vers des eaux plus profondes avant l'hiver, mais ils nous permettent de minimiser ce biais. Ils suggèrent plutôt que s'il existe une dispersion automnale au sein de la nurricerie du pertuis Breton, elle affecte probablement toutes les classes de taille de la même manière.

II.4.2. Croissance potentielle et modèles dépendants de la température

Les résultats obtenus au cours de notre expérience en mésocosme (Figure II.4) ont montré un bon ajustement avec les modèles de croissance disponibles pour la sole, basés sur la température (Irvin 1973; Fonds 1979). La description des périodes estivales de croissance rapide, plus fidèle par le modèle d'Irvin que par celui de Fonds, peut être liée à des limitations de nourriture pendant les expériences de Fonds (voir Baynes & Howell 1993; Howell 1997). Une réévaluation du modèle de Fonds (Van der Veer *et al.* 2001) conduit à une croissance potentielle plus élevée que celle décrite par le modèle d'Irvin: les taux de croissance maximum obtenus en condition d'alimentation en excès augmentent de façon linéaire depuis 0,5 à 1,5 mm.jour⁻¹ dans une gamme de température de 10 à 18°C. Au-dessus de 20°C, on observe toujours une progression plus réduite du taux de croissance, avec une valeur maximale de 1,85 mm.jour⁻¹ atteinte à 24°C. Ces températures élevées, souvent enregistrées l'été dans les nurriceries du golfe de Gascogne (Figure II.2A et Figure II.7A), peuvent aussi être atteintes sous d'autres latitudes, e.g. dans la mer de Wadden (Jager *et al.* 1993) et dans l'estuaire du Tage (Cabral & Costa 1999). Cela peut expliquer les taux de croissance élevés rapportés par Jager *et al.* (1995, 1 mm.jour⁻¹ en moyenne) et Cabral (2003, 1,51 mm.jour⁻¹), alors qu'au sein d'autres nurriceries, les taux de croissance estivaux étaient plus faibles, variant en fonction des années et de la zone considérées : 0,42-0,57 mm.jour⁻¹ (Rogers 1994), 1 mm.jour⁻¹ (Van der Veer *et al.* 2001) et 0,68 mm.jour⁻¹ (Amara 2003).

Une attention toute particulière doit être portée à l'utilisation des modèles de croissance de la sole pour évaluer les performances et conclure sur d'éventuelles limitations de croissance: les modèles de croissance disponibles, basés sur la température, ne représentent pas toujours la croissance maximale. Cependant, ces modèles procurent une ligne directrice utile pour l'analyse des variations saisonnières du taux de croissance. Ils présentent en effet

des caractéristiques similaires, notamment l'existence d'une relation linéaire entre le taux de croissance et la température dans la gamme des 10 à 20°C, seuil au-dessus duquel cette relation s'incurve situant la température de croissance optimale dans la gamme des 23 à 25°C. Lorsque les facteurs interagissant avec la croissance sont absents ou constants (e.g. facteurs dépendants de la densité), seule la température contribue significativement aux variations de taille observées (Rijnsdorp & Van Beek 1991; Van der Veer *et al.* 2001; Amara 2003). Cela a été confirmé par les résultats de notre expérience en mésocosme, les taux de croissance moyens observés l'été (0,92 mm.jour⁻¹) et notamment l'automne (0,40 mm.jour⁻¹) étant proches des valeurs prédites (Tableau II.3). Ces résultats en mésocosme renforcent nos conclusions d'un arrêt de croissance prématuré en mer à l'automne, qui ne peut être seulement expliqué par les températures observées.

II.4.3. Contraintes abiotiques de l'habitat

Outre qu'elle régule la croissance, la température agit sur les caractéristiques hydrologiques et tout particulièrement l'oxygène dissous dans l'eau. Si des évènements hypoxiques sont susceptibles d'expliquer, au moins en partie, une limitation de la croissance en estuaires (Koutsikopoulos *et al.* 1989b; Marchand 1993), Massabuau & Forgue (1995) ont mis en évidence que les besoins en oxygène chez les poissons étaient moindres que ce qui était couramment supposé ('low PO₂ strategy'). Chez la sole, les niveaux d'oxygène limitants pour l'activité métabolique sont situés entre 40 et 75% de saturation en air (Van den Thillart *et al.* 1994; Lefrançois & Claireaux 2003). Des évènements hypoxiques se sont produits dans le mésocosme mais il est difficile de savoir s'ils ont été suffisamment longs pour réduire significativement la croissance. En mer, au moment où la croissance est réduite à l'automne, la demande des poissons en oxygène diminue également en raison de températures décroissantes. Il faut noter que les crises d'hypoxie dans les pertuis Charentais sont des évènements locaux et sporadiques (Soletchnik *et al.* 1998), en raison probablement des faibles apports des rivières, de renouvellements d'eau quotidiens et d'un hydrodynamisme important. Ce contexte explique également les faibles variations saisonnières de la salinité dans le pertuis Breton, exception faite des hivers 1995 et 2000 (Figure II.7C et B). La croissance des juvéniles de la sole n'étant pas affectée dans une gamme de salinité de 10 à 40 (Fonds 1975; Champalbert *et al.* 1992), il semble difficile d'attribuer un rôle à la salinité dans les variations saisonnières de croissance observées.

La lumière (tout particulièrement la longueur du jour) agit sur la croissance des poissons par l'intermédiaire de contrôles hormonaux et peut également affecter les capacités de croissance à travers une réduction de l'efficacité de conversion alimentaire (voir revue *in* : Boeuf & Le Bail 1999). En condition de température constante et d'alimentation optimale, une diminution des taux de croissance chez les jeunes soles a été décrite et attribuée à des cycles saisonniers (Fonds 1979). Cette hypothèse, suggérée par nos résultats obtenus en mer, s'avère difficile à défendre au regard de l'absence d'une telle variation de croissance saisonnière au cours de l'expérience en mésocosme : en dépit d'une réduction de 38% de la longueur du jour (Figure II.2B), les taux de croissance étaient proches des valeurs prédites par les modèles. Dans les pertuis Charentais, la pénétration de la lumière est réduite voire nulle en raison de la remise en suspension par les marées des vases et micro-organismes (voir revue *in* : Guarini *et al.* 2000). Par ailleurs, la sole est incitée à l'enfouissement en conditions d'intensité lumineuse normale (Ellis *et al.* 1997) et elle réduit les risques de fortes luminosités en colonisant principalement les zones subtidales des nourriceries (Berghahn 2000). A l'inverse, cette espèce s'arrange très bien de très faibles éclaircissements (Castelbon *et al.* 1991) : en utilisant principalement ses aptitudes olfactives et mécano-réceptives, elle capture ses proies de nuit (Kruuk 1963; Appelbaum *et al.* 1983; Lagardère 1987; Harvey 1996). C'est en invoquant une telle capacité que Amara (2003) explique que la réduction de la lumière du jour en automne-hiver dans les nourriceries côtières n'affecte pas la croissance de la sole, contrairement à la plie (*Pleuronectes platessa*). Concernant la turbidité, par son interaction avec la lumière, elle favorise l'évitement des prédateurs pour les espèces estuariennes qui fréquentent généralement des eaux turbides. A l'inverse, la turbidité peut représenter une contrainte capable de générer des surcoûts énergétiques chez le poisson afin d'assurer des activités telles que la respiration ou la nage. Cependant, dans l'estuaire de la Tamise, des charges très importantes en matériel particulaire ne permettent pas d'expliquer la distribution de la sole (Araujo *et al.* 2000; Power *et al.* 2000). Sur la base d'observations expérimentales et de terrain, Cyrus & Blaber (1987) ont montré que les poissons marins présentaient différents niveaux de tolérance à la turbidité, les espèces estuariennes tolérant des 'turbidités intermédiaires' (10-80 NTU) ou étant indifférentes. Le mésocosme a montré indirectement que la sole appartient certainement à cette dernière catégorie, toutes les matières en suspension décantant dans ce type de bassin et formant une épaisse couche de vase. Cela n'a pas empêché les soles de survivre et d'atteindre des taux de croissance élevés au cours de l'expérience. Dans les pertuis Charentais, en dépit d'une influence estuarienne réduite, la turbidité est l'une des caractéristiques permanentes de ces baies dédiées à la conchyliculture et soumises aux cycles d'évènements 'd'érosion/ dépôt'

des vases fluides régulés par la marée (Bassoullet *et al.* 2000), de telle manière que moins la nourricerie est profonde et plus la colonne d'eau est turbide. Dans le pertuis Breton, les valeurs moyennes de turbidité sont plus faibles qu'en estuaires avec des niveaux généralement en dessous de 20 NTU et sans tendance saisonnière (Figure II.7C), telle que nous l'avons également observé au cours de notre étude (Figure II.2D). Cependant, l'étendue des vasières explique les enregistrements de niveaux élevés (proches 90 NTU), au-dessus de la gamme des 'turbidités intermédiaires' mesurées dans les nourriceries de soles estuariennes (> 80 NTU, Marshall & Elliott 1998). Si l'on considère que les vasières situées dans les zones peu profondes constituent une nourricerie potentielle, les jeunes soles qui colonisent ces zones doivent avoir été plus exposées à ce type de contraintes et auraient dû présenter des taux de croissance plus faibles que ceux prédits par les modèles. Cela n'a pas été observé (Tableau II.3), ce qui pourrait confirmer une bonne adaptation comportementale et physiologique permettant aux poissons d'exploiter efficacement la nourricerie.

Finalement, les contraintes hydrodynamiques (tempêtes, courants de vives-eaux) pourraient également réduire la croissance des soles en affectant leur comportement ou en augmentant leurs dépenses énergétiques (Gibson 1994; Ehrich & Stransky 1999). Plutôt que les courants de marée, que les soles sont capables d'utiliser pour aller se nourrir ou effectuer les migrations saisonnières (Marchand & Masson 1988; Greer Walker & Emerson 1990), la circulation des masses d'eau due aux vents peut probablement engendrer des dépenses supplémentaires pour les jeunes soles ayant colonisés les zones près du rivage. Peu de données sont disponibles concernant l'hydrodynamisme induit par le vent dans les pertuis Charentais (Le Hir *et al.* 2000), tout particulièrement au moment des évènements dépressionnaires d'automne, mais nos deux années de campagne en mer nous ont confirmé les conditions relativement protégées de ce type de baies ce qui suggère que ces évènements ne peuvent seuls expliquer un arrêt de croissance prématuré. Les résultats de l'expérience en mésocosme pourraient ainsi être dus à l'absence de contrainte hydrodynamique, notamment liée à la marée, qui représente l'une des différences majeures avec le milieu naturel.

II.4.4. Contraintes biotiques de l'habitat

La différence de condition et de croissance entre les soles élevées en mésocosme et les soles échantillonnées en mer pourrait dépendre des moindres dépenses énergétiques des poissons dans nos bassins expérimentaux au regard de contraintes réduites par comparaison au milieu naturel : pas de courants de marée ou de stress dû au vent, mouvements moindres

pour la recherche de nourriture, absence de prédateurs. Cela peut probablement expliquer que les poissons expérimentaux aient pu allouer plus d'énergie vers la croissance tout en conservant une capacité métabolique équivalente aux poissons sauvages. La part de l'énergie ingérée chez les juvéniles de poissons repose sur l'allocation à la croissance ou au stockage, conserver des réserves énergétiques étant essentiel en particulier pour faire face à des situations de stress (Booth & Keast 1986). Chez les jeunes soles, un indice de condition (K) en dessous d'une valeur de 0,9 témoigne d'un changement métabolique qui a été démontré comme pouvant résulter d'une limitation de nourriture jusqu'au point d'un épuisement des réserves lipidiques, les protéines devenant alors la principale source d'énergie (Fonds *et al.* 1989). Au début de l'expérience en mésocosme, la faible condition des poissons en élevage (0,99 – 1,05, Tableau II.4) provient de la faible condition qui était la leur avant la capture (Figure II.5). La période de faible croissance qui a suivi pendant une quinzaine de jours peut être expliquée partiellement par le besoin de récupération après les stress de capture et de manipulation (Flos *et al.* 1989; Huber *et al.* 1989). Très rapidement, les poissons ont atteint un niveau de condition élevé, avec des valeurs de K plus élevées même à l'automne (1,21 – 1,29, Tableau II.5). Un renouvellement des ressources énergétiques a pu permettre une reprise de croissance, comme cela a été déjà observé chez les juvéniles de la morue *Gadus morhua* (Grant & Brown 1999). Cet intervalle entre augmentation de la condition et reprise de la croissance est en accord avec nos conclusions sur une saison de croissance raccourcie au sein de la nourricerie qui serait expliquée par un faible statut en termes de ressources énergétiques pour les soles du groupe 0. De plus, cet arrêt apparaît comme résultant d'une diminution du K des jeunes soles à l'automne à la suite d'un niveau de condition moyen pendant l'ensemble de la saison de croissance. En effet, chez les poissons prélevés en mer, les valeurs de K étaient proches des niveaux enregistrés par Irvin (1973) chez des poissons faiblement nourris (K = 1,05), alors que le K des soles élevées en mésocosme était proche de poissons nourris *ad libitum* (K = 1,24). A l'échelle du golfe de Gascogne, les comparaisons effectuées entre nourriceries de soles à l'automne indiquent que la condition des soles du groupe 0 dans le pertuis Breton est la plus faible (K = 1,06, C. Gilliers pers. com., Gilliers *et al.* 2004b). Des études menées actuellement sur des indices lipidiques étayent ce cas particulier de réserves énergétiques relativement basses chez les soles du groupe 0 de la nourricerie du pertuis Breton (R. Galois pers. com.).

Ces résultats suggèrent que la nourriture est de faible qualité, disponibilité et/ou quantité, ce qui ajouté aux contraintes abiotiques affecte le métabolisme des poissons (Neill *et*

al. 1994) et les paramètres de croissance. Un déficit de nourriture peut avoir de multiples origines, en interactions probables avec l'étendue de la nourricerie et/ou l'abondance des consommateurs. Avec leur configuration de baies semi-fermées, les pertuis Charentais sont caractérisés par des apports estuariens réduits. Cette situation peut probablement limiter l'étendue de l'habitat et/ou restreindre les apports nutritifs associés aux rivières et par conséquent la production du réseau trophique (Kimmerer 2002). Le Pape *et al.* (2003a) ont montré que le débit des rivières était positivement corrélé à l'abondance des jeunes soles dans la nourricerie de la baie de Vilaine, et ceci en liaison avec un enrichissement du réseau trophique comme cela a été également montré pour les soles de méditerranée (Salen-Picard *et al.* 2002). Par ailleurs, les densités de jeunes soles dans le pertuis Breton sont parmi les plus élevées pour l'ensemble des nourriceries du golfe de Gascogne (Le Pape *et al.* 2003b). Au demeurant, ces estimations sont relativement faibles, de 7,2 jusqu'à 19,2 individus.1000m⁻² (Guérault *et al.* 1996), comparées aux valeurs données pour les nourriceries situées plus au nord (Rogers 1994; Van der Veer *et al.* 2001). Concernant l'effet de la densité sur la croissance des jeunes soles, les études menées en milieu naturel n'ont souvent pas donné de résultats convaincants et les auteurs ont généralement supposé que la capacité de charge des nourriceries n'était jamais atteinte. Par exemple, en dépit de variations de densité importante en mer de Wadden, de 20 jusqu'à 350 individus.1000m⁻² au cours d'une période de 20 ans, le taux de croissance estimé pour les jeunes soles (1 mm.jour⁻¹ environ) est resté équivalent (Van der Veer *et al.* 2001). Les résultats obtenus dans notre mésocosme ont montré sans équivoque une meilleure condition et performance de croissance pour des densités finales élevées (300 individus.1000m⁻² environ). En accord avec les travaux de Fonds & Saksena (1977), une sole de 13 cm (longueur totale), élevée expérimentalement à une température constante de 15°C (taille et température moyennes observées à l'automne dans la nourricerie du pertuis Breton) accroît sa consommation de nourriture d'environ 60% en comparaison à son statut estival (8 cm et 21°C). Cela implique que la quantité des ressources disponibles et/ou leur qualité étaient suffisante dans le mésocosme pour, non seulement maintenir la biomasse introduite, mais également, supporter une augmentation de cette biomasse et permettre un stockage de réserves par les jeunes soles. En mer, au contraire, les soles du groupe 0 sont apparues incapables de conserver un niveau de ressources énergétiques suffisant pour leur permettre, au moins, de réaliser les mêmes performances de croissance et d'atteindre une taille comparable à l'hiver.

L'hypothèse d'une faible compétition inter-spécifique pour la nourriture et l'habitat a été développée au regard des chevauchements trophiques limités parmi les différentes espèces de poissons plats (Rogers & Jinadasa 1989; Rogers 1994; Amara *et al.* 2001) et d'une partition spatiale et/ou temporelle des ressources (Henderson & Holmes 1991; Cabral & Costa 1999). Cependant, en contraste avec les conditions du mésocosme, une nourricerie naturelle comprend une communauté multi-spécifique qui peut très certainement renforcer la compétition pour la nourriture au sein des benthophages (invertébrés et vertébrés). Par exemple, un déficit de ressources en nourriture a été démontré chez les jeunes plies à cause du crabe *Carcinus Maenas* (Berghahn 1987). Quelle que soit l'espèce considérée, les jeunes poissons ont généralement une gamme potentielle de proies plus restreinte que les poissons plus âgés (Piet *et al.* 1998), avec un réajustement probable du degré de chevauchement de leurs régimes alimentaires respectifs en fonction de l'abondance des proies (Carter *et al.* 1991). A l'échelle de la saison, l'évolution de la production des proies que constituent les assemblages benthiques côtiers a été peu étudiée, mais il est généralement admis qu'une diminution de la densité et de la biomasse apparaît à partir de l'automne (Dauvin 1994; Amara 2003) ainsi qu'une réduction de la qualité et/ou de la disponibilité des proies (Zwarts 1991). Considérant qu'une limitation de nourriture explique l'arrêt automnal précoce des juvéniles de la sole du pertuis Breton, des interactions plus complexes pourraient également être à l'origine de cette limitation des ressources au sein du réseau trophique. En plus d'une conchyliculture toujours plus étendue, cette nourricerie supporte le développement d'espèces envahissantes telle que la crépidule (*Crepidula fornicata*) Les phénomènes observés dans le bassin de Marennes-Oléron et la baie de Brest (Sauriau *et al.* 1998; Chauvaud *et al.* 2000) interviennent probablement aussi dans la nourricerie du pertuis Breton : les bancs de crépidules imposent d'importantes contraintes en transformant les sédiments en fonds grossiers et représentant de probables compétiteurs des proies potentielles de la sole présentes sur les substrats meubles. Enfin, un aspect généralement non considéré dans les nourriceries atlantiques de la sole est que l'altération de la qualité des habitats est reconnue comme favorisant la susceptibilité des hôtes envers les parasites (Lafferty & Kuris 1999). Une infection parasitaire chez la sole du pertuis Breton par un métacercarie de digène a été récemment mise en évidence (§Chapitre VII, Laffargue *et al.* 2004), ce qui pose de nouvelles questions sur d'éventuels effets comportementaux et métaboliques.

En conclusion, les résultats du mésocosme nous ont donné une preuve directe d'une croissance des soles du groupe 0 contrôlée par la température. Par contre, ils n'ont montré

d'effet significatif de la lumière sur une régulation saisonnière de la croissance. Aucune preuve de l'effet de contraintes liées à des conditions d'hypoxie, à la salinité ou encore aux niveaux de turbidité intermédiaires n'a été obtenue, ni en mésocosme ni en mer. L'augmentation probable des coûts métaboliques due à l'hydrodynamisme ou d'autre 'facteurs masquant', tels que de fortes turbidités, n'est pas nettement mise en évidence par l'expérience en mésocosme. Les résultats ont fait ressortir que les performances de croissance des jeunes soles dans la nurricerie (taux de croissance, taille atteinte au premier hiver) étaient en dessous des potentialités de l'espèce et ceci indépendamment de leur situation latitudinale puisqu'une croissance maximale a été observée dans les conditions du mésocosme. Ainsi, une limitation de la nourriture pourrait être la caractéristique la plus importante de la nurricerie du pertuis Breton, aggravant l'effet des contraintes abiotiques. Dans cette nurricerie, l'altération des capacités de croissance des juvéniles peut être utilisée comme révélateur de stress environnementaux capables d'agir sur le fonctionnement même de la nurricerie. Si l'arrêt de croissance prématuré est le résultat d'un compromis entre maximiser la taille et maintenir suffisamment de réserves énergétiques pour passer l'hiver, de faibles indices de condition pourraient constituer un signal d'alerte. Cela pourrait également indiquer que les jeunes soles sont proches d'un point de rupture et ne sont plus capables de supporter une pression environnementale accrue.

Chapitre III. Variations des concentrations en hormones thyroïdiennes de la sole *Solea solea* dans une nourricerie médio-atlantique des côtes de la France et saisons : quels types de relations?

Article pour soumission : Laffargue P, Lacroix A, Lagardère F, Trouvé C, Pineau P et Bodoy A. Changes of thyroid hormones in field-collected sole *Solea solea* from a mid-Bay of Biscay nursery area (French Atlantic coasts) and seasonal cycles. Mar. Biol.

Résumé : Nous avons utilisé le dosage par radioimmuno-analyse des hormones thyroïdiennes (TH) de soles juvéniles (*Solea solea*) pour tenter de discriminer comment les fluctuations de l'environnement peuvent influencer les performances biologiques des individus dans une nourricerie située au milieu du golfe de Gascogne (pertuis Charentais). Les concentrations en TH plasmatiques (thyroxine T_4 et triiodothyronine T_3) ont été mesurées chez des poissons prélevés en mer à une profondeur < 5 m au cours de 10 campagnes bimestrielles (décembre 2001 – avril 2003). Les concentrations en T_4 et T_3 varient respectivement de 0,4 à 9,2 et de 0,4 à 10,4 ng.ml⁻¹. Les maxima hormonaux couvrent la période hiver-printemps ; les niveaux des TH diminuent durant l'été pour atteindre un minimum automnal. Ces changements ne sont pas clairement corrélés au cycle saisonnier de la température et encore moins de la photopériode. Par contre, une relation négative existe entre les deux hormones et la salinité et positive avec le taux de réplétion de la partie antérieure du tube digestif, ce qui découle d'un probable lien entre le niveau des TH et la prise alimentaire. L'activité alimentaire, intense de l'hiver au printemps, atteste d'une capacité à se nourrir qui diminue de l'été à l'automne. Ces résultats suggèrent qu'un ensemble d'événements concourt pour amoindrir, notamment en automne, la qualité de l'habitat. Ce cycle hormonal paraît saisonnier, ce qui peut nous aider à interpréter des variations de croissance non expliquées par l'environnement climatique mais ce point restera à établir sur plus d'une année.

III.1. Introduction

La fonction de nourricerie que remplissent pour la sole, *Solea solea*, les zones littorales et estuariennes a été étudiée depuis la Mer du Nord et la Manche (Amara *et al.* 2001; Van der Veer *et al.* 2001; Amara 2003; Eastwood *et al.* 2003; Gilliers *et al.* 2004a) à la façade atlantique (Cabral & Costa 1999; Amara *et al.* 2000; Le Pape *et al.* 2003a; Le Pape *et al.* 2003b; Gilliers *et al.* 2004b; Laffargue *et al.* submitted). Ces travaux ont montré que si les estuaires et baies peu profondes représentent des habitats privilégiés, l'abondance des juvéniles et leurs conditions de croissance sont très variables selon la nourricerie considérée. Pour les nourriceries du golfe de Gascogne, Le Pape *et al.* (2003b) soulignent que les plus fortes concentrations de juvéniles ont été enregistrées dans les pertuis Charentais. Les pertuis

consistent en un système de baies semi-encloses par les îles Charentaises mais où l'influence marine prédomine (Figure III.1). Cela est dû à l'action d'un régime macrotidal de marées semi-diurnes (6 m de marnage en vives eaux), non contrebalancée par les faibles débits des cours d'eau qui débouchent dans chacun des pertuis (environ $200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ d'apports d'eau douce en crues d'hiver, réduits à $10\text{-}20 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en fin d'été). Ce contexte géographique explique le déjà long passé de bassins conchylicoles qui est celui des pertuis Charentais, où les élevages de mollusques coexistent ou se surimposent localement aux nourriceries de la sole.

Les travaux récents sur les soles des pertuis Charentais convergent sur le constat d'un statut nutritionnel des juvéniles de cette nourricerie défavorable à l'automne (R. Galois, comm. pers.) et d'une taille d'entrée d'hiver inférieure à celle des juvéniles issus des autres nourriceries du golfe de Gascogne (Le Pape *et al.* 2003c; Gilliers *et al.* 2004b). Cet état résulte en fait d'une croissance sub-optimale pendant l'été et d'un fort ralentissement de la croissance somatique, si ce n'est un arrêt, intervenant dès l'équinoxe d'automne et non expliqué par l'évolution des températures (Laffargue *et al.* submitted). D'où notre hypothèse que d'autres mécanismes interviennent dans la régulation de la croissance, impliquant soit le changement de photopériode dû à l'évolution saisonnière (revue in : Boeuf & Le Bail 1999) soit d'autres événements propres aux pertuis Charentais.

C'est un fait avéré qu'une régulation endogène ou 'horloge interne' réglée sur la longueur du jour *via* l'axe neuro-endocrine, s'exerce sur l'ontogenèse et la croissance des poissons téléostéens (Lam 1985; Boeuf *et al.* 1999). Cette régulation semble concerner également l'activité thyroïdienne, qui fonctionne de façon cyclique chez certains poissons marins (Osborn & Simpson 1978; Eales & Fletcher 1982; Comeau *et al.* 2000). Le mode d'action des hormones thyroïdiennes (TH, thyroxine T_4 et triiodothyronine T_3) chez les poissons est complexe et pas totalement élucidé, étant données les nombreuses interactions possibles entre l'activité hormonale, le métabolisme et les facteurs du milieu (Gorbman 1969, Higgs 1979). Des progrès notables ont été obtenus grâce à l'étude des espèces qui font l'objet d'élevages aquacoles, notamment en ce qui concerne le rôle des TH dans l'organogenèse (Person-Le Ruyet & Boeuf 1991; De Jesus *et al.* 1993; De Jesus *et al.* 1998; Solbakken *et al.* 1999), la croissance (Boeuf *et al.* 1999) et leur implication dans la régulation de l'alimentation (Le Bail & Boeuf 1997). Il faut noter que si les niveaux circulants des TH sont sensibles aux états de stress (Leatherland 1985; Boeuf *et al.* 1999) les délais de réponse sont très variables selon les espèces et le contexte analysé (Bau & Parent 2000).

L'enjeu de cette étude était de préciser quels changements de l'habitat, en synergie ou non avec l'état physiologique du poisson, sont de nature à moduler la croissance des soles dans les pertuis Charentais. Les objectifs spécifiques ont été d'évaluer les niveaux circulants des TH de soles juvéniles prélevées en mer au cours d'un cycle annuel pour établir quelles relations existent entre ces valeurs et les stimuli externes, tout particulièrement les changements saisonniers de durée du jour et des facteurs hydro-climatiques associés. Outre les changements de concentration en TH, l'état physiologique des juvéniles a été approché à travers l'effet du sexe et de l'âge, la prise alimentaire récente (réplétion du tube digestif) et l'état des réserves en masse corporelle (indice de condition K de Fulton).

III.2. Matériel et Méthodes

III.2.1. Origine du matériel biologique

Les échantillons ont été prélevés au cours de 10 campagnes bimestrielles, réalisées de décembre 2001 à avril 2003 dans le pertuis Breton. Quelle que soit la saison, les prélèvements ont pu être réalisés en zone subtidale, dans la frange de la nurricerie de profondeur inférieure à 5 m (Figure III.1).

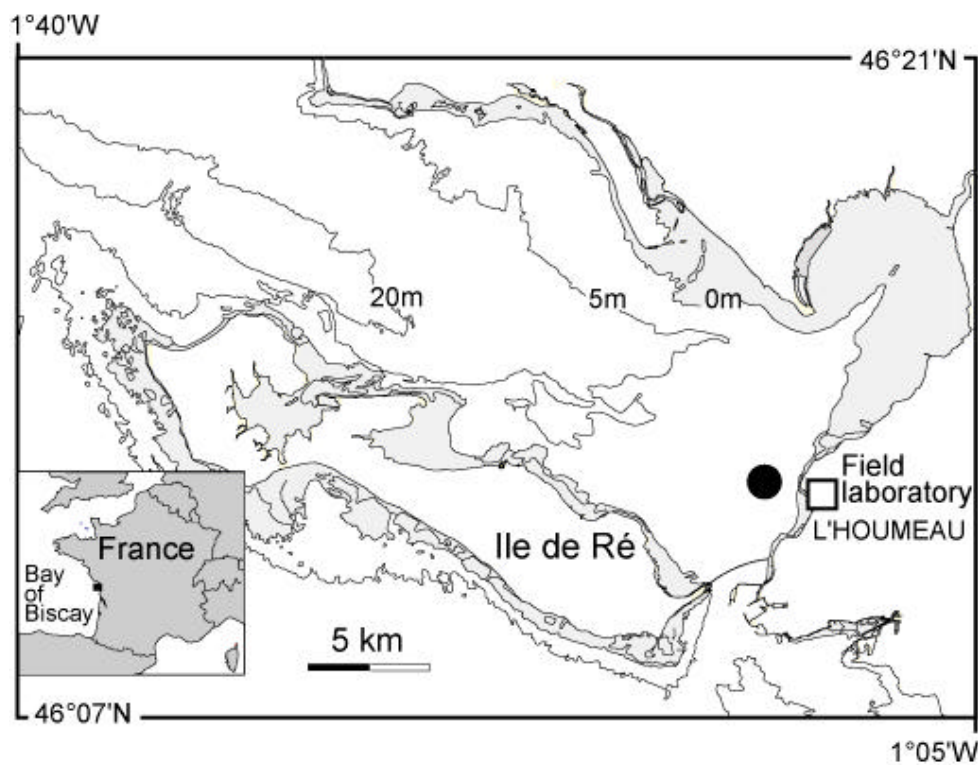


Figure III.1- Localisation de la zone de prélèvement et de mesure des données hydrologiques dans le pertuis Breton (●) et emplacement du laboratoire de terrain (□).

Les captures ont été opérées à bord d'un petit bateau de la pêche côtière artisanale (*Rescator* - J.M. Arruabarrena) de façon aussi standardisée que possible. Les pêches ont eu lieu exclusivement le matin au moyen du chalut à panneau autorisé pour la pêche côtière mais muni d'une chaussette de 20 mm en cul (maille étirée) afin de permettre la capture des petits individus. Chaque campagne comporte de 1 à 3 traits de chalut d'une durée maximale de 20 minutes. Ce type de bateau (< 10 m) n'autorisant pas le traitement complet des échantillons à bord, toutes les soles bien vivantes, de taille inférieure ou égale à 25 cm environ, ont été conservées pour être transférées au laboratoire de terrain du CREMA dans des bacs remplis d'eau de mer oxygénée par bullage.

III.2.2. Traitement des échantillons

Avant manipulation, chaque individu a été profondément anesthésié par une balnéation de 2 à 5 minutes, en fonction de la taille des poissons, dans une solution de phénoxy-éthanol à 0,25 ml.l⁻¹ d'eau de mer. Les poissons ont ensuite été mesurés au mm près en longueur totale (L_T), mesurée du bout du museau à l'extrémité de la nageoire caudale, et longueur standard (L_S), mesurée du bout du museau à la base des plaques hypurales de la nageoire caudale. Ils ont été pesés en masse totale humide (W_W) à 0,1 g près.

Une fois la prise de sang effectuée, différents organes ont été prélevés et les poissons congelés dans l'attente d'autres analyses. Les gonades ont été prélevées et pesées à 10⁻⁴ g près. Les gonades étant très dimorphes chez les soles, un simple examen macroscopique a permis l'identification du sexe. Pour établir l'intensité de la prise alimentaire avant la capture, les tubes digestifs ont été extraits et leur état de réplétion a été évalué selon une échelle à 5 critères (de 0 = vide, ¼, ½, ¾ à 1 = plein) appliqué à un tube digestif divisé en 3 parties : antérieure (de l'estomac à la 1^{ère} anse intestinale), moyenne (de la 1^{ère} à la 5^{ème} anse intestinale) et postérieure (de la 5^{ème} anse intestinale au rectum) (Lagardère 1987). Les otolithes (sagittae) ont été extraits pour la lecture de l'âge, basée sur la date de capture et l'absence (âge 0 ou 1) ou la présence (âge 1+) d'une ou plusieurs zones opaques (voir Panfili *et al.* 2002 pour la terminologie relative aux otolithes). Chez les juvéniles d'âge 1, cette zone est relativement large. Elle est de formation hivernale ou printanière dans les otolithes de sole de Méditerranée (Vianet *et al.* 1989) et du golfe de Gascogne (Guillou 1977).

III.2.3. Prélèvements de sang

Les poissons ont été sélectionnés dans une gamme de taille (L_T) comprise entre 13 et 25 cm (Figure III.2). En effet, la taille minimale des poissons pris en considération a été limitée par le volume de sang nécessaire aux analyses, sachant que ce volume est de l'ordre de 0,1 - 0,2 ml pour extraire un volume de plasma minimal dosable proche de 100 μ l.

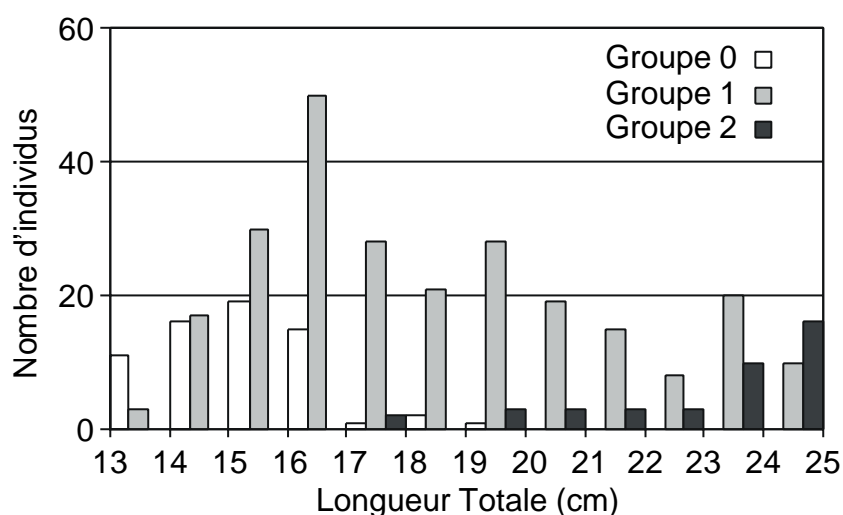


Figure III.2 - Distribution des tailles des échantillons de sole retenus pour l'analyse des concentrations hormonales et regroupés par classe d'âge (groupes 0, 1 et 2).

L'heure de prélèvement de sang a été notée pour chaque poisson, 2 à 3 personnes selon les campagnes opérant simultanément. Le délai moyen de prélèvement a varié de 3,3 à 4,9h, hormis pour l'échantillon du 8 décembre 2001 dont le traitement a requis 8,1h à cause de différents aléas (Tableau III.1). Si l'on exclut cet échantillon, le laps de temps écoulé entre la capture et la prise de sang, a été de 1,2 h au minimum et 7,3 h au maximum pour respectivement la première et la dernière des soles prélevées. Le sang est prélevé par ponction dans la région postéro-médiane de l'aorte dorsale (côté non pigmenté) au moyen de seringues aux aiguilles préalablement héparinées. Le sang est immédiatement centrifugé (2 minutes à 4000 $\text{tour}\cdot\text{min}^{-1}$). Le plasma est récupéré, placé dans un tube Eppendorf et congelé (-20°C) dans l'attente du dosage.

III.2.4. Dosage par radio-immuno analyse (RIA)

Les concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes totales (fractions libre et liée, T_4 et T_3) ont été dosées par la technique de radio-immuno analyse (RIA). Le dosage RIA repose sur le principe du dosage par compétition (Chopra 1978; Boeuf & Prunet 1985). Les anticorps spécifiques (sérum de lapin anti- T_3 , réf. T-2777 et anti- T_4 , réf. T-2652, SIGMA

USA) sont utilisés à la dilution finale de 1/120 000 et 1/1500 pour le dosage de T_3 et T_4 respectivement. Les antisérums sont dilués dans du tampon barbital 0,075 M, pH 8,4 en présence de sérum de lapin normal (0,75 $\mu\text{g}/\text{tube}$) et d'acide 8-anilino-1-naphtalène sulfonique (ANS, 0,250 mg/tube). Les traceurs iodés à haute activité spécifique (AMERSHAM BIOSCIENCE France, réf. IM 321, 114 MBq/ μg , et IM 141, 55,5 MBq/ μg , pour respectivement T_3 et T_4) ont été utilisés à la dilution correspondant à 10 pg d'hormone iodée par tube. Les gammes standard, obtenues à partir de L- T_4 (SIGMA T-2376) et T_3 (SIGMA T-2877) sont diluées dans du tampon barbital/gamma-globuline (bovine) à 6g.l⁻¹. Les échantillons de plasma (duplicats de 25 μl) sont mis à incuber 24 h à température ambiante avec l'anticorps et le traceur puis le dosage est arrêté par immunoprécipitation avec 15 μl de sérum de mouton anti-IgG de lapin (SMAL) par tube (12 h à 4°C). Après centrifugation, les tubes sont décantés et les culots comptés 2 min sur un scintillateur gamma (Packard). L'activité non spécifique (A_{ns}), due aux traces d'hormones marquées libre restant sur les parois du tube après élimination du surnageant, est évaluée lors de l'établissement de la gamme standard en réalisant un blanc (tube sans anticorps). L' A_{ns} est soustraite pour tous les résultats obtenus.

Chaque échantillon a subi plusieurs séries de dosages réalisées au fur et à mesure du déroulement des campagnes mais le dernier dosage, commun à l'ensemble des échantillons, a été retenu pour l'analyse des données. Au cours de chaque série, les dosages sont effectués en double sur chaque échantillon. Pour les quelques échantillons aberrants (mauvais doubles) du dosage final, nous avons retenu la valeur se répétant dans au moins 2 des autres séries de dosages. Pour toutes les séries de dosages, entre 5 et 9 échantillons de plasma de diverses espèces, de concentrations en TH connues, ont également été dosés et ont servi de référence pour estimer la variation relative de chacun des dosages. Pour la T_4 , la variation entre séries était 12,7 % (coefficient de variation inter-dosages) et la variation intra-dosages, de 4,6 %. De même pour la T_3 , avec 16,2 % et 2,1% de variations inter- et intra-dosages, respectivement.

III.2.5. Variables environnementales

Les données de température (°C) et salinité proviennent de relevés de quinzaine effectués sur notre zone de chalutage par le laboratoire Ifremer DEL (Direction de l'Aménagement Littoral) de L'Houmeau. Les données météorologiques (pression atmosphérique, P_{atm} en hPa) ont été enregistrées en continu par la station automatisée du laboratoire de terrain du CREMA.

III.2.6. Analyse des données et tests statistiques

Le nombre de poissons prélevés par campagne a varié de 20 à 44 individus, soit un total de 359 échantillons analysés (Tableau III.1). Les dosages réalisés à partir des plasmas de 10 à 42 individus ont été écartés (volume de plasma insuffisant et / ou dosages aberrants) et 317 valeurs pour la T_4 et 349 pour la T_3 ont été retenus pour le traitement des données. Pour chaque individu, nous avons calculé le rapport gonado-somatique (RGS (%)) = masse de la gonade (g) / masse totale humide (g) x 100 et l'indice de condition de Fulton K (g.cm^{-3}) = $100 \times \text{masse totale humide (g)} / L_S^3$ (cm).

Les analyses statistiques ont été réalisées à partir des logiciels Excel 97 et XLSTAT 4.3. Après transformation logarithmique des données, l'ANOVA et le test de Bonferroni ont permis de comparer les prélèvements bimestriels. Lorsque, malgré la transformation des données, les conditions d'application de l'ANOVA s'avéraient trop sévèrement violées (hétéroscédaticité significative mise en évidence par le test de Bartlett), l'ANOVA non paramétrique de Kruskal-Wallis a été utilisée, suivie du test non-paramétrique de comparaisons multiples de DUNN (Zar 1984). Nous avons retenu l'analyse de corrélation pour mettre en évidence les relations entre les variables mesurées. Nous avons utilisé la médiane comme descripteur des distributions mensuelles en T_4 et T_3 en raison de la forte asymétrie de ces dernières. La significativité des coefficients de corrélation calculés (coefficients de Spearman) a été évaluée par le méthode décrite pour les petits échantillons par Scherrer (1984).

III.3. Résultats

III.3.1. Effet du délai de prélèvement sur les concentrations en TH plasmatiques

Les concentrations en TH plasmatiques ont été examinées en relation avec l'heure effective de traitement de chacun des poissons afin d'évaluer l'effet du délai de prélèvement sur les niveaux mesurés. Pour l'ensemble des campagnes, la relation entre les médianes des concentrations en TH par campagne et les valeurs moyennes du délai de prélèvement n'est pas significative ($F = 0,5$, $df = 1$, $R^2 = 7\%$ et $p = 0,5$ pour T_4 et T_3). Toutefois, si l'on considère chacune des campagnes, la relation de la concentration en TH en fonction du temps est significative (au seuil $p > 0,05$) et négative pour 4 et 5 campagnes sur 10, indiquant une probable diminution des concentrations hormonales du sang de ces poissons due au délai de prélèvement (Tableau III.1).

Tableau III.1 - Paramètres des régressions linéaires de la concentration en hormones thyroïdiennes en fonction du délai de prélèvement de sang pour chacune des campagnes avec : Y (concentration en T_4 ou T_3 en $ng.ml^{-1}$) = $a X$ (délai individuel en h) + b . Les valeurs en gras indiquent les relations significatives au seuil de probabilité de 5%.

Date	Délai moyen (heure ± SD)	R ² (%)	T ₄			T ₃			
			F	p	Pente	R ² (%)	F	p	Pente
8/12/01	8,1 ± 1,5 (n=28)	0,09	0,02	0,879	0,06	4,17	1,12	0,297	- 0,204
28/2/02	4,5 ± 1,2 (n=20)	23,01	5,08	0,038	- 1,145	7,61	1,48	0,239	- 0,343
18/4/02	4,4 ± 1,8 (n = 43)	17,79	7,14	0,012	- 0,745	10,55	4,83	0,034	- 0,235
7/6/02	3,3 ± 1,3 (n = 39)	0,16	0,04	0,840	- 0,055	17,79	8,01	0,008	- 0,868
18/7/02	3,5 ± 1,6 (n= 43)	16,74	8,04	0,007	- 0,671	24,62	13,39	0,001	- 0,971
27/9/02	3,3 ± 1,5 (n = 36)	26,47	10,80	0,003	- 0,714	16,69	6,81	0,013	- 0,630
14/11/02	4,9 ± 1,7 (n = 34)	0,96	0,26	0,541	0,152	1,21	0,39	0,535	- 0,180
13/12/02	3,6 ± 1,7 (n = 36)	4,8	1,61	0,213	0,677	5,09	1,82	0,186	0,648
7/2/03	4,6 ± 1,8 (n = 36)	11,32	4,34	0,045	- 0,846	0,04	0,01	0,910	- 0,046
10/4/03	4,4 ± 2,2 (n = 44)	8,46	3,88	0,055	- 0,518	1,95	0,83	0,366	- 0,322

III.3.2. Relation entre les concentrations en TH plasmatiques et la taille des poissons

L'évolution des tailles moyennes montre l'existence de groupes de poissons distincts (Figure III.3). Les lectures d'otolithes confirment qu'ils correspondent à des individus répartis sur 3 groupes d'âge appartenant aux classes annuelles 2000, 2001 et 2002.

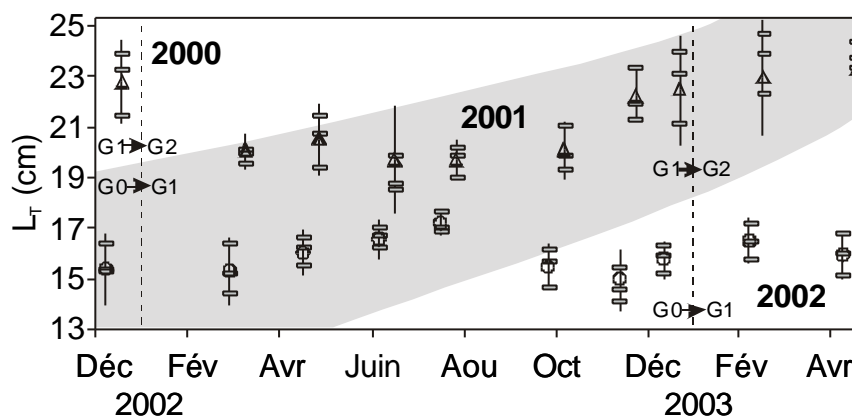


Figure III.3 - Variations en taille des échantillons de soles répartis en 2 lots, de 13 à 18 cm (cercles) et de 18 à 25 cm (triangles) : moyennes bimestrielles de la longueur totale ; les barres verticales représentent l'écart type et les tirets horizontaux, les 3^{èmes} quartiles, médianes et 1^{ers} quartiles. Les classes annuelles (2000, 2001 et 2002) et les groupes d'âge (G0, 1 et 2) sont également indiqués. La bande grise schématise la gamme de tailles de la classe annuelle 2001.

Selon la date de capture, les 'petits' juvéniles de [13;18 cm] appartiennent aux groupes d'âge 0 et 1 (G-0 et 1), alors que la majorité des soles supérieures à 18 cm sont âgées de 1 ou 2 ans (G-1 et 2). Il faut noter que la croissance rapide des juvéniles induit des différences de taille importantes entre saison pour une même classe annuelle et entre 2 groupes d'âge pour une même saison. Cela a conduit à regrouper l'ensemble des données traitées en 2 lots correspondant aux individus [13;18 cm] et [18;25 cm], avec des chevauchements en âge limités dans l'intervalle 17-21 cm.

Ce critère permet de distinguer les concentrations en T_4 et T_3 significativement plus élevées pour l'ensemble des poissons du lot de [18;25 cm] de celles des juvéniles de [13;18 cm] (pour T_4 et T_3 , $U > 8000$, $df = 1$, $p < 0,01$). Pour chacune des campagnes, les régressions linéaires ne montrent aucune relation significative entre les concentrations en T_4 et la longueur totale (L_T) des poissons (Tableau III.2A). En ce qui concerne la T_3 , de telles relations avec la taille sont significatives pour quelques échantillons et toujours positives (Tableau III.2B).

Tableau III.2 - Paramètres des régressions linéaires de la concentration en hormones thyroïdiennes (T_4 (A) et T_3 (B), en $\text{ng}\cdot\text{ml}^{-1}$) en fonction de la longueur total (en cm) des poissons capturés pour chacune des campagnes.

(A) T_4	Lot [13;18]				Lot [18;25]			
	Date	R^2 (%)	F (n)	p	Pente	R^2 (%)	F (n)	p
8/12/01	20,8	0,79 (5)	0,44	0,334	6,3	1,40 (23)	0,25	0,493
28/2/02	2,1	0,15 (9)	0,708	0,181	6	0,39 (8)	0,558	- 1,167
18/4/02	0,3	0,08 (29)	0,783	0,142	2,7	0,11 (6)	0,757	- 0,569
7/6/02	1,5	0,29 (21)	0,595	0,317	22,6	1,46 (7)	0,281	- 0,424
18/7/02	0,8	0,10 (15)	0,753	0,236	5	1,31 (27)	0,263	0,819
27/9/02	12,2	2,51 (20)	0,131	0,429	12	1,36 (12)	0,27	- 0,802
14/11/02	2,5	0,31 (14)	0,586	- 0,205	7,1	0,99 (15)	0,338	- 0,672
13/12/02	8,3	0,82 (11)	0,389	0,651	9,1	1,61 (18)	0,223	0,817
7/2/03	12,2	2,09 (17)	0,169	1,372	21,5	4,12 (17)	0,061	0,977
10/4/03	0,3	0,06 (25)	0,806	0,137	9,8	1,74 (18)	0,205	0,717

(B) T_3	Lot [13;18]				Lot [18;25]			
	Date	R^2 (%)	F (n)	p	Pente	R^2 (%)	F (n)	p
8/12/01	69,2	6,74 (5)	0,081	0,101	7,1	1,60 (23)	0,219	0,257
28/2/02	49	7,68 (10)	0,024	0,364	1,2	0,08 (8)	0,793	0,173
18/4/02	14	5,68 (37)	0,023	0,406	0,4	0,02 (6)	0,904	0,065
7/6/02	5	1,47 (30)	0,236	0,618	17,8	1,51 (9)	0,259	- 0,68
18/7/02	9,9	1,21 (13)	0,295	1,085	1	0,28 (30)	0,602	0,418
27/9/02	36,9	12,84 (24)	0,002	0,614	5,7	0,61 (12)	0,454	- 0,679
14/11/02	0,9	0,14 (17)	0,717	0,094	0,9	0,13 (17)	0,725	- 0,256
13/12/02	42	7,97 (13)	0,017	1,464	30,6	7,06 (18)	0,017	1,224
7/2/03	20,7	3,91 (17)	0,067	1,452	21,9	4,20 (17)	0,058	0,771
10/4/03	3,7	0,88 (25)	0,357	0,449	36,1	9,05 (18)	0,008	1,603

III.3.3. Comparaison des concentrations en TH plasmatiques entre prélèvements

Les valeurs médianes de T_4 montrent des variations situées entre 0.4 et 3.6 $\text{ng}\cdot\text{ml}^{-1}$ et 0.4 et 9.2 $\text{ng}\cdot\text{ml}^{-1}$ pour chacun des lots de juvéniles ([13;18 cm] et [18;25 cm] respectivement, Figure III.4A).

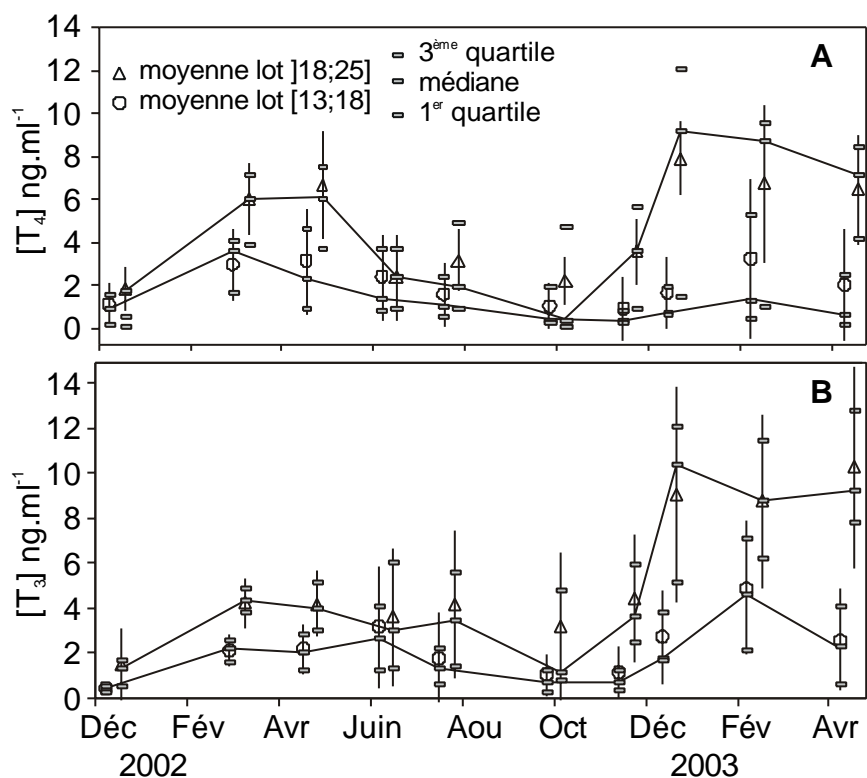


Figure III.4 - Variations des concentrations en hormones thyroïdiennes plasmatiques des 2 lots de soles juvéniles prélevés en mer de décembre 2001 à avril 2003. **A.** tétraiodothyronine - T_4 et **B.** triiodothyronine - T_3).

Ces valeurs sont proches des concentrations en T_3 , comprises entre $0,4$ et $4,6 \text{ ng.ml}^{-1}$ et $1,3$ et $10,4 \text{ ng.ml}^{-1}$ pour ces mêmes lots (Figure III.4B). Ces graphes montrent des changements pouvant relever, mais en partie seulement, d'un effet de l'augmentation de la taille. C'est le cas du niveau des concentrations en T_3 du lot des 'grands' poissons. Pour ceux-ci en effet, et hormis pour les échantillons de décembre 2001 et novembre 2002 dont les niveaux en T_3 restent remarquablement bas, les valeurs élevées de T_3 correspondent également aux plus grands des poissons du lot [18;25 cm] (régression linéaire entre la concentration médiane en T_3 en fonction de la taille moyenne des poissons par date de prélèvement, pour le lot [18;25 cm] : $F = 19$, $R^2 = 73\%$, $p < 0,01$, $df = 8$). Cette analyse n'est pas valable pour les variations en T_4 des 2 lots et en T_3 du lot des 'petits' poissons pour lesquels cette relation n'est pas significative, suggérant de réelles différences entre dates de prélèvement, ce que confirment les ANOVA (Tableau III.3A-D).

