



Thèse de doctorat



Pour obtenir le grade de

Docteur de l'université d'Aix Marseille II

Spécialité : Océanographie

Ecole Doctorale Science de l'Environnement

Présenté par Fabien MORAT

Influence des apports rhodaniens sur les traits d'histoire de vie de la sole commune (*Solea solea*) : apports de l'analyse structurale et minéralogique des otolithes

Soutenue à Marseille le 15 décembre 2011

Devant le jury composé de :

Pr. R. AMARA (Université du Littoral Côte d'Opale)	Rapporteur
Dr. G. BAREILLE (CNRS, Université Pau et des Pays de l'Adour)	Examineur
Pr. C.-F. BOUDOURESQUE (Université d'Aix Marseille II)	Examineur
Dr. H. DE PONTUAL (IFREMER, Brest)	Rapporteur
Pr. Y. LETOURNEUR (Université de la Nouvelle-Calédonie)	Co-directeur
Dr. M. HARMELIN-VIVIEN (CNRS, Université d'Aix Marseille II)	Co-directrice
Dr. R. LECOMTE-FINIGER	Invitée



Morat F. (2011) Influence des apports rhodaniens sur les traits d'histoire de vie de la sole commune (*Solea solea*) : apports de l'étude minéralogique et chimique des otolithes. Thèse de doctorat, spécialité Océanographie, Université Aix Marseille II, Marseille, France, 308 pp

*La vie c'est comme une boîte de chocolat,
on ne sait jamais sur quoi on va tomber !*

Robert Zemeckis –dialogue de Forrest Gump-1994

Remerciements

Préalablement à la présentation de ces travaux de thèse, je souhaite remercier nombre de personnes qui ont contribué à l'élaboration de ce travail, ainsi qu'à ma vie dans le laboratoire durant ces quelques années.

Dans un premier temps, je souhaite remercier Monsieur Ivan Dekeyser, directeur du Centre d'Océanologie de Marseille, pour m'avoir permis d'y effectuer mes recherches. Je tiens également à remercier Monsieur Jean-Pierre Féral pour son accueil au sein de l'UMR DIMAR 6540, au sein de laquelle j'ai réalisé cette thèse.

Cette thèse a été effectuée grâce à des financements de la région Provence Alpes Côte d'Azur, de la Fondation Total et de l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, que je remercie vivement. Mes plus sincères remerciements également au programme Lagunex pour sa contribution.

Mes plus sincères remerciements s'adressent à Yves et Mireille, mes deux directeurs de thèse. Sans votre confiance et votre soutien depuis près de 5 ans, cette thèse n'aurait pas été possible. En effet, même si la thèse n'a commencé qu'en novembre 2008, tout avait commencé par un stage de Master 2 en février 2007. Merci à vous deux, pour vos conseils durant tout ce temps, pour m'avoir guidé dans ma recherche et écouté à certains moments. Merci également de m'avoir centré le plus possible sur cette thèse.

Je souhaite également remercier Mesdames Hélène de Pontual et Raymonde Lecomte-Finiger, ainsi que Messieurs Rachid Amara, Charles-François Boudouresque et Gilles Bareille pour avoir excepté d'évaluer ce travail malgré de nombreux impératifs. Un très grand merci notamment à Rachid et Hélène, qui par leur connaissance de la sole et des otolithes étaient les plus à même d'évaluer ce travail. Je tiens également remercier plus particulièrement Raymonde Lecomte-Finiger et Charles-François Boudouresque, qui m'ont également soutenu durant ces quelques années. Raymonde merci mille fois (et encore ce n'est pas suffisant), pour m'avoir guidé depuis toutes ces années (presque 8 ans déjà). Par tes nombreux conseils, tu m'as permis de m'épanouir dans mes recherches et bien plus. Charles-François, merci à toi pour tous tes conseils à la fois sur la recherche, mais également sur l'enseignement, et bien évidemment merci de m'avoir permis en 2007 de faire un master à Marseille, sans lequel cette thèse n'aurait jamais eu lieu. Merci également pour nos discussions autour d'une tasse de café (ou autres) qui resteront des moments de convivialité importants et nécessaires à l'élaboration de ce travail.

Mes plus sincères remerciements s'adressent également à Dominique Blamart, Christophe Pécheyran, Gilles Bareille, Frédéric Candaudap et Michel Robert. Sans vous cette thèse n'aurait pas été ce qu'elle est. En effet, vous m'avez formé au cours de ces années, aux analyses chimiques et isotopiques des pièces calcifiées. Merci également de votre confiance qui m'a permis travailler durant de longues heures auprès des ICPs et du Micromill, ceci vous obligeant souvent à venir tôt et partir tard, afin de me permettre de travailler le plus efficacement possible durant mes missions. Merci également pour vos explications sur les mécanismes chimiques et isotopiques complexes qui permettent la

formation des pièces calcifiées. Elles m'ont permis une meilleure compréhension des résultats. Merci pour tout ! De même, un grand merci à Chantal Bézac-Mahé et Christian Marschall pour vos aides techniques importantes lors de la mise au point des lames minces et des acquisitions au microscope électronique à balayage. Merci enfin à Bacar Moussa pour son aide technique à la réalisation des lames durant son stage de master 2.

Un très grand merci à toutes les personnes qui ont participé aux échantillonnages des soles. Dans un premier temps, merci à Monsieur Jean-Pierre Quignard d'avoir bien voulu nous aider à la collecte des soles auprès de Messieurs Féry et Bénézech, pêcheurs des lagunes de Thau et Mauguio. Merci également pour vos réponses à mes interrogations sur certaines caractéristiques des soles. Un très grand merci à toi Jan pour avoir échantillonné les soles adultes, et pour nos discussions sur les résultats. Merci aussi à tous ceux qui ont bien voulu venir tirer des filets lors des sennes de plage pour tenter, malheureusement sans succès, de capturer de petites Solea solea. Sans vous beaucoup de petites Pegusa impar n'aurait pas été récoltées : un grand merci donc à Sandrine, Laurence, Mélanie, Daniela, Adrien, Loïc, Pierre, Marc. Merci également aux membres du Gis Posidonie (Patrick Bonhomme, Laurence et Etienne), et du Gipreb (Nicolas et Guillaume) qui lors des campagnes Ichtyoberre ont capturé des soles de l'étang de Berre. Merci enfin à Elsa Amilhat pour la capture, même accidentelle, des soles de Canet.

J'adresse également un merci tout particulier à Dominique Estival, sans qui une thèse au COM serait une autre paire de manches. Merci à toi Dominique pour tes aides administratives et ton soutien durant toutes ces années. Un très grand merci à tous ceux qui ont participé à ma vie dans le laboratoire durant ces quelques années et qui ont égayé toutes ces journées. Merci donc à Michèle, Elodie, Genny, Emmanuelle, Carole, Joëlle, Denis, Kevin, Patrick Astruch ainsi qu'à tous les stagiaires de passage, Noémie, Sylvia, Cora, Lucie et Marco, sans oublier Diego !

Enfin, je tiens à remercier tous ceux qui ont été là durant ces années et qui ont écouté mes coups de blues des fois, et mes moments de joie. Merci donc à toute la famille, Maman, Papa, tous les frères et belles-sœurs, neveux et nièces pour tous ces moments. Merci également à tous ceux de la famille de cœur, pour vos soutiens et moments passés autour d'un verre ou repas, mais également autour de quelques plumes. Merci donc à Floflo, Régis, Clara, Hélène, Mag, Fifi, Jean-Pierre, Jean-Chris, Milie, Juju, Couet, Bambie, Lan, Pierre et le Rital.

Merci à vous tous !

Sommaire

1. Introduction générale.....	11
2. Matériels et Méthodes.....	17
2.1. Description de la sole commune : <i>Solea solea</i> (Linnaeus, 1758).....	18
2.1.1. Description générale	18
2.1.2. Répartition géographique.....	18
2.1.3. Biologie et cycle de Vie.....	19
2.2. Zone d'étude	21
2.2.1. Golfe du Lion et Rhône.....	21
2.2.2. Les lagunes côtières	24
2.2.3. Echantillonnage.....	27
2.3. Les otolithes : la « boîte noire » des téléostéens.....	29
2.3.1. Généralités	29
2.3.2. Estimation de l'âge et des paramètres de croissance	38
2.3.3. Préparation des otolithes pour la microchimie.....	39
2.3.4. Isotopes stables du carbone et de l'oxygène	40
2.3.5. Microanalyses chimiques des otolithes.....	41
2.3.6. Analyses d'eau pour le dosage des éléments traces.....	43
2.3.7. Analyses de forme.....	46
2.4. Analyses statistiques.....	50
3. Vie larvaire et origine des juvéniles ?.....	53
3.1. Introduction	54
3.2. Matériels et méthodes.....	55
3.2.1. Zone d'étude	55
3.2.2. Estimation des durées de vie larvaire et des dates de ponte	57
3.2.3. Ratios d'isotopes stables du carbone, de l'oxygène et analyses chimiques.....	58
3.2.4. Dosage du Sr et du Ba dans les eaux	59

3.2.5. Analyses statistiques	60
3.3. Résultats.....	61
3.3.1. Estimation des durées de vie larvaire.....	61
3.3.2. Estimation des périodes de ponte.....	62
3.3.3. Estimation des taux de croissance journaliers (TCJ)	63
3.3.4. Ratios d'isotopes stables du carbone et de l'oxygène.....	68
3.3.5. Rapports élémentaires moyens du strontium et du baryum	71
3.3.6. Profils des rapports élémentaires moyens du strontium et du baryum	75
3.4. Discussion.....	81
3.4.1. Dates de ponte et durées de vie larvaire.....	81
3.4.2. Taux de croissance journaliers	86
3.4.3. Isotopie et microanalyse chimique.....	87
3.5. Conclusion sur les caractéristiques de la vie larvaire	92
4. Vie dans les nourriceries des juvéniles de soles	97
4.1. Introduction	98
4.2. Matériel et méthodes	99
4.2.1. Zone d'étude	99
4.2.2. Estimation des taux de croissance journalier	102
4.2.3. Ratios d'isotopes stables du carbone, de l'oxygène et analyses chimiques.....	102
4.2.4. Analyses de forme.....	103
4.2.5. Analyses statistiques	104
4.3. Résultats.....	104
4.3.1. Estimations des taux de croissance journaliers (TCJ).....	104
4.3.2. Ratios des isotopes stables du carbone et de l'oxygène.....	112
4.3.3 Profils des rapports élémentaires du strontium et du baryum.....	114
4.3.4 Analyse de forme des otolithes	123
4.4. Discussion.....	128

4.4.1. Taux de croissance journalier des otolithes	128
4.4.2. Isotopie.....	133
4.4.3. Microanalyse chimique.....	137
4.4.3. Variabilité de forme	143
4.5. Conclusion sur la vie dans les nourriceries	145
5. Variations des signatures chimiques et isotopiques entre la vie larvaire marine et la vie benthique des juvéniles (lagunaire ou côtière).	151
6. Les populations de soles du golfe du Lion sont-elles constituées de différences populations locales, ou d'un seul stock caractérisé par des changements ontogéniques d'habitats ?	159
6.1. Introduction	160
6.2. Matériel et méthodes	160
6.2.1. Zone d'étude	161
6.2.2. Ratios en isotopes stables du carbone et de l'oxygène	162
6.2.3. Analyses de forme.....	163
6.2.4. Analyses statistiques	163
6.3. Publication soumise à Scientia Marina.....	164
6.4. Résultats des analyses isotopiques et des analyses de formes.....	188
6.4.1. Ratios isotopiques	188
6.4.2. Analyses de forme des otolithes	193
6.5. Discussion.....	199
6.6. Conclusion	204
7. Connectivité entre les différents stades de vie de la sole commune.	209
7.1. Introduction	210
7.2. Matériel et méthodes	211
7.2.1. Zone d'étude	211
7.2.2. Ratios en isotopes stables du carbone et de l'oxygène	211
7.2.4. Estimation de l'âge annuel.....	213

7.2.5. Comparaison des signatures.....	213
7.3. Résultats.....	218
7.3.1. Ratios en isotopes stables.....	218
7.3.2. Estimation de l'âge	224
7.3.3. Rapports Sr/Ca et Ba/Ca	226
7.4. Discussion.....	240
7.4.1. Etude des classes d'âge	240
7.4.2. Etude de la vie larvaire des soles adultes.....	240
7.4.3. Etude de la vie juvénile des soles adultes	245
7.4.4. Synthèse des origines et migrations des soles.....	247
7.5. Conclusion.....	253
8. Conclusions et perspectives	255
8.1. Intérêt technique	256
8.2. Apports à la connaissance du cycle de vie de la sole en Méditerranée	256
8.3. Le Rhône et l'histoire de vie larvaire	257
8.4. La vie dans les nourriceries	258
8.5. Populations d'adultes de soles	260
8.6. Rôle majeur des apports terrigènes.....	262
8.7. Les nourriceries : un milieu à protéger	263
9. Références bibliographiques	265
10. Annexes	291
11. Communications scientifiques.....	297

1. INTRODUCTION GENERALE

Les estuaires et les lagunes côtières sont des zones d'interface et de transfert entre le milieu continental et le milieu marin. Elles constituent 13% du linéaire côtier mondial (Knoppers & Kjerfve 1994) et environ 50% de celui des côtes méditerranéennes du Languedoc-Roussillon (Mouillot et al. 2005). Les apports terrestres par les fleuves entraînent de fortes concentrations en nutriments et une forte production primaire dans les zones estuariennes (Largier 1993). La production secondaire y est abondante et constituée d'organismes à croissance rapide (Knox 1986). Comme les estuaires, les lagunes côtières sont des zones de forte production avec $200-300 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (Knoppers & Kjerfve 1994). Ces fortes productions primaires et secondaires font de ces milieux des zones de nourriceries utilisées par de nombreuses espèces, migratrices ou non, au cours de leur histoire de vie (Quignard et al. 1984, Vizzini et al. 2005, Vinagre et al. 2008c). Ces espèces entrent dans les nourriceries au printemps et les quittent à l'automne pour rejoindre les populations d'adultes (Quignard et al. 1984). Par leur rôle de nourricerie, les lagunes et les estuaires représentent des milieux clés de l'histoire de vie des espèces migratrices et notamment des téléostéens (Quignard et al. 1984).

Ces milieux sont sensibles et recueillent les eaux de l'ensemble du bassin versant des fleuves et rivières qui les bordent. Les zones côtières, par définition situées à l'interface entre mer et terre, sont des espaces fortement anthropisés et par cela fortement impactés par les rejets des industries, de l'agriculture et de l'urbanisation (Vizzini et al. 2005, Carlier et al. 2009). Le Rhône, par exemple, draine un bassin versant de 95 500 km² et véhicule de grandes quantités de matière organique et de polluants (Guieu et al. 1991, Ollivier et al. 2011). Les lagunes recueillent les eaux des bassins versants par l'intermédiaire des tributaires, donc les contaminants des industries qui les bordent (Péna & Picot 1991, Metzger et al. 2007, Accornero et al. 2008). Ces milieux reçoivent également de grandes quantités de matière organique qui sont à la base de la forte productivité de ces zones.

Les apports en matière organique des fleuves jouent un rôle majeur dans les réseaux trophiques des téléostéens (Salen-Picard et al. 2002, Le Pape et al. 2003). En effet, les communautés macrobenthiques de proies des téléostéens sont sensibles aux variations de ces apports et répondent positivement (densité et/ou biomasse) aux crues des fleuves (Salen-Picard & Arlhac 2002, Salen-Picard et al. 2003, Kostecki et al. 2010). Ces plus fortes abondances et biomasses de proies, suite aux épisodes de crues, favorisent la survie des jeunes téléostéens et une augmentation consécutive des captures par les pêcheries côtières de ces téléostéens prédateurs de la macrofaune benthique s'observe quelques années plus tard

(Salen-Picard et al. 2002). Il existe donc une exploitation de la matière organique d'origine terrestre dans ces zones particulières, qui est ensuite exportée vers le milieu marin. Les ressources marines en téléostéens sont donc liées, d'une part, au nombre d'individus reproducteurs de la population, ainsi qu'à la survie des jeunes stades de vie (œufs et larves) et, d'autre part, à la contribution des juvéniles au stock d'adultes (Le Pape 2005). Or, les zones de nourriceries situées à proximité des embouchures des fleuves et du littoral des lagunes sont soumises à de forts impacts anthropiques au travers des pollutions urbaines, de l'agriculture, des activités touristiques et des pêcheries (Mouillot et al. 2005). En effet, leur forte productivité en fait des zones intensément exploitées, notamment par les pêcheries côtières.

A l'échelle mondiale 60 à 70% des stocks halieutiques sont en situation de pleine ou de surexploitation (Garcia et al. 1999, Myers & Worm 2003). Un des exemples, les plus connus et marquants, est l'effondrement des stocks de morues (*Gadus marhua*) des Grands Banks de Terre-Neuve qui est intervenu après des années de surpêche (Myers et al. 1997), effondrement qui a perduré après l'arrêt des pêcheries. Cet exemple illustre la faible capacité de résilience des espèces marines même après un arrêt complet des pêches (de Pontual 2009). Actuellement, de nombreuses espèces de téléostéens (*Thunnus thynnus*, *Engraulis encrasicolus*, etc.) et d'élasmobranches (Aldebert 1997, Baum & Myers 2004, Ferretti et al. 2008) présentent des taux d'exploitation importants qui doivent être surveillés pour éviter des situations de non retour. La connaissance de nombreux paramètres (quantité et taille de capture, diversité génétique, âge de reproduction, traits d'histoire de vie, connectivité, etc.) est nécessaire à une meilleure gestion des stocks.

Les espèces réalisant des migrations côtières ont de tout temps été pêchées par les populations humaines des zones adjacentes. Les habitats côtiers jouent un rôle primordial dans le renouvellement des espèces marines cibles de la pêche (Le Pape 2005). En effet, 22% du tonnage des espèces commerciales du golfe de Gascogne et 41% de celui de Manche Est sont représentés par des espèces dépendantes des apports des estuaires (Le Pape 2005). Le rôle de nourricerie joué pour de nombreuses espèces de téléostéens, telles que la sole commune (*Solea solea*), la daurade royale (*Sparus aurata*), le flet (*Platichthys flesus*), le loup (*Dicentrarchus labrax*), l'anchois (*Engraulis encrasicolus*), etc. (Quignard et al. 1984, Mercier 2010), par les estuaires et les lagunes côtières contribuent donc au renouvellement des populations d'adultes. Or, ces espèces sont les cibles des pêcheries côtières, non seulement en mer à l'état adulte, mais également dans les nourriceries à l'état juvénile (Demaneche et al. 2009). En effet, en Méditerranée française hors Corse, les enquêtes au

débarquement auprès des pêcheurs ont estimé que 40 à 66% de la biomasse totale de dorades capturées, 40 à 58% de celle des loups (bars) et 32 à 41% de celle des soles, étaient capturées par les pêcheries lagunaires (jusqu'à 5,5 km en mer (Demaneche et al. 2009)). L'étude des traits d'histoire de vie de ces espèces et des connectivités est donc importante pour leur gestion.

Le pourtour du golfe du Lion est caractérisé par de nombreuses lagunes et fleuves côtiers. D'après Campillo (1992), les pêcheries du golfe du Lion représentent 90% des débarquements des pêcheries de Méditerranée française (de Port-Vendres à Menton). Bien que de nombreux fleuves côtiers se jettent dans le golfe du Lion, le Rhône est le principal pourvoyeur en eaux douces et en matière organique (Bourrin et al. 2009). Le rôle de ces apports en matière organique sur les communautés macrobenthiques ainsi que sur les pêcheries de téléostéens consommateurs de ces communautés a été démontré, notamment chez *Solea solea* (Salen-Picard & Arlhac 2002, Salen-Picard et al. 2002, 2003). Les adultes, spatialement plus dispersés et vivant dans un milieu moins influencé par la pression anthropique que les juvéniles dans les nourriceries, subissent essentiellement la pression de la pêche. Or, les captures de soles sur la façade méditerranéenne ont diminué depuis la fin des années 1980 (environ 600 tonnes) pour n'atteindre que 143 tonnes en 2008 d'après la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, http://www.fao.org/index_en.htm) (Figure 1.1). Ces données sont basées sur des déclarations de captures par les Etats membres et sont probablement sous-estimées. En effet, l'estimation par des enquêtes au débarquement des masses de soles capturées sur la façade méditerranéenne française (hors Corse) en 2007-2008 varieraient entre 440 et 575 tonnes (Demaneche et al. 2009)¹. L'étude de l'écologie de la sole commune dans la zone est donc importante pour mieux comprendre les traits d'histoire de vie de l'espèce afin d'assurer une meilleure gestion de ses stocks.

¹ Ces différences entre les données de la FAO et de l'IFREMER (Demaneche et al. 2009) sont probablement dues au mode d'acquisition (déclaration vs enquêtes au débarquement). De plus, les données issues des estimations des enquêtes au débarquement considèrent l'ensemble des métiers y compris ceux des étangs.

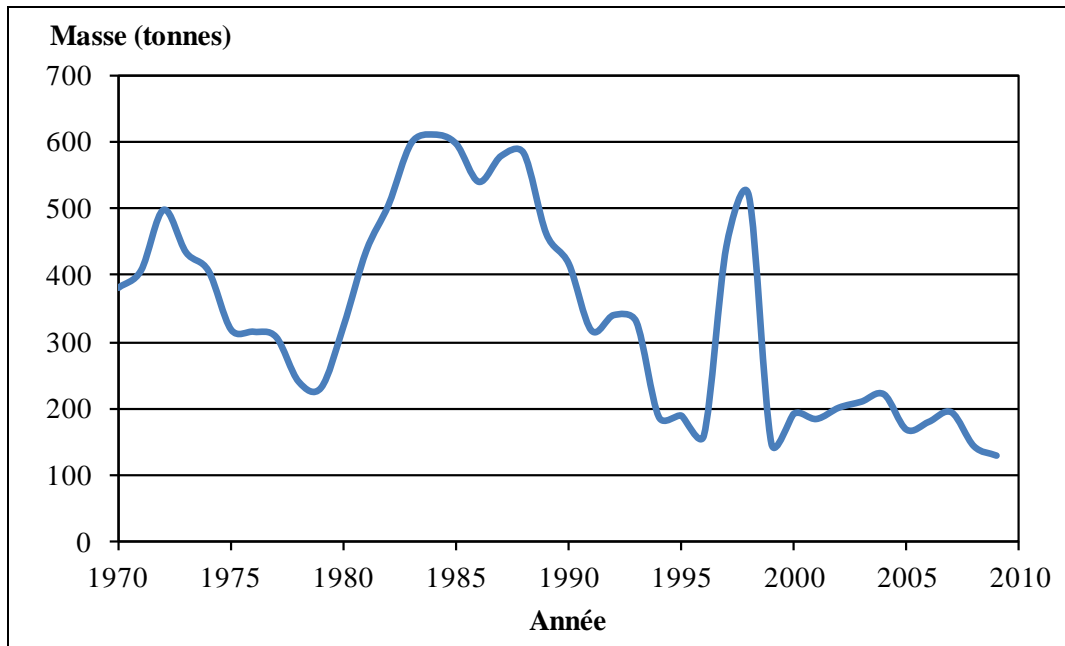


Figure 1.1 : Masses de soles pêchées (en tonnes par an) sur la façade méditerranéenne entre 1970 et 2008, d'après les déclarations de pêche des états (données de la FAO).

La sole commune (*Solea solea*) présente un changement ontogénétique d'habitats au cours de son cycle de vie. En effet, sa vie larvaire est marine pélagique, puis sa vie juvénile est benthique dans les nourriceries côtières (lagunaires et/ou estuariennes) et sa vie adulte est benthique marine, en eaux plus profondes. Il est donc intéressant d'étudier l'histoire de vie de la sole afin de mieux appréhender chacun de ces stades de vie et les liens entre chacun d'eux. Cette thèse portera ainsi sur l'étude (i) de la vie larvaire des soles colonisant les nourriceries, (ii) de la vie des juvéniles dans les nourriceries, (iii) des populations des soles adultes du golfe du Lion et (iv) de la connectivité entre la vie larvaire, la vie juvénile et la vie adulte des soles. Ces différentes phases du cycle de vie seront étudiées grâce aux otolithes, une structure minéralisée de l'oreille interne des téléostéens (Popper & Combs 1980, Popper et al. 2005). Les otolithes enregistrent l'histoire de vie des individus et sont considérés comme la « boîte noire » des téléostéens (Lecomte-Finiger 1999). Leur étude permet donc de connaître l'histoire de vie des individus ou de groupes d'individus (une génération), contrairement aux analyses génétiques qui intègrent les changements sur plusieurs générations (Avisé 1998). L'étude des otolithes va donc permettre de répondre à diverses questions sur chacun des stades de vie et sur la contribution de chacun d'eux au stade suivant :

- Les soles colonisant les nourriceries côtières (lagunaires ou estuariennes) sont-elles influencées par les mêmes masses d'eau durant leur phase de vie larvaire et sont-elles nées durant les mêmes périodes de ponte ? Les soles présentent-elles les mêmes taux

de croissance journaliers durant la phase de vie larvaire ? Existe-t-il des variations interannuelles dans les origines spatiales et les taux de croissance des otolithes durant la phase de vie larvaire des soles ? (Chapitre 3)

- Existe-t-il des différences spatiales et temporelles dans les signatures chimiques, isotopiques et les taux de croissance journaliers des otolithes durant la phase de vie juvénile des soles ? La forme des otolithes permet-elle de différencier les différentes nourriceries ? (Chapitre 4)
- Les populations de soles du golfe du Lion sont-elles constituées de différentes populations locales, ou d'un seul stock caractérisé par des changements ontogénétiques d'habitats ? (Chapitre 6)
- Quels sont les niveaux de connectivité entre les différents stades de vie de la sole, et quelles sont les contributions de chaque stade au stade de vie suivant ? (Chapitre 7)

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Description de la sole commune : *Solea solea* (Linnaeus, 1758)

2.1.1. Description générale

La sole commune est un Téléostéen, Pleuronectiforme, de la famille des Soléidés. Elle présente un corps ovale avec les deux yeux situés sur le côté droit des individus. Sa bouche est située dans la partie inférieure du corps ; la narine de la face aveugle est simple et non élargie. Les nageoires pectorales sont bien développées, et celle de la face oculée présente une tâche noire dans sa moitié distale. La sole commune présente une ligne latérale rectiligne avec une branche supra-temporale incurvée (Fisher et al. 1987) (Figure 2.1).

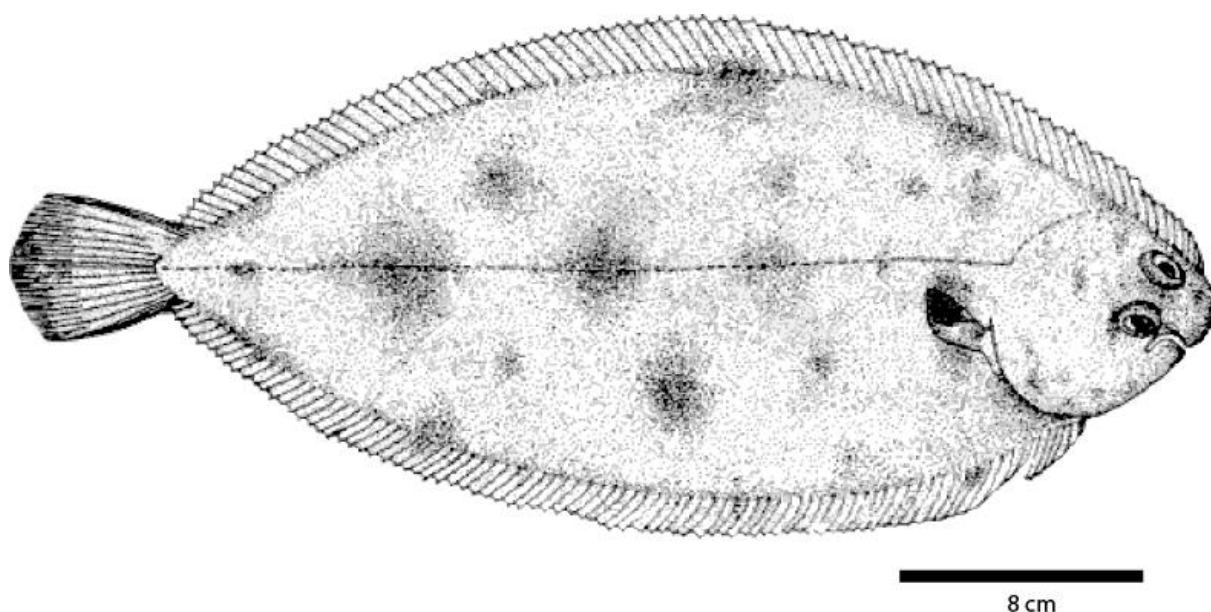


Figure 2.1: Schéma d'un adulte de *Solea solea* d'après Fisher et al. (1987).

2.1.2. Répartition géographique

La sole commune présente une large aire de répartition qui s'étend du Sud de la Norvège au Sénégal en Atlantique Est ; elle est également trouvée en Méditerranée, en Mer Noire et en Mer de Marmara (Quéro & Vayne 1997). Espèce démersale côtière de fond sableux ou sablo-vaseux, elle est présente jusqu'à 200 m de profondeur. Elle fréquente également les milieux estuariens, lagunaires et les juvéniles peuvent aller jusqu'à la limite des eaux douces (Fisher et al. 1987). Des études menées dans le golfe du Lion, ont montré que la sole présentait une répartition non homogène dans l'espace qui serait fortement influencée par les apports rhodaniens. En effet, la densité de soles est forte dans la partie Est du golfe du Lion (Gaertner et al. 1998) et atteint un maximum dans les zones proches de l'embouchure du

fleuve (6 individus / ha, Campillo et al. 1989, Campillo 1992). En outre, des agrégations sont localisées dans la bande côtière, face aux lagunes et aux fleuves côtiers.

2.1.3. Biologie et cycle de Vie

En Méditerranée, la maturité sexuelle de la sole serait atteinte entre 3 et 5 ans. Les adultes sont présents sur le plateau continental (70-100 m) (Figure 2.2). La période de reproduction est variable et est comprise entre décembre et mars dans le golfe du Lion. Les œufs sont pélagiques (repartis sur la colonne d'eau), l'éclosion des larves a lieu après 5 à 11 jours d'incubation (Quéro & Vayne 1997), et la larve mesure entre 3,0 et 3,7 mm. La larve occupe la partie inférieure de la colonne d'eau et réalise des migrations verticales nycthémerales (Lagardère 1982, Champalbert et al. 1992).

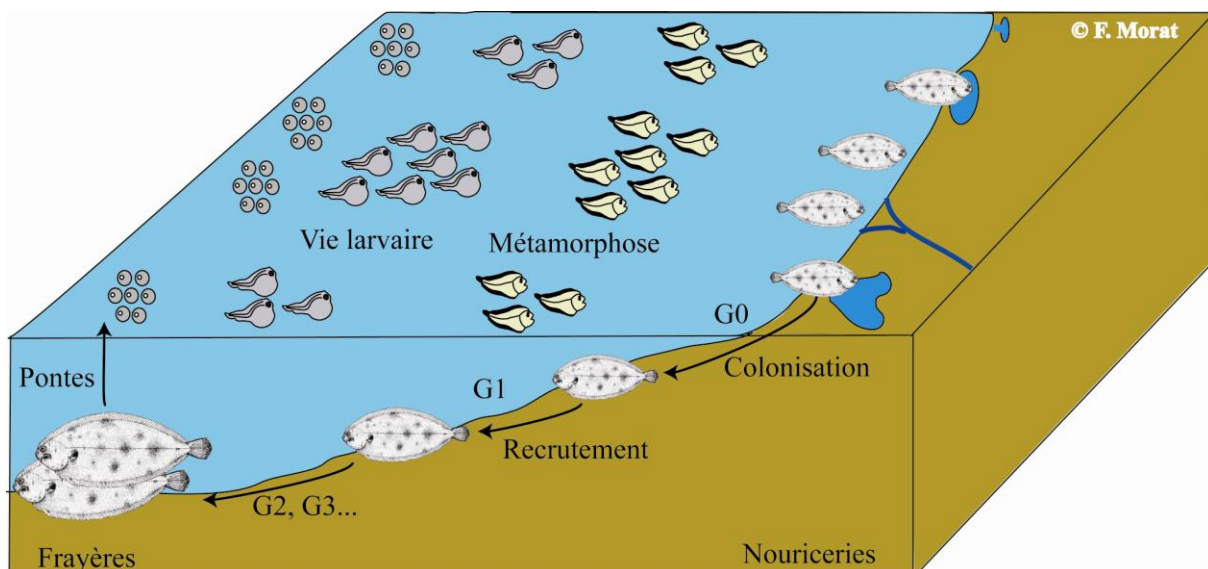


Figure 2.2 : Schéma du cycle de la sole commune (*Solea solea*).

En atlantique, la larve subit une métamorphose après 20 à 46 jours de vie pélagique (Amara et al. 2000) et l'alevin (7,0-11,0 mm) adopte une vie benthique. Durant cette période, la larve passe par divers stades morphologiques (Figure 2.3, Lagardère 1982, Le Diréach-Boursier 1990) :

Stade 1 : résorption du sac vitellin (a), pigmentation de l'œil et ouverture de la bouche (b-c), développement de la nageoire primordiale (d).

Stade 2 : développement des premiers ptérygiophores dorsaux et des paquettes hypurales (a), développement des ptérygiophores dorsaux et anaux (b-b').

Stade 3 : torsion de l'urostyle et début de l'asymétrie buccale (a-c).

Stade 4 : début de la migration oculaire (a), l'œil gauche se trouve sur le bord dorsal (b)

Stade 5 : l'œil gauche a rejoint le droit sur la face droite de la sole, résorption de la vessie gazeuse et adoption de la vie benthique. La sole est alors couchée sur le côté gauche et présente une forte asymétrie.

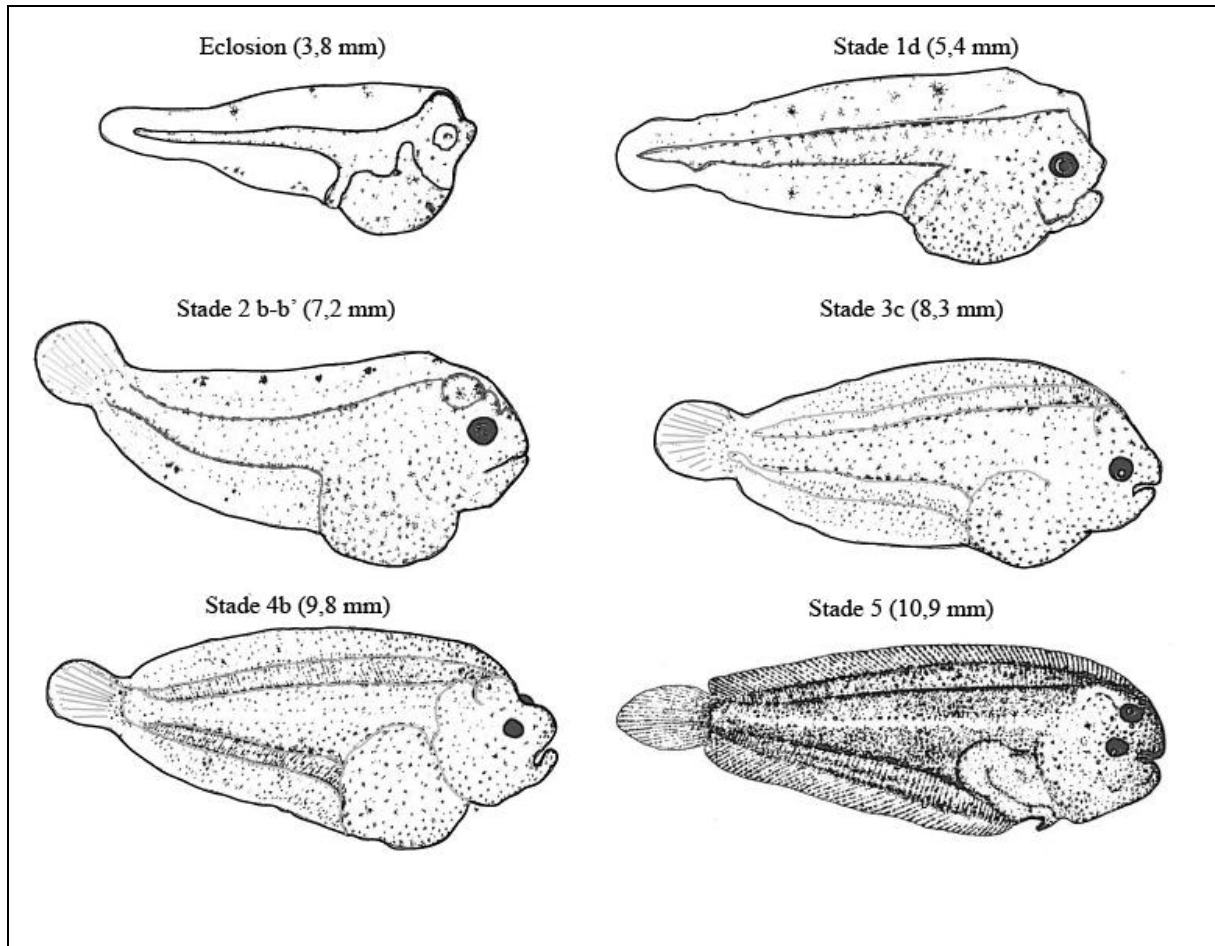


Figure 2.3 : Schéma du développement des larves de soles (modifié d'après Le Direac'h-Boursier 1990).

Les juvéniles fréquentent des nurseries côtières constituées par les zones côtières de faibles profondeurs, les embouchures de fleuves et les lagunes côtières. Les soles occupent ces milieux durant quelques mois et quittent les nurseries à l'automne pour coloniser les zones plus profondes et recruter dans les populations d'adultes. En Méditerranée, la sole présente une forte croissance lors de sa première année de vie pour atteindre une taille de 18 à 20 cm (Shéhata 1984). Sa longévité serait de 27 ans chez les femelles et de 24 ans chez les mâles, et elle pourrait atteindre une taille maximale de 70 cm (Quéro & Vayne 1997).

L'alimentation de la sole évolue en fonction de son stade de vie. En effet, durant sa vie pélagique la larve se nourrit surtout de dinoflagellés et de tintinnides, puis en grandissant elle se nourrit de copépodes et de crustacés (Quéro & Vayne 1997). Le régime alimentaire de la

sole varie en fonction de la taille des individus. En effet, les juvéniles (0+, Lt < 100 mm) se nourrissent principalement de polychètes² (32%), de bivalves (32%), de cumacés (13%) et d'amphipodes (9%), alors que les juvéniles (0+) de taille supérieure (100 < Lt < 200 mm) se nourrissent essentiellement de polychètes (57-86%) et de bivalves (5-20%). Les soles 1+ et les adultes consomment également des polychètes (59-89%), des bivalves (2-15%), des ophiures (3-12%) et des holothuries (2-6% : Darnaude et al. 2001, Darnaude 2003). La chasse est essentiellement nocturne et basée sur l'olfaction (De Groot 1971, Batty & Hoyt 1995, Darnaude et al. 2001).

2.2. Zone d'étude

Les cartes des zones d'étude sont données en Figure 2.5.

2.2.1. Golfe du Lion et Rhône

Conditions hydrodynamiques générales

Le golfe du Lion est un sous-système de la Méditerranée Nord-Occidentale qui draine un bassin versant allant du Rhône à une partie des Pyrénées. Il est donc sous forte influence des apports des fleuves et notamment du Rhône. Depuis la construction du barrage d'Assouan sur le Nil en 1970, le Rhône constitue le principal apport d'eau douce en Méditerranée (55 812 Mm³ a⁻¹ en moyenne entre 1920 et 2000 : Bourrin et al. 2009). Long de 812 km, il draine un bassin versant de 95 500 km². Son débit moyen est de 1 700 m³ s⁻¹, mais varie entre 500 et 13 000 m³ s⁻¹ (Estournel et al. 2009). Ce débit est fortement influencé par les épisodes climatiques saisonniers, important à l'automne, qui provoquent des crues de ses affluents (notamment lors d'épisodes Cévenols³). Le Rhône apporte au golfe du Lion des nutriments (azote, phosphore, silice et carbone) qui confère à celui-ci une forte productivité biologique dans une mer classée comme l'une des plus oligotrophes du monde (Raimbault et al. 2009). Les apports sont de l'ordre de 5,5*10⁴ t a⁻¹ pour l'azote et la silice, 0,5*10⁴ t a⁻¹ pour le

² Le terme de polychète sera utilisé malgré la paraphylie du groupe (Stuck et al. 2011)

³ Un épisode Cévenol est un phénomène météorologique où l'air chaud chargé d'humidité en provenance de la Méditerranée est poussé par des vents de Sud vers les versants Sud du Massif Central (les Cévennes). Au contact de l'air froid du continent et des massifs, une formation d'orages accompagnés de fortes pluies apparaît, ces précipitations intenses gonflent les cours d'eau et notamment les affluents du Rhône.

phosphore et de 9 à $13 \cdot 10^4 \text{ t a}^{-1}$ pour le carbone organique dissous (Cauwet et al. 1990, Coste & Raimbault 1993). Lors des crues, le Rhône contribue à 70% des apports solides au golfe (soit 3 à $14 \cdot 10^6 \text{ t a}^{-1}$, Cauwet et al. 1990). En général la matière organique particulaire sédimente dans le prodelta du Rhône alors que la matière dissoute et les particules les plus fines suivent l'évolution du panache et sont donc soumises aux courants. Le sédiment au niveau du prodelta du Rhône est principalement constitué de sables fins et de limons dans les zones de faibles profondeurs ($< 20 \text{ m}$) alors qu'il est plus fortement associé à des vases dans les plus fortes profondeurs (Picard 1965, Picard 1971). La zone de faible profondeur ($< 20 \text{ m}$) est soumise à de fortes variations saisonnières : la salinité peut descendre à 6 avec des températures variant entre 13 et 21°C . En profondeur, la salinité est celle du golfe du Lion ($37 - 38$) et les températures évoluent entre 12 et 14°C . Le panache de dilution du Rhône représente une zone à forte production phytoplanctonique (Lefèvre et al. 1997), zooplanctonique (Gaudy et al. 1996) et bactérienne (Kirchman et al. 1989) favorisée par les nombreux apports en nutriments dus au fleuve (Moutin et al. 1998). Cette production phytoplanctonique est la plus forte du golfe du Lion (Lefèvre et al. 1997). La circulation des eaux du golfe est soumise à plusieurs facteurs : l'effet des vents, du courant Nord (qui s'écoule du Nord-Est au Sud-Ouest : Millot 1989, 1999, Figure 2.4), les tempêtes et les phénomènes d'eaux denses, phénomènes de coulée des eaux (Estournel et al. 2009). En effet, les eaux du golfe du Lion et du panache de dilution du Rhône sont soumises à divers régimes de vents dominants : le mistral et la tramontane (Nord - Nord-Ouest), le vent d'Est et le vent d'Ouest. Lors d'épisodes de vent d'Est (17% des jours de l'année), les eaux du Rhône sont dirigées vers l'Ouest et inversement lors d'épisodes de vent d'Ouest (8% du temps, Ascensio et al. 1977). Lors des régimes de mistral et de tramontane (52% du temps), les eaux du panache sont poussées vers le large (Sud) puis déviées vers le Sud-Ouest par le Courant Nord. Ces vents induisent un phénomène d'*upwelling* dans les zones concernées, et donc une remontée d'eau froide riche en éléments nutritifs (Estournel et al. 2009).

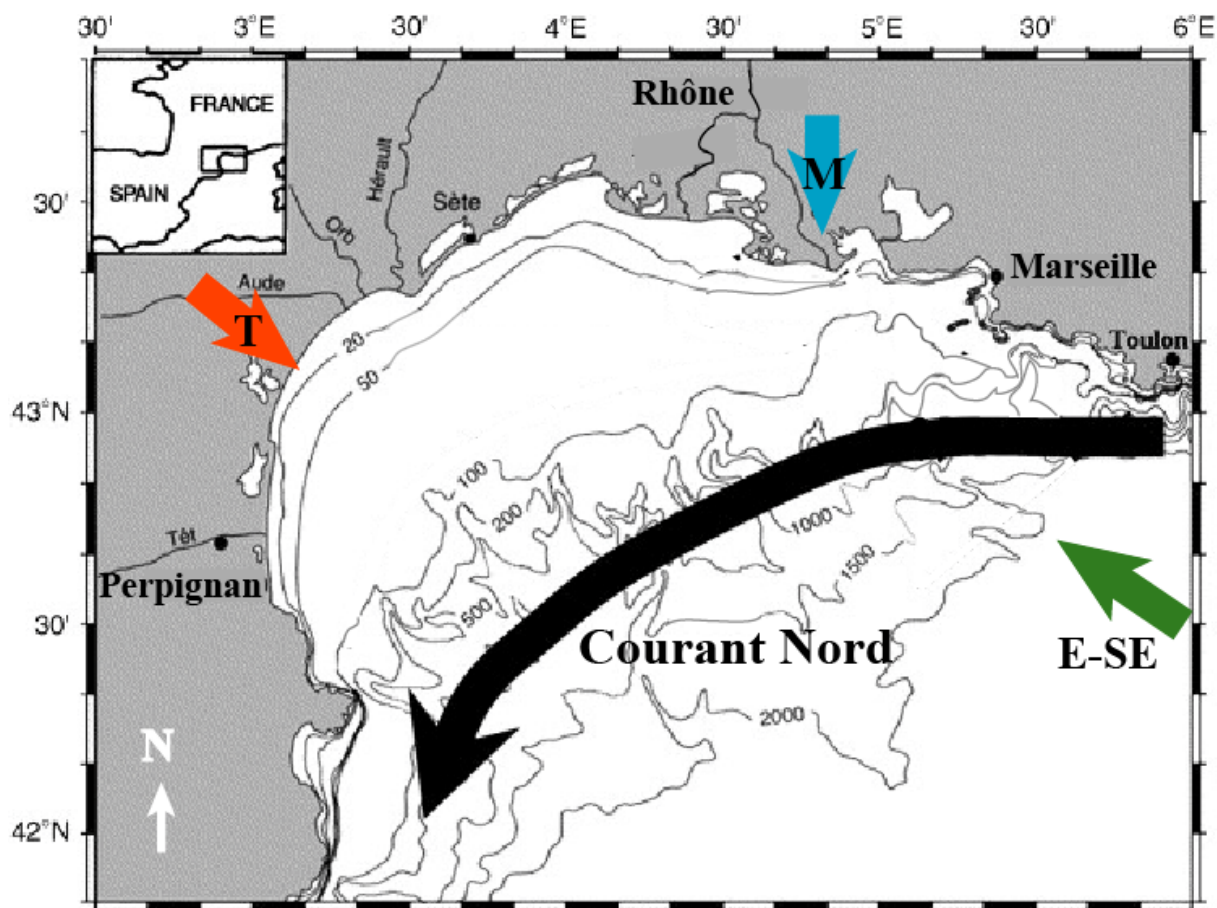


Figure 2.4 : Carte du golfe du Lion (modifiée de Gatti et al. 2006) représentant les facteurs jouant sur la circulation des masses d'eau du golfe du Lion. Les flèches colorées représentent les orientations des vents principaux, T = tramontane, M = mistral, E-SE = vent d'Est Sud-Est.

Ce phénomène induit également une circulation cyclonique des eaux dans le golfe. De plus, lorsque ces vents soufflent en hiver, ils provoquent une évaporation et un refroidissement des eaux littorales qui deviennent plus denses et plongent. Ce phénomène d'eaux denses apparaît dans certaines zones préférentielles du golfe, principalement localisées à l'Ouest sur les côtes catalanes et sur la côte près de Sète et Montpellier (Estournel et al. 2009). Les tempêtes jouent également un rôle important dans la circulation des eaux du golfe du Lion. Elles se produisent généralement en période de vent d'Est à l'automne et induisent de très forts courants sur le plateau continental du golfe du Lion. Ces courants provoquent une remise en suspension des sédiments (Durrieu de Madron & Ferré 2009). En outre, ces tempêtes constituent un moyen d'exportation des eaux côtières vers le fond et le large. En effet, sous l'action du vent elles plongent pour s'évacuer vers la partie Sud-Ouest du golfe et permettent un transfert de matière organique et de sédiment vers le fond (Durrieu de Madron & Ferré 2009, Estournel et al. 2009).

Sédimentologie

Les dépôts sédimentaires à proximité de l'embouchure du Rhône sont fonction de la granulométrie, les sables sont déposés à la côte alors que les silts et les argiles le sont plus au large. Les fonds sableux (entre 0 - 10 m de profondeur) sont constitués de sables fins avec un faible taux de vase (4 - 7%), alors que plus au large le taux de vase augmente (74% à 20 m). Au dessus de 20 m, les eaux de surface subissent de grandes variations de température (< 13°C en hiver, et entre 18 - 21°C en été) et de salinité dues aux apports d'eau douce et aux *upwellings*. Les biocénoses des sables fins bien calibrés (Picard 1965) sont riches en « invertébrés » suspensivores et dépositivores et principalement dominées par les mollusques bivalves (60%), les « polychètes » (12%) et les euartropodes crustacés (9%) (Massé 2000). Toutefois, il apparaît que la biomasse, la densité et la composition de ces communautés sont fortement liées aux apports du fleuve et peuvent donc jouer sur la faune ichthyique qui en dépend.

Les fonds au-dessous de 20 m de profondeur sont essentiellement composés de vase d'origine terrigène (jusqu'à 100 m). Cette zone (entre 20 et 100 m de profondeur) est relativement stable d'un point de vue de la salinité et de la température. Contrairement à la zone 0 – 20 m, la biocénose des vases terrigènes côtières (Picard 1965) est ici dominée par des annélides « polychètes » dépositivores de surface et de subsurface (40 - 80% des espèces), puis par les mollusques, les échinodermes et les crustacés (Salen-Picard et al. 2003). Comme pour la tranche bathymétrique supérieure la communauté macrobenthique, est influencée par le débit du fleuve.

2.2.2. Les lagunes côtières

- L'étang de Canet-en-Roussillon

Situé dans la plaine moyenne du Roussillon à 10 km à l'Est de Perpignan, il a une superficie de 520 ha. Il draine un bassin versant d'environ 260 km² et les apports d'eau douce se font grâce à trois cours d'eau à régime méditerranéen⁴ : le Réart, l'Agouille de la Mar et la

⁴ *Un cours d'eau à régime méditerranéen est lié au régime pluvial du même nom, les pluies sont présentes en hiver et au printemps ainsi qu'à l'automne. Le cours d'eau est donc caractérisé par des hautes eaux en hiver et au printemps alors qu'il subit un étiage sévère en été. Des crues importantes peuvent intervenir à l'automne.*

Fosseille. La température de l'étang fluctue entre 3,2°C l'hiver et 28,8°C l'été, sa salinité est comprise entre 6,6 au mois de mai et 49,2 en fin d'été (IFREMER 2009a). Une eutrophisation croissante a été observée au cours des diagnostics estivaux (IFREMER 2009a), due à une très faible profondeur des eaux (1 m au maximum) ainsi qu'à une biomasse phytoplanctonique forte. La lagune est classée en mauvais état d'eutrophisation⁵. Un grau règle les échanges hydrauliques entre l'étang et la mer. Un comblement complet du grau par un cordon sableux a eu lieu le 16 mars 2008 après l'arrivée des jeunes soles, l'ensablement des vannes a perduré jusqu'au mois de septembre 2008. Ce comblement a conduit une diminution importante du taux d'oxygène dissous dans la lagune qui est passé de 8 - 10 mg l⁻¹ à 2 mg l⁻¹ durant l'été (IFREMER 2009a).

- L'étang de Thau

Situé au pied de la ville de Sète, d'une superficie de 7 500 ha et d'une profondeur moyenne de 4,5 m, il draine un bassin versant de 285 km². Les apports d'eau douce à la lagune se font par de nombreux tributaires tels que le Vène, l'Aygues Vagues, le Joncas, etc. Il est séparé de la mer par un cordon littoral sableux de 12 km de long, édifié entre le Mont St-Clair et Marseillan. Trois graus, Pisse-Saume au Sud-Ouest et deux canaux dans la ville de Sète au Nord-Est règlent les échanges d'eaux marines. La température dans la lagune varie entre 5 et 28°C au cours de l'année et sa salinité fluctue entre 30 et 41 (IFREMER 2009a). Le taux d'oxygène dissous dans la lagune peut varier et induire des périodes d'anoxie comme cela a été le cas en juillet 2003 (< 50% d'O₂). En 2008, le taux d'eutrophisation moyen de la lagune était relativement faible à la fois pour le fond et la surface et la lagune est classée à un niveau bon pour l'eutrophisation (IFREMER 2009a).

- La lagune de Mauguio ou Étang de l'Or

Elle s'étend sur 11 km entre les communes de la Grande-Motte et de Carnon, sa profondeur moyenne est de 80 cm (130 cm au maximum). D'une superficie de 3 170 ha, elle

⁵ Le niveau d'eutrophisation des lagunes est celui mis en place dans le Réseau de Suivi Lagunaire. Il permet le classement des lagunes en très bon, bon, moyen, médiocre et mauvais état pour l'eutrophisation. Les critères pris en compte sont l'influence des activités humaines, la transparence des eaux (concentrations en phytoplancton), la présence de végétation (herbier vs « algues »), le nombre d'espèces ainsi que la physico-chimie des eaux (IFREMER 2009b).

draine un bassin versant de 410 km². Cet étang est alimenté en eau de mer par le grau de Carnon à l'extrême Sud-Ouest. Il reçoit également des apports d'eaux douces *via* 7 cours d'eau de type méditerranéen. Au Sud, l'étang communique grâce à des « passes » avec le canal du Rhône à Sète. La lagune de Mauguio présente un gradient de salinité allant de 9 à 25 dans la partie la plus continentale (à l'Est), et la partie maritime de l'étang peut atteindre un maximum de 31 (à l'Ouest). La température des eaux de l'étang évolue entre 6,5°C et 23,6°C. Cet étang présente un statut d'eutrophisation extrême, il est classé en mauvais état pour l'eutrophisation et est donc parmi les lagunes les plus dégradées du Languedoc-Roussillon (IFREMER 2009a, b).

- L'étang de Berre

Situé à l'Ouest de Marseille, l'étang de Berre est la plus grande lagune du littoral méditerranéen français avec une superficie de 15 500 ha ; sa profondeur maximale atteint 9 m. Il s'étend sur 20 km de long entre les communes de Saint-Chamas, Istres, Martigues et Vitrolles. Son bassin versant naturel (*i.e.* en dehors des apports de la Durance pour le fonctionnement de l'usine de Saint-Chamas) est de 1 600 km². Avec 57 communes et près de 600 000 habitants, le bassin versant est fortement anthropisé. L'étang reçoit les apports d'eau douce de quatre rivières : l'Arc, la Touboule, la Cadière et la Durançole. La lagune communique avec la mer au Sud-Ouest grâce au canal de Caronte au niveau de Martigues. Au cours du temps, l'étang a connu des conditions de salinité variables tantôt étang d'eau douce à l'époque romaine, tantôt lagune saumâtre. Toutefois, depuis l'ouverture en 1966 de la centrale électrique de Saint Chamas au Nord de l'étang, de grands volumes d'eau douce chargée de limons ont été déversés dans l'étang (allant jusqu'à 7,4 fois le volume d'eau de l'étang par an estimé à 900 Mm³, Gouze 2008). Toutefois, depuis 2006 les quotas de volume d'eau douce déversés dans l'étang par l'usine ont été fixés à 1,2 Mm³ soit environ 1,3 fois le volume de l'étang par an. Cet apport induit un gradient de salinité des eaux de fond de l'étang allant de 27 au Nord à 33 au Sud (en moyenne annuelle). Une forte saisonnalité est observée avec un minimum de salinité de 24,4 en hiver et un maximum de 36 en été. La température des eaux de fond de l'étang oscille entre 6,5°C et 27,7°C (comm. pers. Gipreb). L'étang est classé « médiocre » pour son niveau d'eutrophisation de par les apports en azote et en phosphore des tributaires naturels, du canal EDF et des stations d'épuration (Mayot et al. 2011).

2.2.3. Echantillonnage

Les soles ont été échantillonnées en milieu marin dans le golfe du Lion entre Port-Vendres et Bandol et en milieux lagunaires : étangs de Canet-en-Roussillon, de Thau, de Mauguio (Or) et de Berre (Figure 2.5). Les individus ont été récoltés soit directement auprès des pêcheurs des zones échantillonnées, soit par des campagnes d'échantillonnage de l'IFREMER (missions Médits 2006 et 2008, Mermed4) ou par d'autres campagnes (programme « Ichtyo-Berre »). Les soles prélevées en 2000 et 2001 au large du Rhône et des Saintes-Maries-de-la-Mer proviennent des échantillonnages réalisés lors de la thèse d'Audrey Darnaude (2003). Les individus des lagunes de Thau et Mauguio (automne 2003, 2004, 2008) ainsi qu'une partie des individus de Berre (automne 2008) ont été collectés auprès des pêcheurs, alors que celles des lagunes Canet-en-Roussillon et du reste des soles de Berre (automne 2008) ont été obtenues par des pêches expérimentales (utilisation de capéchades⁶). Par ailleurs, une partie des soles collectées sur la façade du golfe du Lion entre Port-Vendres et Bandol ont été achetées auprès des pêcheurs durant l'hiver 2008 et le printemps 2009. De plus, des essais de capture de *Solea solea* provenant des faibles profondeurs du Rhône ont été effectués durant trois années (printemps 2009, 2010 et 2011). Ces tentatives n'ont pas permis la capture de *Solea solea*, mais ont permis la capture de *Pegusa impar* (Bennett, 1831) qui ne sont pas analysées dans cette étude.

⁶ Engin de pêche composé d'un filet droit de petite maille, d'une longueur de 50 à 80 m et d'une hauteur de 1 à 2 m qui joue le rôle de barrière (paradière), et d'un tour de forme triangulaire donc chaque extrémité est prolongée d'un verveux.

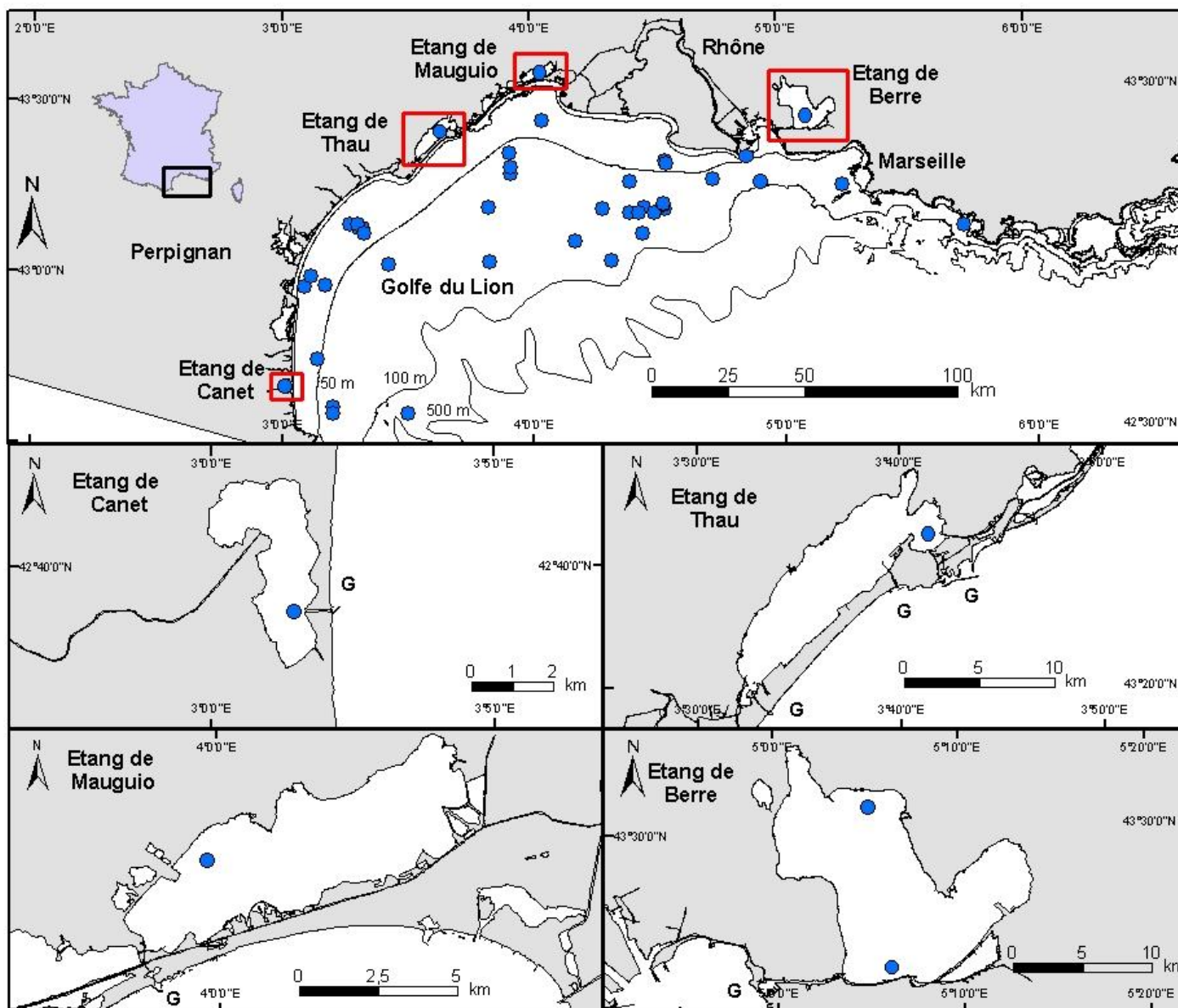


Figure 2.5 : Carte du golfe du Lion présentant les localisations des stations d'échantillonnage, ainsi qu'un zoom sur chaque lagune étudiée. Les points bleus représentent les stations échantillonnées. G = grau

2.3. Les otolithes : la « boîte noire » des téléostéens

2.3.1. Généralités

Le terme sclérochronologie est formé des racines grecques « *skléros*, *khronos* et *logos* » respectivement dur, temps et étude ; c'est donc une discipline qui vise à reconstruire l'histoire de vie des individus au cours du temps, par l'étude de leurs pièces calcifiées. Trois principaux types de pièce se sont avérés porteurs d'information : les écailles, les vertèbres et les otolithes. L'étude de ces pièces a donné trois spécialités : la scalimétrie, la squelettochronologie et l'otolithométrie. Lors de cette thèse, seules les techniques d'otolithométrie ont été utilisées.

- Fonction

Les otolithes (« *oto* » oreille et « *lithos* » pierre) sont des concrétions minéralisées de carbonate de calcium (CaCO_3) de l'oreille interne des téléostéens. L'oreille interne, qui existe chez tous les vertébrés gnathostomes, est chez les téléostéens une structure paire de chaque côté de la tête, près de l'encéphale moyen (Figure 2.6A).

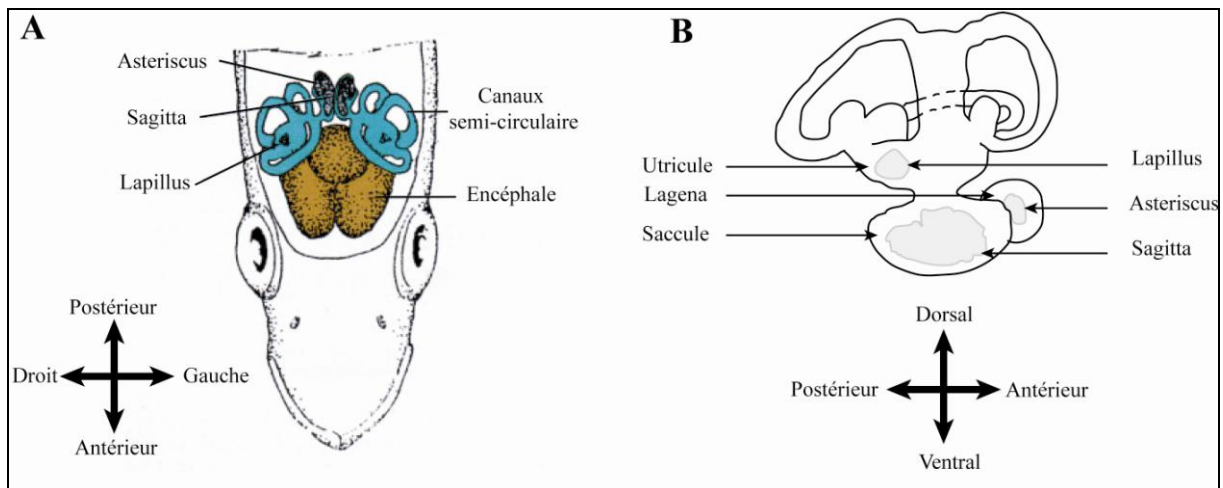


Figure 2.6 : Schéma de la position des otolithes de l'oreille interne des téléostéens (A), structure de l'oreille interne et position des otolithes dans les sacs otiques (B), modifié d'après Secor et al. (1992).

L'oreille interne fonctionne comme un système auditif qui détecte les ondes sonores, et vestibulaire qui détecte les accélérations linéaires et angulaires. Elle participe donc aux mécanismes d'audition et d'équilibration (Popper & Combs 1980, Popper et al. 2005). Elle est formée de trois canaux semi-circulaires en position orthogonale les uns par rapport aux autres

qui permettent cette fonction d'équilibration. Les canaux s'ouvrent dans une série de grandes chambres d'interconnexion ou sacs otiques qui contiennent un tissu sensoriel, la macula composée de cellules ciliées (chaque cellule étant tapissée de multiples kinocils), dont le rôle est la détection des accélérations linéaires et des sons. Les trois sacs otiques (sacculé, utricule, lagena) contiennent les otolithes (*sagitta*, *lapillus*, *asteriscus* : Figure 2.6B) qui sont des mécanorécepteurs qui stimulent les kinocils de la macula (Wright et al. 2002). Les trois paires d'otolithes sont de forme et de taille variables, et c'est généralement la *sagitta* (le plus gros otolithe) qui est utilisée en otolithométrie. Les otolithes présentent trois plans d'orientation identiques à ceux du téléostéen (sagittal, frontal, transversal). En outre, la *sagitta* présente une face interne ou proximale arborant une gouttière ou *sulcus acusticus* qui est en contact avec la macula, la face externe ou distale permet quant-à elle d'observer les marques de croissance (Wright et al. 2002).

- Formation

Malgré une signalisation des otolithes dès la fin du XIX^{ème} siècle (Reibisch 1899), c'est avec la découverte des marques d'accroissement journalier par Pannella (1971) que l'otolithométrie s'est développée et que les thématiques de recherche sur les téléostéens se sont élargies (Campana 1999, Secor 1999, Campana 2005). En effet, l'étude des otolithes permet les estimations d'âge annuel et journalier, l'estimation des paramètres de croissance durant les différentes phases de vie des individus, et d'aborder la dynamique des populations, ou encore la reconstruction des environnements de vie par la microanalyse chimique (étude des concentrations en éléments traces, Campana 2005). C'est pour cette grande variété de possibilités d'étude que les otolithes sont considérés comme la « boîte noire » des téléostéens (Lecomte-Finiger 1999).

Les otolithes se forment à partir d'un ou plusieurs élément(s) granulaire(s) partiellement calcifié(s) qui est(sont) exocyté(s) par les cellules épithéliales de l'oreille interne (Wright et al. 2002). Ces granules sont les composants principaux du *primordium* qui est la zone centrale à partir de laquelle l'otolithe se développe. Les otolithes sont les premières pièces calcifiées qui se développent dès le début de l'ontogenèse (Lecomte-Finiger 1999, Wright et al. 2002). Les otolithes sont des structures minéralisées acellulaires (Campana & Neilson 1985), dont la croissance s'effectue par accumulation de couches calciques et protéiques concentriques d'épaisseur variable sur toute sa surface. Composés majoritairement de carbonate de calcium (90-99%) et d'une matrice protéique (formée de plusieurs protéines

Degens et al. 1969, Allemand et al. 2007, Jolivet 2009) qui sont cristallisés sous forme d'aragonite⁷, de calcite (rare) et/ou de vaterite (Carlström 1963, Bowen II et al. 1999, Tomas & Geffen 2003, Morat et al. 2008b, Tabouret 2009, Tabouret et al. 2010), les otolithes renferment de nombreux éléments chimiques (plus de 31 d'après Campana 1999).

Bien que leur composition soit dominée par les éléments de la matrice carbonatée (Ca, O et C : éléments majeurs), ils renferment de nombreux éléments mineurs (> 100 ppm : Na, Sr, K, S, N, Cl et P) et traces (< 100 ppm : Ba, Mg, Mn, Zn, Fe, Al, Pb, etc.). Selon les auteurs, les éléments (majeurs, mineurs et traces) peuvent provenir soit des masses d'eau dans lesquelles les téléostéens évoluent (Farrell & Campana 1996, Campana 1999), soit de leur alimentation (Kennedy et al. 2000, Solomon et al. 2006). Dans les deux cas, ces éléments doivent franchir diverses « barrières » physiologiques avant de cristalliser dans les otolithes (Figure 2.7).

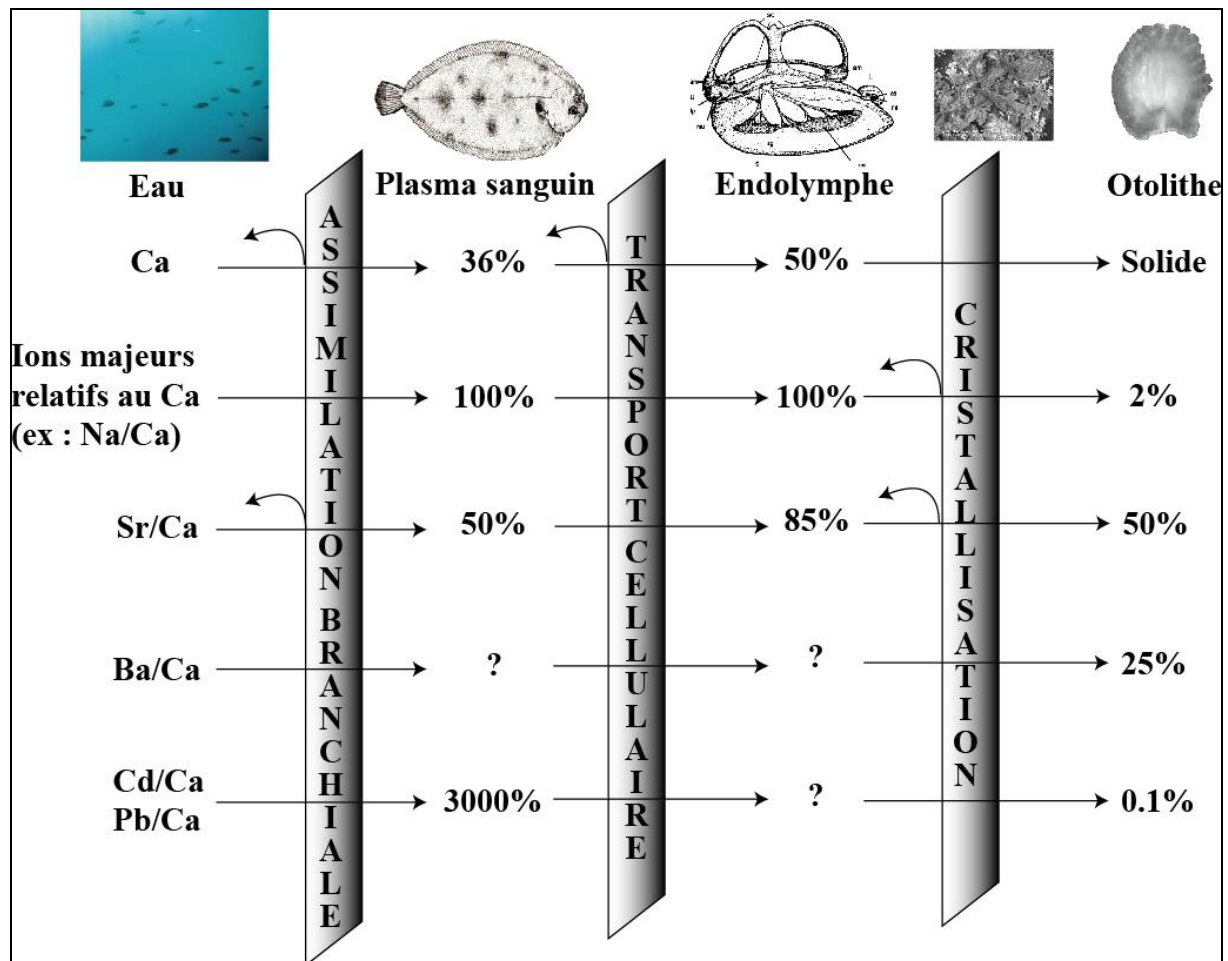


Figure 2.7 : Schéma de la voie branchiale d'assimilation des éléments chimiques vers les otolithes aux travers des « barrières » physiologiques (modifié d'après Campana 1999). Les pourcentages correspondent à une estimation des taux de transfert.

⁷ Dans cette forme, la cristallisation du carbonate de calcium est orthorhombique.

En effet, les éléments passent dans le plasma sanguin au travers la « barrière » branchiale (pour l'eau) ou intestinale (pour l'alimentation) grâce à des mécanismes d'osmorégulation ; les éléments passent alors dans l'endolymphe par un transport cellulaire ou extracellulaire avant de cristalliser dans les otolithes (Mugiya 1974, Payan et al. 1997, Campana 1999, Borelli et al. 2001, 2003a, b, Allemand et al. 2007). Les éléments chimiques se retrouvent alors piégés dans l'otolithe soit par substitution du calcium (SrCO_3 ou MgCO_3 etc.), soit par co-précipitation avec les molécules structurales de la matrice de l'otolithe (Campana 1999).

- Spécificité de forme

Les otolithes présentent une spécificité de forme, et ont été utilisés comme un outil de classification et d'identification des espèces (L'Abée-Lund 1988). Cette spécificité suggère une composante génétique de la forme des otolithes (Vignon & Morat 2010). En outre, de nombreuses études ont montré que la forme des otolithes était également sous influence environnementale et permettait la discrimination de populations locales (Campana & Casselman 1993, Tracey et al. 2006, Mériçot et al. 2007, Morat et al. 2008b). De plus, la spécificité de forme des otolithes a été très largement utilisée pour la détermination des régimes alimentaires d'espèces ichtyophages (Barrett et al. 1990, Lilliendahl & Solmundsson 2006).

- Structure d'accroissement

Outre la spécificité de forme, les otolithes présentent des structures d'accroissement qui se forment régulièrement sur une échelle de temps allant d'un rythme circadien (journalier) à annuel (Wright et al. 2002). Les structures saisonnières ou annuelles de la croissance se caractérisent par l'alternance de bandes opaques et de bandes translucides en lumière transmise (et inversement en lumière réfléchie). Généralement, l'association de ces deux types de marques de croissance correspond à une année de la vie des individus. Les structures d'accroissement à rythme journalier ou marque de croissance primaire se caractérisent généralement par l'alternance de bandes plutôt claires, riches en aragonite (zone-L pour light en lumière transmise) et de bandes plus sombres, riches en matrice organique (zone-D pour dark en lumière transmise : Figure 2.8). Toutefois, des travaux récents semblent suggérer un processus plus complexe (Jolivet 2009). L'épaisseur de ces zones est variable en fonction de l'histoire de vie des individus (Morales-Ñin 2000, Wright et al. 2002) et selon l'axe de croissance utilisé. Les mécanismes de régulation de ces accroissements sont peu

connus mais semblent être sous contrôle hormonal *via* un complexe pinéal-hypophysaire (Morales-Ñin 2000, Wright et al. 2002).

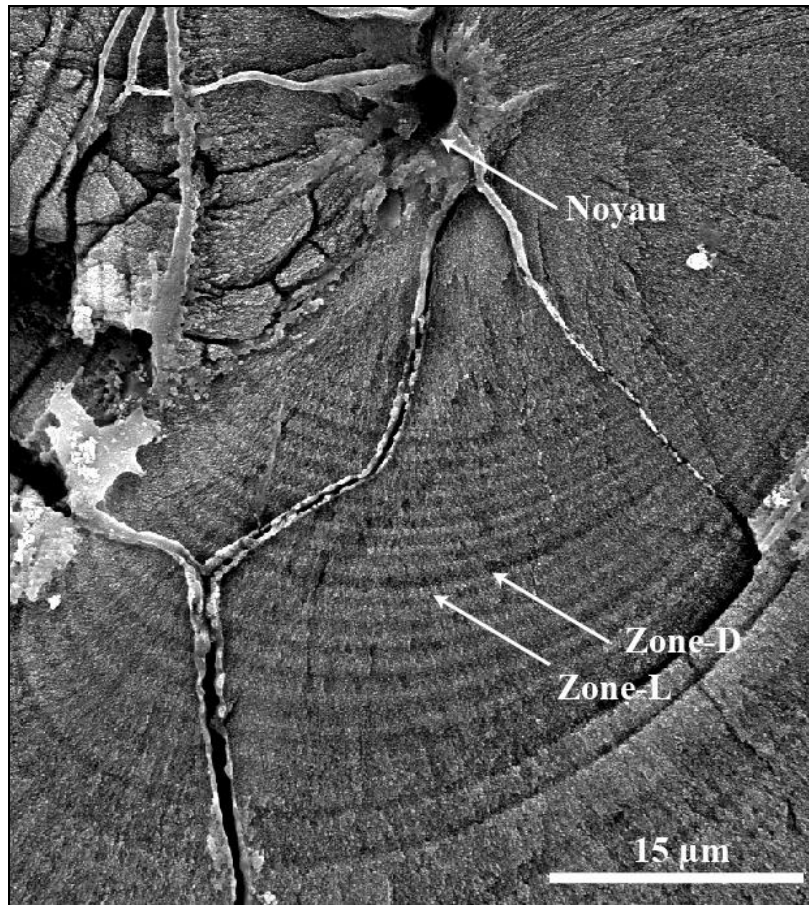


Figure 2.8 : Coupe fine d'un otolithe de *Solea solea* observé au microscope électronique à balayage (E = 25 kV), les marques de croissance sont clairement visibles (Photo Bezac & Morat).

La croissance des otolithes est continue, même lors d'arrêt de la croissance somatique, où elle ralentit, ainsi que lors de périodes de stress (carence alimentaire, reproduction, etc.). L'estimation de l'âge et des paramètres de croissance des otolithes permet de mieux appréhender les différentes phases du cycle de vie des espèces. En effet, l'estimation de l'âge des individus a permis dans de nombreuses études d'estimer les durées de vie larvaire des individus, moment clé de la dispersion des espèces. En outre, le taux de croissance de l'otolithe varie en fonction des paramètres environnementaux : température, apports en nourriture, oxygène dissous, etc. (Morales-Ñin 2000). L'étude des durées de vie larvaire ainsi que celle du taux de croissance au cours de la première année de vie des soles devrait permettre de mieux appréhender ces phases du cycle de vie et notamment de connaître les milieux favorables à la croissance des soles. En effet, chez la sole une relation linéaire existe entre la longueur des otolithes et celle des individus (Morat et al. 2008a).

- Microanalyses chimiques et isotopiques

Depuis les années 1980 (Morales-Nin 1985, Edmonds et al. 1989, Kalish 1989), l'étude de la composition chimique et isotopique des otolithes a permis le développement de nombreuses thématiques, telles que l'étude des schémas migratoires et des histoires environnementales des espèces, le lien entre le métabolisme et les événements ontogénétiques et la discrimination des stocks.

Les concentrations en strontium (Sr) et calcium (Ca) étant beaucoup plus faibles en eau douce qu'en eau de mer (de Pontual & Geffen 2002), de nombreuses études sur le rapport Sr/Ca des otolithes ont été menées afin de mieux appréhender les histoires migratrices des espèces (Casselman 1982, Limburg 1995, Gillanders 2005, Swanson et al. 2010). D'autres études ont également montré que ce rapport était corrélé à la salinité ambiante, toutefois il semblerait surtout refléter le rapport Sr/Ca de l'eau plutôt que la salinité. Toutefois, ce rapport plus faible lors du passage des individus en eau dessalée peut permettre de retracer l'histoire migratrice des individus.

La composition de l'otolithe peut être affectée par de nombreux facteurs tels que la métamorphose et la reproduction. Ces processus biologiques peuvent jouer sur la disponibilité des éléments et leur incorporation dans les otolithes (de Pontual & Geffen 2002). Chez la sole, ce rapport montre une décroissance durant la vie larvaire jusqu'à la métamorphose (de Pontual et al. 2003) probablement en relation avec un fort métabolisme durant cette phase de la vie. De même, chez l'anguille japonaise, une forte diminution de ce rapport couplée à une augmentation de la taille des micro-accroissements est observée lors de la métamorphose de la larve leptocéphale en civelle (Arai et al. 1997). La reproduction peut également influencer la composition chimique des otolithes. En effet, la gamétogenèse nécessite la remobilisation des réserves énergétiques que sont les tissus adipeux qui incorporent des éléments chimiques. Cette remobilisation des réserves peut donc accentuer les fluctuations de certains éléments dans les otolithes (de Pontual & Geffen 2002). Par exemple, la vitellogenèse nécessite du calcium et peut induire des diminutions de calcium dans les otolithes. Des variations en Ca, Sr, Na et K ont également été liées à l'activité de reproduction (de Pontual & Geffen 2002).

Toutefois, les applications principales de l'étude de la microchimie des otolithes sont la discrimination des stocks et l'étude de la connectivité. Cette discrimination se base sur les empreintes élémentaires des otolithes induites par la physiologie et/ou l'environnement (Campana 1999). Elle est réalisée soit sur l'étude d'otolithes entiers, soit sur celle de zones spécifiques. La discrimination de stocks par l'étude d'otolithes entiers s'appuie sur le fait que

des individus vivant dans des habitats différents acquièrent des caractéristiques chimiques (empreintes) différentes, et pourront être séparés après des analyses statistiques adéquates. Ce type d'approche a été mis en œuvre dans de nombreuses études et a permis de distinguer de nombreux stocks (Edmonds et al. 1989, Bowen II et al. 1999, Rooker et al. 2003, Jonsdottir et al. 2006). D'autres s'appuient sur des analyses de certaines parties de la vie des individus par l'analyse de la composition chimique de certaines zones des otolithes après ablation laser. Ce type d'approche, plus précis, permet de différencier des stocks en fonction des stades de vie des individus (Gillanders 2002, Outridge et al. 2002, Arai et al. 2007), mais également les changements d'habitats (Hamer et al. 2006, Lord-Daunay 2009, Tabouret 2009, Mercier 2010, Tabouret et al. 2010).

La composition en éléments majeurs des otolithes (C, O et Ca) a fait que l'étude des ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène a été rapidement mise en place (Radtke 1984, Kalish 1991, Gao et al. 2001a, Dufour et al. 2007). En effet, comme dans de nombreux carbonates, une relation importante lie la température, la salinité et le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes (voir §2.3.4.) et de nombreuses équations de rétro-calcul de température ont été proposées (Panfili et al. 2002). Le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes (*cf.* chapitre 2) est, lui, lié d'une part au carbone métabolique et d'autre part au carbone inorganique dissous de l'eau (Solomon et al. 2006). Les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène des otolithes constituent donc un bon marqueur des masses d'eau fréquentées par les téléostéens. Comme les empreintes élémentaires, leur étude permet la discrimination de stocks et/ou de populations en fonction des stades de vie. En effet, ils ont notamment permis d'identifier des stocks reproducteurs de harengs (Gao et al. 2001a). Ils ont également permis de caractériser des cycles de vie comme par exemple dans le lagon de Taiaro (Tuamotu, Polynésie Française) où il a été montré que les individus du lagon effectuent l'ensemble de leur cycle de vie dans celui-ci, sans passer par une phase larvaire océanique (Blamart et al. 2002).

- L'otolithe de *Solea solea*

La sole commune présente un otolithe (*sagitta*) à forme elliptique avec un *sulcus acusticus* (sillon) placé sur l'axe longitudinal de l'otolithe, l'*ostium* est tubulaire et long alors que le *cauda* est rond-ovale : le *sulcus acusticus* est dit hétérosulcoïde médian (Tuset et al. 2008). La partie antérieure de l'otolithe est ronde et présente de part et d'autre du sillon le rostre et l'anti-rostre (Figure 2.9) ; la partie postérieure est plutôt aplatie.

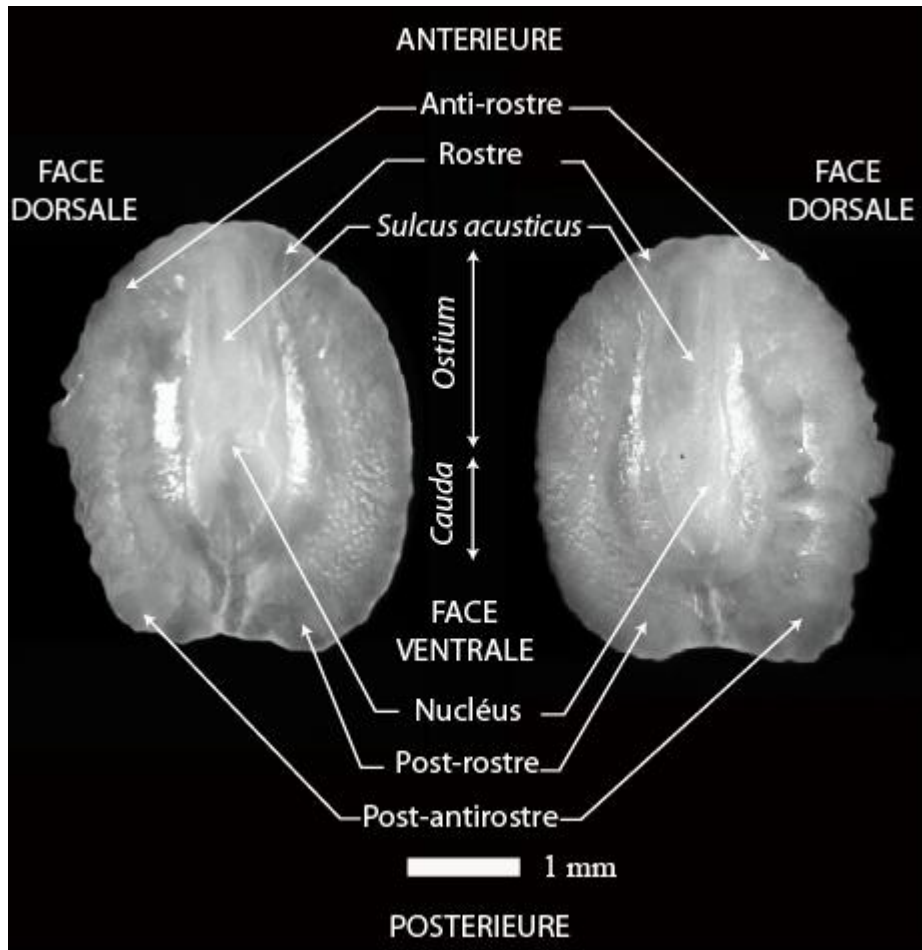


Figure 2.9 : *Sagitta* gauche (à gauche) et droite (à droite) de *Solea solea* en face proximale.

Chez la sole commune, la *sagitta* et le *lapillus* sont présents dès l'éclosion (Lagardère & Chaumillon 1988). Jusqu'à l'ouverture de la bouche, leur croissance est similaire, au-delà la croissance de la *sagitta* est plus rapide. L'*asteriscus* n'apparaît que plus tard (stade 4b : début de la migration oculaire, cf. Figure 2.3). De nombreuses modifications morphologiques, dues aux transformations physiologiques et biologiques de la sole, apparaissent sur les otolithes durant la métamorphose. Le labyrinthe subit une rotation de 90° par rapport à sa position initiale, et au terme de la migration de l'œil gauche, les otolithes gauches se retrouvent au-dessus des droits, face au côté aveugle du poisson (Amara 1995). Comme chez

de nombreux « poissons plats⁸ », la fin de la métamorphose se caractérise par l'apparition sur les otolithes de centres de nucléation accessoires⁹. Alors qu'avant la métamorphose les otolithes des larves de soles présentent une symétrie bilatérale, ceux des jeunes sont asymétriques. Cette asymétrie se caractérise notamment par un nucleus de la *sagitta* droite postérieur par rapport à celui de la *sagitta* gauche (Figure 2.9).

Les *sagittae* droite et gauche de sole montrent également des différences de masses significatives en faveur des gauches allant de 12,7% chez les jeunes soles à 6,8% chez les adultes (Mérigot et al. 2007, Morat et al. données non publiées). Les *sagittae* droites et gauches montrent également des différences significatives en certains éléments et ratios isotopiques (Loher et al. 2008) Des différences significatives ont été obtenues pour trois éléments ; deux présentent des concentrations supérieures dans l'otolithe droit (strontium et lithium) alors que le plomb est plus concentré dans l'otolithe gauche (Morat et al. données non publiées). Les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène ne montrent pas de différences significatives, toutefois des valeurs légèrement plus faibles sont observées dans l'otolithe gauche (Morat et al. données non publiées). Ces différences en masse, mais également en concentrations élémentaires, entre les deux otolithes apparaissent probablement après la métamorphose et/ou après l'installation benthique des soles (Graf & Baker 1983, Toole et al. 1993). Ces différences peuvent être dues à des différences de taux de croissance entre les deux otolithes (Sogard 1992, Fischer & Thompson 2004, Helling et al. 2005). De plus, Lychakov & Rebane (2000) et Popper et al. (2005) suggèrent que la sensibilité de l'oreille interne serait liée à la masse des otolithes. L'asymétrie de masse observée en faveur de l'otolithe gauche (situé sous le droit) pourrait donc accroître cette sensibilité de l'oreille interne. Les différences observées dans les concentrations en éléments et en ratios d'isotopes stables pourraient être liées aux mécanismes de bio-minéralisation des otolithes et notamment aux mécanismes de transport des éléments constitutifs des otolithes (Mayer-Gostan et al. 1997). Les asymétries de « forme », de masse ainsi que les différences élémentaires (Sr, Li, Pb, $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$) suggèrent que les *sagittae* droite et gauche de *Solea solea* ne sont donc pas interchangeables comme cela peut être fait chez les poissons « ronds » classiquement. Les

⁸ Les poissons plats sont des téléostéens qui vivent à proximité du fond couchés sur une de leur face (droite ou gauche) et dont l'œil de la face aveugle a migré sur la face supérieure.

⁹ Les centres de croissance accessoires sont formés à l'extérieur du noyau de l'otolithe et conduisent à de nouveaux plans de croissance à partir desquels de nouvelles séries d'accroissements apparaissent. La formation de ces structures est souvent liée à des périodes de transition dans le cycle de vie, comme l'est la métamorphose (Panfili et al. 2002).

analyses chimiques et isotopiques menées dans cette étude ont donc été réalisées sur des *sagittae* gauches, alors que les études menées sur la croissance des individus ont été réalisées majoritairement sur les *sagittae* droites.

2.3.2. Estimation de l'âge et des paramètres de croissance

L'estimation des paramètres de croissance a été réalisée sur les *sagittae* malgré la présence de modification des axes de croissance. Ce choix a été stimulé par l'absence des *lapilli* dans les échantillons extraits préalablement à ce travail ; en effet les *lapilli* sont préconisés chez l'étude des poissons plats par Amara et al. (1994). Après extraction des otolithes par coupe frontale du crâne des soles, ils ont été nettoyés à l'eau miliQ, séchés et conservés à sec dans des cryotubes. L'estimation de l'âge journalier des juvéniles de soles a été réalisée par une coupe transversale d'otolithe droit (Figure 2.10).

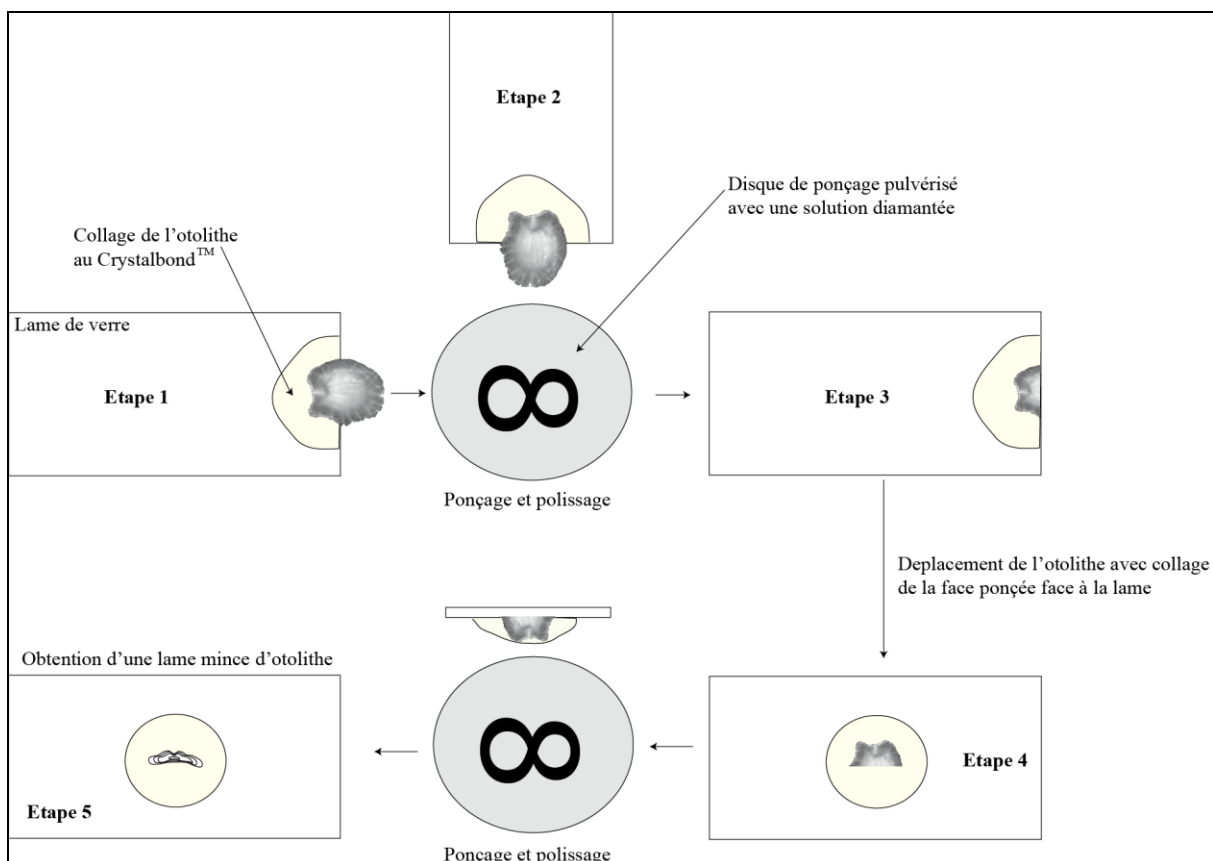


Figure 2.10 : Schéma de ponçage d'un otolithe en coupe transversale. Le signe (∞) montre le type de mouvement nécessaire au ponçage et polissage pour effectuer le moins de marques possibles.

Les otolithes sont placés sur le bord d'une lame de verre à bord rodé, le nucleus est placé au plus proche du bord de la lame mais sans jamais le dépasser. L'otolithe est alors collé grâce à une résine thermoplastique (Crystalbond™). La partie de l'otolithe dépassant de la

lame est alors rodée par ponçage sur du papier abrasif à grain décroissant (Ø 2 400, 1 200) puis polie avec une solution diamantée (Ø 10, 3, ¼ µm). L'otolithe est alors décollé par chauffage, placé au centre de la lame (partie poncée vers la lame) et poncé comme précédemment. Cette technique nécessite une surveillance au microscope afin de ne pas dépasser le nucleus.

Les lames sont alors observées au microscope photonique (grossissement 1 000), numérisées grâce à une caméra numérique (Médiacybernétic™ évolution LS color). Ces images sont réalisées sur l'axe de croissance allant du nucléus au bord de la face ventrale. Elles sont alors assemblées en fonction de points homologues par le logiciel Photostitch (© Canon). Les marques de croissance sont dénombrées et mesurées grâce au logiciel TNPC (traitement numérique des pièces calcifiées Noesis™-Ifremer). Les durées de vie larvaires des soles ainsi que leur âge à la capture sont alors estimés et les mesures de distances inter-marques permettent l'estimation du taux de croissance absolue (TCA).

$$TCA = \frac{S2 - S1}{T2 - T1}$$

Ou S désigne la taille de la pièce calcifiée ou la distance au nucléus d'une marque de croissance à un temps T. Dans le cas où T2-T1 correspond à un jour, le TCA devient un taux de croissance journalier (TCJ).

2.3.3. Préparation des otolithes pour la microchimie

Les otolithes ont été extraits à l'aide de pinces non métalliques, sortis des sacs otiques, nettoyés à l'eau miliQ, séchés et conservés dans des cryotubes. Pour les microanalyses chimiques (par LA-ICPMS) et isotopiques les otolithes sont inclus dans de la résine époxy (Araldite 2020). Après séchage 24 heures à température ambiante, les inclusions sont coupées à l'aide d'une scie à fil diamanté (Escil Ø 300 µm). Les otolithes sont coupés transversalement en passant au plus près du nucléus (pour cela une loupe binoculaire à été adaptée devant la scie à fil). Pour les analyses isotopiques, les coupes ainsi obtenues sont collées sur des lames de verre et polies sur des disques diamantés puis rincées et passées aux ultrasons dans un bain d'eau miliQ. Les coupes pour les analyses chimiques par ablation laser sont collées à des morceaux de lame de verre (L = 6 mm, l = 5 mm), polies et passées aux ultrasons comme précédemment. Les otolithes analysés en entier sont passés préalablement

aux ultrasons et à l'eau miliQ. Le Centre d'Océanologie de Marseille ne disposant pas de salle blanche, les manipulations sur les otolithes pour les analyses chimiques ont été réalisées dans les conditions les plus propres possibles, le passage aux ultra-sons ayant pour effet de limiter de possibles contaminations la surface de l'otolithe à analyser.

2.3.4. Isotopes stables du carbone et de l'oxygène

Les isotopes sont des éléments chimiques qui ont un même nombre d'électrons et de neutrons mais un nombre de protons différents. Cette différence confère aux différents isotopes des masses différentes. Par exemple, l'oxygène et le carbone possèdent 3 isotopes : ^{12}C , ^{13}C , ^{14}C et ^{16}O , ^{17}O , ^{18}O . Dans la nature, les isotopes ne sont pas présents dans les mêmes proportions. En effet, le ^{12}C est majoritaire avec 98,89% et le ^{13}C représentant seulement 1,11%, alors que pour l'oxygène le ^{16}O est présent à 99,76% et le ^{18}O à 0,20% (Marshall et al. 2007). Les masses des différentes formes isotopiques leur confèrent des propriétés physico-chimiques, des vitesses de réaction et des constantes d'équilibre différentes. Au cours des réactions physiques, chimiques et biologiques un fractionnement isotopique apparaît, aboutissant à des rapports isotopiques différents entre le réactif et le produit formé. Les variations d'abondances des isotopes en milieu naturel résultent de ce fractionnement.

Les ratios d'isotopes stables du carbone et de l'oxygène ont été mesurés dans les otolithes, soit sur des otolithes entiers soit sur des zones particulières. Dans le 1^{er} cas, les otolithes entiers ont été broyés pour avoir une signature globale des individus de certains sites. Toutefois, la majorité des analyses a été réalisée sur une portion particulière (nucleus et bord pour l'essentiel) sur des coupes d'otolithe. L'échantillonnage du carbonate de calcium nécessaire aux analyses isotopiques est réalisé à l'aide d'un microMill (New Wave Research). Cet appareil permet d'obtenir des microéchantillons sur des zones précises de l'otolithe grâce à une micro-perceuse pilotée par ordinateur et d'une caméra vidéo (IAI CV-S3200). Les « spots » réalisés mesurent 150 μm d'épaisseur et de profondeur, la vitesse de rotation du foret est de 24 $\mu\text{m s}^{-1}$ avec 25% de la vitesse maximale. De la poudre de carbonate de calcium a ainsi été récoltée dans la zone correspondant à la phase de vie larvaire des soles (zone du nucléus), mais également sur les bords des otolithes et durant la période estivale de la première année de vie des individus. Les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène sont alors mesurés grâce à un analyseur Finnigan Mat Delta associé à un spectromètre de masse. Afin d'éliminer toute trace de matière organique les échantillons sont préalablement passés

45 min à 380°C. Les rapports en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ sont donnés après corrections par rapport à l'échantillon de référence (Vienna Pee Dee Belemnite) sous la forme de $\delta X\%$ (ou X est l'élément considéré, C ou O dans notre cas).

$$\delta X_{\text{échantillon}} = \left(\frac{R_{\text{échantillon}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) * 10^3$$

Les analyses des isotopes stables du carbone et de l'oxygène ont été réalisées au laboratoire des sciences du climat et de l'environnement (LSCE) de Gif-sur-Yvette en collaboration avec Dominique Blamart.

2.3.5. *Microanalyses chimiques des otolithes*

- Analyse des otolithes en solution

L'analyse des otolithes entiers en solution fournit une image moyenne de l'ensemble de la vie des individus. En effet, la dissolution de l'otolithe libère les éléments chimiques fixés durant toute la vie d'un individu. Les otolithes sont analysés en ICPMS (Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry : mass 700, Varian, Inc. Corporate Headquarters, Palo Alto, CA, USA) ou en ICPAES (Inductively Coupled Plasma Atomic Emission Spectroscopy, Vista-Pro Varian, Inc. Corporate Headquarters, Palo Alto, CA, USA). Chaque otolithe est dissout dans 2 ml d'acide nitrique Suprapur à 65%. La solution est minéralisée durant deux heures à 110-120°C et le minéralisât est repris dans 5 ml d'acide nitrique suprapur à 5%. Une solution multi-élémentaire (ASTASOL MIX MO101, Analytika, Prague, République Tchèque) est utilisée pour la réalisation de la gamme étalon nécessaire au calcul des concentrations élémentaires dosées. De l'indium à 0,1 mg l⁻¹ est utilisé comme standard interne, et la qualité de l'analyse a été évaluée grâce à plusieurs standards de référence. Un standard international le Bone Meal (NIST SRM1486), deux standards internes le TORT 2 (hépatopancreas de langouste du National Research Council, Canada) et un broyat d'otolithes (comm. pers. Steven E. Campana). Ces analyses ont permis le dosage de 12 éléments chimiques (cf. chapitre 6). Ces analyses ont été effectuées au Centre Commun d'Analyse de l'Université de La Rochelle en collaboration avec Michel Robert.

- Analyses des otolithes par LA-ICPMS

L'analyse des éléments par ablation laser repose sur l'utilisation d'un faisceau laser de grande énergie focalisé dans la zone à analyser. Ce faisceau permet de volatiliser la matière sans mise en solution préalable limitant ainsi les risques de contamination. Cette matière est alors véhiculée par de l'hélium vers un ICPMS (Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometer) Elan DRC II (Perkin Elmer, Shelton, Connecticut, USA). Cette technique permet l'analyse de zones réduites (quelques μm) et ainsi d'avoir une résolution spatiale des éléments très fine.

Le laser 360 femto-seconde a une impulsion de courte durée et donc un fractionnement des éléments réduits (particules fines $< 200 \text{ nm}$) qui sont mieux atomisés par le plasma d'argon. Ce type d'ablation, qui permet une analyse plus fine, est appelé « ablation froide ». Le laser utilisé (Alfamet, Novalase, France) présente une source lumineuse de type IR (1 030 nm) et peut fonctionner à haute cadence de tir ($< 10\,000 \text{ Hz}$). Il présente également une platine mobile selon deux axes (X, Y). Cette mobilité de l'échantillon permet d'accéder ainsi à une multitude de stratégies d'ablation. Nous avons choisi de réaliser des profils continus en 2D scan avec un faisceau laser de $10 \mu\text{m}$ et une oscillation de $10 \mu\text{m}$. Les ions formés dans le plasma d'argon sont introduits dans le spectromètre de masse après un passage par une interface. Cette interface permet d'extraire les ions du faisceau central du plasma et de créer un vide primaire mais également de refocaliser le faisceau d'ions. Ces ions sont alors sélectionnés en fonction de leur rapport M/Z (ou M est la masse atomique de l'atome considéré et Z son nombre de charge) par un filtre de masse quadripolaire puis détectés par un multiplicateur d'électrons (Figure 2.11).

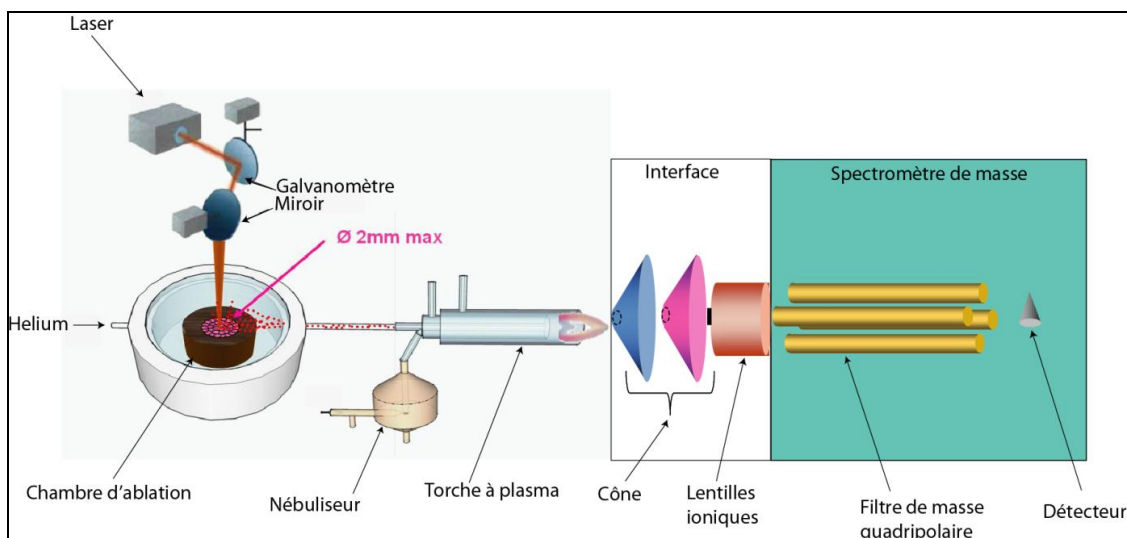


Figure 2.11 : Schéma du couplage d'une source d'ablation laser à un ICPMS (comm. pers. Christophe Pecheyran).

Les verres certifiés NIST 614, 612 et 610 (National Institute of Standard and Technology) ont été utilisés comme échantillons de référence (<http://www.nist.gov/srm/>). Le CRM Nies 22 (Certified Reference Material, <http://www.nies.go.jp/labo/crm-e/otolith.html>) préparé à partir d'otolithes de lutjan rouge (*Lutjanus sebae*), a été utilisé comme référent otolithe après réalisation de pastille (interne au Laboratoire de Chimie Analytique, Bio-Inorganique de l'Environnement : LCABIE). Pour ce matériel les valeurs de Ba, Ca, K, Mg, Na et Sr sont certifiées, et des valeurs de références sont données pour le Cd, Cu, Pb et Zn (Annexe 1).

Les lames portant les coupes d'otolithes sont introduites dans la chambre d'ablation. Un transect d'ablation de l'otolithe est alors défini. Ce profil commence 100 µm avant le nucléus afin de se prémunir des effets de « blast » et se termine sur le bord de l'otolithe en face ventrale. Le faisceau laser utilisé est de 10 µm avec oscillation de 10 µm et une énergie de 47 µJ / pulse. Lors de ces analyses le Ca est utilisé comme étalon interne. Les profils en Sr/Ca, Ba/Ca, Na/Ca, Mg/Ca et Mn/Ca ont été obtenus.

Les analyses de la composition chimique des otolithes par ablation laser ont été réalisées au LCABIE de l'université de Pau et des Pays de l'Adour en collaboration avec Christophe Pecheyran.

2.3.6. Analyses d'eau pour le dosage des éléments traces

Le matériel utilisé pour les prélèvements, le stockage et les analyses des eaux (bouteilles de prélèvements, tubes de stockage et de dilution, embouts de pipettes, seringue et support de filtration) a été préalablement nettoyé à l'acide nitrique (10%) et abondamment rincés avec de l'eau milliQ. Séché sous hotte, le matériel a été stocké dans des poches en plastique avant utilisation. Des filtres PVDF Whatmann, de porosité 0,45 µm et de ϕ 25 mm, ont été nettoyés dans de l'acide nitrique 2% aux ultrasons pendant 10 minutes, rincés abondamment à l'eau MilliQ, séchés sous hotte à flux laminaire et stockés dans des boîtes adaptés et propres. L'acide nitrique utilisé pour stabiliser les échantillons (acidification à $\text{pH} < 2$) et préparer les courbes d'étalonnage est de qualité ultrex ou ultrapur.

Des solutions mono-élémentaires de Ca, Sr, Ba, Rb, Cu, Zn et Mn contenant 1 000 µg ml⁻¹ (= ppm) de chaque élément dans une matrice d'acide nitrique à 2% ont été utilisées pour fabriquer une courbe de calibration externe, ainsi que des ajouts dosés en Ba,

Sr, Rb et Mn sur l'eau de mer CASS 5 (NRC CNRC, Canada) certifiée pour le Mn, le Cu et le Zn parmi les éléments recherchés. Dans ce matériau de référence certifié (CASS 5), les concentrations en Sr et Ba ont été déterminées par la méthode des ajouts dosés. Cette approche permet également d'établir une courbe de calibration dans une matrice saline identique à celle des échantillons salins et ainsi réduire de ce fait les effets de matrice potentiels lors des calculs des concentrations dans les échantillons.

Prélèvements et conditionnement des échantillons

Les récipients utilisés pour le prélèvement des eaux (seau, bouteilles) dans le milieu (rivière ou mer) sont abondamment rincés avec l'eau à prélever juste avant le prélèvement. L'échantillon est prélevé dans le seau ou la bouteille à l'aide d'une seringue elle-même rincée trois fois avec l'eau de l'échantillon avant de procéder à la filtration finale de l'échantillon. Un support de filtre équipé d'un filtre PVDF est installé au bout de la seringue remplie afin de démarre la filtration. Les premiers millilitres filtrés sont jetés. Les millilitres suivants servent à rincer le tube de stockage de l'échantillon, puis le tube est rempli d'eau filtrée. De l'acide nitrique ultrex ou ultrapropre est ajouté immédiatement à l'échantillon dans les proportions 0,5 ml pour 50 ml d'échantillon. Les tubes d'échantillons sont stockés entre 1 et 7°C si possible et à l'abri de la lumière (dans une glacière jusqu'au retour au labo) au frigo ou chambre froide jusqu'à préparation et analyse.

Analyses du Ca, Mg, Ba, Sr, Mn, Rb, Cu et Zn.

Compte tenu de la gamme des concentrations rencontrées dans les eaux de rivières et dans les eaux de mer, les échantillons d'eau douce du Rhône ont été dilués 10 fois et ceux de mer 20 fois. La dilution des échantillons permet, d'une part que les concentrations mesurées dans les échantillons soient comprises dans une gamme optimum de l'ICP-MS (DRCII, Perkin Elmer) et d'autre part, de réduire la quantité de sels envoyée dans l'ICP-MS (quantité pouvant conduire à une perte de sensibilité au cours du temps par encrassement de la machine). D'autre part, afin de limiter les effets de matrice liés à l'eau de mer, les gammes d'étalonnage pour les échantillons d'eau de mer ont été réalisées par reconstitution d'une matrice saline par ajout de NaCl dans une proportion similaire à celle de l'eau de mer.

La dilution des échantillons a été réalisée avec de l'acide nitrique ultrapropre à 2%. Lors de cette opération de préparation des échantillons, un étalon interne (Indium) a également été ajouté pour aboutir à une concentration finale d'In de $1 \mu\text{g l}^{-1}$ (ppb) dans

chaque échantillon, étalon de calibration et ajout dosés. L'étalon interne permet de s'affranchir de la dérive de la machine au cours du temps, c'est-à-dire d'une modification de la sensibilité liée à de multiples raisons.

Dans les eaux douces tous les éléments ont été analysés (Ca, Mg, Ba, Sr, Mn, Rb, Cu et Zn), par contre dans l'eau de mer seulement le Ca, Sr, Ba, Mn et Rb l'ont été. Les gammes de concentration des courbes de calibration en fonction des éléments ont été les suivantes : dans les eaux douces :

- Ca, Mg : de 1 à 25 mg l⁻¹ (ppm).
- Sr : de 1 à 50 µg l⁻¹ (ppb).
- Ba, Mn, Rb, Cu, Zn : de 0,1 à 5 µg l⁻¹ (ppb).

La validation des mesures dans les eaux douces a été effectuée grâce à un matériau de référence 'Eau douce SLRS 5 (NRC CNRC, Canada) certifié pour le Sr (53,6 µg l⁻¹), le Ba (14 µg l⁻¹), le Cu (17,4 µg l⁻¹), le Zn (0,845 µg l⁻¹), le Mn (4,33 µg l⁻¹), le Ca (10,5 mg l⁻¹) et le Mg (2,54 mg l⁻¹). Les concentrations mesurées dans la SLRS 5 passées 5 fois au cours de la session d'analyse sont en accord avec les valeurs certifiées.

Dans l'eau de mer :

- Ca : de 1 à 25 mg l⁻¹ (ppm).
- Sr : de 50 à 500 µg l⁻¹ (ppb).
- Rb : de 1 à 10 µg l⁻¹ (ppb).
- Ba, Mn : de 0,1 à 1 µg l⁻¹ (ppb).

Les concentrations en Ba, Sr et Rb de la CASS 5 ont été déterminées par ajouts dosés : Sr = 7 378 ± 200 µg l⁻¹ (ppb) ; Ba = 5,3 ± 0,3 µg l⁻¹ (ppb) et Rb = 102 ± 5 µg l⁻¹ (ppb).

Les ajouts dosés ont été réalisés comme suit :

- A1 : Cass 5 + 200 µg l⁻¹ de Sr + 4 µg l⁻¹ de Rb + 0,4 µg l⁻¹ de Ba et Mn.
- A2 : Cass 5 + 400 µg l⁻¹ de Sr + 8 µg l⁻¹ de Rb + 0,8 µg l⁻¹ de Ba et Mn.
- A3 : Cass 5 + 600 µg l⁻¹ de Sr + 12 µg l⁻¹ de Rb + 1,2 µg l⁻¹ de Ba et Mn.

La pente de la droite obtenue par ces ajouts dosés a permis de calculer les concentrations de chaque élément dans les échantillons. Ces concentrations ont été également calculées à l'aide de la calibration externe avec matrice saline reconstituée. Les résultats sont relativement concordants bien que légèrement plus faibles, ce qui indique que la matrice saline reconstituée avec NaCl permet d'éviter en grande partie le problème de l'effet de

matrice sur la détermination des concentrations en Sr, Ba, Mn et Rb mais pas totalement. Au final, les concentrations obtenues par ajouts dosés ont été retenues.

Les analyses ont été toutes réalisées sur un ICP-MS DRCII (Perkin Elmer).

2.3.7. Analyses de forme

Les otolithes ont été numérisés, le *sulcus acusticus* orienté vers l'observateur, à l'aide d'une loupe binoculaire (Leica MZ16) munie d'une caméra vidéo (Médiacybernétic évolution LS color), reliée à un ordinateur. Un éclairage épiscopique par fibre optique a permis de régler la direction et l'intensité de la lumière afin d'obtenir l'image la plus contrastée possible. Ainsi le grand contour des objets a pu être extrait par technique de seuillage d'image.

- Description du contour

La forme d'un objet peut être décrite à divers degrés de précision en utilisant la décomposition de son contour par les transformées elliptiques de Fourier. Le contour de l'objet (l'otolithe) est décrit sous la forme d'une fonction périodique qui s'exprime en une somme de termes d'une série trigonométrique de sinus et de cosinus. Cette série est caractérisée par des composantes appelées harmoniques, formées de 4 coefficients (A, B, C et D) qui servent de variables descriptives de la forme de l'objet. L'otolithe est donc décrit par deux séries trigonométriques, $x(t)$ et $y(t)$, correspondant aux projections du contour sur l'axe des abscisses et des ordonnées d'un repère quelconque. Ces projections sont fonction de la distance (t) mesurée le long du contour à partir d'un point arbitraire. Quatre coefficients pour chaque harmonique, ou ellipse, sont obtenus (Kuhl & Giardina 1982).

$$x(t) = \frac{A_0}{2} + \sum_{j=1}^m (A_j \cos j\omega t + B_j \sin j\omega t)$$

$$y(t) = \frac{C_0}{2} + \sum_{j=1}^m (C_j \cos j\omega t + D_j \sin j\omega t)$$

Avec :

- A_j, B_j, C_j, D_j coefficients de Fourier à la $j^{\text{ième}}$ harmonique

- t : Distance de l'arc mesurée le long du contour à partir d'un point de départ arbitraire. $t \in [0, T]$, T étant le périmètre du contour fermé (approximation par le polygone équivalent). T est aussi la période des fonctions $x(t)$ et $y(t)$, ce qui permet de définir la longueur d'onde $\omega = 2\pi/T$
- j : nombre d'harmoniques
- m : nombre total d'harmoniques utilisées pour approcher $x(t)$

A la fonction $x(t)$ correspond la projection du contour sur l'axe des abscisses, les deux coefficients de Fourier A_j et B_j sont alors calculés par la méthode des moindres carrés.

$$A_j = \frac{T}{2\pi^2 j^2} \sum_{p=1}^k \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} * (\cos \frac{2\pi j t_p}{T} - \cos \frac{2\pi j t_{p-1}}{T})$$

$$B_j = \frac{T}{2\pi^2 j^2} \sum_{p=1}^k \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} * (\sin \frac{2\pi j t_p}{T} - \sin \frac{2\pi j t_{p-1}}{T})$$

Avec :

- k : nombre de points du contour (indexé par p)
- Δx_p : déplacement sur l'axe des abscisses du contour entre les points $p-1$ et p
- Δt_p : longueur du segment linéaire compris entre les points $p-1$ et p
- t_p : somme cumulée des longueurs de segment Δt_p .

Pour la fonction $y(t)$ correspondant à la projection du contour sur l'axe des ordonnées, les coefficients C_j et D_j sont calculés de la même façon. Le couple (A_0, C_0) indique les coordonnées du barycentre de l'objet. La transformée elliptique de Fourier permet donc de calculer à partir d'un contour fermé à k points, 4 coefficients par harmoniques (A_j et B_j pour l'axe des abscisses, C_j et D_j pour l'axe des ordonnées).

Le traitement informatique des images a été réalisé avec le logiciel Shape vs1.2 (Iwata & Ukai 2002) qui permet le calcul des coefficients de Fourier, selon la standardisation suggérée par Kuhl & Giardina (1982), en les rendant invariants à la position, la taille et l'orientation de l'otolithe ainsi qu'à la position du point de départ du contour. Cela a été obtenu par la standardisation par la longueur de la première ellipse : longueur de l'ellipse fixe quel que soit le contour, rotation pour que le grand axe de l'ellipse 1 soit l'axe des abscisses et

redéfinition de l'objet afin que son point de départ coïncide avec l'intersection du grand axe de l'ellipse 1 et le contour.

- Représentation de la forme des otolithes

Le seuillage (automatique) par le logiciel Shape a permis la détection du contour des otolithes. Le déplacement le long du contour d'un otolithe correspond à des variations simultanées sur l'axe des abscisses (x) et l'axe des ordonnées (y). Trois problèmes se posent lors de la comparaison de ces objets : (i) ils ne possèdent pas le même point de départ lors de la reconstruction, (ii) ils ne sont pas alignés exactement au même endroit lors de la prise d'image et (iii) le sens de rotation le long du contour est différent. Une analyse en composantes principales a été réalisée afin d'aligner tous les otolithes selon leur axe de plus grande inertie. De plus, une démarche manuelle permettant de changer le signe des composantes a été créée afin de modifier l'orientation des otolithes ainsi que le point de départ de leur reconstruction. Suite à ces manipulations les otolithes sont tous alignés et présentent tous le même point de départ et sens de rotation. Les objets sont plongés dans une base de Fourier afin d'obtenir les coefficients de Fourier permettant la description du contour des otolithes. Le tableau de données ainsi obtenu est centré (soustraction de la moyenne).

La comparaison de la forme de l'ensemble des otolithes, quelle que soit la classe de taille des individus considérés, nécessite que les objets aient la même taille. Différentes normalisations sont possibles pour cela : normalisation par rapport à la longueur de la première ellipse (logiciel Shape), par le périmètre ou par la racine carrée de l'aire. C'est cette dernière normalisation qui a été réalisée. Pour cela la surface a été calculée analytiquement (Se), elle est positive lorsque le sens de rotation le long du contour des otolithes est direct (ce qui est le cas dans nos reconstructions). Les coefficients des objets sont normalisés en divisant par racine carrée de Se .

$$Se = \iint_{\Omega} dx dy = \frac{1}{2} \oint_{\Omega} \left(x \frac{dy}{dt} - y \frac{dx}{dt} \right) dt$$

Avec

Ω : domaine de définition des fonctions $x(t)$ et $y(t)$

Ainsi reconstitués, les otolithes sont donc alignés au signe près (signe des composantes principales de l'ACP) selon l'axe de plus grande inertie (première composante principale) et normalisés par rapport à la racine carrée de leur surface, ce qui permet de s'affranchir d'un effet taille.

Une ACP non normée est réalisée à partir du tableau des coefficients de Fourier centré et normalisé. A chaque valeur propre λ_j de l'ACP est associé un vecteur propre $\xi_j = (\alpha_{0j}, \alpha_{1j}, \dots, \alpha_{2mj}, \beta_{0j}, \beta_{1j}, \dots, \beta_{2mj})$ de dimension $2*(2m+1)$. On peut reconstituer à partir de ces valeurs propres les sources de variabilité associées à chaque courbe $x_j(t)$ et $y_j(t)$.

$$\begin{cases} \xi_j^x(t) = \sum_{k=0}^{2m} \alpha_{kj} \varphi_k(t) \\ \xi_j^y(t) = \sum_{k=0}^{2m} \beta_{kj} \varphi_k(t) \end{cases}$$

- Otolithe moyen

L'étude des différents objets ainsi reconstitués permet d'étudier, en fonction du temps, l'ensemble des variations sur les deux axes du plan x et y. La moyenne des différents coefficients de Fourier de chacune des harmoniques permet d'obtenir les coefficients de Fourier caractéristiques du contour d'un otolithe moyen.

$$\bar{x}(t) = \sum_{j=1}^m (\bar{A}_j \sin(j\omega t) + \bar{B}_j \cos(j\omega t))$$

$$\bar{y}(t) = \sum_{j=1}^m (\bar{C}_j \sin(j\omega t) + \bar{D}_j \cos(j\omega t))$$

Avec $\bar{X}_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_{ij}$ où X est A, B, C ou D

Avec : n : nombre d'individus analysés

Avec : m : nombre d'harmoniques retenues

Comme en ACP classique, la méthode retenue pour interpréter les différentes sources de variabilité inféodées à chaque composante de l'analyse, consiste à examiner les graphiques de l'otolithe moyen et des fonctions obtenues en additionnant ou en soustrayant un multiple de la fonction propre dont il est question : les expressions de $x_+(t)$, $x_-(t)$, $y_+(t)$ et $y_-(t)$ sont :

$$x_+(t) = \bar{x}(t) + \sqrt{\lambda_j} \xi_x^j(t) \quad \text{et} \quad y_+(t) = \bar{y}(t) + \sqrt{\lambda_j} \xi_y^j(t)$$

$$x_{-}(t) = \bar{x}(t) - \sqrt{\lambda_j} \xi_x^j(t) \quad \text{et} \quad y_{-}(t) = \bar{y}(t) - \sqrt{\lambda_j} \xi_y^j(t)$$

Avec λ valeur propre de l'ACP

$\xi_x(t)$ et $\xi_y(t)$ les fonctions propres associées à l'ACP

2.4. Analyses statistiques

Les comparaisons des durées de vie larvaire, des taux de croissance saisonniers, des ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène durant la phase de vie larvaire et juvénile, des rapports Sr/Ca et Ba/Ca des otolithes des soles ont été réalisées. Toutefois, préalablement et pour chaque comparaison, la normalité des données a été testée par des tests de Kolmogorov-Smirnov (KS) au seuil 5% (logiciel SPSS). Ce test d'ajustement a permis d'évaluer si les données suivaient une loi normale (Zar 2010) et donc de choisir les tests adéquats nécessaires aux comparaisons. Selon les cas des analyses de variances (ANOVAs à un facteur avec *post-hoc* LSD de Fisher), des tests de comparaison de moyenne (t de Student) ou des analyses de variance non paramétriques (ANOVA de Kruskal-Wallis avec une comparaison multiple de rang) ont été réalisés afin d'effectuer les comparaisons.