(A) T_4 - Lot [13;18] F = 3,4 ; df = 9 p < 0,01			(B) T_4 - Lot]18;25] F = 6,2 ; df = 9 p < 0,01			(C) T_3 - Lot [13;18] F = 8,59 ; df = 9 p < 0,01				(D) T_3 - Lot]18;25] H = 73 ; df = 9 p < 0,01			
Date	I	II	Date	I	II	Date	I	II	III	Date	I	II	III
14/11/02	I		8/12/01	I		08/12/01	I			8/12/01	I		
27/9/02	I		27/9/02	I		27/09/02	I			27/9/02	I		
8/12/01	I	II	7/6/02	I	II	14/11/02	I			7/6/02	I	II	
10/4/03	I	II	18/7/02	I	II	18/07/02	I	II		18/7/02	I		
18/7/02	I	II	14/11/02	I	II	10/04/03	I	II	III	14/11/02	I	II	
13/12/02	I	II	28/2/02		II	18/04/02		II	III	28/2/02	I	II	III
7/2/03	I	II	10/4/03		II	28/02/02		II	III	18/4/02	I	II	III
7/6/02	I	II	18/4/02		II	13/12/02		II	III	13/12/02		II	III
18/4/02		II	7/2/03		II	07/06/02		II	III	7/2/03		II	III
28/2/02		II	13/12/02		II	07/02/03			III	10/4/03			III

Tableau III.3 - Comparaison des concentrations hormonales ($\log T_4$ et $\log T_3$) pour l'ensemble des prélèvements et les 2 lots de juvéniles, [13;18 cm] et]18;25 cm]. (A, B et C) ANOVA suivi d'une comparaison multiple par le test de Bonferroni (moyennes des données classées par ordre croissant). (D) KW-ANOVA réalisée pour les données de T_3 du lot]18;25 cm] et test non paramétrique de comparaison multiple de DUNN, données classées par rang moyen croissant). Chacun des groupes (I, II et III) réunit les prélèvements non significativement différents

Les comparaisons par paire indiquent une tendance saisonnière semblable pour les 2 hormones, quoique plus marquée pour la T_3 . Les concentrations minimales correspondent à l'échantillon de septembre pour les deux hormones et les deux lots de poissons (groupe I). Les valeurs maximales s'observent de l'hiver au printemps (février, avril et décembre 2002, février et avril 2003, groupes II et III), bien qu'il y ait quelques recouvrements entre dates. Les mois de juin - juillet correspondent dans la plupart des cas à une situation intermédiaire. L'analyse par corrélation confirme le synchronisme des variations de T_4 et T_3 pour le lot des 'grands' poissons ($r^2 = 0,96$) mais la corrélation est moins forte pour les 'petits' ($r^2 = 0,59$).

Aucune différence significative du rapport T_4/T_3 n'ayant été détectée entre les deux lots de poissons (comparaison des 2 lots pour chaque campagne, test U, df = 1, p = 0,05), l'analyse a été menée en regroupant tous les échantillons. Le rapport T_4/T_3 varie en moyenne de 0,6 ($\pm 0,4$) à 1,5 ($\pm 0,8$, Figure III.5). L'analyse des variations de ce rapport montre des différences significatives entre dates de prélèvements (KW-ANOVA, H = 48, p < 0,01, df = 9 pour les lots [13;18 cm] et]18;25 cm] confondus) mais seules les valeurs élevées de février et avril 2002 diffèrent des valeurs des autres prélèvements (résultats du test KW-ANOVA effectué sans ces prélèvements : H = 5,8, p = 0,56, df = 7).

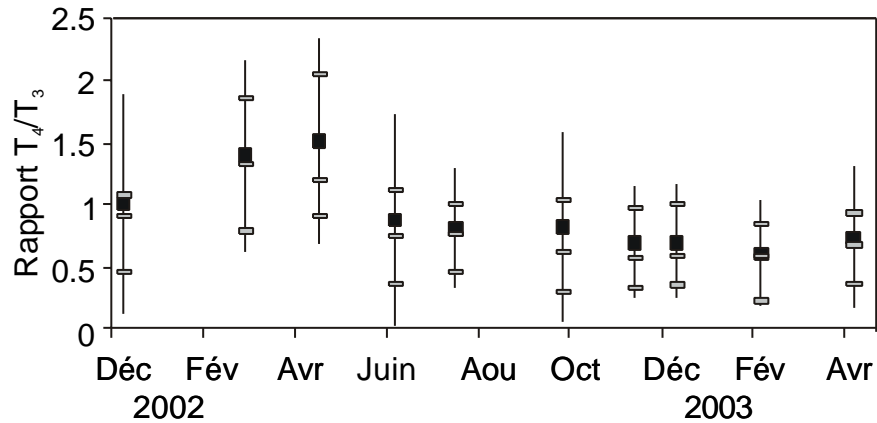


Figure III.5 - Variations du rapport T_4/T_3 pour l'ensemble des soles juvéniles prélevées dans le pertuis Breton. Les carrés noirs représentent les moyennes, les barres verticales, l'écart-type et les tirets horizontaux, les 3^{èmes} quartiles, médianes et 1^{ers} quartiles.

III.3.4. Contexte environnemental

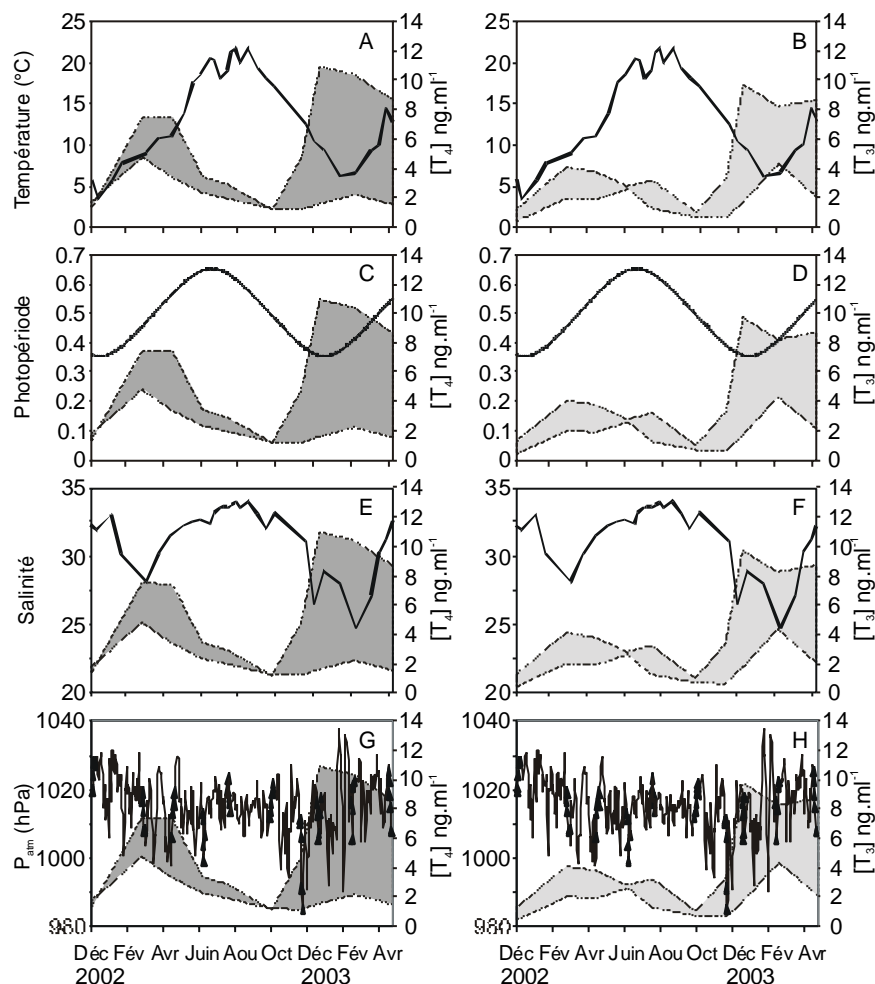


Figure III.6 - Relation entre les variations des concentrations de T_4 (graphiques de gauche) et de T_3 (graphiques de droite) et les changements saisonniers des conditions hydroclimatiques du pertuis Breton pour la période d'échantillonnage. La limite inférieure de la zone en grisé situe les médianes du lot [13;18 cm] et celle du haut, du lot [18;25 cm]. (A-B) température (°C) ; (C-D) photopériode (durée du jour en fraction de 24h) ; (E-F) salinité et (G-H) moyenne journalière de la pression atmosphérique (hectoPascal) ; les triangles situent les valeurs enregistrées 5 jours avant et lors du prélèvement.

Avec la saison, température et salinité ont varié de façon marquée et parallèle : la température minimale est de 4 à 6°C l'hiver, la valeur maximale de 22°C l'été, et la gamme de salinité, de l'hiver à l'été, a couvert 24 à 34 (Figure III.6A-F). Pour la période considérée, les conditions hivernales ont été contrastées : les températures les plus basses ont été enregistrées à partir de décembre en 2001, hiver le plus froid des 10 dernières années dans le pertuis Breton, alors que les fortes pluies de l'hiver 2002-03 s'accompagnent d'une baisse sensible de la salinité. De façon générale, la pression atmosphérique rend compte de ces différences interannuelles de conditions hivernales et de l'évolution saisonnière, avec des variations de faible amplitude en régime anticyclonique d'été, par comparaison aux fortes variations associées aux épisodes dépressionnaires d'automne et hiver (Figure III.6G-H).

Les minima de T_4 et T_3 ont été enregistrés autour de la période d'équinoxe d'automne, au moment où température et photopériode diminuent le plus et de façon synchrone (Figure III.6A-B et C-D). Cependant, les analyses de corrélation ne montrent pas de relation claire entre les niveaux en TH, la température et la photopériode (Tableau III.4). Le prélèvement de décembre 2001 étant exclu, les taux des TH sont négativement corrélés avec la température pour le lot des]18;25 cm]. De même, la corrélation est négative entre les niveaux en TH et la salinité, mais elle n'est significative que pour le lot des 'grands' poissons (Figure III.6E-F).

Tableau III.4 - Relations entre les variables environnementales et les médianes des TH (coefficient de corrélation de Spearman significatif * au seuil 0.05 et ** au seuil 0.01 ; (a) corrélations calculées pour toutes les données et (b) sans l'échantillon de décembre 2001).

		Lot [13;18]		Lot]18;25]	
		T_4	T_3	T_4	T_3
Température	a	- 0,24	- 0,04	- 0,39	- 0,36
	b	- 0,35	- 0,43	- 0,80 *	- 0,75 *
Photopériode	a	0,37	0,41	- 0,27	- 0,28
	b	0,35	0,25	- 0,53	- 0,55
Salinité	a	- 0,23	- 0,45	- 0,77 *	- 0,75 *
	b	- 0,25	- 0,48	- 0,83 **	- 0,80 *

III.3.5. Indicateurs de l'état physiologique des soles et de la prise alimentaire récente

Le rapport gonado-somatique moyen (RGS) reste dans une gamme étroite pour les 2 lots de femelles juvéniles : de 0,3 % ($\pm 0,04$) à 0,4 % ($\pm 0,09$) pour le lot [13;18 cm] et de 0,4 % ($\pm 0,06$) à 0,6 % ($\pm 0,05$) pour le lot]18;25 cm] (Figure III.7A). En ce qui concerne les

mâles, les moyennes de RGS les plus élevées (jusqu'à $0,04 \pm 0,01$ %) ont été enregistrées en hiver 2002-03 pour le lot des 'grands' poissons (Figure III.7B). La comparaison entre sexes des concentrations plasmatiques en T_3 et T_4 ne montre aucune différence significative (test U, $p > 0,05$).

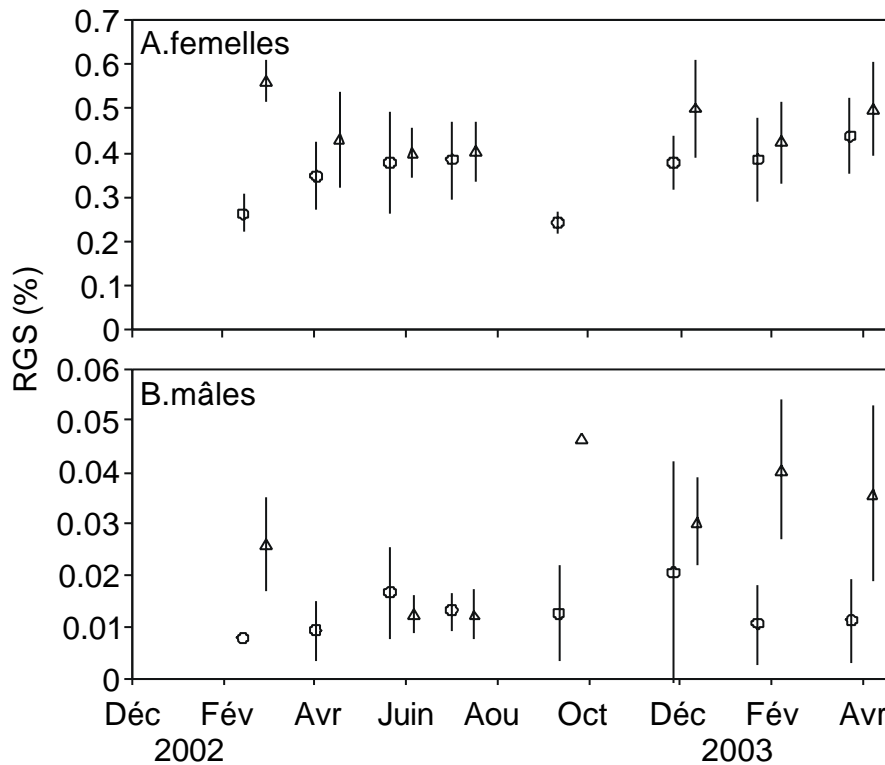


Figure III.7 - Rappports gonado-somatiques moyens (RGS en %) des femelles (A) et mâles (B) des 2 lots de soles juvéniles, [13;18 cm] (cercles) et lot [18;25 cm] (triangles) pour la période d'échantillonnage. Les barres verticales représentent l'écart-type.

L'indice de condition de Fulton (K) oscille autour d'une valeur de 1,1, avec des valeurs moyennes minimales et maximales de $1,04 (\pm 0,07)$ à $1,15 (\pm 0,1)$ pour le lot [13;18 cm] et $1,11 (\pm 0,03)$ à $1,23 (\pm 0,09)$ pour le lot [18;25 cm] (Figure III.8).

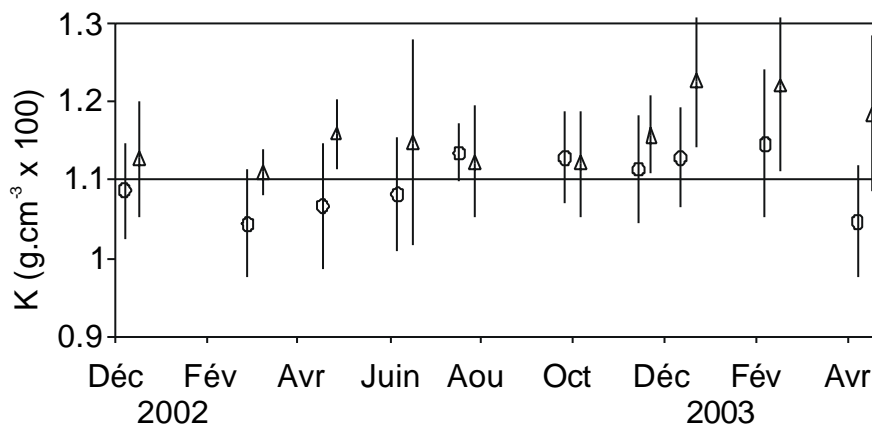


Figure III.8 - Variations de l'indice de condition de Fulton (K, moyenne et écart-type) pour les soles juvéniles du lot [13;18 cm] (cercles) et du lot [18;25 cm] (triangles).

Il varie significativement selon la date pour les 2 lots de poissons (KW-ANOVA, $H=37$, $df=9$, $p < 0,001$ pour le lot [13;18 cm] et $H=30$, $df=9$, $p < 0,001$ pour le lot [18;25 cm]) Cependant, un signal saisonnier de la condition, parallèle aux variations des TH n'apparaît pas. Seul le lot [18;25 cm] présente une corrélation positive significative entre K et les variations des TH (Tableau III.5) mais il est impossible de dissocier ces variations de celles liées à la taille des poissons.

Tableau III.5 - Relations entre l'indice de condition (K), le taux de réplétion pour les 3 parties du tube digestif et les médianes des TH (coefficient de corrélation de Spearman significatif * au seuil 0,05 et ** au seuil 0,01 ; (a) corrélations calculées pour toutes les données et (b) sans l'échantillon de décembre 2001).

		Lot [13;18 cm]		Lot [18;25 cm]		
		T ₄	T ₃	T ₄	T ₃	
Indice de Réplétion	K	a	- 0,23	- 0,04	0,81 **	0,70 *
		b	- 0,24	- 0,13	0,83 **	0,72 *
	TD antérieur	a	0,72 *	0,75 *	0,66 *	0,73 *
		b	0,80 *	0,68 *	0,58	0,67
	TD moyen	a	0,58	0,47	0,25	0,21
		b	0,60	0,30	0,05	0
	TD postérieur	a	0,30	- 0,19	- 0,24	- 0,21
		b	0,28	- 0,19	- 0,23	- 0,19

Quelle que soit la date de prélèvement, la grande majorité des poissons se sont alimentés dans les 24 h précédant la capture : le pourcentage de tubes digestifs totalement vides est inférieur à 5 % pour 7 campagnes sur 10. Seules 3 campagnes se distinguent avec un pourcentage de vacuité totale de 9 et 14 % (décembre 2001 et 2002) et de 19 % (septembre 2002). La comparaison des taux de réplétion par date de prélèvement ne montre pas de différence significative entre les 'petits' et les 'grands' poissons, exception faite des campagnes de juin 2002 pour la partie antérieure du tube digestif, de septembre 2002 pour la partie moyenne et de juillet 2002 pour la partie postérieure (Figure III.9A).

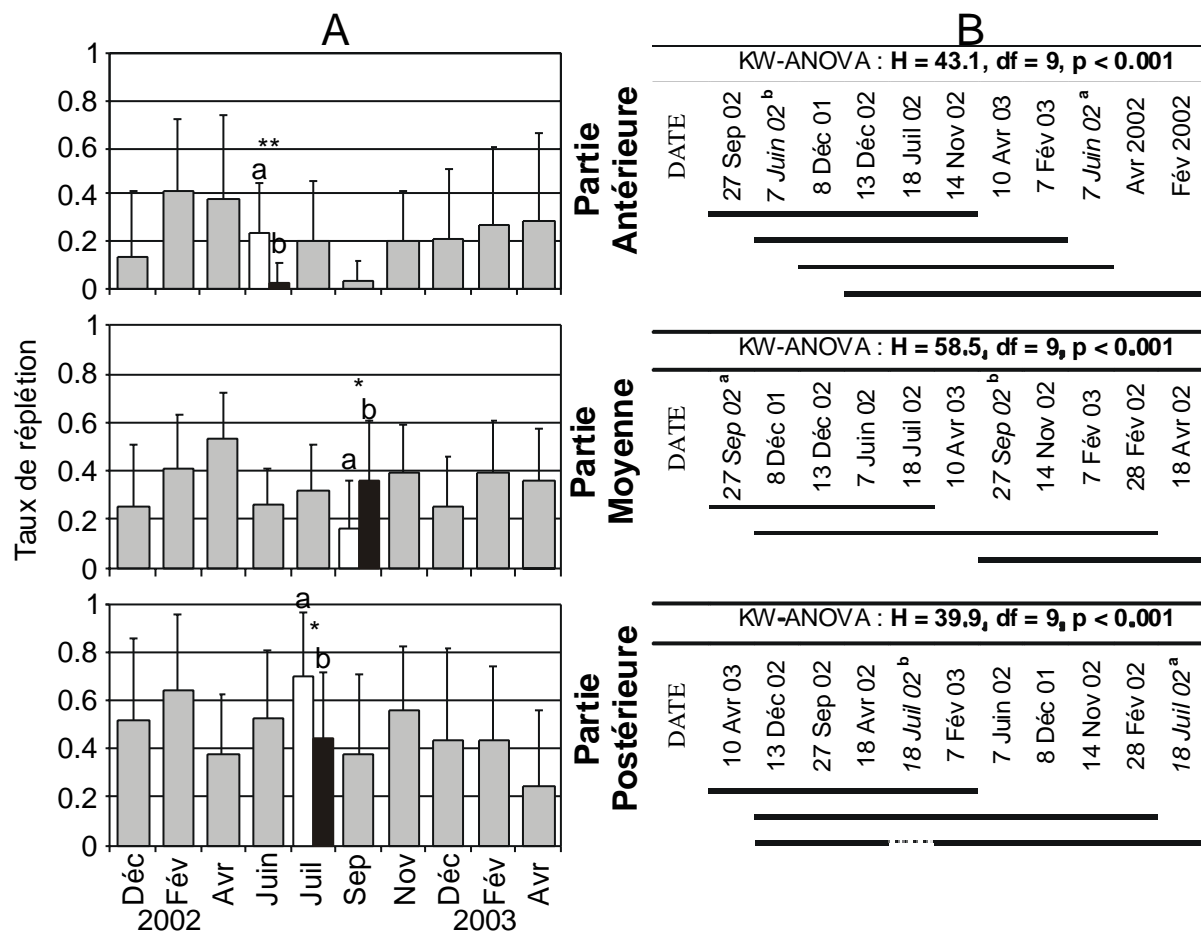


Figure III.9 - Variations du taux de réplétion moyen du tube digestif antérieur, moyen et postérieur des soles juvéniles (les barres verticales représentent l'écart-type). Les lots de petits (a) et grands poissons (b) sont discriminés quand les différences sont significatives (test U, $p < 0,05$ *, ou $p < 0,01$ **). La colonne de droite présente l'analyse de variance de Kruskal-Wallis correspondante (KW-ANOVA) ainsi que les regroupements des prélèvements non significativement différents (barres horizontales, test de comparaison multiple de DUNN).

Les tests KW-ANOVA montrent que le taux de réplétion varie significativement selon les dates (Figure III.9B). Pour la partie antérieure du tube digestif, les valeurs sont particulièrement faibles pour les 2 lots de poissons en décembre 2001 et septembre 2002, ainsi qu'en juin 2002 pour le lot des 'grands' poissons. A l'opposé, les taux de réplétion sont plus élevés pour les 2 lots de poissons en février et avril 2002. Cette différence de taux de réplétion s'estompe pour les parties moyenne et postérieure du tube digestif. Les TH sont positivement corrélées avec les taux de réplétion de la partie antérieure du tube digestif pour les 2 lots de poissons (Tableau III.5).

III.4. Discussion

L'existence d'un cycle saisonnier d'activité hormonale est une question qui se pose dès lors que l'on évoque une possible régulation de la croissance des poissons dans les mers tempérées. Aussi, la réalité de ce signal doit-elle être dissociée du bruit de fond que peuvent

générer les conditions de prélèvement des poissons et des échantillons de sang, ainsi que les caractéristiques propres au matériel biologique analysé. Quand il s'agit de juvéniles sauvages, des réponses variables peuvent être liées à la nourricerie même (qualité de l'habitat) ou inhérentes aux poissons qui l'occupent (la taille, le sexe ou encore l'état de maturation sexuelle).

III.4.1. Facteurs de variabilité des niveaux hormonaux mesurés

Le seul fait de prélever des animaux marins en milieu naturel génère inévitablement des stress liés à la capture et à la manipulation. Massabuau & Forgue (1996) soulignent que cela est également vraisemblable en conditions expérimentales, dès lors que s'observent différentes réponses pour un même phénomène étudié. Selon Comeau *et al.* (2000), il faut y voir l'origine de certaines contradictions relevées chez une même espèce de poissons marins sur les cycles de production des TH, en l'occurrence les niveaux des TH mesurés chez la morue *Gadus morhua*. Tout en soulignant l'effet du stress de capture chez des poissons d'eau douce, Bau & Parent (2000) relèvent cependant l'existence de cycles saisonniers également très fortement tributaires des perturbations de l'habitat.

La baisse significative des concentrations de T_4 et T_3 en fonction du délai écoulé entre capture et prise de sang témoigne d'un probable effet de stress (Tableau III.1). Un tel effet a pu contribuer aux niveaux des TH remarquablement bas de l'échantillon de décembre 2001, bien que cela reste difficile à discriminer du rôle des facteurs environnementaux (Tableau III.4). Pour 9 campagnes sur 10, le délai moyen de traitement est peu différent (3,3 à 4,9 h) mais il est non négligeable et pourrait être d'ordre à agir sur les concentrations en TH plasmatiques (voir discussion *in* : Comeau *et al.* 2000). Comme l'activité thyroïdienne varie d'abord selon un rythme circadien (Noeske & Spieler 1983; Gomez *et al.* 1997; Pavlidis *et al.* 1999), il est probable que la durée du traitement d'un même échantillon de poissons a contribué à la variabilité des niveaux hormonaux mesurés. La baisse des concentrations en TH que nous avons observée avec le temps suggère que les valeurs mesurées sont certainement inférieures aux valeurs réelles. Cela doit signifier une amplitude effective de variations différente de celle observée, sans que cela modifie les tendances saisonnières. C'est ce que Eales & Fletcher (1982) ont démontré pour des poissons prélevés en mer et immédiatement traités ou prélevés en mer et stockés non nourris 7 jours au laboratoire avant le traitement.

Etant donnée la gamme de taille des échantillons retenus et dans la mesure où des interactions existent entre l'entrée en activité de reproduction et les variations des

concentrations en TH (Youngson & Webb 1993; Cyr & Eales 1996; Björnsson *et al.* 1998; Jourdan *et al.* 2000; Comeau *et al.* 2001), une différence de statut physiologique peut-elle expliquer les différences de niveaux hormonaux relevées entre les 2 lots de soles analysés ? L'âge de l'entrée en maturation sexuelle est en moyenne de 3 ans pour la sole (taille de 24-26 cm), avec des différences entre années, aires géographiques et sexes, les mâles étant plus précoces que les femelles (Bromley 2003). Dans le golfe de Gascogne, le cycle de reproduction présente une saisonnalité marquée, avec un développement gonadique initié à l'automne et une ponte hivernale (Le Bec 1985; Arbault *et al.* 1986). Une faible proportion des individus de 2 ans (22 cm en moyenne) pourrait participer à la reproduction (Biais 2002). Concernant les plus grands individus du lot [18;25 cm], et notamment les mâles, deux faits nous permettent d'écarter le rôle d'interactions liées au sexe. D'une part, les niveaux en TH plasmatiques ne sont pas différents entre mâles et femelles et d'autre part, les valeurs du rapport gonado-somatique sont faibles, aussi bien pour les soles d'âge 0 et 1 du lot [13;18 cm] que pour les plus grands individus traités (groupes 1 et 2, Figure III.2 et Figure III.7). Chez la sole adulte, le RGS (exprimé en fonction de la masse corporelle éviscérée) varie de 2 à 12 % chez les femelles et de 0.1 à 0.2 % chez les mâles (Déniel 1981). Les valeurs de RGS des 2 lots examinés étaient toujours inférieures à 1 % pour les femelles et 0,05 % pour les mâles. Calculées en fonction de la masse corporelle totale, ces valeurs ne sont pas strictement comparables aux valeurs de RGS données par Déniel mais il faut noter qu'elles étaient stables au cours du temps, notamment chez les femelles.

La relation existant entre les concentrations en TH et la taille des soles est néanmoins positive et significative, ce qui suggère que les prémices d'un changement de statut d'individus immatures agissent sur le lot des grands poissons, ou qu'ils ont un état nutritionnel différent ou bien encore les deux (Figure III.3 et Figure III.4). L'effet taille est plus marqué pour le lot des 'grands' juvéniles pour lesquels les différences de taille moyenne entre prélèvements sont plus importantes mais il ne peut seul expliquer l'amplitude et le sens des changements de niveaux des TH pour l'ensemble des campagnes (Tableau III.3).

III.4.2. Variations du niveau des TH et fluctuations de l'environnement côtier

L'existence de variations des concentrations en TH circulantes a été démontrée chez quelques espèces de poissons, avec des pics dont les niveaux varient selon ces espèces, leur origine et, s'il y a lieu, le traitement expérimental (Tableau III.6). Les salmonidés (Youngson

& Webb 1993) et, à un moindre degré, les adultes de la morue (Cyr *et al.* 1998; Comeau *et al.* 2000) et du flétan *Hippoglossus hippoglossus* (Björnsson *et al.* 1998) se distinguent par des niveaux en TH particulièrement élevés. La particularité de la présente étude est qu'elle porte sur des juvéniles. Toutefois, les niveaux de T_4 et plus encore de T_3 des soles analysées sont comparables aux valeurs obtenues pour deux autres poissons plats prélevés en mer, *Pleuronectes platessa* et *Pseudopleuronectes americanus* (Osborn & Simpson 1978; Eales & Fletcher 1982).

Les variations cycliques de l'environnement telles que celles qui sont dues à la température, la photopériode et la salinité, à l'échelle de la journée et de l'année, sont souvent considérées comme le synchroniseur (*zeitgeber*) de l'activité ou de processus physiologiques chez les poissons (Gibson 1997). Il est admis que la capacité des poissons à répondre à ces signaux est un élément nécessaire à leur survie en favorisant l'adaptation métabolique et comportementale face aux changements climatiques saisonniers. Cependant, le rôle des déterminants environnementaux sur les variations des TH n'est pas toujours élucidé.

Les 2 lots de juvéniles, 'grands' et 'petits' poissons, provenant de la même station peu profonde toute l'année ont subi pleinement les fluctuations saisonnières de l'environnement côtier (Figure III.1). Si température et photopériode co-varient, les réponses des concentrations en TH apparaissent en opposition de phase avec ces variables (Figure III.6A-D). Un minimum significatif des TH, enregistré lors de l'équinoxe d'automne, a été suivi d'une remontée des niveaux hormonaux de l'automne à l'hiver, tandis que baissait la salinité (Figure III.6E-F). Pour les 2 années, un pic de TH, suivi d'un plateau, s'est produit de l'hiver au printemps. Il faut noter que ces concentrations en TH plus élevées se sont maintenues dans une plage thermique relativement large. C'est particulièrement vrai pour le lot des 'petits' juvéniles que l'on sait fortement eurythermes (Fonds 1975) : les concentrations élevées en TH ont été relevées dans la plage 8-18°C alors que pour le lot des soles de [18;25 cm] cette plage se réduit à 8-14°C. La baisse des niveaux de TH s'amorce l'été, période où les températures ont atteint la limite supérieure de l'optimum métabolique de l'espèce (Lefrançois & Claireaux 2003). A cela peuvent s'ajouter des durées de jours longues, peut-être défavorables aux juvéniles d'une espèce dont les périodes d'activité sont nocturnes (Kruuk 1963; Fuchs 1978; Lagardère 1987).

Références	Espèce (statut ontogénique - durée de l'étude)	Réponses	T ₄ (ng.ml ⁻¹)	T ₃ (ng.ml ⁻¹)
		Niveaux moyens		
			Max	Min
Cyr <i>et al.</i> 1998	<i>Gadus morhua</i> (mâles adultes - 1 an)	3 pics : oct., fév., mai	1-4	10-18
Eales & Fletcher 1982	<i>Pseudopleuronectes americanus</i> (adultes - 2 ans)	1 pic : T ₄ printemps T ₃ automne - hiver	ca 23	ca 5 ca 12 < 1
Björnsson <i>et al.</i> 1998	<i>Hippoglossus hippoglossus</i> (adultes - 3 ans)	2 pics : automne - hiver	24-28	7-12 22-32 7-11
Osborn & Simpson 1978	<i>Pleuronectes platessa</i> (adultes - 3 ans)	2 pics : hiver et été	ca 13	ca 2,5 ca 9 ca 3
Eales & Fletcher 1982	<i>Pseudopleuronectes americanus</i> (adultes - 2 ans)	1 pic : T ₄ printemps T ₃ automne - hiver	10-15	2-3 6-10 1-2
(*) Youngson & Webb 1993	<i>Salmo salar</i> (adultes - 1.5 an)	1 pic : printemps - été	ca 60-70	ca 5-7 ca 25-30 ca 3-8
(*) Comeau <i>et al.</i> 2000	<i>Gadus morhua</i> (adultes - 3 ans)	1 pic : hiver	ca 12	ca 1 ca 27 ca 2
Cette étude	<i>Solea solea</i> (juvéniles - 1.3 an)	1 pic : hiver - printemps	9,2	0,4 10,4 0,4

Tableau III.6 - Comparaison des niveaux circulants des TH (thyroxine, T₄ et triiodothyronine, T₃) extraites du sérum (*) ou du plasma de téléostéens marins, maintenus en conditions expérimentales et / ou prélevés en milieu naturel durant 1, 2 ou 3 ans.

Les corrélations établies ne montrent pas de lien évident entre photopériode et niveaux des TH (Tableau III.4). C'est pourtant le cycle annuel des changements de la durée du jour qui sous-tend l'évolution hydro-climatique de cette nourricerie côtière. Par ailleurs, il ne peut être exclu que l'éclairement agisse sur l'état physiologique des juvéniles de la sole *via* l'axe neuro-endocrine : celui-ci est, dans son ensemble, impliqué dans l'adaptation des téléostéens aux aléas de l'environnement marin (Eales & Brown 1993; Boeuf & Le Bail 1999; Orozco *et al.* 2002). Le rôle d'une régulation des niveaux des TH par la photopériode a été démontré chez les poissons au laboratoire (revue *in* : Boeuf & Le Bail 1999). Mais à l'échelle journalière comme à celle de la saison, les résultats divergent en fonction des espèces étudiées et des conditions expérimentales (e.g. Young *et al.* 1995; Cyr *et al.* 1998). Pour la morue, Comeau *et al.* (2000) ont montré une corrélation positive entre l'activité de la thyroïde, les niveaux de T_4 du sérum et la durée de la nuit, avec pour résultat un pic hivernal de T_4 . Selon ces auteurs, l'existence de migrations vers des eaux côtières plus froides l'été rend peu vraisemblable un contrôle du statut thyroïdien par la température, bien que celle-ci joue certainement un rôle dans le taux de dégradation de la T_4 en T_3 .

Les effets de la salinité sur la physiologie des poissons marins ont été principalement étudiée au regard des interactions entre les coûts d'osmorégulation, l'efficacité de la conversion alimentaire et la croissance (Foss *et al.* 2001). A notre connaissance, l'influence de la salinité sur le fonctionnement thyroïdien est peu documentée chez les poissons, à l'exception des salmonidés pour lesquels un changement de salinité modifie les niveaux des TH, la production de iodothyronine participant au processus d'osmorégulation lors de la smoltification (e.g. Young *et al.* 1995). Les stades précoces de Pleuronectiformes ont également retenu l'attention en raison de la capacité de certaines espèces, telles que le flet européen *Pleuronectes flesus* ou la summer flounder *Paralichthys dentatus*, à remonter en eaux saumâtres et même douces pour se métamorphoser (voir revue *in* : Schreiber 2001). Selon Orozco *et al.* (2002), le lien entre TH et salinité est probable dans le cadre de processus de l'adaptation des poissons aux variations de salinité à court et moyen termes. Nos résultats suggèrent que la baisse de salinité enregistrée en hiver favorise l'expression d'un mieux-être métabolique (Tableau III.4), processus qui se maintient dans une gamme thermique déterminée et en dépit d'une probable instabilité de la colonne d'eau consécutive à de fréquents passages dépressionnaires (Figure III.6G-H). Dès que s'instaurent les conditions anticycloniques estivales de la mer des pertuis, avec des températures et salinités élevées, l'intensité de ce processus diminue jusqu'à atteindre le minimum d'automne.

Il n'a jamais été signalé de crises anoxiques entraînant des mortalités de poissons dans la mer des pertuis. A défaut de mesure d'oxygène dans notre zone d'échantillonnage, nous avons émis l'hypothèse de relatives similitudes avec la baie voisine de Marennes-Oléron qui fait l'objet de suivis à long terme (base hydro-biologique RAZLEC, Ifremer DRV/RA, LCPC-La Tremblade). Selon Soletchnik *et al.* (1998), les variations saisonnières des niveaux d'oxygène sont faibles, avec des valeurs mensuelles moyennes comprises entre 90 et 100% de saturation depuis plus de 20 ans. On note toutefois une légère baisse de la mi-été au début de l'automne. Dans ces systèmes macrotidaux peu profonds et relativement homogènes, des variations circadiennes de plus fortes amplitudes sont probables (Heral *et al.* 1983). Aussi, nous est-il difficile d'exclure que cette baisse saisonnière d'oxygène ne puisse contribuer au développement de conditions sub-optimales dans la nourricerie.

III.4.3. Interactions entre TH, prise alimentaire, condition et croissance

Nous avons fait l'hypothèse d'une prise alimentaire affectée par le refroidissement des eaux côtières, ce que ne montrent pas nos résultats : l'état de réplétion de la partie antérieure du tube digestif montre que la plupart des juvéniles prélevés en hiver se sont alimentés moins de 24 h avant la capture (Figure III.9). A l'opposé, l'activité alimentaire paraît se réduire de l'été à l'automne, avec un faible taux de réplétion en septembre et un nombre d'individus en situation de jeune total relativement plus élevé (19 %). Malgré la moins bonne condition automnale des juvéniles de la nourricerie du pertuis Breton observée auparavant (Gilliers *et al.* 2004b; Laffargue *et al.* submitted), ces faits vont à l'encontre de l'hypothèse d'une limitation de la nourriture disponible. Si l'hiver ne constitue pas une saison favorable au renouvellement des proies benthiques de la zone côtière (Dauvin 1994; Mistri *et al.* 2001), deux années d'observation montrent pourtant qu'elles sont ingérées plus activement qu'en automne. A notre connaissance, il n'existe pas de données sur les variations saisonnières de l'alimentation des soles juvéniles et celles qui concernent les soles adultes sont difficilement comparables, étant données de probables interactions avec la reproduction. Par exemple, la sole du chenal de Bristol a une activité alimentaire réduite durant les mois de février et avril, saison de reproduction, mais plus intense en septembre (Horwood 1993), alors que pour celle du delta de l'Ebre, dont la ponte est hivernale, le taux de vacuité est maximal de l'automne à l'hiver, suivi d'une reprise d'activité intense au printemps (Molinero & Flos 1992).

Les TH sont connues pour interagir avec la prise alimentaire et réguler le stockage énergétique (revues *in* : Le Bail & Boeuf 1997; MacKenzie *et al.* 1998; Oommen *et al.* 1999). Là encore, différentes expérimentations ont montré que cette régulation se fait à l'échelle du jour (e. g. Gaylord *et al.* 2001) et probablement de la saison. En milieu naturel où les fluctuations de l'environnement influencent le comportement des poissons, les réponses sont complexes et varient selon les espèces : si une augmentation des TH plasmatiques de la "winter flounder", et notamment de la T_3 , correspond aux périodes d'activité alimentaire intense qui prennent place dans des eaux côtières plus chaudes (Eales & Fletcher 1982), ce n'est pas le cas de la morue qui migre en eaux côtières plus froides pour s'alimenter (Comeau *et al.* 2001). Par contre, les indices qui rendent compte du stockage de réserves (rapport hépato-somatique et indice de condition) co-varient avec les changements hormonaux saisonniers.

Les variations du rapport T_4/T_3 peuvent indiquer des statuts physiologiques différents, tels ceux qui sont dus aux états de stress ou aux cycles d'activité (Eales & Brown 1993; Comeau *et al.* 2000). Or pour les soles juvéniles de cette étude, ce rapport est peu variable, témoignant du relatif synchronisme des niveaux mesurés pour chacune des hormones (Figure III.5). Cependant, les valeurs de février et avril 2002 sont significativement plus élevées, ce qui correspond à l'activité alimentaire la plus intense pour la période étudiée. Pour la même saison, le coefficient de condition K, mesure à moyen terme de l'état des réserves corporelles, est relativement bas (Figure III.8). Il augmente pour atteindre des valeurs $\geq 1,1 \text{ g.cm}^{-3}$ les mois suivants, sans qu'il puisse être clairement établi que cela relève de la croissance de chacun des 2 lots de juvéniles ou de leur meilleur état nutritionnel. La relation positive qui existe entre TH et taux de réplétion suggère des liens à court terme entre les niveaux des TH et l'alimentation (Tableau III.5). Il est largement démontré qu'une baisse des concentrations en TH est consécutive à une diminution de la ration (MacKenzie *et al.* 1998; Gaylord *et al.* 2001), de même qu'une relation négative existe entre le taux des TH et l'appétit du poisson. Pour Farbridge & Leatherland (1991), un faible niveau de T_4 peut refléter un besoin de compléter des réserves énergétiques. Comme un à plusieurs jours sont nécessaires pour observer une variation de T_3 et / ou T_4 en période de jeûne (Le Bail & Boeuf 1997; Gaylord *et al.* 2001), nos résultats suggèrent que la baisse d'activité alimentaire d'automne n'est pas due au hasard du calendrier mais qu'elle s'est initiée durant l'été pour agir sur les niveaux des TH, ou bien que l'existence d'un cycle saisonnier hormonal, avec un minimum automnal dans le contexte hydroclimatique d'une baie semi-fermée, réduit la prise alimentaire.

En conclusion, il n'a pu être établi que la photopériode soit le facteur déclencheur des changements des niveaux de TH chez les soles juvéniles à l'échelle saisonnière. Cependant, cette relation peut être masquée dans ce type de milieu hautement variable, analogue aux nourriceries sub-optimales des juvéniles de poissons plats décrites par Yamashita *et al.* (2003). Dans ces milieux aux contraintes environnementales fortes, un ensemble d'événements concourt pour amoindrir de l'été à l'automne la qualité de l'habitat, avec comme conséquence d'affecter l'état physiologique des juvéniles, l'activité alimentaire et le potentiel de croissance. La nature exacte et l'ordre dans lequel ces événements interviennent est encore difficile à établir dans la mesure où ils interagissent selon un mode saisonnier. Que les poussées hormonales d'hiver - printemps stimulent les juvéniles au début de la saison de croissance paraît vraisemblable. Moins classique, une interruption précoce de cette saison, qui relève probablement de particularités locales (Laffargue *et al.* submitted), se fait dès le début de l'automne. Or différents auteurs s'accordent sur le fait qu'une activité thyroïdienne réduite retentit sur la croissance somatique, la partition énergétique se faisant vers le métabolisme de maintenance (Higgs 1979; MacKenzie *et al.* 1998). Dans quelle mesure la pause d'activité hormonale de l'automne résulte d'un contexte hydro-climatique plus contraignant au terme de l'été ou d'une phase normale liée à un rythme endogène synchronisé par la saison restera à établir par des études plus longues. L'existence d'une régulation hormonale sous-jacente, si elle est confirmée, peut nous aider à mieux comprendre les variations de croissance des juvéniles de poissons côtiers lorsqu'elles ne sont pas exclusivement thermo-dépendantes.

PARTIE 2 - Comportement Alimentaire

Chapitre IV. Comportement alimentaire des juvéniles de la sole dans une nurricerie sous régime macrotidal et contribution aux flux de carbone

Article en préparation : Laffargue P, Lagardère F & Joassard L. Feeding behaviour of juvenile sole in nursery embayments under macrotidal regime and *in situ* estimates of carbon consumption.

Résumé : Sur la façade atlantique, nos connaissances sur les flux de matière liés à l'alimentation des poissons reposent encore sur des modèles. Introduire une possible modulation du comportement alimentaire des soles juvéniles (*Solea solea*) par l'environnement d'une mer à marées représente une première étape pour approcher une vérité biologique nécessairement plus complexe. Nos objectifs spécifiques ont été (1) d'établir la nature des proies ingérées et les comportements associés à ce type de prédation (2) d'évaluer la quantité de matière ingérée et ses variations pendant une période correspondant à la croissance maximale des juvéniles de la sole. Nous avons réalisé en juin et juillet 2002, dans le pertuis d'Antioche (golfe de Gascogne, France), 2 cycles de chalutage sur une période totale de 30 h (prélèvements effectués toutes les 3 h environ) en vives eaux (VE) et en mortes eaux (ME). La ration journalière, en mg de matière sèche ou de carbone organique par g de la masse fraîche des poissons ($\text{mg.g}^{-1} \text{Ww}$), a été estimée pour les 2 cycles (VE et ME) par application d'une méthode itérative (modèle MAXIMS 1.1). Pour les 2 cycles, les crustacés amphipodes représentent les proies majoritaires des jeunes soles. L'activité alimentaire de la sole est principalement synchronisée selon un rythme d'environ 24 h avec un arrêt de la prise alimentaire après le lever du jour pour les deux cycles et correspondant à un même niveau de remplissage de l'estomac et des deux premiers segments intestinaux. Avec une période d'alimentation d'une durée d'environ 6,5 à 14 h pour les cycles VE et ME respectivement, la ration journalière est plus faible en VE par comparaison à la situation de ME, soit respectivement de 4,39 et 7,99 $\text{mg.g}^{-1} \text{Ww}$ en matière sèche, ou 1,10 et 1,40 $\text{mg.g}^{-1} \text{Ww}$ en carbone. Cette étude met l'accent sur les perturbations d'un habitat peu profond lié aux passages dépressionnaires, l'amplitude de la marée du jour et l'augmentation des contraintes hydrodynamiques en période de VE (marée de quinzaine) résultant en une modulation variable de l'activité alimentaire des jeunes soles. Notre étude fournit une nouvelle estimation de la ration journalière et surtout une première estimation de la masse de carbone consommée par les soles juvéniles au cours de leur période de croissance maximale. Au regard de l'importance quantitative que représente la sole, et tout particulièrement ses juvéniles, dans les systèmes côtiers du golfe de Gascogne, cette information est essentielle au développement en cours des modèles de réseaux trophiques dans les pertuis Charentais.

IV.1. Introduction

L'alimentation est une fonction vitale que le poisson doit pouvoir assouvir en s'adaptant aux contraintes imposées par son environnement. Chez un juvénile, la quantité de nourriture ingérée et utile (i.e. matière ou énergie assimilée par l'organisme) est partagée entre les pertes allouées aux fonctions métaboliques obligatoires (e.g. respiration) ou aux activités spécifiques (e.g. activité natatoire, prise de nourriture, digestion) et la croissance somatique (Yamashita *et al.* 2001). Les processus associés à la recherche d'aliments et à l'ingestion

dépendent des capacités de capture du poisson. Selon les espèces, la capture des proies est privilégiée soit par mécano- ou chémoréception, soit par la vision ; elle implique les performances de nage et la morphologie fonctionnelle du tube digestif de l'espèce concernée, lui permettant de cibler les proies pour lesquelles elle est adaptée (De Groot 1969; Weatherley & Gill 1987c). Ce régime alimentaire varie ainsi en fonction de l'état ontogénique du poisson (Sorbe 1981; Amara *et al.* 2001). Il peut être également modulé en fonction de la disponibilité en nourriture, cette dernière constituant donc une caractéristique essentielle de la qualité de l'habitat (Gibson 1994).

La répartition en proies, mais aussi leur qualité et quantité, peuvent représenter ainsi l'un des facteurs orientant le choix d'un habitat par un poisson, en particulier au moment de la colonisation des nourriceries (e. g. *Paralichthys dentatus* et *P. lethostigma* Burke 1995). Parmi les sources de variation de cette disponibilité et qualité de la nourriture vient au premier rang la production de proies, qu'elle se fasse selon un mode saisonnier (Molinero & Flos 1992; Schafer *et al.* 2002), inter-annuel (e. g. en fonction des variations du débit fluvial, Salen-Picard *et al.* 2002) ou géographique (Shaw & Jenkins 1992). L'accès aux zones d'alimentation (e. g. rythmes tidaux pour *Pleuronectes platessa* Kuipers 1975), les perturbations d'origine anthropique (Pihl 1994; Laffaille *et al.* 2001; Rijnsdorp & Vingerhoed 2001) et la compétition intra et/ou interspécifique contribuent également aux différences locales de comportement alimentaire, la compétition étant généralement limitée par l'adoption de stratégies alimentaires différentes par les espèces exploitant un même milieu (Burke 1995; Cabral & Costa 1999; Darnaude *et al.* 2001). De plus, le comportement alimentaire résulte aussi d'un compromis entre la réalisation de cette fonction obligatoire et l'exposition aux prédateurs ce dont témoignent certains rythmes d'activité (Burrows & Gibson 1995) ou même l'exploitation de zones spécifiques (Halpin 2000).

Le comportement et le régime alimentaire de la sole commune *Solea solea* sont bien documentés : la sole est un prédateur nocturne d'invertébrés benthiques sessiles ou peu mobiles (Kruuk 1963; De Groot 1969; De Groot 1971; Sorbe 1981; Molinero & Flos 1992). Elle est dotée de mécanorécepteurs et d'organes de perception chémo-olfactive (Appelbaum *et al.* 1983; Appelbaum & Schemmel 1983) qui orientent vraisemblablement le type de proies ingérées vers des invertébrés, par exemple riches en substances particulières (e.g. bêtaïne *in* : Mackie & Mitchell 1982). Son régime alimentaire fait néanmoins preuve d'opportunisme, notamment chez les juvéniles (Lagardère 1987; Amara *et al.* 2001; Darnaude *et al.* 2001). Le point de vue des auteurs diverge sur la nature du rythme alimentaire des soles. Pour les uns

l'alternance jour-nuit synchronise l'activité alimentaire (e.g. Kruuk 1963; Lagardère 1987) alors que d'autres considèrent que le rythme tidal module un comportement nyctéméral (Marchand & Masson 1989).

Les nourriceries des pertuis Charentais abritent les plus fortes concentrations de soles juvéniles du golfe de Gascogne (Le Pape *et al.* 2003b) ; la sole est ainsi une espèce majeure de l'ichtyofaune des pertuis. La consommation et la production de cette espèce, de même que leurs variations, sont des éléments incontournables pour la caractérisation et l'estimation des flux de matière exportée de l'échelon "invertébré" vers l'échelon "prédateurs vertébrés" du réseau trophique des pertuis Charentais. La ration journalière (dans le cas présent, la quantité de nourriture consommée par 24h) est une variable indispensable pour quantifier les liens entre les niveaux trophiques dans les écosystèmes aquatiques (e.g. Greenstreet *et al.* 1997) ; la ration journalière des juvéniles de la sole a déjà été évaluée *in situ* par Lagardère (1987) et en conditions expérimentales (Fonds & Saksena 1977; Fonds *et al.* 1989). Toutefois, l'existence d'un rythme tidal, si celui-ci est avéré, peut être d'ordre à influencer le comportement alimentaire des juvéniles et la quantité de nourriture ingérée, selon qu'ils s'alimentent différemment en vives eaux ou en mortes eaux. Pour tester cette hypothèse et estimer la quantité de matière ingérée par les soles juvéniles des pertuis Charentais, nous avons réalisé deux cycles de prélèvements dans une même zone, le pertuis d'Antioche (Figure IV.1) où prévaut un régime de marée macrotidal (6 m de marnage). Nos objectifs spécifiques ont été (1) d'établir la nature des proies ingérées et les comportements associés à ce type de prédation (2) d'évaluer la quantité de matière ingérée et ses variations pendant 2 cycles de 24h au cours d'une période correspondant à la croissance maximale des juvéniles de la sole.

IV.2. Matériel et Méthodes

IV.2.1. Capture et sous-échantillonnage des poissons

Les poissons ont été capturés dans le pertuis d'Antioche (Figure IV.1), à bord du N/O Côte d'Aquitaine (19 m de long et 2,4 m de tirant d'eau). Nous avons utilisé un chalut à panneau de type crevettier filé sur une patte d'oie (corde de dos et bourrelet muni d'une chaîne de 12,4 m et 13,2 m respectivement, cul de chalut de 24 mm maille étirée, doublé par une poche 8 mm maille étirée) traîné à 1,5 noeud. Pour tenir compte du tirant d'eau du bateau et de la bonne mise à l'eau du chalut, la zone de prélèvement concerne la nourricerie subtidale de 5 à 10 m de profondeur, avec des localisations qui varient légèrement selon les conditions de

marée. Nous avons réalisé deux cycles de prélèvements, en vives eaux (VE), les 26 et 27 juin 2002, et au cours de la morte-eau suivante (ME), les 3 et 4 juillet. Chaque cycle de chalutage comprend 11 (VE) et 9 (ME) stations effectuées toutes les 2-5 heures (3 heures en moyenne) sur une période totale de 30 heures, à raison de 1 à 3 traits de 14-37 minutes par station en fonction des captures. Toutes les soles capturées ont été mesurées à bord (L_T , longueur totale à 1 mm près) et congelées à -20°C dans l'attente des analyses.

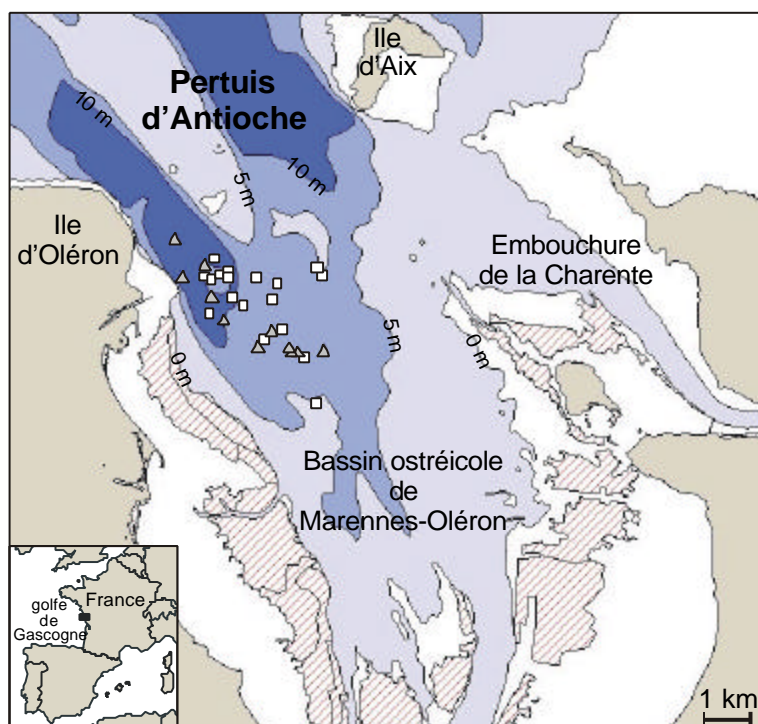


Figure IV.1 - Carte de la zone d'échantillonnage montrant la position des traits de chaluts réalisés au cours des 2 cycles de prélèvements (carrés, en vives-eaux et triangles, en mortes-eaux). La surface des parcs ostréicoles est aussi représentée (zones hachurées).

Sur un total de 1062 (cycle VE) et 984 (cycle ME) individus d'âge 0 capturés, nous avons effectué un sous-échantillonnage des poissons capturés à raison d'un maximum de 20 soles retenues par prélèvement, soit un total de 174 individus pour le cycle VE et 163 pour le cycle ME. Ces poissons ont été sélectionnés selon un critère de taille en retenant les individus situés dans une gamme de taille la plus étroite possible et qui soit proche de la moyenne des captures de soles du groupe 0 (Figure IV.2).

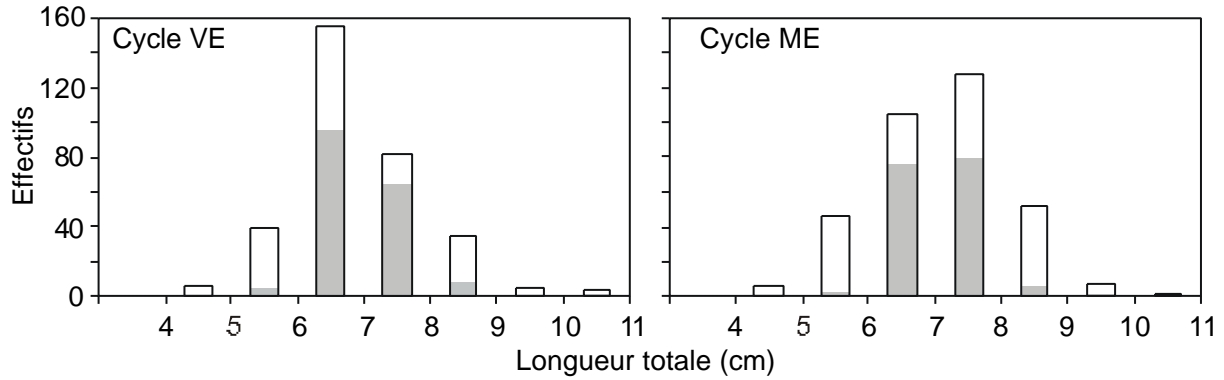


Figure IV.2 - Distribution en taille (longueur totale en cm) des soles du groupe 0 capturées et sous-échantillonnées (zone grisée) pour les 2 cycles de prélèvements (VE, vives-eaux et ME, mortes-eaux).

IV.2.2. Analyse des contenus digestifs

Au préalable, les poissons ont été décongelés et pesés (Ww, masse fraîche en g à 0.1 g près). Le tube digestif est extrait par section de l'œsophage et de l'anus et les états de réplétion de l'estomac, des 5 segments intestinaux et du rectum sont estimés en utilisant un indice comprenant 4 classes de remplissage (de 0 = vide, 0,25, 0,5, 0,75 à 1 = plein). Le tube digestif est ensuite divisé en 3 sections (Figure IV.3) : la partie antérieure comprend l'estomac et le premier segment intestinal (E/I1), la partie moyenne est composée des segments intestinaux I2 à I5 (I2/I5) et la partie postérieure est limitée au rectum (R).

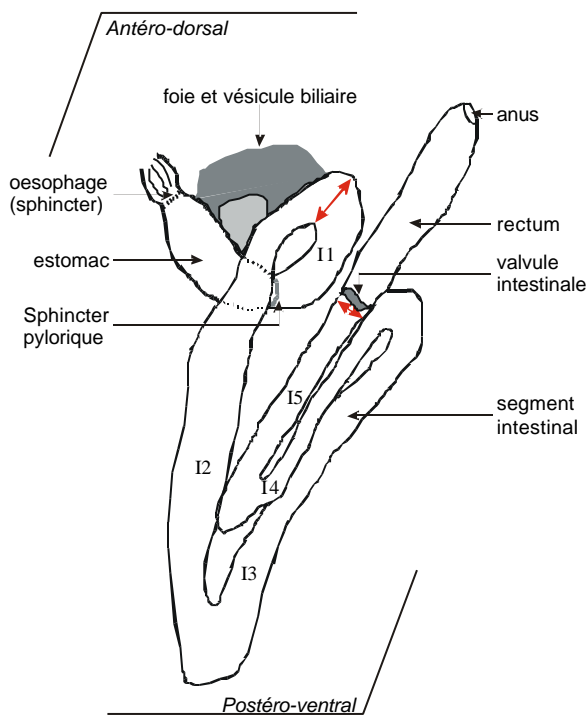


Figure IV.3 - Schéma en place du tube digestif de la sole. Noter la poche stomacale délimitée par les sphincters œsophagien et pylorique, l'intestin replié en 5 segments (I1 à I5), la valvule intestinale et le rectum. Les doubles flèches montrent les 3 sections retenues pour l'analyse des contenus digestifs.

Le contenu de chaque section du tube digestif ainsi délimitée est extrait et, pour la partie antérieure seulement, le contenu digestif a été séparé en 2 fractions comprenant le matériel figuré représenté par 3 groupes d'invertébrés (P, polychètes, M, mollusques et C,

crustacés) et le matériel non figuré (D, débris digérés non identifiables et fraction sédimentaire d'origine diverse). De rares proies, ne se rattachant à aucun des 3 groupes d'invertébrés, ont été regroupées avec le matériel non figuré. L'identification s'est faite aussi précisément que possible mais comme la plupart de ces proies sont de petite taille, post-larves ou juvéniles de l'espèce, le niveau retenu va de l'ordre à l'espèce. Pour chaque contenu digestif, les proies identifiées appartenant aux 3 groupes définis ci-dessus ont été transférés dans des cupules pré-tarées en argent ; le matériel non figuré (D) et le contenu des deux autres parties du tube digestif ont été transférés dans des tubes en verre pré-tarés. Les cupules et les tubes ont été congelés à -20°C et lyophilisés (24 à 72h). Le contenu lyophilisé de chaque cupule et tube a été pesé (masse sèche à 0,01 mg près) et décarbonaté (acide chlorhydrique de 0,5N à 2N en fonction de la quantité et de la qualité du matériel). L'analyse de chaque fraction ainsi obtenue a été réalisée au moyen d'un analyseur élémentaire Carlo-Erba (NA 1500) en équivalents carbone organique, estimés au 0,001µg près, avec des standards d'acetanilide (70,19%). Cette analyse a été menée sur la totalité du contenu des capsules et sur un aliquot du contenu des tubes. Pour ces derniers, la mesure obtenue a été rapportée à la masse totale de l'échantillon. Les effectifs de tubes digestifs ainsi analysés sont de 13 à 20 pour le cycle VE (à l'exception des prélèvements de 8h50 et 9h31 pour lesquels n= 4 et 2 respectivement) et de 19 à 20 par station de prélèvement pour le cycle ME (à l'exception du prélèvement de 11h36 pour lequel n= 4).

IV.2.3. Traitement et analyse statistique des données

Deux indices ont été utilisés pour décrire le régime alimentaire :

- la composition en effectif (en %), $\%N = n_1/N_p * 100$ avec n_1 , nombre de proies d'une même catégorie de proies, et N_p , nombre total de proies.
- le pourcentage d'occurrence (en %), $\%O = n_2/N_e * 100$, avec n_2 , nombre de parties antérieures contenant une catégorie de proie et N_e , nombre de parties antérieures non vides.

Le contenu des différentes parties du tube digestif a été exprimée en mg de matière sèche ou de carbone organique par g de la masse fraîche des poissons ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{Ww}$). La ration journalière a été estimée pour les 2 cycles (VE et ME) par application d'une méthode itérative (modèle MAXIMS 1.1, voir revue *in* : Richter *et al.* 1999), un modèle qui s'est avéré estimer de façon satisfaisante la consommation journalière de nourriture *in situ* chez de nombreuses

espèces de poissons, tout particulièrement celles s'alimentant à partir de proies de petite taille. Les hypothèses préalables à l'utilisation de ce modèle sont :

- 1) une période d'alimentation distincte par cycle de 24 h ;
- 2) un taux d'ingestion constant pendant la période d'alimentation ;
- 3) une évacuation gastrique qui s'effectue continuellement et dont le taux est inversement proportionnel au niveau de réplétion stomacale.

Il apparaît donc approprié au regard des caractéristiques actuellement connue du comportement alimentaire de la sole : un pic d'alimentation journalier suivi d'une période de repos distincte. L'expression mathématique du modèle décrivant la période d'alimentation est la suivante :

$$S = S_r \cdot e^{-E(t - Tr)} + J / E \cdot (1 - e^{-E(t - Tr)})$$

$$\text{avec } S_r = (J / E) \cdot (1 / (1 - e^{-24E})) \cdot e^{-E(24 + Tr - Tf)} \cdot (1 - e^{-E(Tf - Tr)})$$

avec S = masse du contenu digestif au temps t(h); E = taux d'évacuation instantané (h^{-1}); S_r = masse du contenu digestif au début de la période d'alimentation; Tr = temps du début de la période d'alimentation; Tf = temps à la fin de la période d'alimentation; J = taux d'ingestion (masse. h^{-1}).

La ration journalière a été calculée selon la formule suivante :

$$R_d = J \cdot (T_f - T_r)$$

Ajusté sur 24 heures à partir des données décrivant les changements du contenu de la partie antérieure du tube digestif (partie E/I1, contenu exprimé en mg de matière sèche et mg de carbone organique par g de poisson frais), le modèle a été appliqué aux périodes du cycle VE, du 26/06–17h59 au 27/06–13h44, et du cycle ME, du 3/07–13h22 au 4/07–13h36. Nous avons fait de même pour les données relatives à la partie I2/I5, la quantité de matière transitant à travers I2/I5 (E_g) étant calculée de la même manière que précédemment (voir le calcul de R_d). Le rapport entre les estimations obtenues pour E/I1 et I2/I5 a été utilisé comme indication de la validité de la ration journalière calculée à partir de la seule partie antérieure du tube digestif et comme facteur de correction de cette première approche. La ration journalière corrigée ainsi établie a été ensuite exprimée en pourcentage de la masse sèche des poissons, cette dernière ayant été obtenue par application, à la masse fraîche et la longueur totale des poissons de notre étude, d'une relation donnant le pourcentage de masse sèche en fonction de l'indice de condition K des soles (Fonds *et al.* 1989) :

$$\% W_{\text{sec}} = 23,86 \times K^{0,522} \text{ avec } K = 100 \times W_w L_T^3$$

Les paramètres du modèle Maxims ont été estimés sous le logiciel SAS selon la procédure décrite par Richter *et al.* (1999). Pour les comparaisons de paires d'échantillons, nous avons utilisé le test de Wilcoxon-Mann-Whitney (test U). Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide des logiciels Excel 97 et XLSTAT 4.3.

IV.3. Résultats

La masse et la taille des poissons retenus pour l'analyse (Figure IV.2) ne sont pas significativement différentes entre les deux cycles (cycle vives-eaux, VE et mortes-eaux, ME, tests U, $p \geq 0,05$), soient une masse moyenne globale de 2,41 g ($\pm 0,73$) et une longueur totale de 7,04 cm ($\pm 0,62$).

Pour chacun des cycles, le marnage a varié d'environ 4,4 m (VE) à 2,2 m (ME). Pour les deux cycles, la température de l'eau mesurée à proximité du fond (au maximum à 1 m du fond) est en moyenne de 18,2°C ($\pm 0,8$) et la salinité de 33,5 ($\pm 0,5$). Quant à l'éclairement, aucun signal n'était capté à proximité du fond. Les conditions atmosphériques étaient anticycloniques les jours précédant le cycle réalisé en VE (Figure IV.4). Pour le cycle ME, au contraire, une situation dépressionnaire de relativement forte amplitude (pression atmosphérique inférieure à 1005 hPa et vitesse de vent supérieure à 10 m.s⁻¹) précédait de quelques heures le cycle de prélèvement.

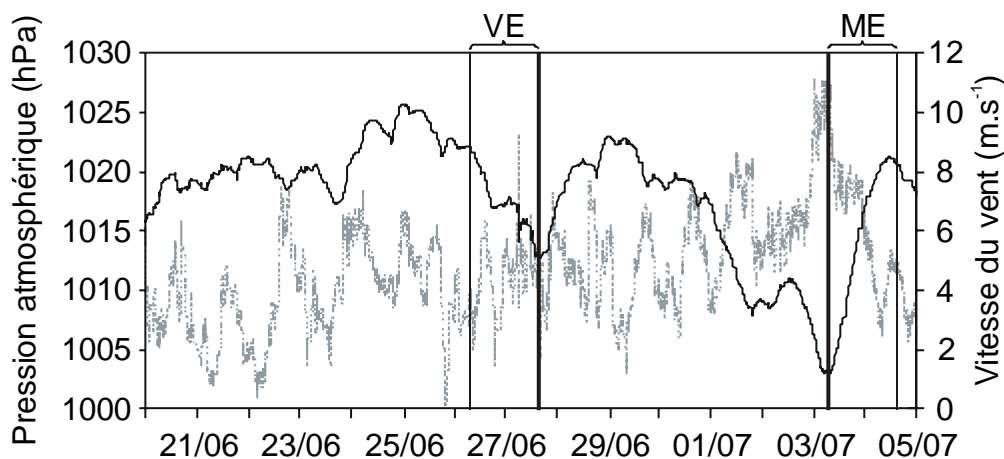


Figure IV.4 - Variations de la pression atmosphérique (ligne continue) et de la vitesse du vent (ligne pointillée) quelques jours avant et pendant les cycles d'alimentation réalisés en vives eaux (VE) et en mortes eaux (ME) dans les pertuis Charentais.

IV.3.1. Régime alimentaire

Pour les 2 cycles, les proies dominantes sont les crustacés (Tableau IV.1) aux premiers rangs desquels on trouve des amphipodes (N = 46,0–38,1% et O = 85,3–77,8% pour les cycles VE et ME respectivement), représentés principalement par des Ampeliscidae. Les cumacés viennent ensuite (N = 17,3-16,6% et O = 59,8-44,4%), représentés surtout par les Diastylidae et les Pseudocumatidae. Les annélides polychètes constituent le 2^{ème} groupe important de proies tant en effectif qu'en occurrence (N = 23,4-15,3% et O = 63,7-59,3%) avec principalement des Ampharetidae et Aphroditidae pour les 2 cycles. Les annélides polychètes Pectinariidae sont représentés exclusivement par *Pectinaria koreni* qui constitue une proie importante uniquement pour le cycle VE. Le 3^{ème} groupe de proies est celui des mollusques bivalves (N = 15,1-15,8% et O = 51,0-50,0%), comprenant principalement des spisules de petites tailles parmi lesquelles *Spisula subtruncata*. En considérant les proportions en masse sèche des grandes catégories de proies du contenu digestif, le groupe des crustacés domine pendant toute la période d'alimentation en VE et la majeure partie du cycle de ME (Figure IV.5). Les mollusques et polychètes n'apparaissent temporairement dominants qu'en début du cycle d'alimentation, au moment où les tubes digestifs des soles sont presque vides, et ceci uniquement en période de mortes-eaux. Il faut ajouter à cette fraction de proies figurées une quantité importante de matériel non figuré qui représente en période d'alimentation 58 à 90% du contenu digestif total.

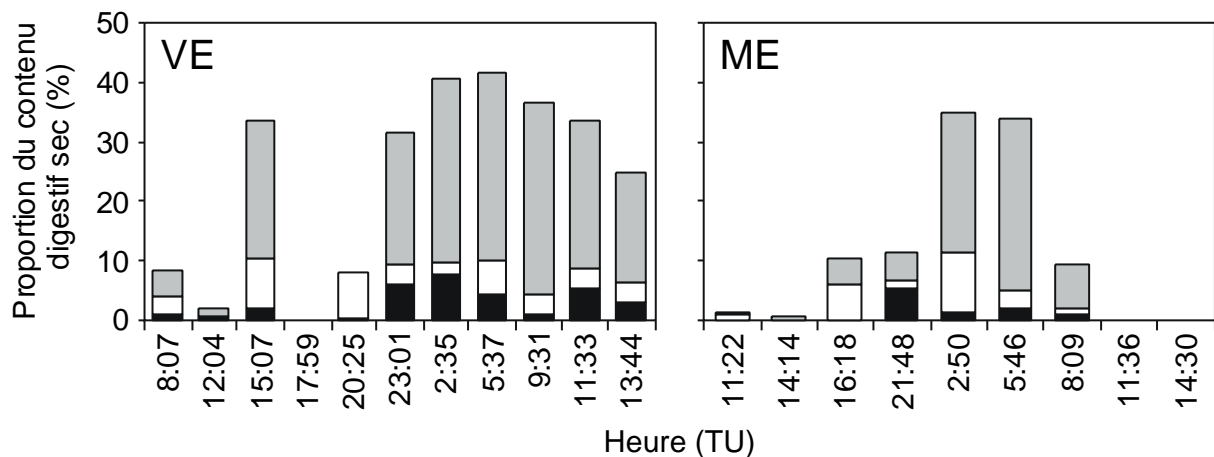


Figure IV.5 - Proportions relatives des 3 grands groupes de proies (**noir**, polychètes, **blanc**, mollusques et **gris**, crustacés) en % de la masse sèche totale contenue dans la partie antérieure du tube digestif au cours des cycles d'alimentation en vives-eaux (**VE**) et en mortes eaux (**ME**). Le matériel non figuré des tubes digestifs représente la fraction manquante (58 à 90%) du contenu digestif total.

Tableau IV.1 - Régime alimentaire estival des juvéniles de la sole dans les pertuis Charentais : fréquences en effectifs (%N) et en occurrence (%O) des proies consommées au cours de deux cycles de prélèvements (VE, vives-eaux, et ME, mortes-eaux ; sp. n.i., espèce non identifiée).

	Cycle VE		Cycle ME	
	%N (n = 1200)	%O (n = 102)	%N (n = 622)	%O (n = 54)
Polychètes	Total = 23,42	63,73	Total = 15,27	59,26
Ampharetidae (<i>Ampharete grubei</i>)	3,08	14,71	3,37	14,81
Aphroditidae	1,58	15,69	2,25	16,67
Capitellidae	0,42	3,92	0,32	3,70
Magelonidae (<i>Magelona mirabilis</i>)	2,92	10,78	0,32	3,70
Maldanidae	1,00	7,84	1,29	11,11
Nephtyidae	–	–	0,32	1,85
Pectinariidae (<i>Pectinaria koreni</i>)	10,33	31,37	–	–
Phyllodocidae	0,42	4,90	0,96	9,26
Spionidae	0,17	1,96	–	–
Terebellidae	1,33	5,88	1,13	1,85
Polychètes n.i.	2,17	17,65	5,31	35,19
Bivalves	Total = 15,08	50,98	Total = 15,75	50,00
Mactridae (<i>Spisula spp.</i>)	8,67	36,27	8,52	42,59
Solenidae (<i>Phaxas pellucidus</i> + 1 sp n.i.)	3,33	25,49	1,60	14,81
Cardiidae (<i>Acanthocardium paucicostatum</i>)	–	–	1,13	9,26
Lasaeidae (<i>Mysella bidentata</i>)	–	–	0,16	1,85
Semelidae (<i>Abra spp.</i>)	–	–	0,32	3,70
Bivalves n.i.	3,08	22,55	4,02	27,78
Gastéropodes	0,33	3,92	0,32	3,70
Opisthobranches	–	–	0,48	5,56
Ostracodes	0,92	7,84	1,29	11,11
Copépodes	Total = 2,91	21,57	Total = 3,05	25,93
Harpacticoides	2,83	21,57	2,89	24,07
Copépodes n.i.	0,08	0,98	0,16	1,85
Cumacés	Total = 17,33	59,80	Total = 16,56	44,44
Bodotriidae	1,5	13,73	2,25	11,11
Diastylidae (<i>Diastylis spp.</i>)	5,75	36,27	4,50	20,37
Nannastacidae (<i>Eudorella truncatula</i>)	1,67	11,76	2,57	9,26
Pseudocumatidae (<i>Pseudocuma spp.</i>)	5,83	31,37	3,38	14,81
Cumacés n.i.	2,58	19,61	3,86	20,37
Amphipodes	Total = 38,07	85,29	Total = 45,98	77,78
Ampeliscidae (<i>Ampelisca spp.</i>)	29,83	71,57	29,10	59,26
Caprellidae	0,67	7,84	0,48	5,56
Corophiidae	0,08	0,98	–	–
Gammaridae	0,08	0,98	–	–
Isaeidae (<i>Photis longicaudata</i>)	0,92	8,82	1,13	9,26
Leucothoidae	0,08	0,98	–	–
Oedicerotidae	3,58	32,35	4,02	16,67
Phoxocephalidae (<i>Harpinia sp.</i>)	1,33	11,76	4,34	29,63
Amphipodes n.i.	1,5	15,69	6,91	38,89
Décapodes	1,08	11,76	1,29	11,11
Poissons	0,08	0,98	–	–

IV.3.2. Rythmes d'alimentation

L'évolution de la quantité de nourriture trouvée dans chacune des parties du tube digestif rend compte du niveau de la prise alimentaire récente et des différents stades du transit (Figure IV.6). L'indice de réplétion moyen varie différemment selon qu'il s'agit du cycle de VE ou de ME. Cependant, un remplissage très rapide non seulement de l'estomac mais également des premiers segments intestinaux (de I1 à I3) intervient dès le début de la prise alimentaire (entre 11:00 h et 15:00 h, et autour de 19:00 h pour le cycle VE, et après 15:00 h pour le cycle ME).

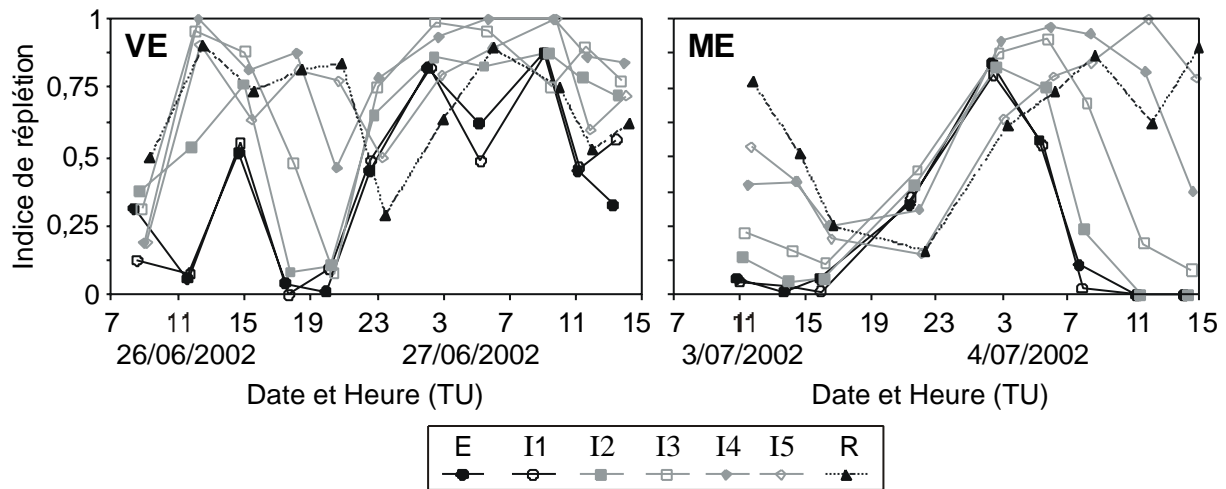


Figure IV.6 - Variations de l'indice de réplétion moyen chez les soles juvéniles des pertuis Charentais au cours de deux cycles de 30 h, en vives-eaux (VE) et en mortes-eaux (ME). Le tube digestif comprend 7 parties qui sont, de la région antérieure à la région postérieure, l'estomac (E), les segments intestinaux (I1 à I5) et le rectum (R).

Pour les 2 cycles étudiés, les parties postérieures du tube digestif (I4, I5 et R) ne sont jamais totalement vides, le transit et le rejet de matières ne s'effectuant que partiellement entre chaque prise alimentaire. Par contre, les segments E, I1, I2 sont pratiquement vides au moment de la reprise de l'alimentation. Les jeunes soles ont un rythme d'activité alimentaire journalier marqué, avec l'alternance d'ingestion de proies principalement en période nocturne et de périodes de transit alimentaire diurnes durant lesquelles le tube digestif se vide progressivement (Figure IV.7).

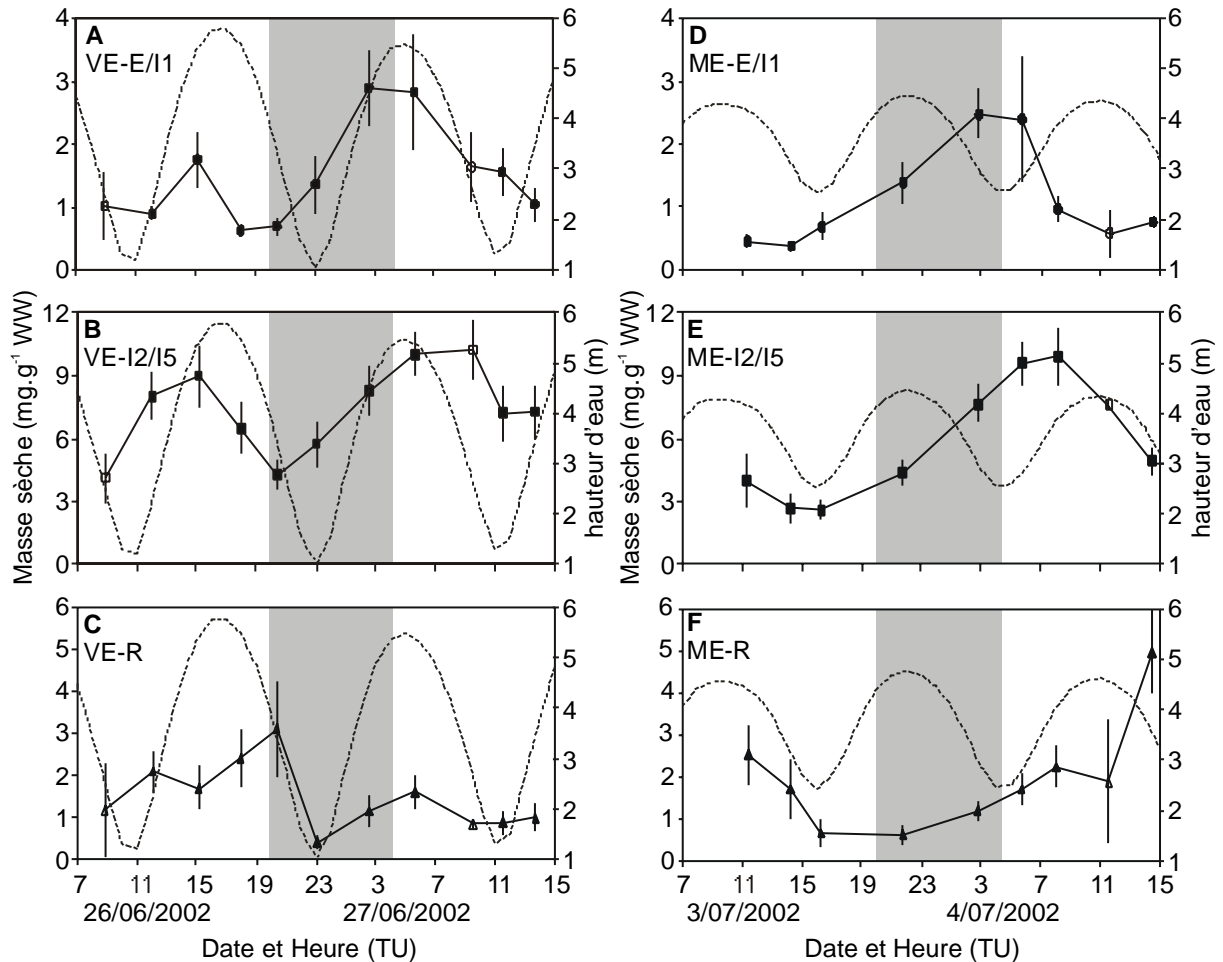


Figure IV.7 A-F - Comparaison des variations du contenu digestif de jeunes soles prélevées en début de période estivale au cours de 2 cycles de 30 h en marées de vives-eaux (VE, A à C) et de mortes-eaux (ME, D à F). Le contenu digestif (exprimé en masse sèche en mg.g^{-1} de masse humide de poisson \pm intervalle de confiance à 95%) se rapporte aux 3 parties du tube digestif définies comme partie antérieure E/I1, partie médiane I2/I5 et rectum R (voir section Matériel & Méthodes, Figure IV.3). La période nocturne est indiquée en grisé et les courbes pointillées figurent les cycles de marées en hauteur d'eau.

La période d'alimentation principale est plus longue pendant le cycle ME que celui de VE : de 14:10 h à 5:50 h et de 20:30 h à 5:40 h, respectivement, soit en moyenne 15,7 et 9,2 h. En VE toutefois, on observe vers 15:00 h une séquence diurne d'ingestion de proies, mais elle est de courte durée, et précède la période d'alimentation principale (Figure IV.7A). La comparaison des figures IV.7 A et D montre que les maxima des variations journalières de la quantité de matière récemment ingérée sont enregistrés un peu avant 3:00 h pour les 2 cycles. Alors que ces pics correspondent à l'étale de pleine mer (VE) et de basse mer (ME), quel que soit le marnage (VE ou ME), l'arrêt de la prise alimentaire s'effectue en tout début de journée pour les 2 cycles (un peu avant 6:00 h). Les maxima de remplissage de la partie médiane (I2/I5, Figure IV.7B et E) sont atteints autour de 6:00 h, avec un décalage d'environ 3 heures par rapport à la partie antérieure du tube digestif (E/I1). Le rectum étant exclu

(Figure IV.7C et F), les valeurs obtenues en matières sèches moyennes ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de masse humide de poisson) sont équivalentes pour l'une ou l'autre partie du tube digestif et les deux cycles de prélèvement, avec respectivement $2,9 \pm 0,6$ et $2,5 \pm 0,4 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ pour E/I1 (test U, $p = 0,45$) et $10,0 \pm 1,0$ et $9,9 \pm 1,4 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ pour I2/I5 (test U, $p = 0,69$). Par contre, les valeurs du début de la période d'alimentation principale sont plus élevées en VE qu'en ME (respectivement $0,69 \pm 0,32$ et $0,38 \pm 0,20 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ pour E/I1 et $4,28 \pm 1,53$ et $2,66 \pm 1,57 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ pour I2/I5 ; tests U, $p < 0,01$), témoignant d'une prise alimentaire antérieure plus rapprochée en VE.

IV.3.3. Estimation du flux journalier de matières ingérées

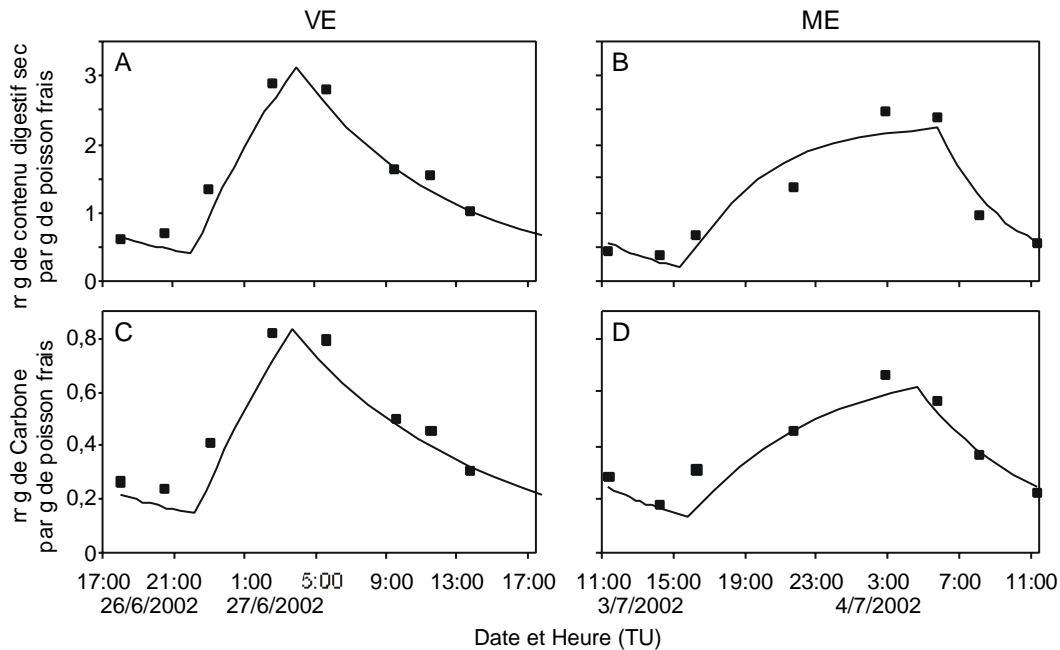


Figure IV.8 A-D - Modèles d'alimentation (courbes noires) des juvéniles de la sole du pertuis d'Antioche (groupe 0), ajusté sur deux périodes de 24 heures de vives-eaux (VE, A-C) et de mortes eaux (ME, B-D), à partir des valeurs de matières sèches (A-B) et de carbone organique (C-D) contenus dans la partie antérieure du tube digestif (estomac et 1^{er} segment intestinal, carrés noirs) exprimées en $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de la masse humide de poisson.

Pour la partie E/I1, le modèle 'Maxims 1.1' présente un bon ajustement aux cycles d'alimentation VE et ME (Figure IV.8 A-D, Tableau IV.2). Le taux d'ingestion (J), exprimé en masse de matière sèche et en carbone, est plus élevé pour le cycle de VE, bien que la différence en masse sèche ne soit pas significative. Avec une période d'alimentation d'une durée d'environ 6,5 à 14 h pour les cycles VE et ME respectivement, la ration journalière est plus faible en VE par comparaison à la situation de ME. Elle est respectivement de 4,39 et 7,99 mg de matière sèche, ou 1,10 et 1,40 mg de carbone, par gramme de poisson frais et par jour.

Tableau IV.2 - Paramètres du modèle d'alimentation Maxims 1.1 appliqué à la partie antérieure du tube digestif (E/I1) des soles du groupe 0 du pertuis d'Antioche au cours de 2 cycles de 24 heures en mortes-eaux (ME) et en vives-eaux (VE) : taux d'ingestion (J), d'évacuation gastrique (E) et estimation de la ration journalière (Rd). Les valeurs sont exprimées en mg de matière (sèche ou carbone) par gramme de poisson frais et par unité de temps (h, heure, ou j, jour).

	Période d'alimentation (h, UT)	J (mg.g⁻¹.h⁻¹)	E (h⁻¹)	Rd (mg.g⁻¹.j⁻¹)	F	p (dl = 4)
Cycle VE						
Masse sèche	21,46 – 3,96 (± 0,34 – 0,39)	0,67 ± 0,06	0,11 ± 0,01	4,39	347,98	< 0,001
Carbone	21,38 – 3,71 (± 0,41 – 0,45)	0,174 ± 0,018	0,095 ± 0,009	1,10	317,58	< 0,001
Cycle ME						
Masse sèche	15,42 – 5,77 (± 0,73 – 1,18)	0,56 ± 0,19	0,24 ± 0,10	7,99	34,12	< 0,01
Carbone	14,41 – 4,62 (± 0,73 – 0,85)	0,099 ± 0,014	0,137 ± 0,024	1,40	140,80	< 0,001

Avec Eg, équivalent à la quantité de matière évacuée de la partie E/I1 par 24h, le même modèle appliqué à la partie I2/I5 du tube digestif (Tableau IV.3) donne des valeurs de flux journalier 2,5 à 3,3 fois supérieures aux valeurs estimées de la ration journalière à partir des données de la partie E/I1 (Tableau IV.3). Une correction de la ration journalière par ces facteurs donne une nouvelle estimation (Tableau IV.4). Les rations journalières précédemment calculées ne représentent que 23% à 29% de cette ration corrigée.

Tableau IV.3 - Paramètres du modèle d'alimentation Maxims 1.1 appliqué à la partie médiane du tube digestif (I2/I5) des soles du groupe 0 du pertuis d'Antioche au cours de 2 cycles de 24 heures en mortes-eaux (ME) et en vives-eaux (VE) : taux d'ingestion (J'), d'évacuation (E') et estimation du flux journalier (Eg). Les valeurs sont exprimées en mg de matière (sèche ou carbone) par gramme de poisson frais et par unité de temps (h, heure, ou j, jour).

	Période de remplissage (h, UT)	J' (mg.g ⁻¹ .h ⁻¹)	E' (h ⁻¹)	Eg (mg.g ⁻¹ .j ⁻¹)	F	p (dl = 4)
Cycle VE						
Masse sèche	21,44 – 7,45 (± 1,11 – 1,31)	1,17 ± 0,23	0,065 ± 0,016	11,73	146,57	< 0,001
Carbone	21,39 – 7,11 (± 1,20 – 1,42)	0,28 ± 0,06	0,063 ± 0,017	2,74	128,72	< 0,001
Cycle ME						
Masse sèche	19,76 – 8,44 (± 1,13 – 2,09)	2,02 ± 0,82	0,189 ± 0,099	25,64	45,76	< 0,01
Carbone	15,67 – 8,15 (± 1,46 – 3,70)	0,28 ± 0,19	0,133 ± 0,118	4,61	140,80	< 0,01

Tableau IV.4 - Rapport entre la quantité de matière évacuée par l'estomac Eg, évaluée à partir de la partie I2/I5, et la ration journalière Rd, évaluée à partir de la partie E/I1. La ration corrigée en fonction de ce rapport est exprimée en mg de matière sèche ou de carbone par g de poissons frais ainsi qu'en pourcentage de la masse sèche des soles.

	Rapport Eg / Rd	Rd _{corr} (mg.g ⁻¹ .j ⁻¹)	Rd _{corr} (%)	Rd/Rd _{corr} (%)	
VE	Masse sèche	2,67	16,11	8,3	27,2
	Carbone	2,49	3,85	1,98	28,7
ME	Masse sèche	3,21	33,63	17,3	23,8
	Carbone	3,28	6,01	3,10	23,3

IV.4. Discussion

Il est avéré que la sole contribue au transfert de matière organique vers le plateau continental en Méditerranée occidentale à travers les compartiments de la méiofaune et macrofaune benthique (Salen-Picard *et al.* 2002). Sur la façade atlantique, nos connaissances sur les transferts de flux liés à l'alimentation des poissons reposent encore sur des modèles (e.g. Leguerrier *et al.* 2004). Introduire une possible modulation du comportement alimentaire des soles juvéniles par l'environnement d'une mer à marées représente une première étape pour approcher une vérité biologique nécessairement plus complexe (voir

revue *in* : Madrid *et al.* 2001). Cette modulation peut se faire au niveau du poisson lui-même, en interférant avec ses rythmes d'activité et ses besoins énergétiques, et au niveau de l'habitat et des proies qu'il procure. Dans quelle mesure cela nous oblige-t-il à une réévaluation de la prédation *in situ* exercée par une espèce réputée opportuniste, cela sera examiné dans le deuxième volet de cette discussion au terme de laquelle nous tenterons également d'établir des liens avec la croissance.

IV.4.1. Rythme d'alimentation et accès aux proies

Comme chez la plupart des animaux, l'activité alimentaire de la sole est principalement synchronisée selon un rythme d'environ 24 h. Chez cette espèce, la recherche de nourriture est initiée par la diminution de l'éclairement au crépuscule (Kruuk 1963), réponse qui tient à la sensibilité aux très faibles éclaircissements de la sole (Champalbert *et al.* 1991), par ailleurs inhibée par la pleine lumière (Ellis *et al.* 1997). En milieu naturel toutefois, d'autres synchroniseurs peuvent agir sur l'activité nyctémérale. Il s'agit de processus intrinsèques au prédateur 'poisson' ainsi qu'à ses proies et de facteurs relevant spécifiquement de l'habitat. Concernant le poisson, l'appétit et l'activité de recherche de nourriture dépendent d'abord de son statut endocrine et métabolique (voir revue *in* : Boujard 1999). Chez les poissons ichtyophages, le niveau de remplissage de l'estomac représente un signal important dans le contrôle de l'appétit et le déclenchement ou l'arrêt de la prise alimentaire (voir revue *in* : Fletcher 1984). Nos résultats sur les jeunes soles suggèrent une prise alimentaire mettant en jeu des signaux du même ordre. Cependant, le rythme d'alimentation apparaît également déterminé par la dynamique de remplissage et d'éjection non pas de l'estomac seul mais d'une partie plus importante du tube digestif. L'intestin est particulièrement développé chez cette espèce, la longueur du tube digestif dépassant d'un tiers celle du corps pour des juvéniles de moins de 10 cm de long (Braber & De Groot 1973). Un arrêt de la prise alimentaire est bien observé à la même heure pour les cycles de vives-eaux (VE) et mortes-eaux (ME). Il se produit après le lever du jour et correspond à un même niveau de remplissage de l'estomac et des deux premiers segments intestinaux (I1 et I2), quel que soit l'état de la marée. Lagardère (1987) a suggéré que, prédatrice de proies benthiques, la sole utilise la partie antérieure de l'intestin comme estomac secondaire, ce qui compense une capacité de stockage de l'estomac vrai qui est inférieure au volume journalier de proies ingérées.

En ce qui concerne la relation proie - prédateur, certains invertébrés benthiques, parce qu'ils effectuent des montées nocturnes dans la colonne d'eau, contribuent à synchroniser l'activité de leur prédateur selon un rythme circadien. C'est le cas de certains polychètes et de nombreux crustacés. Par exemple, les cumacés *Diastylis bradyi* et *Pseudocuma longicornis*, endobenthiques le jour, effectuent des migrations nyctémérales et sont par conséquent plus accessibles pour de jeunes soles en recherche de nourriture la nuit (Wang & Dauvin 1994). Il en est de même pour certains amphipodes, notamment l'espèce *Ampelisca brevicornis* qui, tubicole le jour, se disperse dans la colonne d'eau la nuit. De plus, ces petits crustacés sont particulièrement abondants l'été, dans les zones sablo-vaseuses intertidales et subtidales (Fincham 1971; Dauvin 1988a; Dauvin 1988b). S'ils constituent un type de proies préférentielles au début de la saison de croissance, ils restent un constituant majeur du régime alimentaire des soles (Lagardère 1987; Molinero & Flos 1992). Aux variations de régime alimentaire liées aux proies s'ajoute un ensemble d'événements périodiques propres à l'habitat, allant du jour à la quinzaine comme la marée, au cycle annuel. Cela peut expliquer que le rythme circadien d'activité alimentaire se manifeste chez la sole avec des durées et des patrons nocturnes différents selon l'âge des individus, la saison et les caractéristiques locales de l'habitat (Lagardère 1987; Molinero & Flos 1992; Cabral & Costa 1999; Amara *et al.* 2001).

Au niveau de l'habitat et comme d'autres baies sous régime macrotidal, les pertuis Charentais voient leur surface immergée dépendre de façon périodique de l'heure de la marée du jour et du marnage. Dans le cas des nourriceries intertidales, cela modifie nécessairement l'accès des jeunes poissons à leurs proies potentielles. C'est le cas du bar *Dicentrarchus labrax* (Laffaille *et al.* 1998), de la plie *Pleuronectes platessa* (Berghahn 1987; Amara & Paul 2003), du flet *Platichthys flesus* (Wirjoatmodjo & Pitcher 1984). Ce peut être celui de la sole au printemps ou au début de la phase de colonisation, les juvéniles utilisant lors d'incursions tidales la frange supérieure de la nourricerie (Lê 1983; Marchand & Masson 1989). Selon ces auteurs, cela expliquerait un rythme bimodal (circatidal) d'activité alimentaire. Toutefois, les jeunes soles semblent occuper préférentiellement la zone subtidale dès que leur taille, c'est à dire leur capacité de nage, le leur permet (Van der Veer *et al.* 2001). Que les deux cycles de prélèvement aient pu être réalisés, pour des raisons logistiques, dans la nourricerie subtidale implique aussi une fréquentation suffisante de cette zone par des juvéniles du groupe 0. Par ailleurs, qu'ils se nourrissent dans la zone subtidale n'empêche pas qu'ils y perçoivent la marée de quinzaine et puissent modifier leur activité

selon l'alternance des VE et ME. Cette hypothèse s'appuie sur les variations du taux d'ingestion, plus élevé en VE, et de la durée de la période d'alimentation, plus longue en ME, suggérant des ajustements du comportement alimentaire pouvant être dus, non seulement à un accès à la nourricerie immergée qui est facilité en ME, mais également à des besoins accrus par des contraintes hydrodynamiques renforcées en VE. Cela peut expliquer une petite reprise d'activité alimentaire diurne lors du cycle de VE, probablement favorisée par la faible pénétration de la lumière dans notre zone d'étude et qui peut compenser une prise alimentaire nocturne insuffisante parce que de trop courte durée.

Enfin, des modifications plus conjoncturelles, fonction des conditions météorologiques précédant la marée du jour, peuvent également expliquer les différences d'amplitude et de période d'activité alimentaire qui ressortent des cycles de VE et ME de cette étude. En effet, si on admet qu'une situation de VE génère a posteriori des ajustements visant à compenser des besoins accrus en condition de fort hydrodynamisme ou bien un défaut d'accès à la nourriture, cela a pu également se produire lors du passage dépressionnaire qui a précédé le cycle de ME. C'est un fait que les passages dépressionnaires, largement perçus dans les eaux côtières, agissent souvent temporairement sur les rendements de la pêche (Ehrich & Stransky 1999). Ces auteurs l'interprètent comme traduisant, notamment chez les poissons plats, des perturbations du comportement, bien qu'il soit entraîné par un rythme circadien endogène pourtant robuste (Champalbert & Castelbon 1989; Reig *et al.* 2003).

IV.4.2. Variations de l'estimation de la ration journalière

Cette approche a dû tenir compte des particularités d'anatomie fonctionnelle propres aux poissons plats. Comme déjà mentionné, la sole pourrait utiliser la partie antérieure de son intestin comme estomac complémentaire (voir parag. précédant). Cela se traduit par un remplissage très rapide des segments I1 à I3 du tube digestif, tout particulièrement au début du cycle d'alimentation. Cette caractéristique, propre à de nombreux Pleuronectiformes et que l'on retrouve aussi chez la plie (Kuipers 1975; Basimi & Grove 1985), est une adaptation leur permettant de stocker une quantité plus importante de nourriture sur de courtes périodes. Chez la sole, cela s'ajoute à un tube digestif peu différencié et des capacités digestives importantes dans la partie terminale de l'intestin (Clark *et al.* 1984; MacDonald 1987). Lagardère (1987) a estimé que la ration calculée à partir d'un modèle exponentiel analogue à celui que nous avons utilisé ne représentait que 25% de la ration réelle, un ratio

proche de celui que nous avons estimé (23–29%). Les variations de ce ratio peuvent aussi dépendre de l'état de réplétion des segments intestinaux postérieurs, au moment où démarre la période d'alimentation principale. C'est ce que suggèrent nos résultats avec un ratio plus faible pour le cycle de VE dont les poissons présentaient, en début de nuit, des segments digestifs globalement plus remplis qu'en ME. La ration ainsi estimée pour les juvéniles de la sole en VE, soit de 8,3% (en masse de poisson sec), est légèrement supérieure à la valeur de 7,3% déterminée précédemment pour des juvéniles du mois d'octobre (Lagardère 1987). Quant à la valeur de 17,3% obtenue pour le cycle de ME, très supérieure à ces mêmes valeurs, elle est cependant proche des valeurs de rations maximales observées en conditions expérimentales (Tableau IV.5). Il est admis que la ration alimentaire, relative à la masse des poissons, diminue chez des poissons plus grands et, au contraire, augmente en fonction de la température (revue *in* : Jobling 1993). Fonds & Saksena (1977) ont établi pour la sole une relation qui donne la consommation en fonction de la température de l'eau et de la taille des soles. Si l'on compare les températures enregistrées et les tailles moyennes des soles, cette relation indique que la consommation de 7,3% estimée par Lagardère (1987) pour les individus du groupe 0 du mois d'Octobre (cycle réalisé avec un coefficient de marée de 60-78, longueur totale moyenne des juvéniles de l'ordre de 10-13 cm, 19,8°C) est équivalente à une consommation variant de 8,4 à 9,9% telle qu'estimée dans le cadre de notre étude (coefficient 85-82, 7 cm, 18,2°C). Alors que cette ration de VE paraît relativement proche des résultats antérieurs, le niveau important de la ration estimée en ME ne peut pas être attribuée à une différence de taille et de température. Nous avons vu que l'historique de la prise alimentaire pouvait expliquer les variations de rythmes mais certainement aussi le taux d'ingestion et donc générer des différences de rations importantes à court terme (voir revue *in* : Jobling 1993).

Tableau IV.5 - Estimation de la ration alimentaire journalière (Rd%, calculée par le rapport de la masse de nourriture fraîche, F_{frais} , ou sèche, F_{sec} , sur la masse fraîche, W_{frais} , ou sèche, W_{sec} , de poisson), comparée aux valeurs publiées pour la sole et d'autres Pleuronectiformes, et relation avec la croissance somatique.

Source	Espèce	Taille (cm)	T (°C)	Origine Alimentation (proie principale)	Rd (%)	Croissance (mm.j ⁻¹)
Fonds & Saksena 1977	<i>Solea solea</i>	≈ 7	18	Expérimentale Moules fraîches	12* ($F_{\text{frais}}/W_{\text{frais}}$)	–
Lagardère 1987	<i>Solea solea</i>	10–13	20	Milieu naturel Divers (Amphipodes)	7,3 ($F_{\text{sec}}/W_{\text{sec}}$)	–
Fonds <i>et al.</i> 1989	<i>Solea solea</i>	≈ 7	20	Expérimentale Moules fraîches	16,4** ($F_{\text{sec}}/W_{\text{sec}}$)	0,6 – 0,7
cette étude	<i>Solea solea</i>	≈ 7	18	Milieu naturel Divers (Amphipodes)	8,3–17,3 ($F_{\text{sec}}/W_{\text{sec}}$)	–
Lockwood 1976	<i>Pleuronectes platessa</i>	–	12-13	Milieu naturel Divers (Ann.polychètes)	8–11 ($F_{\text{sec}}/W_{\text{sec}}$)	–
Basimi & Grove 1985	<i>Pleuronectes platessa</i>	15–20	–	Milieu naturel Divers	5–10 ($F_{\text{sec}}/W_{\text{sec}}$)	–
Fonds <i>et al.</i> 1995	<i>Paralichthys olivaceus</i>	4	20	Expérimentale Moules / Mysidacés	18,31 ⁽¹⁾ /12,5 ⁽²⁾ ($F_{\text{sec}}/W_{\text{sec}}$)	= 0.5

* $Rd = 0,006xe^{(0.18 \cdot T)} \times Ww^{1,12-0,013 \times T-0.00055 \times T^2}$, relation établie pour des soles de 6 à 30 cm (L_T), appliquée à un poisson de 2,4 g (W_{frais}), soit environ 7 cm (L_T).

** $Rd = 0,0375 \times Ww^{0,811}$, relation établie pour des soles de 10 à 30 cm (L_T) ($W_{\text{frais}} = 8-178$ g), appliquée à un poisson de 2,4 g (W_{frais}), soit environ 7 cm (L_T).

⁽¹⁾ sur alimentation de moules et ⁽²⁾ de mysidacés

Par ailleurs, l'estimation de la ration journalière peut fortement varier en fonction de la nature de l'ingéré (Jobling 1980), de la méthode d'estimation choisie (Lagardère 1987) mais également, de la mesure retenue pour la représenter, depuis les mesures les plus imprécises telles que la masse humide des contenus digestifs jusqu'aux plus précises, carbone ou contenu énergétique (Brey *et al.* 1988). La masse sèche est une estimation grossière de la ration journalière, la masse utile (i.e. utilisable pour les besoins métaboliques et la croissance) étant de plus très éloignée de la masse mesurée. Ainsi, la différence de ration journalière entre les cycles de VE et ME apparaît plus forte lorsqu'on considère la masse sèche de l'ingéré (82% de plus en ME qu'en VE) que la masse de carbone (seulement 27% de plus en ME qu'en VE). Cette différence peut s'expliquer en raison de la nature même du bol alimentaire de la sole. Il comprend une part importante d'éléments non ou peu digestibles tels que le sédiment associé aux proies ciblées (ex. tubes et contenus digestifs des vers), les coquilles des mollusques ou encore la chitine des carapaces de crustacés. Par ailleurs,

lorsque la ration alimentaire est exprimée dans une valeur plus proche de la valeur énergétique réelle (i.e. en quantité de carbone), la différence moindre observée entre les rations calculées est en accord avec l'hypothèse d'un ajustement de la prise alimentaire au contenu énergétique de la nourriture consommée, comme c'est le cas chez la plie (Jobling 1980).

IV.4.3. Relation avec la croissance et flux trophique

La croissance estivale des soles juvéniles du groupe 0 dans notre zone d'étude a été estimée à 0,6–0,9 mm.jour⁻¹ (croissance moyenne pour des températures moyennes proches de 20°C, Chapitre II, Laffargue *et al.* en révision). Pour assurer cette croissance, les équations établies par Fonds *et al.* (1989) nous permettent d'estimer que la quantité de nourriture (masse sèche de moules, *Mytilus edulis*) ingérée par jour par un poisson de 2,4 g à 20°C est de 61,5 à 81,5 mg, soit 12,96 à 17,18% de la masse sèche du poisson, ce qui est équivalent à la ration moyenne de l'ordre de 17% établie par notre étude (ration corrigée pour une température de 20°C à partir de la valeur moyenne de 13% établie à 18,2°C, selon l'équation proposée par Fonds & Saksena 1977). La quantité de nourriture allouée à la croissance somatique dépend d'abord de l'état physiologique du poisson, un animal dont la condition est médiocre (dont le 'surplus énergétique' est moindre) allouant par exemple moins d'énergie à la croissance en taille qu'en masse (Booth & Keast 1986). Elle est également déterminée par la qualité de cette nourriture, en particulier en raison de variations de la quantité d'énergie disponible et de la capacité de digestion et d'assimilation par le poisson (Smith *et al.* 1991). Cela peut amener à une efficacité de conversion du matériel ingéré qui diffère selon les méthodes, modèles expérimentaux ou valeurs associées au régime alimentaire naturel. S'il peut paraître hasardeux de comparer des croissances relatives à des rations en masse sèche établies à partir d'aliments de nature différente, l'estimation de la ration obtenue en milieu naturel, au regard de la croissance attendue, reste étonnamment dans la gamme des valeurs expérimentales. Il a été montré que *Paralichthys olivaceus* présentait une croissance, et donc une efficacité de conversion, supérieure avec une nourriture composée exclusivement de mysidacés par comparaison à une même ration journalière de moules (Fonds *et al.* 1995). Selon Baynes & Howell (1993), une alimentation faite de moules exclusivement explique un même déficit de croissance chez des soles juvéniles. Cela suggère que la moindre capacité à utiliser l'énergie disponible des moules par

la sole produit un résultat équivalent à partir de la ration naturelle dont la fraction indigestible (e.g. sédiment) est supérieure.