Les analyses des otolithes entiers en solution ont permis la comparaison des caractéristiques chimiques et isotopiques des otolithes de soles de différents milieux. Toutefois, en raison du changement ontogénétique d'habitat les tailles des individus sont différentes entre les nourriceries et les populations d'individus adultes. L'existence de relation entre les tailles des soles et les compositions chimiques des soles a été testée par des corrélations linéaires de Pearson. La comparaison des compositions chimiques des otolithes entre les différents sites a alors été effectuée par des analyses de variances (ANOVA) si aucune relation n'était observée et par des analyses de covariance (ANCOVA) dans les cas contraires. Les analyses de covariances permettent d'éliminer l'effet de la taille des individus sur les caractéristiques chimiques et isotopiques des otolithes des soles.

Des analyses multi-variées ont été réalisées à la fois sur les paramètres de forme et sur les ratios isotopiques des otolithes des soles. Des analyses discriminantes, analyses multi-variées d'ordination sous contrainte, ont été effectuées à partir des coefficients de Fourier. Elles permettent de tester, à l'aide d'un certain nombre de variables quantitatives (152

coefficients de Fourier), l'appartenance des individus à des groupes prédéfinis (sites). Contrairement aux méthodes d'ordination sans contrainte (comme l'analyse en composantes principales ou l'analyse factorielle des correspondances, etc.), où les objets s'arrangent selon leurs axes de variations principaux, l'analyse discriminante vise à trouver les combinaisons linéaires des descripteurs qui maximisent la variance intergroupe et minimisent la variance intragroupe (Ramsay & Silveanu 2005). Ces analyses ont été réalisées afin d'observer les positions respectives des individus des différentes nourriceries. La qualité et la validité de la discrimination ont été évaluées dans toutes les analyses par le λ de Wilks. Il s'agit d'un scalaire variant entre 0 et 1 : plus il est proche de 0, meilleure est la discrimination. Le taux de reclassement des individus dans les groupes prédéfinis a été déterminé par le test de Cohen-Kappa (Titus et al. 1984).

Une classification hiérarchique a été réalisée sur les ratios isotopiques des otolithes des soles durant la phase de vie larvaire et juvénile des soles adultes et des nourriceries. Cette analyse est basée sur la méthode de Ward avec une matrice de distance euclidienne et permet d'observer la similarité des signatures isotopiques des otolithes des soles les unes par rapport aux autres.

Les analyses des otolithes par LA-ICPMS ont permis d'obtenir des profils élémentaires des otolithes. Ces rapports élémentaires (Me/Ca) des métaux traces (Me) ont été traités avec une fonction polynomiale glissante de degré 2 (fonction *loess* sous R, Cleveland et al. 1992). Cette fonction permet l'ajustement de la courbe à un nuage de points. Pour chaque point du nuage, un polynôme de faible degré (0, 1 ou 2) est calculé, ce polynôme ajuste ce point et les points environnants par une méthode des moindres carrés (avec une pondération d'autant plus faible que le point est éloigné du point de référence). Dans notre cas, la taille du voisinage (« distance » sur laquelle la pondération est effectuée) est faible (*span* = 0,1) et permet à la fonction de suivre plus précisément le nuage de points (plus le *span* est grand, plus la courbe est régulière, plus il est petit, plus la courbe suit le nuage). Les intervalles de confiance à 95% ont également été calculés.

Au cours de ce travail, les otolithes de soles seront donc analysés soit pour des estimations d'âge, soit pour des discriminations de populations par analyses de la forme, soit pour des analyses des isotopes stables du carbone et de l'oxygène ou pour des microanalyses

chimiques. Un total de 1 704 otolithes a donc été étudié par différentes techniques (Tableau 2.1).

Tableau 2.1 : Nombre d'échantillons analysés par technique. N désigne les effectifs analysés. LA-ICPMS = laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry.

Analyses	Type	N
Estimation d'âge	Ponçage des otolithes droits	154
Analyses de forme	Caractérisation du contour	1 096
Isotopie stable ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$)	Otolithe entier	30
	Vie larvaire	72
	Bord	75
	Croissance au stade juvénile des adultes	14
Microanalyses chimiques	Otolithe entier en solution	55
	Transect par LA-ICPMS	208

* Les analyses de forme ont été réalisées sur les otolithes droits et gauches ensemble, il y a donc eu 548 individus analysés soit 1 096 otolithes.

3. VIE LARVAIRE ET ORIGINE DES JUVENILES ?

3.1. Introduction

Le cycle de vie de la sole commune *Solea solea* a été largement étudié dans la partie Nord-Ouest de son aire de répartition (Atlantique) mais assez peu en Méditerranée (Deniel 1981, Lagardère 1982, Shéhata 1984, Amara et al. 1994, Amara 1995, Amara & Lagardère 1995, Amara et al. 1998, 2000). La reproduction a lieu sur le plateau continental de décembre à mars (Quéro & Vayne 1997). Les œufs et les larves sont pélagiques et la durée de la vie larvaire est variable, entre 20 et 46 jours (Amara et al. 2000). A l'issue de cette vie larvaire, la larve subit une métamorphose et le juvénile adopte une vie benthique. Les juvéniles fréquentent des nourriceries constituées par les zones côtières de faibles profondeurs, les embouchures de fleuves ou les lagunes côtières. Les soles occupent ces milieux durant quelques mois et quittent les nourriceries à l'automne pour coloniser les zones plus profondes et recruter ensuite dans les populations d'adultes. En Méditerranée, les zones de reproduction sont probablement localisées sur des fonds de 70-90 m mais restent inconnues.

La phase de vie larvaire de la sole est marine et représente un moment clé du cycle de vie de cette espèce, comme de la plupart des téléostéens. En effet, les propagules et les larves sont un moyen de colonisation et de dissémination important chez les téléostéens, mais également une période de forte vulnérabilité avec seulement 7 à 10% de la population larvaire des soles qui arrivent à la côte (Koutsikopoulos 1991). La durée de vie larvaire est donc un élément important pour la compréhension de la dissémination des larves. Généralement, les poissons plats ont une durée de vie larvaire comprise entre un et trois mois (Champalbert et al. 1992, Keef & Able 1993, Amara et al. 1998, 2000), mais elle peut être également très longue comme chez le pleuronectidé *Microstomus pacificus* où elle peut atteindre 9 à 24 mois (Butler et al. 1996). Le taux de mortalité qui intervient durant cette phase conditionne le succès d'une classe d'âge dans la population (Peterman et al. 1988, Rijnsdorp et al. 1995). Les individus qui colonisent les nourriceries côtières (lagunes et estuaires des fleuves) ont donc survécu à cette phase. Toutefois, il est probable que ces larves aient été confrontées à des conditions de milieu différentes en raison de l'étalement de la période de reproduction (quatre mois). L'objectif de cette étude est donc de mieux appréhender la phase de vie larvaire de la sole commune dans le golfe du Lion. Les juvéniles de soles (0^+) colonisant les lagunes et les zones côtières influencées par le panache de dilution du Rhône ont-elles été influencées par les mêmes masses d'eau au cours de leur vie larvaire et ont-elles été émises aux mêmes périodes de ponte ? Le taux de croissance journalier de l'otolithe durant la phase de vie larvaire est-il

similaire pour les soles capturées dans les différentes nurseries étudiées ? Enfin, existe-t-il des variations interannuelles dans les origines spatiales et les taux de croissance des otolithes durant la phase de vie larvaire de ces soles ?

3.2. Matériels et méthodes

3.2.1. Zone d'étude

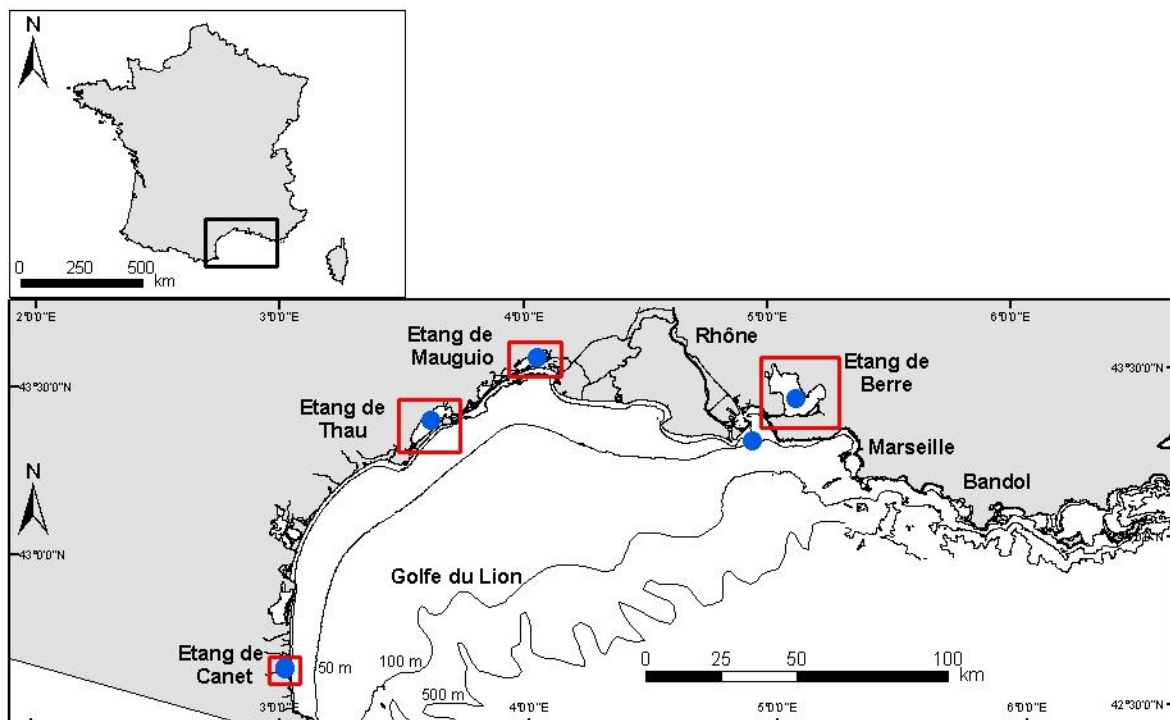


Figure 3.1. Localisation des sites d'échantillonnages

Les soles ont été capturées dans quatre lagunes côtières (Canet en Roussillon, Thau, Mauguio et Berre : carrés rouges) ainsi que dans le panache de dilution du Rhône à des profondeurs inférieures à 10 m (Tableau 3.1). Entre 6 et 28 individus par site ou période ont été étudiés. Les otolithes ont été prélevés et analysés selon les techniques décrites dans le chapitre précédent (Tableau 3.1).

Tableau 3.1 : Nombre d'otolithes étudiés (n) pour l'estimation de l'âge, des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$) et chimiques (LA-ICMPS) en fonction des stations de prélèvement et des périodes de capture. Les années de vie larvaire des soles ainsi que les gammes de taille (mm) sont également données.

Sites de capture	Période de capture	Années de vie larvaire (VL)	Estimation d'âge n (<i>Lt. Min. – Max.</i>)	Isotopes stables (VL) n (<i>Lt. Min. – Max.</i>)	LA-ICPMS (VL) n (<i>Lt. Min. – Max.</i>)
Canet-en-Roussillon	Printemps 2008	Hiver 2007-2008	22 (29-41)	-	-
Thau	Automne 2003	Hiver 2002-2003	17 (145-211)	6 (194-201)	10 (169-210)
	Automne 2004	Hiver 2003-2004	21 (160-209)	6 (178-196)	10 (185-203)
	Été 2008	Hiver 2007-2008	13 (108-182)	-	10 (120-138)
	Automne 2008	Hiver 2007-2008	-	6 (198-224)	-
Mauguio	Automne 2004	Hiver 2003-2004	28 (137-229)	6 (204-212)	10 (172-216)
	Automne 2008	Hiver 2007-2008	18 (190-227)	6 (198-227)	10 (190-222)
Berre	Automne 2008	Hiver 2007-2008	16 (166-239)	6 (201-215)	9 (166-235)
Rhône faible profondeur (5-10 m)	Automne 2000	Hiver 1999-2000	19 (140-177)	6 (129-145)	10 (125-142)

L'objectif majeur de la caractérisation des ratios en isotopes stables et des microanalyses chimiques était de caractériser les nourriceries (cf. chapitre 4) afin de rechercher ces empreintes élémentaires et isotopiques chez les adultes. Or, les soles de Canet n'ont pas survécu à l'anoxie estivale suite au comblement du grau et à l'ensablement des vanes qui permettaient la communication avec la mer. Elles n'ont donc pas contribué au recrutement dans la population d'adultes. Les analyses des rapports isotopiques et chimiques de ces soles n'ont pas été réalisées puisqu'elles n'auraient pas permis d'étudier la vie dans les nourriceries et la caractérisation des migrations des individus.

3.2.2. Estimation des durées de vie larvaire et des dates de ponte

Les durées de vie larvaire des soles ont été estimées sur 154 lames minces d'otolithes (cf. méthode dans la partie 2.3.2., Tableau 3.1). L'âge journalier de chaque individu a été estimé par dénombrement des marques de croissance journalière à partir de la première marque visible qui correspond à l'ouverture de la bouche (Lagardère & Troadec 1997). Les dates d'ouverture de la bouche ont été rétro-calculées à partir des dates de capture. Les durées de vie embryonnaire ont été calculées avec l'équation (1) de Fonds (1979) et sont de 6 jours pour les soles capturées dans Canet et Thau et de 8 jours pour les soles de Mauguio, Berre et du Rhône.

$$(1) D = 270,9 * T^{-1,383} \text{ où } D \text{ est le temps d'incubation en jour et } T \text{ la température d'incubation (}^{\circ}\text{C)}.$$

Ces durées de vie embryonnaire ont été ajoutées à l'estimation de l'âge calculé à partir de la date d'ouverture de la bouche pour obtenir une estimation de la date de ponte (Figure 3.2). Les taux de croissance journaliers moyens (sur 5 jours) ont été calculés pour les 45 premiers jours de vie larvaire à partir des mesures des distances inter-marques réalisées à partir de l'analyse d'image à l'aide du logiciel TNPC (traitement numérique des pièces calcifiées NoésisTM-Ifremer).

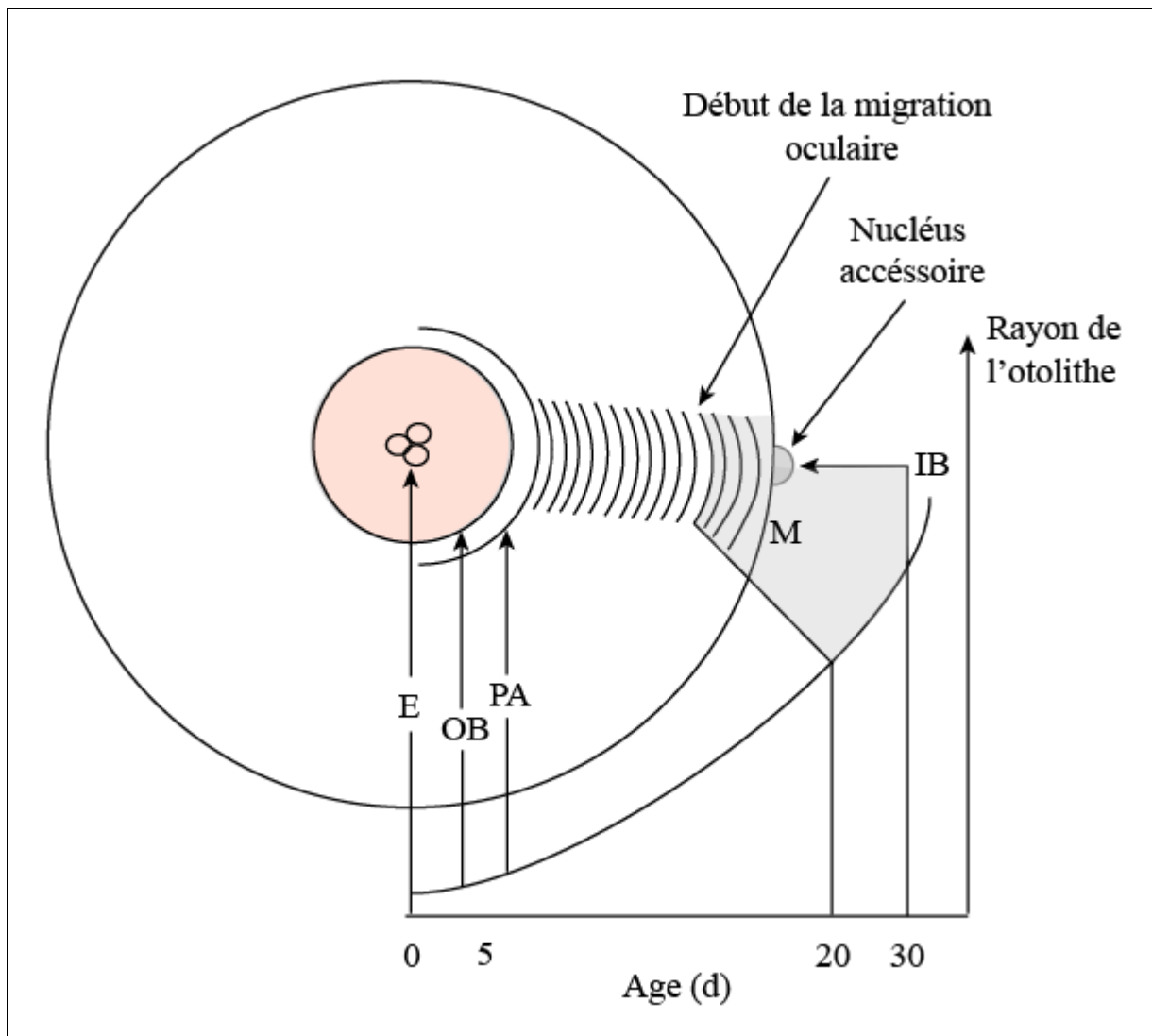


Figure 3.2 : Schéma de l'évolution de la formation de l'otolithe en fonction des événements clés de la vie larvaire (modifié de Lagardère & Troadec 1997). En rose, a été figurée la période correspondant à la durée de vie embryonnaire, et en gris celle qui correspondant à la métamorphose (M). Ecllosion (E), ouverture de la bouche (OB), première alimentation (PA), installation benthique (IB).

3.2.3. Ratios d'isotopes stables du carbone, de l'oxygène et analyses chimiques

Un total de 42 otolithes a été analysé pour la caractérisation des ratios en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) durant la phase de vie larvaire des soles (voir partie 2.3.4., Figure 3.3). Les dosages d'éléments mineurs et traces (Sr/Ca et Ba/Ca) ont été réalisés par ablation laser couplée à spectromètre de masse à plasma induit (LA-ICPMS) dans la partie de l'otolithe correspondant à la phase de vie larvaire des soles (voir partie 2.3.5.). Seuls ces deux rapports ont été utilisés dans cette partie car ces rapports sont les meilleurs marqueurs pour l'étude des histoires de vie larvaires. Les ratios élémentaires ont été mesurés sur 69 otolithes provenant de soles capturées dans les lagunes de Thau (été 2008, automne

2004 et 2003), Mauguio (automne 2008 et 2004) et Berre (automne 2008), ainsi que celles du panache de dilution du Rhône à faible profondeur (< 10 m, automne 2000) (Figure 3.1, Tableau 3.1.). Les profils chimiques sont donnés pour les 200 premiers micromètres afin d'avoir, pour l'ensemble des sites, la distance à la marque de métamorphose. En effet, la distance moyenne entre le nucléus et la métamorphose varie entre $116 \pm 15 \mu\text{m}$ et $157 \pm 29 \mu\text{m}$ selon les sites. Les 200 premiers micromètres couvrent donc l'ensemble de la durée de vie larvaire et le début de la période de vie juvénile. Ils fournissent donc une information sur les 75 premiers jours de vie des individus. Les profils ne sont pas exprimés en fonction du temps (d) mais uniquement en micromètres en raison, tout d'abord de la difficulté de recalage des données de croissance réalisées sur les otolithes droits et de celles de micro-analyse chimique réalisées sur les otolithes gauches, et ensuite des taux de croissance différents entre sites qui induisent des différences d'âge pour une même distance au nucléus.

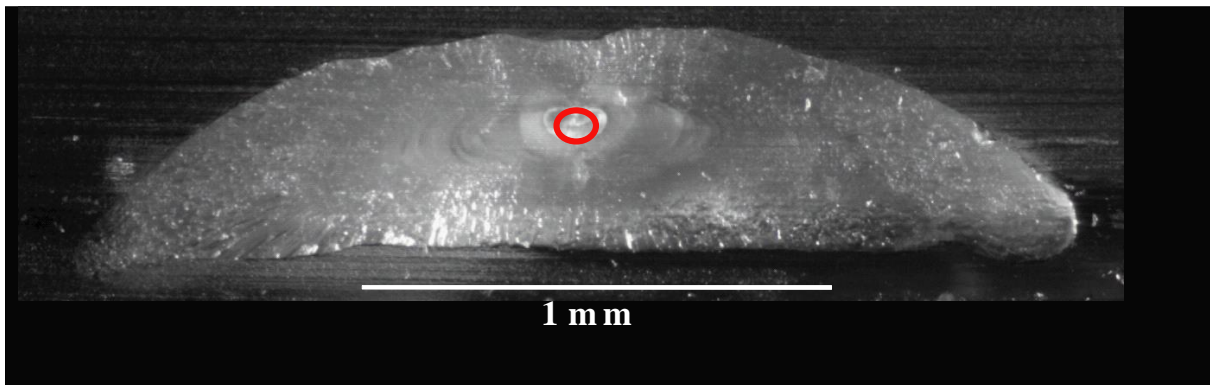


Figure 3.3 : Coupe transversale d'otolithe de sole pour l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'oxygène. Le cercle rouge correspond à la zone qui sera échantillonnée au MicroMill pour l'étude de la vie larvaire.

3.2.4. Dosage du Sr et du Ba dans les eaux

Des échantillons d'eau de mer et d'eau du Rhône ont été prélevés afin de mesurer les concentrations en Sr et en Ca. Les ratios Sr/Ca et en Ba/Ca sont utilisés plutôt que les concentrations élémentaires afin de pouvoir être comparés avec les rapports de ces mêmes éléments dans les otolithes sans effet de matrice. Pour cela, quatre prélèvements ont été réalisés dans la rade de Marseille et quatre dans les eaux du Rhône (Port-Saint-Louis du Rhône) entre le 11 janvier et le 10 février 2011. Même si ces prélèvements ne correspondent pas aux années échantillonnées, ils fournissent des informations sur les concentrations en

Sr/Ca et Ba/Ca des eaux à la période où les larves sont pélagiques. Les détails de la phase de décontamination du matériel ainsi que des analyses sont donnés dans la partie 2.3.6.

3.2.5. Analyses statistiques

La normalité a été testée par un test de Kolmogorov-Smirnov (KS) au seuil 5% pour les durées de vie larvaire, les ratios des isotopes stables, les ratios de Sr/Ca et de Ba/Ca pour l'ensemble des sites en fonction des années de vie larvaire. Une ANOVA à un facteur (*post-hoc* LSD de Fisher) a été réalisée afin de comparer les durées de vie larvaire des soles capturées en 2008, des tests t de Student pour celles capturées en 2004 ainsi que pour la comparaison des durées de vie larvaire des deux années de soles capturées à Mauguio. La comparaison des durées de vie larvaire des trois années de capture à Thau a été réalisée par une ANOVA de Kruskal-Wallis (KW) avec une comparaison multiple de rang.

Le taux de croissance moyen durant les 45 premiers jours de la phase de vie larvaire a été calculé pour l'ensemble des années de vie larvaire. Ce taux a été calculé en moyennant les taux de croissance journalier sur 5 jours. Les intervalles de confiance à 95% ont également été tracés pour chacune des courbes avec la formule suivante.

$$IC_{95\%} = \bar{m} \pm \frac{1,96 \times sd}{\sqrt{n}}$$

Où sd est l'écart-type autour de la moyenne (\bar{m}), n : le nombre de valeurs.

Les différences dans les ratios des isotopes stables du carbone, de l'oxygène et du rapport Sr/Ca durant la phase de vie larvaire ont été testées par ANOVAs (*post-hoc* LSD de Fisher). Les rapports en Ba/Ca ont été comparés par des ANOVA de Kruskal-Wallis (KW) des tests non-paramétriques de Mann-Whitney (U).

Les rapports élémentaires (Me/Ca) des métaux traces (Me) ont été traités avec une fonction polynomiale glissante de degré 2 (fonction *loess* sous R, Cleveland et al. 1992, cf. chapitre 2).

3.3. Résultats

3.3.1. Estimation des durées de vie larvaire

Les durées de vie larvaire moyennes (\pm sd) des soles en hiver 2007-2008 ont varié entre $43,4 \pm 3,6$ jours pour les soles capturées à Mauguio et $49,5 \pm 5,2$ jours pour les soles de Berre (Tableau 3.2). La durée de vie larvaire des soles collectées dans Berre en 2008 a été significativement plus longue que celles des individus capturés dans les trois autres lagunes (KS $Z = 0,87$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 3,35$ $p < 0,05$). Les durées de vie larvaire des soles capturées en 2004 et ayant passé leur vie larvaire en hiver 2003-2004 n'ont pas montré de différence significative entre les soles capturées à Thau et à Mauguio (KS $Z = 0,75$ $p > 0,05$; $t = -1,02$ $p > 0,05$).

Tableau 3.2 : Durée de vie larvaire moyenne des soles en fonction des sites de capture et des années de vie larvaire.

Site de capture	Année de vie larvaire	Durée de vie larvaire (d)
Canet en Roussillon	Hiver 2007-2008	$45,0 \pm 8,3$
	Thau	$43,7 \pm 6,1$
	Hiver 2003-2004	$47,8 \pm 6,3$
Mauguio	Hiver 2007-2008	$44,7 \pm 3,0$
	Hiver 2003-2004	$46,2 \pm 4,8$
Berre	Hiver 2007-2008	$43,4 \pm 3,6$
	Hiver 2007-2008	$49,5 \pm 5,2$
Rhône (5-10 m)	Hiver 1999-2000	$39,1 \pm 6,8$

Les durées de vie larvaire des soles capturées dans la lagune de Thau n'ont pas montré de différences significatives entre les trois années de prélèvement (KS $Z = 1,45$ $p < 0,05$; KW $H = 5,25$ $p > 0,05$). Toutefois, la durée de vie larvaire moyenne des soles de l'hiver 2003-2004 a été légèrement supérieure à celle des soles capturées les deux autres années. Les soles capturées dans la lagune de Mauguio ont eu une durée de vie larvaire marine plus longue en 2004 qu'en 2008 (KS $Z = 0,54$ $p > 0,05$; $t = -2,17$ $p < 0,05$). Enfin, les durées de vie larvaire des soles capturées près du Rhône en 2000 ont été inférieures à celles des soles capturées dans les autres sites en 2008, en 2004 et en 2003 (KS $Z = 0,86$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 6,48$ $p < 0,001$; KS $Z = 0,77$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 12,65$ $p < 0,001$; KS $Z = 5,98$ $p > 0,05$; $t = 2,12$ $p < 0,05$ respectivement).

3.3.2. Estimation des périodes de ponte

Les périodes de ponte des soles en fonction des sites de capture et des années de vie larvaire ont été estimées d'après leur âge (Figure 3.4). Les soles de 2007-2008 ont montré un net décalage dans les périodes de ponte selon les sites où les juvéniles ont été récoltés. En effet, les soles capturées dans les lagunes de Canet et de Thau ont été pondues plus précocement (octobre-novembre) que celles capturées dans les lagunes de Mauguio et Berre (janvier-février).

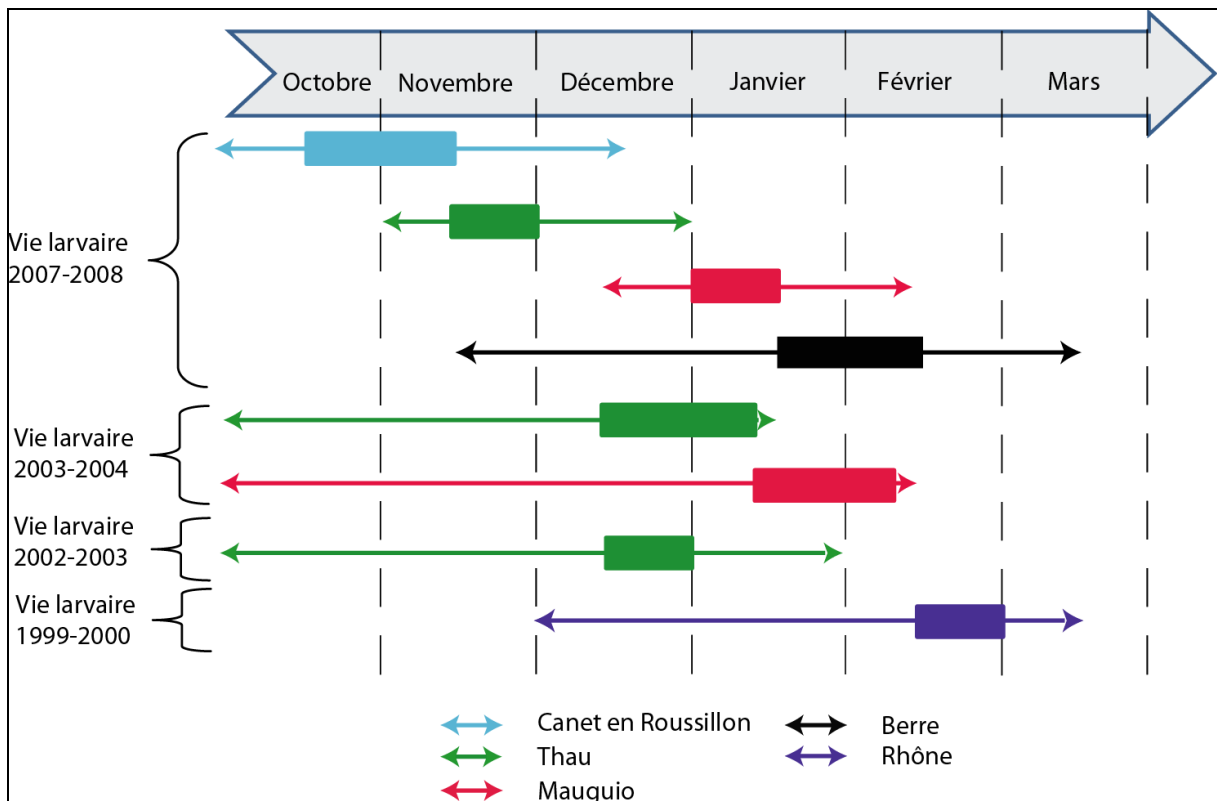


Figure 3.4 : Estimation des périodes de ponte des soles en fonction des sites de capture et des années de vie larvaire (2007-2008, 2003-2004, 2002-2003 et 1999-2000). Les flèches représentent la gamme de répartition des dates de pontes estimées et les rectangles correspondent aux périodes où les individus sont les plus abondants.

Le décalage entre les phases de ponte a également été observé pour les soles échantillonnées en 2004 et ayant passé leur vie larvaire en 2003-2004. En effet, les soles entrées à Thau ont été pondues en décembre – janvier alors que celles entrées à Mauguio l'ont été en janvier – février. La comparaison pluriannuelle des dates de ponte a montré une ponte plus précoce en 2007-2008 qu'en 2003-2004 pour les soles de Thau et Mauguio et qu'en 2002-2003 pour celles de Thau. Les soles échantillonnées aux faibles profondeurs du Rhône en 2000 (vie larvaire en 1999-2000) ont présenté la période de ponte la plus tardive (fin

février). L'ensemble de ces résultats suggèrent l'existence d'un décalage temporel dans les périodes de ponte, avec les soles de l'Ouest du golfe du Lion qui se reproduisent plus précocement que celles de l'Est du golfe.

3.3.3. Estimation des taux de croissance journaliers (TCJ)

- Comparaison des TCJ moyens durant la vie larvaire 2007-2008

Les taux de croissance journaliers durant les 45 premiers jours de la phase de vie larvaire (sans la durée de vie embryonnaire) ont été calculés pour les soles ayant passé leur vie larvaire (VL) en 2007-2008 (Figure 3.5).

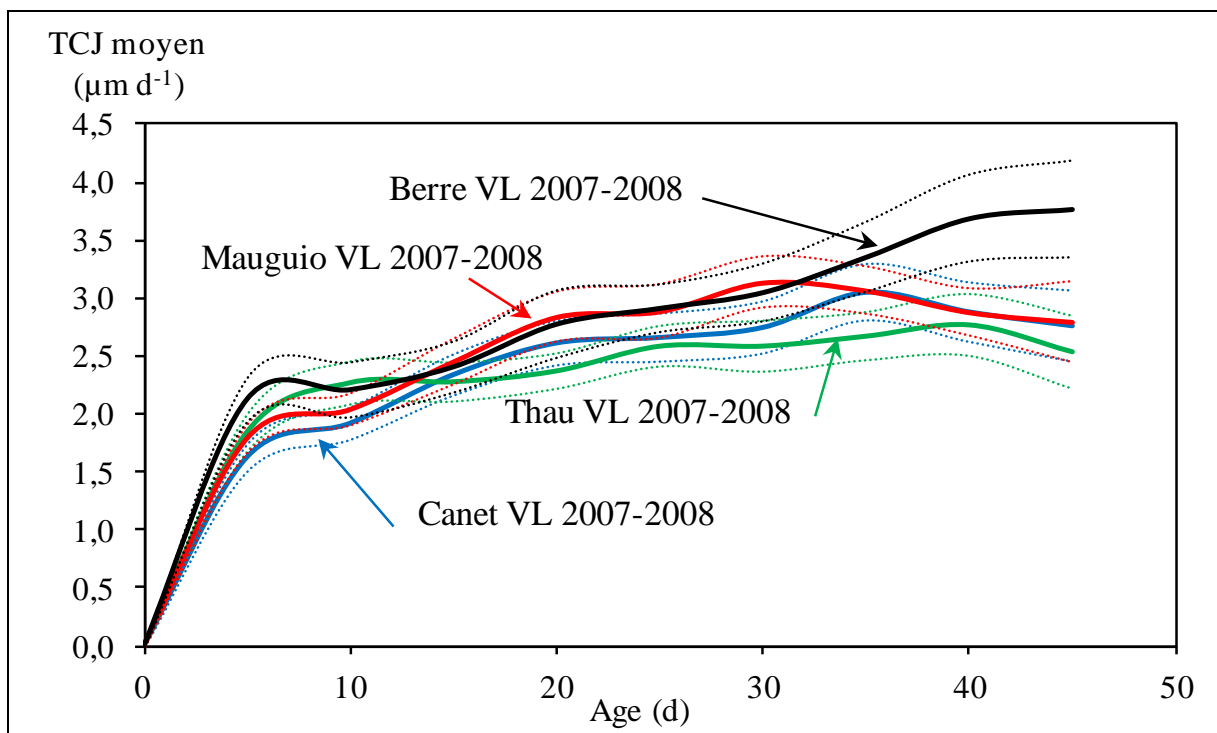


Figure 3.5 : Taux de croissance journalier moyen (sur 5 jours) durant les 45 premiers jours de la phase de vie larvaire des soles capturées dans les lagunes de Canet (n = 22), Thau (n = 13), Mauguio (n = 18) et Berre (n = 16) ayant passé leur vie larvaire en hiver 2007-2008. Les lignes pointillées représentent les intervalles de confiance à 95%.

Les TCJ moyens des otolithes des soles ont montré peu de différences durant cette période. Toutefois, il est apparu que les otolithes des soles capturées dans Canet et Thau présentent des TCJ moyens légèrement plus faibles que ceux des soles récoltées dans Mauguio et Berre. En effet, le TCJ moyen a atteint un maximum de $2,78 \mu\text{m d}^{-1}$ pour les

otolithes des soles de Thau, de $3,05 \mu\text{m d}^{-1}$ pour celles de Canet, de $3,14 \mu\text{m d}^{-1}$ pour celles de Mauguio et de $3,77 \mu\text{m d}^{-1}$ pour celles de Berre.

- Comparaison des TCJ moyen durant la vie larvaire 2003-2004

Les taux de croissance journaliers moyens des soles ayant eu leur vie larvaire en hiver 2003-2004 ont montré des profils différents (Figure 3.6). En effet, les otolithes des soles capturées dans la lagune de Thau ont présenté un taux de croissance supérieur à celui des soles de Mauguio durant les 20 premiers jours de vie larvaire puis ont atteint un palier avec un TCJ moyen de $2,6 \mu\text{m d}^{-1}$. Les otolithes des soles capturées dans la lagune de Mauguio n'ont pas présenté ce palier et ont atteint un TCJ maximum de $3,5 \mu\text{m d}^{-1}$ à 35 jours de vie larvaire avant de diminuer.

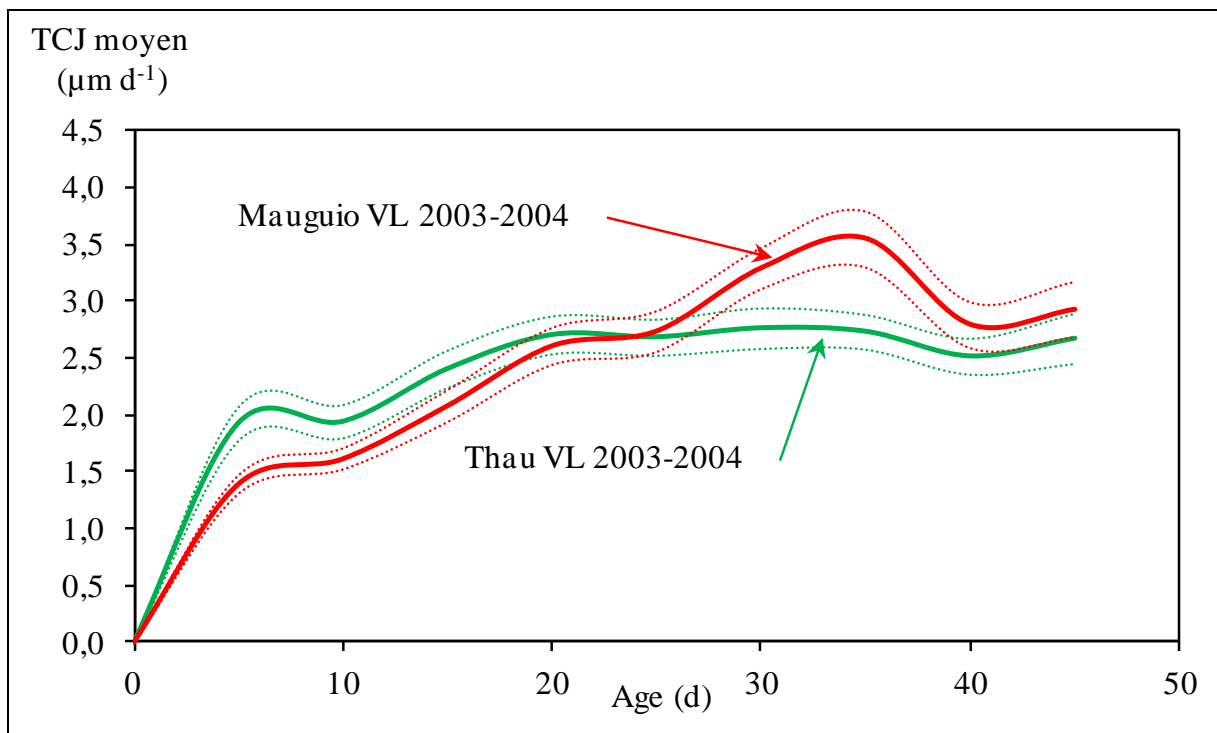


Figure 3.6 : Taux de croissance journalier moyen (sur 5 jours) durant les 45 premiers jours de la phase de vie larvaire des soles de Thau ($n = 21$) et Mauguio ($n = 28$) ayant eu leur vie larvaire en hiver 2003-2004. Les lignes pointillées représentent les intervalles de confiance à 95%.

- Comparaisons interannuelles des TCJ moyens durant la vie larvaire des soles des lagunes.

Le taux de croissance journalier moyen des otolithes durant la phase de vie larvaire des soles capturées dans la lagune de Thau en 2003, 2004 et 2008 n'ont pas montré de différence (Figure 3.7). En effet, les profils des TCJ ont été similaires et ont atteint un palier dès les 20 premiers jours de vie larvaire et un TCJ d'environ $2,6 \mu\text{m d}^{-1}$.

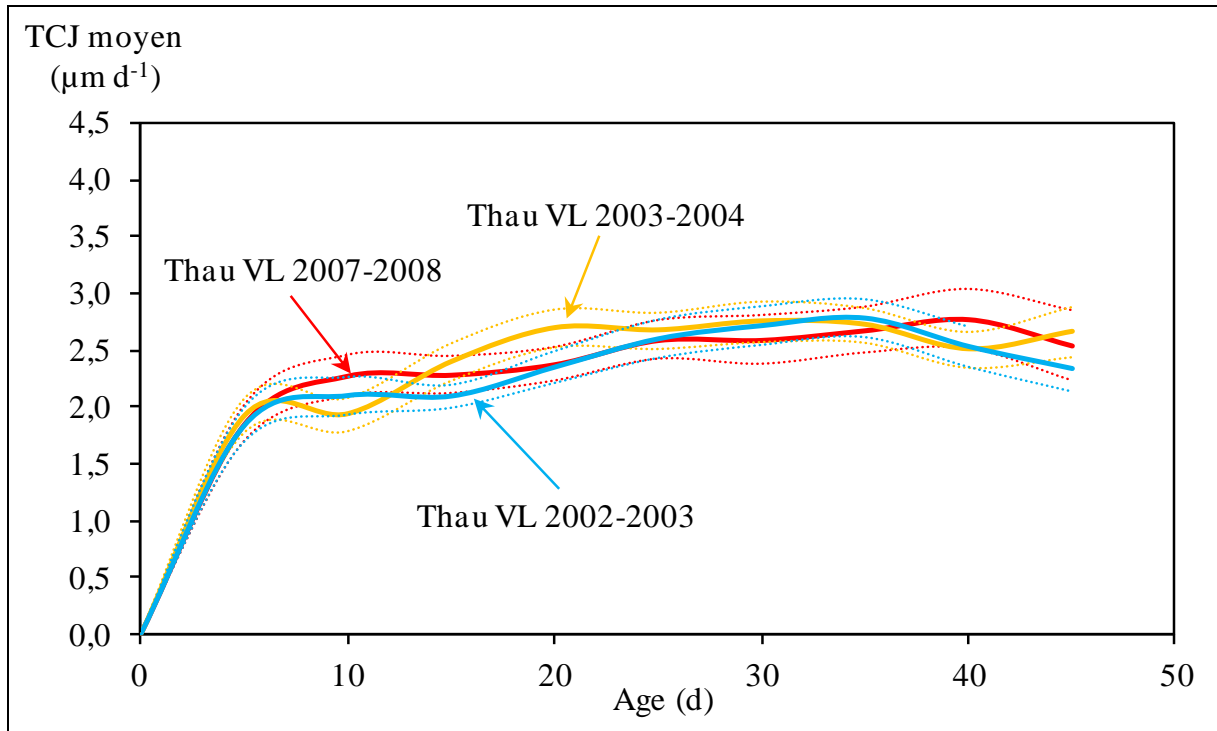


Figure 3.7 : Taux de croissance journalier moyen (sur 5 jours) durant les 45 premiers jours de la phase de vie larvaire des soles de Thau ayant passé leur vie larvaire en hiver 2002-2003 ($n = 17$), 2003-2004 ($n = 21$) et 2007-2008 ($n = 13$). Les lignes pointillées représentent les intervalles de confiance à 95%.

Les TCJ des otolithes durant la vie larvaire des soles capturées dans la lagune de Manguio en 2004 et 2008 ont montré des différences plus marquées (Figure 3.8). Les otolithes des soles ayant eu une vie larvaire en 2003-2004 ont présenté des TCJ plus faibles que ceux des soles ayant eu une vie larvaire en 2007-2008 durant les 20 premiers jours de vie larvaire. Après 30 jours de vie larvaire, les TCJ des otolithes des soles de 2004 ont été plus élevés que ceux des soles de 2008, pour diminuer et être similaires durant les derniers jours de la vie larvaire.

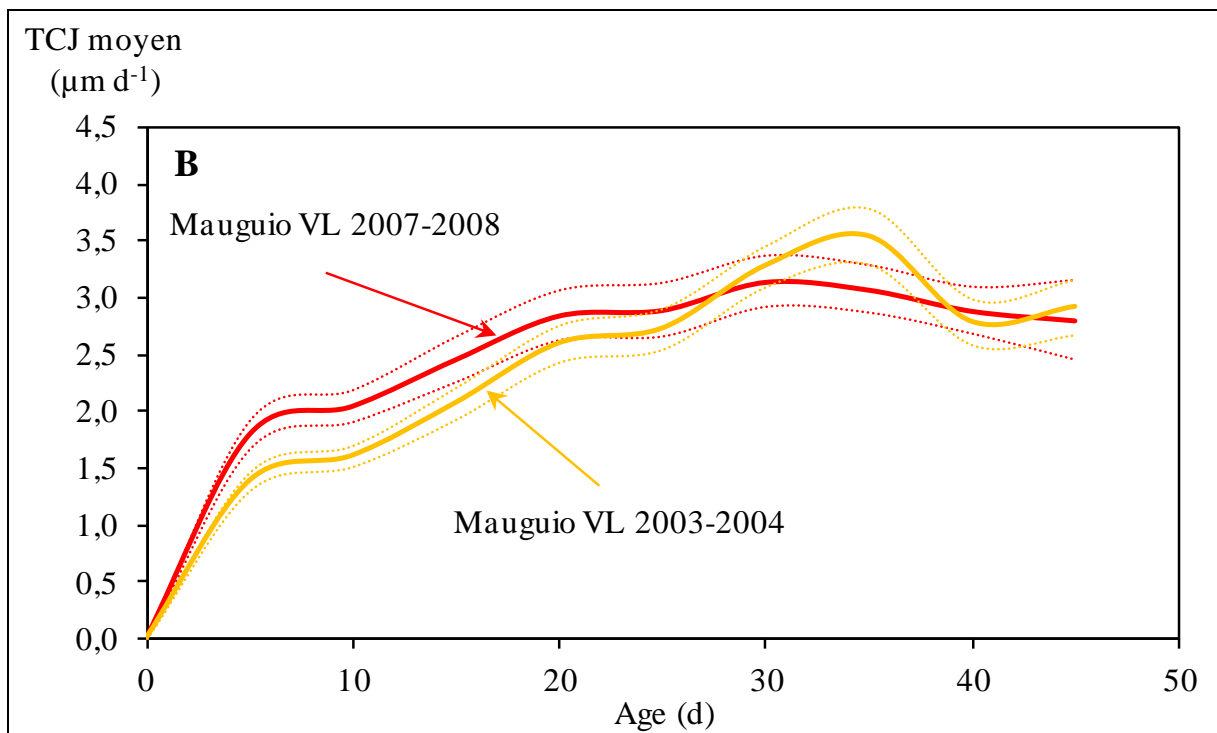


Figure 3.8 : Taux de croissance journalier moyen (sur 5 jours) durant les 45 premiers jours de la phase de vie larvaire des soles de Manguio ayant passé leur vie larvaire en hiver 2003-2004 ($n = 28$) et 2007-2008 ($n = 18$). Les lignes pointillées représentent les intervalles de confiance à 95%.

- Comparaisons des TCJ moyens durant la vie larvaire des soles par site.

Afin de comparer les TCJ moyens des otolithes des soles de tous les sites, les individus ont été considérés sans prendre en compte les années de vie larvaire. Les trois années des soles de Thau ont été considérées ainsi que les deux années pour les soles de Mauguio. Les TCJ des otolithes des soles ont montré des différences en fonction des sites (Figure 3.9). En effet, les soles entrant dans les lagunes de Thau et Canet ont présenté des TCJ durant la phase de VL plus faibles que celles entrant dans Mauguio, Berre et s'installant dans les faibles profondeurs du Rhône. En outre, les soles capturées dans ces deux derniers sites ont présenté les TCJ des otolithes les plus élevés ($3,4 \mu\text{m d}^{-1}$ pour les soles capturées au Rhône et $3,8 \mu\text{m d}^{-1}$ pour celles capturées dans Berre).

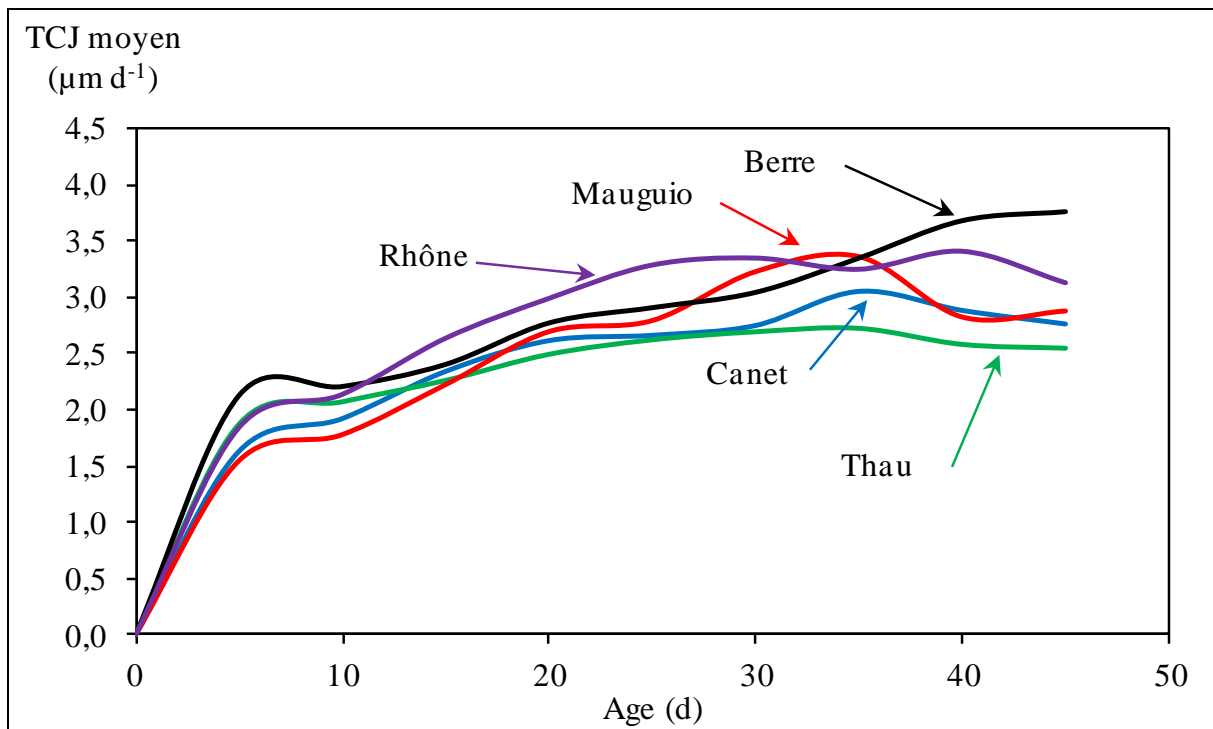


Figure 3.9 : Taux de croissance journalier moyen (sur 5 jours) durant les 45 premiers jours de la phase de vie larvaire des soles de Canet (n = 22), Thau (n = 51), Mauguio (n = 46), Berre (n = 18) et du Rhône (n = 19) (sans prendre en compte les années de vie larvaire). Les lignes pointillées qui représentent les intervalles de confiance à 95% ont été enlevées pour améliorer la lisibilité du graphique.

3.3.4. Ratios d'isotopes stables du carbone et de l'oxygène

- Comparaison intersites des ratios isotopiques

Les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène mesurés durant la phase de vie larvaire des otolithes de sole ont montré de fortes variations en fonction des sites de capture mais également en fonction des années de vie larvaire (Figure 3.10, Tableau 3.3). En effet, les soles ayant eu une vie larvaire en 2007-2008 ont présenté des $\delta^{13}\text{C}$ plus élevés pour les soles capturées dans Thau que celles capturées dans Mauguio et Berre (KS $Z = 1,08$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 52,45$ $p < 0,001$). Les valeurs en $\delta^{18}\text{O}$ ont également montré des différences significatives entre les soles capturées dans les trois sites (Thau $>$ Mauguio $>$ Berre, KS $Z = 0,66$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 103,30$ $p < 0,001$).

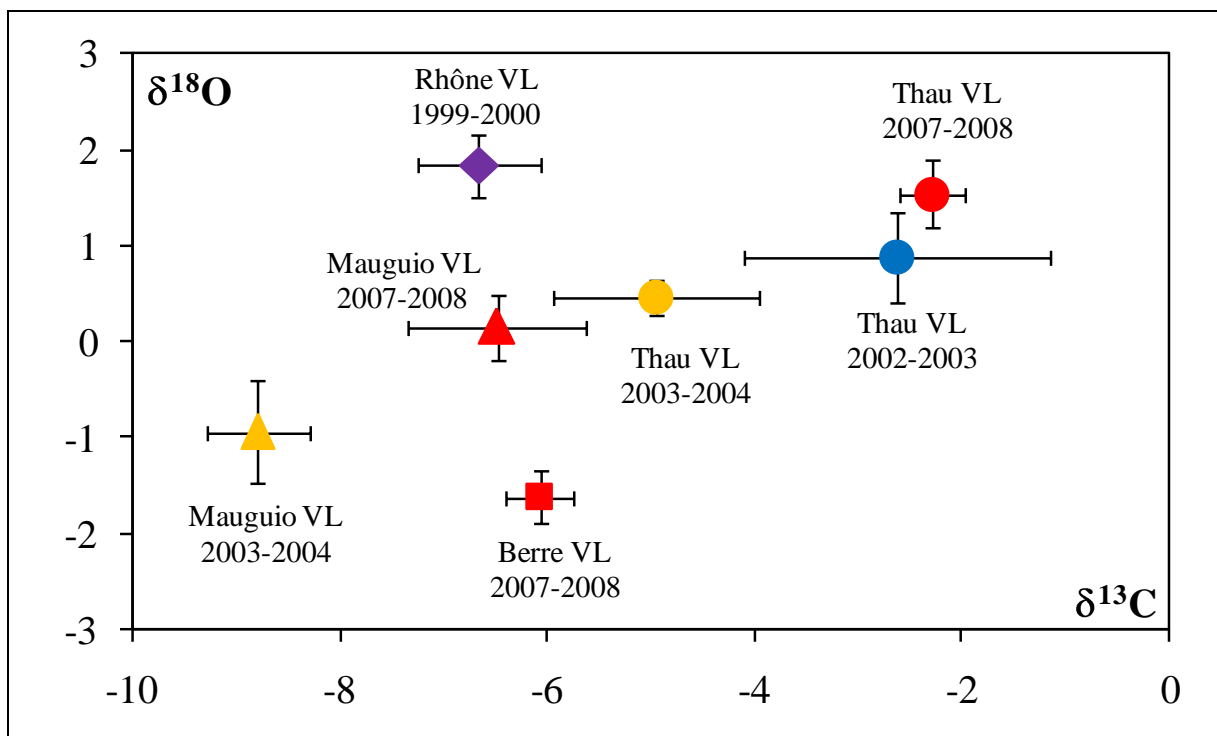


Figure 3.10 : Ratios des isotopes stables du carbone et de l'oxygène (moyenne \pm écart-type) durant la phase de vie larvaire des soles de Thau (\circ), Mauguio (Δ), Berre (\square) et du Rhône (\diamond). Six individus ont été analysés pour chaque site et année de vie larvaire.

Tableau 3.3 : Ratios moyens en isotopes stables du carbone et de l'oxygène mesurés durant la phase de vie larvaire des soles de Thau, Mauguio, Berre et du Rhône par année de vie larvaire.

Site de capture	Année de vie larvaire	$\delta^{13}\text{C}$ (moyenne \pm ET)	$\delta^{18}\text{O}$ (moyenne \pm ET)
Thau	Hiver 2007-2008	$-2,29 \pm 0,32$	$1,54 \pm 0,35$
	Hiver 2003-2004	$-4,95 \pm 0,99$	$0,47 \pm 0,18$
	Hiver 2002-2003	$-2,63 \pm 1,48$	$0,88 \pm 0,46$
Mauguio	Hiver 2007-2008	$-6,49 \pm 0,86$	$0,15 \pm 0,35$
	Hiver 2003-2004	$-8,80 \pm 0,50$	$-0,95 \pm 0,54$
Berre	Hiver 2007-2008	$-6,08 \pm 0,34$	$-1,62 \pm 0,29$
Rhône (5-10 m)	Hiver 1999-2000	$-6,66 \pm 0,59$	$1,84 \pm 0,32$

Les ratios en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes des soles ayant eu leur vie larvaire en 2003-2004 ont montré des différences significatives entre les soles capturées dans les deux lagunes (Thau et Mauguio : Figure 3.10, Tableau 3.3). En effet, les deux ratios ont été significativement plus faibles pour les soles de Mauguio que pour celles de Thau (KS $Z = 0,75$ $p > 0,05$; $t = -8,53$ $p < 0,001$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, KS $Z = 0,72$ $p > 0,05$; $t = -6,12$ $p < 0,001$ pour le $\delta^{18}\text{O}$).

- Comparaison interannuelle des ratios isotopiques

Les ratios isotopiques des soles capturées dans la lagune de Thau ayant eu leurs vies larvaires en hiver 2002-2003, 2003-2004 et 2007-2008 ont montré des différences (Figure 3.10). Le $\delta^{13}\text{C}$ des soles de l'hiver 2003-2004 a été significativement plus faible que celui des soles des hivers 2002-2003 et 2007-2008 (KS $Z = 0,86$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 8,10$ $p < 0,01$). Le $\delta^{18}\text{O}$ des soles de l'hiver 2007-2008 a été significativement plus élevé que celui des soles des hivers 2002-2003 et 2003-2004 (KS $Z = 0,73$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 9,24$ $p < 0,01$). Les soles capturées dans la lagune de Mauguio ont également présenté des différences entre les deux années de vie larvaire (Figure 3.10). En effet, les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ ont été significativement plus faibles pour l'hiver 2003-2004 que pour l'hiver 2007-2008 (KS $Z = 0,45$ $p > 0,05$; $t = -5,71$ $p < 0,001$; et KS $Z = 0,42$ $p > 0,05$; $t = -4,19$ $p < 0,001$ respectivement).

Les ratios isotopiques de la vie larvaire des soles capturées au Rhône (VL 1999-2000) ont montré des différences significatives avec les ratios des autres années dans les autres sites (Figure 3.10). En effet, le $\delta^{18}\text{O}$ a été significativement supérieur à celui des soles de Manguio et de Berre de l'hiver 2007-2008 mais n'a pas différé de celles de Thau (KS $Z = 0,75$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 13,04$ $p < 0,001$). Le $\delta^{13}\text{C}$ a été significativement inférieur à celui des soles étant entrées à Thau mais pas à ceux des soles capturées à Manguio et Berre pour cette année de vie larvaire (KS $Z = 1,17$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 41,08$ $p < 0,001$). Le $\delta^{18}\text{O}$ des soles du Rhône (VL 1999-2000) a été supérieur à celui des soles de Manguio et Thau ayant eu leur vie larvaire en hiver 2003-2004 (KS $Z = 0,55$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 82,32$ $p < 0,001$). Par contre, le $\delta^{13}\text{C}$ a été significativement supérieur à celui des soles de Manguio mais inférieur à celui des soles de Thau (KS $Z = 0,44$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 42,68$ $p < 0,001$). Enfin, le $\delta^{18}\text{O}$ a été supérieur à celui des soles de Thau (VL 2002-2003), alors que le $\delta^{13}\text{C}$ a été inférieur (KS $Z = 0,55$ $p > 0,05$; $t = -4,17$ $p < 0,01$; et KS $Z = 0,79$ $p > 0,05$; $t = 6,21$ $p < 0,001$ respectivement). La séparation des ratios isotopiques durant la phase de vie larvaire des soles entrées dans Thau de celles des autres sites est essentiellement liée aux plus fortes valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes.

3.3.5. Rapports élémentaires moyens du strontium et du baryum

- Comparaisons intra-annuelles des rapports Sr/Ca et Ba/Ca

Les rapports Sr/Ca moyens de la vie larvaire des soles nées en hiver 2007-2008 (Figure 3.11) ont été significativement supérieurs pour les soles capturées à Thau qu'à celles capturées à Berre et Mauguio (KS Z = 0,98 p > 0,05 ; ANOVA F = 2,62 p < 0,05 LSD = 0,96 et 0,92 p < 0,01 respectivement). Aucune différence n'a été observée pour ce même rapport entre les soles nées en hiver 2003-2004 (LSD = 0,23 p > 0,05).