Pour des animaux bien nourris et présentant une croissance normale, la partition des ressources énergétiques disponibles a été décrite par une équation générale établie pour les poissons carnivores: $100.I = 44.M + 29.G + 27.E$, avec I, énergie totale disponible, M, énergie allouée au métabolisme, G, énergie investie dans la croissance et E, énergie perdue par l'excrétion et les fèces (voir revue *in* : Weatherley & Gill 1987b). Pour les poissons plats, dont les pertes énergétiques liées au métabolisme ont été démontrées moindres, une correction de la partition de l'énergie utilisée a été établie pour la plie et le flet (Fonds *et al.* 1992). Elle donne, pour 100% de l'énergie utile (i.e. énergie non perdue par excrétion ou dans les fèces), environ 53% et 47% d'énergie allouée respectivement à la croissance somatique et au métabolisme. En considérant que l'énergie perdue dans les fèces et l'excrétion reste identique à l'équation générale proposée précédemment pour les poissons, cette dernière devient pour les poissons plats : $100 I = 34M + 39G + 27E$. Aux variations d'assimilation près (en raison des variations du taux de conversion fonction de la nature des molécules disponibles, voir ci-dessus), la quantité de carbone organique peut-être considérée comme une mesure équivalente à la quantité d'énergie disponible. Si la totalité du carbone organique contenu dans la ration journalière représente approximativement 100% de cette énergie, la quantité de carbone retenue par une sole juvénile (i.e. investie dans la croissance somatique) est de l'ordre de 39% de la masse ingérée, soit une assimilation journalière de 1,5 à 2,3 mg de carbone par g de poisson frais (ou 7,7 à 12,1 mg de carbone par g de poisson sec).

IV.4.4. Conclusion

Il existe d'indéniables variations de la ration journalière des jeunes soles au sein de la nourricerie. Parmi les événements qui peuvent en être la cause, cette étude met l'accent sur les perturbations d'un habitat peu profond lié aux passages dépressionnaires, l'amplitude de la marée du jour et l'augmentation des contraintes hydrodynamiques en période de VE (marée de quinzaine). Dans les nourriceries de la façade atlantique, cela résulte en une modulation variable de l'activité alimentaire des jeunes soles selon l'alternance des cycles de VE et de ME, avec surimposition de rythmes circatidaux aux périodes de repos diurne et d'activité principale nocturne. De ce fait, il semble que la sole soit capable d'ajuster ses besoins en nourriture aux variations des conditions environnementales locales. Notre étude

fournit une nouvelle estimation de la ration journalière et surtout une première estimation de la masse de carbone consommée par les soles juvéniles au cours de leur période de croissance maximale. Au regard de l'importance quantitative que représente l'espèce *Solea solea*, et tout particulièrement ses juvéniles, dans les systèmes côtiers du golfe de Gascogne, cette information est essentielle au développement en cours des modèles de réseaux trophiques dans les pertuis Charentais (e. g. Leguerrier *et al.* 2004) ou de systèmes comparables. Elle ne pourra cependant être intégrée qu'à condition d'une estimation de la biomasse des soles juvéniles et surtout de ses variations au cours de l'année (mortalité, migration), informations quantitatives qui manquent actuellement.

PARTIE 3 - Effets de la conchyliculture

Chapitre V. Effets à moyen terme de la pose des émetteurs de télémétrie sur la croissance des soles juvéniles.

Article publié : Bégout Anras ML, Coves D, Dutto G, Laffargue P, Lagardere F. Tagging juvenile seabass and sole with telemetry transmitters: medium-term effects on growth (2003) ICES J Mar Sci 60: 1328-1334

Résumé : Nous avons étudié les effets du marquage avec des émetteurs acoustiques sur la croissance de juvéniles de la sole *Solea solea* (L.) au cours d'une expérience de 72 jours en bac (masse initiale des soles de $103,2 \text{ g} \pm 14,8$) et d'une expérience de 58 jours en mésocosme ($104,0 \text{ g} \pm 14,8$). Les deux expériences ont montré que le taux de rétention des émetteurs en fixation externe était bon mais aux dépens du taux de croissance des poissons. Sur la base de notre étude, nous recommandons l'application d'un rapport masse de l'émetteur sur masse du poisson en dessous de 2%.

V.1. Introduction

De nombreuses études, à la fois au laboratoire et *in situ*, ont démontré l'utilité de la télémétrie acoustique dans une large gamme d'applications (Baras 1991). Cependant, la fixation des émetteurs peut influencer le comportement et les performances des poissons (Lewis & Muntz 1984; Mellas & Haynes 1985). Ces effets potentiellement négatifs restent à l'heure actuelle peu étudiés pour un nombre important d'espèces et de méthodes de marquage.

Indépendamment du type de marquage, les poissons équipés doivent s'adapter aux modifications imposées à leur équilibre hydrostatique par la surcharge que représente l'émetteur de télémétrie. Compenser ces effets par une activité natatoire accrue implique des dépenses énergétiques supplémentaires (Lefrançois *et al.* 2001) et résulte probablement en un réajustement de la partition énergétique du poisson aux dépens des performances de nage ou encore de la croissance somatique ou gonadique. C'est particulièrement vrai lors de l'installation d'émetteurs externes en raison des forces de frottement supplémentaires imposées aux poissons et que ces derniers doivent compenser. Cette étude présente les résultats d'expériences menées sur des juvéniles de la sole (*Solea solea* (L.)) afin d'évaluer les effets à moyen terme de l'installation d'émetteurs acoustiques sur la croissance.

V.2. Matériel et Méthodes

V.2.1. Protocoles expérimentaux

Nous avons effectué deux expériences sur les juvéniles de la sole, la première à l'intérieur du laboratoire de terrain et la deuxième, dans un bassin extérieur du marais expérimental du CREMA L'HOUMEAU (UMR 10 - CNRS/IFREMER). Les soles de la première expérience ont été capturées le 22 septembre 2001 dans le pertuis Breton (baie située au milieu des côtes françaises bordant le golfe de Gascogne) à bord d'un chalutier de la pêche côtière artisanale (Le 'Rescator'). Ces poissons ont été transférés dans les bacs PVC de 0,8 m³ (1 m² de surface) comprenant un fond de sable et alimentés en permanence en eau de mer. Le premier jour de l'expérience en bac PVC (3 octobre, D0_t), chaque poisson a été pesé (masse moyenne \pm écart-type, $W = 103,2 \text{ g} \pm 14,8$) et mesuré (longueur standard moyenne \pm écart-type, $LS = 20,8 \text{ cm} \pm 1,1$). Chaque individu a été identifié à l'aide d'une marque portant un code alpha-numérique (VI-alpha tag, NMT) implantée sous la peau après une légère anesthésie (phénoxy-éthanol à 0,2 ml.l⁻¹). Cet échantillon de poissons a été divisé en deux groupes de 18 individus chacun et de distributions en taille équivalentes: un groupe témoin et un groupe dont les poissons portent des simulacres d'émetteurs ultrasoniques aux caractéristiques équivalentes aux émetteurs V8SC Vemco Ltd (cylindriques 9x20 mm, 3,3 g dans l'air). Ils ont été attachés en externe sur la face pigmentée de la sole (côté droit) en position médio-dorsale (Figure V.1). La fixation est assurée par deux sutures espacées de 1 cm et réalisées à l'aide de fils en kevlar traversant le muscle sous les ptérygiophores de la nageoire dorsale. Les fils sont noués et collés avec une colle à prise rapide sur une plaque de plastique souple placée sur la face du poisson opposée à celle portant l'émetteur. Des solutions antiseptiques (Betadine® et Polyfra®) ont été appliquées sur les points de suture.

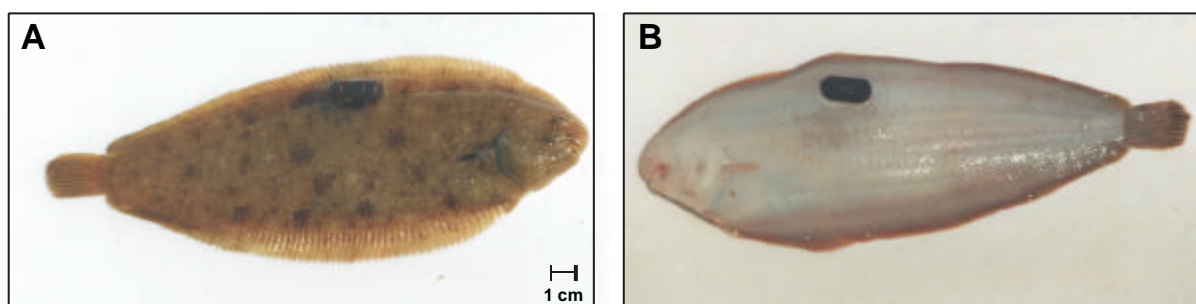


Figure V.1 - Photographies montrant une sole (TL = 22 cm) équipée d'un émetteur de télémétrie acoustique (côté droit, **A**) et de la plaque de fixation (côté gauche, **B**).

Les poissons des deux groupes, poissons témoins et porteurs d'émetteur, ont été mélangés et répartis au hasard dans 3 bacs expérimentaux. La croissance (mesure de la masse et de la taille) et l'état de santé général des poissons expérimentaux ont été contrôlés tous les 15 jours (18/10, 31/10, 16/11 et 30/11). Pendant les 72 jours de l'expérience, les poissons ont été nourris tous les 2 à 3 jours avec des huîtres et des moules fraîches en respectant une quantité équivalente à 2% de la biomasse. A la fin de cette l'expérience en bac (le 14/12, D72_t), tous les poissons ont été sacrifiés par une profonde anesthésie, mesurés et pesés. Un examen minutieux a été pratiqué afin de répertorier les éventuelles lésions externes et de vérifier la cicatrisation des plaies occasionnées par l'installation des émetteurs.

Les soles ont été disséquées pour déterminer le sexe et extraire les otolithes (sagittae). Afin de déterminer l'âge des poissons, les sagitta gauches ont été préparées par sections transverses (techniques standards décrites par Secor *et al.* 1992) et examinés au microscope avant et après coloration. Pour les sections non colorées, l'estimation de l'âge est basée sur le nombre de zones opaques (Vianet *et al.* 1989). Si nécessaire, une coloration au bleu de Toluidine (0,5 % dans une solution d'acide acétique à 0,2 %) a été utilisée pour mettre en évidence l'anneau présent dans la partie la plus interne de la zone opaque (F.Lagardère, données non publiées).

La deuxième expérience s'est déroulée du 27 mars au 24 mai 2002 dans un mésocosme constitué par un bassin de 700 m² du marais expérimental du CREMA L'HOUMEAU (UMR 10 - CNRS/IFREMER). Les soles ont été capturées (les 28/02 et 1/03), temporairement maintenues en bacs PVC et nourries dans les mêmes conditions selon les mêmes procédures que pour la première expérience. Le 27 mars (jour 0 de l'expérience en marais, DO_m), 18 individus de taille homogène ont été pesés (masse moyenne \pm écart-type = 104,0 g \pm 18,4) et mesurés (longueur standard moyenne \pm écart-type = 20,7 cm \pm 0,9) et identifiés à l'aide d'une marque portant un code alpha-numérique (VI-alpha tag, NMT) implantée sous la peau après une légère anesthésie (phénoxy-éthanol à 0,2 ml.l⁻¹). Cet échantillon de poissons a été divisé en deux groupes homogènes: un groupe témoin et un groupe dont les poissons portent les émetteurs installés de la même manière que celle décrite précédemment. Après une période de récupération dans les bacs PVC, les soles ont été relâchées le 30 mars dans le bassin expérimental. Pendant la durée de l'expérience, les poissons se sont nourris à partir des proies naturellement présentes dans le bassin. Les poissons ont été re-capturés le 24 mai, soit 58 jours après l'installation des émetteurs (D58_m). La fin de l'expérience s'est déroulée de la même manière que décrite pour la première expérience.

V.2.2. Analyse des données

L'ANOVA non paramétrique de Kruskal-Wallis (Scherrer 1984) a été utilisée pour évaluer les effets des émetteurs sur la croissance des poissons. Les variables testées ont été la longueur et la masse des poissons et les différents facteurs considérés ont été le numéro du bac, le sexe, le traitement (soles témoins ou portant un émetteur) ou les dates de mesures en cours d'expérience. Les analyses de données ont été effectuées avec le logiciel SYSTAT 7.0. Le taux de croissance spécifique (SGR) a été calculé selon la formule suivante : $SGR (\% / \text{jour}) = 100[\ln(M_2) - \ln(M_1)] / (t_2 - t_1)$, avec M_2 , masse moyenne au temps t_2 et M_1 , masse moyenne au temps t_1 (Alänärä 1992).

V.3. Résultats

Les individus capturés à l'automne et utilisés pour la première expérience (en bacs PVC) étaient âgés de 1 an; quant aux poissons utilisés pour l'expérience en mésocosme, ils étaient pour la plupart de la même classe annuelle mais alors âgés de 2 ans. La seule mortalité avérée a été celle d'un poisson témoin au cours de l'expérience en bac. Pour l'expérience en mésocosme, 2 individus n'ont pas été recapturés en fin d'expérience (1 poisson témoin et 1 poisson avec émetteur) mais il peut aussi bien s'agir de poissons s'étant échappés de l'enclos expérimental que de poissons morts au cours de l'expérience.

Concernant l'expérience en bacs, la comparaison des 3 bacs expérimentaux n'a révélé aucune différence significative de masse des poissons (KW-ANOVA à $D0_t$, $P = 0,88$, $N = 36$, $df = 2$; à $D72_t$, $P = 0,79$, $N = 35$, $df = 2$). Aucune différence significative de la masse initiale des poissons n'existait entre les mâles et femelles (KW-ANOVA, $P = 0,69$, $N = 35$, $df = 1$) ni au sein des 2 groupes expérimentaux (groupe avec émetteur, 12 femelles parmi les 17 poissons ; groupe témoin, 10 femelles parmi les 18 poissons). Par conséquent, ni le numéro du bac expérimental ni le sexe des poissons n'ont été pris en compte dans la suite de l'analyse des données. Pendant l'expérience, les variations de la température de l'eau ont été importantes avec une diminution depuis des valeurs de 20°C à près de 0°C du début à la fin de la période expérimentale (Figure V.2).

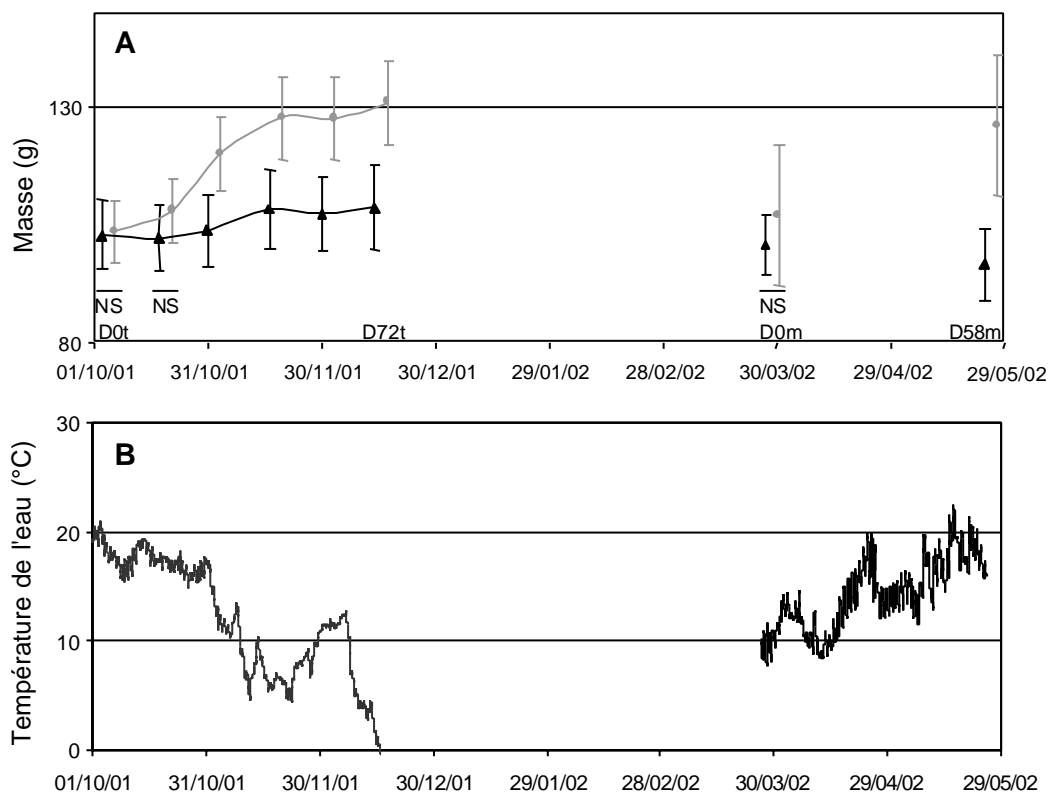


Figure V.2 - (A) Evolution au cours du temps de la masse moyenne des soles (\pm intervalle de confiance) pour le groupe témoin (disques gris) et le groupe portant un émetteur (triangles noirs). Le début de l'expérience en bacs PVC est le 3/10/2001 (pose des émetteurs, D0t) et les mesures de masses ont été effectuées tous les 15 jours jusqu'à la fin de l'expérience, le 14/12/2001 (D72t). Le 27/03/2002 (D0_m) et le 24/05/2002 (D58_m) sont respectivement le début et la fin de l'expérience en mésocosme. **(B)** Evolution de la température de l'eau pendant les expériences. Les résultats non significatifs du test de Kruskal Wallis sont également présentés (NS).

Une différence de masse significative est apparue au moment D72t et s'est accentuée jusqu'à la fin de l'expérience (Figure V.2, Tableau V.1). De telles différences n'apparaissent pas si on considère la taille des poissons. La comparaison entre les états final et initial des poissons témoins montre que la masse et la longueur des poissons augmentent avec une croissance moyenne de 27,4 g et 9 mm ($SGR = 0,33\%$). La croissance des soles portant un émetteur n'est pas significative mais ces poissons n'ont cependant pas perdu de poids ($SGR = 0,08\%$). Bien que les résultats ne soient pas statistiquement significatifs, on peut noter que 4 poissons sur les 10 ayant un rapport de la masse de l'émetteur sur la masse du poisson = 3 % ont perdu du poids alors que cette perte de poids ne touche que 2 poissons sur les 8 présentant, pour ce même rapport, des valeurs inférieures à 3%.

Au cours de l'expérience en mésocosme, la température de l'eau a varié de 10°C en mars, au début de l'expérience, à un maximum proche de 20°C au mois de mai (Figure V.2). L'analyse ne montre aucune différence initiale significative de masse ni de taille entre les deux groupes expérimentaux (Tableau V.1).

Des différences de masse et de taille significatives sont apparues entre les 2 groupes expérimentaux en fin d'expérience (Figure V.2 et Tableau V.1, D58_m). Pour les 2 groupes, les poissons n'ont pas significativement grandi ni perdu de masse même si le SGR des poissons témoins était de 0,28 % et celui des poissons avec émetteur de -0,07%. Malgré l'absence de significativité statistique, on peut noter que tous les poissons présentant un rapport masse de l'émetteur/masse du poisson compris entre 2,9% et 3,7% ont perdu du poids et que le poids d'un poisson avec un rapport de 2,8 % est resté constant.

Pour les deux expériences, tous les poissons présentaient un aspect général sain, avec une pigmentation correcte et sans lésion externe apparente. Les poissons portant un émetteur présentaient une érosion de l'épiderme au niveau de la zone de contact avec l'émetteur, cet effet étant plus marqué à l'avant de cette zone. Cependant, aucune inflammation du derme n'a été observée.

Tableau V.1 - Résultats de la comparaison par le test de Kruskal Wallis (p, probabilité; n, effectif ; dl, degrés de liberté) de la longueur standard (LS) et de la masse fraîche (M) individuelles des soles entre les 2 groupes expérimentaux (poissons témoins et poissons avec émetteur) et pour différentes dates de mesure.

	Date	Variable	p	n	dl
Expérience en bacs					
Comparaison des poissons témoins et avec émetteur	3/10/2001 D0 _t	LS	0,74	36	1
		M	0,96	36	1
	18/10	LS	0,70	36	1
		M	0,38	36	1
	31/10	LS	0,22	35	1
		M	0,03	35	1
	16/11	LS	0,15	35	1
		M	<0,01	35	1
	30/11	LS	0,12	35	1
		M	<0,01	35	1
	14/12/2001 D72 _t	LS	0,12	35	1
		M	<0,01	35	1
Comparaison des valeurs initiales et finales pour les poissons témoins		LS	0,04	35	1
		M	<0,01	35	1
Comparaison des valeurs initiales et finales pour les poissons avec émetteur		LS	0,61	36	1
		M	0,27	36	1
Expérience en Mésocosme					
Comparaison des poissons témoins et avec émetteur	D0 _m	LS	0,39	19	1
		M	1,00	19	1
	D58 _m	LS	0,01	16	1
		M	<0,01	16	1
Comparaison des valeurs initiales et finales pour les poissons témoins		LS	0,07	16	1
		M	0,09	16	1
Comparaison des valeurs initiales et finales pour les poissons avec émetteur		LS	0,46	16	1
		M	0,25	16	1

V.4. Discussion

Nos résultats ont montré que des soles juvéniles ($LS \sim 21$ cm et $M \sim 104$ g) pouvaient survivre, grandir pendant au moins 72 jours en bacs et 58 jours en marais après la pose d'un émetteur externe. Cependant, les performances de croissance de ces poissons a été affectée par le port de l'émetteur dans les deux expériences. La comparaison est difficile étant donné le peu d'étude similaire sur les poissons plats. Seuls Szedlmayer et Able (1993) ont décrit l'effet de la pose d'un émetteur externe sur la croissance en taille de *Paralichthys dentatus*. Ils ont montré pour deux poissons (longueur totale de 24,6 et 27,2 cm) portant chacun un émetteur ultrasonique de 4 g (masse mesurée dans l'air) une croissance de 8 mm après 93 jours d'élevage en laboratoire. Cette valeur est comparable aux 9 mm de croissance en taille des poissons témoins obtenus l'hiver pendant notre période expérimentale de 72 jours. Cependant, si notre analyse n'avait tenu compte que de l'évolution de la taille, nous aurions conclu que la croissance des poissons avec émetteur et des témoins était semblable, alors que seule la croissance en masse des témoins est significative (Tableau V.1). La masse apparaît donc comme un indicateur plus sensible de la croissance à moyen terme que ne l'est la taille. L'expérience en bacs met également en évidence l'importance d'une période d'acclimatation d'au minimum 15 jours avant une reprise de croissance des 2 lots de poissons, témoins et avec émetteur, et ceci en dépit de basses températures. Ainsi, nous recommandons une durée minimale de 1 mois environ pour toute expérience visant à étudier l'effet d'un traitement sur la croissance des soles juvéniles.

L'expérience en marais a confirmé le caractère délétère de la pose externe d'émetteurs sur la croissance en taille et en masse des jeunes soles. Cependant, les performances de croissance des deux groupes de poissons (témoins et avec émetteurs) ont été faibles. Bien que cette expérience de 58 jours ait eu lieu en conditions printanières, aucune croissance significative n'a été révélée par l'analyse. Ces performances réduites, probablement liées à de mauvaises conditions environnementales, renforcent l'effet des émetteurs externes quand le rapport de la masse de l'émetteur sur la masse du poisson varie entre 2,8 et 3,6%.

En définitive, les résultats de notre étude relancent le problème de la limite maximale acceptable du rapport de la masse de l'émetteur sur la masse du poisson tel qu'il a été démontré pour les "poissons ronds" (Winter 1983; Adams *et al.* 1998) et devrait tout aussi bien être pris en compte pour des poissons plats. Une étude de l'effet physique de la pose d'émetteur a montré qu'une plie de 40 cm portant un émetteur acoustique (1 cm de diamètre et

5 cm de long pour une masse dans l'air de 8,2 g) doit accroître sa dépense énergétique jusqu'à 5% pour maintenir la même vitesse de nage que des poissons sans émetteur (Arnold & Holford 1978). A partir de cette étude, on peut estimer que le surcoût énergétique demandé à un poisson de 20 cm pourrait être de 5 à 15% en fonction du coefficient de frottement du poisson dans l'eau (calculé pour le coefficient de résistance spécifique des émetteurs utilisés). Arnold et Holford (1978) ont attribué ces dépenses énergétiques supplémentaires aux forces de résistance que le poisson doit combattre et ils ont estimé que celles-ci étaient négligeables pour des poissons d'une taille supérieure à 40 cm. Cependant, cette augmentation de l'énergie dépensée pour l'activité natatoire, et ceci probablement aux dépens de l'énergie normalement allouée à la croissance, peut expliquer l'action délétère des émetteurs externes sur la croissance à moyen terme des juvéniles de soles de 20 cm, même si les émetteurs utilisés étaient de relativement petite taille. Arnold et Holford (1978) ont également suggéré que le coefficient de frottement des émetteurs pouvait être réduit en rendant leur forme plus hydrodynamique. Sur la base de notre étude, nous recommandons l'application d'un rapport masse de l'émetteur sur masse du poisson en dessous de 2%, à moins que la forme de l'émetteur puisse être modifiée (e.g. forme d'un disque plat) pour réduire l'effet du coefficient de frottement sur les poissons plats.

Chapitre VI. Comportement natatoire des soles en mésocosme: activité et distribution spatiale dans un habitat influencé par l'élevage des huîtres

Article pour soumission : Laffargue P, Bégout Anras M.-L. & Lagardère F. Testing potential effects of shellfish farming on swimming activity and spatial distribution of sole, *Solea solea*, in mesocosm. ICES J.Mar.Sci.

Résumé : La restructuration des habitats de nurserie des poissons côtiers par les installations de conchyliculture extensive dans le golfe de Gascogne (France) pourrait influencer la physiologie et le comportement des poissons et affecter les performances écologiques des espèces concernées. Nous avons évalué l'influence sur le comportement natatoire de la sole (*Solea solea*) des installations de culture d'huîtres sur table en utilisant un mésocosme expérimental. Un enclos a été construit avec 3 zones interconnectées (2 zones des poches contenant des huîtres vivantes ou des coquilles posées sur des tables ostréicoles et 1 zone libre). Le renouvellement de l'eau dépendait du régime des marées. Les variables environnementales ont été enregistrées en continue (température, oxygène, pH et données météorologiques), tous les 3 à 5 jours (salinité, analyses chimiques de l'eau et estimation des taux de sédimentation) ou de manière intermittente (luminosité). Des carottes de sédiment, prélevées dans chacune des zones en début et en fin d'expérience, ont permis la mesure du potentiel redox et du contenu en eau du sédiment ainsi qu'une évaluation de la présence des proies potentielles. Les mouvements des poissons (9 soles prélevées en mer et marquées avec un émetteur acoustique) ont été enregistrés au printemps 2002 au cours de 3 sessions, chacune d'une durée de 15 jours environ. En plus de l'ombrage dû aux tables ostréicoles, les propriétés de l'eau et le sédiment ont été significativement modifiées dans la zone des huîtres vivantes. Les changements environnementaux et le comportement natatoire des soles sont apparus liés par des effets directs ou indirects : l'activité natatoire de 8 des 9 soles a suivi le cycle jour-nuit, avec de plus grandes distances horaires parcourues la nuit. Toutes les variables environnementales ont modulé l'activité natatoire, mais l'accroissement de la température, les renouvellements d'eau (pH) et les événements climatiques (effets du vent) étaient associés à des modifications-clés entre sessions ou entre individus. Une analyse par régression multilinéaire a suggéré des liens plus forts avec la pression atmosphérique, l'oxygène et le pH. Toutes les soles se sont déplacées dans l'enclos la nuit, probablement pour chercher de la nourriture. Dans la journée, excepté pendant les coups de vent, les individus revenaient dans les mêmes zones de repos. Les structures d'élevage ostréicole sont apparues les plus attractives comme aires de repos (6 soles dans la zone d'huîtres vivantes, 2 soles dans la zone des coquilles). Cette expérience suggère des altérations limitées de l'habitat pour la sole dans un bassin ostréicole.

VI.1. Introduction

L'utilisation de l'espace par un animal est le reflet de la distribution spatiale des ressources qui lui sont nécessaires mais aussi de ses besoins instantanés et de sa réponse aux conditions ambiantes (Huntingford 1993). En identifiant et quantifiant les préférences d'habitat d'un animal, il est possible d'évaluer quelles sont ses tolérances vis à vis des contraintes environnementales et ainsi estimer les conditions nécessaires à un bien-être

immédiat et, à plus ou moins long terme, à sa survie. Ainsi, la qualité de l'habitat peut orienter les choix de résidence des poissons (e.g. Cote *et al.* 2003) et son altération les modifier, ce qui peut aller jusqu'à influencer l'abondance des juvéniles. C'est notamment le cas des mers fermées comme la Mer Noire, où les conséquences d'une forte anthropisation sont devenues sensibles sur le recrutement (Daskalov 2003).

Les zones côtières, baies et estuaires, sont des nourriceries pour nombre de poissons plats dont la sole (Amara *et al.* 2000; Van der Veer *et al.* 2001). Les juvéniles doivent faire face dans ces habitats à de fortes contraintes environnementales naturelles auxquelles se surimposent les effets des activités humaines (Beck *et al.* 2001). Les pertuis Charentais représentent l'une des nourriceries importantes de la sole du golfe de Gascogne (Le Pape *et al.* 2003b) mais ils sont également une importante zone d'élevages conchylicoles (huîtres et moules). La surface des concessions ostréicoles représente 40 km² dans les pertuis Charentais (Gouletquer & Le Moine 2002), soit environ 11% de l'étendue des substrats meubles intertidaux (A. Bodoy, com. pers.) susceptibles d'être utilisés par les jeunes soles. Lorsqu'il s'agit d'huîtres élevées sur tables, ces élevages modifient significativement les qualités physico-chimiques des sédiments sous-jacents et des eaux environnantes. A moyen terme, il peut y avoir des répercussions sur la faune benthique, avec réduction de la diversité spécifique en macrofaune benthique et augmentation des espèces tolérantes à l'enrichissement en matières organiques (Nugues *et al.* 1996).

L'ostréiculture demeure une activité économique de premier rang pour la région mais la réflexion s'oriente vers une perspective de gestion durable qui ménage l'ensemble des ressources, naturelles et élevées. Un ensemble de recherches récentes a été mis en place pour aborder la question de possibles altérations des habitats que représentent les pertuis Charentais pour différentes espèces de poissons et mollusques exploités par la pêche. Il s'agit notamment d'évaluer leur capacité à maintenir la pérennité de nourriceries de poissons de qualité acceptable, travaux dans le cadre desquels se place cette étude. En regard de la superficie de substrats meubles représentant la nourricerie potentielle de la sole, la démarche vise à préciser l'étendue de la nourricerie réalisée. En d'autres termes, il s'agit d'établir dans quelle mesure les soles fréquentent ou évitent les zones qui sont sous emprise conchylicole et d'identifier des modifications comportementales qui rendent compte des changements de la qualité de l'habitat.

La présence de structures d'élevages dans la partie la moins profonde des nourriceries des pertuis Charentais, ainsi que l'existence de récifs coquilliers alternant avec des banquettes

de vases fluides, rendent difficiles les prélèvements des poissons au moyen d'engins traînants. La turbidité des eaux empêche leur observation directe. Aussi nous avons-nous choisi l'expérimentation dans les mésocosmes du CREMA, bassins de terre offrant des conditions proches de celles du milieu naturel. Le but était d'évaluer l'effet des modifications de l'habitat dues à l'ostréiculture et les conséquences qui peuvent en résulter pour l'utilisation de cet habitat par les soles. Les objectifs spécifiques sont 1/ d'analyser les effets de l'élevage ostréicole sur un habitat reconfiguré par l'ajout de structures d'élevage (modification des propriétés hydrologiques et biosédimentaires) et 2/ d'établir par télémétrie acoustique le mode d'utilisation de l'habitat par les soles, à travers leur comportement natatoire et leur répartition spatiale, que ces réponses comportementales soient liées aux fluctuations hydro-climatiques du milieu ou à sa structuration par les élevages d'huîtres.

VI.2. Matériel et Méthodes

L'expérience repose sur l'enregistrement des déplacements de soles dans un bassin de terre (mésocosme) redimensionné pour offrir le choix entre 3 types d'habitats (Figure VI.1): une zone d'élevage d'huîtres sur table, une zone libre et une zone comportant les seules structures physiques de l'élevage (tables et coquilles d'huîtres).

VI.2.1. Préparation et caractéristiques du mésocosme

Le bassin utilisé pour l'expérience, une ancienne claire ostréicole de 600 m² du marais expérimental du CREMA (46°9'N et 1°9'W), est alimenté en eau de mer par un chenal directement relié à la mer. Cette alimentation, dépendante de la marée, n'est possible que pour un marnage moyen supérieur ou égal à 5,5 m. La hauteur d'eau minimale dans le bassin est de 0,8 m (à marée basse et conditions de mortes-eaux) et la hauteur maximale proche de 1,7 m. Lors de la préparation du bassin, nous avons pris soin de ne pas piétiner le fond et cela pour l'ensemble de l'enclos expérimental, afin de ne pas modifier l'état initial du recouvrement en vase.

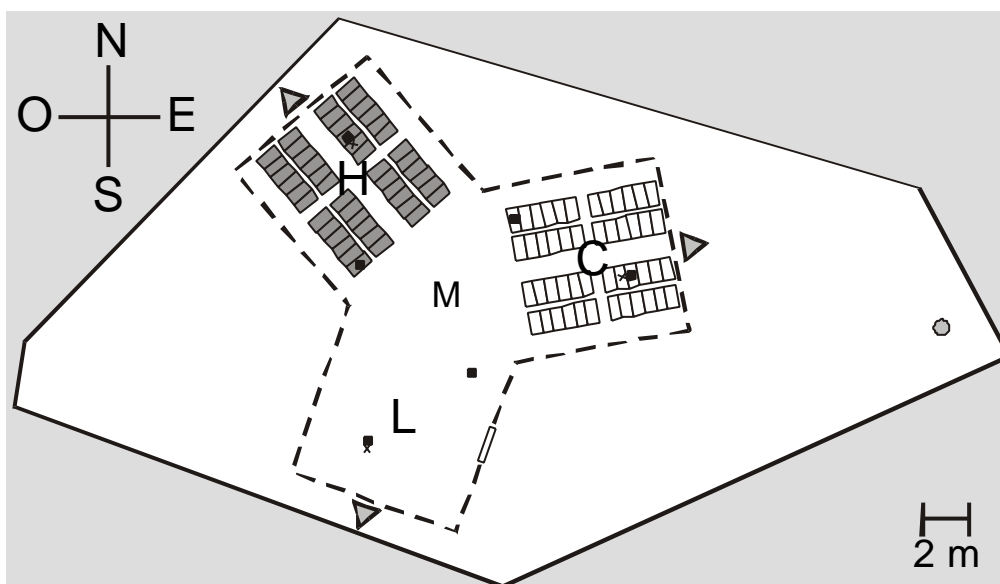


Figure VI.1 - Schéma du bassin expérimental (trait continu) indiquant la délimitation des différentes zones (trait pointillé) : H, tables et huîtres vivantes (les poches sont figurées par les rectangles gris), C, tables et coquilles d'huîtres (les poches sont figurées par les rectangles blancs), L, libre et M, zone centrale de communication. Les stations de mesures hydrologiques sont également figurées : Sonde oxygène et température et sonde pH uniquement dans la zone C (X) ; pièges à sédiment et prélèvements d'eau (■). Les triangles indiquent la position des hydrophones du système de télémétrie acoustique et le cercle gris, la bonde verticale d'alimentation en eau (hauteur = 0,8 m).

L'enclos, un grillage PVC de 2 m de haut fixé dans le bassin expérimental, couvre une superficie totale de 200 m². Il délimite 3 zones de surface égale (56 m²) communiquant largement entre elles par une zone centrale (M, Figure VI.1). Les bords du bassin ainsi que la zone d'entrée d'eau ayant été exclus, la profondeur du bassin est constante sur l'ensemble de l'enclos. La première de ces zones visait à reproduire les conditions d'un élevage d'huîtres sur tables (zone H). Elle comporte 8 tables qui supportent chacune 6 poches contenant environ 6 kg d'huîtres, soit par poche $172 \pm 18,6$ huîtres de masse individuelle = $35,3 \pm 4,3$ g, pour un total de 300 kg. Avec une densité de l'ordre de 200 huîtres.m⁻² (7 kg.m⁻²), notre installation se rapproche des conditions d'élevage en baie de Marennes-Oléron (Feuillet-Girard *et al.* 1994). La deuxième zone est équivalente à la zone H (8 tables, 48 poches à huîtres) mais les huîtres vivantes y sont remplacées par un nombre équivalent de coquilles (zone C). Cette zone recrée les effets physiques stricts de la présence d'une concession ostréicole et, particulièrement dans ce bassin, l'effet de l'ombrage et de la fixation d'épibiontes sur les structures. La troisième zone est libre (zone L) et n'a subi aucun traitement particulier. Le bassin a été mis en eau le 8/01/2002 et l'installation des poches à huîtres a été faite les 27 février et 2 mars.

VI.2.2. Matériel biologique

Les soles nécessaires à l'expérience ont été capturées au chalut à panneau dans le pertuis Breton (46°15' N et 01°06' W), les 28/02 et 1/03/2002, à bord d'un chalutier de la pêche côtière artisanale (RESCATOR - JM Arruabarrena.). Avant manipulation, les poissons ont été anesthésiés par balnéation dans une solution de phénoxy-éthanol (0,25 ml.l⁻¹ d'eau de mer) pendant 3 minutes pour être mesurés (L_T et L_S) et pesés. Chaque individu a été identifié à l'aide d'une marque implantée sous la peau portant un code alpha-numérique (VI-alpha tag, Northwest Marine Technology, Inc.). La taille des poissons devant porter un émetteur acoustique l'enregistrement des déplacements étant sous la contrainte de la masse des émetteurs (3,3 g dans l'air, V8SC VEMCO Ltd), les 9 poissons sélectionnés sont d'une taille moyenne de 23,8 cm (\pm 0,6) et d'une masse de 100,8 g (\pm 9,2). Ils ont été équipés d'émetteurs acoustiques, attachés en externe sur la face pigmentée de la sole (côté droit) en position médio-dorsale (Bégout Anras *et al.* 2003). Les soles ont été lâchées dans l'enclos 72h après le marquage, 84 jours après la remise en eau du bassin. En outre, 13 autres soles nécessaires à une expérience menée parallèlement étaient présentes dans l'enclos, les 22 soles représentant une biomasse totale initiale de 3100 g, soient 15 g.m⁻². Sur les 9 poissons suivis, nous en avons repêché 8 en fin d'expérience (le 24/05/2002) par vidange du bassin, une des soles ayant été perdue lors de la re-capture. Ces 8 poissons ont été pesés et mesurés ; l'âge et le sexe ont été déterminés (Tableau VI.1). L'évaluation de leur état sanitaire a montré un état général satisfaisant, sans lésion externe visible et en particulier une bonne cicatrisation des sutures associées à la fixation des émetteurs. Cependant, cette dernière était souvent un peu lâche en fin d'expérience et quelques zones d'abrasions en surface de la peau, dues au port de l'émetteur, ont pu être observées.

Tableau VI.1 - Caractéristiques des 9 soles étudiées : L_T , longueur totale et W_w , masse humide aux états initial/final ; Mâle, M, Femelle, F et groupe d'âge.

N° Sole	L_T	W_w	Sexe / Age	Session
1	24,7 / 24,6	115,2 / 100,7	M / 2	I 3/04 - 15/04
2	23,7 / 23,6	104,5 / 100,9	M / 2	
3	23 / –	91,9 / –	–	
4	23,2 / 23,3	89,4 / 85,9	F / 2	II 16/04 - 29/04
5	24,0 / 23,6	101,3 / 95,6	F / 2	
6	23,7 / 23,6	96,9 / 93,4	M / 2	
7	23,2 / 22,9	97,5 / 88,2	M / 2	III 29/04 - 13/05
8	24,6 / 24,6	116,6 / 116,7	F / 2	
9	23,8 / 23,6	93,6 / 85,0	M / 2	

VI.2.3. Télémétrie acoustique

Utilisée en antenne fixe, la télémétrie acoustique permet un positionnement précis et semi-continu des poissons dans le mésocosme. Pour ce faire, trois bouées de réception (VRAP, Vemco Ltd, Halifax, NS, Canada) ont été installées sur site, équipées chacune d'un hydrophone omnidirectionnel et d'un modem radio permettant la liaison avec une base de réception localisée à proximité. Chaque hydrophone immergé a une position précisément connue (Figure VI.1) et l'ensemble permet de couvrir l'aire d'étude. Le système de réception effectue des balayages successifs toutes les 10 s sur les fréquences correspondant aux trois individus marqués pour une session donnée, avec une précision de localisation de l'ordre de 1 m (Klimley *et al.* 2001). Ainsi, les positions consécutives de chaque poisson sont recueillies de façon automatique. Elles permettent d'établir les déplacements respectifs des soles et de qualifier et de quantifier l'activité natatoire par à la fois l'amplitude de nage et la répartition dans l'espace des individus.

L'enregistrement de l'activité natatoire des soles a eu lieu en 3 sessions, 3 individus étant étudiés de façon simultanée pendant 12 à 14 jours : session I du 3/04 au 15/04, session II du 16/04 au 29/04 et session III du 29/04 au 13/05.

VI.2.4. Suivi des caractéristiques du milieu

Qualités bio-sédimentaires initiales et finales

Afin de vérifier l'homogénéité initiale des 3 zones expérimentales et de caractériser l'effet des élevages d'huîtres sur le sédiment du bassin, nous avons effectué deux séries de 18 carottes de sédiment (80 mm de diamètre sur une profondeur de 15 cm environ, 6 carottes pour chacune des zones H, C et L) en début et fin d'expérience. Sur ces prélèvements, nous avons mesuré le potentiel d'oxydoréduction (ou redox) selon la méthode décrite par Hussenot *et al.* (1994) à l'aide d'une mini électrode combinée, reliée à un millivoltmètre (électrolyte = KCL à 3mol.l⁻¹, Schott 5700). Les valeurs de redox, positives en zone oxydée, sont négatives en zone anoxique. Nous avons réalisé 3 mesures dans la couche superficielle du sédiment (surface, 1,5 et 3 cm), soit un total de 9 mesures par carotte dans un délai moyen de moins de 1 h après le prélèvement. La valeur du redox (Eh) est déterminée à partir de la mesure brute (E) selon la formule : $Eh = E + E_{réf}$. La valeur $E_{réf}$, potentiel de l'électrode de référence vis à vis d'une électrode d'hydrogène (Argent/chlorure, KCL 3 mol.l⁻¹, Argenthal), varie en fonction de la température de l'échantillon. Les valeurs de référence utilisées sont celles données d'après Bühler & Galster (1980 *in* : Hussenot *et al.* 1994). A partir des mêmes carottes, nous avons découpé trois disques de 1 cm d'épaisseur, de la surface à 3 cm, pour évaluer la teneur en eau par séchage à l'étuve à 60°C jusqu'à poids constant (environ 72h).

Afin de réaliser un inventaire de la faune benthique dans chacune des zones, 6 carottes ont été prélevées en début et fin d'expérience (carottier de 80 mm de diamètre sur 15 cm ; 1/20^{ème} de m² échantillonné par zone). Le sédiment est tamisé à 0,5 mm. Les animaux prélevés ont été conservés à l'alcool à 70% avant leur identification et dénombrement au laboratoire.

Mesures hydrologiques et météorologiques

La température, l'oxygène et le pH ont été mesurés en continu, avec un pas de temps de 10 min, pendant toute la durée de l'expérience. Les sondes (thermo-oxymètres TriOxmatic 600 WTW, pHmètre 160 WTW, centrale d'acquisition AOIP) sont placées à 15 cm environ du fond. La sonde pH a été étalonnée à l'aide de 2 solutions tampon à pH 7 et 4 (solutions tampon Hanna Instruments, Hi 70007 et 70004). Les valeurs de température et d'oxygène ont été enregistrées dans les zones H et L. Une inter-calibration initiale révèle des différences

moyennes de mesure entre sondes de $0,12^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,07$) pour la température et de $0,54\%$ ($\pm 2,37$) pour l'oxygène. La mesure du pH a été effectuée uniquement dans la zone C.

Tous les 3 à 5 jours pendant toute la durée de l'expérience, nous avons réalisé des mesures ponctuelles de salinité (thermosalinomètre portable WTW). De même, 2 prélèvements d'eau ont été faits dans chacune des 3 zones, soit un total de 78 prélèvements (Figure VI.1). Les composés azotés dissous dans l'eau du bassin (nitrite et nitrate, $\text{N}(\text{NO}_{2,3})$, azote ammoniacal, $\text{N}(\text{NH}_{3,4})$, et urée) ont été dosés par une méthode chimique (auto-analyseur SKALAR) après filtration de l'eau (filtres $1,2\ \mu\text{m}$ calcinés à 450°C pendant 4 h) et congélation (-20°C). Deux pièges à sédiments d'un diamètre de 25 cm ont été placés sur le fond de chacune des zones du bassin (Figure VI.1) et relevés tous les 3-5 jours (78 prélèvements pour l'ensemble des zones et la durée de l'expérience). Après décantation, le surnageant est éliminé et le poids sec du culot est estimé par séchage à l'étuve (72 h environ à 60°C). Nous avons également effectué des mesures occasionnelles de la lumière transmise par la colonne d'eau dans chacune des zones de l'enclos (lumière captée près du fond exprimée en % de lumière mesurée sous la surface, mesures en $\text{quanta}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, quantamètre QSP 170, Biospherical, Inc.).

Les données météorologiques proviennent de la station de mesure en continu du laboratoire de terrain du CREMA. Les variables mesurées sont le vent (direction et vitesse), l'irradiance ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$), les précipitations ($\text{mm}\cdot\text{m}^{-2}$) et la pression atmosphérique (hPa).

VI.2.5. Traitement et analyse statistique des données

La variable principale retenue pour caractériser l'activité natatoire des soles est la distance parcourue par heure (distance horaire, $\text{m}\cdot\text{h}^{-1}$). Le degré de liaison entre l'activité natatoire et les facteurs environnementaux a été évalué par régression multilinéaire, en distinguant les périodes diurnes et nocturnes et sans intégrer les périodes de transition que représentent l'aube et le crépuscule. (1 heure avant le lever et 1 heure et après le coucher du soleil). L'effet des variables hydrologiques et météorologiques sur cette activité a été évalué par comparaison de la distance horaire de tous les poissons, regroupés en un même jeu de données, en fonction des classes de variables environnementales. Les comparaisons ont été effectuées par l'ANOVA non paramétrique de Kruskal-Wallis (KW-ANOVA) suivie du test non-paramétrique de comparaison multiple de Dunn (Zar 1984). Les comparaisons de 2 échantillons ont été effectuées par le test de Mann-Whitney (test-U). L'analyse de la fréquentation des différentes zones du bassin a été effectuée en calculant le taux d'occupation

moyen par heure et par zone (en %). Les données de direction du vent (en degrés) ont été décomposées en vecteurs ouest-est (sinus de l'angle) et sud-nord (cosinus de l'angle). Le lien entre les variables environnementales a été évalué par le calcul du coefficient de corrélation de Pearson dont le niveau de signification a été calculé selon la méthode décrite par Scherrer (1984). La comparaison des variables environnementales entre sessions et/ou zones du bassin a été effectuée par ANOVA après vérification du respect des conditions d'application (normalité et homogénéité des variances). Les analyses statistiques ont été réalisées avec les logiciels SYSTAT 7.0, Excel 97 et XLSTAT 4.3.

VI.3. Résultats

VI.3.1. Evolution spatio-temporelle des caractéristiques du mésocosme

Variables hydrologiques

Au cours des 3 sessions, la température de l'eau a varié entre 10 et 24 °C (Figure VI.2A). L'évolution de la température moyenne montre les signes du réchauffement printanier, de la session I ($12,5\text{ °C} \pm 1,6$) aux sessions II ($17,0\text{ °C} \pm 2,0$) et III ($16,5\text{ °C} \pm 1,6$). Les différences entre températures nocturnes, plus fraîches, et températures diurnes ont une amplitude minimale de 2 °C (session I) et maximale de 3 °C (session III). Pour chacune des sessions, la température moyenne entre les 3 zones du bassin expérimental est équivalente, les différences observées étant proches de l'erreur de mesure attribuable aux sondes utilisées. Enregistrée de façon ponctuelle, la gamme de salinité couvre des valeurs allant de 31,0 à 32,5.

La saturation en oxygène dissous varie entre 48% (valeur minimale enregistrée le matin en zone H) et plus de 120% de saturation (maximum enregistrable par le système de mesure). La valeur moyenne de saturation en oxygène est proche pour chacune des sessions (de 100 à 105%) ; des fluctuations journalières s'enregistrent pour les 3 sessions, les valeurs nocturnes étant inférieures aux valeurs diurnes. L'amplitude de ces fluctuations augmente à partir de la mi-avril, passant de 28% (session I) à 36-37% (sessions II et III). Pour les 3 sessions, les valeurs moyennes enregistrées pour la zone L sont significativement plus élevées que celles de la zone H (respectivement 102 à 108% et 97 à 102 %, ANOVA, $dl=5$, $F=141,24$, $p < 0,001$). Des phénomènes de sursaturation diurne sont plus fréquents et importants en zone L, en particulier au cours des sessions II et III (mesures manuelles de sursaturations de 120 à plus de 200% en journée). Par contre, les concentrations en O₂

inférieures à 60% ne représentent que deux épisodes de l'expérience (les 11 et 12/05, le matin, en zone H). Les différences d'oxygénation mesurées entre les zones restant faibles et leurs variations parallèles, seules les valeurs mesurées dans la zone H ont été conservées pour l'analyse du lien entre l'activité natatoire et les variables environnementales.

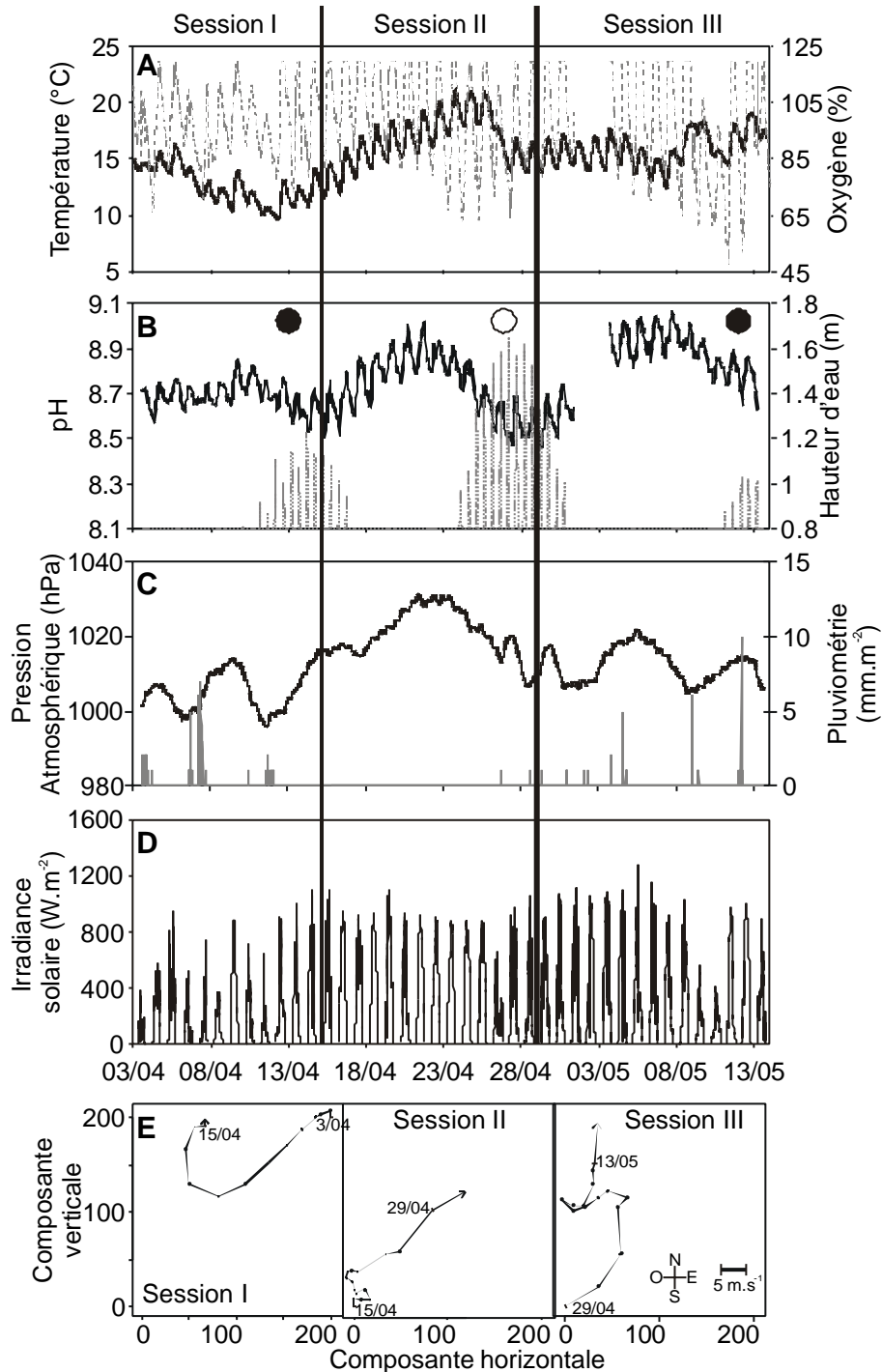


Figure VI.2 - Séries temporelles des facteurs environnementaux enregistrés pendant les 3 sessions expérimentales (I, II et III) : **A**, température (ligne continue) et oxygène (ligne pointillée) ; **B**, pH (ligne continue), hauteur d'eau (ligne pointillée) et phases lunaires (pleine lune, disque blanc, et nouvelle lune, disque noir) ; **C**, pression atmosphérique (ligne continue) et pluviométrie (barres verticales) ; **D**, irradiance solaire ; **E**, hodographe de la vitesse et direction du vent.

Le pH a varié entre 8,6 et 8,9 (moyennes horaires, Figure VI.2B), avec des valeurs croissantes de la session I à la session III (de 8,7 à 8,9 ANOVA: $F = 903,7$, $p < 0,001$, $dl = 2$). Comme pour l'oxygène, le pH présente des fluctuations journalières dues à l'activité biologique, avec des valeurs nocturnes inférieures aux valeurs diurnes suivant une amplitude moyenne variant de 0,12 (session I) à 0,17 (session II). Les fluctuations de quinzaine sont de plus grande amplitude (jusqu'à 0,34 de baisse pendant la session II). Ainsi, le pH est un bon indicateur du régime des entrées d'eau : ses variations de quinzaine retracent les cycles de marées, avec des minima aux périodes de vives-eaux. Les entrées d'eau les plus importantes ont eu lieu pendant la session II (16 épisodes d'entrée/sortie d'eau d'une durée totale de 33,7 heures), avec une différence moyenne de hauteur d'eau de 0,5 m et une hauteur maximale de 1,7 m. Ces variations sont moindres pendant les sessions I et III. Par exemple, la hauteur d'eau varie en moyenne de 0,3 m, pour 8 épisodes d'entrée/sortie d'eau d'une durée totale de 12,8 heures pendant la session III.

Le pourcentage de la lumière de surface arrivant à proximité du fond du bassin au minimum de son remplissage (mesure effectuée à la profondeur de 0,6 m) est de $69 \pm 4\%$ dans les zones non couvertes par les tables et bien moindre dans les zones couvertes, $4 \pm 2\%$.

Variables météorologiques

Dans ce type de milieu, les variations de la pression atmosphérique permettent de relier, du moins en partie, le contexte hydrologique avec l'alternance des épisodes climatiques dépressionnaires (en moyenne, $1006 \text{ hPa} \pm 5,7$ et $1012 \text{ hPa} \pm 4,6$ pour les sessions I et III) et anticycloniques (session II, en moyenne $1021 \text{ hPa} \pm 6,5$; Figure VI.2C). Aussi, les sessions diffèrent-elles par la pluviométrie et le régime des vents. En ce qui concerne la pluviométrie, la session I a subi 7 jours de pluie pour un cumul de 120 mm.m^{-2} . Les précipitations sont les plus faibles durant la session II (3 jours de pluie pour un cumul de 3 mm.m^{-2}). La session III présente des valeurs intermédiaires (6 jours de pluie pour un cumul de 50 mm.m^{-2}). De même, à la session I correspond une irradiance moyenne significativement réduite ($283 \pm 259 \text{ W.m}^{-2}$, ANOVA $F = 75,8$, $p < 0,001$, $dl = 2$) comparée aux sessions 2 et 3 (respectivement 444 ± 304 et $390 \pm 317 \text{ W.m}^{-2}$, Figure VI.2D). Quant au régime des vents (Figure VI.2E), les vents dominants au cours de la session I sont de secteur nord-est avec la vitesse moyenne la plus élevée des 3 sessions ($4,5 \pm 1,8 \text{ m.s}^{-1}$). A l'opposé, la session II présente des vents dominants de secteur ouest et la vitesse moyenne la plus faible ($3,6 \pm 2,0 \text{ m.s}^{-1}$). La session III présente une situation intermédiaire avec de manière équivalente des vents d'ouest / sud-ouest et nord-

est pour une vitesse moyenne de $4,4 \pm 1,7 \text{ m.s}^{-1}$. Les poissons ont subi deux épisodes prolongés de vents relativement soutenus (vitesse moyenne supérieure à 5 m.s^{-1} et vitesse maximale supérieure à 8 m.s^{-1}), le premier au cours de la session I (du 7 au 15/04), de secteur nord-est, et le second en fin de session II et début de session III (du 26/04 au 3/05), de secteur sud-ouest.

Tableau VI.2 - Matrice de corrélation (r de Pearson, seuil de signification $r = 0,07$ pour $p = 0,05$, $n = 889$) établies entre les variables hydrologiques (température, T° ; oxygène, O_2 ; pH), météorologiques (Vitesse du vent, V-vent ; direction du vent nord-sud, Vent N-S, et est-ouest, Vent E-O ; pression atmosphérique, Patm ; irradiance, Irrad ; pluviométrie, Pluvio).

	O_2	T°	pH	V-vent	Vent N-S	Vent E-O	Patm	Irrad	Pluvio
O_2	1								
T°	0,24	1							
pH	0,35	0,44	1						
V-vent	0,19	-0,28	-0,18	1					
Vent N-S	-0,13	-0,22	0,30	-0,19	1				
Vent E-O	-0,24	-0,34	0,17	-0,19	0,45	1			
Patm	0,13	0,56	0,30	-0,41	0,01	-0,14	1		
Irrad	0,37	0,12	0,20	0,15	-0,19	-0,20	0,21	1	
Pluvio	-0,09	-0,09	-0,03	-0,03	-0,03	0,06	-0,15	-0,08	1
Hauteur d'eau	-0,01	0,05	-0,23	0,11	-0,13	-0,14	0,01	-0,04	0,04

Des corrélations significatives existent entre les principales variables hydrologiques et météorologiques mesurées (Tableau VI.2) : les relations sont positives entre la pression atmosphérique et la température, l'oxygène et le pH du bassin. La relation négative établie entre la hauteur d'eau et le pH témoigne de l'effet des entrées d'eau sur les caractéristiques physico-chimiques du bassin.

Evolution hydrologique et bio-sédimentaire

Le taux de sédimentation est significativement plus élevé pour les sessions II et III que pour la première session (Tableau VI.3A). En ce qui concerne les composés azotés, seule une baisse des concentrations en nitrates, observée de la session I à la session III, ressort des variations du complexe nitrites/nitrates ($N(NO_{2,3})$).

Tableau VI.3 - Concentrations en composés azotés (valeurs moyennes \pm écart-type en $\mu\text{g.l}^{-1}$) de l'eau du mésocosme (Nitrites NO_2 , complexe Nitrites/Nitrates $\text{N}(\text{NO}_{2,3})$, Urée et azote ammoniacal, $\text{N}(\text{NH}_{3,4})$), taux de sédimentation (matière sèche totale S en $\text{g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$), par session (**A** : I, II et III) et par zone (**B** : H, C et L) et comparaison par le test de Kruskal-Wallis (KW-ANOVA).

(A)	Session I	Session II	Session III	KW-ANOVA (n = 77 ou 78, dl = 2)
NO_2	23,1 \pm 8,6	22,6 \pm 27,8	23,7 \pm 11,8	H = 6,9, p = 0,03
$\text{N}(\text{NO}_{2,3})$	1114 \pm 735,8	539,4 \pm 415,6	296,7 \pm 554,2	H = 24,9, p < 0,001
Urée	108,6 \pm 62,8	111,9 \pm 73,4	107,0 \pm 46,1	H = 0,7, p = 0,7
$\text{N}(\text{NH}_{3,4})$	37,0 \pm 17,1	27,1 \pm 14	37,1 \pm 21,1	H = 5,2, p = 0,08
S	20,4 \pm 7,9	58,0 \pm 26,9	43,1 \pm 11,5	H = 16,6, p < 0,01

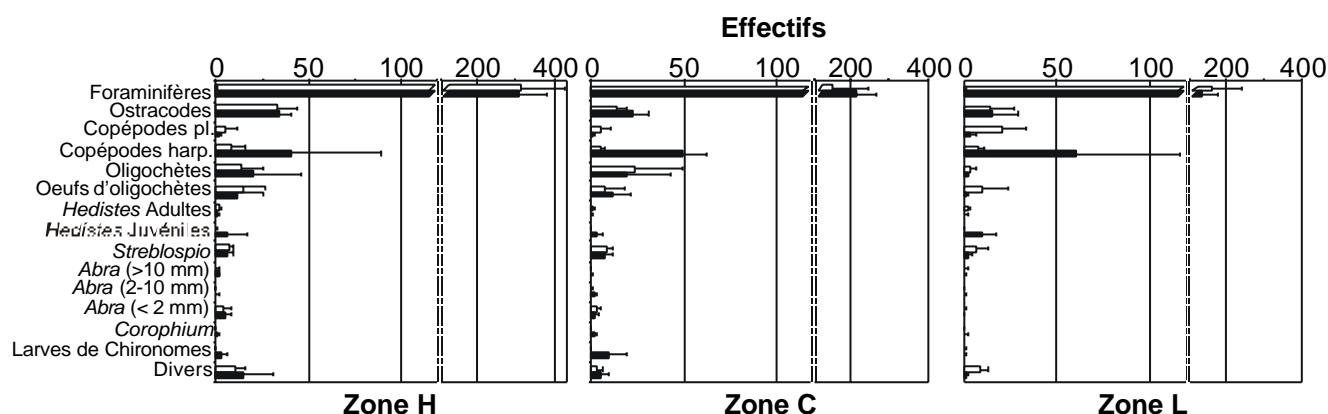
(B)	H	C	L	KW-ANOVA (n = 77 ou 78, dl = 2)
NO_2	32,6 \pm 24,7	16,5 \pm 9,7	20 \pm 8,7	H = 12,2 ; p = 0,002
$\text{N}(\text{NO}_{2,3})$	732,6 \pm 686,0	671,2 \pm 684,6	668,8 \pm 717,5	H = 0,8 ; p = 0,7
Urée	127,3 \pm 72,8	95,1 \pm 56	104,6 \pm 50,3	H = 6,9 ; p = 0,03
$\text{N}(\text{NH}_{3,4})$	45,8 \pm 21,9	28,5 \pm 11,3	27,3 \pm 12,5	H = 14,2 ; p = 0,001
S	76,0 \pm 60,8	25,8 \pm 16,5	15,0 \pm 9,6	H = 37,1 ; p < 0,001

Des différences apparaissent entre les 3 zones du mésocosme, avec un effet 'biodéposition' plus marqué dans la zone H (Tableau VI.3B). C'est vrai pour les concentrations en composés azotés (nitrites, urée et azote ammoniacal), significativement plus élevées dans la zone H, et pour le taux de sédimentation, 3 à 5 fois plus élevé dans cette zone. S'il n'existe aucune différence significative du potentiel redox entre zones, à l'état initial comme à l'état final, une variation significative de la qualité du sédiment se manifeste au cours de l'expérience (Tableau VI.4), avec des valeurs moyennes négatives en fin d'expérience. La teneur en eau de la couche superficielle du sédiment (3 premiers cm) montre un état initial équivalent entre les 3 zones mais un état final différent avec une augmentation significative du pourcentage de la teneur en eau dans la zone H non observée dans les 2 autres zones.

Tableau VI.4 - Comparaison entre zones (H, C et L) et en fonction des états initial et final de la qualité du sédiment (moyenne \pm écart-type du potentiel redox et de la teneur en eau).

		H	C	L	KW-ANOVA
P.Redox (mv)	Etat Initial	22,8 \pm 44,5	33,2 \pm 43,2	29,1 \pm 52,7	H = 1,6, p = 0,45 dl = 2, n = 159
	Etat Final	- 17,4 \pm 32,6	- 5,57 \pm 61,1	- 17,3 \pm 24,5	H = 0,5, p = 0,77 dl = 2, n = 162
	Test U	U = 2088, p < 0,001, dl = 1, n = 106	U = 2245, p < 0,001, dl = 1, n = 108	U = 2229, p < 0,001, dl = 1, n = 107	
Teneur en eau (%)	Etat Initial	67,1 \pm 4,8	65,7 \pm 4,1	66,3 \pm 3,9	H = 1,2, p = 0,56 dl = 2, n = 54
	Etat Final	69,3 \pm 3,7	65,6 \pm 4,0	66,5 \pm 3,5	H = 8,5, p = 0,01 dl = 2, n = 54
	Test U	U = 86, p = 0,02, dl = 1, n = 36	U = 197, p = 0,27, dl = 1, n = 36	U = 156, p = 0,85, dl = 1, n = 36	

Parmi les invertébrés échantillonnés par carottage (Figure VI.3), les espèces de petite taille dominent avec 4 groupes bien représentés (foraminifères, ostracodes, copépodes harpacticoides et oligochètes). Les espèces de la macrofaune sont peu abondantes. Il s'agit principalement des annélides *Hedistes diversicolor* et *Streblospio sp* et des bivalves *Abra spp.* Pour toutes les zones, aucune différence majeure n'est apparue entre l'état initial et l'état final, à l'exception de l'augmentation des effectifs des copépodes harpacticoides et des *Hedistes* juvéniles. De même, aucune différence majeure n'est apparue entre zones.

**Figure VI.3** - Effectifs moyens (\pm écart type) des invertébrés prélevés dans les 3 zones de l'enclos (H, C et L) à l'état initial (barres blanches) et à l'état final (barres noires). (pl.: planctonique, harp.: harpacticocide).

VI.3.2. Activité natatoire

Rythme et amplitude

A l'exception de la sole 2 de la session I, tous les poissons ont présenté un rythme d'activité marqué sur les 24 h (Figure VI.4) avec des différences moyennes significatives entre des périodes diurnes d'activité natatoire moindre (Tableau VI.5, 16,0 à 36,6 m.h⁻¹) et des périodes nocturnes, d'activité accrue (21,7 à 45,7 m.h⁻¹).

Tableau VI.5 - Variations individuelles de la distance horaire : moyennes pour chacune des 9 soles selon l'alternance jour/nuit.

Soles	Distance horaire moyenne (m.h ⁻¹ ± écart type)		test U (dl = 1)	n	p
	Jour	Nuit			
1	17,7 ± 9,3	23,1 ± 13,1	6384	262	0,002
2	22,5 ± 11,5	21,7 ± 11,5	8578	261	0,6
3	20,0 ± 15,9	25,7 ± 17,5	6790	263	0,009
4	36,6 ± 16,2	45,7 ± 23,3	8779	305	< 0,001
5	24,3 ± 14,2	40,3 ± 18,2	5719	305	< 0,001
6	26,8 ± 10,8	32,5 ± 14,6	7624	286	< 0,001
7	19,9 ± 8,5	27,0 ± 22,4	8645	303	< 0,001
8	16,0 ± 10,4	30,1 ± 18,8	4875	274	< 0,001
9	19,7 ± 8,3	25,3 ± 14,4	8359	296	< 0,001

De plus, les différences individuelles des niveaux d'activité sont significatives (Figure VI.4, Tableau VI.6). Les soles de la session II (soles 4, 5 et 6, groupes III à V) ont présenté les niveaux d'activité les plus élevés de jour comme de nuit. Les soles 1 et 3 (session I) et 8 et 9 (session III) ont été les moins actives de jour (groupe I). De nuit, on retrouve dans ce groupe de moindre activité toutes les soles de la session I (soles 1, 2 et 3) et les soles 7 et 9 de la session III.

Tableau VI.6 - Comparaison de l'activité moyenne de chacune des soles selon les périodes diurne (A) et nocturne (B). Chacun des groupes (I à V) réunit les soles présentant des activités non significativement différentes.

(A) JOUR			(B) NUIT		
KW-anova: H = 238,7, p < 0,0001 n = 1487 ; dl = 8			KW-anova: H = 173,7, p < 0,0001 n = 1068 ; dl = 8		
Poisson	Rang moyen	Regroupements	Poisson	Rang moyen	Regroupements
8	516,2	I	2	388,8	I
1	586,3	I II	1	412,2	I II
3	638,5	I II III	9	453,1	I II
9	661,1	I II III	7	454,5	I II
7	682,9	II III	3	461,3	I II
2	746,9	III	8	527,7	II III
5	781,7	III IV	6	604,0	III IV
6	925,3	IV	5	706,8	IV V
4	1102,6	V	4	755,2	V

Occupation de l'espace

Les poissons se sont déplacés dans la totalité de l'enclos aménagé dans le bassin expérimental (Figure VI.4) mais la fréquentation de chacune des zones diffère nettement entre les poissons d'une part, et entre les périodes diurne et nocturne d'autre part. De jour, la zone des huîtres (zone H) a été principalement fréquentée : 6 poissons sur 9 l'ont utilisée avec un taux d'occupation de 78 à 98% (soles 2, 3, 4, 5, 6 et 9). Trois poissons ont eu des choix de résidence différents : les soles 1 et 7 ont utilisé principalement la zone des coquilles (zone C, 52 et 89%) et la sole 8, la zone libre (zone L, 90%). La nuit, toutes les soles ont utilisé une plus grande surface du bassin et fréquenté des zones qu'elles n'ont pas occupées, ou peu, dans la journée. Ainsi, les soles 2, 3, 4, 5, 6 et 9 ont renforcé leur fréquentation de la zone L et/ ou de la zone C. La zone H est restée une zone d'occupation privilégiée pour les soles 2, 3, 6 et 9. La différence de fréquentation des zones de l'enclos en fonction de l'alternance jour/nuit a été moins marquée pour les soles 1 et 7.

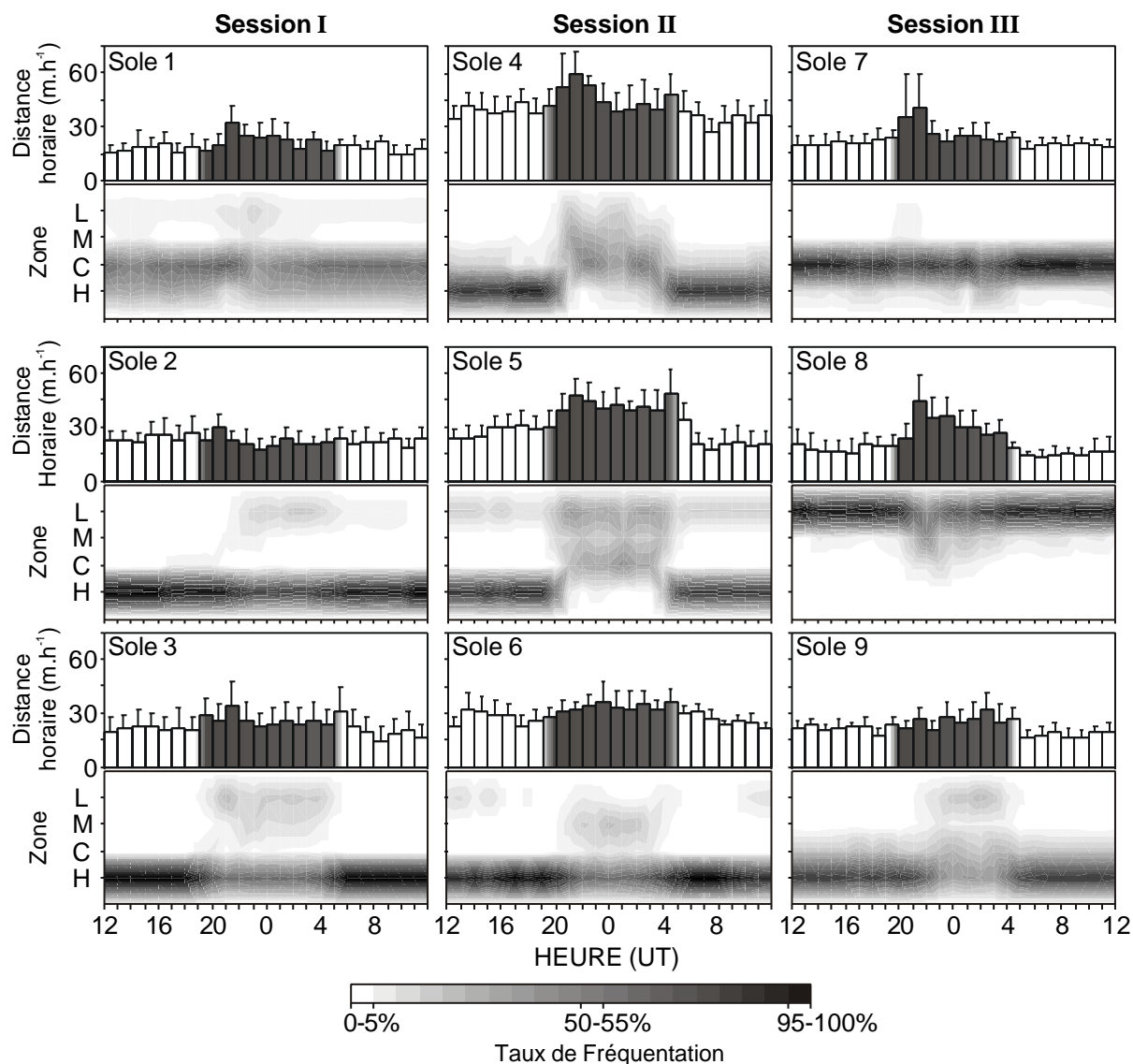


Figure VI.4 - Moyenne horaire de l'activité natatoire (histogrammes, distance horaire \pm écart-type - jour = blanc et nuit = noir) et de l'occupation des différentes zones du mésocosme (graphiques inférieurs, taux de fréquentation en %) des 9 soles enregistrées au cours des 3 sessions.

Aux changements d'occupation des zones de l'enclos, liés à l'alternance jour/nuit, se sont surajoutés pour certaines soles ceux qui sont associés au régime des vents. Par exemple, la sole 1 a occupé préférentiellement la zone C pendant une période de vent faible (Figure VI.5a) et la zone H lors d'un épisode de vent d'est, nord-est supérieur à 5 m.s^{-1} (Figure VI.5b). La sole 4 a été plus active avec un rythme très marqué qui alterne l'occupation diurne de la zone H et nocturne des autres zones (Figure VI.5c). Ce rythme a été altéré en même temps que s'est établi un vent fort à partir du 28/04 (Figure VI.5d, vent SW supérieur à 5 m.s^{-1}). Quant à la sole 8, elle a eu un comportement différent non seulement des soles de la session III mais aussi de celles des autres sessions : les déplacements se sont faits par allers et retours à l'intérieur de la zone L et, très occasionnellement, en limite de la zone C (Figure VI.5e).

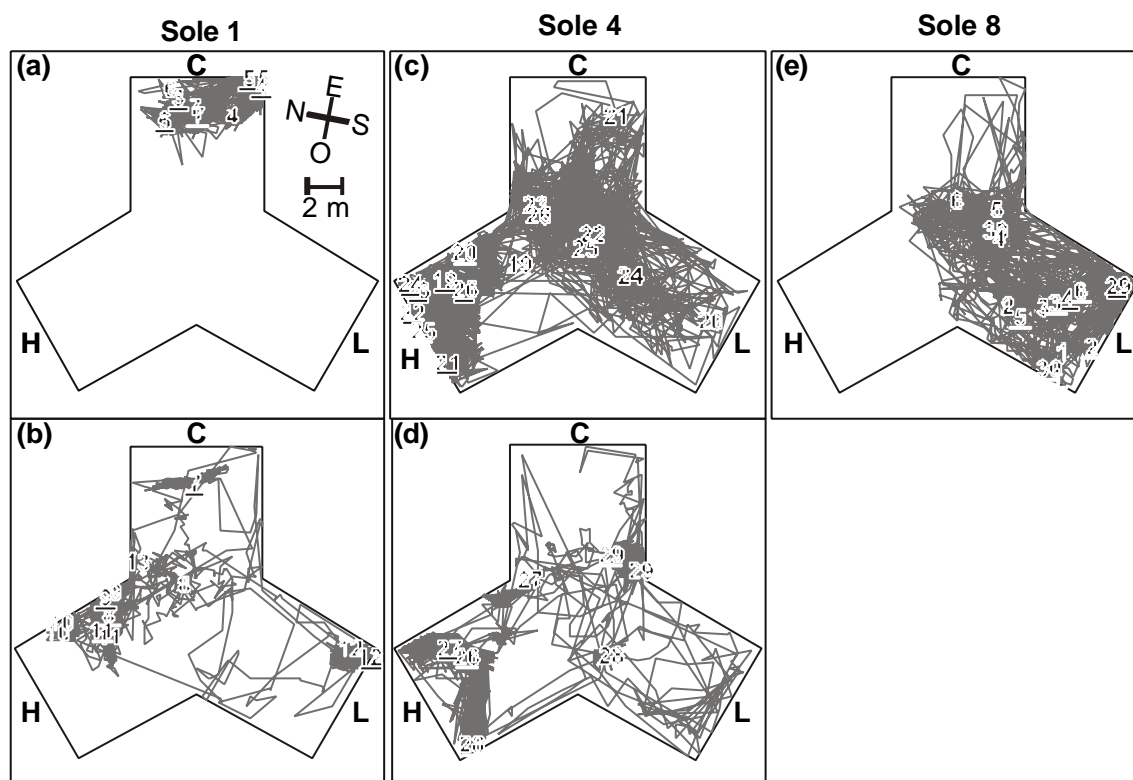


Figure VI.5 - Trajectoires enregistrées dans le mésocosme pour les soles 1 (a et b, du 3 au 12/04), 4 (c et d, du 19 au 29/04) et 8 (e, du 29/04 au 6/05). Sur les trajectoires, les positions du poisson pour une date donnée à minuit et à midi (chiffre souligné) sont indiquées. C, H et L définissent les différentes zones du bassin.

VI.3.3. Relation entre l'activité natatoire et les facteurs environnementaux

Analyse multivariée

L'analyse par régression multilinéaire montre que seuls l'oxygène, le pH, la pression atmosphérique pour le jour et la nuit, et l'irradiance pour le jour, participent significativement au modèle liant l'activité des soles aux facteurs environnementaux (Tableau VI.7). L'analyse des résidus (Figure VI.6) révèle des différences inter-individuelles significatives de jour comme de nuit (KW-ANOVA, $H=110,7$ et $52,1$, $dl=9$, $n=1389$ et 1015 $p < 0,001$ pour le jour et la nuit respectivement), les poissons se regroupant en ensembles globalement cohérents avec les niveaux d'activité présentés plus haut (§ VI.3.2). De nuit, une certaine homogénéité intra-session apparaît pour les sessions I et III. La session II est plus hétérogène, la sole 4 se distinguant des autres poissons de jour comme de nuit.

Tableau VI.7 - Résultats de la régression multilinéaire entre l'activité natatoire et les variables environnementales pour l'ensemble des poissons et les périodes jour et nuit. Analyse effectuée pour toutes les variables retenues (A) et pour les variables apportant une information significative au modèle (B).

Variable	JOUR n = 1389 ; R = 0,31 ; dl = 10				NUIT n = 1015 ; R = 0,39 ; dl = 9			
	Coef.	SD	t	p	Coef.	SD	t	p
Oxygène	0,153	0,027	5,748	0	0,310	0,049	6,295	0
Température	0,245	0,212	1,156	0,248	0,671	0,347	1,932	0,054
pH	-16,639	3,924	-4,240	0	-42,090	6,171	-6,820	0
Vitesse du vent	0,253	0,220	1,151	0,250	-0,019	0,424	-0,046	0,963
Vent nord-sud	0,591	0,810	0,729	0,466	0,518	1,380	0,375	0,708
Vent est-ouest	1,195	0,613	1,948	0,052	0,958	0,998	0,960	0,338
Pression atm.	0,456	0,055	8,281	0	0,639	0,091	6,987	0
Irradiance	-0,004	0,002	-2,69	0,007				
Pluie	-0,143	0,239	-0,598	0,550	0,199	0,687	0,290	0,772
Hauteur d'eau	6,815	3,803	1,792	0,073	-8,698	6,580	-1,322	0,187
Constante	-317,126	63,352	-5,006	0	-282,824	109,02	-2,594	0,010

Variable	JOUR n = 1389 ; R = 0,30 ; dl = 4				NUIT n = 1015 ; R = 0,39 ; dl = 3			
	Coef.	SD	t	p	Coef.	SD	t	p
Oxygène	0,163	0,024	6,846	0	0,309	0,047	6,604	0
pH	-14,173	2,902	-4,883	0	-34,426	4,699	-7,327	0
Pression atm.	0,460	0,045	10,151	0	0,724	0,070	10,320	0
Irradiance	-0,005	0,002	-3,545	0	-	-	-	-
Constante	-333,655	45,727	-7,297	0	-432,575	71,947	-6,012	0

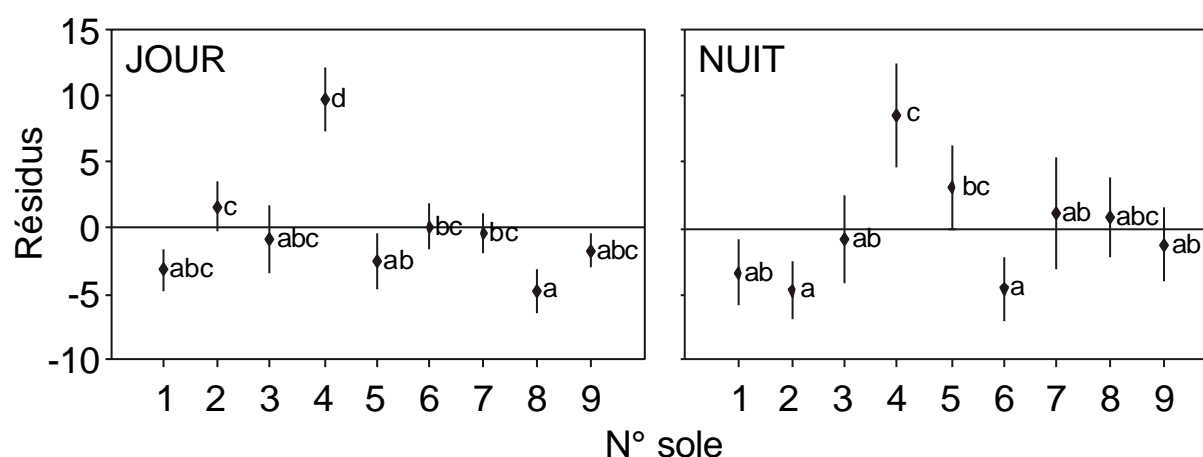


Figure VI.6 - Moyennes des résidus (\pm intervalle de confiance à 95 %) des régressions multilinéaires établies pour le jour et la nuit pour les soles 1 à 9. Les lettres a, b, c et d indiquent les regroupements des valeurs non significativement différentes identifiées par le test de comparaison multiple de Dunn.

Analyse univariée

Température

L'activité natatoire diurne et nocturne des poissons varie significativement en fonction de la température (KW-ANOVA: $H = 66$, $p < 0,001$ et $H = 78$, $p < 0,001$ pour les périodes diurne et nocturne respectivement). De jour, la température agit principalement par un renforcement de l'activité natatoire aux plus hautes températures (18, 20 et 21°C, Figure VI.7). De nuit, l'activité est maximale au-delà de 15°C avec des valeurs comprises entre 30 et 36 m.h⁻¹. Dans la gamme 10 à 14°C, l'activité est moindre, avec des valeurs comprises entre 20 et 26 m.h⁻¹.

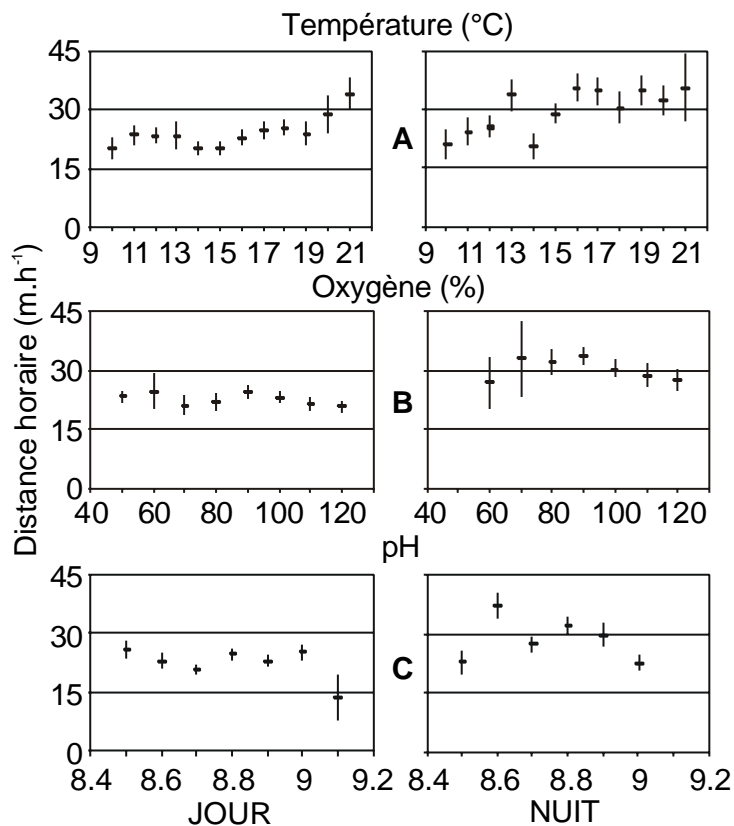


Figure VI.7 - Variation de l'activité natatoire (distance horaire moyenne \pm écart type) par classe de variables hydrologiques (température, oxygène et pH).

Oxygène

Les moyennes des distances horaires apparaissent significativement différentes en fonction des niveaux d'oxygène diurnes et nocturnes (KW-ANOVA, $H = 21,7$, $p = 0,003$ et $H = 35,5$, $p < 0,001$ pour le jour et la nuit respectivement). Cependant, seules les valeurs des distances horaires à un niveau d'oxygène de 120% sont significativement plus faibles qu'à

90% pour le jour et 80,90 et 100% pour la nuit et aucune tendance nette n'est révélée par l'analyse.

pH

Des différences significatives d'activité natatoire existent en fonction du pH, considéré de jour et de nuit (KW-ANOVA, $H = 35,4$, $p < 0,001$, $dl = 6$ et $H = 55,3$, $p < 0,001$, $dl = 5$ pour le jour et la nuit respectivement) mais aucune tendance claire ne peut être dégagée.

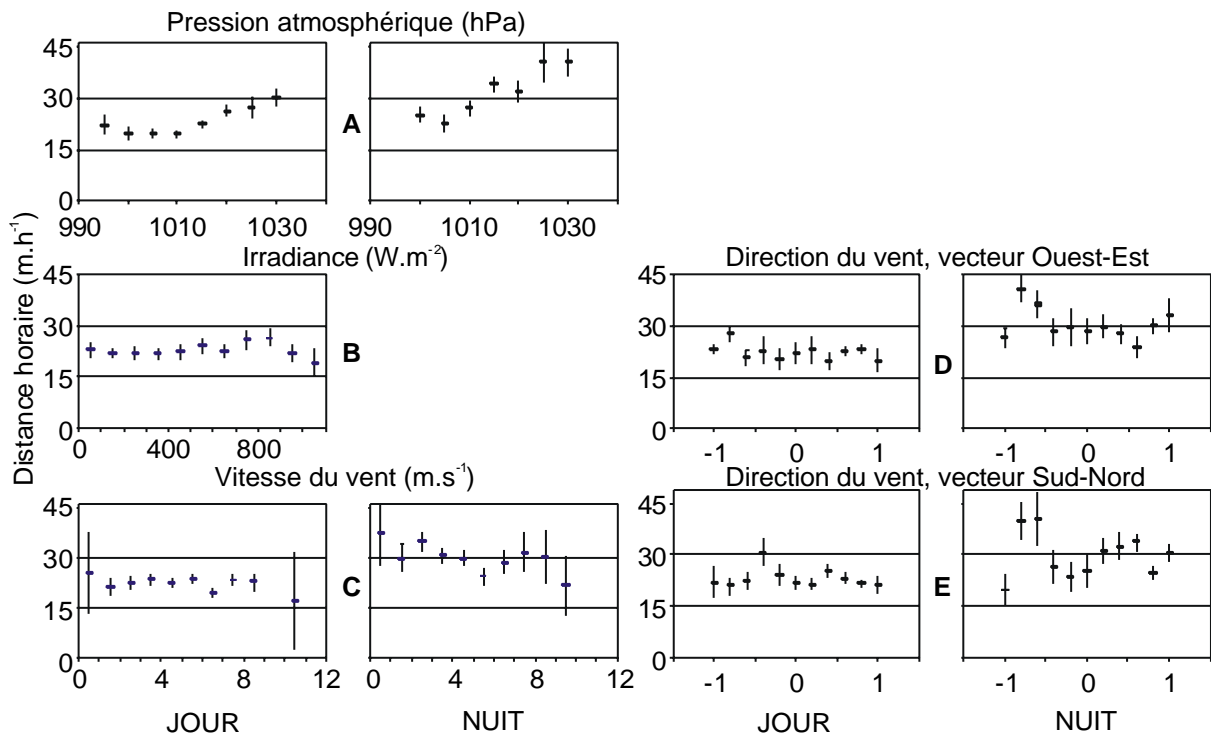


Figure VI.8 - Variation de l'activité natatoire (distance horaire moyenne \pm écart type) par classe de variables météorologiques (pression atmosphériques, irradiance et vitesse et direction du vent).

Variables météorologiques

La distance horaire moyenne varie significativement en fonction de la pression atmosphérique, de jour (KW-ANOVA, $H = 93,9$, $dl = 7$, $n = 1487$ $p < 0,001$) comme de nuit (KW-ANOVA, $H = 92,3$, $dl = 6$, $n = 1068$ $p < 0,001$) : elle augmente régulièrement à partir de 1010 hPa (Figure VI.8A). L'analyse ne montre pas d'effet significatif de l'irradiance sur l'activité natatoire moyenne diurne (Figure VI.8B, KW-ANOVA, $H = 15,6$, $dl = 10$, $n = 1487$ $p = 0,11$).

En ce qui concerne l'effet du vent sur l'activité natatoire (Figure VI.8C), aucune différence significative en fonction de la vitesse du vent n'apparaît de jour (KW-ANOVA, $H = 11,4$, $dl = 9$, $n = 1487$ $p = 0,25$). Par contre la nuit, une différence significative existe

(KW-ANOVA, $H=30,1$, $dl=9$, $n=1068$ $p<0,001$) : l'analyse permet de discriminer des valeurs plus faibles pour les vents de la classe 5 m.s^{-1} comparée aux vents des classes 2 et 3 m.s^{-1} mais aucune tendance nette n'apparaît. Quant à l'effet de la direction du vent sur l'activité natatoire, des différences significatives existent en fonction des secteurs de vent (KW-ANOVA pour le jour et la nuit respectivement, $H=32,5$ et $65,9$, $dl=10$, $n=1487$ $p<0,001$ pour la composante nord-sud et $H=33,4$ et 65 , $dl=10$, $n=1487$ $p<0,001$ pour la composante est-ouest). De jour, c'est principalement le secteur ouest et d'une manière moindre le secteur sud qui créent l'hétérogénéité avec une distance horaire supérieure (Figure VI.8D-E). De nuit, la distance horaire est inférieure pour les secteurs nord et est par comparaison aux secteurs sud et ouest.

VI.4. Discussion

A l'échelle d'une expérience en mésocosme, nous avons en partie recréé les conditions d'un habitat où s'exercent les modifications dues à l'emprise des élevages ostréicoles : restriction de l'étendue de la surface libre, structuration de l'habitat, modifications des caractéristiques de la colonne d'eau et du sédiment. Nécessairement limitée dans l'espace et la durée, le cadre expérimental de cette étude a imposé des contraintes qui doivent être discutées afin d'évaluer la portée de nos conclusions et d'étendre ces considérations à l'habitat lui-même : quels sont les effets de l'élevage des huîtres sur le comportement natatoire des soles, avec quelles conséquences sur l'habitat réellement occupé, en termes d'étendue et de qualité.

VI.4.1. Habitat naturel versus expérience en mésocosme

Cette expérience implique une structuration complexe du mésocosme par : 1/ l'emploi d'un enclos relativement rigide, délimitant 3 zones d'orientation nécessairement différentes puisque connectées entre elles par la zone d'échange M, et 2/ la présence de tables à huîtres dans 2 de ces zones, la zone des huîtres (H) et la zone des coquilles (C). Ainsi, selon les régimes de vents, l'une ou l'autre de ces zones se trouvera au vent ou sous le vent. Le bruit ambiant généré par le vent étant propagé en milieu aquatique et probablement amplifié par l'enclos, on pouvait s'attendre à des différences de localisation liées à la configuration de l'enclos en fonction du régime des vents. Lagardère *et al.* (1994) ont en effet montré chez la sole que dans un enclos soumis à des vents soutenus ($> 8\text{ m.s}^{-1}$), la zone de moindre bruit, qui se trouve sous le vent, représente une zone de refuge pour le poisson. Dans le cadre de cette expérience, des réponses opposées ont été observées, les soles se déplaçant au vent quelle que

soit sa direction (Figure VI.5 a-b et c-d). Cette différence peut tenir à des perturbations météorologiques de plus faible intensité et/ou à la nature même de l'enclos (rigidité des parois et complexité géométrique) qui a pu réduire un éventuel effet directionnel lié au vent.

Le mésocosme utilisé est un milieu semi-clos et peu profond. La variabilité environnementale des nourriceries naturelles y est accentuée. C'est vrai pour l'ensemble des variables hydro-climatiques et notamment la lumière. Ancienne 'claire' à huîtres agissant comme un bassin de décantation (Héral 1990 *in* : Gouletquer & Le Moine 2002), il présente une eau moins turbide que les eaux côtières de la nourricerie naturelle. En mésocosme en effet, on constate une certaine pénétration de la lumière captée en sub-surface (environ 70% à 0,6 m dans la zone libre L). Au niveau des vasières intertidales, il est admis qu'il n'y a aucun signal lumineux à la surface des vases en immersion (Guarini *et al.* 2000). En zone subtidale, la situation est certainement analogue. Par exemple, lors d'une campagne d'été en 2002, le signal lumineux n'était plus capté près du fond, de 6 à 10 m selon les secteurs (Laffargue données non publiées).

La gestion du bassin, avec des entrées d'eau régulières à partir de janvier, a permis d'initier le processus de colonisation par la faune des invertébrés propres à ce type de milieu (Reymond 1991). Cependant, les entrées d'eau sont restées faibles et il n'a pas été procédé à une fertilisation, visant à stimuler la production benthique (Hussenot 2001) pour ne pas induire d'effets autres que ceux dus à la présence des tables à huîtres. Pour la période et la durée de l'expérience choisies, la quantité de macrofaune disponible n'a pas augmenté en fin d'observations (Figure VI.3). Dans ce contexte la charge initiale était relativement élevée, d'environ 15 g.m^{-2} , alors que les recommandations sont de 5 à 10 g.m^{-2} pour le grossissement de poissons adultes dans un bassin géré comme un marais à poissons (J. Hussenot, com. pers.). Cependant, la quantité de proies s'est avérée suffisante pour permettre la reprise de croissance des soles 'contrôles', alors que les soles portant un émetteur acoustique ont accusé une légère perte de masse corporelle (Chapitre V, Bégout Anras *et al.* 2003).

Les travaux antérieurs sur l'emploi de la télémétrie ont montré que les poissons retrouvent un comportement normal 3 jours après les manipulations liées à la pose d'émetteurs en position externe (Lagardère *et al.* 1988). Or 5 jours séparent la pose des émetteurs des premiers enregistrements de déplacement, ce qui nous autorise à considérer que les poissons, déjà habitués à leur nouvel habitat, avaient récupéré de l'essentiel des stress de capture et de manipulation. Une étude préalable nous avait permis d'établir que la pose des émetteurs a un effet, bien que limité, sur la condition de soles pour des émetteurs qui

représentaient 2,8 à 3,6% de la masse corporelle (Bégout Anras *et al.* 2003). Cela s'explique en partie par l'effet de résistance lié au port d'un émetteur externe par des poissons plats : il génère des surcoûts énergétiques, estimés à 5-15% selon la taille des poissons, pour maintenir une même efficacité de nage (Arnold & Holford 1978). Notre système permettant d'échantillonner consécutivement plusieurs fréquences d'émetteurs, notre intention était de pister 3 poissons par quinzaine pour 45 jours d'expérience. Cependant, le pas d'enregistrement des positions se faisant à des intervalles de 1 minute environ, cela entraîne une perte de détails sur les trajectoires de déplacement et donc une sous-estimation de l'activité natatoire (Lagardère *et al.* 1990; Løkkeborg *et al.* 2002). D'où des niveaux d'activité qui semblent relativement bas, avec une distance horaire nocturne d'en moyenne 30 m.h⁻¹ et un pic de 178 m.h⁻¹ pour une température > 10°C. Ces niveaux rendent compte de façon relative de l'amplitude des déplacements réellement effectués mais aucunement de ceux dont l'espèce est capable dans le même type de milieu : par exemple, 72 à 720 m.h⁻¹ obtenus en moyenne pour des températures > 8°C et un pas d'échantillonnage de 10 à 15 s (Lagardère & Sureau 1989; Lagardère *et al.* 1994).

VI.4.2. Variations de l'activité natatoire

En mésocosme, 8 soles sur 9 ont conservé un rythme nycthéméral, avec une activité principalement nocturne (Tableau VI.5 et Figure VI.4) qui caractérise les stades juvéniles et adultes de cette espèce en milieu naturel (Kruuk 1963; Greer Walker *et al.* 1980; Lagardère 1987). Les réactions négatives à la lumière sont initiées dès la métamorphose, alors que la morphogénèse de la rétine s'achève par la mise en place des bâtonnets (Blaxter & Staines 1970). Cela entraîne une inversion du seuil de phototaxie et une sensibilité aux très faibles éclaircissements, avec photo-inhibition aux forts éclaircissements (Blaxter 1986; Champalbert *et al.* 1991). Ces particularités de la sole suggèrent que le milieu peu profond et plus pénétrable à la lumière du mésocosme a dû influencer les réponses de jour, l'éclaircissement amplifiant le comportement d'enfouissement des soles (Ellis *et al.* 1997). Déjà marqué dès la première session de l'expérience, ce type de réponse s'accroît au cours des 2 autres sessions. C'est particulièrement vrai pour la sole 8 (session III) qui occupe de jour la zone L (Figure VI.5e).

Toutefois, l'amplitude des niveaux d'activité varie significativement entre sessions (Tableau VI.6), la session II présentant une augmentation de l'activité natatoire, de jour comme de nuit, qui coïncide avec une phase de réchauffement liée aux fluctuations des variables hydro-climatiques du milieu expérimental. (Figure VI.2A). Que la température

contrôle les processus physiologiques et détermine les ajustements comportementaux dont sont capables les poissons (voir notamment : Neill *et al.* 1994; Gibson 1997; Morgan & Metcalfe 2001) n'explique qu'en partie la tendance à l'augmentation des niveaux d'activité nocturne à partir de 15°C (Figure VI.7A). Les variations de température enregistrées au cours de l'expérience sont de faible amplitude, si l'on considère la forte eurhythmie de la sole. D'une part elle conserve une capacité métabolique supérieure à 80% dans une gamme de 13,3 à 22,9°C (Lefrançois & Claireaux 2003). D'autre part, la baisse des températures de la session I, avec un minimum de 10°C, est seule susceptible d'avoir limité l'amplitude des niveaux d'activité mais elle reste cependant bien au-dessus des valeurs qui inhibent significativement la capacité de nage des soles (= 5°C, *in* : Lagardère & Sureau 1989).

Dans les conditions de l'expérience, nombre de facteurs autres que la température interfèrent avec l'environnement hydro-climatique. C'est notamment le cas des variables qui dépendent de la gestion du bassin et de son degré de confinement avec le temps (oxygène et pH, Figure VI.2), ce qui suggère des relations plus complexes entre variations d'activité et certains facteurs du milieu. L'oxygène dissous agit directement sur les processus biologiques et de fait, la concentration en oxygène est corrélée de façon significative avec l'activité de la sole (Tableau VI.7). Les situations d'hyper-saturation en oxygène sont fréquentes de jour mais il n'a pas été montré d'effet significatif sur le taux métabolique et le rythme cardiaque (Lefrançois & Claireaux 2003). En situation de sous-saturation, le seuil des valeurs limitantes du métabolisme actif de la sole se situe entre 60 et 40% (Van den Thillart *et al.* 1994). Ces minima d'oxygène n'ont été que ponctuellement enregistrés tôt le matin et en fin d'expérience. Le mode d'action d'autres variables environnementales est plus difficile à établir. Il peut être direct (e.g. l'irradiance) ou indirect (e.g. le cycle lunaire), masquant de possibles relations avec un facteur considéré isolément. Il faut noter que les périodes de plus forts échanges d'eau se sont situées en vives eaux de pleine lune (Figure VI.2B). L'éclairement lunaire pourrait entraîner une diminution d'activité nocturne chez les anguilles *Anguilla spp.* (Jellyman 1991) et un effet analogue est suggéré, mais avec des réserves, pour la sole de la Mer du Nord en migration (De Veen 1967). A l'opposé, pour les soles de notre expérience, une intensification de l'activité s'est manifestée au cours de la session II, en situation de lune montante. Toutefois, dans un espace soumis à la marée, l'effet de l'éclairement lunaire sur des poissons à activité nocturne est difficile à dissocier des mouvements de la masse d'eau liés au cycle tidal, les variations de pression hydrostatique représentant l'un des synchroniseurs des rythmes tidaux (Tzeng 1985 ; voir revue *in* : Gibson

2003). Or si dans nos mésocosmes, la marée peut se faire ressentir à travers des effets induits, notamment par le renouvellement en eau et la différence de hauteur d'eau, pour la durée de l'expérience, ces effets ne sont sensibles qu'en fin de session II. La pression atmosphérique apparaît comme l'un des facteurs explicatifs majeurs des changements d'activité : son élévation coïncide avec l'augmentation de l'activité natatoire (Figure VI.8 et Tableau VI.7). Facteur intégrateur, la pression atmosphérique est positivement corrélée non seulement avec la température mais également, avec l'oxygène et le pH (Tableau VI.2). Qu'il s'agisse de bassins semi-naturels peu profonds ou de zones côtières, dans quelle mesure ce signal est-il être perçu par les poissons à travers les changements hydrologiques qui y sont associées ou directement, comme précurseur de ces changements ? Cette dernière hypothèse, suggérée à partir d'une étude sur le bar *Dicentrarchus labrax* dans les mêmes marais expérimentaux (Bégout Anras & Lagardère 1998), est renforcée par des travaux récents sur de jeunes requins *Carcharhinus limbatus* face à une tornade tropicale (Heupel *et al.* 2003).

Significativement différentes entre sessions, les conditions météorologiques et hydrologiques varient également au cours d'une même session. Exposées à des fluctuations similaires de leur environnement, les soles ont néanmoins une activité intra-session qui atteste d'une variabilité individuelle certaine (Figure VI.6) : chaque poisson module l'expression de son rythme endogène de base, tout particulièrement au cours de la session II, alors que l'augmentation de la température favorise un accroissement de l'activité. Cela ne se vérifie pas en fin d'expérience, où une situation différente entraîne des réponses apparemment analogues : les soles de la session III retrouvent les niveaux d'activité de la session I malgré des températures stabilisées autour de 15°C. La légère baisse de condition enregistrée pour la plupart des individus et attribuée au port de l'émetteur (voir plus haut) peut avoir contribué à la baisse des niveaux d'activité de la session III. Un état de stress modifie les comportements des poissons, stress plus ou moins grave qui peut être lié aux relations avec les congénères (Gomez-Laplaza & Morgan 2003) ou à une souffrance expérimentale (Sneddon 2003). Si des modifications dans l'amplitude des rythmes nyctéméraux ont bien été observées chez les soles de l'expérience, cela n'est pas allé jusqu'à l'inversion de ces rythmes, tel que cela a été décrit chez le bar (Bégout Anras *et al.* 1997). La diversité des réponses individuelles suggère néanmoins que les contraintes imposées par l'expérience n'ont pas atteint de seuil critique, susceptible d'uniformiser les comportements.

VI.4.3. Utilisation d'un habitat sous emprise ostréicole

Outre les fluctuations de l'hydro-climat que l'on sait d'ordre à orienter et modifier les choix de résidence (voir parag. précédant), la configuration géographique d'un espace, sa structuration spatiale et la pérennité de ses qualités en tant qu'habitat sont des éléments déterminants de la répartition des poissons (Burke 1995; Cote *et al.* 2003). Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes efforcés de minimiser les perturbations autres que celles générées par la présence des structures d'élevage et des huîtres vivantes, tout en conservant au mésocosme ses attributs semi-naturels. Les entrées d'eau, susceptibles d'orienter les déplacements de sole en mésocosme (Lagardère *et al.* 1992), ont du être perçues par tous les individus lors des déplacements nocturnes et plus durablement, par les soles 1 et 7 localisées dans la zone C, plus proche de l'entrée d'eau (Figure VI.4). Cependant, ces apports sont restés faibles et, opérés à partir d'un seul conduit vertical situé hors de l'enclos (Figure VI.1), ils ont pu diffuser vers l'enclos sans générer de courant. Les parois verticales de l'enclos ont partagé l'espace en créant des zones de rupture sur lesquelles venaient buter les vents et, pour partie, la lumière incidente. Si la présence de l'enclos a temporairement agi sur l'activité natatoire (voir également ci-dessus), celle des structures d'élevage, avec des huîtres vivantes (zone H) ou sans celles-ci (zone C), est apparue l'élément le plus constant de la répartition spatiale des soles de cette expérience.

A propriétés hydrologiques égales, les mécanismes impliqués dans la sélection d'un habitat par un poisson plat mettent en jeu les propriétés bio-sédimentaires du milieu (*cues*), les indices permettant de localiser de tels milieux (*clues*) et une période d'apprentissage (*learning*, in : Gibson 1997). Pour la sole, espèce benthophage nocturne, il s'agit avant tout de zones de substrats meubles : outre qu'elles permettent l'enfouissement diurne, elles peuvent contenir des pérites et matières organiques pourvu que cela s'accompagne des proies préférentielles de la sole, dont les polychètes (Salen-Picard *et al.* 2002). Cependant, 8 soles sur 9 ont utilisé le couvert des structures d'élevage qui a pu jouer le rôle d'abri nécessaire à la période diurne. Que les soles se soient, ou pas, enfouies dans le sédiment ne pouvait être établi en télémétrie 2D. Il faut toutefois noter une relative activité diurne dans les zones H et C, sous ombrage, comparée à celle de l'unique sole localisée dans la zone L. La comparaison des résultats acquis au cours des 3 sessions suggère que des facteurs autres que la lumière sont intervenus dans le taux d'occupation des zones H et C.

Dans un bassin ostréicole, les huîtres renforcent le flux vertical de matière par leur activité de filtration et le rejet de fécès / pseudo-fécès (Sornin 1981). L'enrichissement en

matières azotées (en particulier sous forme d'azote ammoniacal) est l'une des modifications majeures de ces zones (Feuillet-Girard *et al.* 1988; Dame *et al.* 1989). Cela entraîne également une réduction de la profondeur de la couche oxygénée et une augmentation de la teneur en matière organique du sédiment (Nugues *et al.* 1996). Bien que dans un cadre expérimental réduit dans l'espace et la durée, des modifications de même nature sont révélées par comparaison entre zones : la biodéposition due aux huîtres de la zone H a significativement modifié les propriétés du recouvrement en vase de l'enclos ainsi que les qualités physico-chimiques de l'eau (Tableau VI.3 et Tableau VI.4). L'augmentation du flux vertical de matière sous les huîtres vivantes est d'un facteur 3 à 5, comparée aux zones C et L et du même ordre de grandeur qu'en milieu naturel (Feuillet-Girard *et al.* 1994; Nugues *et al.* 1996). Il en est de même pour l'augmentation des composés azotés dissous dans l'eau (Feuillet-Girard *et al.* 1988). Cependant les composés azotés, connus pour altérer le comportement des poissons, sont restés à des niveaux d'un facteur 100 à 1000 inférieurs aux valeurs démontrées toxiques (Bianchini *et al.* 1996; Dosdat *et al.* 2003; Foss *et al.* 2003).