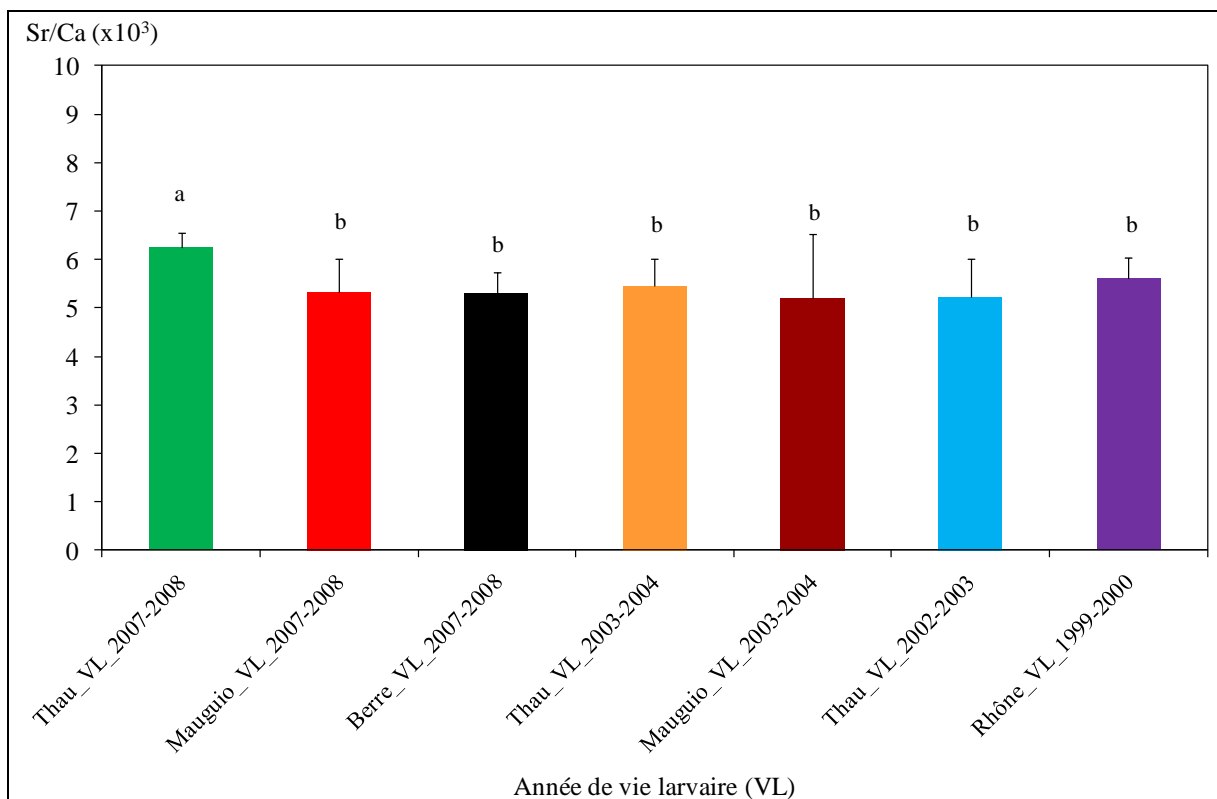


Figure 3.11 : Rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) moyen durant la phase de vie larvaire des soles de Thau (VL hiver 2007-2008 (n = 10), 2003-2004 (n = 10) et 2002-2003(n = 10)), de Mauguio (VL hiver 2007-2008 (n = 10) et 2003-2004 (n = 10)), de Berre (VL hiver 2007-2008 (n = 9)) et du Rhône (VL hiver 1999-2000 (n = 10)). Les différences ont été testées par ANOVAs avec un *post-hoc* LSD de Fisher et sont signalées par les lettres a-b.

Les rapports Ba/Ca moyens de la vie larvaire des soles nées en 2007-2008 ont été significativement plus élevés dans les otolithes des soles étant entrées dans Berre que celles installées à Mauguio et à Thau (Figure 3.12, tableau 3.4 : KS $Z = 1,78$ $p < 0,05$; KW $H = 21,43$ $p < 0,05$ $U = 19$ et 18 $p < 0,05$ respectivement). Ce même rapport n'a pas montré de différence significative entre les soles nées durant l'hiver 2003-2004 (KS $Z = 1,78$ $p < 0,05$; $U = 40$ $p > 0,05$).

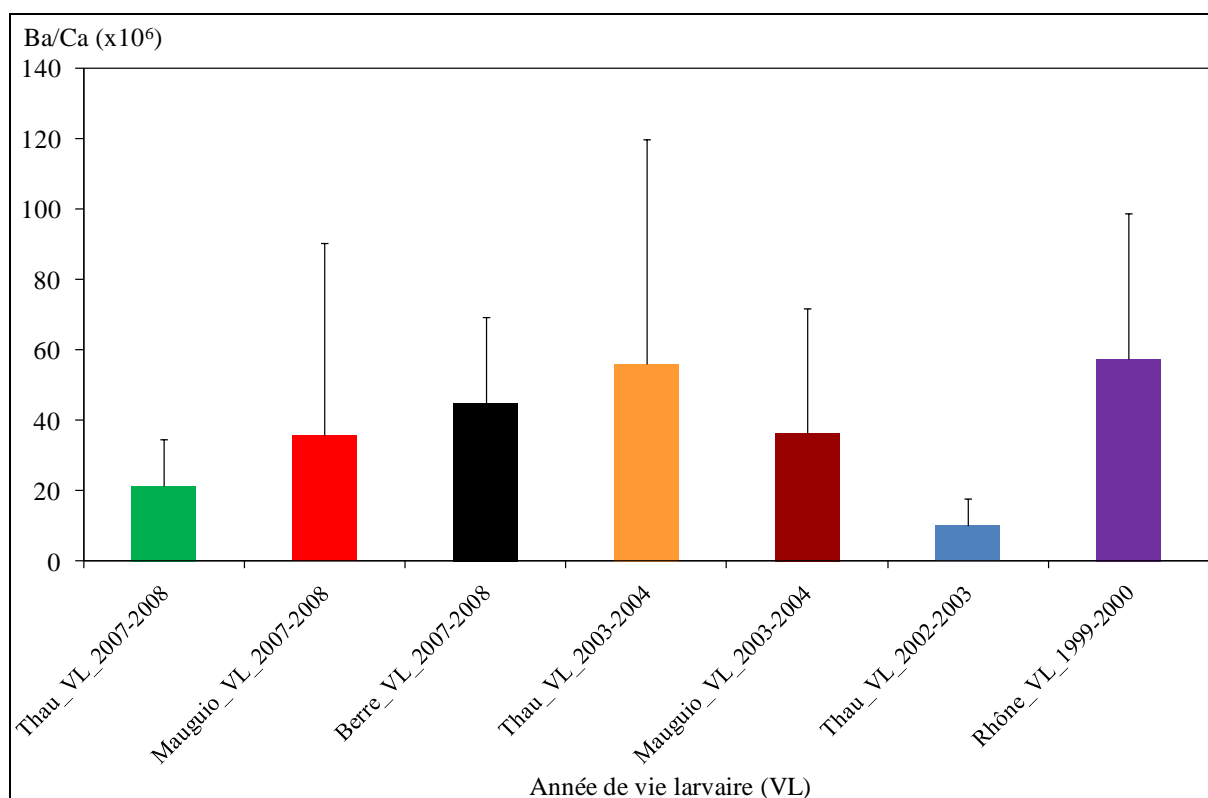


Figure 3.12 : Rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) moyen durant la phase de vie larvaire des soles de Thau (VL hiver 2007-2008 ($n = 10$), 2003-2004 ($n = 10$) et 2002-2003 ($n = 10$)), de Mauguio (VL hiver 2007-2008 ($n = 10$) et 2003-2004 ($n = 10$)), de Berre (VL hiver 2007-2008 ($n = 9$)) et du Rhône (VL hiver 1999-2000 ($n = 10$)). Les différences ont été testées par une ANOVA de Kruskal-Wallis avec des tests U de Mann-Whitney sont données dans le Tableau 3.4.

Tableau 3.4 : Résultats des comparaisons intersites et interannuelles des rapports Ba/Ca. ns = non significatif, en gras sont données les différences significatives, (-) est utilisé quand la comparaison n'a pas été effectuée.

	Thau VL 2007-2008	Mauguio VL 2007-2008	Berre VL 2007-2008	Thau VL 2003-2004	Mauguio VL 2003-2004	Thau VL 2002-2003
Mauguio VL 2007-2008	U = 49 ns					
Berre VL 2007-2008	U = 18 p < 0,05	U = 19 p < 0,05				
Thau VL 2003-2004	U = 29 ns	- -	- -			
Mauguio VL 2003-2004	- -	U = 42 ns	- -	U = 40 ns		
Thau VL 2002-2003	U = 17 p < 0,05	- -	- -	U = 15 p < 0,01	- -	
Rhône VL 1999-2000	U = 19 p < 0,05	U = 26 ns	U = 36 ns	U = 42 ns	U = 32 ns	U = 6 p < 0,001

- Comparaisons interannuelles des rapports Sr/Ca et Ba/Ca

Les rapports Sr/Ca moyens de la vie larvaire des soles capturées dans la lagune de Thau ayant eu leur vie larvaire en 2007-2008 ont été significativement supérieurs à ceux des soles nées en hiver 2002-2003 et 2003-2004 (Figure 3.11 : KS $Z = 0,98$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 2,62$ $p < 0,05$, LSD = 1,03 et 0,81 respectivement). Alors que les soles capturées dans la lagune de Mauguio n'ont pas montré de différence significative entre les deux années de vie larvaire (Figure 3.11 : LSD = 0,12 $p > 0,05$).

Les rapports Ba/Ca moyens des vies larvaires des soles capturées dans la lagune de Thau ont été significativement plus faibles pour les soles nées en hiver 2002-2003 que celles de 2003-2004 et 2007-2008 (Figure 3.12, tableau 3.4 : KS $Z = 1,78$ $p < 0,05$; KW $H = 21,43$ $p < 0,01$, $U = 15$ et 17 $p < 0,05$ respectivement). Les soles de Mauguio ayant eu leur vie larvaire en hiver 2003-2004 et 2007-2008 n'ont pas montré de différence significative pour ce rapport (Figure 3.12, tableau 3.4 : $U = 42$ $p > 0,05$).

Le rapport en Sr/Ca moyen de la vie larvaire des soles du Rhône nées en hiver 1999-2000 a été significativement plus faible que celui des soles de Thau nées en 2007-2008 (Figure 3.11 : KS $Z = 0,98$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 2,62$ $p < 0,05$, LSD = -0,64 $p < 0,05$) mais n'a pas différé de ceux des soles de Berre et Mauguio pour cette même année de vie larvaire (LSD = 0,32 et 0,27 respectivement). De plus, il n'a pas différé de ceux des soles nées en 2003-2004 et entrées à Mauguio et Thau (LSD = 0,40 et 0,17 $p > 0,05$ respectivement), ainsi que de ceux des soles de l'hiver 2002-2003 (LSD = 0,38 $p > 0,05$).

Le rapport en Ba/Ca moyen de la vie larvaire des soles du Rhône nées en hiver 1999-2000 a été significativement plus élevé que celui des soles de Thau nées en hiver 2007-2008 mais n'a pas différé de celui des autres soles de cette année de vie larvaire (Figure 3.12, tableau 3.4 : KS $Z = 1,78$ $p < 0,05$; KW $H = 21,43$ $p < 0,05$, U = 19 $p < 0,05$). De plus, ce rapport n'a pas présenté de différence significative avec les rapports des soles nées en hiver 2003-2004 (Figure 3.12, tableau 3.4 : U = 32 et 42 $p > 0,05$), mais il a été significativement plus élevé que celui des soles nées en hiver 2002-2003 (Figure 3.12, tableau 3.4 : U = 6 $p < 0,001$).

3.3.6. Profils des rapports élémentaires moyens du strontium et du baryum

- Les profils Sr/Ca ($\times 10^3$)

Les profils en Sr/Ca des otolithes des soles durant la phase de la vie larvaire 2007-2008 sont significativement supérieurs pour les soles capturées dans la lagune de Thau, mais ne présentent pas de différence pour les soles capturées dans les deux autres lagunes (Figure 3.13).

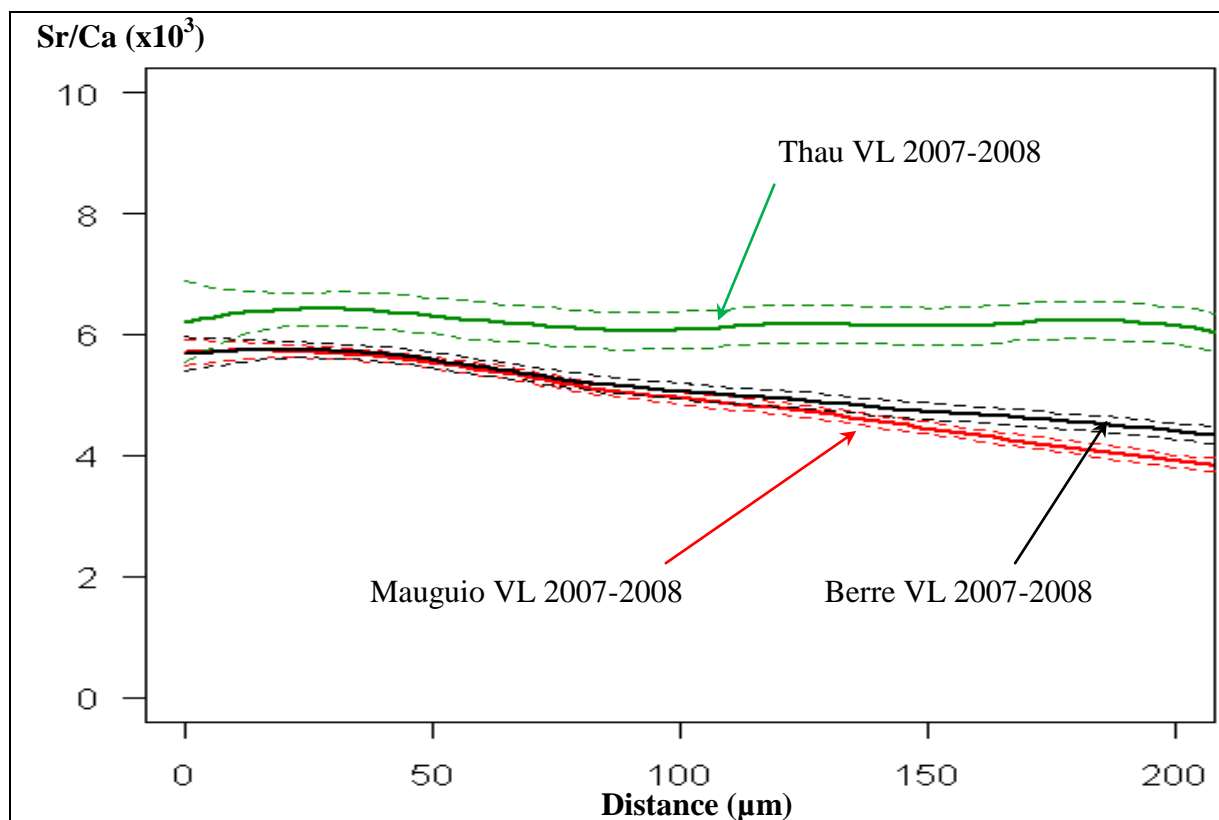
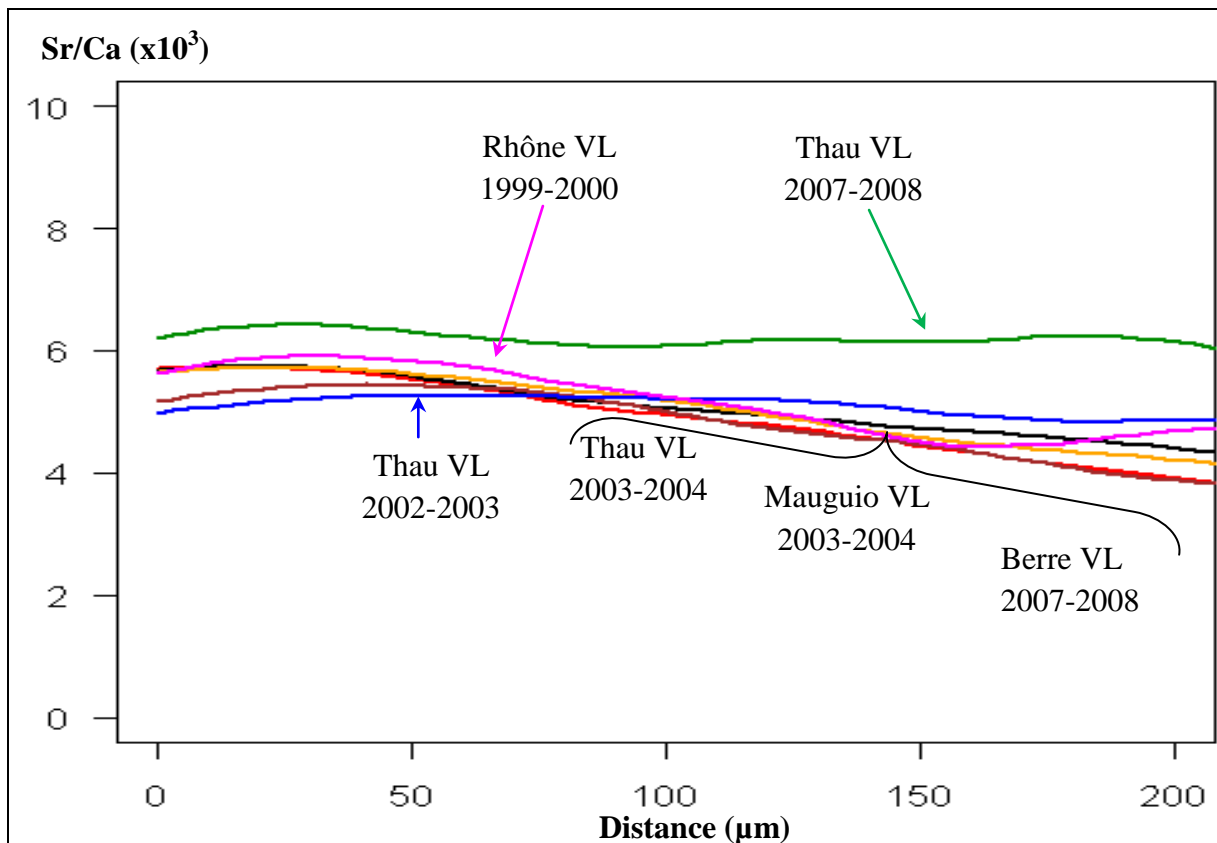


Figure 3.13 : Profil moyen du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) durant la phase de vie larvaire des soles de Thau ($n = 10$), Mauguio ($n = 10$) et Berre VL hiver 2007-2008 ($n = 9$). Les distances exprimées en abscisse sont des distances au nucléus ($0 \mu\text{m}$).

Le rapport Sr/Ca est fort durant toute la phase de vie larvaire pour les soles entrées à Thau ($\text{Sr/Ca} \approx 6,2$) alors qu'il montre une diminution pour les soles entrées dans les deux autres lagunes ($5,9 - 4,3$). Les profils des soles capturées dans Thau et Mauguio et nées en hiver 2003-2004 ne montrent pas de différences significatives (données non montrées) et présentent des profils de Sr/Ca similaires à ceux des soles capturées dans Berre et Mauguio de l'hiver 2007-2008.

De même, la comparaison des profils des soles nées en hiver 2007-2008, 2003-2004, 2002-2003 et 1999-2000 montre des différences significatives uniquement pour les soles capturées dans Thau et nées en 2007-2008 (Sr/Ca plus élevé : Figure 3.14).



- Les profils Ba/Ca ($\times 10^6$)

Les profils en Ba/Ca durant la phase de vie larvaire ont présenté de grandes variations à la fois au sein d'une même année de vie larvaire mais également entre années différentes. En effet, les otolithes des soles nées en hiver 2007-2008 ont montré des profils de Ba/Ca très différents (Figure 3.15). Les soles capturées dans la lagune de Thau ont eu le rapport le plus faible avec un maximum de 25, alors que celles capturées dans Mauguio et Berre ont atteint respectivement 50 et 75. En outre, la forme des profils a changé entre les trois groupes. Le profil Ba/Ca des soles de Thau VL_2007-2008 a présenté son maximum dès les 50 premiers μm de la vie larvaire, alors que celui des soles de Mauguio VL_2007-2008 a augmenté pour atteindre son maximum à 70 μm . Le profil Ba/Ca des soles de Berre VL_2007-2008 a été élevé dès les premiers micromètres ($\approx 15 \mu\text{m}$) puis a présenté une forte augmentation à partir de 100 μm pour atteindre son maximum vers 150-160 μm donc en fin de vie larvaire.

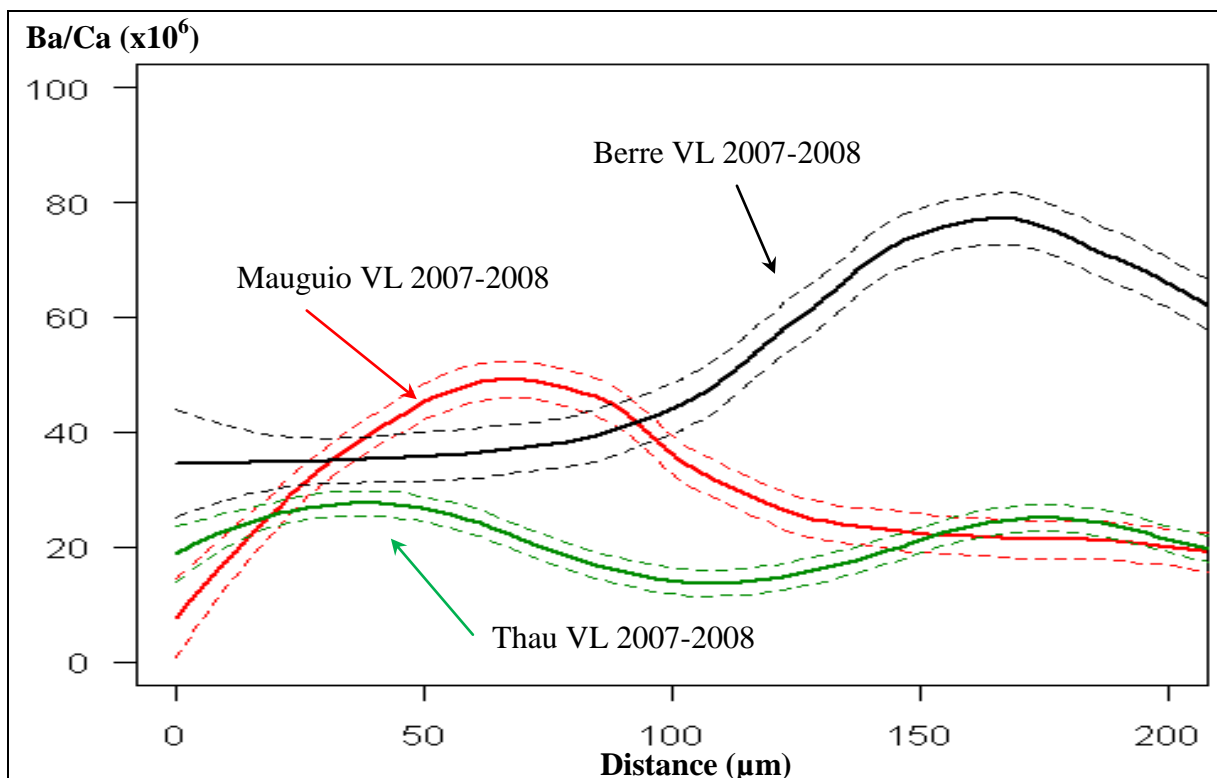


Figure 3.15 : Profil moyen du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) durant la phase de vie larvaire des soles de Thau, Mauguio et Berre ayant eu leur vie larvaire en hiver 2007-2008. Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%.

Les profils en Ba/Ca des soles capturées dans Thau et Mauguio nées en hiver 2003-2004 ont également présenté de fortes différences malgré des profils de forme similaires (Figure 3.16). En effet, les profils Ba/Ca des otolithes des soles de Thau et Mauguio de cette année de vie larvaire ont présenté des fortes valeurs dès le début de la vie larvaire (30 pour Mauguio et 60 pour Thau) et ont augmenté pour atteindre un maximum de 45 pour Mauguio et de 75 pour Thau entre 40 et 50 μm . Les rapports de Ba/Ca dans les otolithes durant la vie larvaire des soles de ces sites ont diminué après pour atteindre 18 à la fin de la vie larvaire.

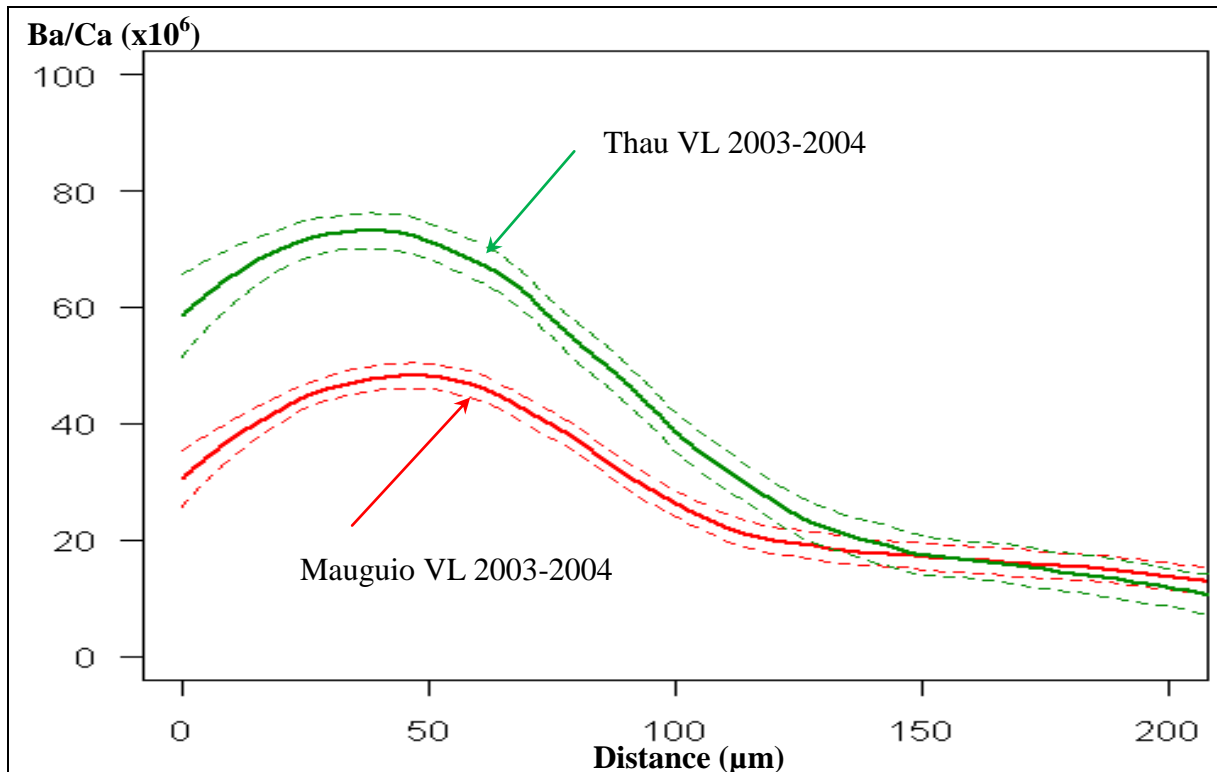


Figure 3.16 : Profil moyen du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) durant la phase de vie larvaire des soles de Thau et de Mauguio ayant eu leur vie larvaire en hiver 2003-2004. Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%.

La comparaison des profils en Ba/Ca entre plusieurs années de vie larvaire a également montré de fortes variations (Figure 3.17A). En effet, les soles capturées dans la lagune de Thau nées en hiver 2002-2003, 2003-2004 et 2007-2008 ont présenté toutes trois des profils différents. Comme décrit précédemment les soles nées en hiver 2007-2008 ont eu un profil en Ba/Ca qui a peu varié avec des valeurs entre 13 et 25, celles nées en hiver 2003-2004 ont eu des taux beaucoup plus élevés avec un maximum de 75, alors que celles nées en hiver 2002-2003 ont eu un taux très faible (< 12) durant toute la phase de vie larvaire.

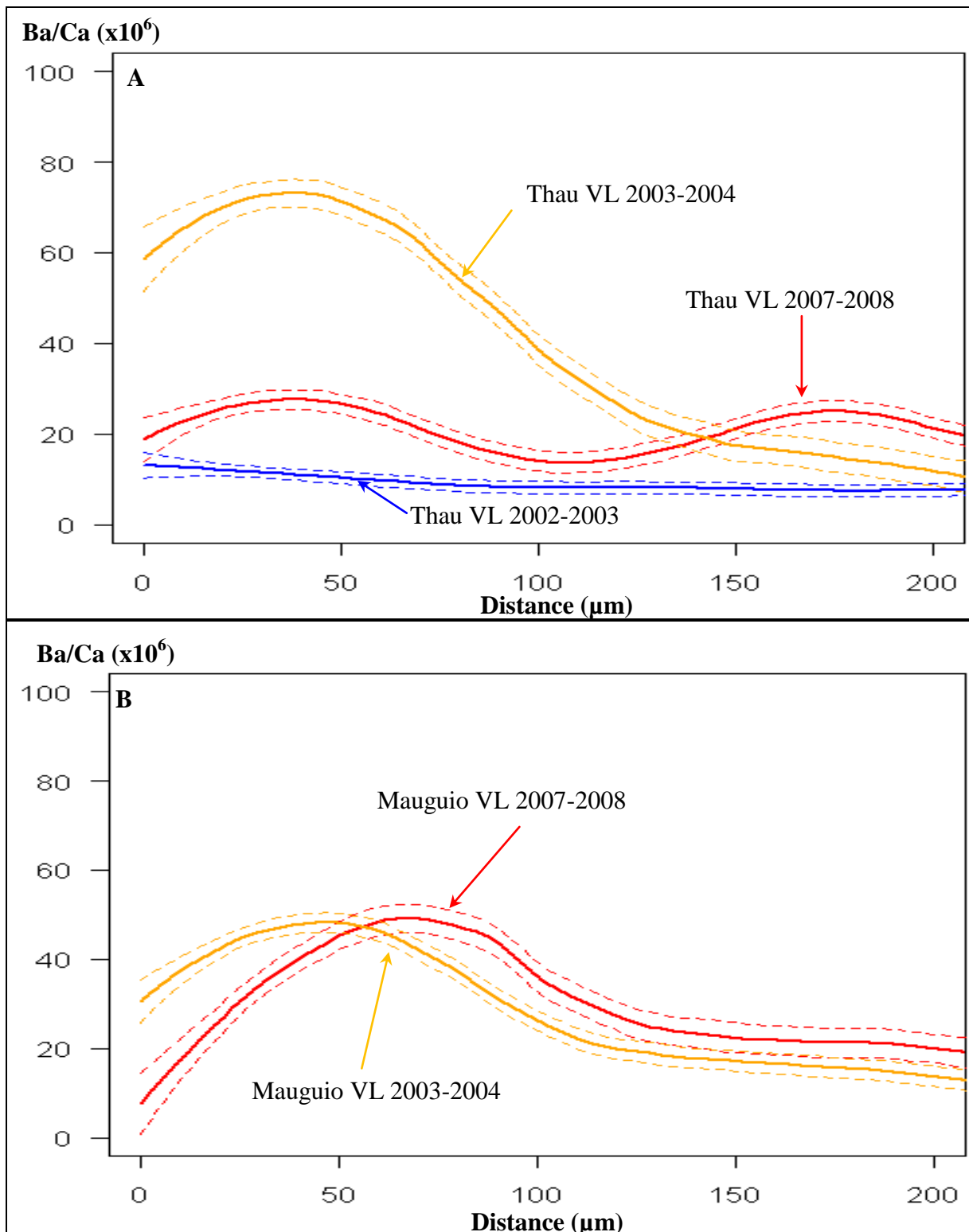


Figure 3.17 : (A) Profil moyen du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) durant la phase de vie larvaire des soles de Thau ayant eu leur vie larvaire en hiver 2002-2003, 2003-2004 et 2007-2008. (B) Profil moyen rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) durant la phase de vie larvaire des soles de Mauguio ayant eu leur vie larvaire en hiver 2003-2004 et 2007-2008. Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%.

Les profils des soles capturées dans la lagune de Mauguio nées en hiver 2007-2008 et 2003-2004 ont présenté des taux de Ba/Ca similaires pour les deux années de vie larvaire

(Figure 3.17B). Les deux groupes ont atteint un maximum de 45-50 en Ba/Ca vers 50 μm pour les soles nées en hiver 2003-2004 et vers 70 μm pour celles nées en hiver 2007-2008. Les taux de Ba/Ca ont diminué ensuite pour atteindre des valeurs de 15-20 en fin de vie larvaire.

La comparaison des profils moyens des soles de toutes les années de vie larvaire (Figure 3.18) a montré que les soles capturées aux faibles profondeurs du Rhône en 1999-2000 présentaient les taux de Ba/Ca durant la vie larvaire les plus élevés (maximum de 80). De plus, ce maximum a été atteint très rapidement (dès 40 μm) puis a diminué à 20 en fin de vie larvaire. Le profil de cette courbe est similaire à celui des soles de Thau nées en hiver 2003-2004.

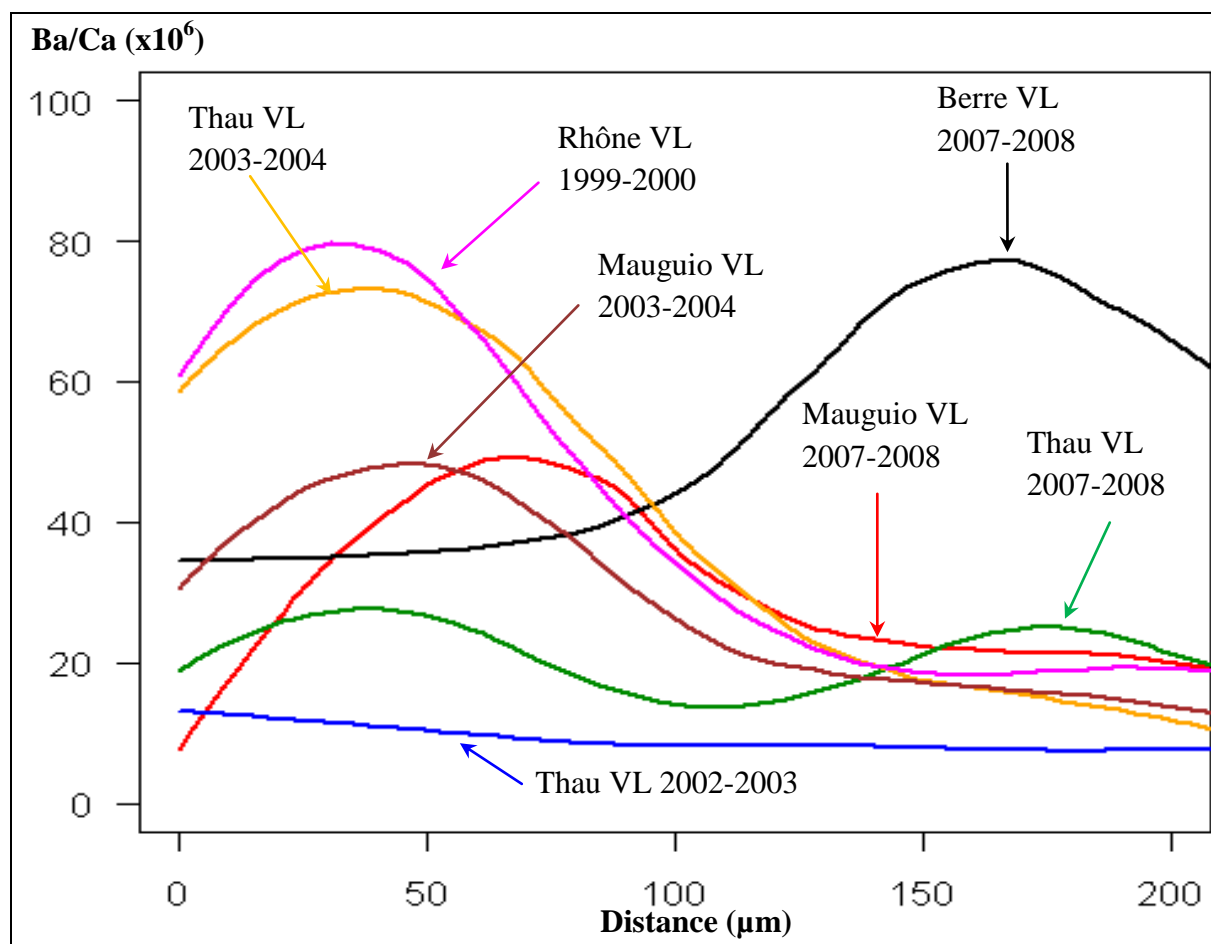


Figure 3.18 : Profil moyen du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) durant la phase de vie larvaire des soles capturées à Thau (VL hiver 2002-2003, 2003-2004 et 2007-2008), Mauguio (VL hiver 2003-2004 et 2007-2008), Berre (VL hiver 2007-2008) et du Rhône (VL hiver 1999-2000). Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95% n'ont pas été figurées pour améliorer la lisibilité du graphique.

3.4. Discussion

3.4.1. Dates de ponte et durées de vie larvaire

L'estimation des dates de ponte des soles a montré des pontes plus précoces pour les soles capturées dans les lagunes de Canet et Thau nées en hiver 2007-2008 que celles des lagunes de Mauguio et de Berre pour cette même année de vie larvaire. Ce décalage a également été observé entre les soles de Thau et de Mauguio nées en hiver 2003-2004. Enfin, les soles du Rhône ont montré les dates de ponte les plus tardives. Il semble donc qu'il y ait une ponte plus précoce chez les soles de l'Ouest du golfe du Lion (Canet et Thau) que chez celle de l'Est du golfe (Mauguio, Berre et Rhône). Cette différence dans les dates de ponte observée entre l'Est et à l'Ouest du golfe du Lion pourrait confirmer l'existence de deux stocks de soles trouvés par chalutage dans cette zone (Gaertner et al. 1998). Ces auteurs ont montré l'existence d'abondances de soles plus importantes à proximité du Rhône (30-80 m de profondeur) ainsi que dans l'Ouest du golfe dans une zone allant des côtes catalanes au milieu du golfe (30-80 m de profondeur). En outre, en hiver 2007-2008 les dates de ponte des soles de l'Ouest du golfe sont différentes de celles connues pour cette espèce (décembre à mars, Quéro & Vayne 1997). Aboussouan (1964) avait observé des dates de ponte plus précoces en Méditerranée qu'en Mer du Nord, ces dates restant toutefois dans la gamme connue. Chez *Solea solea* et chez *Dicentrarchus labrax* en Atlantique, de telles différences ont été associées à un gradient latitudinal (Vinagre et al. 2008a, 2009). Ces auteurs observent, chez ces deux espèces, que les populations du Nord présentent des dates de ponte plus tardives que celles du Sud de la zone d'étude. De telles variations seraient dues à des températures des eaux et des photopériodes différentes entre le Nord et le Sud. En effet, les températures des eaux, plus chaudes aux faibles latitudes qu'aux latitudes plus élevées, favoriseraient la reproduction précoce des soles dans les zones Sud (Amara et al. 1994). A l'inverse, les photopériodes hivernales sont plus longues au Sud qu'au Nord et jouent également sur la période de reproduction (Devauchelle et al. 1987). A la profondeur supposée de reproduction des soles (70-90 m), les conditions environnementales du golfe du Lion présentent peu de variations avec la latitude et/ou la longitude (Figure 3.19). Toutefois, à de faibles échelles spatiales des variations thermiques des eaux de surface peuvent intervenir dans le golfe du Lion comme cela a été observé de septembre à mi-décembre avec des températures plus élevées (14-15°C) dans l'Ouest que dans l'Est (13°C) du golfe (Figure 3.19). Toutefois, ce différentiel thermique n'est pas visible dans le golfe entre mi-décembre et mi-février ou les températures du golfe sont équivalentes à l'Est et à l'Ouest ($\approx 13^\circ\text{C}$). Ainsi des températures plus élevées des eaux

de surface à la fin de l'automne dans l'Ouest du golfe pourraient-elles induire les pontes plus précoces observées dans cette zone, alors que les adultes sont benthiques ?

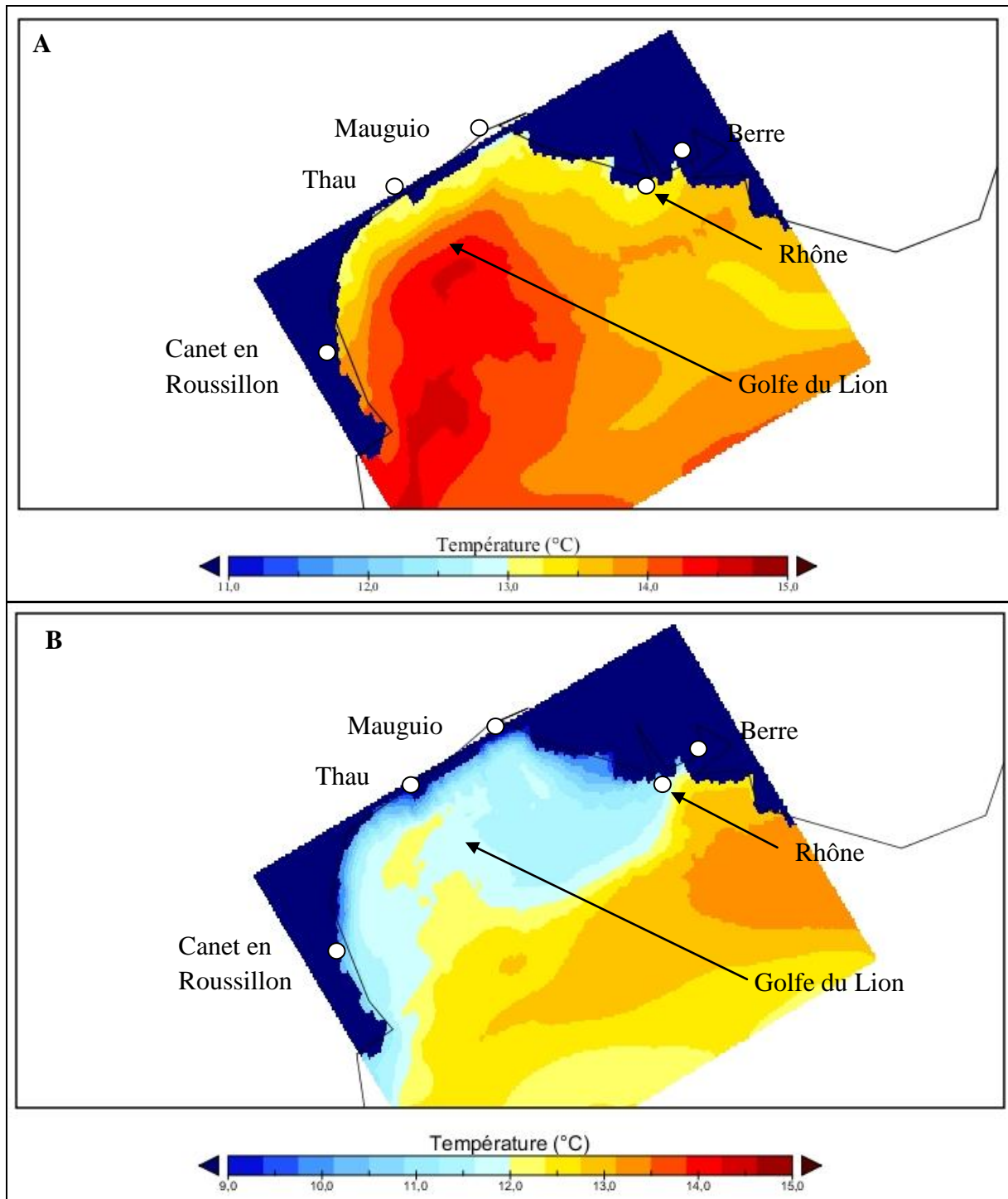


Figure 3.19 : Carte des températures moyennes des eaux de surface du golfe du Lion sortie du modèle Eco3M durant les 15 derniers jours du mois de novembre 2003 (A) et les 15 derniers jours du mois de janvier 2003 (B) (Modèle ECO3M, comm. pers. Rose Campbell).

Outre le facteur thermique, le facteur disponibilité en nourriture peut influencer le développement des larves et potentiellement la synchronisation avec la phase de ponte (Fortier et al. 1995, Durant et al. 2007). En effet, les dates de ponte des téléostéens et donc la présence des larves peut être synchrones ou décalées avec la présence des proies dans le milieu (hypothèse du match/mismatch). Les larves de téléostéens sont alors présentes dans la colonne d'eau afin de commencer à se nourrir durant le maximum de production de leurs proies, soit elles sont présentes quelques semaines avant la production maximale des proies. Or, le golfe du Lion présente une production ($0,5-1,2 \text{ mg m}^{-3}$ de chlorophylle *a*) plus importante au printemps (mars-avril, Bosc et al. 2004). La ponte des soles de l'Est pourrait donc être synchrones avec la présence des proies des soles dans la masse d'eau au printemps. La ponte des soles de l'Ouest du golfe pourrait également être liée à une augmentation de la production du golfe et donc à la présence des proies dans la masse d'eau. En effet, une augmentation de la production est observée dans le golfe en automne (novembre-décembre), période où la production primaire passe de $0,2$ à $0,4 \text{ mg m}^{-3}$ de chlorophylle *a* (Bosc et al. 2004) probablement en raison d'apports d'éléments nutritifs dans le golfe suite aux événements pluvieux de l'automne.

Les zones profondes où se reproduisent les soles peuvent être influencées par deux types d'apports principaux : les remontées d'éléments nutritifs par *upwelling* et par les apports de la surface véhiculés par les eaux denses et les tempêtes (Durrieu de Madron & Ferré 2009, Estournel et al. 2009). Les zones d'*upwelling* connues dans le golfe du Lion sont localisées au large du Rhône, de Sète et de Béziers (Figure 3.20). Ces remontées d'eaux profondes riches en éléments nutritifs apparaissent en automne et en hiver lorsque les eaux de surface sont chassées par les vents dominants (tramontane et mistral). De même lors de tempêtes de vent d'Est, les eaux chargées en éléments nutritifs par la remise en suspension du sédiment peuvent être exportées depuis la côte et la surface sur le plateau continental (Durrieu de Madron & Ferré 2009). Les éléments nutritifs ainsi véhiculés vers le fond pourraient alors être un des signes initiateurs de la ponte. L'ensemble de ces facteurs thermiques et de disponibilité en nourriture semble induire la différence dans les dates de ponte entre les soles de l'Est et de l'Ouest du golfe du Lion. En effet, les températures plus chaudes à l'Ouest à l'automne associées aux tempêtes de vent d'Est de l'automne et du début de l'hiver pourraient induire une ponte précoce, alors que les pontes des soles de l'Est du golfe seraient associées à la forte productivité du panache de dilution du Rhône et aux *upwellings* de cette zone plus importants au printemps. En outre, la circulation des eaux de surface du golfe (Millot 1979) montre

l'existence de contre-courants de surface différents à l'Est et à l'Ouest de 4° de longitude Est (Figure 3.20). En effet, à l'Est de cette ligne les contre-courants ont une trajectoire dirigée vers le Nord-Est et dans la partie Ouest du golfe une trajectoire allant vers le Nord-Ouest. Cette différence dans la courantologie du golfe pourrait aussi favoriser l'existence des deux stocks de larves et être sans doute à l'origine des deux stocks d'adultes identifiés par Gaertner et al. (1998).

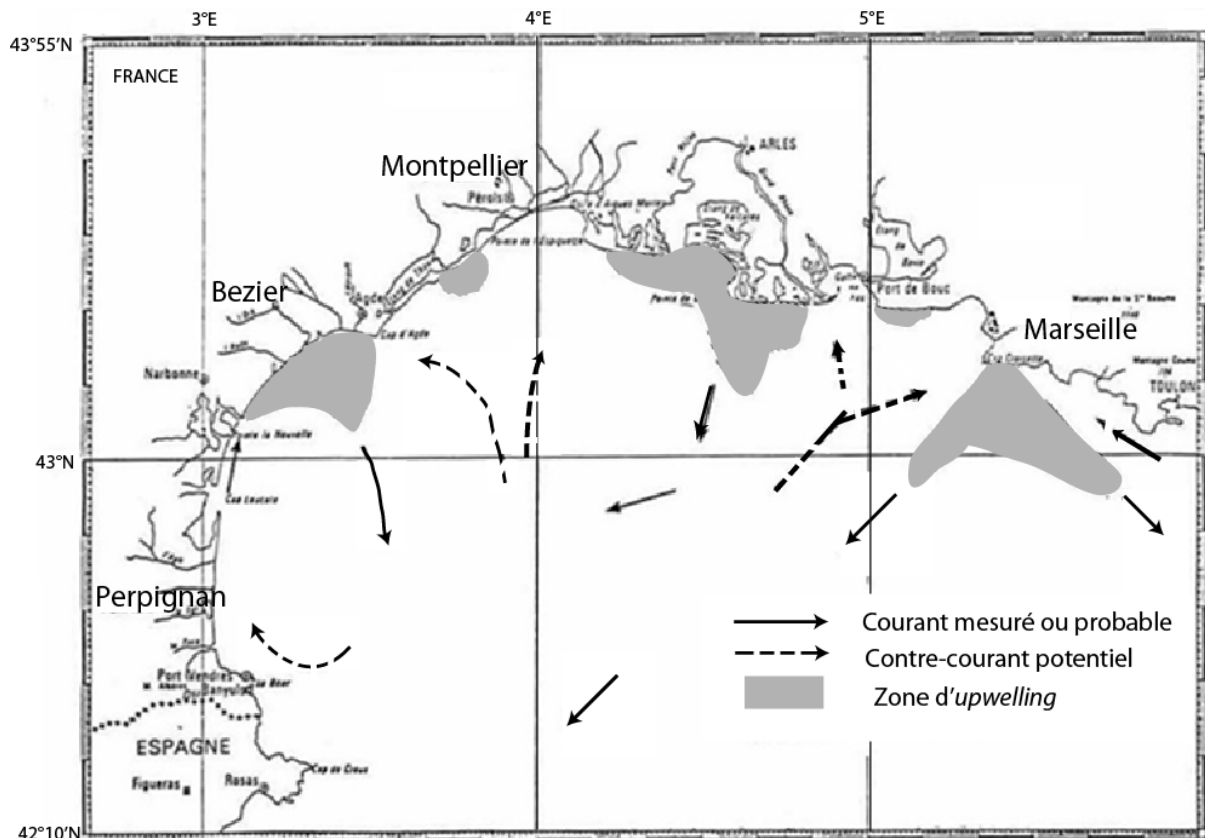


Figure 3.20 : Circulation simplifiée des masses d'eaux de surface dans le golfe du Lion et localisation des zones d'upwelling (modifié de Millot 1979).

La vie larvaire planctonique dure généralement de un à trois mois chez la majorité des espèces de poissons plats (Chambers & Leggett 1992, Keef & Able 1993, Amara et al. 1998, 2000). Chez la sole commune, la métamorphose intervient après 20 à 46 jours de durée de vie larvaire hors durée de vie embryonnaire (Amara et al. 2000). Les durées de vie larvaire moyennes obtenues pour les soles colonisant les lagunes de Canet, Thau, Mauguio et Berre ainsi que celles s'établissant dans les zones côtières à proximité du Rhône sont proches de celles trouvées par Amara et al. (2000) dans la baie de la Vilaine. Des durées de vie larvaires légèrement plus longues ont été observées pour les soles de Berre nées en hiver 2007-2008, mais également pour les soles nées en hiver 2003-2004 (Mauguio et Thau). Amara et al.

(1994, 2000) suggèrent que la métamorphose des larves de soles ne dépend pas de la durée de la vie larvaire, mais de la taille atteinte. En effet, la métamorphose apparaît une fois que les larves ont atteint une taille dite « compétente » ($LS = 8,50 \pm 0,69$ mm, Amara & Lagardère 1995). Les larves des soles de Berre (hiver 2007-2008) et celles des soles de Mauguio et de Thau (hiver 2003-2004) semblent donc avoir mis plus de temps à atteindre cette taille. Des variations dans les durées de vie larvaire ont également été observées entre les soles pondues en février et celles pondues en mai dans la baie de la Vilaine (golfe de Gascogne, Amara et al. 1994, 2000). Différents facteurs tels que la température des eaux, la disponibilité en nourriture, la photopériode et la salinité semblent jouer sur le développement et la croissance des larves (Fonds 1979). Parmi ces facteurs, trois semblent prépondérants : la température, la photopériode et la disponibilité en nourriture (Amara et al. 1994, 2000).

La photopériode et la température pourraient induire les durées de vie larvaire plus longues observées pour les soles de Berre nées en hiver 2007-2008 et les durées plus longues de l'hiver 2003-2004. En effet, ces soles présentent des dates de ponte plus tardives par rapport aux soles de l'Ouest en 2007-2008 ; elles ont donc fréquenté des eaux plus froides à des périodes où la photopériode est réduite induisant un temps plus long pour atteindre la taille compétente. Les soles nées en 2003-2004 ont été soumises à un épisode climatique particulier. En effet, des pluies importantes sur les Cévennes en décembre 2003 (épisode Cévenol) ont provoqué une crue centennale du Rhône (Figure 3.21) qui a donc enrichi le golfe du Lion en matière organique mais également en eau plus froide ralentissant ainsi la croissance des larves à cette période. Par contre, les durées de vie larvaire très courtes observées pour les échantillons du Rhône en 2000 sont probablement liées à des conditions du milieu favorables avec des apports en éléments nutritifs plus forts associés à des températures plus élevées au mois de Mars qu'en plein hiver, mais également à une photopériode plus longue.

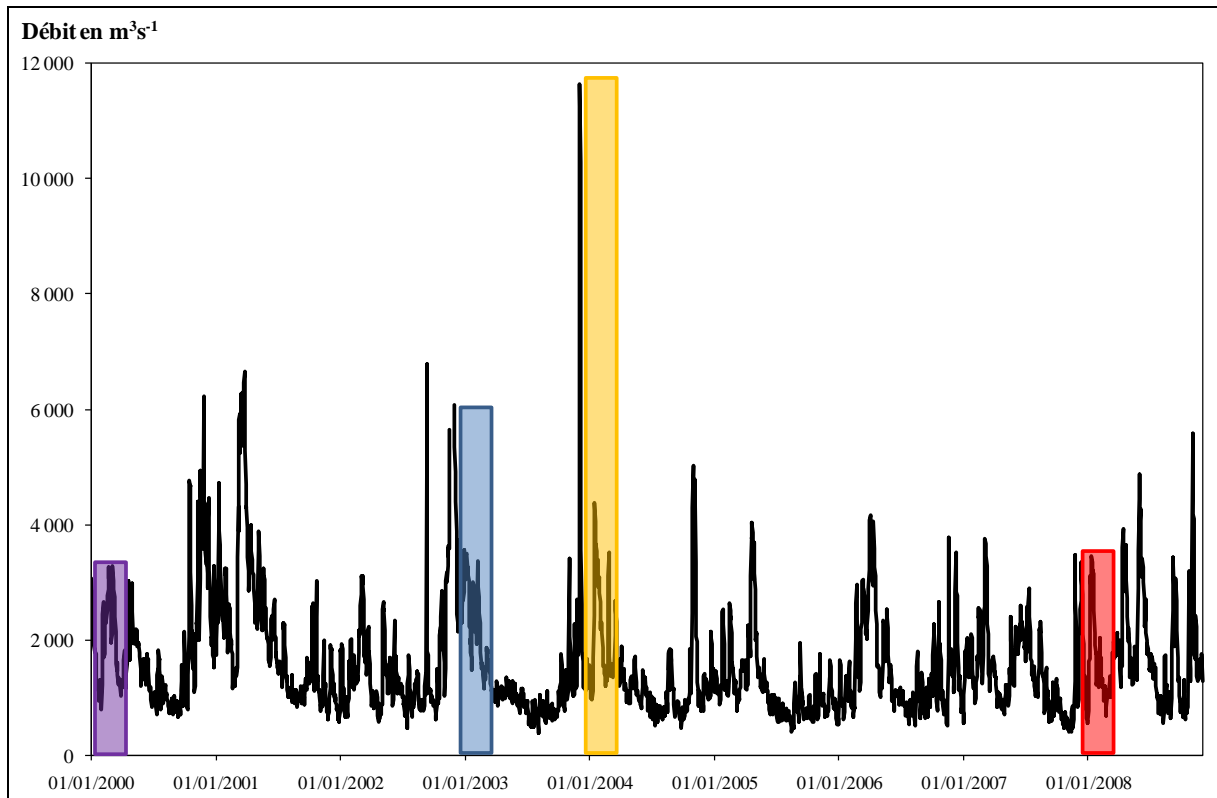


Figure 3.21 : Débit du Rhône en m^3s^{-1} entre le 01 janvier 2000 et le 30 novembre 2008. Les zones de couleur correspondent aux hivers des vies larvaires des soles étudiées (hiver 1999-2000, 2002-2004, 2003-2004 et 2007-2008). Source Compagnie nationale du Rhône.

3.4.2. Taux de croissance journaliers

Le taux de croissance journalier des téléostéens à partir des otolithes a été étudié chez de nombreuses espèces comme les anguilliformes (Tzeng 1990, Reveillac et al. 2008, Robinet et al. 2008), des espèces de téléostéens récifaux (*e.g.* Wellington & Victor 1992) et chez le pleuronectiforme *Limanda ferruginea* (préalablement nommé *Pleuronectes ferrugineus*, Benoit & Pepin 1999). Chez les soléidés, le taux de croissance journalier a été étudié chez *Solea solea* essentiellement sur des lames minces de *lapillus* (Amara et al. 1994, 2000, Vinagre et al. 2008a). Des études basées sur le rayon de l'otolithe ont également été menées sur les *sagittae* chez *Solea solea* et *Microchirus variegatus* (Amara et al. 1998). Le taux de croissance de l'otolithe semble être lié au taux métabolique et au taux de croissance somatique (Wright 1991), toutefois il semble que le taux de croissance métabolique soit le facteur influençant le plus la croissance de l'otolithe (comm. pers. Jacques Panfili). Le TCJ semble être principalement guidé par deux paramètres : la température et la disponibilité en nourriture (Morales-Ñin et al. 1995, Morales-Ñin 2000). En effet, ces deux facteurs peuvent induire une augmentation de la largeur des marques de croissance. Toutefois, ceci n'est vrai

que jusqu'à la température optimale de croissance de l'espèce (Morales-Ñin et al. 1995, Morales-Ñin 2000). Comme pour les dates de ponte et les durées de vie larvaire, les taux de croissance journalier estimés dans notre étude montrent des différences entre les soles de l'Est du golfe du Lion (entrant dans les lagunes de Mauguio, de Berre et au Rhône) et les soles de l'Ouest du golfe (entrant dans les lagunes de Canet et de Thau). En effet, les soles de l'Est présentent des taux de croissance journaliers de l'otolithe plus forts que celles de l'Ouest durant les phases de vie larvaire. Il est également apparu que les larves de soles de l'Est du golfe présentaient un radius de l'otolithe plus grand (128,3 – 157,0 μm) que celles de l'Ouest (116,2 – 129,8 μm). Or ces soles sont issues de pontes plus tardives et ont donc été soumises à des températures plus froides. Par contre, étant à l'Est du golfe, elles sont plus fortement influencées par les eaux riches et productives du panache de dilution du Rhône (Kirchman et al. 1989, Gaudy et al. 1996, Lefèvre et al. 1997, Raimbault et al. 2009), ainsi qu'aux apports en éléments nutritifs à la base de la production phytoplanctonique par les upwellings (Millot 1979). En effet, la production phytoplanctonique est de l'ordre de 0,4-0,5 mg m^{-3} de chlorophylle *a* en novembre et décembre (Conan et al. 1998, Bosc et al. 2004) où les soles de l'Ouest du golfe sont à l'état larvaire et de 0,5-1,2 mg m^{-3} de chlorophylle *a* en février et mars où les soles de l'Est sont à l'état larvaire (Conan et al. 1998, Bosc et al. 2004). Les soles de l'Est du golfe profitent donc d'eaux plus riches durant leur phase de vie larvaire que celles de l'Ouest. De plus, le panache de dilution du Rhône représente une zone à forte production primaire avec 300-1 500 $\text{gC m}^{-2} \text{a}^{-1}$ contrairement à l'Ouest de la zone qui présente une production primaire de 86-142 $\text{gC m}^{-2} \text{a}^{-1}$ (Lefèvre et al. 1997). Les larves de soles s'alimentent au début de dinoflagellés et de tintinnides, puis en grandissant elles se nourrissent de copépodes et de crustacés. Ces proies planctoniques sont donc plus fortement présentes dans la zone du Rhône qu'à l'Ouest du golfe. Ainsi, il se pourrait que la quantité de nourriture disponible pour les larves de soles soit plus importante que la température pour leur croissance.

3.4.3. *Isotopie et microanalyse chimique*

Le $\delta^{13}\text{C}$ dans les otolithes est lié, d'une part au carbone inorganique dissous (ci-après CID) des masses d'eau et, d'autre part, au carbone métabolique provenant de l'alimentation (Solomon et al. 2006). Le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes est lié à la température et à la salinité des masses d'eau (Panfili et al. 2002). Ces isotopes stables ont été utilisés dans de nombreuses études pour l'identification des origines des individus et/ou pour l'étude de l'histoire

environnementale des téléostéens (Thorrold et al. 2001, Blamart et al. 2002, Kerr et al. 2007, Rooker et al. 2008a, b). Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ durant la phase de vie larvaire des soles en hiver 2007-2008 montrent des différences marquées pour les deux isotopes en fonction des sites de capture. Ils sont notamment plus faibles chez les soles capturées dans Berre et Mauguio que dans celles capturées dans Thau. Ces mêmes différences ont été observées pour les soles nées en hiver 2003-2004. Ces variations en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ suggèrent que les soles de l'Ouest du golfe du Lion (Thau) et celles de l'Est (Mauguio et Berre) n'ont pas fréquenté les mêmes masses d'eaux durant leur vie larvaire. Le $\delta^{18}\text{O}$ de l'otolithe varie en fonction de la température et de la salinité des eaux de manière complexe (Gao et al. 2001b, Panfili et al. 2002). En effet, lorsque la salinité est constante une augmentation du $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes est liée à une diminution de la température, tandis qu'à température constante une diminution du $\delta^{18}\text{O}$ est associée à une diminution de la salinité (comm. pers. Dominique Blamart). Les variations observées dans les signatures en $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes durant la phase de vie larvaire des soles suggèrent donc que les soles de l'Ouest du golfe (Thau) ont fréquenté des masses d'eau plus chaudes et/ou plus salées que celles de l'Est (Mauguio et Berre). Les plus fortes valeurs en $\delta^{18}\text{O}$ observées pour les soles du Rhône (VL hiver 2007-2008) sont plus difficilement explicables mais pourraient être dues à une augmentation des températures des eaux ou associées à une salinité élevée. Toutefois, au cours de leur ontogenèse les larves de soles réalisent des migrations verticales qui ont tendance à diminuer avec l'approche de la métamorphose. Cette diminution progressive tend à ce que les larves de soles s'accumulent alors près du fond (Lagardère et al. 1999). Les masses d'eau plus profondes sont plus salées que les eaux de surface qui sont influencées par le panache d'eau dessalée et aussi sous l'influence de remontées d'eau profonde venant de la couche de fond. La diminution des ratios en $\delta^{18}\text{O}$ observées pour les soles nées en 2003-2004 suggère que les larves ont fréquenté des eaux de salinité inférieure cet hiver-là. Le $\delta^{13}\text{C}$ est principalement lié au carbone inorganique dissous (CID) des masses d'eau, une augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ du CID se traduisant par une augmentation de celui de l'otolithe (Solomon et al. 2006). Les fortes variations observées dans les otolithes des soles pourraient donc être liées au $\delta^{13}\text{C}$ du CID des masses d'eau fréquentées par les larves. Le $\delta^{13}\text{C}$ du CID des eaux de mer est relativement élevé et est compris entre 0 et 2‰, alors celui des eaux du Rhône est compris entre -10,2 et -9‰ (Aucour et al. 2003). Les faibles valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ dans les otolithes suggèrent une influence des eaux du Rhône sur les ratios en $\delta^{13}\text{C}$ des soles de l'Est du golfe (Mauguio et Berre) plus forte que sur celles de l'Ouest du golfe (Thau). La forte diminution en $\delta^{13}\text{C}$

observée chez les soles nées en hiver 2003-2004 est due à une influence très forte du Rhône sur le golfe du Lion en hiver 2003-2004 liée à la crue centennale du 02 décembre 2003 (Figure 3.21). En effet, les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique particulaire (MOP) des eaux du Rhône sont de $-25,52 \pm 0,25\text{‰}$ et $-25,22 \pm 0,09\text{‰}$ en hiver 2000-2001 et 2004-2005 respectivement, alors qu'elles diminuent à $-27,20 \pm 0,13\text{‰}$ durant l'hiver 2003-2004 suite à la crue centennale (Darnaude 2003, Harmelin-Vivien et al. 2010). Dans le même temps, la signature de la MOP du golfe du Lion passe de $-23,71 \pm 0,23\text{‰}$ et $-23,57 \pm 2,03\text{‰}$ en 2000-2001 et 2004-2005 à $-24,49 \pm 0,69\text{‰}$ en hiver 2003-2004 (Harmelin-Vivien et al. 2008). Il apparaît donc que les faibles signatures en $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP du Rhône ont fortement impactées les signatures de la MOP du golfe du Lion en hiver 2003-2004 et *in fine* les proies des larves de soles. De plus, la crue centennale de décembre 2003 a dû également contribuer à diminuer la signature du CID du golfe durant cet hiver. Le couplage de ces deux effets (MOP et CID du Rhône ayant des $\delta^{13}\text{C}$ plus faibles que ceux des eaux marines) a pu générer les plus faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ dans les otolithes des soles nées en 2003-2004 que celles des autres années. Enfin, les signatures plus basses à la fois en carbone et en oxygène pour les soles de l'Est du golfe par rapport à celles de l'Ouest suggèrent des zones de ponte plus fortement influencées par le Rhône et donc potentiellement plus proches de l'embouchure du fleuve.

Les rapports élémentaires ont été utilisés dans de nombreuses études pour retracer les histoires de vie migratrice des individus (Campana 1999, de Pontual et al. 2003, Elsdon & Gillanders 2006, Halden & Friedrich 2008, Tabouret et al. 2010), l'étude des populations (Gillanders 2002, Hamer et al. 2003, 2005, Standish et al. 2008, Cuveliers et al. 2010), mais également afin de différencier des populations fréquentant des zones de nurseries différentes (Gillanders & Kingsford 2000, Hamer et al. 2003, Rooker et al. 2003, Vasconcelos et al. 2007, 2008). Les rapports élémentaires du Sr/Ca et du Ba/Ca sont notamment utilisés étant donné leur relation avec la chimie des eaux (Hamer et al. 2006, Bradbury et al. 2008, Brown & Severin 2009, Tabouret et al. 2010) et la température (Fowler et al. 1995). Les rapports en Sr/Ca et en Ba/Ca ont été utilisés pour retracer l'origine natale des téléostéens (Hamer et al. 2006, Engstedt et al. 2010). En effet, le Sr/Ca des otolithes est lié au Sr/Ca des eaux et donc indirectement à la salinité. Le Sr/Ca est plus fort dans les eaux marines que dans les eaux saumâtres ou dulçaquicoles (de Pontual & Geffen 2002). Le baryum, lui, est lié aux concentrations trouvées dans le milieu. Le baryum ambiant est d'origine terrestre naturelle par érosion du substrat, anthropique par pollution (essentiellement industrielle du papier, verre, plastique, etc.) et par l'agriculture (insecticides : Salminen et al. 2005), et/ou dû à la

remobilisation du sédiment (Hamer et al. 2006). Les rapports Ba/Ca ont notamment permis de montrer l'utilisation de la baie de Port Philip (Australie) comme nourricerie chez *Pagrus auratus* associée à de fortes valeurs (Hamer et al. 2006). Les rapports en Sr/Ca dans les otolithes durant la phase de vie larvaire marine des soles montrent de faibles variations dans le golfe du Lion. En effet, seuls les individus nés en hiver 2007-2008 et capturés à Thau présentent des rapports Sr/Ca plus élevés. Ces valeurs élevées suggèrent que ces larves auraient fréquentées des eaux à salinité plus forte que les autres et/ou des températures plus élevées. En effet, les rapports Sr/Ca de l'eau de mer sont 3,7 plus élevés que ceux des eaux douces du Rhône (Figure 3.22).

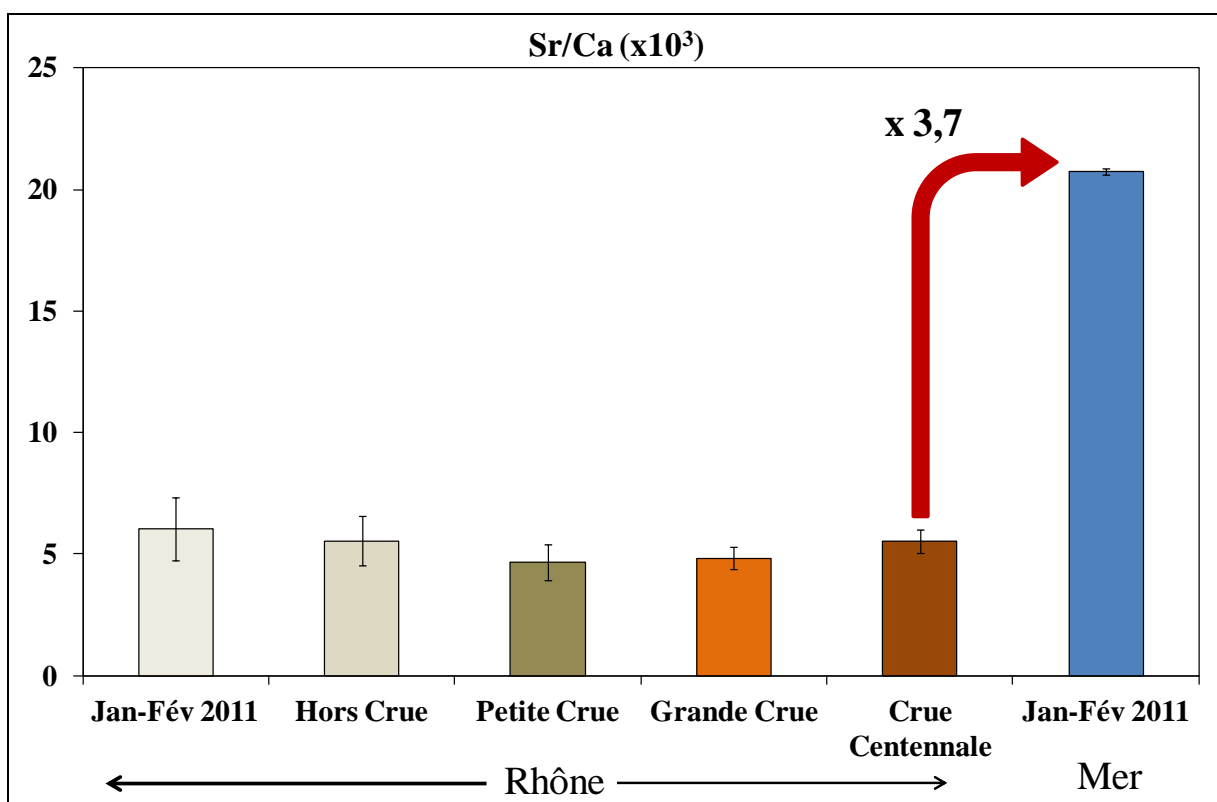


Figure 3.22 : Rapport en Sr/Ca ($\times 10^3$) des eaux de mer (golfe du Lion, rade de Marseille) et des eaux du Rhône en fonction du type débit entre le 28/11/2000 et le 06/12/2003 : hors crue ($< 2\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$), petite crue ($2\,000\text{--}3\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$), grande crue ($3\,000\text{--}6\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$) et crue centennale ($> 6\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$). Données de cette étude et modifiées depuis Ollivier et al. (2011).

De plus, Fowler et al. (1995) ont montré qu'une augmentation de la température induit une augmentation du rapport Sr/Ca dans les otolithes. Les deux arguments concordent avec ceux des ratios isotopiques et des dates de pontes précoces. Il apparaît donc probable que les larves de soles de l'Ouest du golfe du Lion (Thau) nées en hiver 2007-2008 ont fréquenté durant leur vie larvaire des eaux plus chaudes et à salinité plus élevées que celles de l'Est du golfe.

Les rapports Ba/Ca dans les otolithes durant la vie larvaire des soles montrent des profils élevés. En effet, la majorité des rapports en Ba/Ca ($\times 10^6$) sont situés entre 40 et 80 (soit 15-30 ppm de Ba) alors que les valeurs connues pour d'autres espèces de téléostéens sont plus faibles : 10-15 pour Tabouret et al. (2010) ou 10-15 ppm pour Hamer et al. (2006). Le baryum est un élément du groupe 2 de la classification périodique des éléments comme le Sr, le Mg et le Ca. Dans les carbonates, il peut se substituer au calcium et le remplacer pour former du BaCO_3 par des phénomènes de compétition ioniques, en effet le Ba, comme le Sr, possède un rayon ionique proche de celui du calcium (proche de 1Å soit 10^{-10} m , Curti 1999, Tunusoğlu et al. 2007). De plus, dans certains cas le Ba pourrait se retrouver piégé dans les espaces vauquant de la matrice de l'otolithe. Le rapport en Ba/Ca de l'eau de mer est faible $\approx 14,5$ (Salminen et al. 2005, Figure 3.23), alors que celui des eaux du Rhône est beaucoup plus fort entre 403-713 soit de 28 à 49 fois plus élevé (Figure 3.23). Les eaux et les sédiments du Rhône présentent des concentrations en baryum fortes (Salminen et al. 2005, Ollivier et al. 2011).

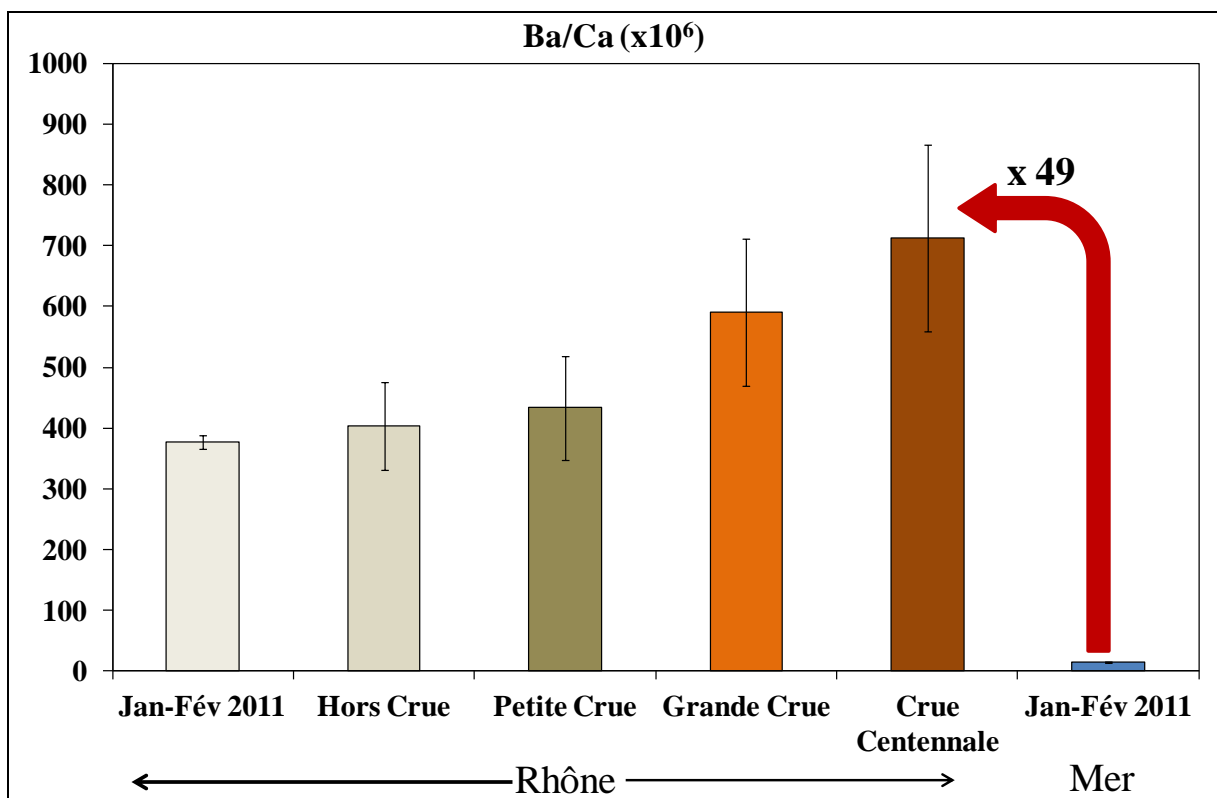


Figure 3.23 : Rapport en Ba/Ca ($\times 10^6$) des eaux de mer (golfe du Lion, rade de Marseille) et des eaux du Rhône en fonction du type débit entre le 28/11/2000 et le 06/12/2003 : hors crue et Jan-Fév 2011 ($< 2\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$), petite crue ($2\,000\text{--}3\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$), grande crue ($3\,000\text{--}6\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$) et crue centennale ($> 6\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$). Données de cette étude et modifiées depuis Ollivier et al. (2011).

Les rapports élevés en Ba/Ca observés durant la phase de vie larvaire des soles ne semblent donc pas dus au rapport Ba/Ca de l'eau de mer mais à celui des eaux du Rhône. Les

plus fortes valeurs en Ba/Ca durant la phase de vie larvaire des soles nées en 2007-2008 sont observées pour les soles de l'Est du golfe (Mauguio et Berre) suggérant une influence du Rhône plus marquée sur ces larves que sur celles de l'Ouest. Les larves des soles nées en hiver 2003-2004 présentent toutes de fortes valeurs de Ba/Ca qui sont associées à la crue centennale du 2 décembre 2003 (Figure 3.21, 3.23). Enfin, les plus fortes valeurs en Ba/Ca sont observées pour les soles capturées devant le Rhône (< 10 m) nées en hiver 1999-2000. Les larves de ces soles semblent donc les plus influencées par les apports en baryum des eaux du fleuve.

L'ensemble des résultats sur les rapports en Ba/Ca et en Sr/Ca suggère une claire séparation en deux stocks (Est et Ouest du golfe du Lion) des soles durant leur phase de vie larvaire pour des années sans crue exceptionnelle. De plus, un possible gradient de distance au Rhône dans les zones de ponte semble se dégager avec des soles capturées dans les nourriceries côtières devant le panache du Rhône plus proche du fleuve que celles entrant dans les lagunes de Berre, puis de Mauguio et enfin de Thau. Toutefois, les différences de dates de pontes entre l'Est et l'Ouest du golfe ne permettent pas de conclure avec certitude sur ce point.

3.5. Conclusion sur les caractéristiques de la vie larvaire

L'ensemble des résultats obtenus sur les dates de ponte, les durées de vie larvaire, les taux de croissance journaliers, ainsi que les rapports chimiques et isotopiques des otolithes durant la phase de vie larvaire des soles semblerait confirmer l'idée de l'existence de deux stocks de soles (Est et Ouest) dans le golfe du Lion (Gaertner et al. 1998). En effet, les soles de l'Ouest du golfe entrant dans les lagunes de Canet et Thau, présentent des dates de ponte plus précoces que celles de l'Est probablement en relation avec des températures et des disponibilités en nourriture différentes (Tableau 3.5). Les durées de vie larvaire plus longues pour les soles nées en plein hiver, et entrant dans les lagunes de Mauguio et Berre, semblent être dues à des températures des eaux plus froides et/ou à des photopériodes réduites par rapport à celles de l'Ouest qui sont nées plus précocement. Les soles de l'Est ainsi que celles colonisant les nourriceries côtières du Rhône nées plus tardivement, bénéficient au contraire de la forte productivité de la zone au printemps et d'une photopériode plus longue. En effet, dans le golfe du Lion les concentrations en chlorophylle *a* sont comprises entre 0,4 et 0,5 mg m⁻³ à l'automne alors qu'elles sont comprises entre 0,5 et 1,2 mg m⁻³ entre février et

avril (Conan et al. 1998, Bosc et al. 2004). Cette forte production primaire est suivie d'une augmentation du zooplancton qui constitue les proies des larves de soles. Les taux de croissance journaliers plus forts durant la phase de vie larvaire pour les soles du stock de l'Est du golfe semblent mettre en évidence la forte importance de la disponibilité en nourriture sur les larves et donc la croissance des otolithes. Les soles de l'Est du golfe semblent donc avoir bénéficié d'une alimentation plus favorable à la croissance et ont donc potentiellement accumulées plus de réserves énergétiques et pourraient avoir une meilleure survie (Amara 1995). Les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène ainsi que les rapports en Sr/Ca suggèrent que les soles du stock Ouest ont fréquenté des eaux plus salées et chaudes que celles de l'Est. Le rapport en Ba/Ca permet quant-à lui d'observer l'existence d'un gradient de distance au Rhône dans les zones de ponte. En effet, les fortes valeurs du Ba/Ca des eaux du fleuve comparées à celle des eaux du golfe suggèrent que les soles du Rhône (< 10 m) sont nées plus près du fleuve que celles de Berre, alors que les soles entrant dans Mauguio, et surtout dans Thau, sont moins influencées par les eaux du Rhône.

La comparaison pluriannuelle des signatures en isotopes stables et en éléments traces montre clairement l'influence des apports du fleuve sur la vie larvaire des soles (Tableau 3.5). En effet, les soles nées durant l'hiver 2003-2004 présentent des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ plus faibles que celles des autres années de vie larvaire. La diminution du $\delta^{18}\text{O}$ suggère que les larves de soles ont fréquenté des eaux de salinité inférieure durant cette année de vie larvaire. Les rapports en Ba/Ca sont plus forts pour cette année de vie larvaire pour les soles capturées dans la lagune de Thau et similaires pour celles de Mauguio. La diminution du $\delta^{13}\text{C}$ dans les otolithes lors de phase de vie larvaire des soles est associée à une diminution du $\delta^{13}\text{C}$ du CID. L'ensemble de ces résultats a été relié à la crue centennale du Rhône du 02 décembre 2003. En effet, lors de cette crue, les eaux du Rhône à faible salinité, faible $\delta^{13}\text{C}$ du CID et faible $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP ont influencé fortement les eaux de surface du golfe du Lion. La diminution de la salinité des eaux du golfe ainsi que la diminution du $\delta^{13}\text{C}$ du DIC ont induit à la fois la diminution du $\delta^{18}\text{O}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes. De plus, les apports de MOP à faible signature en $\delta^{13}\text{C}$ ont influencé la signature du phytoplancton et du zooplancton, proies des larves de soles, et ont donc contribué à la diminution du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes. De plus, les eaux du fleuve présentent un rapport Ba/Ca très fort qui a induit une augmentation du rapport Ba/Ca dans les otolithes des larves de soles nées en hiver 2003-2004.

Tableau 3.5 : récapitulatif des principaux résultats

Analyse	OUEST		EST		EST
	Thau et Canet		Mauguio et Berre		Rhône
Période de ponte	Fin automne (Octobre - Novembre)	≠	Hiver (Janvier – Février)	=	Hiver Février
Les périodes de pontes plus précoces à l'Ouest qu'à l'Est suggère l'existence de conditions environnementales (température et productivité) plus favorables à l'Ouest qu'à l'Est à l'automne, et inversement des conditions plus favorables au développement des larves à l'Est qu'à l'Ouest au printemps (notamment d'un point de vue de la disponibilité en nourriture).					
Durée de vie larvaire (d)	45,3 (43,7-47,8)	≈	46,4 (43,4 – 49,5)	>	39,1
TCJ maximum durant VL ($\mu\text{m d}^{-1}$)	2,7 – 3,0	<	3,4 - 3,8	=	3,4
Distance nucléus métamorphose (μm)	123,4 ± 15,5 (116,2 – 129,8)	<	136,8 ± 24,8 (128,3 – 157,0)	>	124,6 ± 19,1 -
Les larves de soles de l'Est du golfe ont une durée de vie larvaire similaire à celle de l'Ouest, toutefois elles présentent des taux de croissance supérieurs. La croissance est supérieure à l'Est malgré des températures moins propices (plus faibles), ceci suggère une forte importance de la disponibilité en nourriture sur la croissance des larves de soles. Les soles ont probablement compensées ces températures plus faibles par une plus grande quantité de nourriture et donc de plus grandes réserves énergétiques induisant une survie probablement supérieure.					
$\delta^{13}\text{C}$	-3,29 (-2,29 / -4,95)	>	-7,39 (-6,08 / -8,80)	=	-6,66
$\delta^{18}\text{O}$	0,96 (0,47 / 1,54)	>	-0,81 (-1,62 / 0,15)	<	1,84
Sr/Ca ($\times 10^3$)	5,34 ± 0,15 (sauf Thau_VL0708 = 6,26)	=	5,28 ± 0,06	=	5,61 ± 0,43

Tableau 3.5 suite.

Analyse	OUEST		EST	EST
	Thau et Canet		Mauguio et Berre	Rhône
Ba/Ca ($\times 10^6$)	29,06 (10,06 - 55,92)	<	39,06 (33,75 – 44,93)	57,48 <
<p>Les larves de l'Est et de l'Ouest du golfe du Lion ont vécu dans des masses d'eau différentes. Celles de l'Est sont plus influencées par les eaux du Rhône (salinité inférieure, température plus faibles que celle de l'eau de mer) et plus forte quantité de baryum que celles de l'Ouest.</p>				
<p>Conclusion : L'ensemble des résultats semble confirmer l'existence de 2 stocks de soles dans le golfe du Lion qui se reproduisent à des périodes différentes. Les larves de soles ont donc une distribution spatiale et temporelle différente dans le golfe en fonction des 2 stocks. Cette différence est retrouvée dans les otolithes à la fois par l'estimation des dates de ponte, par les mesures des rapports isotopiques et des éléments majeurs et traces (Sr et Ba) en raison des différences temporelles (et potentiellement spatiale) dans les masses d'eau fréquentées par les larves.</p>				

4. VIE DANS LES NOURRICERIES DES JUVENILES DE SOLES

4.1. Introduction

Après la vie larvaire, une phase importante du cycle de vie de la sole concerne leur vie dans les nourriceries. Le concept de nourricerie a été redéfini au début des années 2000 comme étant une zone géographique limitée qui présente des concentrations en juvéniles d'une espèce donnée qui y réside pour se nourrir et grandir pendant une partie de son cycle de vie (Beck et al. 2001). Ces auteurs ont ajouté une notion supplémentaire : un habitat est une nourricerie pour les juvéniles d'une espèce si sa contribution par unité d'aire à la production d'individus qui recrutent dans la population d'adultes est en moyenne supérieure à la production d'un autre habitat dans lequel les juvéniles existent. Au cours de cette partie, les lagunes côtières ainsi que les zones de faibles profondeurs à proximité du Rhône seront considérées comme des nourriceries de *Solea solea* dans le golfe du Lion comme cela a déjà été suggéré par Quignard et al. (1984) et Salen-Picard et al. (2002).

Le recrutement des téléostéens dans les nourriceries a été abordé dans de nombreuses études (Lagardère 1982, de Pontual et al. 2003, Rooker et al. 2003, Reis-Santos et al. 2008, Vasconcelos et al. 2008). Ces travaux se basent sur l'étude de paramètres tels que les effectifs et les tailles des téléostéens dans les nourriceries (Quignard et al. 1984), ou l'analyse d'éléments traces dans les otolithes pour la discrimination de ces habitats (de Pontual et al. 2003, Vasconcelos et al. 2008). En effet, comme les otolithes incorporent dans leur structure les éléments majeurs, mineurs et traces des habitats fréquentés par les téléostéens, le dosage de ces éléments peut permettre la discrimination des nourriceries, si celles-ci ont des compositions chimiques différentes.

Les nourriceries, par définition, sont une zone où les téléostéens vont se nourrir pour grandir et par la suite recruter dans les populations d'adultes (Beck et al. 2001). La première caractéristique des nourriceries est donc d'être une zone favorable à la croissance et au nourrissage des téléostéens. Les objectifs de ce chapitre sont ainsi, dans un premier temps, d'étudier les otolithes des soles de différentes nourriceries afin de déterminer les plus favorables à la croissance des soles et, dans un second temps, d'étudier la variabilité intra et interannuelle de la croissance des otolithes des soles dans les nourriceries.

Comme déjà évoqué dans le chapitre précédent, les otolithes enregistrent certaines caractéristiques de l'environnement, comme les éléments chimiques ou les ratios isotopiques. Les ratios isotopiques (Blamart et al. 2002, Dufour & Gerdeaux 2005, Dufour et al. 2008) et

les éléments traces (Campana et al. 1999, de Pontual et al. 2000, Gillanders & Kingsford 2000, Rooker et al. 2003, Elsdon & Gillanders 2006, Hamer et al. 2006, Vasconcelos et al. 2007, Halden & Friedrich 2008, Vasconcelos et al. 2008, Tabouret et al. 2010) peuvent par la suite être identifiés pour retracer l'histoire de vie migratrice des individus. L'étude des ratios Sr/Ca et Ba/Ca dans les otolithes des soles des nourriceries vise à caractériser certaines conditions de ces milieux. En effet, ces éléments peuvent être considérés comme des marqueurs de salinité et de température (Panfili et al. 2002, Martin et al. 2004). Ils peuvent donc permettre de mieux connaître les conditions de vie des soles dans ces habitats. Les isotopes stables du carbone et de l'oxygène ainsi que les rapports d'éléments chimiques peuvent également être utilisés afin de caractériser et différencier les nourriceries afin d'obtenir des signatures susceptibles d'être retrouvées chez les adultes. Enfin la forme des otolithes a été étudiée comme intégrateur de l'ensemble des variations de l'environnement afin de différencier les nourriceries entre elles.

4.2. Matériel et méthodes

4.2.1. Zone d'étude

Les soles ont été capturées dans quatre lagunes côtières (Canet en Roussillon, Thau, Mauguio et Berre : Figure 4.1) ainsi que dans le panache de dilution du Rhône à des profondeurs inférieures à 10 m (Tableau 4.1). Entre 6 et 99 individus par site ou période ont été étudiés. Les otolithes ont été prélevés et analysés selon les techniques décrites dans le chapitre 2.

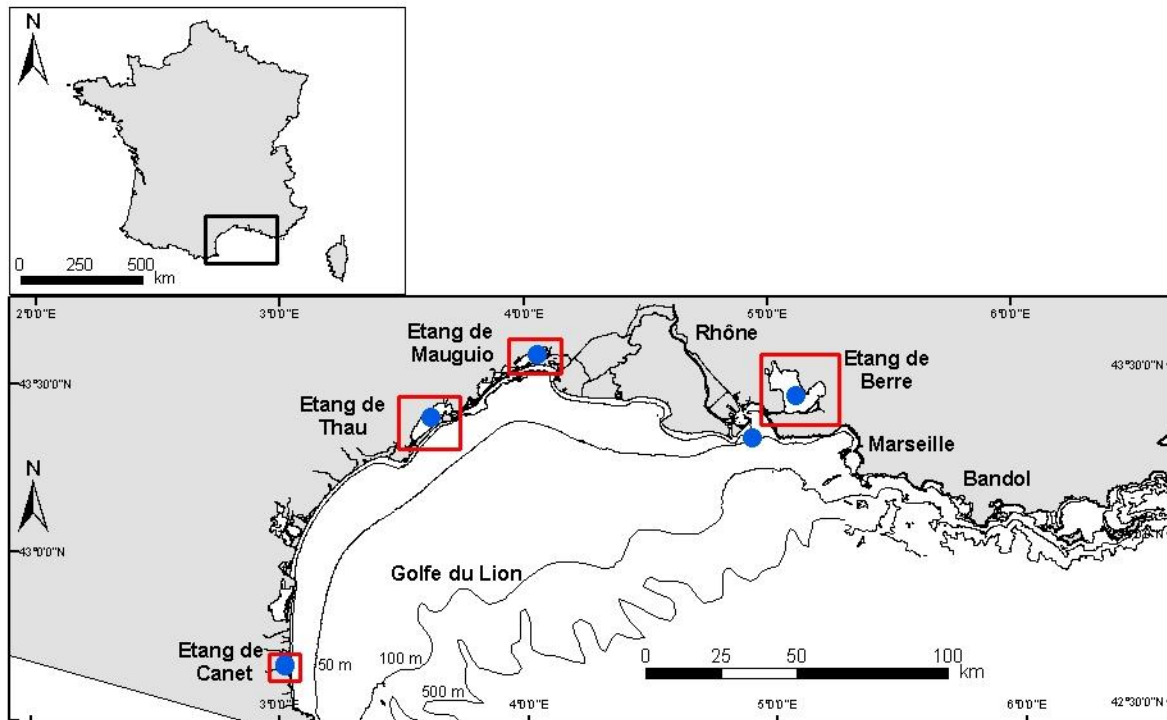


Figure 4.1. Localisation des sites d'échantillonnages

Les soles de Canet en Roussillon ont été analysées uniquement pour la croissance. En effet, les résultats obtenus avec les autres techniques (LA-ICPMS, isotopie et analyse de forme) sont très dépendants du temps passé par les soles dans les différentes conditions environnementales expérimentées durant leur vie. Or, les soles de Canet ont été capturées très jeunes (quelques mois) et n'ont pas vécu les périodes estivales comme celles des autres lagunes. Les soles de Thau à l'automne 2008 n'ont pas été étudiées pour la croissance et la chimie car trop peu d'individus d'âge 0⁺ étaient disponibles.

Tableau 4.1 : Nombre d'otolithes étudiés (n) pour l'estimation de l'âge, les analyses isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) et chimiques (LA-ICPMS), et les analyses de forme par station de prélèvement et période de capture. Les gammes de taille des soles (Lt en mm) sont données entre parenthèses.

Sites de capture	Période de capture	Estimation d'âge n (Lt Min. - Max.)	Isotopes stables (VL) n (Lt Min. - Max.)	LA-ICPMS (VL) n (Lt Min. - Max.)	Analyse de forme n (Lt Min. - Max.)
Canet-en-Roussillon	Printemps 2008	22 (29-41)	-	-	-
	Automne 2003	17 (145-211)	6 (194-201)	10 (169-210)	50 (145-225)
Thau	Automne 2004	21 (160-209)	6 (178-196)	10 (185-203)	43 (145-222)
	Été 2008	13 (108-182)	-	10 (120-138)	29 (108-182)
	Automne 2008	-	6 (198-224)	-	-
Mauguio	Automne 2004	28 (137-229)	6 (204-212)	10 (172-216)	99 (137-231)
	Automne 2008	18 (190-227)	6 (198-227)	10 (190-222)	29 (190-227)
Berre	Automne 2008	16 (166-239)	6 (201-215)	9 (166-235)	38 (166-235)
Rhône faible profondeur (5-10 m)	Automne 2000	19 (140-177)	6 (129-145)	10 (125-142)	82 (122-177)

4.2.2. Estimation des taux de croissance journalier

Les estimations d'âge ont été réalisées sur 154 lames minces d'otolithes préalablement analysé pour l'étude de la vie larvaire (Tableau 4.1, méthodologie dans la partie 2.3.2.). L'âge journalier de chaque individu a été estimé à partir de la première marque visible qui correspond à l'ouverture de la bouche (Lagardère & Troadec 1997). Les taux de croissance journalier (TCJ) moyens (sur 10 jours) ont été calculés pour l'ensemble de la vie des individus à partir des mesures de la taille des micro-accroissements obtenues après les analyses d'images à l'aide du logiciel TNPC (traitement numérique des pièces calcifiées NoésisTM-Ifremer).

4.2.3. Ratios d'isotopes stables du carbone, de l'oxygène et analyses chimiques

Les dosages des ratios isotopiques et des rapports en Sr/Ca et Ba/Ca ont été effectués sur des individus différents car seuls les otolithes gauches ont été analysés afin d'éliminer l'effet de l'asymétrie des otolithes. Un total de 42 otolithes a été analysé pour la caractérisation des ratios en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) de la vie des soles dans les nurseries (méthodologie dans la partie 2.3.4., Figure 4.2).

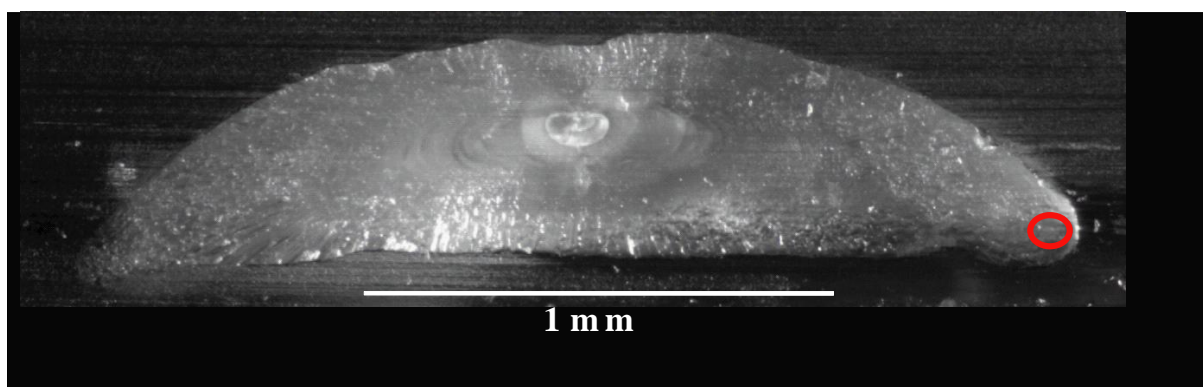


Figure 4.2 : Coupe transversale d'un otolithe de sole pour l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'oxygène. Le cercle rouge correspond à la zone qui sera échantillonnée au MicroMill pour l'étude de la vie dans la nurserie, et qui correspond au moment de leur capture dans les nurseries.

Les dosages d'éléments mineurs et traces (Sr/Ca et Ba/Ca) ont été réalisés par ablation laser couplée à un spectromètre de masse à plasma induit (LA-ICPMS) entre le nucléus et le bord de l'otolithe (méthodologie d'analyse dans la partie 2.3.5.). Les profils chimiques ont été analysés sur l'ensemble de la vie des individus, la partie correspondant à la vie larvaire ($\approx 200 \mu\text{m}$), étudiée dans le chapitre 3, est figurée en bleu sur les graphiques (Figure 4.3). La partie correspondant à la vie post-métamorphose des individus a ainsi pu être distinguée. Les

rapports élémentaires ont été mesurés sur 69 otolithes provenant de soles capturées dans les lagunes de Thau, Mauguio et Berre, et du panache de dilution du Rhône à faible profondeur (< 10 m) (Figure 4.1, Tableau 4.1).

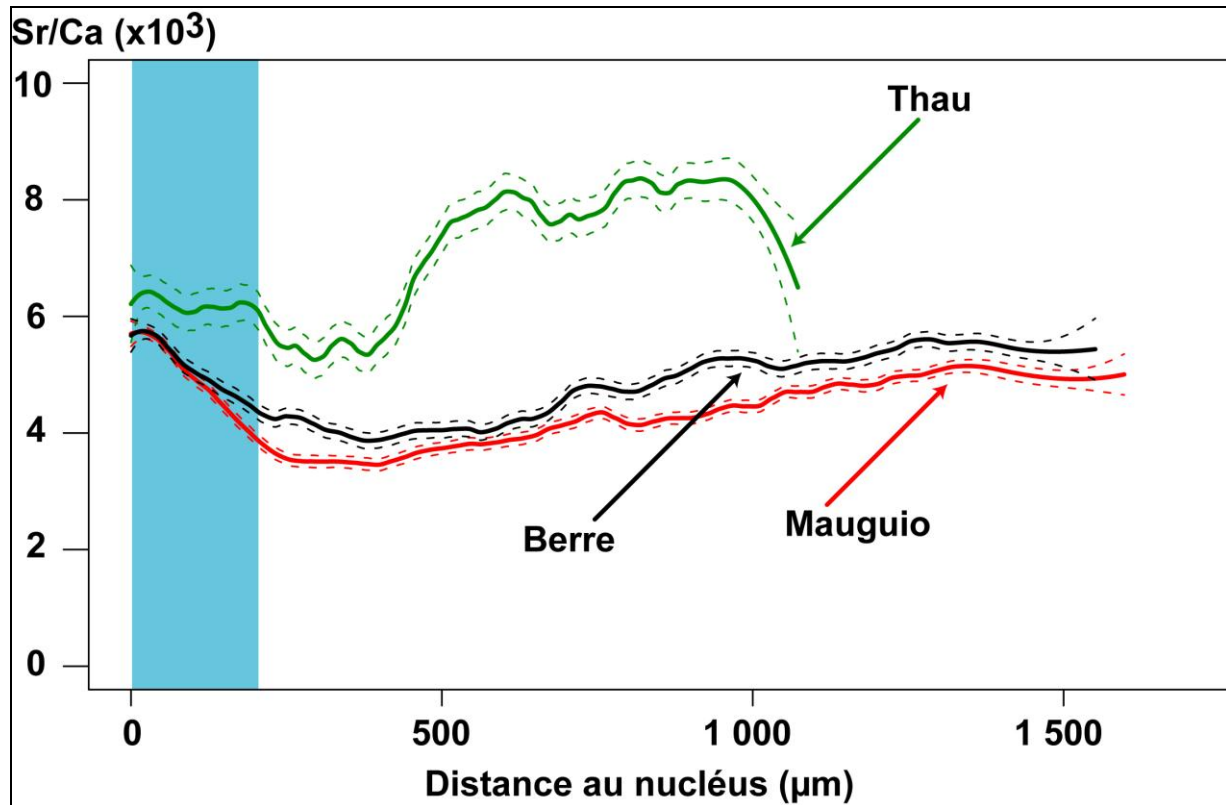


Figure 4.3 : Exemple de rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Thau ($n = 10$), Mauguio ($n = 10$) et Berre ($n = 9$) en 2008. Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%, alors que la zone bleue correspond aux 200 μm analysés dans le chapitre précédent et correspond à la vie larvaire.

4.2.4. Analyses de forme

Des analyses ont été réalisées afin de rechercher l'existence de différences dans la forme des otolithes des soles permettant de séparer les individus en fonction de leurs nourriceries. Les zones préférentielles de variation de la forme des otolithes de ces soles ont été caractérisées. Enfin, les otolithes moyens des soles ont été comparés afin d'observer les différences entre les sites. Les détails de la méthode des analyses de forme ainsi que de la reconstruction des otolithes moyens sont données dans le chapitre 2 « matériel et méthodes » (§2.3.7.).

4.2.5. Analyses statistiques

La normalité des ratios en isotopes stables a été testée par un test de Kolmogorov-Smirnov (KS) au seuil 5% pour l'ensemble des sites. Une ANOVA à un facteur (*post-hoc* LSD de Fisher) a été réalisée afin de comparer les signatures obtenues dans les différentes nourriceries.

Le taux de croissance moyen a été calculé pour l'ensemble des individus entre la marque d'ouverture de la bouche et le bord de l'otolithe. Ce taux a été calculé en moyennant les taux de croissance journalier sur 10 jours. Les intervalles de confiance à 95% ont également été tracés pour chacune des courbes avec la formule suivante.

$$IC_{95\%} = \bar{m} \pm \frac{1,96 \times sd}{\sqrt{n}}$$

Où sd est l'écart-type autour de la moyenne (\bar{m}), n : le nombre de valeur.

Les rapports élémentaires (Me/Ca) des métaux traces (Me) ont été traités avec une fonction polynomiale glissante de degré 2 (fonction *loess* sous R *cf.* chapitre 2, Cleveland et al. 1992).

Des analyses discriminantes, analyses multi-variées d'ordination sous contraintes, ont été effectuées à partir des coefficients de Fourier (*cf.* chapitre 2) afin de tester l'appartenance des individus à des groupes prédéfinis (espèces, sites, classes de taille).

4.3. Résultats

4.3.1. Estimations des taux de croissance journaliers (TCJ)

Les taux de croissance journaliers moyens des otolithes ont été calculés sur l'ensemble de la durée de vie des soles (entre la marque d'ouverture de la bouche et le bord de l'otolithe). Les soles n'ayant pas les mêmes périodes de reproduction à l'Est et à l'Ouest du golfe du Lion (*cf.* chapitre 3), les taux de croissance journaliers ont été replacés sur une échelle de temps commune afin de pouvoir être comparés et discutés en fonction des conditions environnementales du moment. Les analyses des otolithes des soles capturées en 2008 seront présentées en premier car elles concernent le maximum de sites (4), suivront celles de Thau et

Mauguio en 2004, puis les comparaisons interannuelles dans une même lagune et enfin l'ensemble des données.

- Comparaison des TCJ moyens en 2008

Les otolithes des soles capturées dans les nurseries en 2008 ont présenté des taux de croissance journaliers différents (Figure 4.4). Dans tous les sites, les soles ont présenté une augmentation du TCJ moyen juste après la métamorphose. Les soles de Canet ont montré une rapide diminution du taux de croissance journalier au début de l'hiver qui a perduré jusqu'à la capture des soles fin avril (TCJ hiver > TCJ printemps, KS $Z = 0,38$ $p > 0,05$; $t = 6,09$ $p < 005$). Une diminution du TCJ des otolithes a également été observée au bout de deux mois pour les soles de Berre et de Thau mais pas pour celles de Mauguio. Contrairement aux soles de Canet, cette diminution du TCJ n'a pas perduré jusqu'à la capture des soles, mais le TCJ a ré-augmenté dès le mois d'avril.

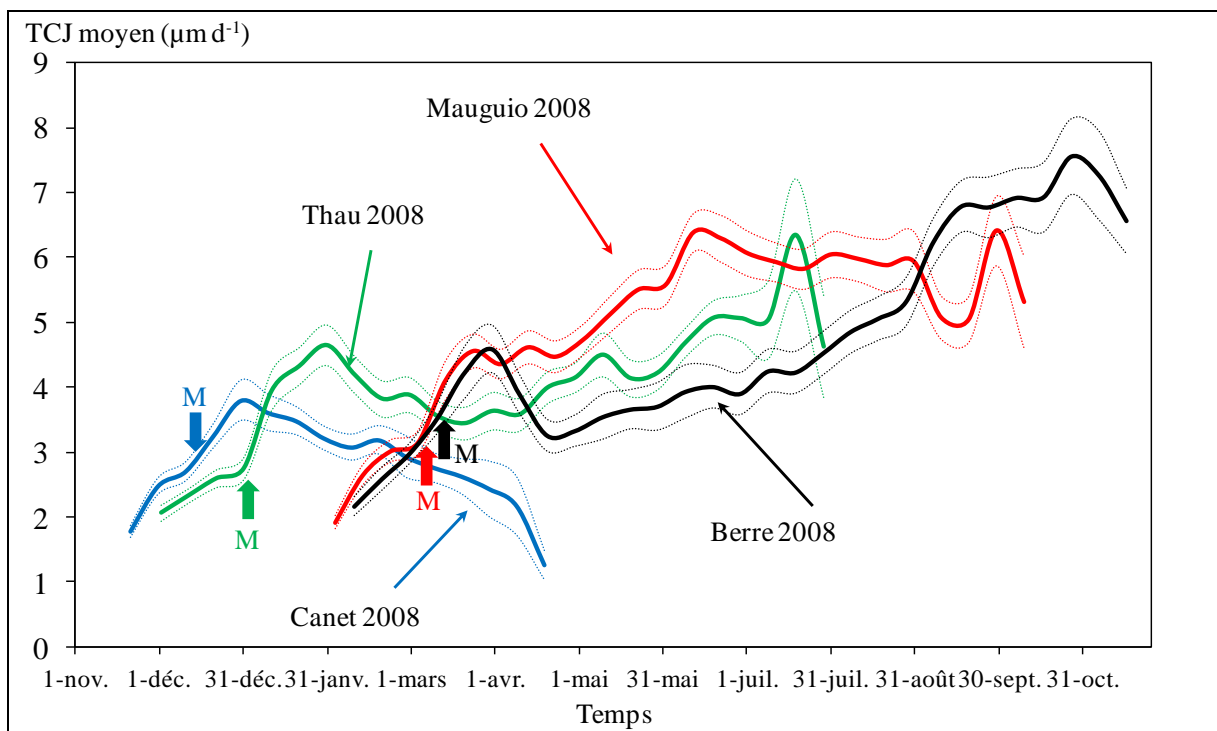


Figure 4.4 : Taux de croissance journalier moyen ($\mu\text{m d}^{-1}$) des otolithes post-ouverture de la bouche des soles capturées à Canet ($n = 22$), Thau ($n = 13$), Mauguio ($n = 18$) et Berre ($n = 16$) en 2008. Les flèches colorées correspondent aux dates de métamorphose (M) moyennes des individus, et les courbes en pointillés aux intervalles de confiance à 95%.

Les otolithes des soles ont présenté des TCJ moyens différents entre sites en fonction des saisons (Tableau 4.2). En effet, des différences ont été observées en hiver (KS Z = 0,34 p > 0,05 ; t = 4,1 p < 0,001), au printemps (KS Z = 0,71 p > 0,05 ; ANOVA F = 26,59 p < 0,001), en été (KS Z = 0,93 p > 0,05 ; ANOVA F = 45,99 p < 0,001) et en automne (KS Z = 0,62 p > 0,05 ; t = 3,13 p < 0,05). Les otolithes des soles de Berre ont présenté le TCJ moyen le plus faible des trois lagunes au printemps avec $3,82 \pm 0,41 \mu\text{m d}^{-1}$, toutefois le TCJ a augmenté durant l'été pour atteindre $5,02 \pm 0,96 \mu\text{m d}^{-1}$ et devenir le plus élevé en automne avec une moyenne de $6,95 \pm 0,35 \mu\text{m d}^{-1}$. Les soles de Mauguio ont présenté le TCJ moyen des otolithes le plus élevé au printemps avec $5,04 \pm 0,67 \mu\text{m d}^{-1}$, un maximum de $6,38 \mu\text{m d}^{-1}$ ayant été atteint en toute fin de printemps. Il a alors présenté un plateau qui a perduré durant l'été et le début de l'automne avec des TCJ moyens de $5,80 \pm 0,41 \mu\text{m d}^{-1}$ et $5,86 \pm 0,78 \mu\text{m d}^{-1}$ respectivement. Les otolithes des soles de Thau ont présenté un TCJ faible durant les mois hivernaux avec $3,97 \pm 0,40 \mu\text{m d}^{-1}$ en moyenne, puis il a augmenté ($4,22 \pm 0,48 \mu\text{m d}^{-1}$) pour être intermédiaire par rapport aux deux autres lagunes au printemps et en été ($5,26 \pm 0,96 \mu\text{m d}^{-1}$). Le TCJ maximum pour ces soles a été atteint au début de l'été avec $6,34 \mu\text{m d}^{-1}$.

Tableau 4.2 : Comparaison des TCJ moyens des otolithes des soles des nurseries capturées en 2008 en fonction des saisons. Les données sont normales pour chaque saison et les différences ont été testées par test t de Student ou ANOVA à un facteur en fonction des cas (*post-hoc* LSD de Fischer). Les différences significatives sont signifiées en gras. Les comparaisons non réalisées sont marquées par un tiret.

	Saisons	Canet (C)	Thau (T)	Mauguio (M)	Berre (B)
Canet (C)	Hiver		C < T	-	-
	Printemps		C < T	C < M	C < B
	Eté		-	-	-
	Automne		-	-	-
Thau (T)	Hiver	T > C		-	-
	Printemps	T > C		T < M	T = B
	Eté	-		T = M	T > B
	Automne	-		-	-
Mauguio (M)	Hiver	-	-		-
	Printemps	M > C	M > T		M > B
	Eté	-	M = T		M > B
	Automne	-	-		M < B
Berre (B)	Hiver	-	-	-	
	Printemps	B > C	B = T	B < M	
	Eté	-	B < T	B < M	
	Automne	-	-	M > B	

- Comparaison des TCJ moyens en 2004

Les taux de croissance des otolithes (qui ont augmenté après la métamorphose) des soles capturées en 2004 à Mauguio ont été plus élevés que ceux des soles capturées à Thau ($5,11 \pm 0,43 \mu\text{m d}^{-1}$ et $3,87 \pm 0,38 \mu\text{m d}^{-1}$ respectivement, Figure 4.5) quelles que soient les saisons (KS $Z = 0,56 / 1,03 / 0,68$ $p > 0,05$; $t = -14,95 / -8,33 / -4,84$ $p < 0,05$ respectivement pour le printemps, l'été et l'automne). Le TCJ otolithes des soles de Mauguio n'a pas montré de variation au printemps et en été ($5,24 \pm 0,25 \mu\text{m d}^{-1}$ et $5,30 \pm 0,36 \mu\text{m d}^{-1}$ respectivement) et a diminué en automne avec $4,66 \pm 0,26 \mu\text{m d}^{-1}$ (KS $Z = 0,62$ $p > 0,05$; $F = 8,12$ $p < 0,001$; Hiver = Automne < Printemps = Eté). Les TCJ des otolithes des soles de Thau ont été faibles en hiver et au printemps avec $3,50 \pm 0,30 \mu\text{m d}^{-1}$ et $3,84 \pm 0,15 \mu\text{m d}^{-1}$ respectivement, puis ils ont augmenté en été avec $4,23 \pm 0,23 \mu\text{m d}^{-1}$ et diminué en automne avec $3,66 \pm 0,43 \mu\text{m d}^{-1}$ (KS $Z = 0,43$ $p > 0,05$; $F = 9,16$ $p < 0,001$; Hiver = Printemps = Automne < Eté).

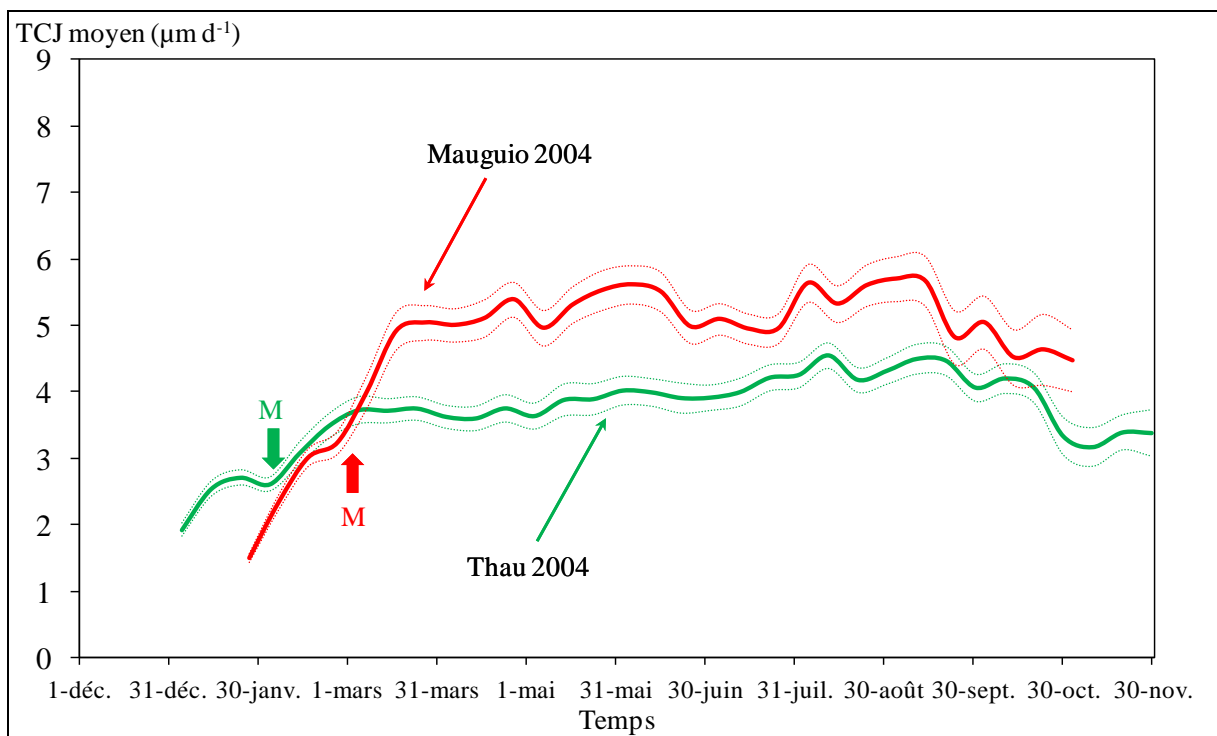


Figure 4.5 : Taux de croissance journalier moyen ($\mu\text{m d}^{-1}$) des otolithes post-ouverture de la bouche des soles capturées à Thau ($n = 21$) et Mauguio ($n = 28$) en 2004. Les flèches colorées correspondent à la date de la métamorphose (M) moyenne des individus, et les courbes en pointillés aux intervalles de confiance à 95%.

- Comparaison interannuelle des TCJ moyens

Les taux de croissance journaliers moyens des otolithes, plus forts après la métamorphose, des soles capturées durant les trois années dans la lagune de Thau ont montré de faibles variations interannuelles (Figure 4.6). Les TCJ moyens des otolithes des soles ont été plus faibles en 2003 et 2004 qu'en 2008 ($3,47 \pm 0,46 \mu\text{m d}^{-1}$, $3,87 \pm 0,38 \mu\text{m d}^{-1}$ et $4,38 \pm 0,68 \mu\text{m d}^{-1}$ respectivement, KS $Z = 0,71$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 15,01$ $p < 0,001$). Les trois courbes ont présenté des profils différents. Les TCJ moyens des otolithes en 2004 ont rapidement atteint un plateau dès le début du mois de mars et ont été les plus forts en été (KS $Z = 0,43$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 10,09$ $p < 0,001$: hiver = printemps = automne < été). Ceux de 2003 ont montré un faible TCJ moyen durant les mois hivernaux ($3,04 \pm 0,37 \mu\text{m d}^{-1}$), puis le TCJ a augmenté au printemps et en été ($3,42 \pm 0,18 \mu\text{m d}^{-1}$ et $3,94 \pm 0,22 \mu\text{m d}^{-1}$ respectivement), et s'est maintenu dans des valeurs proches en automne ($3,77 \pm 0,08 \mu\text{m d}^{-1}$ KS $Z = 0,60$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 25,44$ $p < 0,001$: Hiver < Printemps < Eté = Automne). Les soles capturées en 2008 ont présenté une diminution du TCJ moyen des otolithes fin-janvier qui a perduré jusqu'à la fin du mois de mars, puis le TCJ moyen a fortement augmenté jusqu'à la fin du printemps et au début de l'été où il a été le plus élevé (KS $Z = 0,60$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 12,39$ $p < 0,001$: hiver = printemps < été).

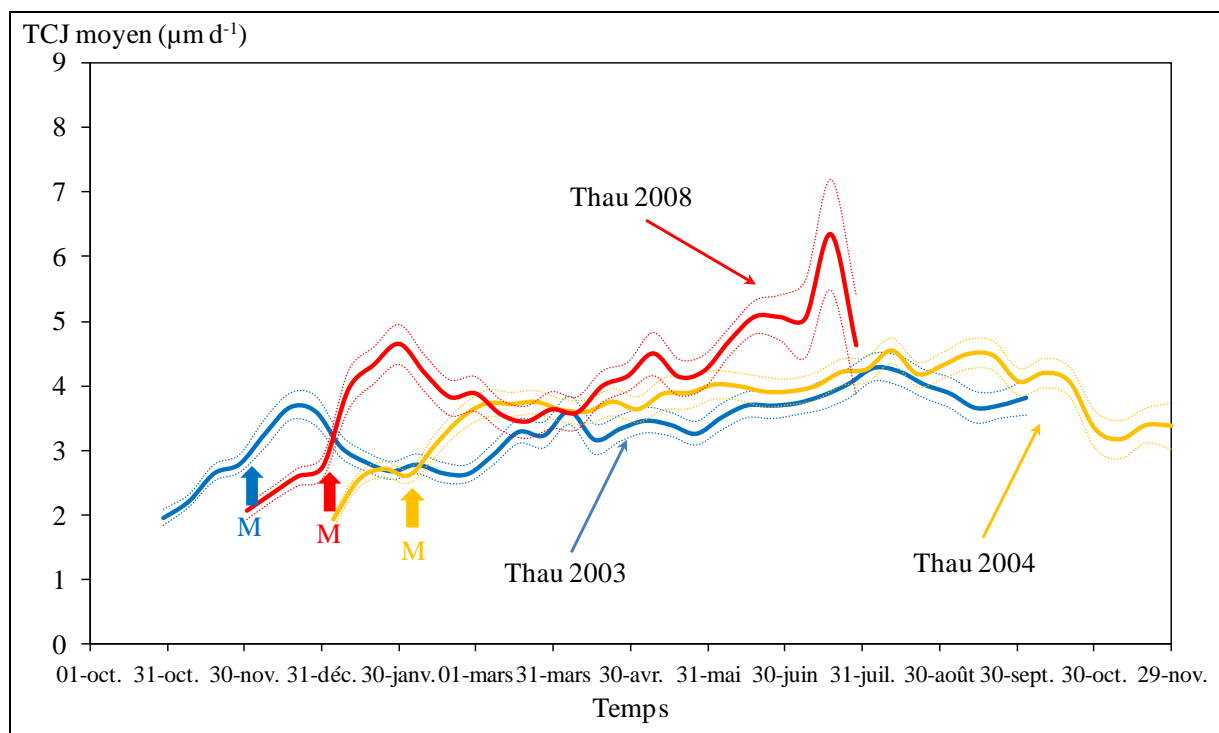


Figure 4.6 : Taux de croissance journalier moyen ($\mu\text{m d}^{-1}$) des otolithes post-ouverture de la bouche pour les soles capturées dans la lagune de Thau en 2003 ($n = 17$), 2004 ($n = 21$) et 2008 ($n = 13$). Les flèches colorées correspondent à la date de métamorphose (M) moyenne des individus, et les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%.

Les soles capturées dans la lagune de Manguio en 2004 et 2008 n'ont pas montré de différence dans les TCJ moyens des otolithes (Figure 4.7). Les moyennes du TCJ post-métamorphose n'ont pas été différentes entre 2004 et 2008, avec $5,11 \pm 0,43 \mu\text{m d}^{-1}$ pour les soles capturées en 2004 et $5,42 \pm 0,71 \mu\text{m d}^{-1}$ en 2008 (KS $Z = 0,71$ $p > 0,05$; $t = 1,93$ $p > 0,05$). Toutefois, le profil des TCJ saisonniers des otolithes n'a pas montré de différences entre les deux années. Les soles de 2004 ont eu un TCJ élevé ($5,24 \pm 0,25 \mu\text{m d}^{-1}$) dès le printemps qui s'est maintenu jusqu'à la fin de l'été ($5,30 \pm 0,36 \mu\text{m d}^{-1}$), et qui n'a diminué qu'au début de l'automne ($4,66 \pm 0,26 \mu\text{m d}^{-1}$). Le TCJ maximal a été atteint en fin août avec $5,69 \mu\text{m d}^{-1}$. Les soles capturées dans la lagune en 2008 ont eu un TCJ légèrement plus faible au début du printemps ($5,04 \pm 0,67 \mu\text{m d}^{-1}$), puis ce dernier a augmenté à la fin de cette saison pour rester élevé en été et en automne ($5,80 \pm 0,41 \mu\text{m d}^{-1}$ et $5,86 \pm 0,78 \mu\text{m d}^{-1}$ respectivement). Le TCJ a montré deux maximums, un au mois de juin avec $6,38 \mu\text{m d}^{-1}$ et l'autre fin septembre avec $6,41 \mu\text{m d}^{-1}$.