Les sorties nocturnes hors de la zone H peuvent correspondre au besoin de quitter un milieu temporairement moins bien oxygéné (Figure VI.2A). Cependant, une certaine fidélité à la zone initialement occupée mérite d'être soulignée, le retour sous l'abri des tables se faisant le matin quand les concentrations en oxygène sont les plus basses. Par exemple, les soles 4 et 8 retrouvent respectivement les zones H et L après des excursions nocturnes plus ou moins amples, parfois associées à des perturbations météorologiques (Figure VI.5). Cette exploration de toutes les zones de l'enclos peut indiquer une nécessaire recherche de nourriture. Des modifications significatives de la faune benthique ont été décrites dans les zones de culture d'huîtres (Castel *et al.* 1989; Nugues *et al.* 1996), avec une augmentation des espèces moins sensibles à l'enrichissement en matières organiques et, en particulier, de la méiofaune aux dépens de la macrofaune. Notre expérience s'est avérée de trop courte durée pour favoriser cet enrichissement en faune benthique, sauf à constater les prémices du développement des copépodes harpacticoïdes et cela, quelle que soit la zone. Ainsi l'essentiel de la macrofaune disponible (*Hedistes diversicolor*, *Abra spp*), si elle a été consommée, n'a été renouvelée que par des juvéniles en fin d'expérience. Toutefois, les soles sont des prédateurs opportunistes (Sorbe 1981; Cabral 2000), capables d'utiliser l'entomofaune des marais à poissons (Lasserre & Lasserre 1978), ce qui explique probablement des comportements moins sensibles à la qualité des proies disponibles.

VI.5. Conclusion

Le comportement natatoire des soles en mésocosme reste dominé par un rythme nyctéméral, avec des changements d'amplitude dus au cortège de variables hydro-climatiques dont les effets ne peuvent être dissociés les uns des autres. La présence de structures d'élevage ostréicole n'affecte pas significativement ce comportement. Dans le cadre de notre expérience, les modifications hydrologiques et bio-sédimentaires liées aux cultures d'huîtres sur tables n'ont pas restreint l'accès à l'habitat qui se trouve sous leur emprise. Au contraire, cette pratique ostréicole s'accompagne d'une structuration en micro-habitats plus fréquemment utilisés que les zones non couvertes.

Des études *in situ* seront nécessaires avant d'étendre ces conclusions à la nurserie intertidale qui se trouve dans l'espace concédé aux parcs à huîtres. Dans cette perspective, le panel de réponses comportementales déjà connues pour cette espèce pourra servir de référentiel. La présente étude atteste de la grande capacité d'adaptation de cette espèce à la présence des élevages d'huîtres. Dans ce cadre, la reconnaissance d'un (micro)-habitat précédemment occupé suggère une capacité de repérage ou de mémorisation des aires de refuge ou de nourrissage. Récemment reconnue aux vertébrés inférieurs que sont les poissons, elle va au-delà d'un héritage génétique (voir revue in : Odling-Smee & Braithwaite 2003). Prendre en compte une telle capacité est essentiel pour comprendre les modes de déplacement ou d'occupation d'un habitat.

Chapitre VII. Infestation parasitaire de la sole commune (*Solea solea*) par les métacercaires de *Proisorhynchus* spp. (Digenea, Bucephalidae) dans des nurseries atlantiques sous influence mytilicole

Article Publié : Laffargue P, Baudouin G, Sasal P, Arnaud C, Bégout Anras ML, Lagardère F. Parasitic infection of sole *Solea solea* by *Proisorhynchus* spp. metacercariae (Digenea, Bucephalidae) in Atlantic nurseries under mussel cultivation influence. (2004) *Dis Aquat Org* 58: 179-184

Résumé : Des prélèvements récurrents de kystes de métacercaires ont été obtenus à partir de juvéniles de soles (*Solea solea*) prélevés en mer dans une zone de mytiliculture (pertuis Charentais, golfe de Gascogne, France). Une première analyse du genre du parasite et du niveau d'infestation a été établie à partir de 192 kystes extraits de 2 échantillons de poissons prélevés en août (n = 20) et décembre 2000 (n = 14). Nos résultats ont confirmé que la sole était le second hôte intermédiaire de trématodes bucephalidés du genre *Proisorhynchus*, ce qui n'avait jamais été décrit auparavant dans les populations de l'Atlantique. La prévalence, autour de 65% quelle que soit la date, montre une infestation importante pour ces poissons de petite taille, avec une abondance moyenne qui augmente depuis août ($3,3 \pm 1,1$) à décembre ($8,1 \pm 3,4$). Les kystes ont pu être localisés dans toutes les parties du corps de l'hôte et leur positionnement fluctuait en fonction de la date d'échantillonnage. Cependant, la région céphalique était la plus infestée (72,7 et 49,1% en août et décembre respectivement). Les mesures effectuées sur les parasites suggèrent un processus d'infestation prolongé qui a pu être initié au printemps au moment de la colonisation de la nurserie par les soles. La majorité des plus grands métacercaires présentaient un rhynchus caractéristique de *P. crucibulum* bien que la présence d'autres espèces (*P. squamatus*, *P. aculeatus*) ne puisse être exclue. *Mytilus edulis* étant le premier hôte intermédiaire de *Proisorhynchus* spp., de probables relations entre la mytiliculture et cette parasitose de la sole sont discutées.

VII.1. Introduction

Dans le cadre de travaux visant à obtenir des indicateurs de la qualité d'une nurserie sous influence anthropique, nous avons étudié la croissance de juvéniles de la sole commune *Solea solea* (L.) dans une zone de conchyliculture (les pertuis Charentais, milieu du golfe de Gascogne, France). Au cours de cette étude, nous avons remarqué en plusieurs occasions des métacercaires enkystés dans l'oreille interne des jeunes soles. Ces parasites ont été identifiés comme appartenant au groupe des digènes et la famille des Bucéphalidés, avec des caractéristiques appartenant clairement au genre *Proisorhynchus* (Odhner 1905). Ce genre comprend de nombreuses espèces qui ont toutes un cycle de vie complexe avec des poissons téléostéens comme hôtes définitifs, portant la forme adulte du parasite, et deux hôtes

intermédiaires. Dans l'Atlantique nord et les eaux adjacentes, 3 espèces sont plus fréquemment rencontrées : *P. crucibulum*, *P. squamatus* et *P. aculeatus*. L'hôte définitif le plus souvent décrit pour ces 3 espèces est le congre *Conger conger* (Jones 1943; Sey 1968; Bray 1973; Matthews 1973; Papoutsoglou & Papaparaskeva-Papoutsoglou 1977; Muñoz *et al.* 1989; Santos & Gibson 2002). Les autres poissons jouant le rôle d'hôtes définitifs sont le "chaboisseau de mer commun" *Myoxocephalus scorpius* (Chubrik 1952; Coustau 1991), l'omble arctique *Salvelinus alpinus* (Dick & Belosevic 1981), "l'anguille serpent" *Echelus myrus* (Radujkovic *et al.* 1989) et le flétan *Reinhardtius hippoglossoides* (Arthur & Albert 1994). Le long des côtes atlantiques est et ouest, 2 espèces de moules ont été décrites comme premier hôte intermédiaire, *Mytilus edulis* ou *M. galloprovincialis*, l'espèce variant en fonction de l'espèce de *Proisorhynchus* considérée et de la zone étudiée (Matthews 1973; Sannia & James 1977; Coustau *et al.* 1990; Teia dos Santos & Coimbra 1995; McGladdery *et al.* 1999). Peu d'informations sont actuellement disponibles sur le deuxième hôte intermédiaire de ces 3 espèces de *Proisorhynchus*. Manter (1931) a identifié 1 spécimen de *P. crucibulum* dans la région branchiale du tassergal *Pomatomus saltatrix* (1 poisson infesté parmi les 11 étudiés en Caroline du Nord), et Rebecq & Leray (1961) ont rapporté la présence de métacercaires de cette même espèce chez 2 Gobiesocidae des côtes méditerranéennes françaises. Les métacercaires ou pré-adultes de *Proisorhynchus* spp. ont été trouvés dans le tube digestif de nombreux poissons, par exemple la limace barrée *Liparis liparis* (Munson 1974), le bogue *Boops boops* (Anato *et al.* 1991) et le flet *Pleuronectes flesus* (Alvarez *et al.* 2002) pour l'espèce *P. crucibulum*, et la morue *Gadus morhua* (Scott 1975; Appy & Burt 1982; Kjøie 1984) pour l'espèce *P. squamatus*. Cependant, ces poissons semblent avoir plus joué le rôle d'hôtes accidentels. La première et seule observation de métacercaires et d'adultes de *P. crucibulum* chez la sole commune a été effectuée en mer d'Egée (Papoutsoglou & Papaparaskeva-Papoutsoglou 1977).

Afin d'obtenir un meilleur aperçu de l'infestation des jeunes soles par ces parasites digènes, les objectifs de cette étude ont été d'obtenir des données épidémiologiques, d'identifier plus spécifiquement le parasite incriminé et de discuter des relations potentielles entre la mytiliculture, la parasitose de la sole et du cycle biologique du parasite. Nous avons cartographié la localisation des kystes dans les différentes parties du corps du poisson avant d'extraire les parasites de leurs kystes pour effectuer un ensemble de mesures ayant pour but d'appuyer les comparaisons des données épidémiologiques entre les périodes d'échantillonnage.

VII.2. Matériel et Méthodes

Des échantillons de soles du groupe 0 ont été prélevés en mer par des chalutages effectués tous les 2 mois dans la partie subtidale d'une nourricerie située à proximité de La Rochelle (Pertuis charentais, côte Atlantique française : 46°15'N, 01°06'W). Deux échantillons représentant des saisons contrastées ont été retenus et les poissons ont été sous-échantillonnés (n= 20 et 14) autour de la taille moyenne des poissons capturés à chaque date d'échantillonnage (les 26 août et 2 décembre 2000 respectivement).

Chaque poisson a été mesuré en longueur standard (L_S , au mm le plus proche) et pesé (poids frais, Ww , à 0,1 g près). Ils ont été conservés par congélation à -20°C dans l'attente des analyses. Les poissons ont été décongelés et disséqués pour effectuer l'inventaire de leurs parasites. Tous les parasites ont été extraits et dénombrés tout en notant leur localisation selon 2 groupes : (1) région céphalique, (2) cavité abdominale, (3) muscles (en incluant dans ce groupe les parasites en position sous-cutanée) et (4) les nageoires. Les métacercaires de *Prosorhynchus* sont extraits de leurs kystes et mesurés dans le but d'obtenir une estimation de la période d'infestation. Les mesures de longueur et largeur des parasites (Figure VII.1) ont été effectuées à 0,01 m près à l'aide d'un système d'analyse d'image couplé à un microscope optique. Le rhynchus a également été mesuré, il est couramment utilisé comme possible critère systématique (Matthews 1973).

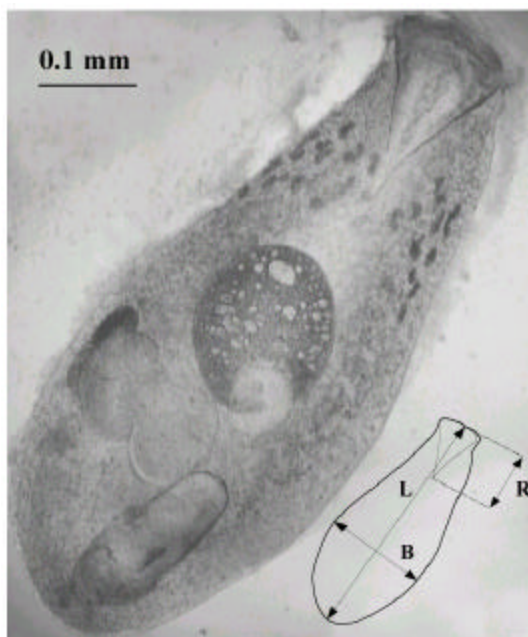


Figure VII.1 - Photographie réalisée au microscope d'un métacercaire de *Prosorhynchus* spp. extrait de son kyste et représentation schématique des différents axes de mesure (L = longueur, B = largeur et R = rhynchus)

L'indice de condition de Fulton a été calculé selon la formule suivante : $K = (Ww \times 100 / L_S^3)$, avec Ww en grammes et L_S en centimètres (Bolger & Connolly 1989).

Le niveau d'infestation parasitaire a été estimé par l'utilisation d'indices épidémiologiques classiques : la prévalence, pourcentage de poissons infectés parmi les poissons disséqués (P%) ; l'abondance, le nombre moyen de parasites dans les échantillons ; et l'intensité de l'infestation, le nombre de parasites trouvé chez un poisson infesté (Bush *et al.* 1997). Nous avons calculé en plus le pourcentage d'occurrence des kystes dans chacune des différentes parties du corps du poisson.

Nous avons utilisé les tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney pour comparer les données entre 2 dates d'échantillonnage, ainsi que le test de Kolmogorov-Smirnov pour comparer la distribution des kystes dans les parties du corps avec une distribution théorique homogène.

VII.3. Résultats

Comme attendu, les poisson échantillonnés au mois de décembre étaient significativement plus grands que ceux échantillonnés en août (Mann-Whitney, $U = 12,5$, $p < 0,01$, Tableau VII.1) et les poissons de l'échantillon du mois d'août présentaient un indice de condition significativement plus élevé (Mann-Whitney, $U = 75$, $p < 0,023$). En dépit d'une tendance à la diminution de la condition des poissons en fonction de l'intensité de l'infestation en août, il n'est apparu aucune relation significative entre le nombre de parasites et l'indice de condition (régressions simples, $p > 0,05$ pour les 2 périodes d'échantillonnage).

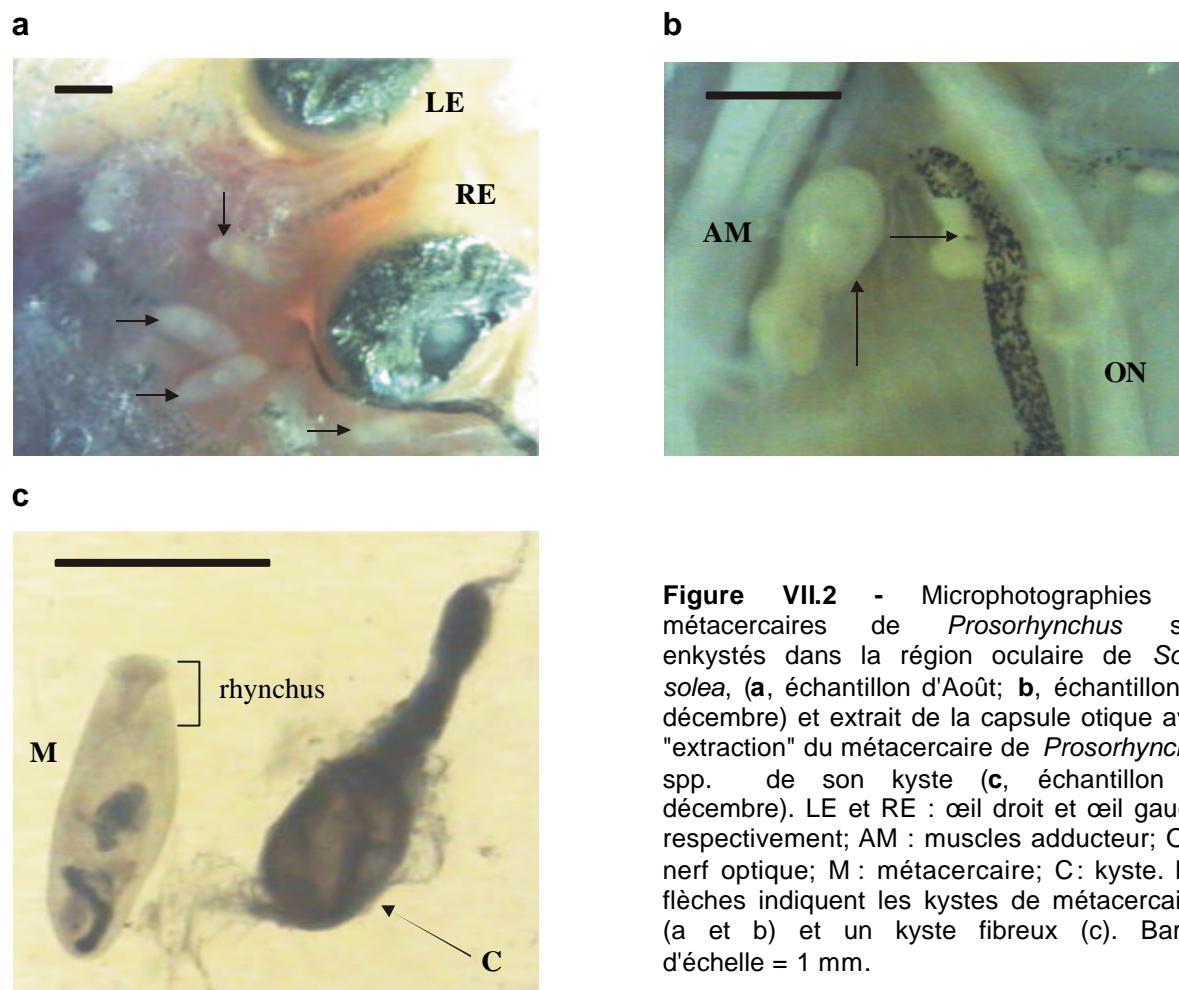
Tableau VII.1 - Valeurs moyennes (\pm écart-type) de la longueur standard (SdtL en cm), de l'indice de condition (K en g.cm^{-3}) des soles du groupe 0 pour les 2 dates d'échantillonnage ainsi que leur données épidémiologiques pour les kystes de *Prosorhynchus* N = 20 et 14 poissons en août et décembre 2000 respectivement. Abondance = nombre moyen de parasites dans l'échantillon étudié; Prévalence (P%) = pourcentage d'hôtes infestés parmi les poissons disséqués.

	L_s (Min-Max)	K (Min-Max)	Abondance (Min-Max)	P%
Août 2000	$9,9 \pm 0,1$ (8,7 – 11,3)	$1,06 \pm 0,02$ (0,91 – 1,18)	$3,3 \pm 1,1$ (0 – 19)	65,0
Décembre 2000	$11,2 \pm 0,1$ (10,6 – 12,1)	$1,00 \pm 0,02$ (0,89 – 1,13)	$8,1 \pm 3,4$ (0 – 43)	64,3

A partir de tous les poissons analysés, un total de 192 métacercaires a été obtenu (79 en août et 113 en décembre). La plupart d'entre eux présentaient un rhynchus invaginé en forme de cône, avec une dentelure réniforme observée à son extrémité sur la face ventrale

(Figure VII.1). Le pourcentage d'hôtes infestés était très proche pour les 2 dates de prélèvement (P% ca. 65%, Tableau VII.1) et l'intensité de l'infestation n'était pas significativement différente entre les échantillons (Mann-Whitney, $U = 127$, $p > 0,05$). Cependant, l'abondance des parasites a augmenté au cours de l'occupation de la nurserie ($3,3 \pm 1,1$ et $8,1 \pm 3,4$ en août et décembre respectivement).

Bien que les kystes aient été trouvés dans à peu près toutes les régions du corps de la sole, nombre d'entre eux était localisé dans la région des yeux (Figure VII.2a), fixé sur les muscles adducteurs ou les nerfs optiques (Figure VII.2b), et dans l'oreille interne.



La plupart des kystes observés chez les poissons de l'échantillon du mois d'août étaient transparents, de telle sorte que les métacercaires étaient visibles (Figure VII.2a), au contraire, les kystes du mois de décembre étaient formés d'une capsule fibreuse (Figure VII.2b & c). Le pourcentage d'occurrence a varié en fonction de la région du corps et de la date d'échantillonnage considérés : en août et décembre respectivement, ces pourcentages étaient de 72,7 et 49,1% dans la région céphalique, 19,7 et 28,3% dans les muscles, 7,6 et 4,7% dans la cavité abdominale et 0 et 17,9% dans les nageoires. Ces distributions se sont avérées

significativement différentes d'une distribution homogène (Kolmogorov-Smirnov, $D=0,48$, $N=108$ en août et $D=0,26$, $N=66$ en décembre, $p < 0,01$ dans les 2 cas). Même si les métacercaires trouvées dans les nageoires apparaissaient plus petites que les autres (Figure VII.3), quelle que soit leur position dans le corps des soles, aucune différence significative entre les mesures des métacercaires n'a été démontrée, ni en considérant les 2 échantillons ensemble, ni séparément (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$ pour toutes les comparaisons).

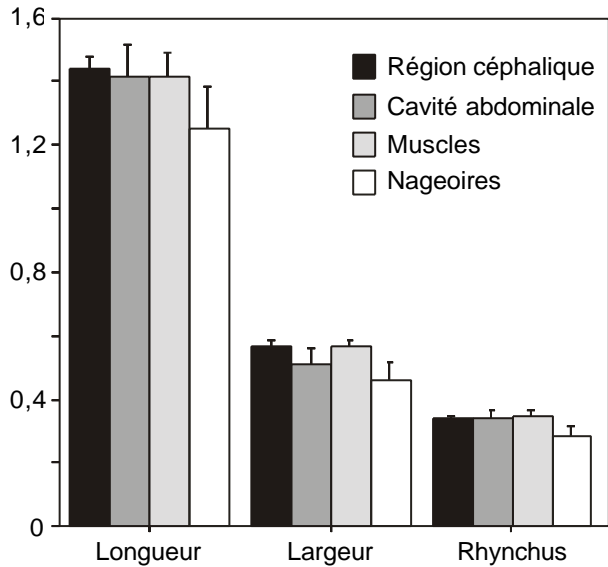


Figure VII.3 - Taille moyenne (mm) des métacercaires de *Prosorhynchus* spp. en fonction de leur localisation dans le corps de la sole *Solea solea*. Les barres représentent les écart-types.

Parmi les 192 parasites dénombrés, 37 (août) et 78 (décembre) métacercaires ont été extraites de leurs kystes et mesurées (Tableau VII.2). Le rhynchus mesurait en moyenne $0,35 \pm 0,08$ mm avec une valeur maximale de 0,56 mm pour les métacercaires les plus développées. Malgré une gamme de taille importante pour les 2 dates d'échantillonnage, les parasites avaient une longueur significativement plus grande en août (Mann-Whitney, $U=1013$, $p=0,01$), alors que leur largeur et la taille du rhynchus n'étaient pas significativement différentes entre les échantillons (Mann-Whitney, $p > 0,05$).

Tableau VII.2 - Valeurs moyennes (\pm écart-type) et gamme de taille (en mm) des métacercaires de *Proisorhynchus* (n = 37 et 78 kystes, respectivement) provenant des soles juvéniles pour les deux dates de prélèvements.

	Longueur moyenne (Min-Max)	Largeur moyenne (Min-Max)	Taille moyenne du rhynchus (Min-Max)
Août 2000	1,54 \pm 0,05	0,54 \pm 0,02	0,36 \pm 0,01
(n=37)	(0,97 – 2,26)	(0,24 – 0,73)	(0,25 – 0,55)
Décembre 2000	1,37 \pm 0,04	0,57 \pm 0,01	0,34 \pm 0,01
(n=78)	(0,58 – 2,81)	(0,27 – 0,77)	(0,13 – 0,56)

VII.4. Discussion

Les précédentes études sur les pathologies des soles avaient aussi bien pour objectifs la gestion des zones côtières ou des pêcheries (Newell *et al.* 1979; Alvarez *et al.* 2002) que le développement aquacole (McVicar & White 1982; Liewes 1984). La première observation de *Proisorhynchus crucibulum* chez la sole a été effectuée par Papoutsoglou & Papaparaskeva-Papoutsoglou (1977). Les poissons alors étudiés ont été décrits comme jouant à la fois le rôle de second hôte intermédiaire (prévalence d'environ 3% pour 180 poissons, les kystes de métacercaires étant attachés aux nageoires, à l'épithélium stomacal et au foie) et d'hôte définitif (environ 6% des 180 poissons, avec des parasites adultes trouvés dans l'estomac). Cependant, le niveau d'infestation était faible en comparaison à la prévalence des 2 soles sur 3 infestées dans notre zone d'étude (environ 65% pour 34 poissons). *Proisorhynchus* spp. est latent dans l'Atlantique et localement à l'origine de pathologies chez les moules (castration et mort, Coustau *et al.* 1993, revue in : McArthur & McGladdery 2000). Cela suggère que ce type de parasite endémique peut apparaître chez les poissons benthiques capables de porter les kystes des métacercaires quelle que soit la zone géographique.

Comme la détermination est normalement basée sur des critères morphologiques d'adultes qui ne sont pas entièrement développés chez les métacercaires, les parasites enkystés chez la sole pourraient être *Proisorhynchus crucibulum*, *P. squamatus* et/ou *P. aculeatus*, 3 espèces largement répandues à travers les océans. À partir des caractéristiques du rhynchus des métacercaires, quelque uns des parasites observés pourraient appartenir aux espèces *P. squamatus* et *P. aculeatus*. Cependant, la plupart des métacercaires développées présentaient un rhynchus du type de celui de *P. crucibulum* dans sa forme adulte, avec une dépression apicale invaginée dans un large cône (Matthews 1973; Santos & Gibson 2002). Ce critère nous a permis de distinguer la plupart des métacercaires des 2 autres espèces de ceux de *P.*

crucibulum, et de confirmer que la sole est bien impliquée dans le cycle de vie de ces parasites. *P. squamatus* et *P. crucibulum* sont responsables, respectivement, de parasitoses chez les moules de filières dans le nord du golfe de Gascogne (Coustau *et al.* 1990) et chez les moules cultivés sur radeaux au nord-ouest des côtes du Portugal (Teia dos Santos & Coimbra 1995). Pour notre étude, les poissons provenaient des pertuis Charentais, l'une des plus importantes nourriceries de soles (Le Pape *et al.* 2003b) et zones de mytiliculture dans le golfe de Gascogne. Des surveillances de routine des pathologies chez les coquillages (Ifremer-REPAMO), effectuées pendant la même année, n'ont pas révélées de niveaux équivalents de parasitoses par des digènes chez la moule *Mytilus edulis* (Thébault *et al.* 2001). Dans la gamme des tailles de métacercaires mesurées dans l'échantillon du mois d'août, le plus vieux, *i.e.* le plus grand, des parasites pourrait avoir infesté le poisson en mars, et le plus petit seulement 2 semaines avant la capture (Matthews 1973). Ceci indique que le tout début de l'infestation a pu se dérouler chez les soles ayant nouvellement colonisé la nourricerie à partir du printemps ce qui pourrait montrer que l'infestation est locale. De plus, les kystes obtenus à partir des poissons échantillonnés en décembre étaient constitués de capsules fibreuses qui n'avaient pas été observées en août. Comme ce processus nécessite 2 mois à partir de l'enkystement du cercaire, il conforte l'hypothèse d'une coïncidence entre le cycle de vie du parasite (émission maximale de cercaires au printemps) et la chronologie de la colonisation de la nourricerie par les soles du golfe de Gascogne (colonisation terminée au tout début de l'été, Amara *et al.* 2000).

Malgré une condition des poissons apparemment non affectée, la position stratégique des métacercaires enkystées chez la sole était remarquable, tout particulièrement concernant celles qui étaient situées autour de globe oculaire et à l'intérieur des capsules otiques. Cela suggère que ce type d'infestation pourrait compromettre certaines fonctions biologiques. Il a été montré récemment que les sole de la nourricerie des pertuis Charentais présentaient une condition et un taux de croissance plus faibles que celles des nourriceries situées plus au nord (P. Laffargue données non publiées). Cela suggère que la nourricerie convient moins aux soles, probablement en raison d'une limitation de la nourriture disponible, les poissons infestés devant de surcroît compenser les coûts énergétiques supplémentaires que représentent la parasitose. Des effets sous-jacents, plus subtils, du parasite sur le poisson peuvent exister mais rester indétectables avec des indices globaux tels que l'indice de condition (e.g. modification des potentialités comportementales ou physiologiques Moore & Gotelli 1990; Kuris 1997).

La parasitose dont sont responsables les kystes des métacercaires de *Prosohynchus* spp. a été signalée comme ayant un impact économique par la dépréciation de la valeur marchande des filets de poissons (Liston *et al.* 1960). Dans le contexte d'une gestion durable des zones côtières, une attention toute particulière se porte actuellement sur les réseaux trophiques sous influence de la conchyliculture (Leguerrier *et al.* 2003). Dans cette optique, la charge parasitaire des poissons constitue un outil approprié en tant que révélateur de déséquilibre à l'échelle des poissons et de l'ensemble de la nourricerie (Dale & Beyeler 2001; Whitfield & Elliott 2002). Afin de dégager de nouvelles perspectives, des travaux en cours visent tout particulièrement à établir quelles sont exactement les relations entre la mytiliculture, les cycles de vie des parasites et l'effet de cette parasitose sur une espèce de grande valeur commerciale pour les pêcheries de l'Atlantique Nord-Est.

Conclusion Générale

Chapitre VIII. Conclusion Générale

La dépendance des jeunes soles vis à vis de nourriceries estuariennes et péri-estuariennes résulte d'un compromis entre les contraintes de ce milieu générateur de stress et la survie des poissons. La nourricerie réalisée témoigne des ajustements que l'espèce doit opérer entre les contraintes liées à l'habitat et sa capacité à gérer ces contraintes. Les performances biologiques, au regard des potentialités de l'espèce, résultent de ces ajustements qui concernent tout autant l'adaptation physiologique (Chapitre II, Chapitre III) que comportementale (Chapitre IV, Chapitre VI). Dans les pertuis Charentais, bassin ostréicoles de 1^{er} rang européen, ces ajustements se font en incluant l'occupation d'une partie de la nourricerie sous l'emprise des élevages d'huîtres et de moules (Chapitre VI, Chapitre VII).

VIII.1. Potentiel et variations de la croissance

L'utilisation des performances de croissance de la sole comme outil d'évaluation de la qualité de l'habitat nécessite de connaître le potentiel de l'espèce, ou du moins de la population, et la gamme des variations observées en réponse aux facteurs du milieu. Cette connaissance passe obligatoirement par un travail exploratoire expérimental qui avait déjà été réalisé pour la sole, en relation avec des facteurs tels que la température (Irvin 1973; Fonds 1979), la salinité (Fonds 1975; Champalbert *et al.* 1992) ou encore la qualité et la quantité de leur alimentation (Fonds & Saksena 1977; Fonds *et al.* 1989). Cependant, l'expérience que nous avons menée en mésocosme a montré que les modèles température-dépendant utilisés n'étaient pas toujours représentatifs de la croissance maximale de l'espèce, ni même de la variation de cette croissance, pour la gamme des températures qu'ils sont présumés décrire (Figure VIII.1). Cette variété de réponses tient probablement à des conditions non optimales d'élevage, en particulier pour ce qui touche à l'alimentation des jeunes soles (Baynes & Howell 1993; Howell 1997). Dès lors que se pose la question de l'interprétation de la croissance observée, en regard de la croissance prédite, de tels modèles peuvent servir, non pas de révélateurs absolus, mais d'indicateurs relatifs de l'absence ou de l'existence de freins à l'expression de la croissance maximale, indissociables d'un travail comparatif inter-site ou inter-saison.

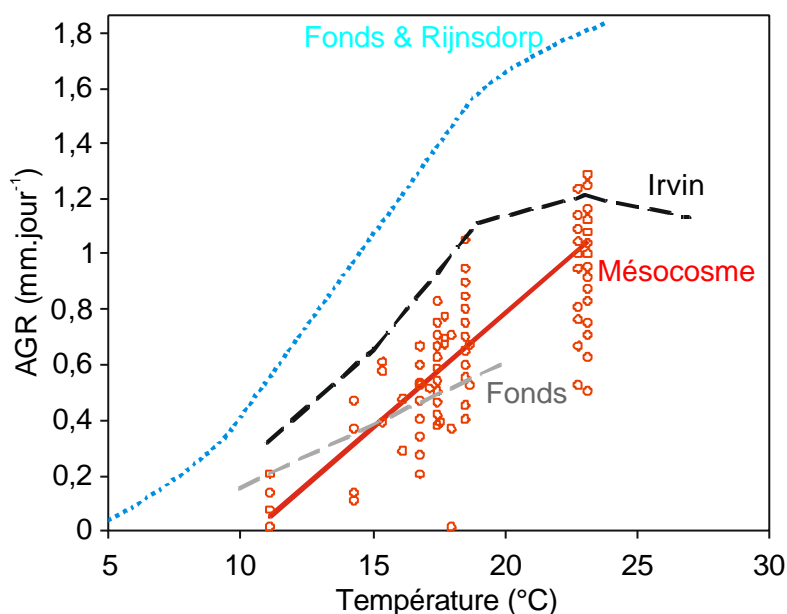


Figure VIII.1 - Variations du taux de croissance absolu (AGR) des juvéniles de la sole en fonction de la température selon trois modèles expérimentaux (Fonds 1979, Fonds & Rijnsdorp 1988 *in* : Van der Veer 2001, Howell, 1997) et les résultats obtenus en mésocosme (cercles rouges, la régression linéaire étant représentée par la ligne continue; $n = 201$, $R^2 = 77,1$, $p < 0,001$, $y = 0,0831x - 0,8701$).

Différentes échelles géographiques sont à considérer pour comparer les variations de croissance observées sur les nourriceries. A l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce, le gradient latitudinal suffit pour expliquer d'apparentes contradictions entre des taux de croissance élevés et une taille d'entrée d'hiver relativement faible pour les nourriceries du nord de l'Europe. Par exemple, des taux supérieurs à 1 mm.jour^{-1} ont été estimés pour les populations de la mer d'Irlande et de la mer du Nord, bien que résultant en une taille d'entrée de l'hiver de 11 cm ou moins en raison d'une saison de croissance plus courte (Van Beek 1988; Rogers 1994; Jager *et al.* 1995). En comparaison, les bilans de croissance obtenus dans le golfe de Gascogne semblent plus favorables puisque la taille moyenne d'hivernage se situe autour de 13 cm (Chapitre II). Cependant les différences de taille et de masse atteinte à une période donnée ne témoignent pas nécessairement d'une croissance moindre. Elles intègrent aussi une autre chronologie d'évènements situés en amont de la colonisation, période de ponte et vie larvaire, dont les saisons et durées sont elles-mêmes corrélées au contexte climatique de l'aire géographique considérée (revue *in* : Solemdal 1997). Pour la sole du golfe de Gascogne et dans un contexte hydrologique qui permet une ponte hivernale, il en découle une configuration de la niche écologique qui met en jeu des habitats essentiels disjoints reliés par des voies de migration, aires de fraie sur le plateau continental et nourriceries côtières, et une colonisation relativement précoce des nourriceries (Amara *et al.* 2000). A l'échelle du golfe de Gascogne, des différences de conditions de croissance ont bien été relevées entre les principales nourriceries (Gilliers *et al.* 2004) mais il est plus probable qu'elles procèdent de

particularités locales que d'une croissance à contre-gradient. Ce concept fait références à des mécanismes inhérents à des populations distinctes, notamment à la capacité des juvéniles des mers boréales de compenser par un taux de croissance plus élevé une saison de croissance plus courte, avec pour résultat une taille d'hivernage suffisante pour assurer la survie (Conover *et al.* 1997). Pour la sole du golfe de Gascogne, un lien frayère-nourricerie non exclusif favorise les échanges de gènes au niveau des frayères, empêchant une différenciation génétique de cette population. Cependant, une relative isolation par la distance pourrait s'opérer au sein des nourriceries (Kotoulas *et al.* 1995), ce qui renforce l'intérêt de cette espèce comme indicateur de la qualité de ces habitats.

Une même taille d'hivernage (longueur totale 13 cm) pour deux campagnes consécutives (1999-2000) suggère une relative stabilité, du moins pour les deux années de suivi, des processus impliqués dans le cycle biologique de la sole des pertuis, périodes de ponte, de développement larvaire et de colonisation des nourriceries, ainsi que dans ses performances de croissance. Cette taille du premier hiver est plus faible en milieu naturel que ce que le potentiel de l'espèce autorise. Cela est confirmé par une expérience en mésocosme au terme de laquelle la taille d'hivernage des soles du groupe 0 atteint 16 cm. Par ailleurs, cette expérience invalidait notre hypothèse d'un arrêt prématuré de la croissance, tel qu'il avait été enregistré par deux fois dans le pertuis Breton, en relation avec les changements de photopériode liés à l'équinoxe d'automne. En effet, la température des eaux côtières au début de l'automne, de l'ordre de 19°C, n'était pas de nature à limiter fortement la croissance. Cependant, les résultats obtenus en mésocosme, avec des taux de croissance proches des valeurs prédites par les modèles température-dépendants, donnent une preuve directe que des facteurs autres que la température doivent agir sur les variations saisonnières de la croissance des jeunes soles dans ce pertuis, au point que la courbe de croissance tend vers un plateau dès le début de l'automne (Chapitre II). Diverses études réalisées sur les nourriceries de poissons plats concluent également à une croissance qui n'est pas toujours maximale au regard des modèles de croissance de la sole. Toutefois, la dynamique saisonnière de croissance reste exclusivement dépendante de la température dans ces nourriceries (Van der Veer & Witte 1993; Van der Veer *et al.* 2001; Amara 2003). Cela distingue ces études de nos résultats et renforce nos conclusions de l'existence de contraintes d'une autre nature dans les pertuis Charentais.

VIII.2. Une modulation par des interactions complexes

Selon les indices utilisés et les années considérées, le pertuis Breton et / ou le pertuis d'Antioche apparaissent comme des nourriceries de moindre qualité dans le golfe de Gascogne, au même titre que la baie de Bourgneuf. Ce diagnostic s'appuie sur des travaux récents montrant d'une part, des indices de condition et des réserves en lipides faibles à l'entrée de l'automne (Gilliers *et al.* 2004, Robert Galois, com. pers.) et d'autre part, un bilan de croissance moins favorable aux juvéniles de ces nourriceries lors de leur 2^{ème} année (Le Pape *et al.* 2003c). Deux types d'informations obtenues au cours de cette thèse vont dans ce sens. Il s'agit de la baisse des indices de condition, telle que nous l'avons enregistrée en mer de l'été à l'automne (Chapitre II), baisse qui coïncide avec un minimum du niveau des concentrations en hormones thyroïdiennes plasmatiques (Chapitre III). Ces éléments suggèrent qu'une somme d'événements concourt pour amoindrir de l'été à l'automne la qualité de l'habitat, avec comme conséquences d'affecter l'état physiologique, l'activité alimentaire et la capacités de croissance des juvéniles.

VIII.2.1. Des déterminants intrinsèques du comportement et de la croissance

Pour identifier plus sûrement certains signaux environnementaux impliqués dans l'expression du potentiel de croissance, le statut physiologique des poissons doit aussi être pris en compte, notamment leur *capacité de régulation endocrine*. Comme pour tous les vertébrés, celle-ci varie selon l'état ontogénique. L'existence d'une régulation saisonnière ou du moins cyclique, susceptible d'interagir avec le comportement alimentaire, la croissance et les migrations, est un fait plus récemment établi (revue *in* : Boujard 1999 ; Comeau *et al.* 2000; 2001). Si notre hypothèse d'un fort ralentissement de la croissance lié à l'équinoxe d'automne ne se vérifie pas, nos travaux montrent qu'une régulation de la croissance *via* l'axe neuro-endocrine ne peut être exclue. En effet, une tendance saisonnière ressort d'un cycle annuel d'estimation des concentrations en hormones thyroïdiennes (T₄-T₃), avec des maxima qui se manifestent de l'hiver au printemps, le minimum d'automne correspondant à la période de ralentissement de la croissance (Chapitre III). Nous n'avons pas pu dégager de relation significative entre ce cycle hormonal et les variations saisonnières de l'hydroclimat côtier. Il est néanmoins probable qu'une régulation endocrine agisse en milieu naturel et qu'elle soit masquée par la variabilité des réponses individuelles à un milieu hautement fluctuant. L'intensité de la prise alimentaire, qui se calque sur ce cycle, appuie ces conclusions : en

parallèle avec la baisse des niveaux de T_4 et T_3 , l'activité alimentaire est significativement réduite en septembre, la reprise d'alimentation commençant à l'hiver, ce qui peut paraître paradoxal en première approche.

Le *comportement alimentaire*, ainsi que la valeur nutritionnelle proies ingérées, interagissent au premier chef avec la croissance, susceptible d'être ainsi limitée dans les nourriceries de poissons plats (revue *in* : Gibson 1994). La place d'une espèce dans le réseau trophique représente d'ailleurs l'une des caractéristiques essentielles pour définir les relations qu'elle entretient avec son habitat et pour évaluer dans quelle mesure des changements de qualité sont susceptibles de l'affecter. Une condition médiocre peut résulter de surcoûts énergétiques liés à l'environnement et / ou d'un statut nutritionnel défavorable. Or une baisse de la condition a bien été enregistrée pendant le séjour été-automne des soles juvéniles dans la nourricerie du pertuis Breton (Chapitre II). Le fait que cette baisse de condition soit associée à un état des réserves en lipides défavorable peut témoigner d'une quantité, qualité et/ou disponibilité réduite de la nourriture en automne.

Dans le pertuis d'Antioche, la majeure partie de la consommation estivale des soles d'âge 0 repose sur les amphipodes (Chapitre IV). Autant que le résultat d'une spécialisation des juvéniles, on peut y voir l'effet de leur opportunisme alimentaire, ce que confirme la variété des régimes décrits dans les nourriceries de cette espèce (Amara *et al.* 2001; Darnaude *et al.* 2001). Nos résultats, ainsi que des travaux antérieurs conduits en automne (voir Lagardère 1987), suggèrent que ce type de prédation peut aussi refléter une plus grande abondance de ce type de proies et/ou un accès plus facile, quelle que soit la saison analysée. Cependant, la valeur nutritionnelle des proies peut varier, en fonction des catégories de proies localisées dans la tranche bathymétrique exploitée, ou selon la saison, c'est à dire de facteurs relatifs au cycle biologique des proies. Cet effet de la qualité des proies à petite échelle de temps ou de distance, bien que difficilement perceptible, a été démontré à travers des différences de conditions et de croissance dans une même nourricerie de poissons plats (e.g. Berghahn *et al.* 1995). Il n'a pas été démontré dans le cadre de cette thèse que cela est valable pour les pertuis Charentais. Cela aurait nécessité, outre un effort prolongé sur l'activité alimentaire de la sole qui ne pouvait être consenti, des informations relatives à l'abondance et à la dynamique des proies potentielles (travaux en cours dans une autre équipe du CREMA). Il est néanmoins très probable que ce type d'interactions joue un rôle important sur les conditions de croissance à l'échelle du golfe de Gascogne : s'il se confirme que la croissance de la sole est fortement dépendante de la production d'un type limité de proies, une production

saisonnaire de ces dernières pourrait expliquer certaines des différences de croissance observées d'une saison à l'autre ou d'une nourricerie à l'autre.

Par ailleurs, des études plus longues seront nécessaires pour confirmer que le cycle hormonal décrit est synchronisé par les variations saisonnières de l'environnement abiotique ou relève de particularités locales liées à la production de proies. Quelle que soit l'origine de la pause d'activité hormonale de l'automne, un contexte environnemental plus contraignant au terme de l'été, une phase normale liée à un rythme endogène synchronisé par la saison, ou encore des interactions plus complexes, cette pause coïncide avec l'interruption précoce de la saison de croissance rapide sur la nourricerie (Laffargue *et al.* en révision). Or une activité thyroïdienne réduite retentit sur la croissance somatique, la partition énergétique se faisant vers le métabolisme de maintenance (Higgs 1979; MacKenzie *et al.* 1998). L'arrêt de croissance prématuré pourrait alors résulter d'un compromis de partition de l'énergie que font les juvéniles de poissons entre maximiser une taille favorable à la survie et maintenir suffisamment de réserves avant l'hivernage.

VIII.2.2. Un environnement de baie semi-fermée, la mer des Pertuis

L'existence de nourriceries côtières est le résultat de la sélection de processus adaptatifs orientant les juvéniles de poissons marins vers la capacité de réagir rapidement à la variabilité qui caractérise ces milieux (voir Lefrançois 2001, cas du bar *Dicentrarchus labrax*) et / ou de la tolérer (cas de la sole, très eurytherme et euryhaline). La pérennité de ces habitats montre que les poissons réussissent ce compromis, du moins tant qu'il se maintient dans une gamme de variabilité acceptable. Celle-ci est déterminée à la fois par des fluctuations locales ou inter-annuelles de l'hydroclimat mais aussi par la pression anthropique du milieu côtier. L'amélioration de la condition et les performances de croissance obtenues en mésocosme, les soles n'y présentant pas de variations de croissance autres que celles liées aux fluctuations thermiques, supportent l'hypothèse de variations de croissance liées aux contraintes spécifiques à la nourricerie du pertuis Breton (Chapitre II).

Des changements marqués de *l'hydroclimat* sont généralement mis en avant dans les différents processus d'immigration / émigration liés à l'occupation des nourriceries côtières (Dorel *et al.* 1991). Lorsqu'il y a émigration automnale des juvéniles, cela correspond généralement à des déplacements vers des eaux marines moins froides que les eaux côtières, ce qui est le cas en mer du Nord (revue *in* : Rogers 1989, voir aussi Fonds 1975). Les conditions thermiques en hiver y sont le plus souvent limitantes, voire critiques, pour la sole

(< 5°C, Lagardère & Sureau 1989, 3-4°C *in* : Horwood & Millner 1998), ce qui n'a pas été observé dans les pertuis Charentais de façon durable depuis les années '80. Les conditions hydro-climatiques de la mer des Pertuis sont caractérisées par des hivers doux depuis au moins la dernière décennie (Chapitre II) et des apports d'eau douce relativement faibles. Ces déplacements saisonniers peuvent aussi être taille-dépendants, correspondant à des exigences de thermorégulation d'autant plus strictes que les individus changent d'état ontogénique et entrent dans la phase de puberté (Imsland *et al.* 1996). C'est aussi ce que suggère Cabral (2003), avec une taille 'optimale' d'émigration des juvéniles hors des nourriceries des côtes portugaises de l'ordre de 16 – 17 cm. Il est probable que des phénomènes d'émigration analogues existent pour les jeunes soles des pertuis Charentais. Si la dynamique de croissance n'est pas telle qu'elle a été décrite (Chapitre II) mais doit tenir compte de l'émigration des plus grands individus d'âge 0, cela signifie qu'il n'y a pas arrêt de croissance dès le début de l'automne mais un ralentissement dont l'amplitude est difficile à évaluer. Toutefois, la perte des plus 'grands' des poissons implique aussi que cette fraction de juvéniles quittant la nourricerie l'a fait sans y être incitée par des signaux thermiques. Si ce fait est avéré, cela renvoie à des déplacements liés à un changement d'état ontogénique. Enfin, l'ampleur de cette émigration est difficile à établir dans la mesure où une partie non négligeable des classes d'âge de juvéniles hivernent sur place pour au moins une grande partie d'entre eux et ont pu être prélevées toute l'année (groupes 0 à 2, Chapitre III).

Un panel d'autres facteurs abiotiques sont également susceptibles d'infléchir les réponses métaboliques (Figure I.1) et comportementales. Des campagnes de mesures en cours dans les pertuis pourront peut-être confirmer que des *déplétions en oxygène* peuvent exister près du fond en fin d'été, ce qui à terme peut avoir un effet sur la croissance. La *salinité* est toute l'année plus élevée dans les pertuis que dans une nourricerie localisée en estuaire, au point que les empreintes environnementales des otolithes (rapport strontium / calcium principalement) permettent de distinguer les jeunes soles des pertuis de celles des grands estuaires (Lagardère *et al.* 2000). De ce point de vue, la mer des Pertuis fonctionne plus comme une baie que comme la partie externe d'un grand estuaire, dont elle a pourtant le cadre géographique. La baisse automnale de salinité et les pics hivernaux de concentrations en hormones thyroïdiennes plasmatiques suggèrent un lien entre ces changements du milieu côtier et le cycle saisonnier de ces hormones (Chapitre III). Concernant les réponses comportementales, les déplacements des soles et leurs rythmes d'activité sont fortement tributaires de *conditions hydrodynamiques* qui varient en intensité dans ce système macrotidal

en fonction, non seulement des événements météorologiques (circulation induite par le vent), mais également du rythme des marées (Le Hir *et al.* 2000). Cela ressort des résultats obtenus en mésocosme (Chapitre VI) et en mer (Chapitre IV). Au large, les soles répondent rapidement dans leurs déplacements à court terme à des modifications du régime des vents (Ehrich & Stransky 1999). L'effet du vent et de la marée étant amplifié à la côte, cela retentit vraisemblablement sur la répartition des soles dans la nourricerie où elles adaptent leur activité alimentaire au régime des marées. La recherche de nourriture des jeunes soles reste dominée par un rythme nycthéméral, avec un maximum nocturne d'activité, mais ce rythme, unimodal en situation de mortes-eaux, tend à devenir circatidal lors de vives-eaux (Chapitre IV). Ce changement de rythme intervient alors que les conditions de vives-eaux restreignent l'étendue de l'habitat et/ou en raison de contraintes hydrodynamiques plus fortes, chacun de ces événements réduisant les fenêtres spatiales et temporelles d'alimentation, tout en augmentant les besoins métaboliques.

VIII.3. Des nourriceries sous contraintes ?

Deux concepts de dépendances (i) en fonction de la densité de poissons dans l'habitat ('*density dependence*' revue in : Iles & Beverton 2000) et (ii) aux zones estuariennes ('*estuarine dependence*' in : Miller *et al.* 1985) sont au coeur des travaux conduits sur les nourriceries de poissons plats depuis les 20 dernières années. Le premier s'appuie sur la nécessité qu'ont les juvéniles de poissons plats de coloniser un habitat essentiellement bidimensionnel, alors qu'ils tendent à se concentrer dans des surfaces d'autant plus restreintes qu'ils pénètrent en estuaire. Le second traite des coûts et bénéfices mis en jeu par ces jeunes poissons qui migrent vers des habitats sous fortes contraintes environnementales et y séjournent pour des durées pouvant atteindre 2 ans (Coggan & Dando 1988; Henderson *et al.* 1992). L'un et l'autre concept placent la nourriture disponible, moteur de la croissance, comme facteur implicite de la probabilité de survie dans les nourriceries côtières et estuariennes. Ils impliquent des concentrations importantes d'individus avec, en corollaire, de possibles interactions et régulations liées à la nourriture disponible et à la mortalité. Dans la plupart des nourriceries côtières utilisées par les juvéniles de la sole, l'absence de variations de croissance, autres que celles liées à l'évolution thermique saisonnière, suggère des performances de croissance qui ne sont pas 'densité-dépendantes' (Van der Veer *et al.* 2001; Amara 2003). Ainsi, les différences locales ou inter-annuelles diagnostiquées résultent plutôt de variations liées à la qualité et disponibilité de la nourriture (Van der Veer & Witte 1993).

Une compétition inter-spécifique limitée par l'adoption de stratégies favorisant un partage des ressources (Burke 1995; Cabral & Costa 1999; Amara *et al.* 2001; Darnaude *et al.* 2001) et l'adaptation de la sole à une large gamme de proies, sont autant de processus qui contribuent à réduire les effets éventuels de la densité. En contrepartie, l'hypothèse dite de 'concentration' suggère l'existence d'une forte mortalité qui, survenant très rapidement après la colonisation chez les poissons plats, ajuste la taille de la population à celle de l'habitat, limitant la variabilité et les processus 'densité-dépendants' (Iles & Beverton 2000).

VIII.3.1. Des apports fluviaux limités

Les pertuis Charentais sont des vallées immergées, modelées lors d'épisodes de régressions / transgression du quaternaire récent (Verger 1968). Le seul bassin de Marennes-Oléron représente une baie macrotidale de 150 km², dont 60% de surface émergée à marée basse (Bertin *et al.* 2004). Les nourriceries des pertuis pourraient abriter les plus fortes densités de soles du golfe de Gascogne (Le Pape *et al.* 2003b), bien que ces estimations mettent en jeu des variations élevées, notamment entre les années 2000 (243 ind/ha) et 1996 (21 ind/ha; Guérault & Désaunay 2001). Une concentration de poissons dans un espace qui tend à se restreindre, des besoins énergétiques accrus par la phase de croissance rapide propre aux juvéniles, ainsi qu'une compétition intra- et interspécifique potentielle, cette somme de facteurs est de nature à créer les conditions d'une croissance dépendante de la densité dans ce type d'habitats. Le schéma 'sole du golfe de gascogne' a de nombreuses similitudes avec le modèle 'poissons plats' illustré, non pas par la sole de la mer du Nord, mais par la plie (revue *in* : Rijnsdorp *et al.* 1995) dont il a également les frayères disjointes (Arbault *et al.* 1986), favorisant un approvisionnement abondant en larves et de larges étendues de substrats meubles propices à la colonisation des jeunes poissons plats. Ce sont précisément ces similitudes de modèles qui incitent à considérer que les densités élevées de soles dans les pertuis Charentais ne signifient pas que l'habitat puisse supporter une telle charge.