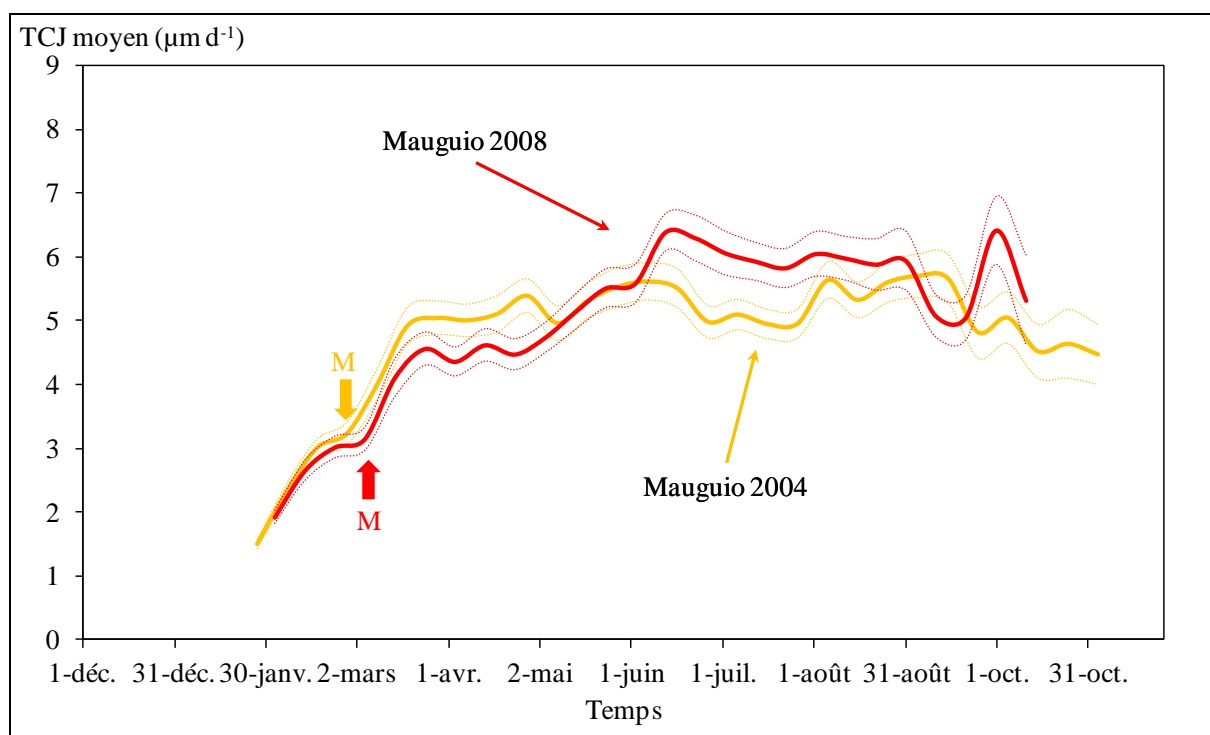


Figure 4.7 : Taux de croissance journalier moyen ($\mu\text{m d}^{-1}$) post-ouverture de la bouche pour les soles capturées dans la lagune de Manguio en 2004 ($n = 28$) et 2008 ($n = 18$). Les flèches colorées correspondent à la date de la métamorphose (M) moyenne des individus, les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%.

Les TCJ moyens des otolithes des soles capturées dans les faibles profondeurs à proximité du Rhône en 2000 ont été comparés à ceux des soles des lagunes en 2008 et en 2004 (Figure 4.8). Les soles du Rhône ont montré des profils de TCJ moyens similaires à ceux de Berre et Mauguio en 2008 (Figure 4.8A, KS $Z = 0,56$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 18,12$ $p < 0,001$ Berre = Mauguio = Rhône > Thau > Canet) et plus proches de ceux de Mauguio en 2004 (Figure 4.8B, KS $Z = 0,81$ $p > 0,05$; ANOVA $F = 64,69$ $p < 0,001$ Rhône = Mauguio > Thau). Les otolithes des soles du Rhône ont eu un TCJ moyen de $4,45 \pm 0,30 \mu\text{m d}^{-1}$ au printemps, de $5,03 \pm 0,63 \mu\text{m d}^{-1}$ en été et de $4,58 \pm 0,53 \mu\text{m d}^{-1}$ à l'automne. Le TCJ maximum des otolithes des soles capturées aux faibles profondeurs du Rhône a été atteint au début du mois d'août avec $6,20 \mu\text{m d}^{-1}$.

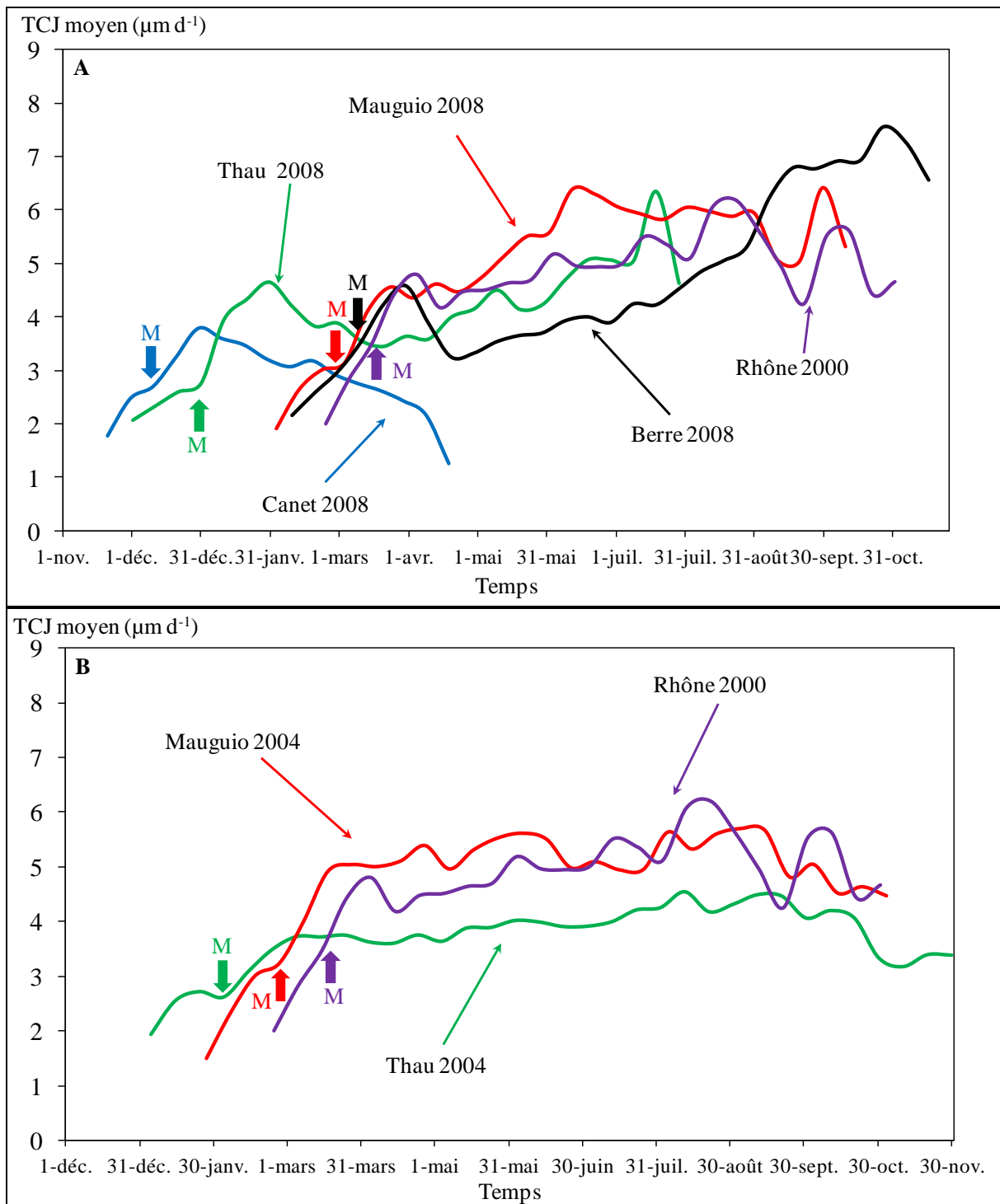


Figure 4.8 : Comparaison des taux de croissance journaliers moyens ($\mu\text{m d}^{-1}$) des otolithes post-ouverture de la bouche des soles capturées au Rhône en 2000 ($n = 19$) avec celles des quatre lagunes en 2008 (A) et des deux lagunes en 2004 (B). Les flèches colorées correspondent à la date de la métamorphose (M) moyenne des individus. Pour des raisons de lisibilité, les intervalles de confiance à 95% ne sont pas représentés.

4.3.2. Ratios des isotopes stables du carbone et de l'oxygène

- Comparaison intersites des ratios isotopiques

Les ratios en isotopes stables du carbone et de l'oxygène ont été mesurés sur les bords des otolithes des soles capturées dans les nurseries afin de caractériser les signatures correspondant à ces milieux (Figure 4.9, Tableau 4.3). D'une façon générale, les otolithes des soles de Thau ont présenté les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ les plus élevées et ceux de Maugeio les plus bas. Des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ intermédiaires ont été observées pour les otolithes des soles de Berre et du Rhône. En ce qui concerne le $\delta^{18}\text{O}$, des valeurs élevées ont été observées pour les individus du Rhône et de Thau, et faibles pour ceux de Maugeio et surtout de Berre. Les otolithes des soles capturées en 2008 ont montré des différences significatives pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{18}\text{O}$. En effet, les soles de Maugeio ont présenté un $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes plus faible que celles de Berre et de Thau (Maugeio < Berre < Thau, KS Z = 1,09 p > 0,05 ; ANOVA F = 109,30 p < 0,001). De même, le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes a montré des valeurs plus faibles pour les soles de Berre que celles de Maugeio et celles de Thau (Berre < Maugeio < Thau, KS Z = 0,71 p > 0,05 ; ANOVA F = 166,50 p < 0,001).

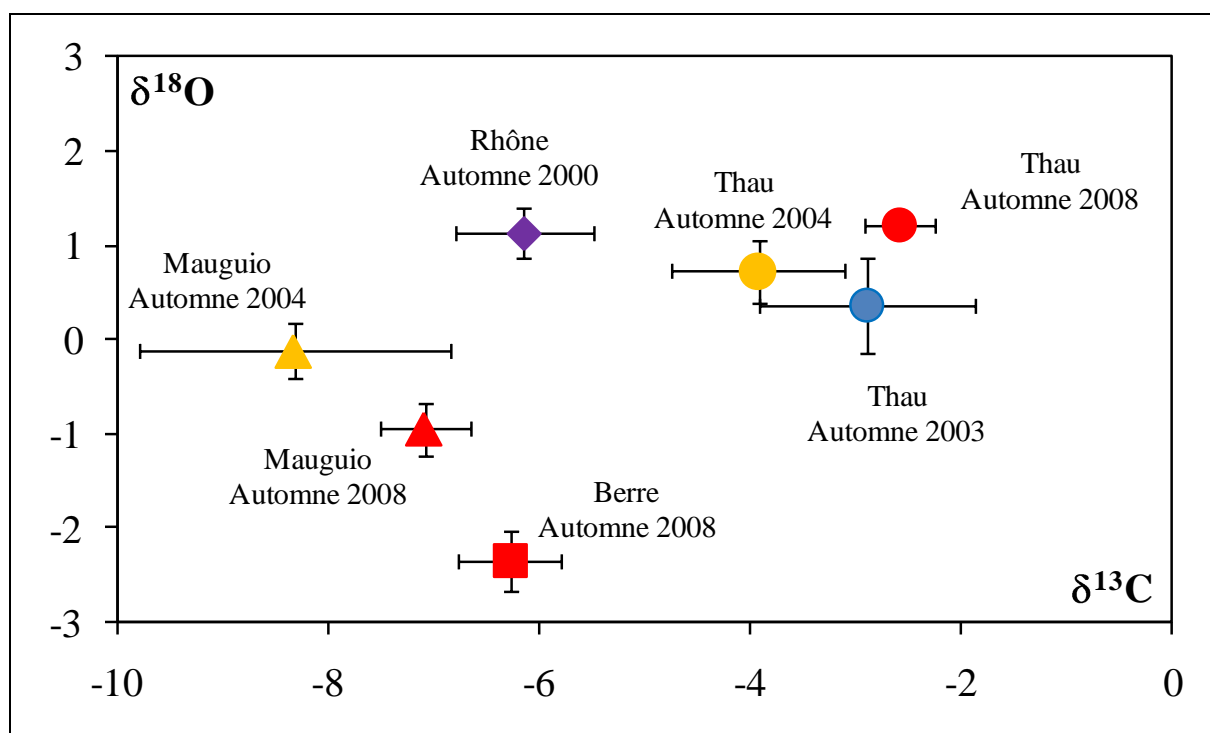


Figure 4.9 : Ratios des isotopes stables du carbone et de l'oxygène (moyenne \pm écart-type) durant la vie dans les nurseries (bord de l'otolithe) des soles de Thau (n = 6, \circ), Maugeio (n = 6, Δ), Berre (n = 6, \square) et du Rhône (n = 6, \diamond).

Des différences significatives ont également été observées pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes des soles capturées en 2004. En effet, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{18}\text{O}$ des soles de Mauguio ont été inférieurs à ceux des soles de Thau (KS Z = 0,88 p > 0,05 ; t = -6,34 p < 0,001 et KS Z = 0,59 p > 0,05 ; t = -4,62 p < 0,001 respectivement).

Tableau 4.3 : Ratios moyens en isotopes stables du carbone et de l'oxygène mesurés durant la vie dans les nourriceries des soles de Thau, Mauguio, Berre et du Rhône en fonction des années d'échantillonnage (n = 6 pour tous les sites).

Site de capture	Période de capture	$\delta^{13}\text{C}$ (moyenne \pm ET)	$\delta^{18}\text{O}$ (moyenne \pm ET)
Thau	Automne 2008	-2,58 \pm 0,33	1,21 \pm 0,10
	Automne 2004	-3,93 \pm 0,82	0,72 \pm 0,33
	Automne 2003	-2,89 \pm 1,03	0,36 \pm 0,51
Mauguio	Automne 2008	-7,08 \pm 0,43	-0,94 \pm 0,28
	Automne 2004	-8,33 \pm 1,48	-0,12 \pm 0,30
Berre	Automne 2008	-6,28 \pm 0,49	-2,36 \pm 0,32
Rhône (5-10 m)	Automne 2000	-6,14 \pm 0,65	1,13 \pm 0,26

- Comparaison interannuelle des ratios isotopiques

Les ratios isotopiques des otolithes des soles capturées à Thau durant les trois années (2003, 2004 et 2008) ont montré des différences significatives pour le $\delta^{18}\text{O}$, avec des valeurs plus faibles pour les soles capturées en 2003 (KS Z = 0,58 p > 0,05 ; ANOVA F = 4,78 p < 0,05). Les ratios isotopiques des soles capturées dans la lagune de Mauguio ont montré des $\delta^{18}\text{O}$ plus faibles en 2008 qu'en 2004 (KS Z = 0,38 p > 0,05 ; t = -4,94 p < 0,001). En revanche, le $\delta^{13}\text{C}$ de otolithes des soles n'a pas montré de différence entre les années ni à Thau (KS Z = 0,38 p > 0,05 ; ANOVA F = 3,24 p > 0,05), ni à Mauguio (KS Z = 0,80 p > 0,05 ; t = -1,98 p > 0,05).

Les ratios isotopiques des otolithes des soles du Rhône ont été comparés à ceux des soles des autres nourriceries indépendamment de l'année afin d'évaluer globalement les signatures des nourriceries. Le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles du Rhône a été plus élevé que celui des soles de Mauguio et plus faible que celui des soles de Thau mais n'a pas présenté de différence avec celui des soles de Berre (Mauguio < Rhône = Berre < Thau, KS Z = 0,68 p > 0,05 ; ANOVA F = -51,01 p < 0,001). Le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes de soles du Rhône a été plus élevé que celui des soles des autres nourriceries (Berre < Mauguio < Thau < Rhône, KS Z = 0,86 p > 0,05 ; ANOVA F = 82,39 p < 0,001).

4.3.3 Profils des rapports élémentaires du strontium et du baryum

- Les profils en Sr/Ca ($\times 10^3$)

Les profils en Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles capturées en 2008 dans les lagunes de Berre, Thau et Mauguio ont montré de fortes différences (Figure 4.10). Le profil moyen du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Thau a toujours été supérieur à ceux des soles de Mauguio et Berre ($7,1 \pm 2,2$; $4,2 \pm 0,8$; $4,7 \pm 1,0$ respectivement en moyenne). Toutefois, ces profils n'ont pas été constants durant toute la vie des soles. En effet, entre le nucléus et $450 \mu\text{m}$ (≈ 130 jours), le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des soles de Thau a été de 5,7 environ, puis le rapport a fortement augmenté pour atteindre un plateau ($\approx 7,9$) à partir d'une distance au nucléus de $500 \mu\text{m}$ (≈ 140 jours). Ces forts taux de Sr/Ca ($\times 10^3$) n'ont diminué qu'après $1\ 000 \mu\text{m}$ ($\approx 240 - 250$ jours) peu de temps avant la capture des soles. En comparaison, les profils de Sr/Ca des soles de Mauguio et de Berre ont été faibles. En effet, jusqu'à $500 \mu\text{m}$ (≈ 140 jours) les taux de Sr/Ca ont été de 3,6 et 4,1 en moyenne respectivement, puis le rapport Sr/Ca a augmenté pour atteindre un plateau entre $1\ 000$ et $1\ 500 \mu\text{m}$ (soit $\approx 240 - 310$ jours, et 4,8 et 5,3 en moyenne respectivement).

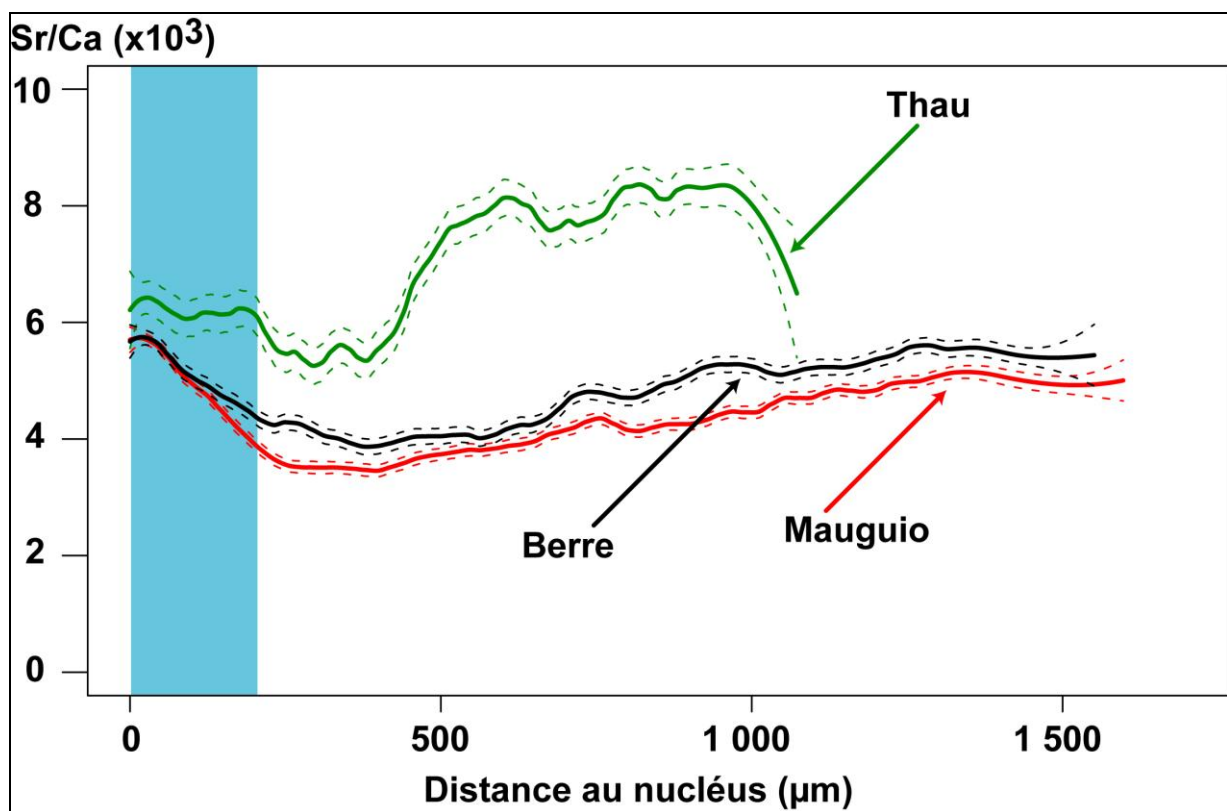


Figure 4.10 : Rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Thau ($n = 10$), Mauguio ($n = 10$) et Berre ($n = 9$) en 2008. Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%, alors que la zone bleue correspond aux $200 \mu\text{m}$ analysés dans le chapitre précédent et correspond à la vie larvaire.

Les profils en Sr/Ca ($\times 10^3$) dans les otolithes des soles capturées dans les lagunes de Thau et de Mauguio en 2004 ont montré des différences plus faibles que celles observées en 2008 (Figure 4.11). Le rapport de Sr/Ca ($\times 10^3$) des soles de Mauguio a été faible durant les 500 premiers micromètres (soit ≈ 120 jours, 3,8 en moyenne) alors qu'il a été plus élevé pour celles de Thau (soit ≈ 140 jours, 4,2 en moyenne). Le rapport Sr/Ca des soles de Mauguio a alors fortement augmenté pour atteindre un maximum de 5,6 aux environs des 1 000 μm (≈ 210 jours), puis il a diminué jusqu'à la capture des soles. Le rapport Sr/Ca des otolithes des soles de Thau a également présenté une augmentation pour atteindre un plateau à environ 850 μm (≈ 230 jours) avec un rapport de 6,0, et ce taux a perduré jusqu'à la capture des soles.

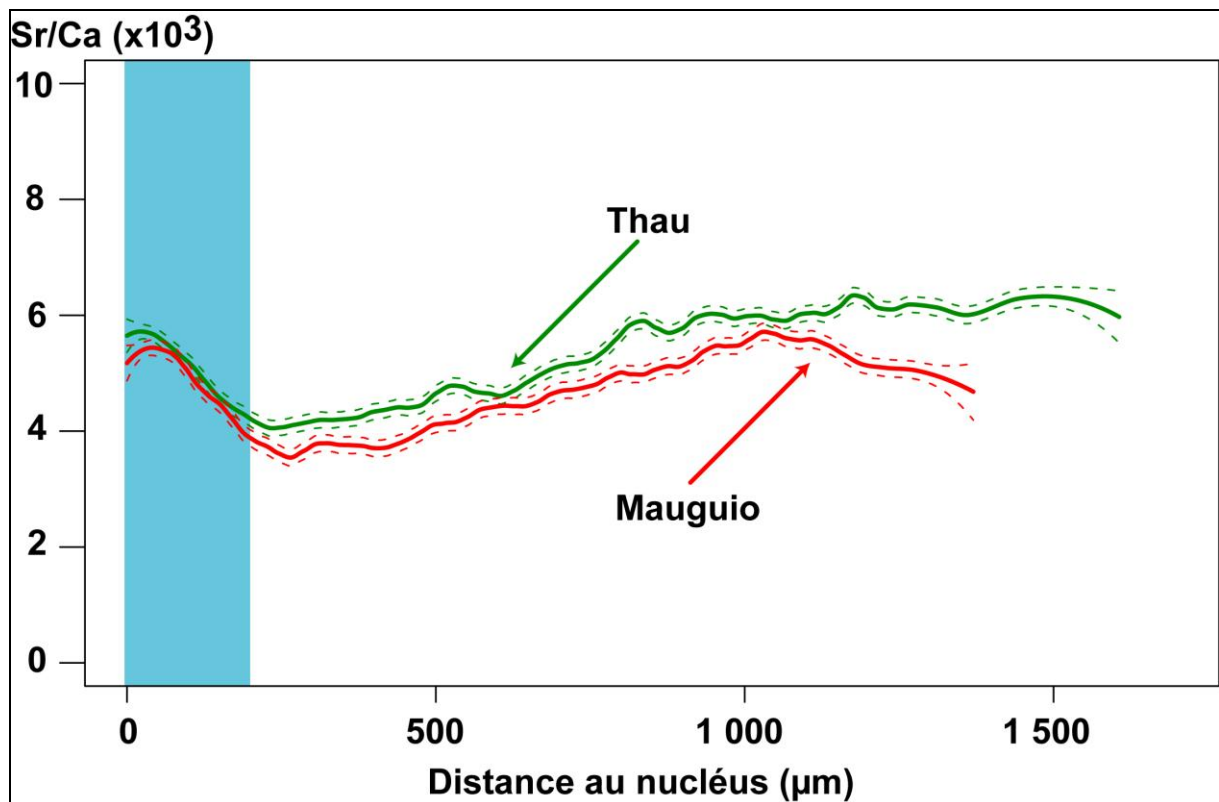


Figure 4.11 : Rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Thau ($n = 10$) et Mauguio ($n = 10$) en 2004. Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%, alors que la zone bleue correspond aux 200 μm analysés dans le chapitre précédent (vie larvaire).

Le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) dans les otolithes des soles capturées dans la lagune de Thau en 2003, 2004 et 2008 a montré des différences significatives (Figure 4.12). En effet, le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles capturées en 2008 a toujours été supérieur à ceux des deux autres années. Les otolithes des soles de 2008 et 2003 ont présenté des profils avec une forte augmentation du rapport dès 450-500 μm (\approx 130 - 160 jours) pour atteindre des valeurs élevées entre 800 et 1 000 μm (\approx 240 - 250 jours, en moyenne 7,9 en 2008 et 7,0 en 2003). Le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles capturées en 2003 a alors diminué jusqu'à la capture des soles. Les soles de 2004 ont présenté un profil en Sr/Ca avec une augmentation moins importante pour atteindre un plateau vers 850 μm (\approx 230 jours, en moyenne de 6,0).

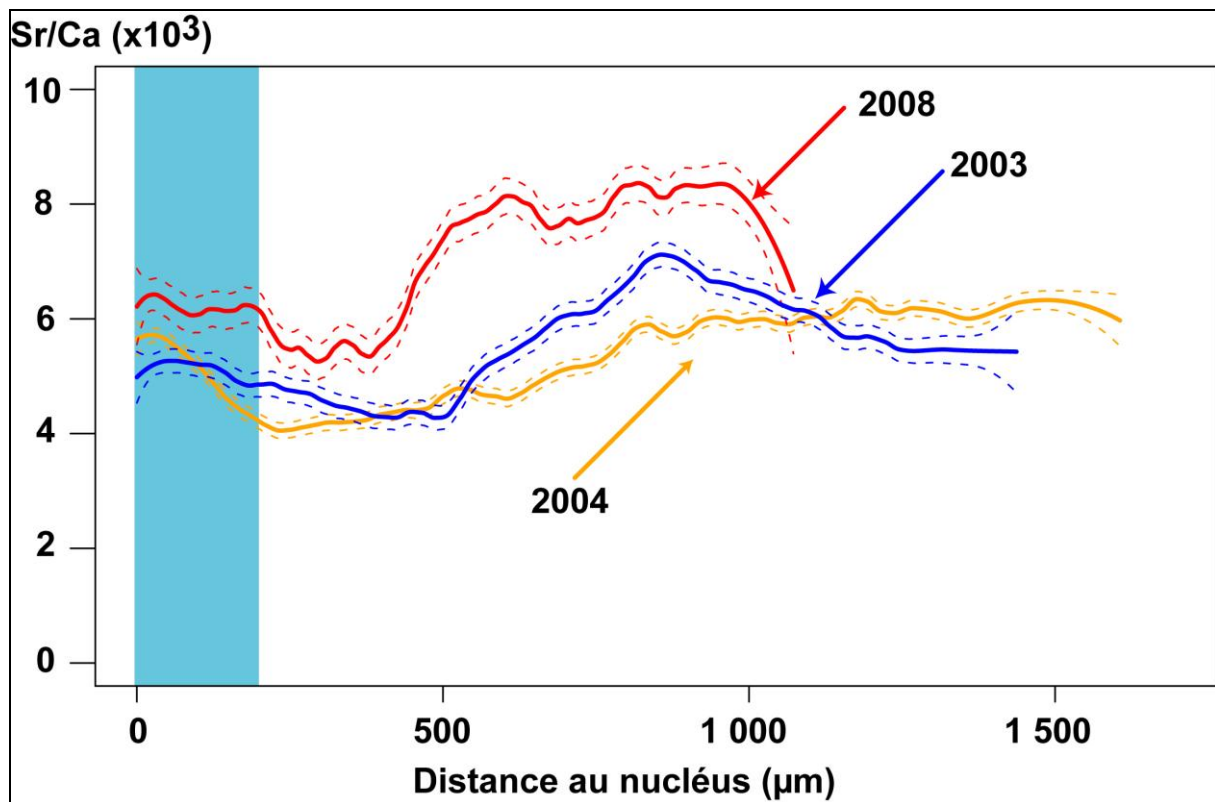


Figure 4.12 : Rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Thau en 2003, 2004 et 2008 ($n = 10$ pour chaque année). Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95% alors que la zone bleue correspond aux 200 μm analysés dans le chapitre précédent (vie larvaire).

Dans la lagune de Mauguio, en 2004 et 2008, le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles n'a montré que de faibles différences (Figure 4.13). En effet, les otolithes des deux années ont présenté dans un premier temps une diminution du rapport jusqu'à 350 μm (90 - 100 jours), puis le rapport a augmenté pour atteindre un plateau proche de 6 pour les soles de 2004 et un maximum légèrement plus faible dans le cas des soles de 2008. Le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des soles de 2004 a alors présenté une diminution jusqu'à la capture des soles.

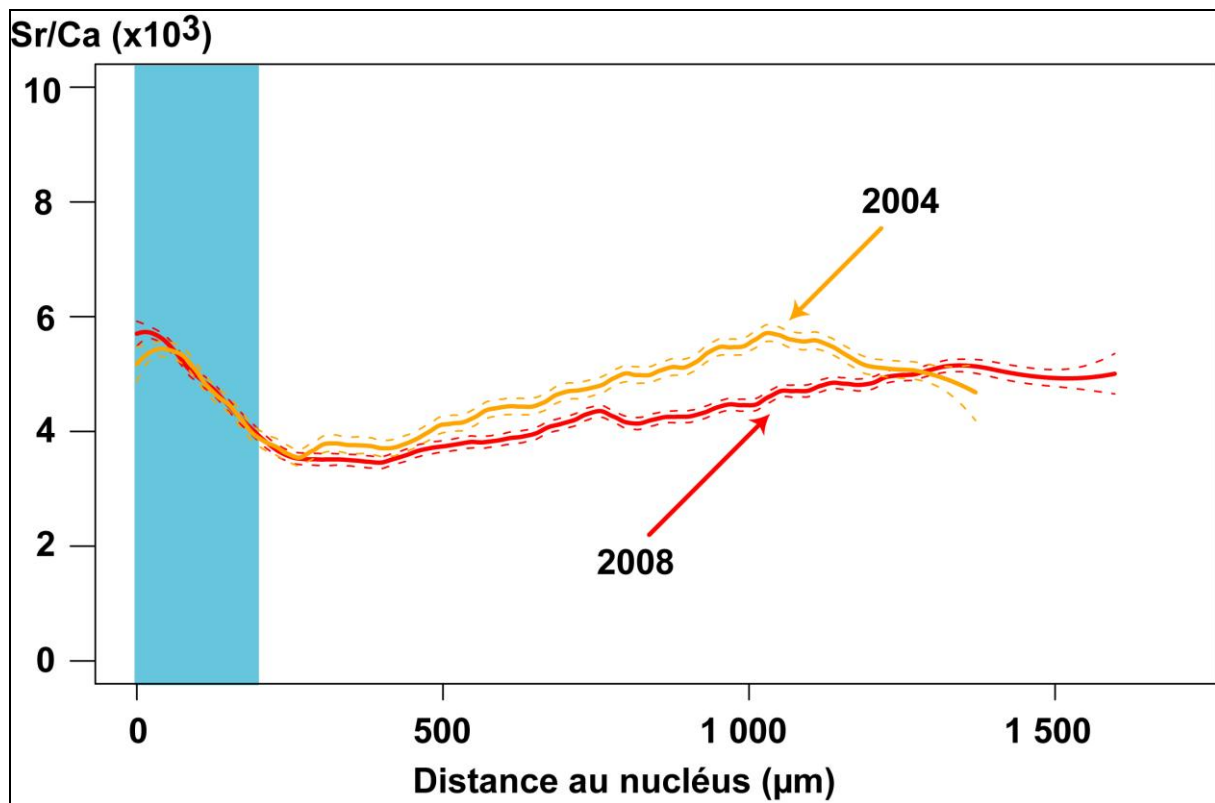


Figure 4.13 : Rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Mauguio capturées en 2008 ($n = 10$) et en 2004 ($n = 10$). Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%, alors que la zone bleue correspond aux 200 μm analysés dans le chapitre précédent (vie larvaire).

Le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles capturées dans les différentes nourriceries en 2008 a montré des différences avec celui des soles capturées aux faibles profondeurs à proximité du panache de dilution du Rhône en 2000 (Figure 4.14A). Les soles capturées au large du Rhône ont présenté un profil voisin mais avec un rapport légèrement supérieur à celui des soles des lagunes de Berre et de Mauguio. Toutefois ce profil a été très inférieur à celui observé pour les soles de Thau. La comparaison des rapports Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles du Rhône n'a pas montré de différence marquée avec les soles de Mauguio en 2004 mais des différences plus fortes ont été observées avec celles de Thau qui ont présenté un rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) plus élevé (Figure 4.14B). Le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des

otolithes des soles du Rhône a présenté une faible augmentation entre 500 (≈ 120 jours) et 1 000 μm (≈ 210 jours) en passant de 4,3 à 4,8 en moyenne.

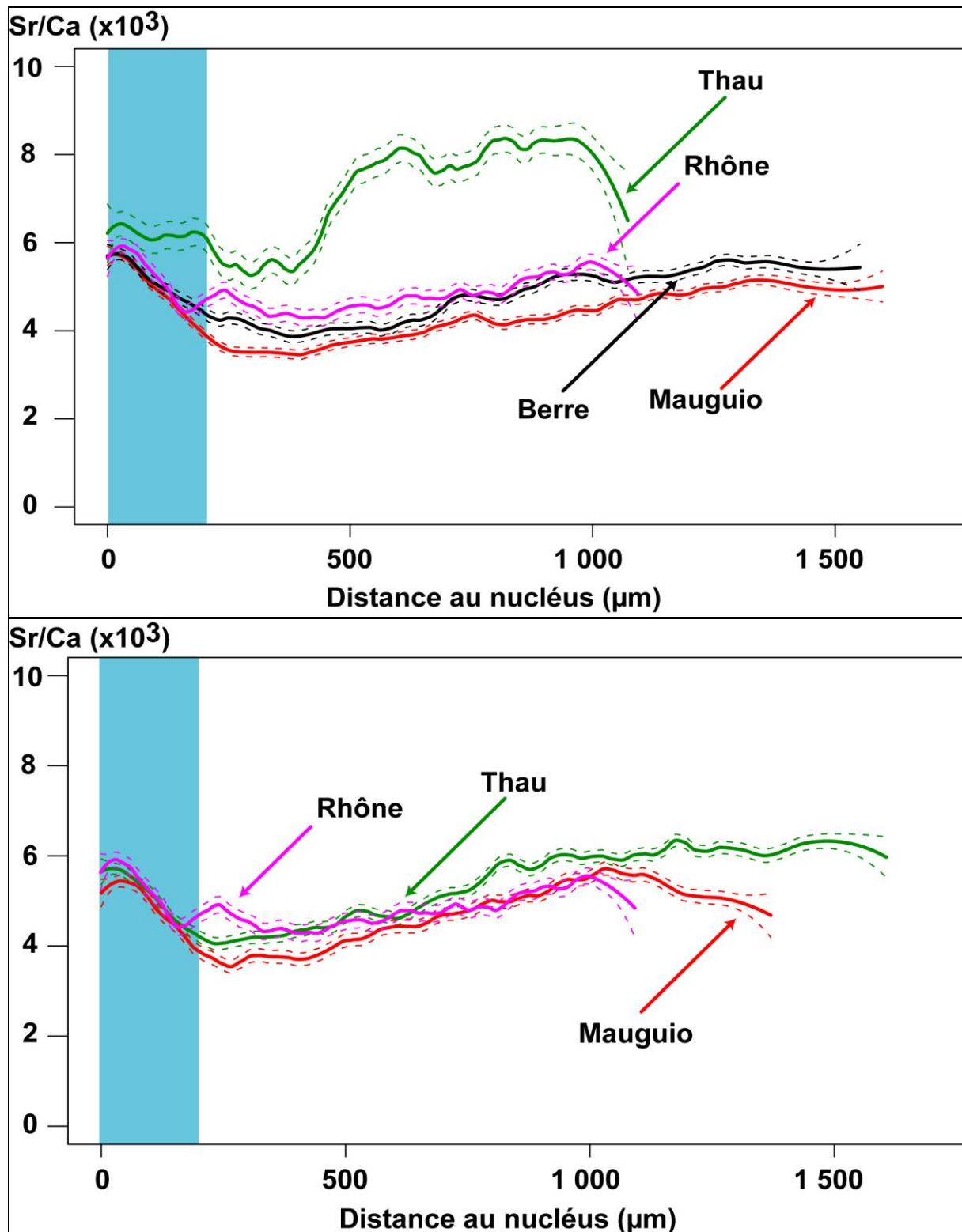


Figure 4.14 : (A) Rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Thau ($n = 10$), Mauguio ($n = 10$) et Berre ($n = 9$) en 2008, ainsi que du Rhône en 2000 ($n = 10$). (B) Rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Thau ($n = 10$) et Mauguio ($n = 10$) en 2004, ainsi que du Rhône en 2000. Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%, alors que la zone bleue correspond aux 200 μm analysés dans le chapitre précédent (vie larvaire).

- Les profils en Ba/Ca ($\times 10^6$)

Les rapports Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles capturées en 2008 dans les trois lagunes ont montré des profils différents en fonction des sites (Figure 4.15). En effet, les soles capturées dans la lagune de Thau ont présenté une diminution du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) après la métamorphose des soles ($\approx 9,7$ jusqu'à une distance de 400 μm du nucléus soit 85 - 90 jours), puis le rapport a augmenté pour atteindre 20 entre 500 (≈ 140 jours) et 1 000 μm (≈ 240 jours). Le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles de Mauguio a diminué après la métamorphose des soles et est resté faible durant le reste leur vie (9,7 en moyenne). Le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles de Berre a présenté les valeurs les plus élevées après la métamorphose des individus avec un rapport qui a atteint un maximum de 39 avant de diminuer fortement à 400 μm (≈ 100 jours), rester faible (9,8 en moyenne) jusqu'à la capture des soles et a été voisin de celui des soles de Mauguio.

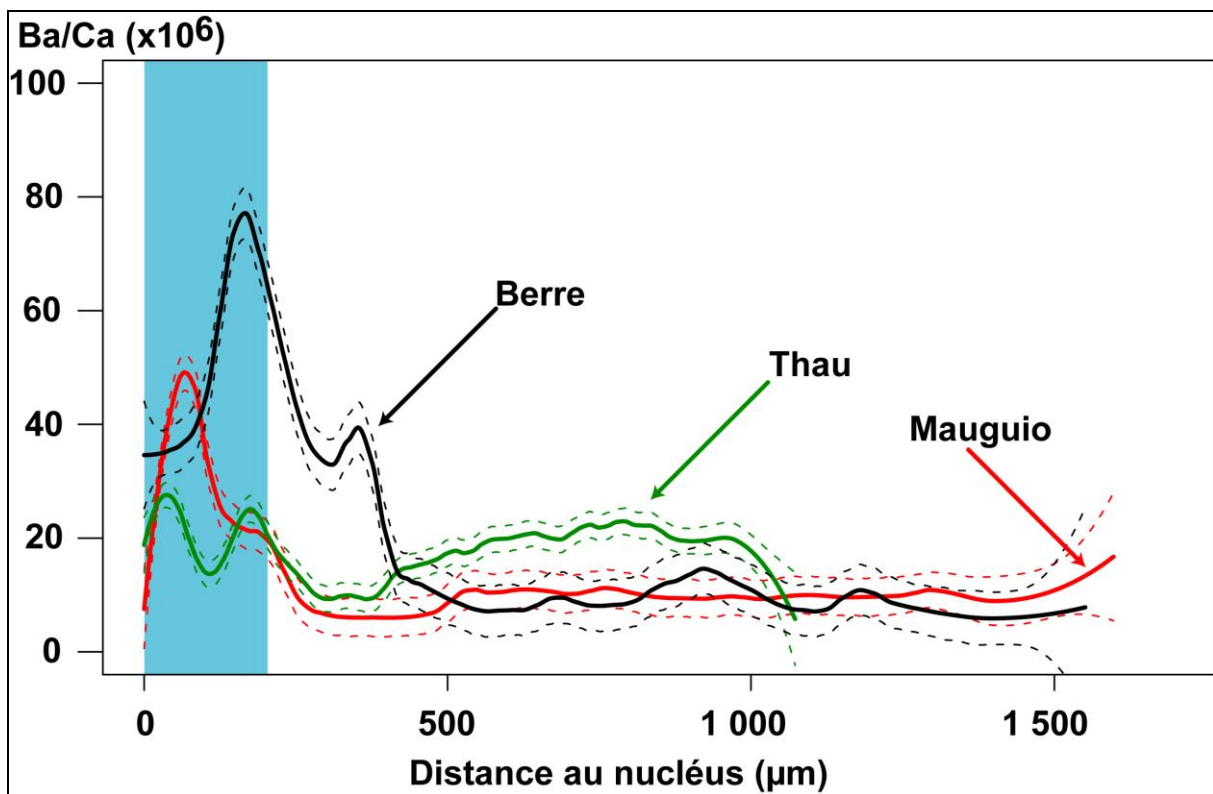


Figure 4.15 : Rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles de Thau, Mauguio et Berre ($n = 10$ pour chaque site) en 2008. Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%, alors que la zone bleue correspond aux 200 μm analysés dans le chapitre précédent (vie larvaire).

Les rapports Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles capturées dans Thau et Mauguio en 2004 n'ont pas montré de différence marquée. La seule variation qui est apparue est la présence d'un « pic » plus important à 1 100 μm (≈ 290 jours) chez les soles capturées à Thau par rapport à celles capturées à Mauguio (Figure 4.16).

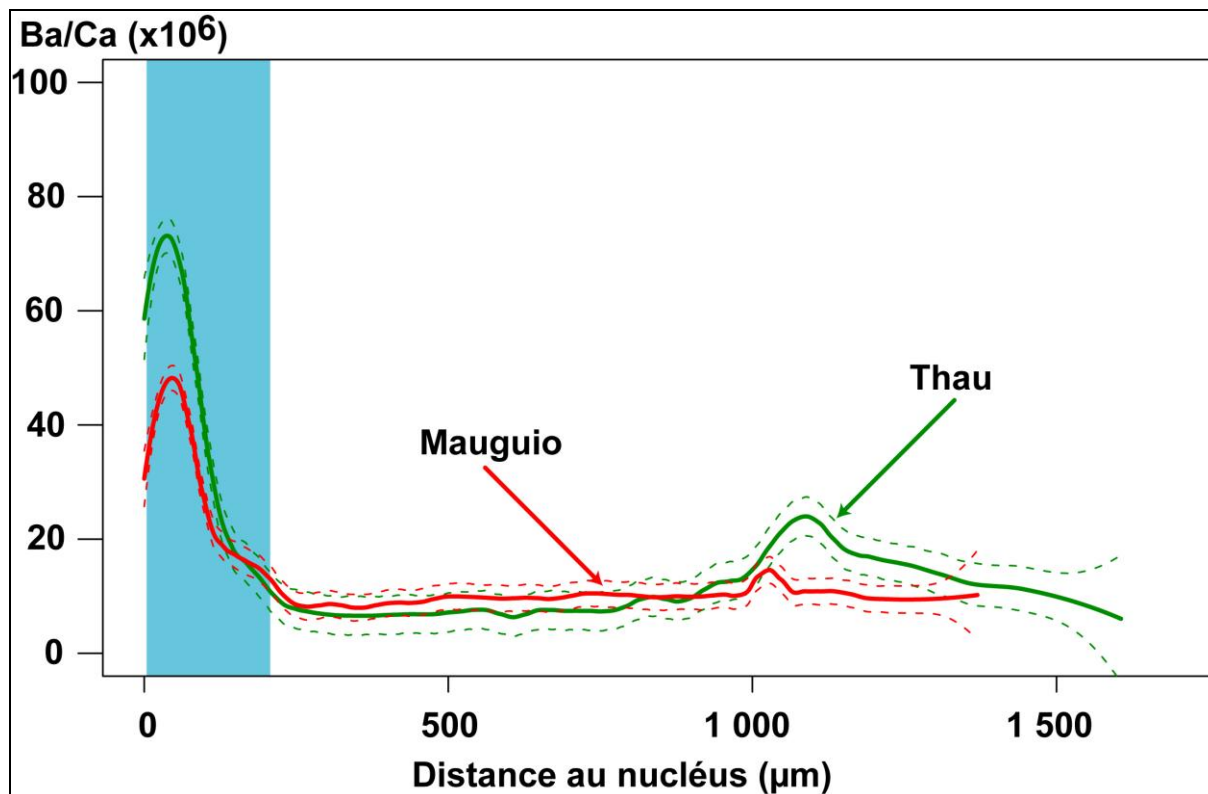


Figure 4.16 : Rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles de Thau ($n = 10$) et Mauguio ($n = 10$) en 2004. Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%, alors que la zone bleue correspond aux 200 μm analysés dans le chapitre précédent (vie larvaire).

Les rapports Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles capturées dans la lagune de Thau en 2003, 2004 et 2008 ont montré des différences (Figure 4.17). Comme décrit précédemment les soles de 2008 ont montré une augmentation du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) entre 500 et 1 000 μm (160 - 250 jours). Cette augmentation a également été observée chez les soles capturées en 2003, toutefois le taux de Ba/Ca ($\times 10^6$) est resté inférieur à celui de 2008. Les soles capturées en 2004 ont présenté une augmentation de ce rapport de courte durée et plus tardive (au-delà de 1 000 μm ≈ 270 jours). Les soles capturées dans la lagune de Mauguio n'ont pas montré de différence dans les profils de Ba/Ca ($\times 10^6$) entre les deux années de capture (Annexe 2).

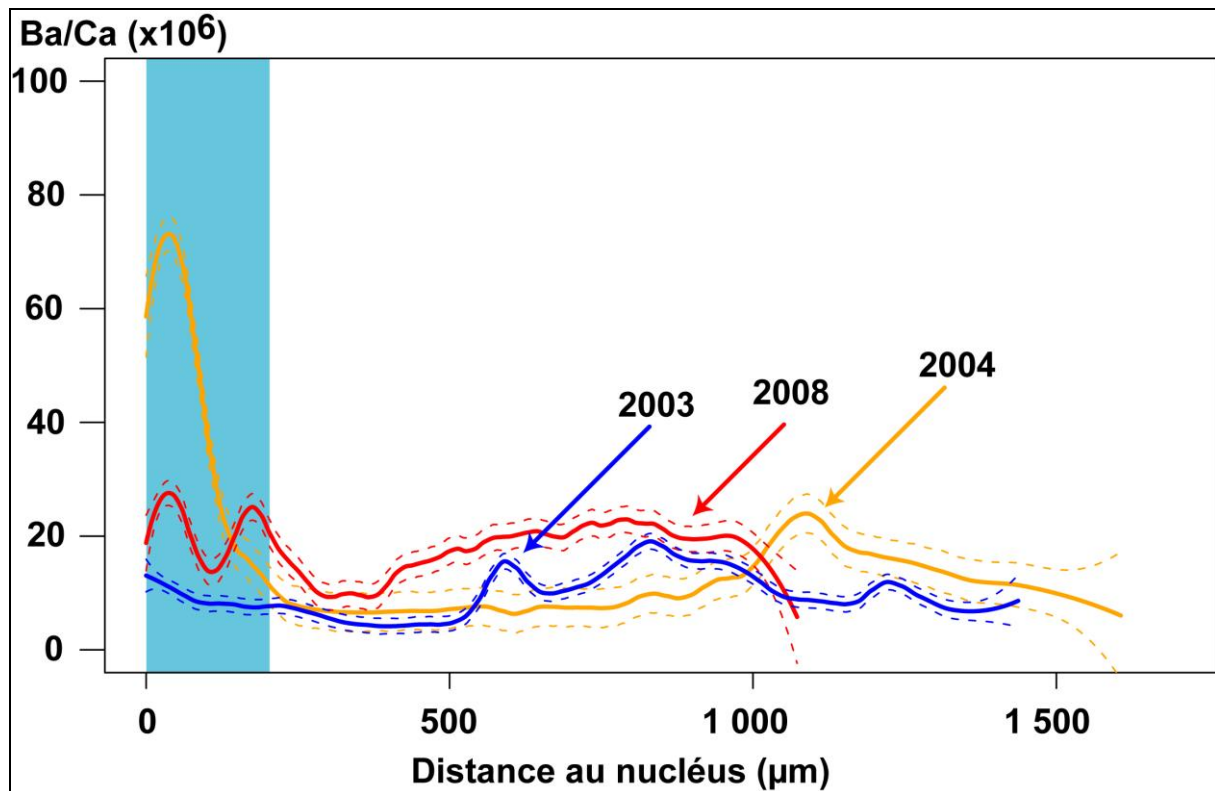


Figure 4.17 : Rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles de Thau en 2003, 2004 et 2008 ($n = 10$ pour chaque année). Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%, alors que la zone bleue correspond aux 200 μm analysés dans le chapitre précédent (vie larvaire).

Les profils de Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles du Rhône ont été comparés à ceux des otolithes des soles capturées dans les nourriceries en 2008 et en 2004 (Figure 4.18A et B). Le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles du Rhône a été faible après la métamorphose des soles et a montré une légère augmentation (≈ 13) entre 500 (≈ 120 jours) et 800 μm (≈ 175 jours). Le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles du Rhône a été inférieur à celui des soles de Thau et supérieur à celui des soles de Mauguio et de Berre en 2008, alors qu'il a été voisin de celui des soles des lagunes de Thau et Mauguio en 2004.

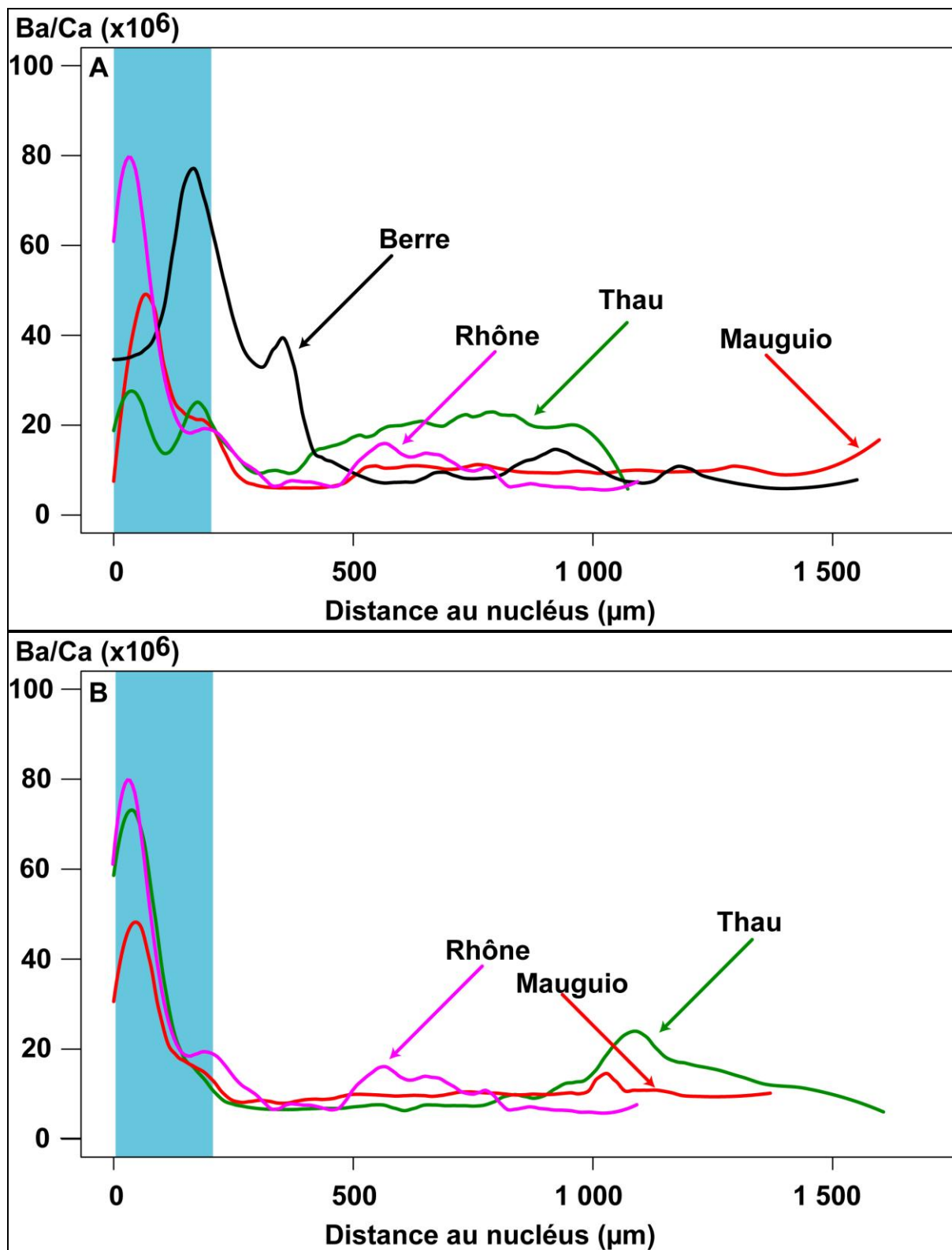


Figure 4.18 : Rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles des lagunes en 2008, ainsi que du Rhône ($n = 10$) en 2000 (A) et des otolithes des lagunes en 2004 et du Rhône en 2000 (B). Les intervalles de confiance à 95% n'ont pas été figurés pour améliorer la lisibilité des graphiques. La zone bleue correspond aux 200 µm analysés dans le chapitre précédent (vie larvaire).

4.3.4 Analyse de forme des otolithes

Les analyses de forme menées sur les otolithes des soles des différentes nourriceries ont montré une claire discrimination des soles des quatre sites de prélèvement (Figure 4.19). Le taux de reclassement des individus au sein de chacun des sites de prélèvement a été de 100%. La première fonction discriminante a représenté 66,3% de la variabilité et a permis la séparation des soles de Thau, de celles du Rhône et d'un groupe formé par les soles de Mauguio et Berre. La seconde fonction discriminante a représenté 27,1% de la variabilité, et a permis une séparation de ces deux derniers sites. Les comparaisons entre les autres années de prélèvement et le Rhône ont également montré de claires différences entre les groupes (Mérigot et al. 2007).

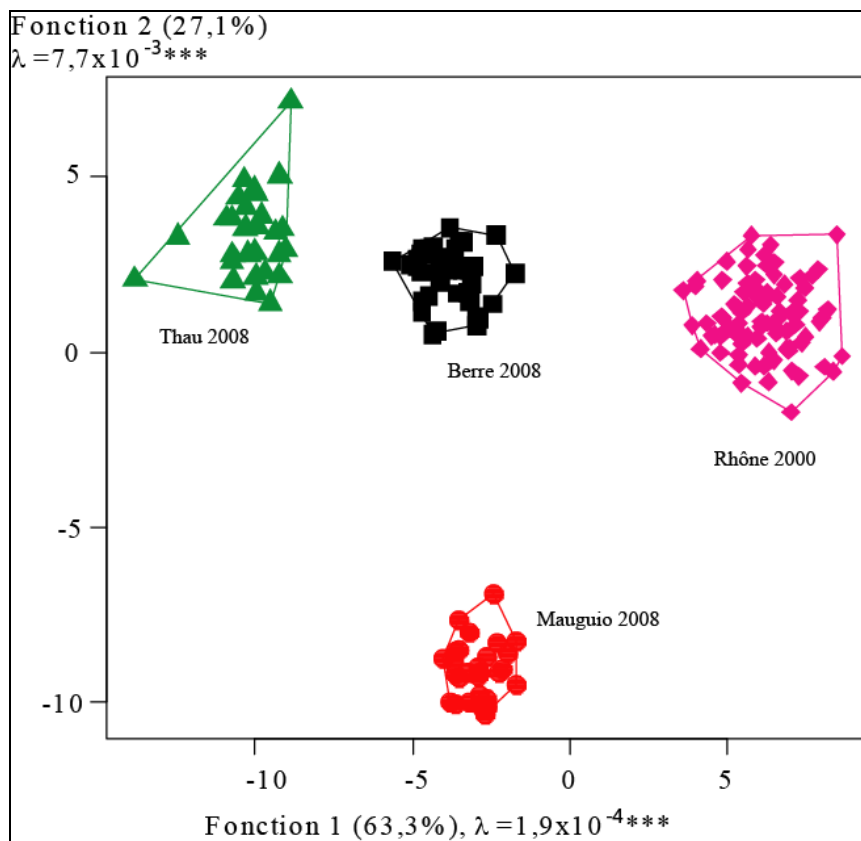


Figure 4.19 : Analyse discriminante basée sur l'analyse de forme des otolithes des soles du Rhône 2000 (n = 99) et des lagunes de Thau (n = 29), Mauguio (n = 29) et Berre (n = 38) en 2008.

La forme des otolithes des soles juvéniles est globalement semblable. Toutefois, des différences existent car elles ont permis la discrimination des différentes nourriceries. L'analyse en composantes principales des coordonnées $x(t)$ et $y(t)$ des otolithes droits de ces soles a confirmé l'existence de zones de variation dans les otolithes. Les deux premières sources de la variabilité de forme des otolithes ont montré que la partie postérieure de l'otolithe de ces soles était la plus variable (Figure 4.20). Les zones de variabilité

préférentielles révélées par cette analyse ont été le post-rostre (*P.r.*) et le post-antirostre (*P. a. r.*). La première composante principale (42,1% de la variabilité) a permis d'observer qu'un allongement du post-rostre était accompagné d'un rétrécissement de la longueur et d'un élargissement du post-antirostre, et inversement qu'une diminution de la longueur du post-rostre était accompagnée d'un allongement et d'un rétrécissement du post-antirostre. La seconde composante principale (18,3% de la variabilité) a montré qu'un allongement de la face postérieure était accompagné d'une diminution de la largeur de l'otolithe, alors qu'une diminution de la face postérieure était accompagnée d'une augmentation de la largeur de l'otolithe.

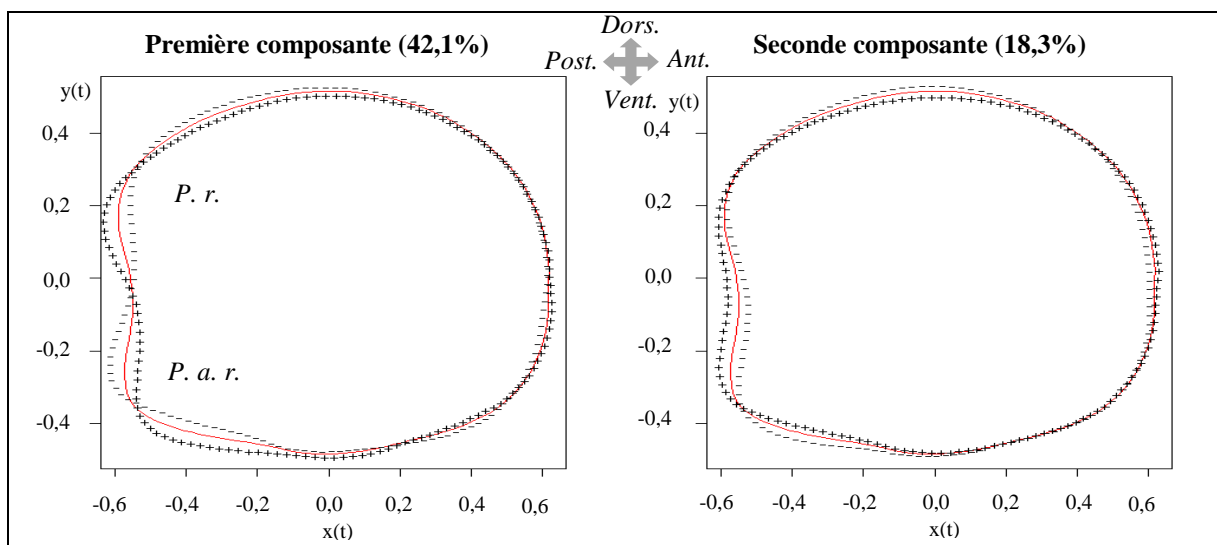


Figure 4.20 : Représentation graphique des fonctions $x(t)$ et $y(t)$ des deux premières sources de variabilité de l'analyse en composantes principales des otolithes droits de *Solea solea* ($n = 370$) capturées dans les nurseries. (—) Otolithe moyen, (+) variation en $x_+(t)$ et $y_+(t)$, (-) variations en $x_-(t)$ et $y_-(t)$. *Post.* = face postérieure, *Ant.* = face antérieure, *Dors.* = face dorsale, *Vent.* = face ventrale, *P. r.* = Post-rostre et *P. a. r.* = Post-antirostre.

La comparaison des otolithes moyens des soles capturées en 2008 dans les nurseries a permis d'observer la localisation des différences de forme entre les sites. En effet, les otolithes droits des soles de Thau en 2008 ont présenté un post-rostre plus long que celles de Muguio et de Berre. Les otolithes des soles de Berre ont présenté un post-antirostre plus long que celles des deux autres sites. Les otolithes des soles de Muguio se sont distingués par des otolithes dorso-ventralement plus larges et antéropostérieurement plus courts (Figure 4.21).

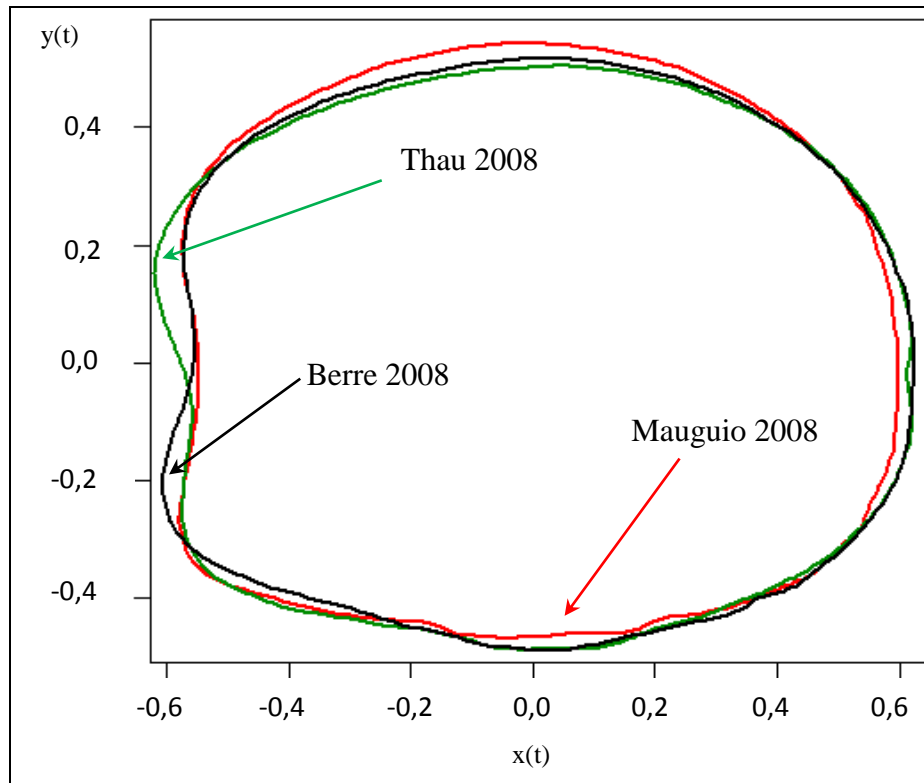


Figure 4.21 : Otolithes moyens des soles de Thau (n = 29), Mauguio (n = 29) et Berre (n = 38) capturées en 2008

La comparaison des otolithes des soles capturées en 2004 a montré des différences uniquement dans la zone du post-antirostre. En effet, les soles de Thau ont présenté un post-antirostre plus court mais plus large que celles de Mauguio (Figure 4.22).

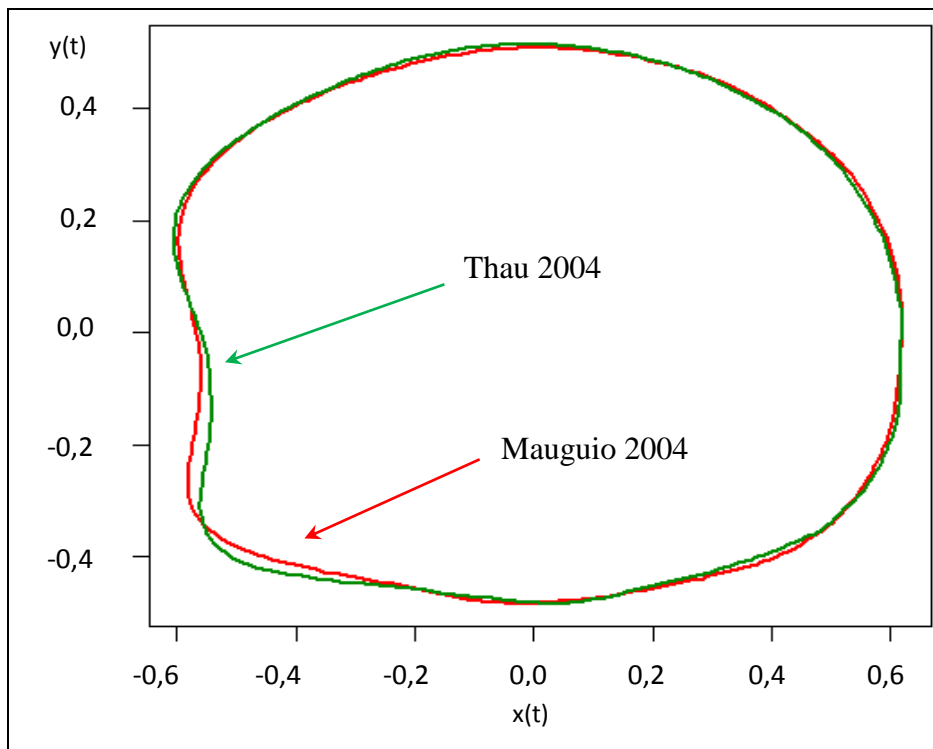


Figure 4.22 : Otolithes moyens des soles de Thau (n = 43) et Mauguio (n = 99) capturées en 2004.

La comparaison des otolithes moyens des soles capturées à Thau durant les trois années de prélèvement n'a montré que peu de variation de forme. Seuls les otolithes des soles capturées en 2004 ont présenté des otolithes antéropostérieurement plus courts que ceux des autres années (Annexe 3). En revanche, les otolithes des soles de Manguio ont montré de fortes variations de forme entre celles capturées en 2004 et celles capturées en 2008 (Figure 4.23). Les soles capturées en 2008 ont présenté des otolithes antéropostérieurement plus courts avec une face dorsale plus élargie que ceux des soles capturées en 2004.

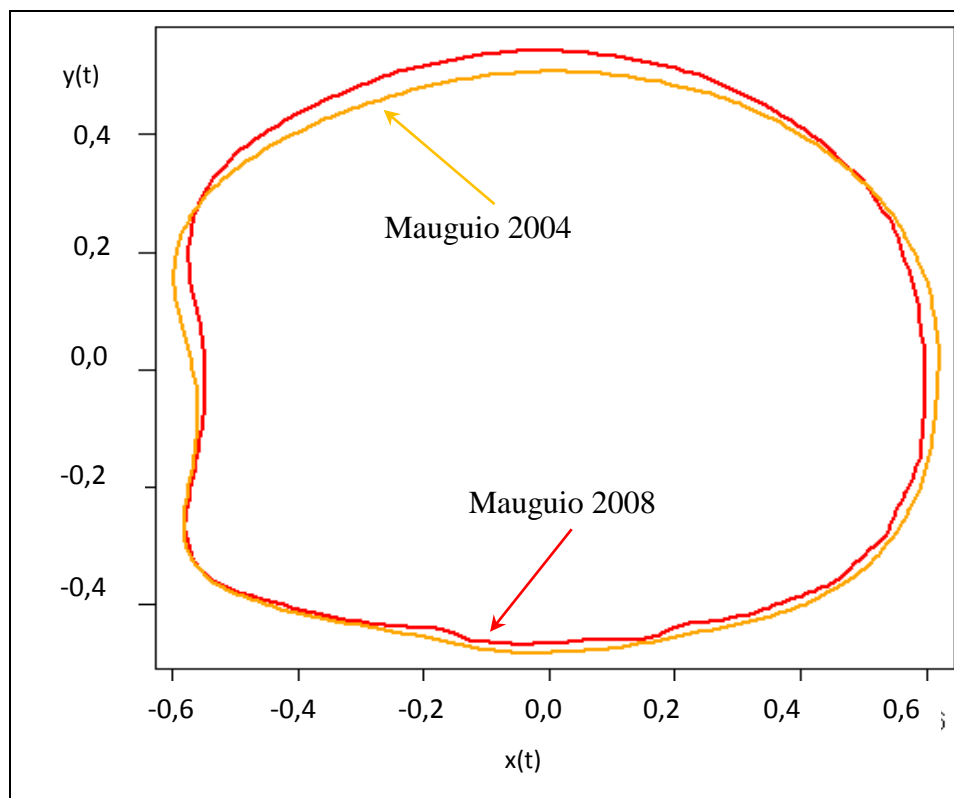


Figure 4.23 : Otolithes moyens des soles de Manguio capturées en 2004 (n = 99) et en 2008 (n = 29).

La comparaison des otolithes moyens des soles capturées dans les lagunes en 2008 et en 2004 avec celles capturées au Rhône en 2000 a montré de claires différences (Figure 4.24). Les soles du Rhône en 2000 ont montré un otolithe moyen plus court antéropostérieurement avec un post-rostre et un post-antirostre faiblement marqué par rapport à ceux des lagunes en 2008 (Figure 4.24A) et en 2004 (Figure 4.24B). En outre, elles ont présenté une plus grande largeur dorso-ventrale des otolithes que ceux des lagunes pour les deux années hormis pour ceux de Manguio en 2008.

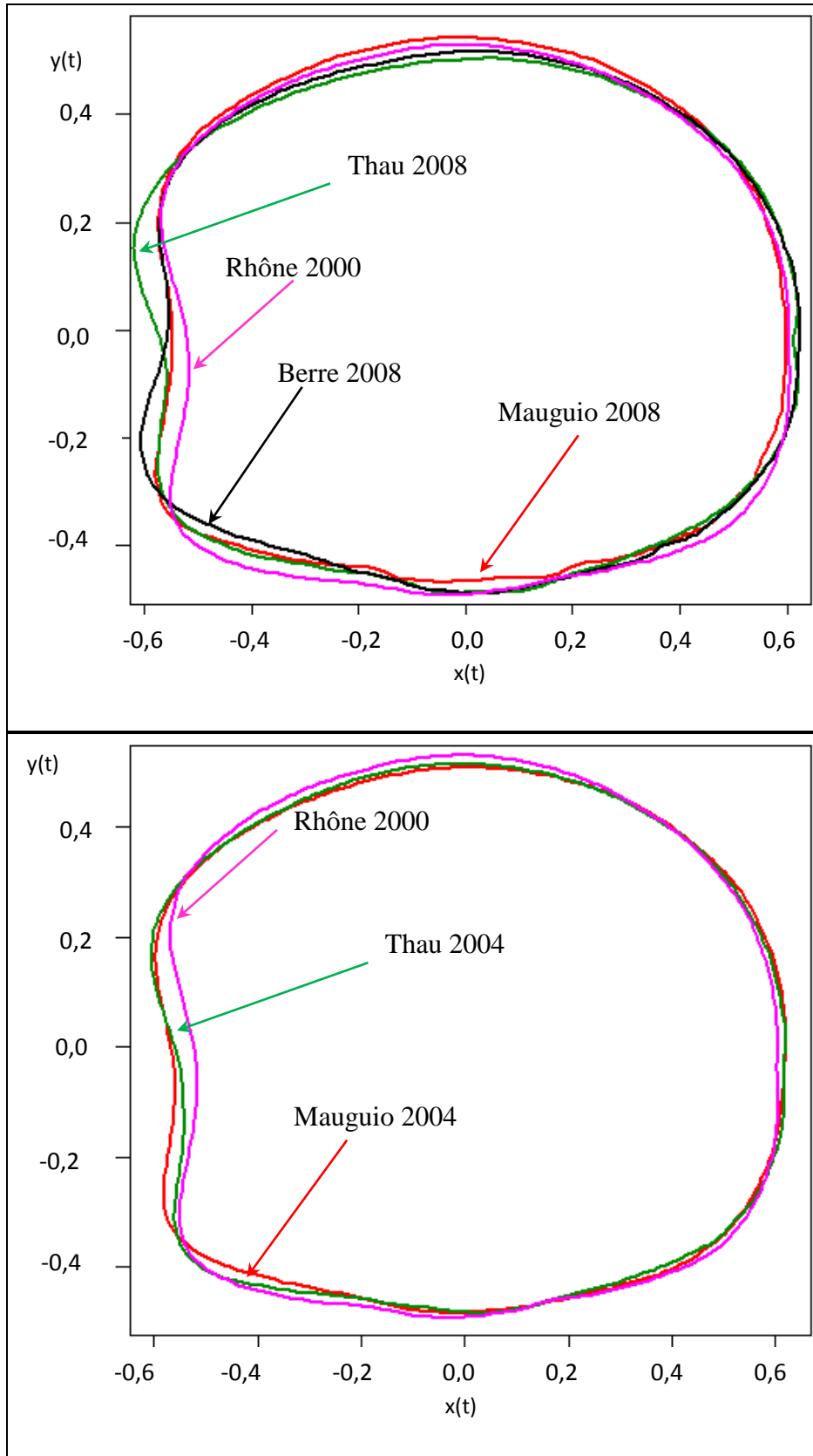


Figure 4.24 : Otolithes moyens des soles capturées au Rhône ($n = 82$) en 2000 et dans les lagunes en 2008 (A) et dans les lagunes en 2004 (B).

4.4. Discussion

4.4.1. Taux de croissance journalier des otolithes

Les soles colonisent les nourriceries tôt dans leur cycle de vie. En effet, des larves de 8 à 10 mm de long ont été capturées dès le mois de février dans la lagune de Mauguio (Quignard et al. 1984). Or, cette taille correspond à celle nécessaire à la métamorphose des larves (Amara et al. 2000). D'autre part, des juvéniles de soles de 40 mm de long ont également été capturés dès le mois de mai (Quignard et al. 1984). Les captures de soles dès les mois de mars dans la lagune de Canet en 2008 (LT moyenne de 39 ± 5 mm) et de mai à proximité du Rhône en 2000 (LT moyenne de 59 ± 16 mm) sembleraient confirmer l'hypothèse d'une colonisation des nourriceries par les soles, soit en toute fin de vie larvaire, soit peu de temps après leur installation benthique.

- *Les taux de croissance et les facteurs environnementaux*

Les taux de croissance des otolithes post-métamorphose observés peuvent donc être associés aux taux de croissance correspondant à la vie des soles dans les nourriceries. Ces TCJ des otolithes ont été différents en fonction des nourriceries et de la saison. Au printemps, les soles de Mauguio ont présenté les TCJ les plus forts comparés à ceux des autres nourriceries (Canet < Berre = Thau < Rhône < Mauguio). En été, les taux de croissance maximums ont été observés pour les soles capturées à Thau, Mauguio et face au Rhône, celles de Berre présentant le taux le plus faible des quatre lagunes. Cependant, ces dernières ont eu le taux de croissance des otolithes le plus fort à l'automne. Le taux de croissance de l'otolithe semble être lié au taux métabolique et au taux de croissance somatique (Wright 1991), toutefois le taux de croissance métabolique paraît être le facteur influençant le plus la croissance de l'otolithe (comm. pers. Jacques Panfili). Deux facteurs majeurs influencent directement le TCJ de l'otolithe : la température et la disponibilité en nourriture (Morales-Ñin et al. 1995, Morales-Ñin 2000). En effet, ces deux facteurs peuvent induire une augmentation de la largeur des marques de croissance. Une étude récente suggère un couplage de ces deux facteurs avec une forte influence de la température sur la rythmicité des marques, ainsi que de plus fort accroissement lorsque la disponibilité en nourriture est importante par rapport à la période où cette dernière est plus réduite (Fablet et al. 2011). Toutefois, ceci n'est vrai que jusqu'à la température optimale de croissance de l'espèce (Morales-Ñin et al. 1995, Morales-Ñin 2000).

L'influence des paramètres environnementaux sur la croissance des « poissons » plats a été étudiée en conditions expérimentales (Fonds 1979, Bejda et al. 1992, Howell 1997, Imsland & Jonassen 2001, 2003). Les juvéniles de soles présentent une augmentation de la croissance avec une élévation de la température entre 12 et 25°C, la croissance étant maximale entre 20 et 25°C (Howell 1997, Imsland et al. 2003). Les soles de la plupart des nurseries, Berre exceptée, ont présenté les taux de croissance maximums des otolithes en été. Or, les températures des eaux des lagunes (Tableau 4.4) ont été maximales à cette saison. De plus, elles sont comprises dans la gamme de température la plus favorable à la croissance des soles (Howell 1997, Imsland et al. 2003). Les températures des eaux face au Rhône sont également maximales durant l'été (18,2°C en fin d'été, Darnaude 2003). Les faibles taux de croissance observés pour les soles de Canet en hiver sont probablement liés aux faibles températures observées dans la lagune à cette saison avec $9,3 \pm 1,5^\circ\text{C}$ en moyenne et $4,8^\circ\text{C}$ au minimum au mois de mars.

Les variations saisonnières des taux de croissance au sein des sites peuvent être dues aux augmentations de température entre la fin de l'hiver et le début de l'automne. En effet, les températures deviennent de plus en plus favorables à la croissance. Par contre, les différences de taux de croissance entre les sites ne semblent pas uniquement dues aux différences de température des eaux qui restent faibles entre lagunes pour chaque saison (Tableau 4.4). La salinité peut également jouer sur la croissance des poissons plats (Imsland et al. 2001, Imsland & Jonassen 2001, Imsland et al. 2003). En effet, le plasma sanguin des téléostéens présente une concentration en ions plus faible que celle du milieu marin, nécessitant une osmorégulation coûteuse en énergie (Imsland et al. 2003). Chez le turbot (*Scophthalmus maximus*), la croissance en élevage est améliorée à une salinité plus faible que celle du milieu marin (Imsland et al. 2001). Les taux de croissance des turbots ont été supérieurs à des salinités intermédiaires ($18,5 \pm 0,8$) et des températures élevées ($21,8 \pm 0,9^\circ\text{C}$) qu'à des conditions plus proches de celle du milieu marin où la salinité est de 33,5 et la température de $19,6 \pm 0,3^\circ\text{C}$ (Imsland et al. 2001). La salinité et la température influent donc simultanément sur la croissance. Ces auteurs suggèrent que le coût énergétique de l'osmorégulation est réduit pour des salinités inférieures augmentant ainsi la croissance des individus.

Tableau 4.4 : Température, salinité, teneur en oxygène dissous et chlorophylle *a* moyenne (\pm écart-type) par saison des eaux des lagunes en fonction des années (Gouze 2008, IFREMER 2009a, données Gipreb non publiées, comm. pers. Nathalie Malet, © IFREMER). Les "-" correspondent à des données indisponibles, * données de l'année 2006. Les dates des solstices et des équinoxes déterminent les saisons.

2008		Hiver	Printemps	Été	Automne
Canet	Température (°C)	9,3 (1,5)	15,9 (3,2)	22,0 (0,5)	10,7 (4,8)
	Salinité	27,4 (1,0)	30,2 (1,0)	40,9 (4,5)	41,4 (1,7)
	Oxygène dissous (mg.l ⁻¹)	9,7 (1,1)	8,3 (1,2)	3,9 (1,7)	7,4 (3,3)
	Chlorophylle <i>a</i> (µg.l ⁻¹)	-	-	-	-
Thau	Température (°C)	9,3 (1,5)	18,2 (4,3)	22,1 (2,1)	12,3 (4,3)
	Salinité	37,3 (0,3)	37,4 (0,2)	38,6 (1,2)	38,2 (1,3)
	Oxygène dissous (mg.l ⁻¹)	> 6	> 6	8,1 (0,6)	> 6
	Chlorophylle <i>a</i> (µg.l ⁻¹)	-	-	4,3 (2,5)	-
Mauguio	Température (°C)	7,7 (0,6)	18,2 (5,0)	23,6 (1,7)	10,5 (4,5)
	Salinité	21,6 (1,8)	20,2 (3,6)	20,0 (2,2)	20,7 (1,9)
	Oxygène dissous (mg.l ⁻¹)	> 6	> 6	6,9 (0,8)	-
	Chlorophylle <i>a</i> (µg.l ⁻¹)	-	-	10,3 (9,8)	-
Berre	Température (°C)	10,6 (0,1)	17,2 (4,1)	24,5 (1,5)	12,4 (4,7)
	Salinité	32,3 (0,1)	27,4 (0,7)	28,6 (2,2)	29,4 (2,9)
	Oxygène dissous (mg.l ⁻¹)	7,5 (0,8)	8,3 (2,9)	3,4 (2,1)	6,8 (2,1)
	Chlorophylle <i>a</i> (µg.l ⁻¹)*	3,7 (2,4)	7,1 (2,2)	14,6 (9,4)	22,9 (8,0)
2004					
Thau	Température (°C)	7,6 (1,3)	10,4 (3,9)	23,6 (1,1)	15,1 (3,9)
	Salinité	31,5 (0,9)	31,9 (0,6)	35,0 (1,8)	36,3 (0,4)
	Oxygène dissous (mg.l ⁻¹)	-	-	9,1 (1,0)	-
	Chlorophylle <i>a</i> (µg.l ⁻¹)	3,0 (2,8)	1,6 (0,5)	6,0 (4,7)	1,9 (1,7)
Mauguio	Température (°C)	-	-	25,0 (2,6)	10,5 (4,5)
	Salinité	-	-	21,4 (3,5)	20,7 (1,9)
	Oxygène dissous (mg.l ⁻¹)	-	-	10,1 (1,6)	-
	Chlorophylle <i>a</i> (µg.l ⁻¹)	-	-	300,8 (238,5)	54,4 (25,4)
2003					
Thau	Température (°C)	8,2 (2,8)	18,1 (4,5)	27,5 (0,8)	15,1 (3,4)
	Salinité	31,2 (0,5)	32,4 (0,9)	36,4 (1,1)	35,6 (2,2)
	Oxygène dissous (mg.l ⁻¹)	-	-	7,6 (1,1)	-
	Chlorophylle <i>a</i> (µg.l ⁻¹)	5,0 (4,3)	2,0 (0,7)	5,1 (2,3)	3,3 (2,3)

En 2008 les lagunes ont présenté des salinités variables (Tableau 4.4). Les taux de croissance supérieurs des otolithes des soles de Mauguio au printemps et en été par rapport à ceux des autres lagunes pourraient être liés à la salinité plus faible de cette lagune (20,2 – 20,0). La similarité des taux de croissance des otolithes des soles de Thau et de celles capturées à proximité du Rhône pourrait donc être due à une salinité plus élevée à la fois à Thau (37,3 – 38,6) et des eaux de fonds à proximité du Rhône. *A contrario*, les taux de croissance supérieurs des otolithes des soles de Berre en automne ne semblent pas être directement explicables par les données moyennes de température et de salinité données dans

le tableau 4.4. En effet, les taux de croissance ont été forts en septembre et octobre 2008, période durant laquelle la lagune a présenté des températures encore élevées (23,4 et 17,8°C respectivement). En outre, durant cette période la lagune a présenté des salinités relativement faibles ($29,4 \pm 2,9$) se rapprochant de la gamme de salinité optimale à la croissance de soles. Cette salinité est probablement due aux apports en eau douce par les précipitations à la fin d'été et au début de l'automne sur le bassin versant des tributaires à la lagune, 36 et 85 mm de précipitations ayant été observés à Marignane lors des mois de septembre et d'octobre (http://climat.meteofrance.com/chgt_climat2/climat_france/).

D'autres facteurs environnementaux tels que la disponibilité en nourriture et les teneurs en oxygène dissous de l'eau pourraient jouer sur la croissance des poissons plats (Bejda et al. 1992). En effet, la croissance est réduite en présence de faibles teneurs en oxygène dissous. Les lagunes côtières sont souvent soumises à des crises anoxiques (IFREMER 2009a). En 2008, les lagunes de Thau et Mauguio n'en ont pas connu (Tableau 4.4, IFREMER 2009a), alors que celles de Canet et Berre ont connu une crise anoxique importante. Contrairement aux soles de Canet qui n'ont pas été influencées par l'anoxie estivale en raison de leur capture au printemps, les soles de Berre capturées en automne y ont été soumises. Cependant, les taux de croissance des otolithes n'ont pas été réduits par cette crise estivale. La lagune de Berre présente une augmentation de la production primaire au cours de l'année avec des teneurs en chlorophylle *a* faibles en hiver ($3,7 \mu\text{g.l}^{-1}$) et fortes en été et en automne ($14,6 - 22,9 \mu\text{g.l}^{-1}$, Tableau 4.4). A Mauguio, la matière organique particulaire (MOP) du sédiment est à la base du réseau trophique aboutissant à la sole (Dierking et al. 2011), comme cela avait été montré chez d'autres téléostéens par Vizzini et al. (2005) dans cette lagune. La MOP du sédiment est un mélange complexe issu de différentes sources (Peterson et al. 1985). Les faibles différences entre les signatures en isotopes stables du carbone et de l'azote de la MOP du sédiment avec celles des macrophytes du genre *Chaetomorpha* suggèrent que ces macrophytes peuvent être une des sources de MOP dans cette lagune (Dierking et al. 2011). Dans cette même étude, la similarité entre les signatures isotopiques de la MOP du sédiment et celles de la MOP de l'eau suggère une contribution de cette dernière à la signature du sédiment. Or, la signature isotopique de la MOP de l'eau de la lagune semble être guidée par celle du phytoplancton. Cette contribution de la production phytoplanctonique au réseau trophique des soles *via* la MOP du sédiment dans la lagune de Mauguio pourrait également être retrouvée dans d'autres lagunes fortement productives comme Berre ($79 - 115 \text{ tCa}^{-1}$ en 2005-2006, Gouze 2008). L'absence de diminution du taux

de croissance des otolithes pourrait s'expliquer par une compensation de l'anoxie estivale par une plus grande quantité de proies à cette période. La forte augmentation du taux de croissance observée à l'automne résulterait d'un retour à des conditions plus favorables d'oxygène dissous, de température et de salinité couplée à une forte production primaire.

- *Variabilité temporelle des TCJ*

Les taux de croissance des otolithes des soles dans les lagunes ont été supérieurs en 2008 par rapport à 2004 (et à 2003 pour celles de Thau) quelle que soit la saison (hormis le printemps à Mauguio). Peu de données sont disponibles sur les paramètres des lagunes en 2004 (Tableau 4.4). Même si les différences sont faibles entre les années, les plus forts taux de croissance observés en 2008 suggèrent l'existence de conditions plus favorables dans les lagunes cette année là. Les TCJ plus faibles en été 2004 pour les soles de Mauguio peuvent être liés à la température des eaux qui, avec 25°C, sont dans la partie maximale des conditions de croissance optimales des soles. Les fortes différences observées dans les TCJ des soles de Thau en été 2003 ont probablement les mêmes causes. En effet, l'été 2003 a été marqué par une canicule qui a abouti à des températures moyennes des eaux bien supérieures à celles des autres étés ($27,5 \pm 0,8^\circ\text{C}$, Tableau 4.4). Ces températures sont supérieures aux conditions optimales pour la croissance des soles (Imsland et al. 2003) et induisent une diminution de leur taux de croissance (Howell 1997).

- *Comparaisons avec d'autres nourriceries*

La croissance journalières des otolithes a été étudiées chez de nombreuses espèces afin d'estimer le taux de croissance des téléostéens (Campana & Neilson 1985). Chez les « poissons » plats, elle a été étudiée chez la sole commune, *Solea solea* (Gilliers et al. 2004, Gilliers et al. 2006a, Vinagre et al. 2008b), chez le flet *Platichthys flesus* par exemple (Amara et al. 2009). Ces études se sont consacrées uniquement à la croissance récente des espèces dans les nourriceries (10 derniers jours de vie). Les taux de croissance observés sont compris entre 4,5 et 6,2 μm selon les nourriceries chez le flet (Amara et al. 2009), de 5 à 6,5 μm chez la limande et de 8-10 μm chez la plie (Gilliers et al. 2004). Chez les soles, les données de la croissance récente de la côte Atlantique et de la Manche sont comprises entre 6,0 et 8,5 μm (Gilliers et al. 2004, 2006a) pour des soles capturées en septembre. Les taux de croissance des soles des côtes portugaises ne peuvent être comparées car elles ont été mesurées sur le *lapillus* (Vinagre et al. 2008b). Dans notre étude, les taux de croissance varient au cours de l'année et peuvent atteindre des taux similaires à ceux observés sur la côte Atlantique et de Manche

françaises. En effet, les taux de croissance moyens des 10 derniers jours de vie des soles des nourriceries de Méditerranée ont été en septembre compris entre 4,2 et 6,8 μm selon les nourriceries. Les études menées sur les nourriceries de soles en Atlantique ont montré de plus faibles taux de croissance récente (6,2 à 7,5 μm) en présence de perturbations anthropiques et notamment de métaux lourds (Gilliers et al. 2004, 2006a, 2006b), des résultats similaires (4,5 μm) ont été observés chez le flet (Amara et al. 2009). L'ensemble de ces résultats suggère que les soles de Méditerranée ont des taux de croissance similaires à ceux des soles des zones perturbées de la côte Atlantique. Toutefois, les soles de Méditerranée ont également présenté des longueurs totales plus élevées (166 - 239 mm en lagune et 140 - 177 mm au Rhône) que celles d'Atlantique (60 - 170 mm). Il est donc difficile de conclure sur une qualité d'habitat en relation avec ces données de croissance et de taille des individus car de nombreux autres facteurs peuvent jouer sur la qualité de l'habitat et induire des taux de croissance différents.

4.4.2. Isotopie

Le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes est lié principalement au $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous (CID) des eaux et pour une plus faible part au carbone métabolique provenant de l'alimentation (Solomon et al. 2006). Le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes est lié à la température et à la salinité des masses d'eau (Panfili et al. 2002). Ces deux isotopes stables ont été utilisés par divers auteurs pour caractériser et différencier les populations (Edmonds & Fletcher 1997, Rooker et al. 2008a, b), mais également d'individus migrants au sein de populations (Blamart et al. 2002, Dufour et al. 2005, 2008). Les soles capturées dans les nourriceries ont montré des différences marquées dans les ratios en isotopes stables du carbone et de l'oxygène. En effet, les soles de Mauguio ont présenté un $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes inférieur à celui des soles de Berre, du Rhône et de Thau (Mauguio < Berre = Rhône < Thau).

Or, le $\delta^{13}\text{C}$ du CID des eaux influencées par les apports terrestres est plus faible que celui des eaux marines (Vizzini et al. 2005) qui est de 0-2‰ (Aucour et al. 2003). Les valeurs plus élevées de $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles de Thau suggèrent que cette lagune est moins influencée par les apports terrigènes que celles de Berre et de Mauguio. En effet, Thau est la lagune qui présente la salinité la plus élevée entre 37,3 et 39,9 en raison d'échanges importants avec le milieu marin et des apports en eau douce réduits en 2008 (IFREMER

2009a). Le $\delta^{13}\text{C}$ du CID des eaux de la lagune de Thau est donc plus sous l'influence d'eau marine que celui des autres lagunes. En effet, les lagunes de Mauguio et de Berre présentent une salinité plus faible (entre 20,0 – 21,6 et 27,4 – 32,3 respectivement) en raison d'échanges avec la mer moins importants et/ou d'apports en eau douce par les tributaires plus élevés. La lagune de Mauguio a présenté en 2008 une diminution de la salinité entre l'hiver ($21,6 \pm 1,8$) et l'été ($20,0 \pm 2,2$) en raison de pluies importantes sur le bassin versant augmentant les apports d'eau douce (IFREMER 2009a). En effet, les précipitations printanières sur l'agglomération de Montpellier ont été élevées, atteignant 201 mm (http://climat.meteofrance.com/chgt_climat2/climat_france). La salinité de l'étang de Berre est sous le contrôle des apports d'eau douce par les tributaires naturels mais surtout par les apports d'eau douce de la Durance rejetés par l'usine hydroélectrique de Saint-Chamas. Depuis 2006, ce volume d'eau douce est fixé à $1,2 \text{ Mm}^3$ par an soit 1,3 fois le volume de la lagune (Gouze 2008). Les lagunes de Mauguio et de Berre sont donc soumises à des apports d'eau d'origine continentale plus importants que celles de Thau aboutissant probablement à des signatures inférieures du $\delta^{13}\text{C}$ du DIC. Comme les otolithes des soles des lagunes de Mauguio et Berre, les otolithes des soles du Rhône ont présenté un $\delta^{13}\text{C}$ faible, caractéristique d'une influence d'importants apports continentaux. Le faible $\delta^{13}\text{C}$ du DIC des eaux du Rhône (-10 à -9‰, Aucour et al. 2003) explique les faibles valeurs observées pour le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes. Les $\delta^{13}\text{C}$ de ces otolithes est supérieur à celui des eaux du Rhône probablement en raison du mélange entre les sources de carbone inorganique dissous. En effet, les soles ne sont pas directement et uniquement soumises aux eaux du Rhône, mais elles vivent dans une zone de mélange entre les eaux d'origine continentale apportées par le fleuve et les eaux marines.

Les différences entre les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes entre les sites peuvent également provenir de la part du carbone issu du métabolisme et donc de l'alimentation (Thorrold et al. 1997, Høie et al. 2004b, Solomon et al. 2006). Les études menées sur le $\delta^{13}\text{C}$ des muscles des soles issues des nourriceries côtières et/ou des lagunes (Dierking et al. 2011), ou du Rhône (Darnaude 2003, 2005), ont montré l'influence des sources de matière organique sur le réseau trophique des soles. Les muscles des soles côtières présentent des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ ($\approx -17,9\text{‰}$) supérieures à celles de Mauguio ($\approx -19,1\text{‰}$) et du Rhône ($\approx -20,0\text{‰}$). Les signatures plus faibles des soles de ces deux derniers sites résultent d'un réseau trophique plus influencé par des sources de MOP d'origine terrestre. De plus, une contribution par sédimentation du phytoplancton lagunaire, qui présente un $\delta^{13}\text{C}$ entre -22,2 et -20,3‰

(Gearing et al. 1984), à la signature en $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP de Mauguio n'est pas à exclure (Carlier et al. 2009, Dierking et al. 2011). Les valeurs élevées en $\delta^{13}\text{C}$ des soles de la lagune de Thau pourraient être dues à une sédimentation du phytoplancton plus faible en raison d'une consommation par les espèces exploitées en conchyliculture (moules et huîtres) sur la lagune. La consommation du phytoplancton par ces mollusques bivalves peut faire diminuer de 10 à 15% les concentrations en phytoplancton dans ces zones (Plus et al. 2003). Cette contribution plus faible du phytoplancton associée à une plus grande diversité de macrophytes, pourraient influencer la signature de la MOP du sédiment et donc celle des proies des soles. En effet, la lagune de Thau présente une très grande diversité spécifique de macrophytes (179 espèces répertoriées), contre seulement une dizaine pour l'étang de Berre ou une trentaine pour celui de Mauguio (Boudouresque et al. 2011). L'étude du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP de la lagune de Salses-Leucate (Carlier et al. 2009) a révélé des valeurs plus élevées ($\approx -18,8\text{‰}$) que celle observées par Dierking et al. (2011) dans la lagune de Mauguio ($\approx -23,9\text{‰}$). Ces plus fortes signatures de la base du réseau trophique des soles ont induit des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des muscles des soles plus fortes à Salses-Leucate ($-13,6\text{‰}$) qu'à Mauguio ($-19,1\text{‰}$). Un schéma similaire avec une ligne de base du réseau trophique des soles plus élevée dans la lagune de Thau pourrait induire des signatures des proies des soles supérieures et donc un apport en carbone métabolique à l'otolithe ayant une signature plus élevée.

Le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes des soles diffère entre les lagunes avec des valeurs minimales pour les soles de Berre et maximales pour celles du Rhône (Berre < Mauguio < Thau < Rhône). La dimension du spot d'analyse (150 μm) permet une intégration du signal sur 30 jours environ (en se basant sur un taux de croissance journalier moyen de l'otolithe d'environ 5 $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$). Le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes est lié à la fois à la température et à la salinité des eaux (Gao et al. 2001b, Panfili et al. 2002, Tanner et al. 2011). Lorsque la salinité est constante une augmentation du $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes est liée à une diminution de la température, tandis qu'à température constante une diminution du $\delta^{18}\text{O}$ est associée à une diminution de la salinité (comm. pers. Dominique Blamart). Les variations des rapports isotopiques de l'oxygène sont donc liées aux conditions physico-chimiques des lagunes durant une période d'environ un mois précédant leur capture. Toutes les soles ont été capturées en automne. Les caractéristiques des lagunes, estimées *via* les otolithes, sont donc celles allant de la fin de l'été au début de l'automne. Or à cette période, les lagunes présentent des températures relativement élevées (Tableau 4.4). Les différences observées semblent donc correspondre aux différences de salinité entre les lagunes. Les fortes valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ mesurées

sur les otolithes des soles de Thau en 2008 sont caractéristiques de salinités élevées (≈ 38 d'après les équations de calcul de température, *cf.* chapitre 5 pour les détails des équations, Blamart et al. 2002), celles mesurées dans les otolithes des soles de Mauguio et de Berre à des salinités plus faibles (34 et 32) qui sont cependant supérieures aux salinités moyennes de ces lagunes durant l'été (Tableau 4.4). Ces observations pourraient ainsi suggérer que les soles ont fréquenté des zones à salinité supérieure dans les lagunes donc potentiellement plus proches des graus. Les valeurs élevées de $\delta^{18}\text{O}$ mesurées dans les otolithes des soles du Rhône suggèrent que les soles ont fréquenté des masses d'eau ayant une salinité relativement élevées et donc proche de celle du milieu marin (≈ 37).

Les liens qui unissent les signatures isotopiques du carbone et de l'oxygène mesurées dans les otolithes et les conditions du milieu (température et salinité) ont été établis (mais pas quantifié, Thorrold et al. 1997, Gao et al. 2001b, Panfili et al. 2002, Høie et al. 2004b, Solomon et al. 2006). Des variations interannuelles de ces ratios ont souvent été observées (Begg & Weidman 2001, Rooker et al. 2010) et constituent généralement plus la règle que l'exception. La comparaison interannuelle des signatures isotopiques des otolithes des soles dans les lagunes de Thau et Mauguio n'a pas montré de différence significative pour le $\delta^{13}\text{C}$ suggérant ainsi une relative homogénéité des apports en carbone inorganique dissous dans les eaux des lagunes et des apports de carbone métabolique par l'alimentation sur les années étudiées. *A contrario*, des différences dans les signatures en $\delta^{18}\text{O}$ ont été observées. Le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes étant lié à la température et la salinité des masses d'eau, ceci suggère que les conditions thermique et/ou hyaline des lagunes n'ont pas été semblables d'une année à l'autre. En effet, les conditions de température sont très variables en fonction des saisons et des années (Tableau 4.4) avec des écarts de température de $5,4^\circ\text{C}$ et de $3,6$ pour la salinité en fonction des étés.

Les différences entre les lagunes observées à l'échelle annuelle dans les signatures en isotopes stables du carbone et de l'oxygène peuvent donc constituer un bon marqueur de site. En effet, l'absence de variations interannuelles de $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles au sein des nourriceries, couplée aux variations de $\delta^{18}\text{O}$, représente un marqueur temporel du passage des soles dans les lagunes. L'ensemble de ces résultats confirme le potentiel de tels marqueurs pour retracer l'histoire de vie migratrice des soles adultes capturées dans le golfe du Lion.

4.4.3. Microanalyse chimique

Les rapports élémentaires ont été utilisés dans de nombreuses études pour identifier des populations mais également les nourriceries d'origine des individus (de Pontual et al. 2000, Gillanders & Kingsford 2000, Rooker et al. 2003, Hamer et al. 2006, Vasconcelos et al. 2007, 2008). En effet, de nombreux éléments chimiques fixés dans les otolithes présentent des relations avec les caractéristiques de l'environnement (Campana 1999). Parmi eux, les rapports Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) sont très utilisés dans l'identification des migrations des espèces (Campana et al. 1999, Elsdon & Gillanders 2006, Halden & Friedrich 2008, Tabouret et al. 2010). Le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes est lié au Sr/Ca des eaux et donc indirectement à la salinité. Le Sr/Ca est plus fort dans les eaux marines que dans les eaux saumâtres ou dulçaquicoles (de Pontual & Geffen 2002). Ce rapport peut également montrer des augmentations avec la température des eaux (Martin et al. 2004). Le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) est lié aux concentrations trouvées dans le milieu. Il peut être d'origine terrestre naturelle par érosion du substrat, anthropique par pollution (essentiellement industries du papier, du verre, du plastique, etc. Salminen et al. 2005) et par l'agriculture (insecticides : Salminen et al. 2005), et/ou dû à la remobilisation du sédiment (Hamer et al. 2006). L'étude du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) a notamment permis de montrer l'utilisation de la baie de Port Philip (Australie) comme nourricerie chez *Pagrus auratus* (Hamer et al. 2006).

Les profils chimiques en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles ont montré de fortes différences entre les lagunes en 2008. Toutefois, l'interprétation des profils chimiques est complexe en raison (i) des différences entre les estimations des dates de ponte des soles et (ii) des différences spatiales et temporelles de taux de croissance des otolithes. Pour pallier ce problème, une estimation temporelle a été effectuée en se basant sur les taux de croissance journaliers moyens des otolithes par saison, et ont été replacé en fonction des dates de pontes des soles. Les profils de Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Thau ont montré une forte augmentation du taux de Sr/Ca ($\times 10^3$) dès le début du printemps puis une diminution en été (Figure 4.25) alors que les soles capturées dans les deux autres lagunes et au Rhône ont présenté des taux de Sr/Ca ($\times 10^3$) nettement plus faibles au printemps et une légère augmentation de ce taux en été.

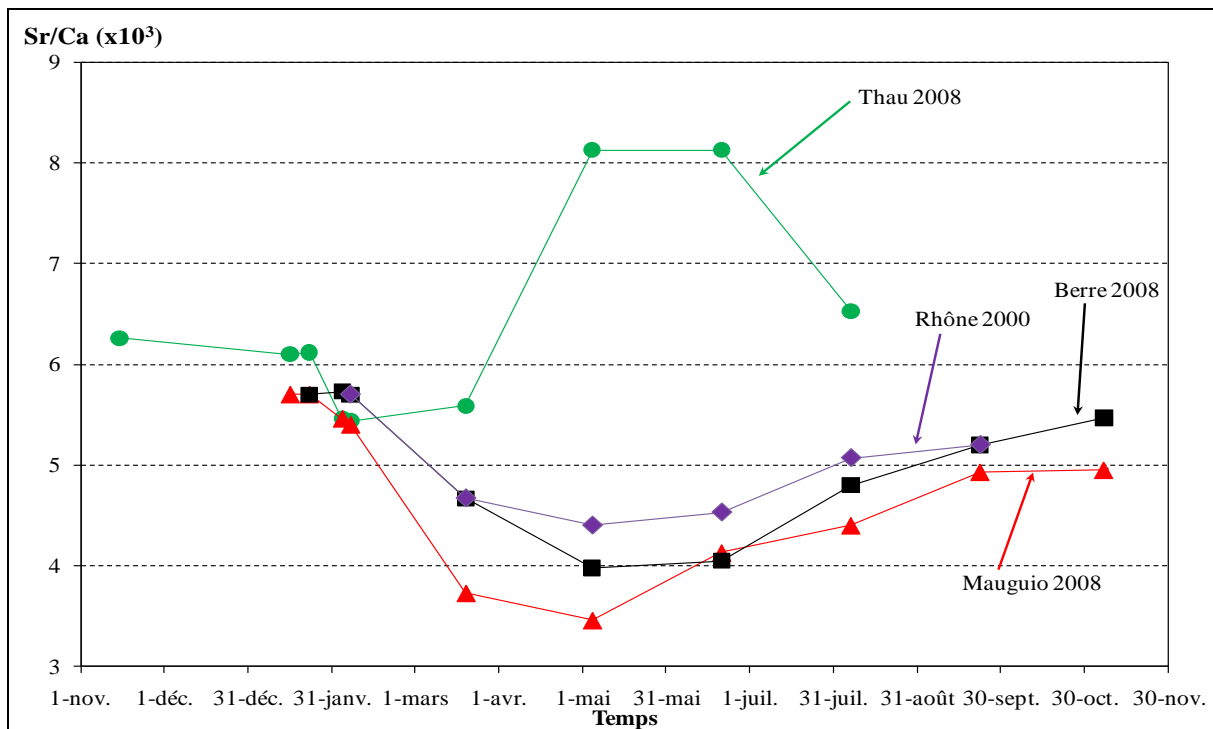


Figure 4.25 : Variations du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles des nurseries capturées en 2008 et dans les faibles profondeurs à proximité du Rhône en 2000. Les figurés correspondent aux rapports de Sr/Ca ($\times 10^3$) à la naissance estimée des soles ainsi qu'à chaque demi-saison.

La lagune de Thau a présenté des valeurs de salinité très élevées en 2008, 37 dès le mois de mars, et elle a dépassé 38 dès le début de l'été (IFREMER 2009a, Tableau 4.4). Ces salinités élevées des eaux de la lagune résultent d'une diminution des précipitations durant l'automne 2007 et l'hiver 2008. En effet, le cumul des pluies de ces deux saisons n'a contribué qu'à moins de 50% du cumul des pluies de cette année contre environ 75% lors des années normales (IFREMER 2009a). Des précipitations au printemps ainsi qu'au début de l'été ont permis de maintenir la salinité à des seuils inférieurs à 40 (IFREMER 2009a). Le rapport Sr/Ca des soles de la lagune de Mauguio a diminué jusqu'au milieu du printemps avant de ré-augmenter durant l'été et l'automne. La lagune de Mauguio a présenté une diminution de la salinité au printemps avant de ré-augmenter légèrement en été (IFREMER 2009a). Le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes suit donc les variations de la salinité de la lagune. De plus, le rapport peut présenter une relation significative avec l'élévation de la température (Martin et al. 2004). L'élévation du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) observée peut donc être également liée à l'augmentation de la température des eaux des lagunes de l'hiver vers l'été. Les profils des rapports Sr/Ca ($\times 10^3$) des soles de Berre et du Rhône 2000 ont été similaires avec une diminution du rapport jusqu'au milieu du printemps et une augmentation progressive en été et en automne. La salinité des eaux de ces deux sites est fortement dépendante des apports du fleuve pour le Rhône et de la station hydroélectrique de Saint-Chamas pour l'étang

de Berre. La salinité de l'étang de Berre a relativement peu varié entre les saisons (Tableau 4.4), il est donc probable que la hausse du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) soit liée à l'augmentation de la température des eaux. Cette même hypothèse peut être formulée pour les soles du Rhône. La diminution du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) observée chez toutes les soles en fin d'hiver et/ou au début du printemps suggère que les soles ont fréquenté des zones à salinité plus faible et cette diminution pourrait donc être le témoin de l'entrée des soles dans les nourriceries.

Les profils de Sr/Ca ($\times 10^3$) des soles des lagunes ont montré de fortes différences entre les années de prélèvement. Ces différences pourraient à nouveau être mises en relation avec les températures et les salinités des lagunes. En effet, les soles de Thau et de Mauguio ont montré une augmentation du rapport du printemps vers l'été quelle que soit l'année de prélèvement (Figure 4.26 A, B). Toutefois, l'amplitude et la chronologie de l'augmentation diffèrent. Les soles de Thau ont montré des rapports beaucoup plus élevés en 2008 probablement en raison de la salinité supérieure (37,3 – 38,6) par rapport aux autres années (31,2 – 36,4 ; Tableau 4.4). Une augmentation du rapport a été observée pour les soles capturées en 2003 dès le milieu du printemps probablement en relation avec l'augmentation de la température des eaux due à l'épisode de canicule de l'été 2003 (Tableau 4.4). Les profils de Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles capturées en 2004 dans les deux lagunes semblent similaires avec une augmentation du rapport d'environ 2. Ceci suggère que les conditions physico-chimiques dans lesquelles les soles ont vécu étaient voisines dans les deux lagunes cette année là.

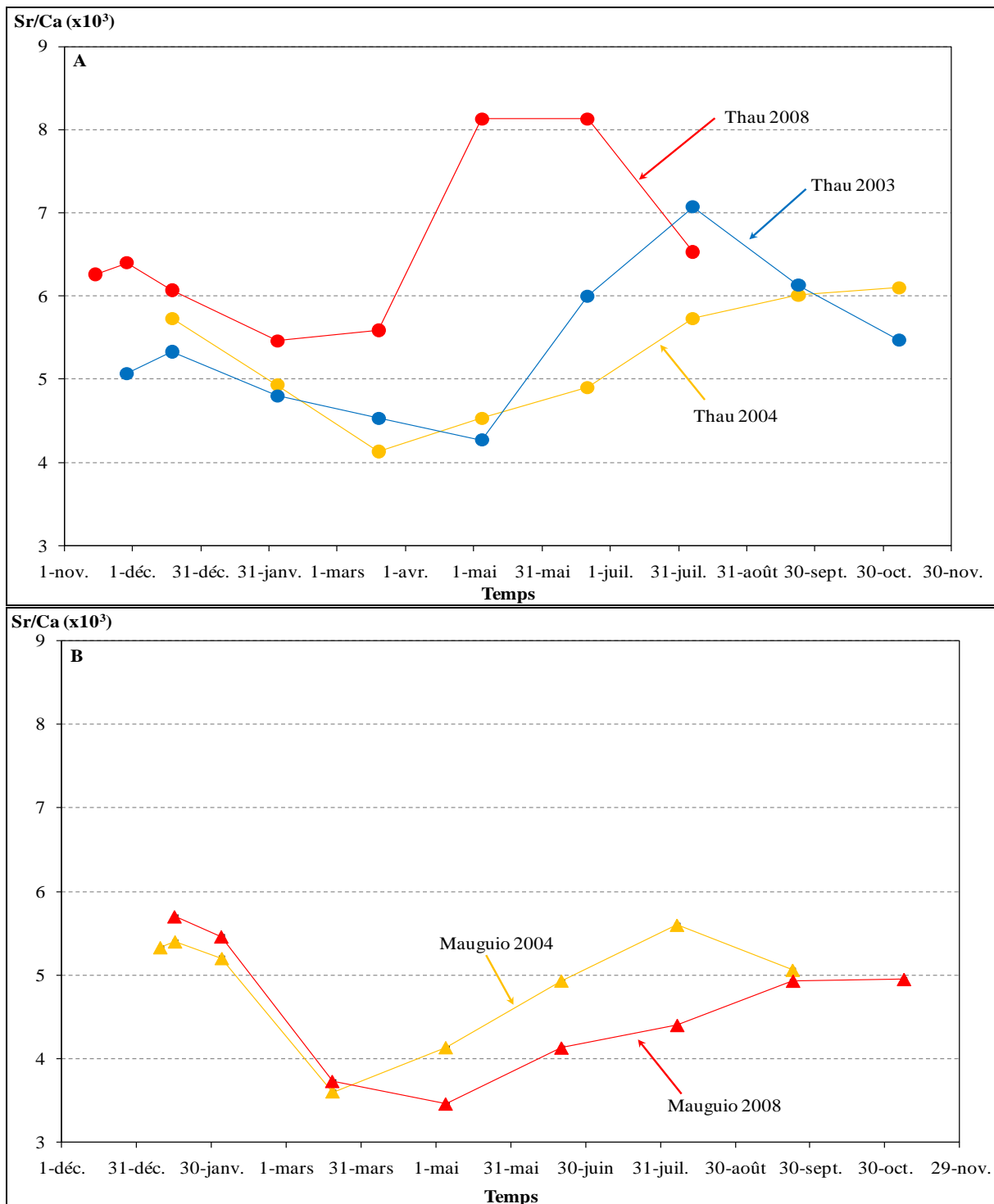


Figure 4.26 : Variations du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles de Thau (2008, 2004 et 2003) et de Mauguio (2008 et 2004). Les figurés correspondent aux rapports de Sr/Ca ($\times 10^3$) à la naissance estimée des soles ainsi qu'à chaque demi-saison.

Les rapports de Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes ont également présenté des profils variables en fonction des lagunes. Cependant, les variations interannuelles ont été plus réduites (Figure 4.27 à titre d'exemple). En effet, le baryum est principalement lié aux apports par lessivage des sols du bassin versant des lagunes. Hormis au printemps où les précipitations

peuvent induire un apport par les tributaires, les soles vivent dans les lagunes à des périodes d'étiage des fleuves côtiers (notamment en été).

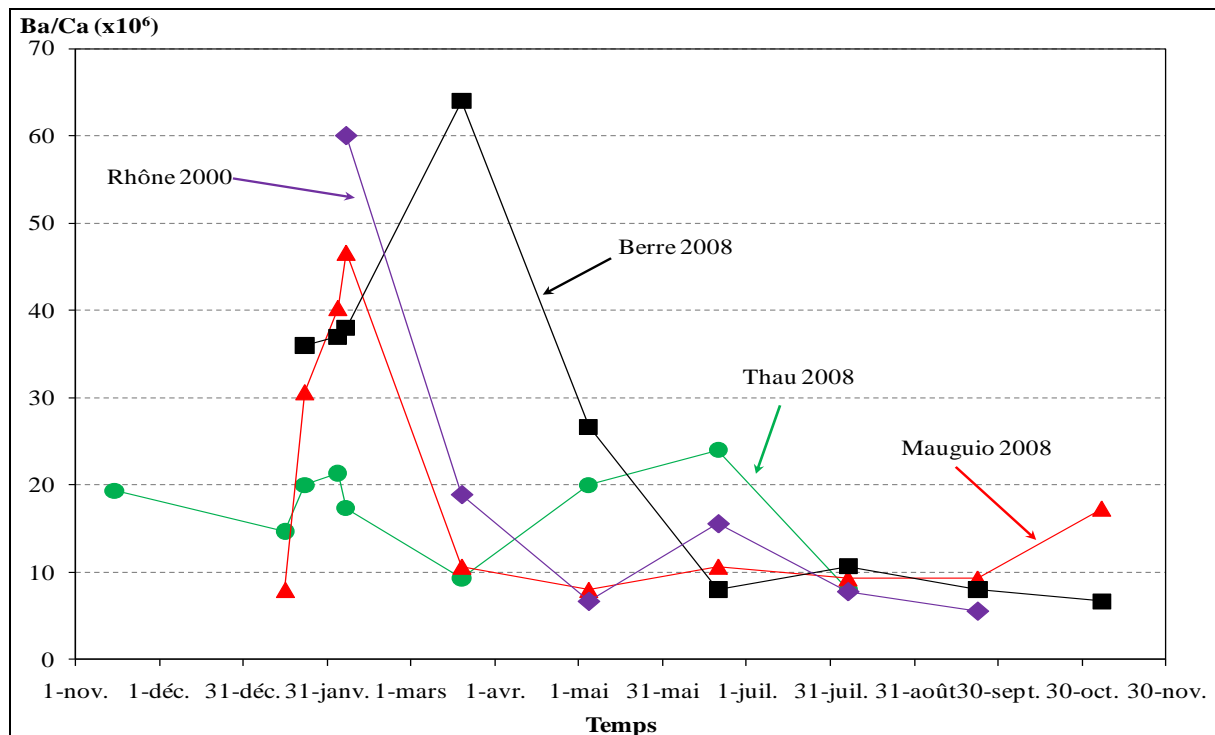


Figure 4.27 : Variations du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles des lagunes de Thau, Mauguio et Berre en 2008 ainsi que de celles du Rhône en 2000. Les figurés correspondent aux rapports de Ba/Ca ($\times 10^6$) à la naissance estimée des soles ainsi qu'à chaque demi-saison.

Les fortes valeurs observées des rapports dans les premiers temps de vie ont été discutées dans le chapitre précédent et ont été mises en relation avec les apports d'origine terrigène du Rhône pendant la phase de vie pélagique marine des larves (*cf.* chapitre 3). Toutefois, l'augmentation du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles de Thau durant l'hiver 2008 pourrait révéler que les soles ont été en présence d'eau à plus forte influence terrestre et serait donc peut être un marqueur de l'entrée en lagune. Une fois dans les nourriceries, les rapports ont été faibles hormis à Thau au printemps et en été 2008, sans doute en raison de pluies durant ces périodes (IFREMER 2009a). Les pluies sur le bassin versant de la lagune de Thau véhiculent de la MOP vers la lagune. Or, le bassin versant de Thau est essentiellement agricole avec une viticulture développée. Les traitements chimiques contre les nuisibles et notamment les insecticides sont susceptibles de contenir du baryum (Salminen et al. 2005). De plus, la plaine d'inondation du bassin de Thau est chargée en cet élément (Salminen et al. 2005). La présence de pluie couplée à l'agriculture ainsi qu'à un bassin versant contenant du baryum pourrait être à l'origine de l'augmentation observée chez les soles de cette lagune.

- Lien entre les caractéristiques des lagunes et les traceurs chimiques et isotopiques

Les lagunes de Thau, Mauguio et Berre en 2008 n'ont pas montré de différence de salinité au cours des saisons, par contre des différences de températures ont été observées (Figure 4.28, Tableau 4.4). La température a été plus élevée en été qu'au printemps et en automne avec des variations similaires dans les trois lagunes. De plus, la salinité a été plus importante à Thau qu'à Berre et Mauguio. En outre, les signatures chimiques et isotopiques des otolithes des soles des lagunes ont montré la même organisation que les facteurs de l'environnement (Figure 4.28). Le $\delta^{13}\text{C}$ et le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) ont été plus élevés à Thau qu'à Berre et Mauguio, alors que le $\delta^{18}\text{O}$ a été plus élevé à Thau qu'à Mauguio et Berre. Ces résultats semblent confirmer l'existence d'un lien indirect entre la salinité et le rapport Sr/Ca ainsi qu'avec le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes, et que les liens entre le $\delta^{18}\text{O}$ et les facteurs de l'environnement sont plus complexes car dépendant à la fois de la salinité et de la température. Les variations spatiales du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes et du Sr/Ca semblent donc être la résultante des différences de salinité dans les lagunes. Ces traceurs chimiques et isotopiques (Sr/Ca et $\delta^{13}\text{C}$) semblent donc être de bons marqueurs des passages lagunaires en raison des fortes différences observées, alors que les $\delta^{18}\text{O}$ plus influencés par les variations thermiques, et donc saisonnières, semblent plus complexes et moins robustes.

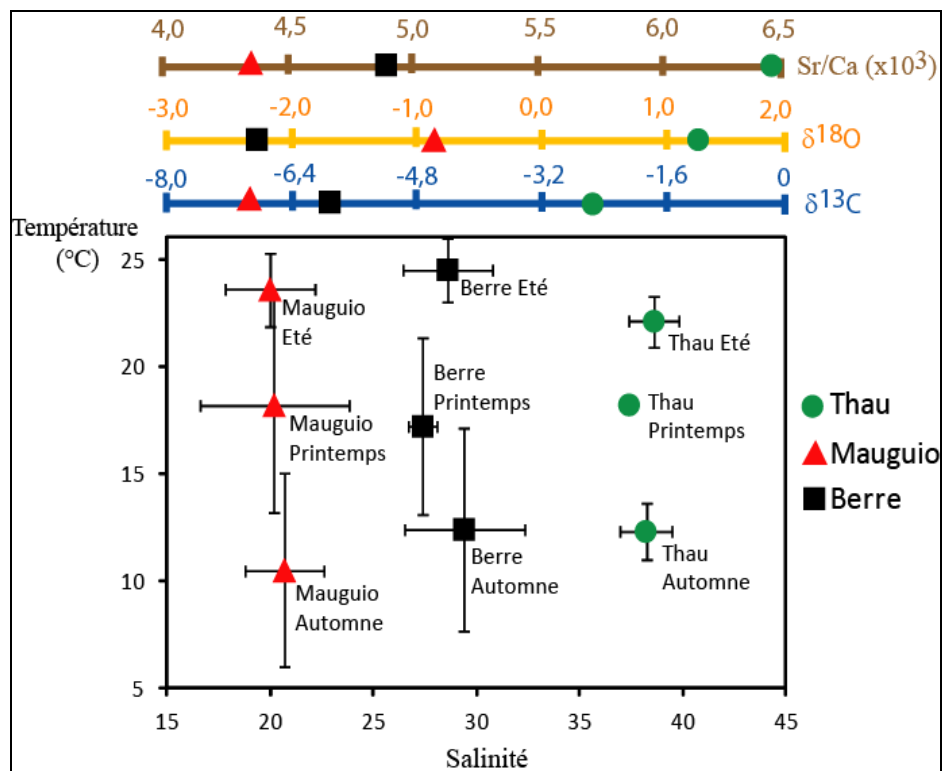


Figure 4.28 : Schéma de la salinité et la température saisonnière des lagunes de Thau, Mauguio et Berre en 2008 en relation avec le $\delta^{13}\text{C}$, le $\delta^{18}\text{O}$ et le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes.

4.4.3. Variabilité de forme

Bien que spécifique (L'Abée-Lund 1988), la forme des otolithes a également permis la discrimination de populations ayant fréquenté des milieux différents (Campana & Casselman 1993, Tracey et al. 2006, Mérigot et al. 2007, Morat et al. 2008b). En effet, la forme des otolithes est à la fois sous contrôle génétique et sous contrôle environnemental (Vignon & Morat 2010). Comme dans l'étude de Mérigot et al. (2007), la forme des otolithes des soles des nourriceries a permis la discrimination de différentes populations. De nombreux auteurs ont montré l'influence des facteurs environnementaux sur la forme des otolithes (Reddin et al. 1988, Campana & Casselman 1993, Friendland & Reddin 1994). Les facteurs abiotiques ont été décrits comme pouvant induire des différences de forme sur les otolithes (Hoff & Fuiman 1993, Gonzalez-Salas & Lenfant 2007), mais la forme des otolithes peut aussi varier avec les taux de croissance et les ressources disponibles. Or les soles capturées dans les lagunes ainsi qu'à proximité du Rhône ont présenté des différences dans les taux de croissance de leurs otolithes. D'autres auteurs ont montré que l'alimentation pouvait induire des changements de la forme des otolithes (Gagliano & McCormick 2004). L'alimentation des soles a été étudiée pour les soles capturées à proximité du Rhône (Darnaude et al. 2001, 2004b), mais très peu dans les lagunes. Toutefois, les travaux de Dierking et al. (2011) ont montré que les signatures isotopiques des muscles des soles étaient différentes entre le milieu marin et les lagunes, ces différences ont été mises en relation avec l'utilisation de différentes sources de matière organique au sein du réseau trophique. Ces différences pourraient influencer sur les proies des soles et ainsi sur leur taux de croissance, et donc induire les différences observées dans la forme des otolithes.

Les nourriceries étudiées présentent des caractéristiques physico-chimiques différentes capables de modifier la forme des otolithes. Dans tous les cas, celle-ci semble être dépendante du taux de croissance des otolithes. Cependant, la croissance de l'otolithe est acellulaire car ce dernier est séparé de l'épithélium sacculaire (Campana & Neilson 1985, Campana & Casselman 1993, Campana 1999). La croissance et la minéralisation de l'otolithe sont donc dépendantes de la chimie de l'endolymphe (Borelli et al. 2001, Allemand et al. 2007, Hüsey 2008a, b) et du transport des éléments constitutifs de l'otolithe, comme le carbonate de calcium au travers de l'épithélium sacculaire, ou de la synthèse des protéines dans ce milieu (Mayer-Gostan et al. 1997). L'anhydrase carbonique joue également un rôle important dans le mécanisme de calcification. Cette enzyme est impliquée dans la catalyse du CO_2 en HCO_3^- (Tohse & Mugiya 2001). Elle a été localisée dans les ionocytes du *sacculus* (Mayer-Gostan et

al. 1997, Payan et al. 1997, Tohse & Mugiya 2001) et participerait au mécanisme de transfert du carbone, sous la forme HCO_3^- , vers l'endolymphe. Beier et al. (2006) ont établi un lien entre la calcification et l'activité de cette enzyme, suggérant ainsi que les cellules riches en cette enzyme pouvaient jouer un rôle sur la forme des otolithes (Hüssy 2008a). L'endolymphe est un milieu complexe, hétérogène, formé de concentrations ioniques différentes, de protéines solubles, qui présente des différences de pH de part et d'autre de l'otolithe (Payan et al. 1997), et qui peut être modifié par des stress (Payan et al. 2004). Il semble donc plausible que les différences de conditions physico-chimiques des nourriceries puissent jouer sur l'ensemble de ce système complexe, et induire des différences de forme des otolithes soit directement par des modifications des taux de croissance, ou de concentrations élémentaires et/ou en protéines, soit en jouant sur les systèmes enzymatiques de la cristallisation, par exemple par le biais de la température.