Différentes études confirment le rôle majeur des habitats sous influence estuarienne, en termes de densité et de production de juvéniles (Koutsikopoulos *et al.* 1989a; Darnaude 2003; Le Pape *et al.* 2003b). Par exemple, dans la nourricerie de la baie de Vilaine, le débit de la rivière est positivement corrélé à l'abondance des jeunes soles (Le Pape *et al.* 2003a). Une baisse d'apports nutritifs associés aux rivières, processus maintenant établi, se répercute sur la production du réseau trophique (Kimmerer 2002). Ce phénomène peut être illustré par les relations établies entre les débits du Rhône et les débarquements en soles du port de Sète

(Méditerranée occidentale, Salen-Picard *et al.* 2002). Il correspond à des effets en cascade par enrichissement du réseau trophique en matières organiques, lesquelles stimulent la production de proies potentielles, dont les invertébrés benthiques pour les jeunes soles. Or les pertuis Charentais sont des milieux semi-clos, caractérisés par des faibles apports d'eaux douces, sauf pendant les crues d'hiver où le total des débits moyens mensuels atteignent 170-195 m³.s⁻¹ pour chacun des pertuis. Ces apports sont proches de ceux de la Vilaine pour la période hiver-printemps (de 30 à 250 m³.s⁻¹ en moyenne mensuelle sur les 20 dernières années). Cependant, rapportés à la surface d'habitats utilisables (*nourricerie potentielle*), ces effluents représentent 10% des eaux marines : pour un débit moyen de la Charente de 100 m³.s⁻¹, le volume d'eau marine résiduelle est de 750 m³.s⁻¹ (Caroline Struski, com. pers.), ce qui distingue les nourriceries des pertuis Charentais des grandes nourriceries estuariennes. Dans ce type de milieu très turbide, la production élevée des vasières intertidales en micro-phytobenthos est un fait acquis (Blanchard *et al.* 2001; Orvain *et al.* 2003). Ce type de production stimule probablement le compartiment de la méiofaune, favorisant l'alimentation des très jeunes soles (Amara *et al.* 2000). Les variations de la production en macro-faune benthique sont encore à valider pour l'écosystème des pertuis, d'autant que s'ajoute à ce compartiment, avec les bancs de crépidules (*Crepidula fornicata*), une biomasse non négligeable d'espèces envahissantes. S'il se vérifie que la production en macro-faune benthique peut passer par un niveau insuffisant de proies potentielles, notre hypothèse est que ce type de nourricerie e constitue un piège pour les jeunes poissons, en n'offrant que temporairement les conditions favorables à la colonisation et au développement. Une fois sédentarisés sous l'effet de différents facteurs de rétention (Marchand 1992), les juvéniles conservent au sein de la nourricerie une densité élevée, une croissance proche du maximum l'été, la situation se dégradant au cours de l'été pour aboutir à la situation critique de l'automne (Chapitre II). Néanmoins, ces juvéniles, ou du moins une grande partie d'entre eux, hivernent dans les nourriceries des pertuis Charentais, faute de signal environnemental les incitant à émigrer. Cette hypothèse est supportée à la fois par nos résultats (Chapitre III) et par l'incapacité des soles du groupe 0 à se soustraire à des conditions défavorables dans ces nourriceries qui constituent ainsi des systèmes relativement clos (Koutsikopoulos *et al.* 1989b; Dorel *et al.* 1991).

VIII.3.2. Des nourriceries sous emprises conchylicoles

Les estrans de substrats meubles, partiellement occupés par les élevages d'huîtres et de moules dans les pertuis Charentais (11% de l'étendue de ces zones), peuvent aussi constituer

des nourriceries intertidales exploitables par les jeunes soles. Outre que les concessions ostréicoles sont caractérisées par l'implantation de tables modifiant la structure physique de l'habitat ('effet table'), l'activité biologique des huîtres génère des modifications physiques et chimiques de la colonne d'eau et du sédiment dans les zones de culture, ainsi que de la faune associée ('effet biodépôts') (Feuillet-Girard *et al.* 1988; Dame *et al.* 1989; Nugues *et al.* 1996). Nous avons testé l'hypothèse que les zones sous emprises ostréicoles pouvaient agir, par des processus relevant de l'un et/ou l'autre de ces effets, sur le comportement des soles et restreindre l'accès à des aires de nourrissage (Chapitre VI). Ce travail, conduit en mésocosme à l'échelle d'une micro-concession ostréicole, a bien reproduit les perturbations prévues de l'habitat. Cependant, le comportement des soles ne s'en trouve pas affecté et un rythme nyctéméral marqué module l'activité de nage. Le cadre expérimental pondère certaines de nos conclusions mais le fait le plus saillant demeure que les soles utilisent principalement les espaces placés sous le couvert des tables, et en particulier, de tables supportant des huîtres vivantes. Ces conclusions montrent que, s'il y a eu perturbation de la qualité de l'habitat à court terme, elle n'a pas été suffisante pour affecter la capacité des soles à occuper des zones structurées en micro-habitats par la présence des tables. Elles suggèrent que l'étendue de la *nourricerie réalisée* n'est pas limitée par la présence des concessions ostréicoles. Cependant, d'autres perturbations peuvent résider dans une compétition trophique, directe ou indirecte, entre les mollusques en élevage et les invertébrés benthiques, proies essentielles pour les jeunes soles. L'équilibre actuel du système pertuis Charentais, l'ostréiculture faisant maintenant partie intégrante de cet 'anthroposystème', montre les signes d'une nourricerie de moindre qualité pour les juvéniles de la sole. Dans la prévision du développement de l'ostréiculture en eau profonde (Gouletquer & Le Moine 2002) qui augmenterait la charge imposée à ce système, on peut s'interroger sur de possibles effets en retour sur le réseau trophique (Leguerrier *et al.* 2004) et donc, sur le maintien des conditions assurant la fonction de nourricerie des pertuis Charentais.

Un élément inattendu de ces travaux a été de révéler l'infestation importante des soles des pertuis Charentais par les métacercaires d'un parasite Bucephalidae enkystées dans différents organes sensibles (Chapitre VII, Laffargue *et al.* 2004). L'identification des formes de propagation du parasite est en cours, ainsi que celle des hôtes impliqués dans le cycle du parasite. D'ores et déjà, un lien probable est à rechercher avec d'une part, les élevages de moules dont la concentration pourrait favoriser ce type de contamination et, d'autre part, la durée du séjour sur la nourricerie et celle de l'intensité de l'infestation. Ces nouveaux

développements modifient notre hypothèse initiale relative à l'emprise des élevages d'huîtres. Les interactions avec les espèces en élevage vont au-delà des modifications physico-chimiques de l'habitat et de relations d'ordre trophique. Les interactions biotiques mettant en cause le parasitisme sont apparues essentielles pour comprendre ces relations complexes.

VIII.4. Perspectives de Recherche

Les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse représentent une première avancée pour comprendre le fonctionnement d'habitats essentiels de poissons dans un système de baies semi-fermées, les pertuis Charentais, et la place de ces prédateurs dans ce réseau trophique. Les conclusions relatives à la qualité de ces nurseries, notamment l'état 'nourricerie de moindre qualité' du pertuis Breton, doivent être relativisées tant que le niveau et les causes de mortalité naturelle ne sont pas identifiées de façon plus précise. En d'autres termes, la contribution réelle des nurseries apparemment les plus riches, celles des pertuis Charentais, au stock de reproducteurs du golfe de Gascogne reste une question fondamentale.

Nous avons vu les limites de l'utilisation de la réponse en croissance pour identifier des sources de perturbations, souvent multiples et interconnectées. Cependant, l'échelle de mesure utilisée permet d'effectuer un diagnostic, l'évaluation précise des causes de perturbations observées nécessitant un *couplage* des travaux de terrain avec des approches expérimentales. Les travaux réalisés sur les réponses comportementales, qu'il s'agisse de l'activité de nage ou d'alimentation, font partie des pistes ainsi ouvertes. Des campagnes réalisées en mer et non présentées dans le cadre de cette thèse, alimentent d'ores et déjà une base de données relative aux migrations de petite et moyenne amplitude des soles. Si la quantité de carbone organique prélevée dans l'échelon secondaire a bien été évaluée pour des jeunes soles en phase de croissance rapide, de nouvelles données sont nécessaires pour préciser le rôle de ces prédateurs : abondance, mortalité, changements saisonniers du taux d'ingestion, du type de proies ingérées... Ce dernier point mérite une attention particulière puisqu'il supporte certaines des hypothèses faites sur la fonction 'nourricerie' d'un habitat.

L'intérêt de la croissance comme indicateur écologique passe par le développement d'outils tels que l'otolithométrie, permettant une discrimination des variations de la croissance à des échelles temporelles plus fines. Ce volet de travaux est actuellement en cours de développement au LASAA (Ifremer Brest), avec le soutien de H. de Pontual et R. Fablet. L'analyse et la prévision des performances d'un poisson dans son milieu nécessitent d'une part, de développer des modèles bio-énergétiques et d'autre part, de connaître ses réactions et

adaptations comportementales. Ces informations sont essentielles à la démarche actuelle visant à une modélisation de type IBM ('Individual-Based Model') qui devrait permettre d'accroître la précision des outils de prédiction et donc de gestion des populations d'organismes marins mobiles (Judson 1994; Uchmanski & Grimm 1996; Beecham & Farnsworth 1998).

Par ailleurs, l'identification de la sole comme 2^{ème} hôte intermédiaire de parasites digènes a suscité le démarrage de nouveaux travaux couplant éco-éthologie des poissons et écologie parasitaire concrétisés par le démarrage d'une thèse intitulée "Performances biologiques et écologiques de la sole dans les pertuis Charentais : évaluation des effets de l'infestation des juvéniles par des digènes parasites" (Durieux, E., doctorant Université de La Rochelle, co-encadré par M.-L. Bégout-Anras, CREMA-L'Houmeau UMR CNRS-Ifremer et P. Sasal, UMR 5555 CNRS-UP).

Bibliographie

- Aarnio K, Mattila J (2000) Predation by juvenile *Platichthys flesus* (L.) on shelled prey species in a bare sand and a drift algae habitat. *Hydrobiologia* 440: 347-355
- Ackefors H, Holmström-Dhejne N, Cedrins R, Eriksson L-O (1983) The environmental impact of aquaculture. The Swedish council for planning and coordination of Research, Stockholm
- Adams NS, Rondorf DW, Evans SD, Kelly JE (1998) Effects of surgically and gastrically implanted radio transmitters on growth and feeding behavior of juvenile chinook salmon. *Trans Am Fish Soc* 127: 128-136
- Alänärä A (1992) The effect of time-restricted demand feeding on feeding activity growth and feed conversion in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 108: 357-368
- Alvarez F, Iglesias R, Parama AI, Leiro J, Sanmartin M (2002) Abdominal macroparasites of commercially important flatfishes (Teleostei: Scophthalmidae, Pleuronectidae, Soleidae) in northwest Spain (ICES IXa). *Aquaculture* 213: 31-53
- Amara R (2003) Seasonal ichthyodiversity and growth patterns of juvenile flatfish on a nursery ground in the southern Bight of the North Sea (France). *Environmental Biology of Fishes* 67: 191-201
- Amara R, Desaunay Y, Lagardère F (1994) Seasonal variation in growth of larval sole, *Solea solea* (L.) and consequences on the success of larval immigration. *Neth. J. Sea Res.* 32: 287-298
- Amara R, Laffargue P, Dewarumez JM, Maryniak C, Lagardère F, Luczac C (2001) Feeding ecology and growth of 0-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern bight of the North Sea). *J Fish Biol* 58: 788-803
- Amara R, Lagardère F, Desaunay Y, Marchand J (2000) Metamorphosis and estuarine colonisation in the common sole, *Solea solea* (L.) : implications for recruitment regulation. *Oceanol Acta* 23: 469-484
- Amara R, Paul C (2003) Seasonal patterns in the fish and epibenthic crustaceans community of an intertidal zone with particular reference to the population dynamics of plaice and brown shrimp. *Est Coast Shelf Sci* 56: 807-818
- Anato CB, Ktari MH, Dossou CH (1991) La parasitofaune metazoire de Boops boops (Linne, 1758), poisson teleosteen Sparidae des cotes tunisiennes. *Oebalia* 17: 259-266
- Anderson JT (1988) A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 8: 55-66
- Anonymous (2002) Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management. ICES Cooperative Research Report, n°246 : 501-507
- Appelbaum S, Adron JW, George SG, Mackie AM, Pirie BJS (1983) On the developpement of the olfactory and the gustatory organs of the dover sole, *Solea solea*, during metamorphosis. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 63: 97-108
- Appelbaum S, Schemmel C (1983) Dermal sense organs and their significance in the feeding behaviour of the common sole *Solea vulgaris*. *Mar Ecol Prog Ser* 13: 29-36
- Appy RG, Burt MDB (1982) Metazoan parasites of cod, *Gadus morhua* L., in Canadian Atlantic water. *Can J Zool* 60: 1573-1579
- Araujo FG, Williams WP, Bailey RG (2000) Fish Assemblages as Indicators of Water Quality in the Middle Thames Estuary, England (1980-1989). *Estuaries* 23: 305-317

- Arbault S, Camus P, Le Bec C (1986) Estimation du stock de sole (*Solea vulgaris*, Quensel 1806) dans le Golfe de Gascogne à partir de la production d'œufs. *Sonder. Sonder. J. App. Ichthyol.* 4: 145-156
- Arnold GP, Holford BH (1978) The physical effects of an acoustic tag on the swimming performance of plaice and cod. *J.Cons.Int.Explor.Mer* 38: 189-200
- Arthur JR, Albert E (1994) A survey of the parasites of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) caught off Atlantic Canada, with notes on their zoogeography in this fish. *Can J Zool* 72: 765-778
- B**alon EK (1984) Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Trans Am Fish Soc* 113: 178-185
- Baras E (1991) A bibliography on underwater telemetry, 1956-1990. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 1819, 59 pp.
- Basimi RA, Grove DJ (1985) Estimates of daily food intake by an inshore population of *Pleuronectes platessa* L. off eastern Anglesey, North Wales. *J Fish Biol* 27: 505-520
- Bassoullet P, Le Hir P, Gouleau D, Robert S (2000) Sediment transport over an intertidal mudflat: field investigations and estimation of fluxes within the "Baie de Marennes-Oleron" (France). *Continental Shelf Research* 20: 1635-1653
- Bau F, Parent J-P (2000) Seasonal variations of thyroid hormone levels in wild fish. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 323: 365-372
- Baynes SM, Howell BR (1993) Observations on the growth, survival and disease resistance of juvenile common sole, *Solea solea* (L.), fed *Mytilus edulis* L. *Aquaculture and Fisheries Management* 24: 95-100
- Beck MW, Heck KL, Jr., Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern B, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, Weinstein MP (2001) The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. *BioScience* 51: 633-641
- Beecham JA, Farnsworth KD (1998) Animal foraging from an individual perspective: an object orientated model. *Ecol. Model.* 113: 141-156
- Bégout Anras ML, Coves D, Dutto G, Laffargue P, Lagardere F (2003) Tagging juvenile seabass and sole with telemetry transmitters: medium-term effects on growth. *ICES J Mar Sci* 60: 1328-1334
- Bégout Anras ML, Lagardère J-P (1998) Weather related variability. Consequences on the swimming activity of a marine fish. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 321: 641-648
- Bégout Anras ML, Lagardère J-P (sous presse) Measuring cultured fish swimming behaviour: first results on rainbow trout using acoustic telemetry tanks. *Aquaculture*
- Bégout Anras ML, Lagardère JP, Lafaye J-Y (1997) Diel activity rhythm of seabass tracked in a natural environment: group effects on swimming patterns and amplitudes. *Can J Fish Aquat Sci* 54: 162-168
- Berghahn R (1987) Effects of tidal migration on growth of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the North Frisian Wadden sea. *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* 31: 209-226
- Berghahn R (2000) Response to extreme conditions in coastal areas: Biological tags in flatfish otoliths. *Mar Ecol Prog Ser* 192: 277-285
- Berghahn R, Lüdemann K, Ruth M (1995) Differences in individual growth of newly settled 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the intertidal of neighbouring Wadden Sea areas. *Neth. J. Sea Res.* 34: 131-138
- Bergman MJN, van der Veer HW, Zijlstra JJ (1988) Plaice nurseries: effect on recruitment. *J Fish Biol* 33: 201-218

- Bertin X, Chaumillon E, Weber N, Tesson M (2004) Morphological evolution and time-varying bedrock control of main channel at a mixed energy tidal inlet: Maumusson Inlet, France. *Mar Geol* 204: 187-202
- Biais G (2002) Sole commune (*Solea solea*) - Stock du golfe de Gascogne (Divisions VIIIab du CIEM). Fiches 'Espèces' Ifremer: 1-7
- Bianchini A, Wasielesky W, Jr., Filho KCM (1996) Toxicity of nitrogenous compounds to juveniles of flatfish *Paralichthys orbignyanus*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 56: 453-459
- Björnsson BT, Halldorsson O, Haux C, Norberg B, Brown CL (1998) Photoperiod control of sexual maturation of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): plasma thyroid hormone and calcium levels. *Aquaculture* 166: 117-140
- Blanchard GF, Guarini J-M, Orvain F, Sauriau P-G (2001) Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *J Exp Mar Biol Ecol* 264: 85-100
- Blaxter JHS (1986) Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans Am Fish Soc* 115: 98-114
- Blaxter JHS, Staines M (1970) Pure-cone retinae and retinomotor responses in larval teleosts. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 50: 449-460
- Boeuf G, Boujard D, Person-Le Ruyet J (1999) Control of the somatic growth in turbot. *J Fish Biol* 55: 128-147.
- Boeuf G, Le Bail P-Y (1999) Does light have an influence on fish growth ? *Aquaculture* 177: 129-152
- Boeuf G, Prunet P (1985) Measurements of gill (NA⁺-K⁺)-ATPase activity and plasma thyroid hormones during smoltification in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 45: 111-119
- Bolger T, Connolly PL (1989) The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J Fish Biol* 34: 171-182.
- Booth DJ, Keast JA (1986) Growth energy partitioning by juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* Rafinesque. *J Fish Biol* 28: 37-45
- Borremans C (1987) North Sea spawning grounds of the sole (*Solea solea*) located from the 1984 Belgian plankton survey. In: Kullander SO, Fernholm B (eds) V Congress of European Ichthyologists proceedings, 1985. Department of Vertebrate Zoology, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, pp 187-191
- Boujard T (1999) Les rythmes circadiens d'alimentation chez les teleostéens. *Cybiurn* 23: 89-112
- Braber L, De Groot SJ (1973) The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the northern North Sea. *Neth. J. Sea Res.* 6: 163-172
- Bray RA (1973) Some digenetic trematodes in fishes from the Bay of Biscay and nearby waters. *Bull Br Mus Nat Hist (Zool)* 26: 149-183
- Brett JR (1979) Environmental factors and growth. In: Hoar WS, Randall DJ, Brett JR (eds) *Fish physiology*. Volume 8. Bioenergetics and growth
- Brey T, Rumohr H, Ankar S (1988) Energy content of macrobenthic invertebrates : general conversion factors from weight to energy. *J Exp Mar Biol Ecol* 117: 271-278
- Bromley PJ (1971) Relationships between the wet weight condition factor and nitrogen energy content in the common sole (*Solea solea*, L.). *J.Cons.Int.Explor.Mer* 34: 131-135
- Bromley PJ (2003) The use of market sampling to generate maturity ogives and to investigate growth, sexual dimorphism and reproductive strategy in central and south-western North Sea sole (*Solea solea* L.). *ICES J Mar Sci* 60: 52-65
- Bühler H, Galster H (1980) Mesures Redox, bases et problèmes. Publ. INGOLD F-TH 2, Zürich, 23 p.

- Burke JS (1995) Role of feeding and prey distribution of summer and southern flounder in selection of estuarine nursery habitats. *J Fish Biol* 47: 355-366
- Burrows MT, Gibson RN (1995) The effects of food, predation risk and endogenous rhythmicity on the behaviour of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Anim Behav* 50: 41-52
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms : Margolis *et al.* revisited. *J Parasitol* 83: 575-583
- Cabral H (2003) Differences in growth rates of juvenile *Solea solea* and *Solea senegalensis* in the Tagus estuary, Portugal. *J Mar Biol Ass U K* 83: 861-868
- Cabral H, Costa JM (1999) Differential use of nursery areas within the Tagus estuary by sympatric soles, *Solea solea*, and *Solea senegalensis*. *Environmental Biology of Fishes* 56: 389-397
- Cabral HN (2000) Comparative feeding ecology of sympatric *Solea solea* and *S. senegalensis*, within the nursery areas of the Tagus estuary, Portugal. *J Fish Biol* 57: 1550-1562
- Carter CG, Grove DJ, Carter DM (1991) Trophic resource partitioning between two coexisting flatfish species off the north coast of Anglesey, North Wales. *Neth. J. Sea Res.* 27: 325-335
- Castel J, Labourg P-J, Auby I, Escavavage V, Garcia ME (1989) Influence of Seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Est Coast Shelf Sci* 28: 71-85
- Castelbon C, Champalbert G, Le Direach-Boursier L, Macquart-Moulin C, Patrity G (1991) Variations in locomotory activity of soles (*Solea solea* L.) during development: Experimental study of internal and external factors. *Cybium* 15: 175-183
- Champalbert G, Castelbon C (1989) Swimming activity rhythms in *Solea vulgaris* (Q) juveniles. *Mar. Behav. Physiol.* 14: 201-209
- Champalbert G, Castelbon C, Le Direach-Boursier L (1992) Effects of salinity on swimming activity and distribution of larvae and juvenile sole (*Solea solea* L.). *Experimental studies. Mar. Behav. Physiol.* 21: 121-143
- Champalbert G, Macquart-Moulin C, Patrity G, Chiki D (1991) Ontogenic variations in the phototaxis of larval and juvenile sole *Solea solea* L. *J Exp Mar Biol Ecol* 149: 207-225
- Chauvaud L, Jean F, Ragueneau O, Thouzeau G (2000) Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: Benthic-pelagic coupling revisited. *Mar Ecol Prog Ser* 200: 35-48
- Chopra I, J. (1978) Radioimmunoassay of Iodothyronines. In: Abraham G (ed) *Handbook of Radioimmunoassay*. Dekker, New-York, pp 679-703
- Chubrik GK (1952) On the life cycle of the fish trematode, *Proserhynchus squamatus* Odhner, 1905. *Dokl Akad Nauk SSSR* 83: 327-329
- Clark J, McNaughton JE, Stark JR (1984) Metabolism in marine flatfish. 1. Carbohydrate digestion in Dover sole (*Solea solea* L.). *Comp. Biochem. Physiol.* 77B: 821-827
- Coggan RA, Dando PR (1988) Movements of juvenile Dover sole, *Solea solea* (L.), in the Tamar Estuary, South-western England. *J Fish Biol* 33: 177-184
- Comeau LA, Campana SE, Chouinard GA, Hanson JM (2001) Timing of Atlantic cod *Gadus morhua* seasonal migrations in relation to serum levels of gonadal and thyroidal hormones. *Mar Ecol Prog Ser* 221: 245-253
- Comeau LA, Campana SE, Hanson JM, Chouinard GA (2000) Seasonal changes of thyroid hormone in field-collected Atlantic cod in relation to condition indices, water temperature and photoperiod. *J Fish Biol* 57: 571-588
- Conover d, Brown JJ, Ehtisham A (1997) Countergradient variation in growth of young striped bass (*Morone saxatilis*) from different latitudes. *Can J Fish Aquat Sci* 54: 2401-2409

- Cote D, Ollerhead LMN, Scruton DA, McKinley RS (2003) Microhabitat use of juvenile Atlantic cod in a coastal area of Newfoundland determined by 2D telemetry. *Mar Ecol Prog Ser* 265: 227-234
- Coustau C (1991) Analyse génétique et physiologique des interactions hôte-parasite: le système *Proisorhynchus squamatus*-*Mytilus*. PhD thesis. University of Montpellier II 133 pp.
- Coustau C, Combes C, Maillard C, Renaud F, Delay B (1990) *Proisorhynchus squamatus* (Trematoda) parasitosis in the *Mytilus edulis* - *Mytilus Galloprovincialis* complex : Specificity and host-parasite relationships. *Pathology in Marine Science*: 291-298
- Coustau C, Robbins I, Delay B, Renaud F, Mathieu M (1993) The parasitic castration of the mussel *Mytilus edulis* by the trematode parasite *Proisorhynchus squamatus* : Specificity and partial characterization of endogenous and parasite-induced anti-mitotic activities. *Comp. Biochem. Physiol.* 104A: 229-233
- Cyr DG, Eales JG (1996) Interrelationships between thyroidal and reproductive endocrine systems in fish. *Rev Fish Biol Fish* 6: 165-200
- Cyr DG, Idler DR, Audet C, McLeese JM, Eales JG (1998) Effects of Long-Term Temperature Acclimation on Thyroid Hormone Deiodinase Function, Plasma Thyroid Hormone Levels, Growth, and Reproductive Status of Male Atlantic Cod, *Gadus morhua*. *Gen Comp Endocrinol* 109: 24-36
- Cyrus DP, Blaber SJM (1987) The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 2. Laboratory studies, comparisons with field data and conclusions. *J Exp Mar Biol Ecol* 109: 71-91
- D**ale VH, Beyeler SC (2001) Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1: 3-10
- Dame RF, Spurrier JD, Wolaver TG (1989) Carbon, nitrogen and phosphorus processing by an oyster reef. *Mar Ecol Prog Ser* 54: 249-256
- Darnaude A (2003) Apports fluviaux en zone côtière et réseaux trophiques marins benthiques : Transfert de matière organique particulaire terrigène jusqu'aux poissons plats au large du Rhône. Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée (Aix-Marseille II) - Centre d'Océanologie de Marseille, 302 pp.
- Darnaude AM, M.L. H-V, Salen-Picard C (2001) Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 81: 119-127
- Daskalov GM (2003) Long-term changes in fish abundance and environmental indices in the Black Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 255: 259-270
- Dauvin J-C (1988a) Biologie, dynamique, et production de populations de crustacés amphipodes de la Manche occidentale. 1. *Ampelisca tenuicornis* Liljeborg. *J Exp Mar Biol Ecol* 118: 55-84
- Dauvin J-C (1988b) Biologie, dynamique, et production de populations de crustacés amphipodes de la Manche occidentale. 2. *Ampelisca brevicornis* (Costa). *J Exp Mar Biol Ecol* 119: 213-233
- Dauvin J-C (1994) Circalittoral suprabenthic coarse sand community from the western English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 74: 543-562
- Day JW, Jr, Hall CAS, Kemp WM, Yanez-Arancibia A (1989) *Estuarine ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York
- De Groot SJ (1969) Digestive system and sensorial factors in relation to the feeding behaviour of flatfish (Pleuronectiformes). *J.Cons.Int.Explor.Mer* 32: 385-395
- De Groot SJ (1971) On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Neth. J. Sea Res.* 5: 121-196

- De Jesus EG, Hirano T, Inui Y (1993) Flounder metamorphosis: Its regulation by various hormones. *Fish Physiol Biochem* 11: 323-328
- De Jesus ET, Toledo JD, Simpas MS (1998) Thyroid Hormones Promote Early Metamorphosis in Grouper (*Epinephelus coioides*) Larvae. *Gen Comp Endocrinol* 112: 10-16
- De Veen JF (1967) On the phenomenon of soles (*Solea solea* L.) swimming at the surface. *J.Cons.Int.Explor.Mer* 31: 207-236
- Déniel C (1981) Les poissons plats (téléostéens, pleuronectiformes) en baie de Douarnenez - Reproduction, croissance et migration des Bothidae, Scophtalmidae, Pleuronectidae et Soleidae
- Diaz RJ, Neubauer RJ, Schaffner LC, Pihl L, Baden SP (1992) Continuous monitoring of dissolved oxygen in an estuary experiencing periodic hypoxia and the effect of hypoxia on macrobenthos and fish. In: Vollenweider RA, Marchetti R, Viviani R (eds) *Symposium on Marine Coastal Eutrophication. SCI.-TOTAL-ENVIRON. no. Suppl., Bologna (Italy)*, pp 1055-1068
- Dick TA, Belosevic M (1981) Parasites of Arctic Charr *Salvelinus alpinus* (Linnaeus) and Their Use in Separating Sea-Run and Non-Migrating Charr. *J Fish Biol* 18: 339-347
- Dorel D, Desaunay Y, Marchand J (1989) Prise en compte des migrations saisonnières des soles juvéniles pour l'estimation d'abondance des pré-recrues sur une nourricerie (Golfe de Gascogne, France). *CIEM*: 1-7
- Dorel D, Koutsikopoulos C, Desaunay Y, Marchand J (1991) Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern Bay of Biscay). *Neth. J. Sea Res.* 27: 297-306
- Dosdat A, Person-Le Ruyet J, Coves D, Dutto G, Gasset E, Le Roux A, Lemarie G (2003) Effect of chronic exposure to ammonia on growth, food utilisation and metabolism of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquat Living Resour* 16: 509-520
- E**ales JG, Brown SB (1993) Measurement and regulation of thyroidal status in teleost fish. *Rev Fish Biol Fish* 3: 299-347
- Eales JG, Fletcher GL (1982) Circannual Cycle of Thyroid Hormones in Plasma of Winter Flounder (*Pseudopleuronectes americanus* Walbaum). *Can J Zool* 60: 304-309
- Eastwood PD, Meaden GJ, Grioche A (2001) Modelling spatial variations in spawning habitat suitability for the sole *Solea solea* using regression quantiles and GIS procedures. *Mar Ecol Prog Ser* 224: 251-266
- Eastwood PD, Meadana GJ, Carpentier A, Rogers SI (2003) Estimating limits to the spatial extent and suitability of sole (*Solea solea*) nursery grounds in the Dover Strait. *Journal of Sea Research* 50: 151-165
- Ehrich S, Stransky C (1999) Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas: patterns in fishing effort, diversity and community structure. VI. Gale effects on vertical distribution and structure of a fish assemblage in the North sea. *Fish Res* 40: 185-193
- Ellis T, Howell BR, Hughes RN (1997) The cryptic responses of hatchery-reared sole to a natural sand substratum. *J Fish Biol* 51: 389-401
- Exadactylos A, Geffen AJ, Panagiotaki P, Thorpe JP (2003) Population structure of Dover sole *Solea solea*: RAPD and allozyme data indicate divergence in European stocks. *Mar Ecol Prog Ser* 246: 253-264
- F**arbridge KJ, Leatherland JF (1991) Relationship between appetite and plasma thyroid and growth hormone and metabolite concentration in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. In: Kanshik SJ, Luquet P (eds) 4. *Int. Symp. Fish Nutrition and Feeding - Fish Nutrition in Practice. INRA, Biarritz (France)*, pp 279-286

- Feuillet-Girard M, Heral M, Abrioux MF, Fontugne M (1994) Carbone organique dissous et particulaire de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron : influence des huîtres. *Oceanol Acta* 17: 271-284
- Feuillet-Girard M, Heral M, Sornin J-M, Deslous-Paoli JM, Robert JM, Mornet F, Razet D (1988) Eléments azotés de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron : influence des cultures d'huîtres. *Aquat Living Resour* 1: 251-265
- Fincham A (1971) Ecology and population studies of some intertidal and sublittoral sand-dwelling amphipods. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 51: 471-488
- Fitzhugh GR, Crowder LB, Monaghan JP, Jr. (1996) Mechanisms contributing to variable growth in juvenile southern flounder (*Paralichthys lethostigma*). *Can J Fish Aquat Sci* 53: 1964-1973
- Fletcher DJ (1984) The physiological control of appetite in fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 78A: 617-628
- Flos R, Torres P, Tort L (1989) Metabolite content of liver and muscle of *Solea vulgaris*. In: De Pauw N, Jaspers E, Ackefors H, Wilkins N (eds) *Aquaculture - A Biotechnology in Progress*. European Aquaculture Society, Bredene (Belgium), pp 845-850
- Folkvord A, Mosegaard H (2002) Croissance et analyse de la croissance. In: Panfili J, De Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds) *Manuel de sclérochronologie des poissons*. Ifremer-IRD, pp 146-166
- Fonds M (1975) The influence of temperature and salinity on growth of young sole *Solea solea* L. *European Symposium on Marine Biology*, Ostend, Belgium, pp 109-125
- Fonds M (1979) A seasonal fluctuation in growth rate of young plaice (*Pleuronectes platessa*) and sole (*Solea solea*) in the laboratory at constant temperatures and a natural daylight cycle. In: Naylor E, Hartnoll RG (eds) *Cyclic Phenomena in marine plants and animals*. 13th EMBS. Pergamon Press, pp 151-156
- Fonds M, Cronie R, Vethaak AD, Van der Puyl P (1992) Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Neth. J. Sea Res.* 29: 127-143
- Fonds M, Drinkwaard B, Resink JW, Eysink GGJ, Toet W (1989) Measurements of metabolism, food intake and growth of *Solea solea* (L.) fed with mussel meat or with dry food. In: De Pauw N, Jaspers E, Ackefors H, Wilkins N (eds) *Aquaculture - A biotechnology in progress*. European Aquaculture Society, Bredene, Belgium, pp 851-874
- Fonds M, Rijnsdorp AD (1988) Eten en groeien. In: Osse JWM, Zijlstra JJ, Van Emden HM (eds) *Als een Vis in het Water*, Pudoc, Wageningen, pp 120-138
- Fonds M, Saksena VP (1977) The daily food intake of young soles (*Solea solea*, L.) on relation to their size and the water temperature. *Actes de Colloques du C.N.E.X.O.* 4: 51-58
- Fonds M, Tanaka M, van der Veer HW (1995) Feeding and growth of juvenile flounder *Paralichthys olivaceus* in relation to temperature and food supply. *Neth. J. Sea Res.* 34: 111-118
- Forest A (1995) Variability in recruitment of the Dover sole *Solea solea* in the Bay of Biscay. Comparison with different sole stocks in the Northeast Atlantic. *J Res Oceanogr* 20: 55/62
- Foss A, Evensen TH, Imsland AK, Oiestad V (2001) Effects of reduced salinities on growth, food conversion efficiency and osmoregulatory status in the spotted wolffish. *J Fish Biol* 59: 416-426
- Foss A, Evensen TH, Vollen T, Oiestad V (2003) Effects of chronic ammonia exposure on growth and food conversion efficiency in juvenile spotted wolffish. *Aquaculture* 228: 215-224

- Fry FEJ (1971) The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish Physiology - Environmental Relations and Behavior*. Academic Press, London, pp 1-87
- Fuchs J (1978) Effect of photoperiod on growth and survival during rearing of larvae and juveniles of sole (*Solea solea*). *Aquaculture* 15: 63-74
- Gaylord TG, MacKenzie DS, Gatlin DM, III (2001) Growth performance, body composition and plasma thyroid hormone status of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) in response to short-term feed deprivation and refeeding. *Fish Physiol Biochem* 24: 73-79
- Gibson RN (1994) Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth. J. Sea Res.* 32: 191-206
- Gibson RN (1997) Behaviour and the distribution of flatfishes. *Journal of Sea Research* 37: 241-256
- Gibson RN (2003) Go with the flow: tidal migration in marine animals. *Hydrobiologia* 503: 153-161
- Gillanders BM, Able KW, Brown JA, Eggleston DB, Sheridan PF (2003) Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna: an important component of nurseries. *Mar Ecol Prog Ser* 247: 281-295
- Gilliers C, Amara R, Bergeron J-P, Le Pape O (2004a) Quality of flatfish nursery habitats in the eastern Channel and southern Bight of the North Sea. *Environmental Biology of Fishes* in press
- Gilliers C, Le Pape O, Désaunay Y, Amara R (2004b) Comparison of flatfish nursery habitats quality in the bay of Biscay using growth and condition indices. *Oceanol Acta* (in press)
- Gomez JM, Boujard T, Boeuf G, Solari A, Le Bail P-Y (1997) Individual Diurnal Plasma Profiles of Thyroid Hormones in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Relation to Cortisol, Growth Hormone, and Growth Rate*1. *Gen Comp Endocrinol* 107: 74-83
- Gomez-Laplaza LM, Morgan E (2003) The influence of social rank in the angelfish, *Pterophyllum scalare*, on locomotor and feeding activities in a novel environment. *Laboratory Animals* 37: 108-120
- Gorbman A (1969) Thyroid function and its control in fishes hormones. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish Physiology: II. The endocrine system*. Academic Press, New-York, San Francisco, London, pp 532-570
- Gouletquer P, Le Moine O (2002) Shellfish farming and Coastal Zone Management (CZM) development in the Marennes-Oléron Bay and Charentais Sounds (Charente Maritime, France): A review of recent developments. *Aquaculture International* 10: 507-525
- Grant SM, Brown JA (1999) Variation in condition of coastal Newfoundland 0-group Atlantic cod (*Gadus morhua*): field and laboratory studies using simple condition indices. *Mar Biol* 133: 611-620
- Greenstreet SPR, Bryant AD, Broekhuizen N, Hall SJ, Heath MR (1997) Seasonal variation in the consumption of food by fish in the North Sea and implications for food web dynamics. *ICES J Mar Sci* 54: 243-266
- Greer Walker M, Emerson L (1990) The seasonal migration of soles (*Solea solea*) through the dover strait. *Neth. J. Sea Res.* 25: 417-422
- Greer Walker M, Riley JD, Emerson L (1980) On the movements of sole (*Solea solea*) and dogfish (*Scyliorhinus canicula*) tracked off the east anglian coast. *Neth. J. Sea Res.* 14: 66-77
- Guarini JM, Blanchard GF, Gros P, Gouveau D, Bacher C (2000) Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Mar Ecol Prog Ser* 195: 291-303

- Guérault D, Désaunay Y (2001) Peuplement halieutique et nourricerie dans les secteurs d'expérimentation de l'ostréiculture en eau profonde dans le Pertuis d'Antioche. Ifremer, DRV/RH, ECOHAL
- Guérault D, Dorel D, Désaunay Y (1996) Cartographie des nourriceries littorales de poissons du golfe de Gascogne. IFREMER/MAPA/DPMCM, Ministère de l'agriculture et de la pêche, Nantes
- Guillou A (1977) Analyse de la structure de la pêche française dans le proche Atlantique de 1961 à 1975 et des incidences du chalutage artisanal dans le golfe de Gascogne sur les stocks de quelques espèces commerciales (langoustine, merlu, baudroies, sole), en vue de leur gestion rationnelle. Thèse. Université de Nantes 123 pp.
- Halpin PM (2000) Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: trade-offs between predation and growth. *Mar Ecol Prog Ser* 198: 203-214
- Harvey R (1996) The olfactory epithelium in plaice (*Pleuronectes platessa*) and sole (*Solea solea*), two flatfishes with contrasting feeding behaviour. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 76: 127-139
- Henderson PA, Holmes RHA (1991) On the population dynamics of dab, sole and flounder within bridgewater bay in the lower severn estuary, England. *Neth. J. Sea Res.* 27: 337-344
- Henderson PA, James D, Holmes RHA (1992) Trophic structure within the Bristol Channel: season and stability in Bridgewater Bay. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 72: 675-690
- Heral M, Razet D, Deslous-Paoli JM, Berthome JP, Garnier J (1983) Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oleron (France). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 46: 97-119
- Heupel MR, Simpfendorfer CA, Hueter RE (2003) Running before the storm: blacktip sharks respond to falling barometric pressure associated with Tropical Storm Gabrielle. *J Fish Biol* 63: 1357-1363
- Higgs DA (1979) Hormonal enhancement of growth: IV. Thyroid hormones. In: Hoar WS, Randall DJ, Brett JR (eds) *Fish Physiol.* Academic Press, New York, San Francisco, London, pp 532-570
- Horwood J (1993) The Bristol channel sole (*Solea solea* (L.)): a fisheries case study. *Adv Mar Biol* 29: 215-367
- Horwood JW, Millner RS (1998) Cold induced abnormal catches of sole. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 78: 345-347
- Howell BR (1997) A re-appraisal of the potential of the sole, *Solea solea* (L.), for commercial cultivation. *Aquaculture* 155: 355-365
- Huber M, Dalla Via J, Wieser W (1989) Fish intermediary metabolism and recovery after acute handling stress. In: De Pauw N, Jaspers E, Ackefors H, Wilkins N (eds) *Aquaculture - A biotechnology in progress.* European Aquaculture Society, Bredene, Belgium, pp 875-884
- Huntingford FA (1993) Can cost-benefit analysis explain fish distribution patterns? *J Fish Biol* 43: 289-308
- Hussenot J (2001) Comment une approche écologique peut aider au développement de nouvelles filières d'élevage dans les marais salés endigués ? *J Res Oceanogr* 26: 110-112
- Hussenot J, Martin JL, Feuillet-Girard M, Gautier D (1994) Evaluation de la qualité des sédiments en aquaculture par des techniques simples et rapides. In: Kestemont P, Muir J, Sevilla F, Williot P (eds) *Measures for Success.* CEMAGREF
- Huuskonen H, Karjalainen J (1998) A preliminary study on the relationships between otolith increment width, metabolic rate and growth in juvenile whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Arch. Hydrobiol.* 142: 371-383

- Iles TC, Beverton RJH (2000) The concentration hypothesis: the statistical evidence. *ICES J Mar Sci* 57: 216-227
- Imslund AK, Sunde LM, Folkvord A, Stefansson SO (1996) The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile turbot. *J Fish Biol* 49: 926-940
- Irvin DN (1973) The growth and survival of Dover sole, *Solea solea* (L.) (syn *Solea vulgaris* Quensel 1806), and some observations on the growth and survival of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L., considered at various temperatures. Ph.D. Thesis. University of Liverpool, U.K.
- Jager Z, Kleef HL, Tydeman P (1993) The distribution of 0-group flatfish in relation to abiotic factors on the tidal flats in the brackish Dollard (Ems Estuary, Wadden Sea). *J Fish Biol* 43 (Supp.A): 31-43
- Jager Z, Kleef HL, Tydeman P (1995) Mortality and growth of 0-group flatfish in the brakish dollards (EMS estuary, Wadden Sea). *Neth. J. Sea Res.* 34: 119-129
- Jellyman DJ (1991) Factors affecting the activity of two species of eel (*Anguilla* spp.) in a small New Zealand lake. *J Fish Biol* 39: 7-14
- Jobling M (1980) Gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L.: effects of dietary energy level and food composition. *J Fish Biol* 17: 187-196
- Jobling M (1993) Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. In: Rankin JC, Jensen FB (eds) *Fish Ecophysiology*. Chapman & Hall, London, pp 1-44
- Johnson LL, Landahl JT, Kubin LA, Horness BH, Myers MS, Collier TK, Stein JE (1998) Assessing the effects of anthropogenic stressors on Puget Sound flatfish populations. *Journal of Sea Research* 39: 125-137
- Jonassen TM, Imslund AK, Fitzgerald R, Bonga SW, Ham EV, Naevdal G, Stefansson MO, Stefansson SO (2000) Geographic variation in growth and food conversion efficiency of juvenile Atlantic halibut related to latitude. *J Fish Biol* 56: 279-294
- Jones DO (1943) The anatomy of three digenetic trematodes, *Skrjabiniella aculeatus* (Odhner), *Lecithochirium rufoviride* (Rud.) and *Sterrhurus fusiformis* (Lühe) from Conger conger (Linn.). *Parasitology* 35: 40-57
- Jourdan S, Fontaine P, Boujard T, Vandeloise E, Gardeur JN, Anthouard M, Kestemont P (2000) Influence of daylength on growth, heterogeneity, gonad development, sexual steroid and thyroid levels, and N and P budgets in *Perca fluviatilis*. *Aquaculture* 186: 253-265
- Judson OP (1994) The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 9-14
- Kimmerer WJ (2002) Effects of freshwater flow on abundance of estuarine organisms: physical effects or trophic linkages? *Mar Ecol Prog Ser* 243: 39-55
- Klimley AP, Le Boeuf BJ, Cantara KM, Richert JE, Davis SF, Van Sommeran S (2001) Radio-acoustic positioning as a tool for studying site-specific behavior of the white shark and other large marine species. *Mar Biol* 138: 429-446
- Køie M (1984) Digenetic trematodes from *Gadus morhua* L. (Osteichthyes, Gadidae) from Danish and adjacent waters, with special reference to their life-histories. *Ophelia* 23: 195-222
- Kotoulas G, Bonhomme F, Borsa P (1995) Genetic structure of the common sole *Solea vulgaris* at different geographic scales. *Mar Biol* 122: 361-375
- Koutsikopoulos C, Beilouis P, Leroy C, Taillefer F (1998) Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanol Acta* 21: 335-344

- Koutsikopoulos C, Desaunay Y, Dorel D, Marchand J (1989a) The role of coastal areas in the life history of sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay. *Topics in Marine Biology* 53: 567-575
- Koutsikopoulos C, Dorel D, Desaunay Y (1995) Movement of sole (*Solea solea*) in the bay of Biscay : coastal environment and spawning migration. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 75: 109-126
- Koutsikopoulos C, Fortier L, Gagne JA (1991) Cross-shelf dispersion of Dover sole (*Solea solea*) eggs and larvae in Biscay Bay and recruitment to inshore nurseries. *J Plankton Res* 13: 923-945
- Koutsikopoulos C, Karakiri M, Desaunay Y, Dorel D (1989b) Response of juvenile sole (*Solea solea* (L.)) to environmental changes investigated by otolith microstructure analysis. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 191: 281-286
- Koutsikopoulos C, Lacroix N (1992) Distribution and abundance of sole (*Solea solea* (L.)) eggs and larvae in the Bay of Biscay between 1986 and 1989. *Neth. J. Sea Res.* 29: 81-91
- Kruuk H (1963) Diurnal periodicity in the activity of the common sole, *Solea vulgaris* Quensel. *Neth. J. Sea Res.* 2: 1-28
- Kuipers B (1975) Experiments and field observations on the daily food intake of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L. In: Barnes H (ed) *Ninth-European-Marine-Biology-Symposium*. Aberdeen University Press, Aberdeen, pp 1-12
- Kuris AM (1997) Host behavior modification: an evolutionary perspective. In: Beckage NE (ed) *Parasites and pathogens-Effects on host hormones and behavior*. Chapman & Hall, New-York: 293-315, pp 293-315
- Laffaille P, Brosse S, Feunteun E, Baisez A, Lefeuvre J-C (1998) Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay. *Oceans, rivers and lakes: energy and substance transfers at interfaces. Hydrobiologia* 373-374: 121-133
- Laffaille P, Lefeuvre J-C, Feunteun E (2000) Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal salt marshes. *Biol Conserv* 96: 271-277
- Laffaille P, Lefeuvre J-C, Thorin S, Feunteun E (2001) Are young sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. (Teleostei: Pisces), adapted to mussel cultures? *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 81: 363-364
- Laffargue P, Amara R, Arnaud C, Fillon A, Ryckaert M, Lagardère F (en révision) Field versus potential growth of juvenile sole (*Solea solea*) under environmental nursery constraints: evidence from a mesocosm experiment. soumis à *Marine Ecology Progress Series*
- Laffargue P, Amara R, Arnaud C, Fillon A, Ryckaert M, Lagardère F (submitted) Field versus potential growth of juvenile sole (*Solea solea*) under environmental nursery constraints: evidence from a mesocosm experiment
- Laffargue P, Baudouin G, Sasal P, Arnaud C, Bégout Anras ML, Lagardère F (2004) Parasitic infection of sole *Solea solea* by *Proserhynchus* spp. metacercariae (Digenea, Bucephalidae) in Atlantic nurseries under mussel cultivation influence. *Dis Aquat Org* 58: 179-184
- Lafferty KD, Kuris AM (1999) How environmental stress affects the impacts of parasites. *Limnol Oceanogr* 44: 932-931
- Lagardère F (1982) Environnement péri-estuarien et biologie des Soleidae dans le golfe de Gascogne (zone Sud) à travers l'étude du céteau, *Dicologlossa cuneata* (Moreau, 1881). Doctorat d'Etat es Sciences naturelles, Aix-Marseille II, pp. Vol. I, 1-303, 120 Fig., Pl. I-XIV, Vol. II, annexes.

- Lagardère F, De Pontual H, Désaunay Y (2000) Microchimie des otolithes de la sole *Solea solea* (L.) par analyse ICP-MS : application à l'échelle du stock du golfe de Gascogne. Rap. final, Contrat Univ. n° 98.5.51.1068, PNDR/GLOBEC France, Programme 'Sole'. CREMA-L'Houmeau. pp. 1-40 + annexes non paginées
- Lagardère JP (1987) Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris* Quensel, juveniles on the French Atlantic Coast. *J Fish Biol* 30: 91-104
- Lagardère J-P, Bégout M-L, Lafaye J-Y, Villotte JP (1994) Influence of wind-produced noise on orientation in the sole (*Solea solea*). *Can J Fish Aquat Sci* 51: 1258-1264
- Lagardère J-P, Ducamp JJ, Favre L, Dupin JM, Sperandio M (1990) A method for the quantitative evaluation of fish movements in salt ponds by acoustic telemetry. *J Exp Mar Biol Ecol* 141: 221-236
- Lagardère J-P, Ducamp JJ, Frikha L, Sperandio M (1988) Ultrasonic tracking of common sole juveniles (*Solea vulgaris* Quensel, 1806) in a saltmarsh: Methods and fish response to some environmental factors. *J Appl Ichthyol* 4: 87-96
- Lagardère J-P, Favre L, Mosneron Dupin J, Sureau D (1992) Orientation by olfactory perception in the common sole (*Solea solea* L.) evaluated using ultrasonic telemetry. In: Priede IG, Swift SM (eds) *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Horwood, Ellis, Ltd, New York, pp 367-375
- Lagardère JP, Sureau D (1989) Changes in the swimming activity of the sole (*Solea vulgaris* Quensel, 1806) in relation to winter temperatures in a saltmarsh: observations using ultrasonic telemetry. *Fish Res* 7: 233-239
- Lam TJ (1985) Role of thyroid hormone on larval growth and development in fish. In: Lofts B, Holmes WA (eds) *Current Trends in Comparative Endocrinology*. University Press, Hong Kong, Hong Kong, pp 481-485
- Lambert Y, Dutil J-D (1997) Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of cod (*Gadus morhua*) ? *Can J Fish Aquat Sci* 54: 104-112
- Langton RW, Steneck RS, Gotceitas V, Juanes F, Lawton P (1996) The interface between fisheries research and habitat management. *North American Journal of Fisheries Management*. *North Am J Fish Manage* 16: 1-7
- Lasserre G, Lasserre P (1978) Croissance, production et demande d'énergie d'une population de soles (*Solea vulgaris*) introduite dans une lagune aménagée (Bassin d'Arcachon). *Publ. Sci. Tech. CNEXO : Actes Colloq.* 7: 689-712
- Le Bail P-Y, Boeuf G (1997) What hormones may regulate food intake in fish? *Aquat Living Resour* 10: 371-379
- Le Bec C (1985) Cycle sexuel et fécondité de la sole *Solea vulgaris* (Quensel, 1806) du Golfe de Gascogne. *Rev Trav Inst Pech Marit* 47: 179-189
- Le Hir P, Roberts W, Cazaillet O, Christie M, Bassoullet P, Bacher C (2000) Characterization of intertidal flat hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 20: 1433-1459
- Lê KL (1983) Les phases initiales du cycle biologique (oeufs, larves et jeunes) de *Solea vulgaris* Quensel et *Solea senegalensis* Kaup (Poissons, Pleuronectiformes, Soleidae); relations avec le bassin de Marennes-Oléron, écosystème estuarien à vocation aquicole. Thèse 3ème cycle. University of Aix-Marseille II, 136 pp
- Le Pape O, Chauvet F, Désaunay Y, Guérault D (2003a) Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research* 50: 177

- Le Pape O, Chauvet F, Mahevas S, Lazure P, Guerault D, Desaunay Y (2003b) Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) and contribution of different habitats to the adult population in the Bay of Biscay (France). *J Sea Res* 50: 139-149
- Le Pape O, Holley J, Guerault D, Desaunay Y (2003c) Quality of coastal and estuarine essential fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Est Coast Shelf Sci* 58: 793-803
- Leatherland JF (1985) Studies of the correlation between stress-response, osmoregulation and thyroid physiology in rainbow trout, *Salmo gairdneri* (Richardson). *Comp. Biochem. Physiol.* 80A: 523-531
- Lefrançois C (2001) Effet de l'environnement abiotique (température et oxygène) sur le métabolisme énergétique, la physiologie cardiaque et le comportement de deux espèces côtières: le bar, *Dicentrarchus labrax* et la sole, *Solea solea*. Thèse de Doctorat
- Lefrançois C, Claireaux G (2003) Influence of ambient oxygenation and temperature on metabolic scope and heart rate of the common sole (*Solea solea*). *Mar Ecol Prog Ser* 259: 273-284
- Lefrançois C, Odion M, Claireaux G (2001) An experimental and theoretical analysis of the effect of added weight on the energetics and hydrostatic function of the swimbladder of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Mar Biol* 139: 13-17
- Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau P-G, Le Moine O, Bacher C (2003) Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Mar Ecol Prog Ser* 246: 17-37
- Leguerrier D, Niquil N, Petiau A, Bodoy A (2004) Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). *Mar Ecol Prog Ser* 273: 147-162
- Lévêque C (1995) L'habitat : être au bon endroit au bon moment ? *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 337/338/339: 9-20
- Lewis AE, Muntz WRA (1984) The effects of external ultrasonic tagging on the swimming performance of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J Fish Biol* 25: 577-585
- Liewes EW (1984) Culture, feeding and diseases of commercial flatfish species. BALKEMA A.A., Rotterdam, 104 pp.
- Liston J, Peters J, Stern JA (1960) Parasites in summer-caught Pacific rockfishes. US Fish and Wildlife Services, Washington, Special Scientific Report, Fisheries, N°352: p. i-iii + 1-10
- Lockwood SJ (1976) The daily food intake of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) under natural conditions. *J.Cons.Int.Explor.Mer* 39: 154-159
- Løkkeborg S, Fernö A, Jørgensen T (2002) Effect of position-fixing interval on estimated swimming speed and movement pattern of fish tracked with a stationary positioning system. *Hydrobiologia* 483: 259
- Loneragan NR, Bunn SE (1999) River flows and estuarine ecosystems: Implications for coastal fisheries from a review and a case study of the Logan River, southeast Queensland. *Aust J Ecol* 24: 431-440
- MacDonald NL (1987) An electron microscopic examination of the gastrointestinal epithelium in dover sole, *Solea solea* (L.). *J Fish Biol* 31: 27-36
- MacKenzie DS, VanPutte CM, Leiner KA (1998) Nutrient regulation of endocrine function in fish. *Aquaculture* 161: 3-25
- Mackie AM, Mitchell AI (1982) Further studies on the chemical control of feeding behaviour in the Dover sole, *Solea solea*. *Comp. Biochem. Physiol.* 73A: 89-93
- Madon SP (2002) Ecophysiology of juvenile California halibut *Paralichthys californicus* in relation to body size, water temperature and salinity. *Mar Ecol Prog Ser* 243: 235-249

- Madrid JA, Boujard T, Sanchez-Vazquez FJ (2001) Feeding Rhythms. In: Houlihan DF, Boujard T, Jobling M (eds) Food Intake in Fish. Iowa State University Press, pp 189-215
- Manter HW (1931) Some digenetic trematodes of marine fishes of Beaufort, North Carolina. *Parasitology* 23: 396-411
- Marchand J (1991) The influence of environmental conditions on settlement, distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* (L.)) in a macrotidal estuary (Vilaine, France). *Neth. J. Sea Res.* 27: 307-316
- Marchand J (1992) Métamorphose et passage Pelagos/Benthos chez la sole (*Solea solea*) : synthèse des données acquises dans le site atelier de la vilaine (1986-1990) et perspectives de recherche. *Ann. Inst. Océanogr. Paris* 68: 141-150
- Marchand J (1993) The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations on the nursery function of the Loire Estuary (France). *Neth. J. Aquat. Ecol.* 27: 427-436
- Marchand J, Goinard N, Sauriau P-G (1996) Estuaire de la Loire. Rapport de synthèse de l'APEEL: 1984-1994. III Ressources vivantes. APEEL, ISBN 2 - 950960 - 3 - 6, Nantes, France
- Marchand J, Masson G (1988) Inshore migration, distribution, behaviour and feeding activity of sole, *Solea solea* (L.), postlarvae in the Vilaine estuary, France. *J Fish Biol* 33: 227-228
- Marchand J, Masson G (1989) Process of estuarine colonisation by 0-group sole (*Solea solea*) : hydrological conditions, behaviour, and feeding activity in the Vilaine estuary. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer* 191: 287-295
- Marshall S, Elliott M (1998) Environmental Influences on the Fish Assemblage of the Humber estuary, U.K. *Est Coast Shelf Sci* 46: 175-184
- Massabuau JC, Forgeue J (1995) How sheatfish, *Silurus glanis*, maintains oxygen supply in hypoxia: A key example of oxygen homeostasis. *Aquat Living Resour* 8: 423-430
- Massabuau JC, Forgeue J (1996) A field versus laboratory study of blood oxygen status in normoxic crabs at different temperatures. *Can J Zool* 74: 423-430
- Matthews RA (1973) The life-cycle of *Proisorhynchus crucibulum* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1905, and a comparison of its cercaria with that of *Proisorhynchus squamatus* Odhner, 1905. *Parasitology* 66: 133-164
- McArthur F, McGladdery SE (2000) *Proisorhynchus squamatus* (Digenea: Platyhelminthes) infection of blue mussels (*Mytilus edulis*) in Atlantic Canada. Final report for DFO-Science and Technology, Internship Program 1997/98. Department of Fisheries and Oceans Canada, Moncton, NB: 1-13
- McGladdery SE, Stephenson MF, McArthur F (1999) *Proisorhynchus squamatus* (Digenea: Platyhelminthes) infection of blue mussels, *Mytilus edulis*, in Atlantic Canada. *Journal of Shellfish Research* 18: 297 (Abstract)
- McVicar AH, White PG (1982) The prevention and cure of an infectious disease in cultivated juvenile Dover sole, *Solea solea* (L.). *Aquaculture* 26: 213-222
- Mellas EJ, Haynes JM (1985) Swimming performance and behavior of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and white perch (*Morone americana*): Effects of attaching telemetry transmitters. *Can J Fish Aquat Sci* 42: 488-493
- Miller JM, Crowder LB, Moser ML (1985) Migration and utilization of estuarine nurseries by juvenile fishes: an evolutionary perspective. In: Rankin MA, Checkley D, Cullen J, Kitting C, Thomas P (eds) *Migration: mechanisms and adaptative significance.*, pp 338-352
- Millner RS, Whiting CL (1990) Distribution and abundance of juvenile sole and plaice in the eastern English Channel from young fish surveys. *Copenhagen Denmark Ices CM-G:38*: 13 pp

- Mistri M, Rossi R, Fano EA (2001) Structure and Secondary Production of a Soft Bottom Macrobenthic Community in a Brackish Lagoon (Sacca di Goro, north-eastern Italy). *Est Coast Shelf Sci* 52: 605-616
- Molinero A, Flos R (1992) Influence of season on the feeding habits of the common sole *Solea solea*. *Mar Biol* 113: 499-507
- Moore JK, Gotelli NJ (1990) A phylogenetic perspective on the evolution of altered host behaviours: a critical look at the manipulation hypothesis. In: Barnard CJ, Behnke JM (eds) *Parasitism and host behaviour*. Taylor & Francis, London: 193-233
- Morgan IJ, Metcalfe NB (2001) The influence of energetic requirements on the preferred temperature of overwintering juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can J Fish Aquat Sci* 58: 762-768
- Muñoz MV, Fernandez JP, Carbonell E, Orts ME (1989) Contribution to the study of some bucephalids (Trematoda: Bucephalidae), parasites of marine fish in Iberian waters. *Rev Iberica Parasitol* 49: 27-35
- Munson DA (1974) Parasites of the tide pool fish *Liparis atlanticus* (Osteichthyes: Liparidae). *J Wildl Dis* 10: 256-262
- Nash RDM, Geffen AJ (2000) The influence of nursery ground processes in the determination of year-class strength in juvenile plaice *Pleuronectes platessa* L. in Port Erin Bay, Irish Sea. *Journal of Sea Research* 44: 101-110
- Neill WH, Miller JM, Van der Veer HW, Winemiller KO (1994) Ecophysiology of marine fish recruitment : a conceptual framework for understanding interannual variability. *Neth. J. Sea Res.* 32: 135-152
- Newell PF, Appleton TC, Brown BE, Carnwarth JW (1979) Elemental distribution in relation to skin necroses of marine flatfishes from the English Channel. *Mar Biol* 51: 93-99
- Nixon SW, Oviatt CA, Frithsen J, Sullivan B (1986) Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *J Limnol Soc South Afr* 12: 43-71
- Noeske TA, Spieler RE (1983) Photoperiod and diel variations of serum cortisol, thyroxine and protein in goldfish, *Carassius auratus* L. *J Fish Biol* 23: 705-710
- Nugues MM, Kaiser MJ, Spencer BE, Edwards DB (1996) Benthic community changes associated with intertidal oyster cultivation. *Aquac Res* 27: 913-924.
- Odhner T (1905) Die Trematoden des arktischen Gebietes. *Fauna Arct* 4: 289-372
- Odling-Smee L, Braithwaite VA (2003) The role of learning in fish orientation. *Fish Fisheries* 4: 235-246
- Oommen OV, Nair P, Baby J, Suresh Kumar MA, Valampampil TT (1999) Thyroid in intermediary metabolism. In: Joy KP, Krishna A, Haldar C (eds) *Comparative Endocrinology and reproduction*. Narosa Publishing House, New Delhi, pp 585-599
- Orozco A, Villalobos P, Valverde-R C (2002) Environmental salinity selectively modifies the outer-ring deiodinating activity of liver, kidney and gill in the rainbow trout. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology* 131: 387-395
- Orvain F, Galois R, Barnard C, Sylvestre A, Blanchard G, Sauriau P-G (2003) Carbohydrate production in relation to microphytobenthic biofilm development: An integrated approach in a tidal mesocosm. *Microb Ecol* 45: 237-251
- Osborn RH, Simpson TH (1978) Seasonal changes in thyroid status in the plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J Fish Biol* 12: 519-526
- Panfili J, De Pontual H, Troadec H, Wright PJ (2002) *Manuel de sclérochronologie des poissons*. Ifremer-IRD
- Papoutsoglou SE, Papaparaskeva-Papoutsoglou EG (1977) Metazoan parasites of *Solea solea* (L.) from Porto-Lago, north Aegean Sea, Greece. *Mem. Biol. Mar. Ocean.* 7: 21-33

- Pavlidis M, Paspatis M, Koistinen M, Paavola T, Divanach P, Kentouri M (1999) Diel rhythms of serum metabolites and thyroid hormones in red porgy held in different photoperiod regimes. *Aquaculture International* 7: 29-44
- Person-Le Ruyet J, Boeuf G (1991) Thyroid hormones changes during ontogenesis in hatchery reared sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and sole (*Solea vulgaris*) larvae. 13th Conf. European Soc. Comp. Physiol. Biochem.: Research for aquaculture, fundamental and applied aspects, Antibes-Juan-les-Pins, France
- Phelan BA, Goldberg R, Bejda AJ, Pereira J, Hagan S, Clark P, Studholme AL, Calabrese A, Able KW (2000) Estuarine and habitat-related differences in growth rates of young-of-the-year winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) and tautog (*Tautoga onitis*) in three northeastern US estuaries. *J Exp Mar Biol Ecol* 247: 1-28
- Piet GJ, Pfisterer AB, Rijnsdorp AD (1998) On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *Journal of Sea Research* 40: 143-152
- Pihl L (1990) Year-class strength regulation in plaice (*Pleuronectes platessa* L.) on the Swedish west coast. *Hydrobiologia* 195: 79-88
- Pihl L (1994) Changes in the diet of demersal fish due to eutrophication-induced hypoxia in the Kattegat, Sweden. *Can J Fish Aquat Sci* 51: 321-336
- Pihl L, Van der Veer HW (1992) Importance of exposure and habitat structure for the population density of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in coastal nursery areas. *Neth. J. Sea Res.* 29: 145-152
- Pörtner H-O, Berdal B, Blust R, Brix O, Colosimo A, De Watcher B, Giuliani A, Johansen T, Fisher T, Knust R, Lannig G, Naevdal G, Nedenes A, Nyhammer G, Sartoris FJ, Serendero I, Sirabella P, Thorkildsen S, Zakhartsev M (2001) Climate Induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effects relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). *Continental Shelf Research* 21: 1975-1997
- Power M, Attrill MJ, Thomas RM (2000) Environmental factors and interactions affecting the temporal abundance of juvenile flatfish in the Thame estuary. *Journal of Sea Research* 43: 135-149
- Prista N, Vasconcelos RP, Costa MJ, Cabral H (2003) The demersal fish assemblage of the coastal area adjacent to the Tagus estuary (Portugal): relationships with environmental conditions. *Oceanol Acta* 26: 525-536
- Puillat I, Lazure P, Jegou AM, Lampert L, Miller PI (2004) Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Continental Shelf Research* 24: 1143-1163
- Quéro JC, Désoutter M, Lagardère F (1986) Soleidae. In: Whitehead PJP, Bauchot M-L, Hureau J-C, Tortonese E (eds) *Fishes of the north-eastern Atlantic and Mediterranean*, vol. III. Unesco, Paris, pp 1308-1324
- Quéro JC, Vayne J-J (1997) *Les poissons de mer des pêches françaises*. Delachaux et Niestlé, Paris, 304 p.
- Radujkovic BM, Orecchia P, Paggi L (1989) Parasites des poissons marins du Monténégro: Digènes. *Acta Adriat* 30: 137-187
- Railsback SF, Lamberson RH, Harvey BC, Duffy WE (1999) Movement rule for individual-based models of stream fish. *Ecol. Model.* 123: 73-89
- Rebecq J, Leray C (1961) Metacercaries de *Prosorhynchus crucibulum* (Rudolphi 1819) (Trematoda, Bucephalidae) chez deux *Gobiesocidae* (Téléostéens). *Vie et Milieu* 12: 378-380

- Reig L, Ginovart M, Flos R (2003) Modification of the feeding behaviour of sole (*Solea solea*) through the addition of a commercial flavour as an alternative to betaine. *Aquat Living Resour* 16: 370-379
- Reymond H (1991) Dynamique de la chaîne hétérotrophe benthique des marais maritimes en période estivale et son impact sur les productions aquacoles de carnivores : *Penaeus japonicus*, un modèle d'étude., Thèse, Université de Paris 6, 257 pp.
- Richter H, Focken U, Becker K (1999) A review of the fish feeding model MAXIMS. *Ecol. Model.* 120: 47-64
- Rijnsdorp AD, Berghahn R, Miller JM, Van der Veer HW (1995) Recruitment mechanisms in flatfish : what did we learn and where do we go ? *Neth. J. Sea Res.* 34: 237-242
- Rijnsdorp AD, Van Beek FA (1991) Changes in growth of plaice *Pleuronectes platessa* L. and sole *Solea solea* (L.) in the North Sea. *Neth. J. Sea Res.* 27: 441-457
- Rijnsdorp AD, van Beek FA, Flatman S, Millner RM, Riley JD, Giret M, de Clerck R (1992) Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.) in the northeast Atlantic. *Neth. J. Sea Res.* 29: 173-192
- Rijnsdorp AD, Vingerhoed B (2001) Feeding of plaice *Pleuronectes platessa* L. and sole *Solea solea* (L.) in relation to the effects of bottom trawling. *J Sea Res* 45: 219-229
- Riley JD (1974) The distribution and mortality of sole eggs *Solea solea* (L.) in inshore areas. In: Blaxter JHS (ed) *The Early Life History of Fish*. Springer Verlag, Berlin, pp 39-52
- Riley JD, Symonds DJ, Woolner L (1981) On the factors influencing the distribution of 0-group demersal fish in coastal waters. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 178: 223-228
- Riou P, Le Pape O, Rogers SI (2001) Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. *Aquat Living Resour* 14: 125-135
- Roff DA (2000) Trade-offs between growth and reproduction: an analysis of the quantitative genetic evidence. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 434-445
- Rogers SI (1989) The ecology of juvenile dover sole *Solea solea* L. : a review of the literature. *Progress in Underwater Science* 14: 53-66
- Rogers SI (1994) Population density and growth rate of juvenile sole *Solea solea* (L.). *Neth. J. Sea Res.* 32: 353-360
- Rogers SI, Jinadasa J (1989) Prey partitioning among juvenile flatfish with particular reference to the Soleidae. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 191: 466
- Roman CT, Jaworski N, Short FT, Findlay S, Warren RS (2000) Estuaries of the northeastern United States: habitat and land use signatures. *Estuaries* 23: 743-764
- Salen-Picard C, Darnaude A, Arlhac D, Harmelin-Vivien ML (2002) Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* 133: 380-388
- Sannia A, James BL (1977) The digenea in marine molluscs from Eyjafjörður, North Iceland. *Ophelia* 16: 97-109
- Santos MJ, Gibson DI (2002) Morphological features of *Proisorhynchus crucibulum* and *P. aculeatus* (Digenea : Bucephalidae), intestinal parasites of Conger conger (Pisces : Congridae), elucidated by scanning electron microscopy. *Folia Parasitol* 49: 96-102
- Sauriau P-G, Pichocki-Seyfried C, Walker P, De Montaudouin X, Palud C, Heral M (1998) *Crepidula fornicata* L. (Mollusca, Gastropoda) in the Marennes-Oleron Bay: side-scan sonar mapping of subtidal beds and stock assessment. *Oceanol Acta* 21: 353-362
- Schafer LN, Platell ME, Valesini FJ, Potter IC (2002) Comparisons between the influence of habitat type, season and body size on the dietary compositions of fish species in nearshore marine waters. *J Exp Mar Biol Ecol* 278: 67-92

- Scharf FS (2000) Patterns in abundance, growth, and mortality of juvenile red drum across estuaries on the Texas Coast with implications for recruitment and stock enhancement. *Trans Am Fish Soc* 129: 1207-1222
- Scherrer B (1984) *Biostatistique*. Gaëtan Morin, Montréal 850 pp.
- Schreiber AM (2001) Metamorphosis and early larval development of the flatfishes (Pleuronectiformes): an osmoregulatory perspective. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 129: 587-595
- Scott JS (1975) Incidence of trematode parasites of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) of the Scotian Shelf and Gulf of St. Lawrence in relation to fish length and food. *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 479-483
- Secor DH, Dean JM, Laban EH (1992) Otolith removal and preparation for microstructural examination. In: Stevenson DK, Campana SE (eds) *Otolith Microstructure and Analysis*. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa, Canada, pp 19-57
- Sey O (1968) Parasitic helminths occurring in Adriatic fishes. *Acta Adriat* 13: 3-15
- Shaw M, Jenkins GP (1992) Spatial variation in feeding, prey distribution and food limitation of juvenile flounder *Rhombosolea tapirina* Günther. *J Exp Mar Biol Ecol* 165: 1-21
- Smith RL, Paul AJ, Paul JM (1991) Daily ration estimates for yellowfin sole, *Limanda aspera* (Pallas), based on laboratory consumption and growth. *J Fish Biol* 38: 243-250
- Sneddon LU (2003) The evidence for pain in fish: the use of morphine as an analgesic. *Applied Animal Behaviour Science* 83: 153-162
- Sogard SM (1997) Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: A review. *Bull. Mar. Sci.* 60: 1129-1157
- Sogard SM, Able KW (1992) Growth variation of newly settled winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) in New Jersey estuaries as determined by otolith microstructure. *Neth. J. Sea Res.* 29: 163-172
- Sogard SM, Olla BL (2002) Contrasts in the capacity and underlying mechanisms for compensatory growth in two pelagic marine fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 243: 165-177
- Solbakken JS, Norberg B, Watanabe K, Pittman K (1999) Thyroxine as a mediator of metamorphosis of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*. *Environmental Biology of Fishes* 56: 53-65
- Solem P (1997) Maternal effects - A link between the past and the future. *J Sea Res* 37: 213-227
- Soletchnik P, Faury N, Razet D, Gouletquer P (1998) Hydrobiology of the Marennes-Oleron Bay. Seasonal indices and analysis of trends from 1978 to 1995. *Hydrobiologia* 386: 131-146
- Sorbe JC (1981) Role du benthos dans le regime alimentaire des poissons demersaux du secteur Sud Gascogne. *Kieler Meeresforsch Sonderh* 5: 479-489
- Sornin J-M (1981) Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyliculture - Baie de Cancale, Anse de l'Aiguillon et Bassin de Marennes Oléron. Université de Nantes, PhD Thesis, 188 pp.
- Szedlmayer ST, Able KW (1993) Ultrasonic telemetry of age-0 summer flounder, *Paralichthys dentatus*, movements in a southern New Jersey estuary. *Copeia* 3: 728-736
- Teia dos Santos AM, Coimbra J (1995) Growth and production of raft-cultured *Mytilus edulis* L., in Ria de Aveiro : gonad symbiotic infestation. *Aquaculture* 132: 195-211
- Thébault A, Robert M, Chollet B, Dumais M, Anderson JT, and 6 others (2001) Bilan 2000 du réseau REPAMO (Réseau de Pathologie des Mollusques) - Réseau National de surveillance zoosanitaire des mollusques marins. Ifremer, La Tremblade, Rapport interne nov. 2001, DRV/RA/LGP: 1-79

- Tuck ID, Hall SJ, Robertson MR, Armstrong E, Basford DJ (1998) Effects of physical trawling disturbance in a previously unfished sheltered Scottish sea loch. *Mar Ecol Prog Ser* 162: 227-242
- Tzeng WN (1985) Immigration timing and activity rhythms of the eel, *Anguilla japonica*, elvers in the estuary of northern Taiwan, with emphasis on environmental influences. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.* 47-48: 11-28
- Uchmanski J, Grimm V (1996) Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends in Ecology & Evolution* 11: 437-441
- Van Beek FA (1988) On the growth of sole in the North Sea. *International Council for the Exploration of the Sea CM* 1988/G:24
- Van den Thillart G, Dalla Via J, Vitali G, Cortesi P (1994) Influence of long-term hypoxia exposure on the energy metabolism of *Solea solea*. I. Critical O₂ levels for aerobic and anaerobic metabolism. *Mar Ecol Prog Ser* 104: 109-117
- Van der Land MA (1991) Distribution of flatfish eggs in the 1989 egg surveys in the southeastern North Sea, and mortality of plaice and sole eggs. *Neth. J. Sea Res.* 27: 277-286
- Van der Veer HW, Berghahn R, Rijnsdorp A (1994) Impact of juvenile growth on recruitment in flatfish. *Neth. J. Sea Res.* 32: 153-173
- Van der Veer HW, Dapper R, Witte JI (2001) The nursery function of the intertidal areas in the western Wadden Sea for 0-group sole *Solea solea* (L.). *Journal of Sea Research* 45: 271-279
- Van der Veer HW, Witte JI (1993) The 'maximum growth/optimal food condition' hypothesis : a test for 0-group plaice *Pleuronectes platessa* in the Dutch Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 101: 81-90
- Verger F (1968) *Marais et wadden du littoral français. Etude de géomorphologie.* Biscaye Frères, Bordeaux, France, 1-541 pp.
- Vianet R, Quignard JP, Tomasini JA (1989) Age et croissance de quatre poissons pleuronectiformes (flet, turbot, barbue, sole) du Golfe du Lion. *Evolution de la structure de la sagitta.* *Cybium* 13: 247-258
- Wang Z, Dauvin J-C (1994) The suprabenthic crustacean fauna of the infralittoral fine sand community from the Bay of Seine (eastern English Channel): Composition, swimming activity and diurnal variation. *Cah Biol Mar* 35: 135-155
- Weatherley AH, Gill HS (1987a) 1. The study of fish growth. In: Weatherley AH, Gill HS (eds) *The biology of fish growth.* Academic Press, London, pp 1-21
- Weatherley AH, Gill HS (1987b) 3. Metabolism and Growth. In: Weatherley AH, Gill HS (eds) *The biology of fish growth.* Academic Press, London, pp 51-100
- Weatherley AH, Gill HS (1987c) 10. Feeding Relations, Correlated Functional Morphology, Growth and Size. In: Weatherley AH, Gill HS (eds) *The biology of fish growth.* Academic Press, London, pp 285-320
- Whitfield AK, Elliott M (2002) Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future. *J Fish Biol* 60: 1-22
- Winter JD (1983) Underwater Biotelemetry. In: Nielsen LA, Johnson DL (eds) *Fisheries Techniques.* American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp 371-395
- Wirjoatmodjo S, Pitcher TJ (1984) Flounders follow the tides to feed: Evidence from ultrasonic tracking in an estuary. *Est Coast Shelf Sci* 19: 231-241
- Witting DA, Able KW (1993) Effects of body size on probability of predation for juvenile summer and winter flounder based on laboratory experiments. *Fish. Bull.* 91: 577-581

- Wright PJ, Fallon-Cousins P, Armstrong JD (2001) The relationship between otolith accretion and resting metabolic rate in juvenile Atlantic salmon during a change in temperature. *J Fish Biol* 59: 657-666
- Y**amashita Y, Tanaka M, Miller JM (2001) Ecophysiology of juvenile flatfish in nursery grounds. *Journal of Sea Research* 45: 205-218
- Yamashita Y, Tominaga O, Takami H, Yamada H (2003) Comparison of growth, feeding and cortisol level in *Platichthys bicoloratus* juveniles between estuarine and nearshore nursery grounds. *J Fish Biol* 63: 617-630
- Young G, McCormick SD, Bjornsson BT, Bern HA (1995) Circulating growth hormone, cortisol and thyroxine levels after 24 h seawater challenge of yearling coho salmon at different developmental stages. *Aquaculture* 136: 371-384
- Youngson AF, Webb JH (1993) Thyroid hormone levels in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during the return migration from the ocean to spawn. *J Fish Biol* 42: 293-300
- Z**ar JH (1984) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey 718 pp.
- Zwarts L (1991) Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden sea. *Neth. J. Sea Res.* 28: 231-245

Liste des Figures

- Figure I.1** - Relations entre les facteurs environnementaux et la capacité de croissance. Les facteurs de contrôles fixent les taux métaboliques et donc la cinétique de l'acquisition et de l'utilisation de l'énergie, les facteurs limitants diminuent l'énergie assimilée et les facteurs masquants augmentent l'énergie allouée au métabolisme(adapté de Yamashita *et al.* 2001). 4
- Figure I.2** - Représentation schématique des relations entre l'habitat et l'état ontogénique au cours du cycle biologique de la sole (*Solea solea*) du golfe de Gascogne – les habitats essentiels spécifiques aux juvéniles (nourriceries) et aux adultes (frayères) sont des zones de concentration représentées par les angles aigus situés à la base du diagramme.....5
- Figure I.3** - Situation géographique de la zone retenue pour l'étude. Cartes bathymétrique (A) et sédimentaire (B) des pertuis charentais..... 8
- Figure II.1** - (A) Les pertuis Charentais, situés au milieu des côtes françaises du golfe de Gascogne, (B) Le pertuis Breton, partie nord des pertuis et localisation des stations de mesures hydrologiques (carrés), (C) zone d'échantillonnage, variant selon la saison et l'année, et laboratoire de terrain. Chaque point d'échantillonnage correspond à 2-4 traits de chalut effectués en : ▲ juillet-octobre 1999 et juillet-septembre 2000; ● décembre 1999; ■ octobre 2000-janvier 2001. 18
- Figure II.2** - Caractéristiques hydrologiques principales de la nourricerie du pertuis Breton. (A) Variations de la température de l'eau enregistrée tous les 15 jours environ, en 1999 (courbe noire) et 2000 (courbe grise) et au cours de l'expérience en mésocosme (courbe pointillée). (B) Variations de la longueur du jour au cours de la période étudiée (C) variations de la salinité et (D) de la turbidité mesurées en mer en 1999 et 2000 et au cours de l'expérience en mésocosme (salinité uniquement, ligne pointillée). 24
- Figure II.3** - Box plot de la longueur totale des soles du groupe 0 échantillonnées dans la nourricerie du pertuis Breton pendant les campagnes de (A) 1999 et (B) 2000. Les distributions non normales sont également indiquées (test de Kolmogorov-Smirnov : ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$) Les courbes continues en gris et en noir représentent la taille attendue selon les modèles de Fonds et d'Irvin.respectivement ; la courbe pointillée représente l'ajustement selon l'équation de Von Bertalanffy. Les disques noirs représentent les valeurs minimales et maximales observées pour la longueur totale et les cercles les "outliers" potentiels. 25
- Figure II.4** - (A) Variations des longueurs totales moyennes des soles du groupe 0 pour l'expérience en mésocosme. Les 3 lots prélevés en mer en juin (lot a) et juillet (lots b et c) ont été élevés en mésocosme jusqu'au mois de novembre 2001 (a₀, b₀ et c₀ : taille moyenne initiale de chaque lot). Les différences significatives entre lots à chaque date de re-capture sont indiquées (test-U: ** $p < 0,01$). Les barres verticales indiquent les écart-types. Les lignes continues représentent l'évolution des tailles estimée par les modèles de Fonds (ligne grise) et d'Irvin (ligne noire). (B)

- Comparaisons des taux de croissance absolus (AGR) observés aux valeurs prédites par les modèles de Fonds (graphique en gris) et d'Irvin (graphique en noir). Les aires grises et noires donnent une gamme de taux de croissance prédits pour des températures supérieures à celles supportées par les modèles..... 29
- Figure II.5** - Variations de l'indice de condition de Fulton (K) observées chez les sole du groupe 0 (**A**) prélevées en mer, dans la nurricerie du pertuis Breton, pendant les campagnes de 1999 et 2000 et (**B**) élevées au cours de l'expérience en mésocosme de 2001, avec la distinction entre les 3 lots comme pour la Figure II.4 (a, b et c), a_0 , b_0 et c_0 représentant les valeurs moyennes initiales de K. Les différences significatives entre les lots sont également indiquées (test-U : * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$). Les barres verticales indiquent les écart-types..... 30
- Figure II.6** - Résidus des relations linéaires établies entre le Log_{10} de la masse de l'otolithe en fonction du Log_{10} de la longueur totale des soles pour les campagnes en mer de 1999 et 2000. Les résidus sont représentés en fonction (**A**) de la longueur totale des poissons et (**B**) des dates de prélèvement avec, pour chaque date, les valeurs moyennes des résidus mettant en évidence les tendances saisonnières (les barres verticales indiquent l'écart-type). 32
- Figure II.7** - Variations de (**A**) la température, (**B**) la salinité et (**C**) la turbidité de l'eau de mer dans la nurricerie du pertuis Breton au cours d'une période de 10 années. Les graphiques à gauche montrent les variations annuelles et à droite, les box-plots présentent les variations mensuelles (© REPHY-Ifrémer, base de données Quadrigé). 35
- Figure III.1**- Localisation de la zone de prélèvement et de mesure des données hydrologiques dans le pertuis Breton (●) et emplacement du laboratoire de terrain (□). 47
- Figure III.2** - Distribution des tailles des échantillons de sole retenus pour l'analyse des concentrations hormonales et regroupés par classe d'âge (groupes 0, 1 et 2). 49
- Figure III.3** - Variations en taille des échantillons de soles répartis en 2 lots, de 13 à 18 cm (cercles) et de 18 à 25 cm (triangles) : moyennes bimestrielles de la longueur totale ; les barres verticales représentent l'écart type et les tirets horizontaux, les 3^{èmes} quartiles, médianes et 1^{ers} quartiles. Les classes annuelles (2000, 2001 et 2002) et les groupes d'âges (G0, 1 et 2) sont également indiqués. La bande grise schématise la gamme de tailles de la classe annuelle 2001..... 53
- Figure III.4** - Variations des concentrations en hormones thyroïdiennes plasmatiques des 2 lots de soles juvéniles prélevés en mer de décembre 2001 à avril 2003. (**A**. tétraiodothyronine - T_4 et **B**. triiodothyronine - T_3). 55
- Figure III.5** - Variations du rapport T_4/T_3 pour l'ensemble des soles juvéniles prélevées dans le pertuis breton. Les carrés noirs représentent les moyennes, les barres verticales, l'écart-type et les tirets horizontaux, les 3^{èmes} quartiles, médianes et 1^{ers} quartiles. 57
- Figure III.6** - Relation entre les variations des concentrations de T_4 (graphiques de gauche) et de T_3 (graphiques de droite) et les changements saisonniers des conditions hydroclimatiques du pertuis Breton pour la période d'échantillonnage. La limite inférieure de la zone en grisé situe les médianes du lot [13;18 cm] et celle du haut, du lot [18;25 cm]. (**A-B**) température (°C) ; (**C-D**) photopériode (durée du jour par 24 heures) ; (**E-F**) salinité et (**G-H**) moyenne journalière de la

pression atmosphérique (hectoPascal) ; les triangles situent les valeurs enregistrées 5 jours avant et lors du prélèvement.....	57
Figure III.7 - Rapports gonado-somatiques moyens (RGS en %) des femelles (A) et mâles (B) des 2 lots de soles juvéniles, [13;18 cm] (cercles) et lot]18;25 cm] (triangles) pour la période d'échantillonnage. Les barres verticales représentent l'écart-type.....	59
Figure III.8 - Variations de l'indice de condition de Fulton (K, moyenne et écart-type) pour les soles juvéniles du lot [13;18 cm] (cercles) et du lot]18;25 cm] (triangles).	59
Figure III.9 - Variations du taux de réplétion moyen du tube digestif antérieur, moyen et postérieur des soles juvéniles (les barres verticales représentent l'écart-type). Les lots de petits (a) et grands poissons (b) sont discriminés quand les différences sont significatives (test U, $p < 0.05$ *, ou $p < 0.01$ **). La colonne de droite présente l'analyse de variance de Kruskal-Wallis correspondante (KW-ANOVA) ainsi que les regroupements des prélèvements non significativement différents (barres horizontales, test de comparaison multiple de DUNN).....	61
Figure IV.1 - Carte de la zone d'échantillonnage montrant la position des traits de chaluts réalisés au cours des 2 cycles de prélèvements (carrés, en vives-eaux et triangles, en mortes-eaux). La surface des parcs ostréicoles est aussi représentée (zones hâchurées).	76
Figure IV.2 - Distribution en taille (longueur totale en cm) des soles du groupe 0 capturées et sous-échantillonnées (zone grisée) pour les 2 cycles de prélèvements (VE, vives-eaux et ME, mortes-eaux).....	77
Figure IV.3 - Schéma en place du tube digestif de la sole. Noter la poche stomacale délimitée par les sphincters œsophagien et pylorique, l'intestin replié en 5 segments (I1 à I5), la valvule intestinale et le rectum. Les doubles flèches montrent les 3 sections retenues pour l'analyse des contenus digestifs.....	77
Figure IV.4 - Variations de la pression atmosphérique (ligne continue) et de la vitesse du vent (ligne pointillée) quelques jours avant et pendant les cycles d'alimentation réalisés en vives eaux (VE) et en mortes eaux (ME) dans les pertuis Charentais.....	80
Figure IV.5 - Proportions relatives des 3 grands groupes de proies (noir , polychètes, blanc , mollusques et gris , crustacés) en % de la masse sèche totale contenue dans la partie antérieure du tube digestif au cours des cycles d'alimentation en vives-eaux (VE) et en mortes eaux (ME). Le matériel non figuré des tubes digestifs représente la fraction manquante (58 à 90%) du contenu digestif total.	81
Figure IV.6 - Variations de l'indice de réplétion moyen chez les soles juvéniles des pertuis Charentais au cours de deux cycles de 30 h, en vives-eaux (VE) et en mortes-eaux (ME). Le tube digestif comprend 7 parties qui sont, de la région antérieure à la région postérieure, l'estomac (E), les segments intestinaux (I1 à I5) et le rectum (R).	83
Figure IV.7 A-F - Comparaison des variations du contenu digestif de jeunes soles prélevées en début de période estivale au cours de 2 cycles de 30 h en marées de vives-eaux (VE, A à C) et de mortes-eaux (ME, D à F). Le contenu digestif (exprimé en masse sèche en mg.g^{-1} de masse humide de poisson \pm intervalle de confiance à 95%) se rapporte aux 3 parties du tube digestif définies comme partie antérieure E/I1, partie médiane I2/I5 et rectum R (voir section Matériel &	

Méthodes, Figure IV.3). La période nocturne est indiquée en grisé et les courbes pointillées figurent les cycles de marées en hauteur d'eau.	84
Figure IV.8 A-D - Modèles d'alimentation (courbes noires) des juvéniles de la sole du pertuis d'Antioche (groupe 0), ajusté sur deux périodes de 24 heures de vives-eaux (VE, A-C) et de mortes eaux (ME, B-D), à partir des valeurs de matières sèches (A-B) et de carbone organique (C-D) contenus dans la partie antérieure du tube digestif (estomac et 1 ^{er} segment intestinal, carrés noirs) exprimées en mg.g^{-1} de la masse humide de poisson.	85
Figure V.1 - Photographies montrant une sole (TL = 22 cm) équipée d'un émetteur de télémétrie acoustique (côté droit, A) et de la plaque de fixation (côté gauche, B).	100
Figure V.2 - (A) Evolution au cours du temps de la masse moyenne des soles (\pm intervalle de confiance) pour le groupe témoin (disques gris) et le groupe portant un émetteur (triangles noirs). Le début de l'expérience en bacs PVC est le 3/10/2001 (pose des émetteurs, D0t) et les mesures de masses ont été effectuées tous les 15 jours jusqu'à la fin de l'expérience, le 14/12/2001 (D72 _t). Le 27/03/2002 (D0 _m) et le 24/05/2002 (D58 _m) sont respectivement le début et la fin de l'expérience en mésocosme. (B) Evolution de la température de l'eau pendant les expériences. Les résultats non significatifs du test de Kruskal Wallis sont également présentés (NS).	103
Figure VI.1 - Schéma du bassin expérimental (trait continu) indiquant la délimitation des différentes zones (trait pointillé) : H, tables et huîtres vivantes (les poches sont figurées par les rectangles gris), C, tables et coquilles d'huîtres (les poches sont figurées par les rectangles blancs), L, libre et M, zone centrale de communication. Les stations de mesures hydrologiques sont également figurées : Sonde oxygène et température et sonde pH uniquement dans la zone C (X) ; pièges à sédiment et prélèvements d'eau (■). Les triangles indiquent la position des hydrophones du système de télémétrie acoustique et le cercle gris, la bonde verticale d'alimentation en eau (hauteur = 0,8 m).	112
Figure VI.2 - Séries temporelles des facteurs environnementaux enregistrés pendant les 3 sessions expérimentales (I, II et III) : A , température (ligne continue) et oxygène (ligne pointillée) ; B , pH (ligne continue), hauteur d'eau (ligne pointillée) et phases lunaires (pleine lune, disque blanc, et nouvelle lune, disque noir) ; C , pression atmosphérique (ligne continue) et pluviométrie (barres verticales) ; D , irradiance solaire ; E , hodographes de la vitesse et direction du vent.	118
Figure VI.3 - Effectifs moyens (\pm écart type) des invertébrés prélevés dans les 3 zones de l'enclos (H, C et L) à l'état initial (barres blanches) et à l'état final (barres noires). (pl.: planctonique, harp.: harpacticoïde).	122
Figure VI.4 - Moyenne horaire de l'activité natatoire (histogrammes, distance horaire \pm écart-type - jour = blanc et nuit = noir) et de l'occupation des différentes zones du mésocosme (graphiques inférieurs, taux de fréquentation en %) des 9 soles enregistrées au cours des 3 sessions.	125
Figure VI.5 - Trajectoires enregistrées dans le mésocosme pour les soles 1 (a et b, du 3 au 12/04), 4 (c et d, du 19 au 29/04) et 8 (e, du 29/04 au 6/05). Sur les trajectoires, les positions du poisson pour une date donnée à minuit et à midi (chiffre souligné) sont indiquées. C, H et L définissent les différentes zones du bassin.	126

Figure VI.6 - Moyennes des résidus (\pm intervalle de confiance à 95 %) des régressions multilinéaires établies pour le jour et la nuit pour les soles 1 à 9. Les lettres a, b, c et d indiquent les regroupements des valeurs non significativement différentes identifiées par le test de comparaison multiple de Dunn.	127
Figure VI.7 - Variation de l'activité natatoire (distance horaire moyenne \pm écart type) par classe de variables hydrologiques (température, oxygène et pH).	128
Figure VI.8 - Variation de l'activité natatoire (distance horaire moyenne \pm écart type) par classe de variables météorologiques (pression atmosphériques, irradiance et vitesse et direction du vent).	129
Figure VII.1 - Photographie réalisée au microscope d'un métacercaire de <i>Prosorhynchus</i> spp. extrait de son kyste et représentation schématique des différents axes de mesure (L = longueur, B = largeur et R = rhynchus).....	141
Figure VII.2 - Microphotographies de métacercaires de <i>Prosorhynchus</i> spp. enkystés dans la région oculaire de <i>Solea solea</i> , (a , échantillon d'Août; b , échantillon de décembre) et extrait de la capsule otique avec "extraction" du métacercaire de <i>Prosorhynchus</i> spp. de son kyste (c , échantillon de décembre). LE et RE : œil droit et œil gauche respectivement; AM : muscles adducteur; ON : nerf optique; M : métacercaire; C : kyste. Les flèches indiquent les kystes de métacercaires (a et b) et un kyste fibreux (c). Barres d'échelle = 1 mm.....	143
Figure VII.3 - Taille moyenne (mm) des métacercaires de <i>Prosorhynchus</i> spp. en fonction de leur localisation dans le corps de la sole <i>Solea solea</i> . Les barres représentent les écart-types.	144
Figure VIII.1 - Variations du taux de croissance absolu (AGR) des juvéniles de la sole en fonction de la température selon trois modèles expérimentaux (Fonds 1979, Fonds & Rijnsdorp 1988 in : Van der Veer 2001, Howell, 1997) et les résultats obtenus en mésocosme (cercles rouges, la régression linéaire étant représentée par la ligne continue; n = 201, R ² = 77,1, p < 0,001, y = 0,0831x-0,8701).	152

Liste des Tableaux

Tableau II.1 - Paramètres des régressions linéaires établis pour les poissons frais en fonction des poissons dégelés à partir des échantillons de juillet et août 1999.	20
Tableau II.2 - Courbes de croissance et taille à l'entrée de l'hiver (L_{∞}) estimées à partir de l'équation de Von Bertalanffy (a) pour les soles du groupe 0 échantillonnées dans le pertuis breton en 1999 et 2000.	26
Tableau II.3 - Taux de croissance absolu (AGR) observés et attendus en été et en automne pour les soles du groupe 0 échantillonnées dans la nurricerie du pertuis Breton (1999 et 2000) et celles élevées en mésocosme (2001).	27
Tableau II.4 - (A) Valeurs moyennes initiales (\pm SD) de la longueur totale (LT) et de l'indice de condition de Fulton (K) pour tous les poissons relâchés, les poissons survivants et les poissons morts au cours de l'expérience ; (n) donne la taille des échantillons des 3 lots initiaux a, b et c. (B) Résultats des comparaisons entre les soles survivantes et mortes (test U de Wilcoxon Mann-Whitney).	28
Tableau II.5 - Classement des échantillons par ordre croissant de la valeur moyenne de l'indice de condition (K) et regroupements issus du test par paire de Wilcoxon Mann-Witney pour les campagnes e mer de 1999 et 2000 (5 et 7 échantillons, respectivement) et pour l'expérience en mésocosme de 2001 (3 lots initiaux R_0a , b and c et 6 re-captures, R_1 à R_7).	31
Tableau II.6 - Résultats de l'ANOVA et des tests post-hoc (basés sur le test t de Bonferroni), pour les 2 campagnes en mer (1999 et 2000), effectués sur les résidus des régressions linéaires entre le Log_{10} de la masse de l'otolithe en fonction du Log_{10} de la longueur totale des poissons, les résidus étant regroupés en fonction des dates de prélèvements.	33
Tableau III.1 - Paramètres des régressions linéaires de la concentration en hormones thyroïdiennes en fonction du délai de prélèvement de sang pour chacune des campagnes avec : Y (concentration en T_4 ou T_3 en ng.ml^{-1}) = $a X$ (délai individuel en h) + b. Les valeurs en gras indiquent les relations significatives au seuil de probabilité de 5%.	52
Tableau III.2 - Paramètres des régressions linéaires de la concentration en hormones thyroïdiennes (T_4 (A) et T_3 (B) , en ng.ml^{-1}) en fonction de la longueur total (en cm) des poissons capturés pour chacune des campagnes.	54
Tableau III.3 - Comparaison des concentrations hormonales ($\log T_4$ et $\log T_3$) pour l'ensemble des prélèvements et les 2 lots de juvéniles, [13;18 cm] et [18;25 cm]. (A, B et C) ANOVA suivi d'une comparaison multiple par le test de Bonferroni (moyennes des données classées par ordre croissant). (D) KW-ANOVA réalisée pour les données de T_3 du lot [18;25 cm] et test non paramétrique de comparaison multiple de DUNN, données classées par rang moyen croissant). Chacun des groupes (I, II et III) réunit les prélèvements non significativement différents.	56

Tableau III.4 - Relations entre les variables environnementales et les médianes des TH (coefficient de corrélation de Spearman significatif * au seuil 0.05 et ** au seuil 0.01 ; (a) corrélations calculées pour toutes les données et (b) sans l'échantillon de décembre 2001).	58
Tableau III.5 - Relations entre l'indice de condition (K), le taux de réplétion pour les 3 parties du tube digestif) et les médianes des TH (coefficient de corrélation de Spearman significatif * au seuil 0.05 et ** au seuil 0.01 ; (a) corrélations calculées pour toutes les données et (b) sans l'échantillon de décembre 2001).....	60
Tableau III.6 - Comparaison des niveaux circulants des TH (thyroxine, T ₄ et triiodothyronine, T ₃) extraites du sérum (*) ou du plasma de téléostéens marins, maintenus en conditions expérimentales et / ou prélevés en milieu naturel durant 1, 2 ou 3 ans.	65
Tableau IV.1 - Régime alimentaire estival des juvéniles de la sole dans les pertuis Charentais : fréquences en effectifs (%N) et en occurrence (%O) des proies consommées au cours de deux cycles de prélèvements (VE, vives-eaux, et ME, mortes-eaux ; sp. n.i., espèce non identifiée)..	82
Tableau IV.2 - Paramètres du modèle d'alimentation Maxims 1.1 appliqué à la partie antérieure du tube digestif (E/I1) des soles du groupe 0 du pertuis d'Antioche au cours de 2 cycles de 24 heures en mortes-eaux (ME) et en vives-eaux (VE) : taux d'ingestion (J), d'évacuation gastrique (E) et estimation de la ration journalière (Rd). Les valeurs sont exprimées en mg de matière (sèche ou carbone) par gramme de poisson frais et par unité de temps (h, heure, ou j, jour).....	86
Tableau IV.3 - Paramètres du modèle d'alimentation Maxims 1.1 appliqué à la partie médiane du tube digestif (I2/I5) des soles du groupe 0 du pertuis d'Antioche au cours de 2 cycles de 24 heures en mortes-eaux (ME) et en vives-eaux (VE) : taux d'ingestion (J), d'évacuation gastrique (E) et estimation du flux journalier (Eg). Les valeurs sont exprimées en mg de matière (sèche ou carbone) par gramme de poisson frais et par unité de temps (h, heure, ou j, jour).	87
Tableau IV.4 - Rapport entre la quantité de matière évacuée par l'estomac Eg, évaluée à partir de la partie I2/I5, et la ration journalière Rd, évaluée à partir de la partie E/I1. La ration corrigée en fonction de ce rapport est exprimée en mg de matière sèche ou de carbone par g de poissons frais ainsi qu'en pourcentage de la masse sèche des soles.	87
Tableau IV.5 - Estimation de la ration alimentaire journalière (Rd%, calculée par le rapport de la masse de nourriture fraîche, F _{frais} , ou sèche, F _{sec} , sur la masse fraîche, W _{frais} , ou sèche, W _{sec} , de poisson), comparée aux valeurs publiées pour la sole et d'autres Pleuronectiformes, et relation avec la croissance somatique.	92
Tableau V.1 - Résultats de la comparaison par le test de Kruskal Wallis (p, probabilité; n, effectif ; dl, degrés de liberté) de la longueur standard (LS) et de la masse fraîche (M) individuelles des soles entre les 2 groupes expérimentaux (poissons témoins et poissons avec émetteur) et pour différentes dates de mesure.....	105
Tableau VI.1 - Caractéristiques des 9 soles étudiées : L _T , longueur totale et W _w , masse humide aux états initial/final ; Mâle, M, Femelle, F et groupe d'âge.....	114
Tableau VI.2 - Matrice de corrélation (r de Pearson, seuil de signification r = 0,07 pour p = 0,05, n = 889) établies entre les variables hydrologiques (température, T° ; oxygène, O ₂ ; pH),	

météorologiques (Vitesse du vent, V-vent ; direction du vent nord-sud, Vent N-S, et est-ouest, Vent E-O ; pression atmosphérique, Patm ; irradiance, Irrad ; pluviométrie, Pluvio).	120
Tableau VI.3 - Concentrations en composés azotés (valeurs moyennes \pm écart-type en $\mu\text{g.l}^{-1}$) de l'eau du mésocosme (Nitrites NO_2 , complexe Nitrites/Nitrates $\text{N}(\text{NO}_{2,3})$, Urée et azote ammoniacal, $\text{N}(\text{NH}_{3,4})$), taux de sédimentation (matière sèche totale S en $\text{g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$), par session (A : I, II et III) et par zone (B : H, C et L) et comparaison par le test de Kruskal-Wallis (KW-ANOVA).	121
Tableau VI.4 - Comparaison entre zones (H, C et L) et en fonction des états initial et final de la qualité du sédiment (moyenne \pm écart-type du potentiel redox et de la teneur en eau).	122
Tableau VI.5 - Variations individuelles de la distance horaire : moyennes pour chacune des 9 soles selon l'alternance jour/nuit.	123
Tableau VI.6 - Comparaison de l'activité moyenne de chacune des soles selon les périodes diurne (A) et nocturne (B). Chacun des groupes (I à V) réunit les soles présentant des activités non significativement différentes.	124
Tableau VI.7 - Résultats de la régression multilinéaire entre l'activité natatoire et les variables environnementales pour l'ensemble des poissons et les périodes jour et nuit. Analyse.	127
Tableau VII.1 - Valeurs moyennes (\pm écart-type) de la longueur standard (SdtL en cm), de l'indice de condition (K en g.cm^{-3}) des soles du groupe 0 pour les 2 dates d'échantillonnage ainsi que leur données épidémiologiques pour les kystes de <i>Prosohrhynchus</i> N = 20 et 14 poissons en août et décembre 2000 respectivement. Abondance = nombre moyen de parasites dans l'échantillon étudié; Prévalence (P%) = pourcentage d'hôtes infestés parmi les poissons disséqués.	142
Tableau VII.2 - Valeurs moyennes (\pm écart-type) et gamme de taille (en mm) des métacercaires de <i>Prosohrhynchus</i> (n = 37 et 78 kystes, respectivement) provenant des soles juvéniles pour les deux dates de prélèvements.	145

ABSTRACT

This thesis aimed to identify and analyse processes involved in the functioning of sole *Solea solea* (L.) nurseries in the Pertuis Charentais, the most important oyster cultivation basin in Europe and a major nursery for the Bay of Biscay sole. Juveniles concentrate in coastal and estuarine habitats, which are essential in the biological cycle of this species but implies (i) adaptation to environmental variability and (ii), accessibility to habitat resources. Assuming that effective nurseries account for what fish must perform in response to habitat constraints, especially in selecting feeding, resting or refuge areas, we used both field works and mesocosm experiments to obtain integrative indicators of the nursery quality (growth rate, Fulton's condition index, endocrine status), and behavioural responses of how sole use space (acoustic telemetry techniques) and food (feeding regime and carbon daily ration estimates) in a habitat influenced by shellfish culture.

Juvenile growth curves in the pertuis Breton were close to the species maximum in summer but they tended to a plateau around the autumn equinox. A mesocosm experiment confirmed that in situ temperatures could not explain this growth arrest. At the same time, juveniles had low condition indices, the weakest thyroid hormone levels and the lowest feeding activity. This status suggested various constraints, which could be specific to Pertuis, semi-enclosed bays under moderate river plume influence. It seemed that the Pertuis environment is less favourable at the end of summer and/or that cumulated effects on the trophic web do not allow the entire 0 group soles to grow according to species potentialities. Nevertheless, in the present climatic context, some of these juveniles were shown to over-winter in these nurseries, where they recovered high hormonal levels and restored their feeding activity. Under the Pertuis environmental constraints, sole growth was modulated, but behaviour did not appear modified. A mesocosm experiment, whose results still need field assessment, demonstrated that access to areas under oyster culture influence was not restricted, either by oyster-trestle effects or by water and bottom changes due to shellfish biological activity. From two 30h sampling cycles performed in the Pertuis d'Antioche, we demonstrated that young sole were able to adjust their activity rhythm and feeding rates, probably due to hydrodynamics, in relation to fortnightly tide cycles or wind stress. These cycles allowed us to evaluate the daily ration of organic carbon of sole juveniles, results which would contribute to the development of trophic web models. Finally, as spin-off of this thesis, a heavy infestation of the Pertuis Charentais by bucephalid metacercariae was revealed. Cercariae being propagated by mussel culture, this parasitosis gave a new point of view concerning the interaction between nursery function in coastal habitats and shellfish culture.

Keywords : essential habitat, flatfish, growth rate, Fulton's K, thyroxine T_4 , tri-iodothyronine T_3 , feeding, ingested organic carbon, shellfish culture, Atlantic North East.

RÉSUMÉ

L'objectif de cette thèse était d'identifier certains processus liés au fonctionnement des nourriceries de la sole *Solea solea* (L.) dans les pertuis Charentais, bassin ostréicole de 1^{er} rang européen et nourriceries majeures pour la sole du golfe de Gascogne. Les juvéniles de la sole dépendent d'habitats côtiers et estuariens, ce qui implique (i) une capacité d'adaptation à la variabilité environnementale de ces milieux et (ii), l'accès à l'intégralité d'un habitat essentiel au cycle biologique de l'espèce. La nourricerie réalisée rend compte des ajustements que le poisson doit opérer entre les contraintes liées à l'habitat et sa capacité à gérer ces contraintes, à travers la sélection des aires de nourrissage, de repos et de refuge. Couplant travaux de terrains et expériences en mésocosme, des méthodes basées sur des estimateurs intégratifs ont été retenues, taux de croissance, indice de condition de Fulton et statut endocrine de ces poissons. Ces résultats ont été confrontés à une approche comportementale visant à déterminer comment les soles utilisent l'espace (pistage par télémétrie acoustique) et accèdent à la nourriture (régime alimentaire et estimation de la ration en équivalent carbone) dans un habitat sous influence conchylicole.

La croissance des juvéniles du pertuis Breton, sub-maximale durant la période de croissance rapide, tend vers un plateau autour de l'équinoxe d'automne. Une expérience en mésocosme confirme que la température in situ ne peut entraîner ce ralentissement de la croissance. Or en même temps, ces juvéniles présentent une condition médiocre, les niveaux d'hormones thyroïdiennes circulantes les plus faibles et l'activité alimentaire la plus basse de l'année. Cet état suggère des contraintes propres à la mer des Pertuis, système de baies semi-fermées sous influence modérée de panaches estuariens. Il semble qu'un environnement marin moins favorable en fin d'été et/ou des effets en cascade sur le réseau trophique ne permettent pas à l'intégralité de la classe d'âge 0 d'y grandir en fonction des potentialités de l'espèce. Dans le contexte climatique actuel néanmoins, une partie d'entre eux est capable d'hiverner dans ces nourriceries où ils recouvrent des niveaux hormonaux élevés et restaurent leur activité alimentaire. Les contraintes environnementales des pertuis Charentais, si elles sont d'ordre à moduler la croissance des soles, ne semblent pas altérer leur comportement. Nous avons pu montrer par une expérience en mésocosme que ni l'effet des structures d'élevage, ni celui des modifications d'habitat liées à la biodéposition ne restreignent l'accès aux zones placées sous emprises ostréicoles. Vérifier ces résultats en mer sera nécessaire avant de conclure que les juvéniles accèdent à l'intégralité des nourriceries dans les pertuis Charentais. Toutefois, deux cycles d'alimentation de 30 h dans le pertuis d'Antioche démontrent la capacité de très jeunes soles à ajuster leurs rythmes d'activité et l'intensité de la prise alimentaire selon, vraisemblablement, le contexte hydrodynamique, qu'il soit imposé par le cycle des marées de quinzaine ou par le vent. Cela a également permis une première estimation de la ration journalière des jeunes soles en carbone organique, ce qui permettra de compléter les modèles de réseau trophique actuellement développés. Enfin, l'infestation importante des soles des pertuis par les métacercaires d'un *Bucephalidae*, enkystées dans différents organes sensibles, révèle des interactions biotiques inattendues. Les cercaires de ce parasite étant propagées par les élevages de moules, cette parasitose donne un nouvel éclairage aux interactions existant entre la fonction de nourricerie des habitats côtiers et la conchyliculture.

Mots-clefs : habitat essentiel, poisson plat, taux de croissance, K de Fulton, Thyroxine T_4 , tri-iodothyronine T_3 , alimentation, carbone organique ingéré, conchyliculture, Atlantique Nord-Est.