La partie postérieure des otolithes des soles s'est montrée la plus variable. Les mécanismes à la base de la calcification des otolithes sont complexes et peu d'études se sont intéressées à la répartition ainsi qu'au rôle des cellules de l'épithélium sacculaire sur la cristallisation et la croissance des otolithes (Mayer-Gostan et al. 1997, Pisam et al. 1998). Quatre grandes zones ont été mises en évidence. La zone de la macula qui présente des cellules « chevelues » riches en mitochondries et des cellules granulaires qui semblent avoir une fonction sécrétrice. Ces cellules pourraient donc jouer un rôle dans la composition de l'endolymphe et la formation de l'otolithe (Pisam et al. 1998). La seconde zone est la zone des ionocytes en « meshwork » qui sont responsables des échanges ioniques entre le plasma et l'endolymphe (Mayer-Gostan et al. 1997, Pisam et al. 1998). La troisième zone est celle des ionocytes de petite taille dits en « patch ». Ces ionocytes sont impliqués dans la sécrétion du K^+ . L'anhydrase carbonique qui est susceptible d'intervenir dans les mécanismes de calcification a été détectée dans ces deux dernières zones (Mayer-Gostan et al. 1997). La quatrième zone, dite zone intermédiaire, contient des cellules sécrétrices (avec des microvillosités et des granules apicaux) dont le rôle n'a pas encore été élucidé. L'ensemble de ces zones joue un rôle dans le mécanisme complexe de la calcification et nous pouvons penser qu'un agencement différent des cellules, par hypothèse généré par des contraintes physiologiques « environnementalo-dépendantes », pourrait induire des différences dans la forme des otolithes.

4.5. Conclusion sur la vie dans les nourriceries

L'ensemble des résultats obtenus sur la croissance des soles durant leur vie dans les nourriceries a montré de claires différences dans les taux de croissance des otolithes entre les sites, mais également des différences entre les saisons (Tableau 4.5). Les principaux facteurs jouant sur ces taux de croissance sembleraient être la température et la salinité. En effet, en hiver les soles de Thau et de Canet ont présenté des taux de croissance faibles probablement en raison de températures peu favorables à la croissance des soles. Dès le printemps, les taux de croissance des soles de toutes les nourriceries ont augmenté pour être maximums en été où les conditions thermiques et hyalines des lagunes sont les plus favorables à la croissance. En effet, une salinité proche de 20 et des températures entre 20 et 25°C sont les plus favorables à la croissance des soles en raison d'une osmorégulation moins coûteuse en énergie (Imsland et al. 2003). En automne, les taux de croissance des soles de Mauguio se sont maintenus alors que ceux des soles de Berre ont continué à augmenter probablement en relation avec des températures et des salinités favorables liées à une forte productivité de la lagune. La croissance supérieure des otolithes des soles capturées dans la lagune de Mauguio a également été observée pour l'année 2004. L'étude multi-annuelle des taux de croissance des soles a révélé une croissance plus forte des otolithes en 2008 par rapport à 2004 (et 2003 pour Thau) pour toutes les saisons hormis pour les soles de Mauguio au printemps. Ces résultats suggèrent donc que les conditions ont été plus favorables à la croissance des soles en 2008 dans tous les sites. En effet, les soles capturées en 2003 et 2004 dans les nourriceries ont connu des conditions extrêmes de température (27,5°C à Thau en 2003 et 25°C à Mauguio en 2004 défavorables à leur croissance). L'ensemble de ces résultats montre que la croissance des soles est plus forte dans la lagune de Mauguio du printemps jusqu'à la fin de l'été, et que la croissance est supérieure en automne dans la lagune de Berre. Dans tous les cas, les milieux présentant les meilleurs taux de croissance sont ceux qui présentent des salinités proches de 20, avec des températures comprises entre 20 et 25°C associées à une forte productivité.

Les rapports isotopiques du carbone et de l'oxygène des otolithes ont également montré des différences entre les sites (Tableau 4.5). Les signatures en isotopes stables du carbone ont été plus élevées pour les otolithes des soles de Thau que pour celles de Berre et du Rhône, tandis que celles de Mauguio ont été les plus faibles. Les faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles de Mauguio, Berre et du Rhône semblent résulter d'une forte influence des apports du milieu terrestre qui présentent un $\delta^{13}\text{C}$ plus faible. Les plus fortes valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles de Thau semblent liées à une origine plus marine du carbone

inorganique dissous, d'une part, et à un réseau trophique basé sur la matière organique particulaire ayant une signature plus élevée, d'autre part. Les différences de $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes semblent liées à des conditions thermiques et hyalines différentes entre les nourriceries. Les fortes valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes mesurées pour les soles de Thau et du Rhône suggèrent que ces soles ont été soumises à des salinités supérieures à celles des deux autres lagunes. L'absence de variabilité interannuelle du $\delta^{13}\text{C}$ suggère une homogénéité des sources de carbone (CID et MOP) dans les lagunes au cours du temps. L'ensemble de ces résultats confirme le potentiel de tels marqueurs pour retracer les histoires de vie migratrice des soles adultes capturées dans le golfe du Lion.

Le dosage des éléments traces dans les otolithes a confirmé les deux résultats précédents (Tableau 4.5). En effet, le rapport Sr/Ca qui est indirectement dépendant de la salinité a montré des valeurs supérieures chez les soles de Thau par rapport à celles des autres lagunes. De plus, il a montré une forte augmentation dès le printemps en 2003 et 2008, en lien avec l'augmentation de la salinité et de la température des eaux. Des augmentations de ce rapport au cours du temps ont été observées pour l'ensemble des sites et des années. Toutefois, l'amplitude de l'augmentation ainsi que les valeurs du rapport diffèrent entre nourriceries. Les rapports Ba/Ca sont influencés par les apports terrigènes dans les masses d'eau. Les nourriceries sont fréquentées par les soles durant les périodes d'étiage des fleuves côtiers se jetant dans les lagunes induisant de faibles variations de ces rapports hormis au printemps 2008 en raison de pluies sur le bassin versant, notamment à Thau. Les faibles valeurs de ce rapport pour les soles du Rhône semblent confirmer leur présence dans des zones plus faiblement influencées par les eaux douces.

La forme des otolithes, qui est spécifique (L'Abée-Lund 1988), est aussi utilisée pour discriminer les populations car elle varie aussi en fonction de l'environnement (Campana & Casselman 1993, Vignon & Morat 2010). La forme des otolithes varie en fonction des taux de croissance des otolithes qui varient, eux-mêmes, en fonction de nombreux paramètres environnementaux. Elle peut donc être considérée comme un intégrateur des variations environnementales. Les otolithes des soles des nourriceries ont montré de fortes variations de forme entre les nourriceries. Ces variations ont clairement été identifiées et sont localisées dans la partie postérieure des otolithes (post-rostre et post-antirostre).

Tableau 4.5 : Récapitulatifs des résultats, les flèches ascendantes (↑) indiquent une augmentation entre deux saisons, alors que les flèches descendantes indiquent une diminution.

Analyses	Canet	Thau	Mauguio	Berre	Rhône
Taux de croissance moyen ($\mu\text{m.d}^{-1}$)					
Hiver	3,19	< 3,04 – 3,97	-	-	-
	↓	↑			
Printemps	1,95	< 3,42 – 4,22	< 5,04 – 5,24	> 3,82	< 4,45
		↑	↑	↑	↑
Eté	-	3,94 – 5,26	< 5,30 – 5,80	> 5,02	= 5,03
		↓	=	↑	↓
Automne	-	3,66 – 3,77	< 4,66 – 5,86	< 6,95	> 4,58
La croissance des otolithes de sole est supérieure en été dans la plupart des sites et en automne à Berre, en raison de conditions plus favorables à la croissance. Les conditions les plus favorables sont donc une salinité faible (≈ 20) et des températures élevées ($20 - 25^\circ\text{C}$) couplées à une forte productivité. Une diminution du taux de croissance est observée avec une augmentation de la salinité et/ou avec des températures hors de la gamme optimale.					
Isotopie					
$\delta^{13}\text{C}$	-	-3,93 / -2,58	> -8,33 / -7,08	< -6,28	= -6,14
$\delta^{18}\text{O}$	-	0,36 / 1,21	> -0,12 / -0,94	> -2,36	< 1,13
Le $\delta^{13}\text{C}$ est plus faible à Mauguio, Berre et au Rhône qu'à Thau => origine du carbone plus terrestre des sources de carbone inorganique dissous et de la matière organique particulaire à la base des réseaux trophiques dans les trois premières lagunes.					
Le $\delta^{18}\text{O}$ est différent en fonction des lagunes en relation avec les variations thermiques et hyalines des lagunes en été.					
Absence de différence interannuelle de $\delta^{13}\text{C}$ dans chaque lagune => sources stables dans le temps. Mais différences dans $\delta^{18}\text{O}$ => différences thermiques et hyalines => marqueur temporel.					

Tableau 4.5 suite :

Analyses	Canet	Thau		Mauguio		Berre		Rhône
Rapport Sr/Ca ($\times 10^3$)								
Hiver	-	5,44 – 5,46	=	5,40 – 3,73	>	4,07		-
		↑		↓		↓		
Printemps	-	8,12 – 8,13	>	3,46 – 4,13	<	3,98 – 4,05	<	4,40 – 4,53
		↓		↑		↑		↑
Eté	-	6,53	>	4,40 – 4,93	<	4,08 – 5,20	≤	5,07 – 5,02
				=		↑		
Automne	-	-		4,95	<	5,47		-
<p>Les rapports Sr/Ca des otolithes ont montré des différences entre les sites avec des valeurs plus fortes à Thau que dans les autres sites en 2008 en relation avec une forte salinité dans la lagune cette année là. Les rapports Sr/Ca diminuant depuis la fin de l'hiver vers le printemps suggèrent une fréquentation d'eau moins saline donc une probable entrée d'eau douce dans les lagunes au printemps. Ceci est vrai hormis pour les soles de Thau qui ont montré une augmentation de ce rapport indiquant des eaux à forte salinité. Au cours du temps, le rapport Sr/Ca a augmenté en lien avec l'élévation estivale de la salinité et de la température.</p> <p>D'un point de vue interannuel, les variations de Sr/Ca dans les otolithes suivent les variations de salinité et de température.</p>								
Rapport Ba/Ca ($\times 10^6$)								
Hiver	-	17,3 – 9,3	<	46,7 – 10,7	<	64,0		-
		↑		↓		↓		
Printemps	-	20,0 – 24,0	>	8,0 – 10,7	>	8,0 – 26,7	>	6,7 – 15,6
		↓		↓		↑		↑
Eté	-	8,0	≈	9,3 – 9,3	≈	8,0 – 10,7	≈	5,6 – 7,8
				↑		↑		
Automne	-	-		17,3	>	6,7		-
<p>Peu de variations sont observées pour le rapport Ba/Ca. Hormis pour Thau, une diminution du rapport a été observée entre l'hiver et le printemps suggérant une diminution des apports terrestres pour Mauguio et Berre. Ceci s'explique par une forte influence des eaux du Rhône durant les premiers stades de vie de ces soles. L'augmentation du rapport Ba/Ca au printemps et au début de l'été à Thau (visible sur les courbes) pourrait être en relation avec les apports du bassin versant suite à des pluies.</p>								

Tableau 4.5 suite :

Analyses	Canet	Thau	Mauguio	Berre	Rhône
Variabilité de forme					
<p>La forme des otolithes a permis une claire discrimination des soles des différentes nourriceries avec une variabilité préférentielle localisée dans la zone postérieure des otolithes. Ces différences pourraient être dues à des modifications des taux de croissance en fonction des sites et donc en relation avec des caractéristiques environnementales différentes. Les processus impliqués sont mal compris mais probablement en relation avec la chimie de l'endolymphe.</p>					

**5. VARIATIONS DES SIGNATURES CHIMIQUES ET
ISOTOPIQUES ENTRE LA VIE LARVAIRE MARINE ET LA
VIE BENTHIQUE DES JUVENILES (LAGUNAIRE OU
COTIERE).**

Les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène, ainsi que les rapports du Sr/Ca et du Ba/Ca mesurés sur les otolithes durant la phase de vie larvaire et la vie juvénile des soles capturées dans les nourriceries ont varié (*cf.* chapitres précédents). Dans certains cas, ces variations peuvent être de bons marqueurs du changement de milieu des individus. Ce bref chapitre a pour objectifs de synthétiser les variations de ces rapports dans les otolithes de soles, mais également d'évaluer les manques d'informations qui permettraient une interprétation plus précise des différences observées.

Le $\delta^{13}\text{C}$

Les soles capturées en automne 2008 et 2003 ont montré une diminution du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes entre la vie larvaire marine et la vie lagunaire ($\Delta\delta^{13}\text{C}$ négatif) alors que les soles capturées en automne 2004 et 2000 ont montré une augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ entre la vie larvaire, marine, et la vie juvénile, benthique ($\Delta\delta^{13}\text{C}$ positif, Tableau 5.1). Or, la signature en $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes est liée essentiellement à la signature en $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous (CID) des masses d'eau (Solomon et al. 2006).

Tableau 5.1 : Variations du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles entre la vie larvaire (VL) et la vie juvénile (VJ). $\Delta\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C VJ} - \delta^{13}\text{C VL}$

Site	Période de capture	Année de vie larvaire	$\delta^{13}\text{C VL}$		$\delta^{13}\text{C VJ}$	$\Delta\delta^{13}\text{C}$
Thau	Automne 2008	Hiver 2007-2008	-2,29	>	-2,58	-0,29
	Automne 2004	Hiver 2003-2004	-4,95	<	-3,93	1,02
	Automne 2003	Hiver 2002-2003	-2,63	>	-2,89	-0,26
Mauguio	Automne 2008	Hiver 2007-2008	-6,49	>	-7,08	-0,59
	Automne 2004	Hiver 2003-2004	-8,80	<	-8,33	0,47
Berre	Automne 2008	Hiver 2007-2008	-6,08	>	-6,28	-0,20
Rhône	Automne 2000	Hiver 1999-2000	-6,66	<	-6,14	0,52

Dans le chapitre 3, il a été montré que la signature en $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes durant la phase de vie larvaire des soles capturées en 2004 a été fortement influencée par le $\delta^{13}\text{C}$ du CID des eaux du Rhône en relation avec la crue centennale du fleuve en décembre 2003. Il en est de même pour les soles capturées aux faibles profondeurs dans le panache de dilution du fleuve en 2000. Les soles capturées en 2008 et 2003 n'ont pas été influencées aussi fortement

par les eaux du fleuve. Les plus faibles valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes durant la phase de vie larvaire des soles en 2000 et 2004 suggèrent que, chez ces individus, l'influence terrigène durant la vie larvaire a été supérieure que durant la phase de vie juvénile (augmentation du $\delta^{13}\text{C}$). L'inverse est observé lorsque les soles ne sont pas soumises à une forte influence du fleuve. Toutefois, il serait intéressant pour confirmer de telles observations d'effectuer des prélèvements et des dosages de $\delta^{13}\text{C}$ du CID des eaux dans le golfe du Lion, ainsi que dans et à l'extérieur du panache de dilution du Rhône durant la période correspondant à la vie larvaire des soles. De même, il serait utile à l'interprétation d'effectuer des prélèvements dans les lagunes durant la période estivale.

Le $\delta^{18}\text{O}$

Les soles capturées dans les nourriceries ont montré des variations entre les signatures en $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes mesurées pendant la phase de vie larvaire et pendant la vie juvénile (Tableau 5.2). En effet, le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes a été supérieur durant la phase de vie larvaire par rapport à celui mesuré durant la phase juvénile des soles capturées en 2008, 2003 et 2000 et inversement pour les soles capturées en 2004.

Tableau 5.2 : Variations du $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes des soles entre la vie larvaire (VL) et la vie juvénile (VJ). $\Delta\delta^{18}\text{O} = \delta^{18}\text{O VJ} - \delta^{18}\text{O VL}$.

Site	Période de capture	Année de vie larvaire	$\delta^{18}\text{O VL}$		$\delta^{18}\text{O VJ}$	$\Delta\delta^{18}\text{O}$
Thau	Automne 2008	Hiver 2007-2008	1,54	>	1,21	-0,33
	Automne 2004	Hiver 2003-2004	0,47	<	0,72	0,25
	Automne 2003	Hiver 2002-2003	0,88	>	0,36	-0,52
Mauguio	Automne 2008	Hiver 2007-2008	-0,15	>	-0,94	-0,79
	Automne 2004	Hiver 2003-2004	-0,95	<	-0,12	0,83
Berre	Automne 2008	Hiver 2007-2008	-1,62	>	-2,36	-0,74
Rhône	Automne 2000	Hiver 1999-2000	1,84	>	1,13	-0,81

Le lien entre le $\delta^{18}\text{O}$ et la salinité et la température (Gao et al. 2001b, Panfili et al. 2002) rend l'interprétation des variations entre les deux phases de vie plus complexe. Toutefois, des relations empiriques ont été établies entre les signatures en $\delta^{18}\text{O}$ de l'aragonite (*cf.* chapitre 2) des otolithes ou d'autres carbonates de calcium (foraminifères) et la

température de l'eau (de Pontual & Geffen 2002, Panfili et al. 2002). Trois équations sont données ici à titre d'exemple.

$$(1) T = 22,09 - 4,76 \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{Ara}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}), \text{ d'après Thorrold et al. (1997).}$$

$$(2) T = 18,96 - 5,00 \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{Ara}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}), \text{ d'après Radtke et al. (1998).}$$

$$(3) T = 20,19 - 4,56 \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{Ara}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}) + 0,19 \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{Ara}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau}})^2, \text{ d'après Blamart et al. (2002)}$$

Où T est la température des eaux ($^{\circ}\text{C}$), $\delta^{18}\text{O}_{\text{Ara}}$ est le rapport isotopique de l'oxygène dans l'aragonite et $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$ est le rapport isotopique de l'oxygène dans l'eau.

Ces équations empiriques ont été obtenues sur différents taxons (téléostéens, foraminifères, et mollusques) en modèles expérimentaux. La majorité des études ont étudié le $\delta^{18}\text{O}$ sur de faibles gammes de température et seules les études de Radtke et al. (1998) et Thorrold et al. (1997) ont étudié de plus larges gammes. Toutefois, ces gammes ne se chevauchent pas et n'ont pas permis de généraliser les équations. En absence de données expérimentales plus larges, il faut donc faire des choix en fonction des gammes de température adéquates pour les espèces étudiées.

L'estimation des températures des eaux dans lesquelles les soles ont vécu à la fois durant leur vie larvaire et leur vie juvénile nécessite donc d'avoir le rapport isotopique de l'oxygène dans les eaux et donc de réaliser des prélèvements des eaux en même temps que les échantillons. Les variations en $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes entre les deux milieux sont très complexes à interpréter en raison des liens avec la température et la salinité. Or, ces deux paramètres ont fortement varié entre la vie larvaire des soles qui est marine, pélagique et hivernale, et la vie des juvéniles qui est soit lagunaire soit marine, mais benthique, côtière et estivale. De plus, ils diffèrent d'une année à l'autre. En absence de $\delta^{18}\text{O}$ des eaux précis, celui-ci doit être estimé depuis une équation dépendant de la salinité.

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}} = S \times 0,55 - 18,98 \text{ où } S \text{ est la salinité des eaux (comm. pers. Dominique Blamart).}$$

L'estimation des températures des eaux à partir des équations 1 à 3 avec une salinité de 37 et un $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes de 1,54 (vie larvaire hiver Thau 2007-2008) est de $21,28^{\circ}\text{C}$ avec l'équation (1), de $18,11^{\circ}\text{C}$ pour la (2) et de $18,22$ pour la (3). Les différences étant

importantes selon les équations utilisées, il apparaît essentiel d’avoir des données de $\delta^{18}\text{O}$ des eaux pour une estimation des températures précises en absence de mesure directe de celles-ci.

Le rapport Sr/Ca

Les rapports élémentaires du Sr/Ca ($\times 10^3$) ont présenté des valeurs plus élevées durant la vie juvénile des soles de Thau et de Berre que durant leur vie larvaire. L’inverse a été observé pour les soles capturées à Mauguio et celles capturées à proximité du panache de dilution du Rhône (Tableau 5.3). Or, le rapport Sr/Ca des otolithes est lié au rapport Sr/Ca des eaux et donc indirectement à la salinité. Ce rapport augmente avec celui de l’eau de mer (de Pontual & Geffen 2002) et peut également présenter une augmentation avec l’élévation de la température (Martin et al. 2004).

Tableau 5.3 : Variations du Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles entre la vie larvaire (VL) et la vie juvénile (VJ). $\Delta\text{Sr/Ca} = \text{Sr/Ca (VJ)} - \text{Sr/Ca (VL)}$

Site	Période de capture	Année de VL	Sr/Ca (VL)		Sr/Ca (VJ)	$\Delta\text{Sr/Ca}$
Thau	Automne 2008	Hiver 2007-2008	6,26	<	6,53	+0,27
	Automne 2004	Hiver 2003-2004	5,44	<	6,10	+0,66
	Automne 2003	Hiver 2002-2003	5,23	<	5,47	+0,24
Mauguio	Automne 2008	Hiver 2007-2008	5,33	>	4,95	-0,38
	Automne 2004	Hiver 2003-2004	5,21	>	5,06	-0,15
Berre	Automne 2008	Hiver 2007-2008	5,29	<	5,47	+0,18
Rhône	Automne 2000	Hiver 1999-2000	5,60	>	5,20	-0,40

Les variations observées entre les rapports Sr/Ca des otolithes des soles de Thau durant leurs vies larvaire et juvénile (augmentation) suggèrent que les soles ont fréquenté des eaux présentant une salinité et/ou une température plus élevée durant leur vie lagunaire que durant leur vie larvaire marine. Or, la lagune de Thau a présenté pour les trois années étudiées des températures et des salinités élevées susceptibles d’induire les augmentations du rapport Sr/Ca.

Les soles de Berre ont également présenté une augmentation du rapport qui peut être liées aux mêmes causes. Toutefois, dans ce cas l’hypothèse thermique serait la plus probable en raison d’une faible salinité de la lagune de Berre (28,6 – 29,4 en été et automne). A

contrario, les soles capturées dans les autres nourriceries ont présenté une diminution du rapport Sr/Ca entre la vie larvaire et la vie juvénile suggérant ainsi que les soles juvéniles ont rencontré une salinité plus faible. La lagune de Mauguio a présenté des salinités faibles en été et en automne lors des années échantillonnées (20,0 – 21,4) confirmant ainsi une diminution de la salinité des eaux fréquentées entre la vie larvaire marine et la vie juvénile lagunaire. La diminution du rapport Sr/Ca dans les otolithes des soles capturées à proximité du panache de dilution du Rhône suggère que les soles sont dans une zone influencée par les eaux du fleuve qui présentent non seulement une salinité plus faible mais également un rapport Sr/Ca 3,7 fois plus faible que dans les eaux du golfe du Lion (*cf.* Figure 3.22). Toutefois, les données des rapports Sr/Ca des otolithes des soles capturées dans les nourriceries pourraient être exploitées avec plus de précision si nous avions eu à disposition des données du rapport Sr/Ca des eaux lagunaires au cours du temps.

Le rapport Ba/Ca

L'ensemble des rapports Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes a montré une diminution entre la vie larvaire et la vie juvénile (Tableau 5.4). Le rapport Ba/Ca de l'otolithe est principalement lié aux concentrations en Ba/Ca de l'eau fréquentée par les individus (Hamer et al. 2006, Tabouret et al. 2010). Son origine est soit liée à l'érosion des sols, soit anthropique par la pollution et/ou l'agriculture, soit par remobilisation du baryum piégé dans le sédiment (Salminen et al. 2005, Hamer et al. 2006).

Tableau 5.4 : Variations du Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles entre la vie larvaire (VL) et la vie juvénile (VJ). $\Delta\text{Ba/Ca} = \text{Ba/Ca (VJ)} - \text{Ba/Ca (VL)}$

Site	Période de capture	Année de VL	Ba/Ca (VL)		Ba/Ca (VJ)	$\Delta\text{Ba/Ca}$
Thau	Automne 2008	Hiver 2007-2008	21,20	>	16,00	-5,20
	Automne 2004	Hiver 2003-2004	55,92	>	6,05	-49,87
	Automne 2003	Hiver 2002-2003	10,06	>	5,80	-4,26
Mauguio	Automne 2008	Hiver 2007-2008	35,75	>	13,31	-22,44
	Automne 2004	Hiver 2003-2004	36,49	>	5,33	-31,16
Berre	Automne 2008	Hiver 2007-2008	44,93	>	7,33	-37,60
Rhône	Automne 2000	Hiver 1999-2000	57,48	>	6,66	-50,82

Les très fortes valeurs observées durant la phase de vie larvaire des soles ont été mises en relation avec les forts apports des eaux du Rhône qui présentent des valeurs entre 26 et 49 fois plus élevées que celles des eaux du golfe du Lion (*cf.* Figure 3.23). Les plus faibles valeurs observées durant la vie juvénile des soles est probablement en relation avec les plus faibles apports en Ba/Ca dans les différentes nourriceries. Les différents tributaires des lagunes ainsi que le Rhône sont en période d'étiage (ou de basses eaux) durant l'été, et les apports en Ba/Ca dus au lessivage du bassin versant et/ou à l'érosion des sols s'en trouvent donc réduits expliquant ainsi les faibles valeurs de Ba/Ca mesurées dans les otolithes des soles durant leur phase juvéniles. Toutefois, comme pour le rapport Sr/Ca, des mesures du rapport Ba/Ca dans les eaux des tributaires, mais également dans les eaux des nourriceries avec un suivi temporel, pourraient permettre une interprétation plus précise de la vie des soles dans les nourriceries.

Conclusions

Les isotopes du carbone et de l'oxygène ainsi que les rapports Sr/Ca et Ba/Ca ont montré des différences dans les otolithes de soles durant leur vie larvaire pélagique marine et la vie juvénile benthique dans les nourriceries. Les comparaisons entre ces deux stades de vie ont clairement confirmé les faibles valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ dans les eaux d'origine continentale avec une forte influence sur la vie larvaire des soles lors des années de forte crue du Rhône et de faibles valeurs pour les lagunes côtières les moins marinisées. Les différences en $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes ont été plus complexes à interpréter en raison de la double influence de la salinité et

de la température. En effet, ces deux paramètres ont évolué entre, d'une part, le milieu marin en fin d'automne et en hiver et, d'autre part, les nourriceries en été. Les deux rapports élémentaires au calcium ont montré un intérêt en raison de leur lien avec les influences terrigènes (Ba/Ca) et avec la salinité et/ou la température (Sr/Ca). En effet, ces rapports ont montré des différences claires entre les deux milieux fréquentés par les soles. Toutefois, une étude plus précise de l'ensemble de ces traceurs chimiques et isotopiques des masses d'eau, à la fois dans l'espace et dans le temps, permettrait de mieux appréhender l'histoire de vie des soles et notamment de mieux comprendre leur vie dans les différents milieux occupés.

**6. LES POPULATIONS DE SOLES DU GOLFE DU LION
SONT-ELLES CONSTITUEES DE DIFFERENCES
POPULATIONS LOCALES, OU D'UN SEUL STOCK
CARACTERISE PAR DES CHANGEMENTS
ONTOGENIQUES D'HABITATS ?**

6.1. Introduction

Comme en Atlantique, la sole commune présente dans le golfe du Lion un cycle de vie caractérisé par un changement ontogénétique d'habitat (Salen-Picard et al. 2002). Les juvéniles habitent les lagunes ou les zones côtières et estuariennes (< 10 m) alors que les adultes vivent en mer à des profondeurs comprises entre 20 et 150 m. Des études menées récemment sur la forme des otolithes des soles ont permis d'identifier différentes populations locales¹⁰ dans le golfe du Lion (Mérigot et al. 2007). Ces auteurs ont montré l'existence de différences de forme des otolithes entre les soles juvéniles et adultes, mais également entre différentes populations d'adultes. Toutefois, les différences de forme entre les otolithes des populations d'adultes n'ont été menées qu'à proximité du Rhône (Saintes-Maries et à différentes profondeurs du Rhône), mais pas à l'échelle du golfe du Lion.

Les otolithes sont des organes de l'oreille interne des téléostéens qui enregistrent les caractéristiques environnementales de leur milieu de vie. Ils sont métaboliquement inertes et ne sont soumis ni à résorption et ni à dissolution (Campana 1999). L'étude de leur composition chimique et isotopique a donc souvent été utilisée dans la caractérisation de stocks ou de populations (Campana et al. 1995, Gillanders & Kingsford 1996, Campana et al. 1999, 2000, Rooker et al. 2003, Jonsdottir et al. 2006). L'étude de la composition chimique des otolithes devrait permettre d'évaluer si les populations identifiées par Mérigot et al. (2007) dans le golfe du Lion sont dues au changement ontogénétique d'habitat ou s'il s'agit bien de différentes populations locales. Dans ce but, les empreintes élémentaires des otolithes des soles des nourriceries ainsi que celles des sites situés à proximité du Rhône ont été caractérisées, puis comparées. Les compositions chimiques et isotopiques des otolithes des soles des lagunes ont été étudiées pour différentes années afin d'évaluer la capacité de marqueur de ces signatures dans le temps. Enfin, les soles de différentes zones du golfe du Lion (Est, Ouest et Centre) ont été caractérisées par leurs signatures isotopiques et par la forme de leurs otolithes.

6.2. Matériel et méthodes

Ce chapitre est constitué de l'association (i) d'une publication soumise à *Scientia Marina* qui étudie les variations spatiales et temporelles des empreintes élémentaires et des

¹⁰ Une population locale est un groupe d'individus d'une même espèce vivant dans un environnement donné à un temps donné.

ratios en isotopes stables des otolithes des populations locales des soles en Méditerranée Nord-Ouest, et (ii) de résultats complémentaires basés sur l'analyse des isotopes stables des otolithes des soles de différentes zones du golfe du Lion et de l'analyse de la forme de leurs otolithes. Les matériels et méthodes de la publication sont détaillés dans celle-ci, donc seules les précisions sur l'analyse des isotopes stables du bord des otolithes et de leur forme seront présentées ci-dessous.

6.2.1. Zone d'étude

Les soles ont été capturées dans les nurseries, comme présenté dans les chapitres 3 et 4, mais également dans différentes stations du golfe du Lion. Des soles ont été capturées dans la partie Ouest du golfe du Lion entre Port-Vendres et Port-la-Nouvelle, dans le Centre du golfe du Lion entre Agde et Mauguio, dans la partie Est du golfe au large du Rhône (Saintes-Maries de la Mer inclus) et enfin la station de l'extrême Est du golfe à proximité de Marseille (Figure 6.1). Les soles ont été capturées en 2000, 2001, 2005 et 2008. Les nombres d'otolithes analysés par station et période de prélèvement en fonction du type d'analyse réalisée sont donnés dans le Tableau 6.1.

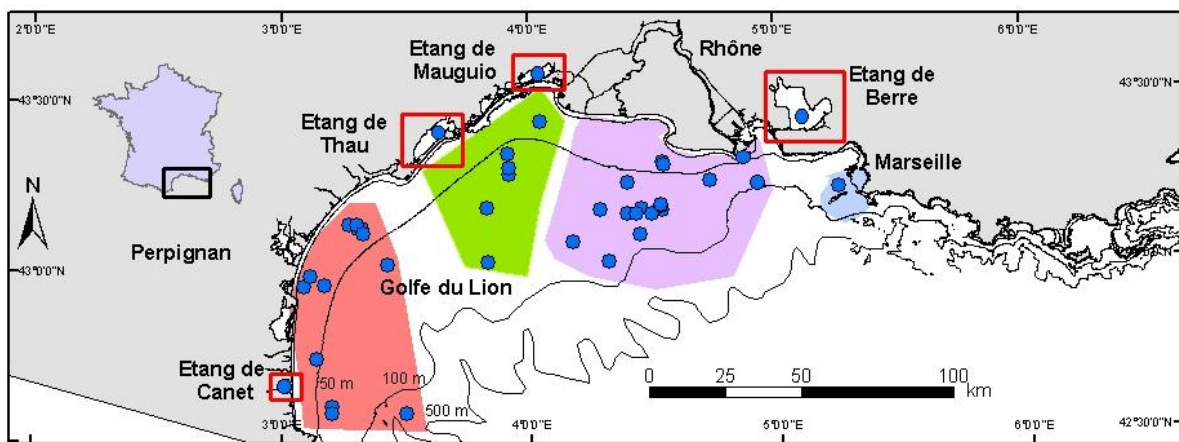


Figure 6.1 : Localisation des sites d'échantillonnage dans le golfe du Lion. La zone rouge correspond à la partie Ouest du golfe, la verte à la partie Centre, la violette à la partie Est et la bleue à la zone de Marseille. Les points bleus correspondent aux stations d'échantillonnage et les rectangles aux lagunes côtières.

Tableau 6.1 : Nombre d'otolithes étudiés par site de prélèvement et période de capture en fonction du type d'analyse réalisé. En gras sont signalés les échantillons analysés pour la publication soumise à *Scientia Marina*. *Aut.* = Automne, *Print.* = Printemps. ICPMS= Inductively coupled plasma mass spectrometry Lt = Longueur totale, MEDITS est un programme international de suivi par chalutage de fond de la Méditerranée.

	Site de capture	Période de capture	Isotope stables		ICPMS <i>In toto</i>	Forme	Lt (mm)	
			<i>In toto</i>	Bord				
Nourricerie	Thau	<i>Aut. 2003</i>	4	6	5	-	190-201	
		<i>Aut. 2004</i>	4	6	5	-	198-222	
		<i>Aut. 2008</i>	-	6	-	-	198-217	
	Mauguio	<i>Print. 2004</i>	6	-	10	-	95-123	
		<i>Aut. 2004</i>	7	6	10	-	180-229	
		<i>Aut. 2008</i>	-	6	-	-	198-227	
		Berre	<i>Aut. 2008</i>	-	6	-	-	201-220
		Rhône 10 m	<i>Print. 2000</i>	3	-	10	-	80-177
		<i>Aut. 2000</i>	-	6	-	129-146		
Golfe du Lion Est	Rhône 30- 70 m	<i>Print. 2000</i>	3	6	10	32	190-371	
	Saintes-	<i>Print. 2001</i>	3	6	5	33	307-342	
	Maries	<i>Print. 2008</i>	-	6	-	10	256-324	
	Médits	<i>Aut. 2005</i>	-	-	-	20	230-400	
		<i>Print. 2008</i>	-	-	-	12	285-425	
	Marseille	<i>Print. 2008</i>	-	5	-	9	259-394	
Golfe du Lion Centre	Médits	<i>Print. 2008</i>	-	-	-	7	260-352	
Golfe du Lion Ouest	Port-la- Nouvelle	<i>Print. 2008</i>	-	5	-	11	241-365	
	Port- Vendres	<i>Print. 2008</i>	-	5	-	8	234-358	
	Médits	<i>Aut. 2005</i>	-	-	-	10	200-420	
		<i>Print. 2008</i>	-	-	-	26	219-376	

6.2.2. Ratios en isotopes stables du carbone et de l'oxygène

Un total de 75 otolithes a été analysé pour déterminer les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) des bords des otolithes et donc des derniers lieux de vie fréquenté par les soles au moment de leur capture. Parmi eux 42 otolithes proviennent des soles des nourriceries (*cf.* chapitre 4) et 33 otolithes de soles adultes du golfe du Lion (Tableau 6.1). La méthodologie d'analyse des isotopes stables des otolithes a été détaillée dans la partie 2.3.4.

6.2.3. Analyses de forme

Des analyses de forme des otolithes des soles capturées dans les quatre différentes zones du golfe du Lion (Figure 6.1) ont été réalisées sur 178 soles. Les soles de Marseille à l'extrême Est du golfe du Lion ont été considérées comme un groupe à part car capturées dans une zone peu influencée par les eaux du Rhône mais sous l'influence de la ville. Les coefficients de Fourier des otolithes droit et gauche (*cf.* chapitre 2) ont été utilisés conjointement en analyse discriminante afin de rechercher l'existence de différences entre les zones du golfe du Lion mais également entre les différentes années de capture. En outre, les zones de variabilité préférentielle des otolithes ont été caractérisées, ainsi que le contour de l'otolithe moyen des soles de chaque zone et année dans le golfe du Lion (*cf.* chapitre 2).

6.2.4. Analyses statistiques

La normalité des ratios en isotopes stables a été testée par un test de Kolmogorov-Smirnov (KS) au seuil 5% pour l'ensemble des sites. Une ANOVA (*post-hoc* LSD de Fisher) a été réalisée afin de comparer les signatures obtenues dans les différentes nourriceries, ainsi qu'une ANOVA de Kruskal-Wallis (H) afin de comparer les signatures qui n'avaient pas la normalité ou l'homogénéité des variances.

Des analyses discriminantes, analyses multi-variées d'ordination sous contrainte, ont été effectuées à partir des coefficients de Fourier afin de rechercher l'existence de différentes populations de soles adultes. La méthodologie des analyses discriminantes est donnée dans le chapitre 2.

6.3. Publication soumise à *Scientia Marina*

Résumé

En Méditerranée Nord-Occidentale, les juvéniles de sole commune (*Solea solea*) habitent les zones marines de faible profondeur et les lagunes côtières alors que les adultes fréquentent les zones marines de plus forte profondeur. La composition chimique des otolithes (Ca, Sr, Mg, Mn, Ba, Fe, Li, Al, Co, Cu, Cd et Pb) et les ratios isotopiques de l'oxygène et du carbone ont été utilisés pour caractériser les soles de deux lagunes côtières (Thau et Mauguio) ainsi que ceux de deux zones marines (Saintes-Maries et panache de dilution du Rhône). Les signatures isotopiques et certains éléments chimiques ont présenté des relations linéaires significatives avec la taille des individus. En effet, les signatures isotopiques des individus capturés en eau saumâtre (Mauguio) sont plus faibles que celles de ceux capturés en eaux plus hyalines (Thau, panache de dilution du Rhône et Saintes-Maries). Cette séparation entre individus vivant dans des eaux à influence marine de ceux d'eau saumâtre peut être liée au changement ontogénétique d'habitat utilisé durant la croissance des soles. En effet, les juvéniles vivent dans des eaux à salinité plus faible en fréquentant les zones situées à faible profondeur dans le panache de dilution du Rhône et les lagunes côtières alors que les adultes vivent dans des zones à salinité plus élevée. Les analyses multi-élémentaires ont permis une discrimination franche entre les soles provenant, d'une part, d'environnements marins présentant un niveau élevé en cobalt, et, d'autre part, celles capturées dans les lagunes côtières caractérisées par des niveaux élevés de baryum, manganèse et cadmium. Or, ces éléments sont associés à certains types de substrat (argileux, limoneux, carbonatés). Ces résultats suggèrent donc que la composition chimique des otolithes des soles n'est pas uniquement affectée par la composition physico-chimique des eaux dans lesquelles elles ont évoluées, mais également par la composition chimique du sédiment et des proies des soles. En effet, certains éléments chimiques (Cd par exemple) pourraient passer du sédiment aux soles par l'intermédiaire des annélides polychètes, qui sont les proies préférentielles des soles. De plus, la « stabilité » des signatures chimiques et isotopiques des nourriceries ainsi que leur spécificité suggèrent que les empreintes élémentaires des otolithes pourraient être utilisées afin de rechercher les liens entre les populations de sole commune des nourriceries côtières et celles d'adultes en milieu marin.

Spatial and temporal variations in otoliths elemental fingerprints and stable isotope ratios ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$) of *Solea solea* local populations in NW Mediterranean Sea.

Morat Fabien¹, Lecomte-Finiger Raymonde², Blamart Dominique³, Robert Michel⁴, Letourneur Yves⁵.

1- Centre d'Océanologie de Marseille, Université de la Méditerranée, UMR CNRS 6540 DIMAR, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille cedex 09, France.

2- Université de Perpignan, UMR 5244 CNRS-EPHE-UPVD, Avenue Paul Alduy, 66860 Perpignan cedex, France.

2- Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement, UMR 8212 CEA/CNRS/UVSQ, LSCE- Bât. 12, Avenue de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette cedex, France.

4- Centre Commun d'Analyse, Fédération de Recherche en Environnement pour le Développement Durable, Université de La Rochelle, 5 Allée de l'Océan, 17071 La Rochelle Cedex 09, France.

5- Université de la Nouvelle-Calédonie, Laboratoire LIVE, BP R4, 145 Avenue James Cook, 98851 Nouméa cedex, New Caledonia.

Corresponding author: fabien.morat@univmed.fr

Abstract

In the Mediterranean Sea, juveniles of the common sole (*Solea solea*) inhabit shallow marine waters and coastal lagoons whereas adults inhabit deeper marine waters. The otolith elemental composition (Ca, Sr, Mg, Mn, Ba, Fe, Li, Al, Co, Cu, Cd and Pb) and isotopic ratios ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$) were used to characterise fish from two coastal lagoons (Thau and Mauguio) and two marine environments (Saintes-Maries and the Rhône River mouth) in the North-Western Mediterranean Sea. Isotopic ratios and chemical elements showed significant correlations with fish size. Moreover, isotopic signatures showed significant differences between fish from brackish water (Mauguio) and those from more saline waters (Thau, Rhône River mouth and Saintes-Maries). This pattern may be linked to the ontogenetic shift of habitats as the fish grow. Multi-elemental analysis showed a clear discrimination between fish from marine environments characterised by high levels of Co, on the one hand, and fish from coastal lagoons characterised by high levels of Ba, Mn and Cd, on the other hand. These data imply that otoliths of the common sole are affected not only by the physico-chemical properties of the ambient water, but also by the chemical composition of their surrounding sediments and benthic prey. Chemical composition and isotopic ratios in otoliths may thus be used to assess the links between several populations of *Solea solea* in shallow coastal nurseries and deeper marine environments in the NW Mediterranean.

Key words: Flatfish; otolith microchemistry; stable isotope; coastal lagoon; Rhône River.

Running title: Variations of common sole otolith fingerprints.

Variaciones espaciales y temporales de la composición química y de la proporción isotópica ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de los otolitos de criaderos de *Solea de Solea* en el noroeste del mar mediterráneo.

Resumen

En el mar mediterráneo, los juveniles del lenguado, *Solea solea*, habitan en aguas marinas someras y lagunas costeras mientras que los adultos habitan en aguas más profundas. En este artículo se han utilizado la composición elemental del otolito (Ca, Sr, Mg, Mn, Ba, Fe, Li, Al, Co, Cu, Cd and Pb) y la proporción isotópica ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$) para caracterizar los peces de dos lagunas costeras (Thau and Mauguio) y dos lugares costeros (Saintes-Maries y la desembocadura del río Rhône) en el Noroeste del mar mediterráneo. La proporción isotópica y los elementos químicos mostraron una correlación significativa con el tamaño del pez. Además, las marcas isotópicas discriminaron los peces de aguas someras (Mauguio) de los de aguas salinas (Thau, río Rhône River y Saintes-Maries). El patrón observado podría estar ligado a un cambio de hábitat con el crecimiento del pez. El análisis de los elementos químicos discriminó claramente los peces de ambientes marinos, con alto contenido en Co, de los peces de las lagunas costeras, caracterizadas por su alto contenido en Ba, Mn y Cd. Estos datos implican que los otolitos del lenguado se ven afectados no solamente por las propiedades físico-químicas del agua en que viven, sino también por la composición química de los sedimentos y las presas bénticas. La composición química y la proporción isotópica de los otolitos podría utilizarse, por tanto, para determinar la relación entre las poblaciones de *Solea solea* en criaderos costeros de aguas someras y habitats marinos de aguas más profundas en el noroeste del mediterráneo.

Palabras claves: pez plano, otolitos micro química, proporción isotópica, lagunas costeras, río Rhône

Introduction

The common sole, *Solea solea* (Linnaeus, 1758), is an important commercial flatfish of the Eastern Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. Catches of this species in the NW Mediterranean Sea from 1990 to 2009 fluctuated between roughly 520 and 130 tonnes per year, according to FAO figures (<http://www.fao.org>, Demaneche et al. 2009). The life cycle of the common sole is characterised by an ontogenetic shift in their habitat (Salen-Picard et al. 2002), with juveniles inhabiting coastal lagoons and shallow coastal marine waters (≤ 10 m), and older individuals occupying the continental shelf from 20 to 150 m depth. Several studies dealing with the distribution of this species in the Gulf of Lions, NW Mediterranean, have shown a higher density of individuals off the Rhône River mouth (Campillo et al. 1989, Gaertner et al. 1998). In fact, the soft-bottom communities off the Rhône Delta are dominated by polychaetes, which show temporal fluctuations related to flooding events and corresponding organic matter (Salen-Picard & Arlhac 2002). The common sole is a voracious predator of polychaetes, which represent $>70\%$ of its prey (Darnaude et al. 2001). A positive correlation has been shown between the mean annual discharge of the Rhône River and the annual commercial landings of *S. solea*, with a time lag of 5 years (Salen-Picard et al. 2002).

Recently, a study based on the otoliths shape analysis (Mérigot et al. 2007) showed that several local populations inhabited the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea). However, due to its relationships with growth rate, the otoliths shape is strongly dependant on changes in environmental conditions and fish size (Reddin et al. 1988, Campana & Casselman 1993, Friendland & Reddin 1994, Pothin et al. 2006, Tracey et al. 2006). The otoliths shape constitutes an image of the “populations” at a given time. The shape integrates past environmental changes, but fish migrations or changes in past conditions are invisible within shape. Otoliths record with greater precision environmental changes with others markers such as chemical elements composition and isotopic ratios (Campana 1999). In this study, we hypothesised that the otoliths elemental fingerprints could be used to confirm the hypothesis of the existence of local populations in the Gulf of Lions as Mérigot et al. (2007) suggested.

Otoliths, the “black boxes” of fish (Lecomte-Finiger 1999), have been widely used for the characterisation of populations or stocks on the basis of chemical elemental composition (Campana et al. 1995, 1999, 2000, Rooker et al. 2003, Jonsdottir et al. 2006). Otoliths exhibit three key features: (i) they grow continuously from the fish’s birth to its death; (ii) they are metabolically inert, so newly deposited material is neither resorbed nor reworked after

deposition (Campana & Neilson 1985) and (iii) the uptake of trace elements by the growing otolith reflects the physical and chemical environment (Fowler et al. 1995, Gallahar & Kingsford 1996), albeit with significant physiological regulation (Kalish 1989, Farrell & Campana 1996). Environmental availability and temperature also affect the isotope ratios of elements. For example, the $\delta^{18}\text{O}$ can be used to estimate the temperatures at which carbonates are formed (Kalish 1991, Thorrold et al. 1997, Rooker et al. 2008a, b). The carbon isotopic ratio can provide information on metabolic processes and on the source of the carbon involved during calcification (Kalish 1991, Schwarcz et al. 1998). Given the capacity of otoliths to incorporate chemical elements and isotopes ratios (i.e. the “elemental fingerprints”) from the environment and to grow continuously, the otolith can be used as a life-history record reflecting habitat change during the fish’s lifetime.

During their life cycle, juveniles of the common sole (*Solea solea*) inhabit different environments such as coastal lagoons and coastal marine nurseries, older individuals inhabit deeper marine environments (Salen-Picard et al. 2002). Each of these environments is influenced by specific characteristics. Deep marine waters are affected by the stable conditions of the Gulf of Lions: low temperature (12 - 13°C) and high salinity (37 - 38). In contrast, other environments presented more variable conditions; in coastal marine nurseries the salinity has varied between 6 and 37 and the temperature between 13 and 21°C, and in coastal lagoons the salinity and temperature ranges were 18 - 39 and 5 - 25°C respectively (IFREMER 2008). Fish inhabiting in those various environments may be separated by the elemental fingerprint of their otoliths due to their ability to record the environmental characteristics of their habitats. The aim of this study was firstly to determine the otolith fingerprint of juveniles from two coastal lagoons and from coastal marine nurseries; secondly to test the differences between the signatures of juveniles and adults in order to evaluate the ability of fingerprints as an assessment tool of connectivity of NW Mediterranean Sea populations of *Solea solea*; and finally to evaluate the temporal variations of these signatures.

Materials and methods

Sampling

Individuals of *Solea solea* were caught at 4 sites: two in coastal lagoons (Thau and Mauguio) and two at marine sites (Rhône River mouth and Saintes-Maries) (Figure 1). Thau Lagoon was sampled over two years in the autumns of 2003 and 2004. This lagoon has a surface area of 75 km² and a catchment area of 285 km². Its mean depth is 4 m (max: 10 m) and it has two permanent seawater inlets. Salinity usually varies between 32 and 39, and temperature ranges from 5°C to 25°C (IFREMER 2008). Mauguio Lagoon was sampled during two seasons (spring and autumn) in 2004. Mauguio has a surface area of 32 km² and a catchment area of 410 km². Its mean depth is 80 cm (max: 130 cm) and it has only one permanent communication with the open sea. The salinity varies between 18 and 32 and the temperature ranges from 7°C to 24°C (IFREMER 2008).

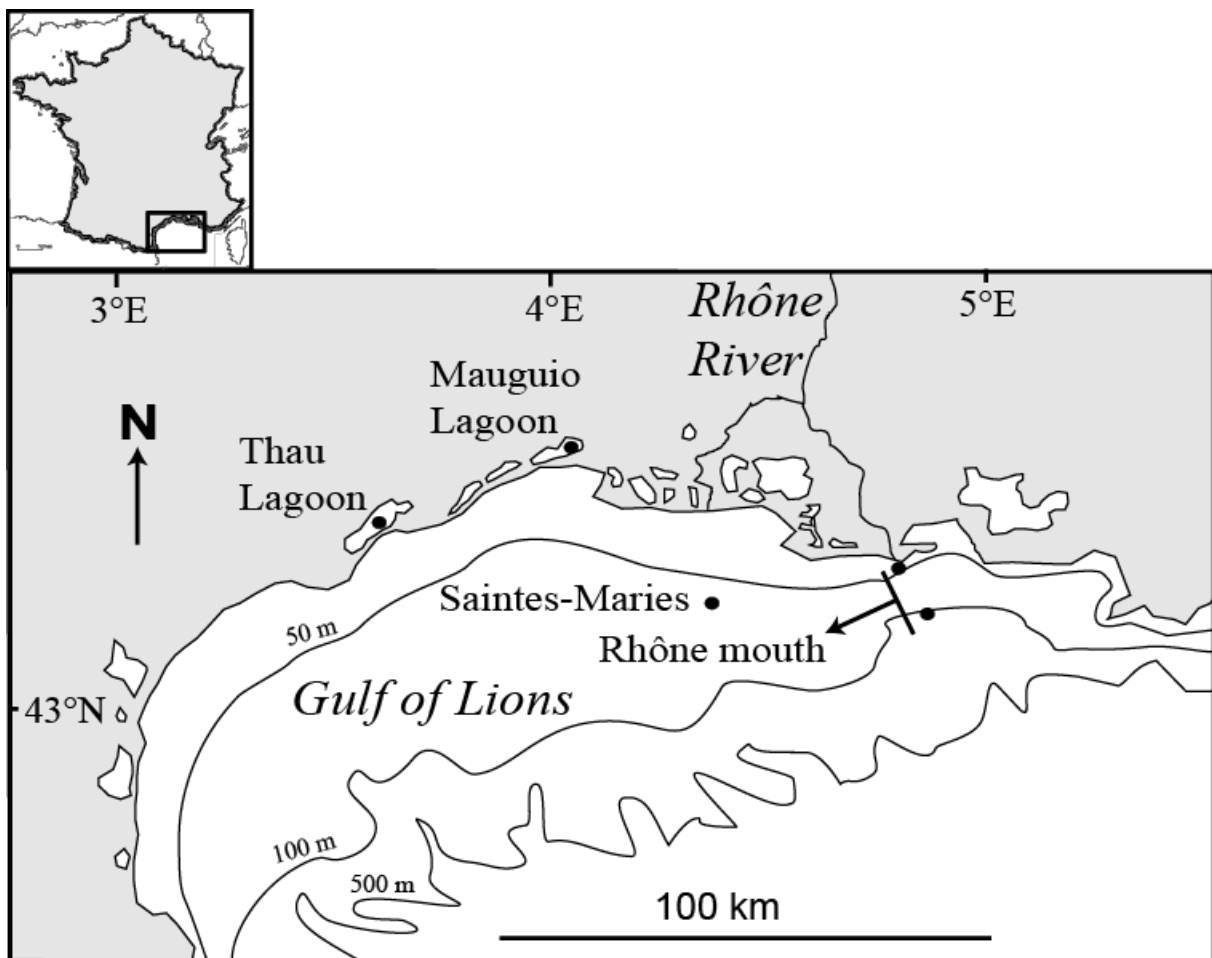


Figure 1: Location of study sites in the North-Western Mediterranean Sea. All sites were used for otolith trace elemental analyses and for determination of the stable isotopic signatures of otoliths.

The Rhône River mouth was sampled in shallow waters (5 - 15 m) and in deeper waters (30-70 m) in spring 2000. The Rhône River is 812 km long and has a catchment area of 95,500 km². The flow rate varies between 500 and 11,000 m³s⁻¹, with a mean flow rate of 1,700 m³s⁻¹. The salinity in very shallow waters off the Rhône River mouth can drop to about 6, and the temperature range is 13 - 21°C, whereas in deeper waters the salinity and temperature ranges are 37 - 38 and 12-14°C respectively. In spring 2001 fish from Saintes-Maries were sampled in deep waters (70 m), where salinity and water temperature characteristics are similar to those observed in deep waters off the river mouth.

Individuals from coastal lagoons were caught by local fishermen using gill nets, whereas individuals from marine sites were caught with trawls and gill nets. In coastal lagoons, the seasons sampled were chosen because fish enter the lagoon in spring aged 2-3 months and leave the lagoon in autumn aged 8-11 months (Table I). For this reason, it is possible to associate the otolith elemental and isotopic ratios of juvenile sole entering the lagoon in spring with marine signatures, and to associate those leaving in autumn with lagoonal signatures.

A total of 85 individuals of *Solea solea* were sampled from the two coastal lagoons and the two marine areas (Table I). Left otoliths (sagittae) were extracted with non-metallic forceps. Immediately following extraction, the otoliths were placed in distilled water for cleaning and so as to permit the removal of remaining tissues from the macula and the vestibule with fine tweezers. Once cleaned, the otolith pairs were dried and weighed (1.03 - 42.11 mg) and kept dry in Eppendorf tubes. Fifty-five otoliths were used for the determination of the chemical composition and 30 for $\delta^{18}\text{O}$ - $\delta^{13}\text{C}$ stable isotope analysis (Table I). In the Mediterranean Sea, the common sole's life cycle is characterised by an ontogenetic shift of habitat, as mentioned above. Therefore, fish sampled at the four sites showed differences in total fish length (Table I).

Table I: Numbers of left *sagittae* of *Solea solea* analyzed for elemental composition (EC) and isotopic fingerprint (I) from different sites, seasons and depths in the NW Mediterranean Sea. TL = total fish length.

Sites	Date	Depth				Size range TL (mm)	Age estimated
		Shallow (5-15 m)		Deep (30-70 m)			
		EC	I	EC	I		
<i>Thau</i>	<i>autumn 2003</i>	5	4			194-218	0 ⁺
	<i>autumn 2004</i>	5	4			195-222	0 ⁺
<i>Mauguio</i>	<i>spring 2004</i>	10	6			95-123	0 ⁺
	<i>autumn 2004</i>	10	7			180-229	0 ⁺
<i>Rhône River mouth</i>	<i>spring 2000</i>	10	3			80-177	0 ⁺
	<i>spring 2000</i>			10	3	207-371	1 ⁺ - 3 ⁺
<i>Saintes-Maries</i>	<i>spring 2001</i>			5	3	310-338	2 ⁺

Elemental analyses

Elemental analyses were carried out to characterise spatio-temporal differences between the four study sites as well as variations between different seasons or years in coastal lagoons, and between different depths off the Rhône River mouth. The left otoliths were analysed with Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry (ICPMS, mass 700, Varian, Inc. Corporate Headquarters, Palo Alto, CA, USA) for Al, Mn, Co, Cu, Cd, Ba and Pb, and with ICP Atomic Emission Spectroscopy (ICP-AES, Vista-PRO Varian, Inc. Corporate Headquarters, Palo Alto, CA, USA) for Li, Mg, Fe, Ca and Sr. Each otolith was dissolved in 2 mL of Suprapur nitric acid (65%). Solutions were mineralised for 2 hours at 110-120°C and dissolved in 5 mL of Suprapur nitric acid (5%). Indium was used as an internal standard (0.1 mg/L). A standard range was carried out with a multi-element solution (ASTASOL MIX MO101, Analytika, Prague, Czech Republic). The quality control was performed with an international standard, Bone Meal (NIST SRM1486), and two internal standards, the TORT 2 (Lobster hepatopancreas, National Research Council Canada certified) and one obtained from otolith crushing (Campana pers. comm. 2006).

The elemental composition of otoliths revealed the presence of 1 major element (limits of detection (LOD \pm sd) in parentheses in ppb): ^{43}Ca (0.279 ± 0.026), 1 minor element: ^{86}Sr (0.350 ± 0.016) and 10 trace elements: ^7Li (0.061 ± 0.004), ^{24}Mg (0.665 ± 0.047), ^{26}Fe (0.829 ± 0.069), ^{27}Al (0.248 ± 0.016), ^{55}Mn (0.078 ± 0.004), ^{59}Co (0.039 ± 0.002), ^{63}Cu (0.073 ± 0.005), ^{111}Cd (0.036 ± 0.003), ^{135}Ba (0.028 ± 0.004) and ^{208}Pb (0.023 ± 0.002). The elements classification is in accordance with Campana classification's published in 1999.

Stable isotopic composition

Otoliths were cleaned and weighed to ensure an adequate sample mass of carbonate for isotopic analysis. To avoid possible contamination by organic matter (< 1 wt %), the samples were baked at 380 °C for 45 minutes (Blamart et al. 2002). All isotope analyses were carried out on a Finnigan Mat Delta + mass spectrometer coupled with an automated preparation line.

The results are given in the conventional (δ ‰) notation expressed in parts per mil against the V-PDB standard (Vienna Pee Dee Belemnite: Coplen et al. 1993) where:

$$\delta_{sample} = \left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1 \right) \times 10^3$$

Reproducibility was 0.04‰ and 0.05‰ respectively for the carbon and the oxygen isotopes. Variation in the isotopic signatures in otoliths was estimated using the coefficient of variation (CV $\delta^{18}\text{O}$ and CV $\delta^{13}\text{C}$).

$$CV\delta X = \frac{sd_x * 100}{\bar{m}_x}$$

where sd_x was the standard deviation of samples and \bar{m}_x the mean of samples.

Data analysis

Variations in stable isotopic ratios ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$) and elemental composition in otoliths according to fish size were analysed with Pearson linear correlation. Differences between sites in $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ ratios were analysed separately by ANCOVA with total fish length (TL) as a covariate to remove the effect of fish size and site as a factor. Similar to (Rooker et al. 2001), the size effect was removed for elements (otolith weight was used as a proxy for fish size) to ensure that differences in fish size among samples did not interfere with any site-specific differences in otolith chemistry. Concentrations of elements were weight-detrended by subtraction of the common within-group linear slope from the observed concentration (concentration – bi otolith weight) where bi is the slope of the linear regression between element concentration and the otoliths weight. Element concentrations were then analysed with ANOVA to test the site differences. All site differences were tested with Fisher LSD post-hoc tests. Before statistical testing, residuals were examined for normality and homogeneity among factor levels. Within-group distribution and variance were examined and ln-transformations were used in occasional cases to meet parametric assumptions.

To investigate the validity of predefined groups (sampling sites and seasons), canonical discriminant analyses (CDAs) were performed with chemical elements or isotopic ratios associated with sites as variables. The performance of the CDA was assessed with the Wilk's λ . This statistic is the ratio of the intragroup variance to the total variance, and provides an objective means of calculating the chance-corrected percentage of agreement between real and predicted group membership (Titus et al. 1984). The values of Wilk's λ range from zero to one: the closer the Wilk's λ is to zero, the more accurate is the

discriminating power of the CDA. The two principal discriminant functions were characterised by linear combinations of variables. To validate the performance of the CDA, a leave-one-out cross-validation statistic was used (Ramsay & Silvéman 2005).

Results

Variations of isotopic ratios and elemental composition with fish size.

The elemental and isotopic compositions of otoliths showed significant relationships with fish size (Table II). A positive linear relationship for $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, Sr and Co, a negative linear relationship for Ca, Mg, Mn, Fe, Al, and Cd, and no relationship for Li, Cu, Ba and Pb were observed.

Table II: Results of linear regressions between elemental composition (presented as a function of their atomic masses) and isotopic ratios and fish size (TL); and one-way ANCOVAs and ANOVAs. NS = non significant, *post hoc* results are presented on Figure 2.

	Pearson		ANCOVA (site effect)		ANOVA (site effect)	
	r	p	r	p	F	p
$\delta^{13}\text{C}$	0.576	<0.001	24.24	<0.001		
$\delta^{18}\text{O}$	0.698	<0.001	29.31	<0.001		
Li	0.18	NS			0.65	NS
Mg	-0.80	<0.001			12.29	<0.001
Al	-0.32	<0.05			1.68	NS
Ca	-0.73	<0.001			5.61	<0.001
Mn	-0.61	<0.001			6.68	<0.001
Fe	-0.67	<0.001			5.59	<0.001
Co	0.76	<0.001			124.63	<0.001
Cu	0.25	NS			2.78	<0.05
Sr	0.60	<0.001			10.81	<0.001
Cd	-0.29	<0.05			1.98	<0.05
Ba	-0.15	NS			3.00	<0.05
Pb	0.24	NS			1.04	NS

Differences in elemental composition

Elemental composition of otoliths has shown the presence of one major element (Ca), one minor element (Sr) and ten trace elements (Mg, Mn, Ba, Li, Fe, Al, Co, Cu, Cd and Pb: Fig. 2). Several differences between sites were observed for Ca, Sr, Mg, Ba, Mn, Fe, Co, Cu, and Cd (Table II, Fig. 2). However, site differences for each element considered separately are difficult to interpret, as no particular pattern was observed for the vast majority of these elements except for Sr and Co, which both showed significant increases from Mauguio Spring towards Saintes-Maries.

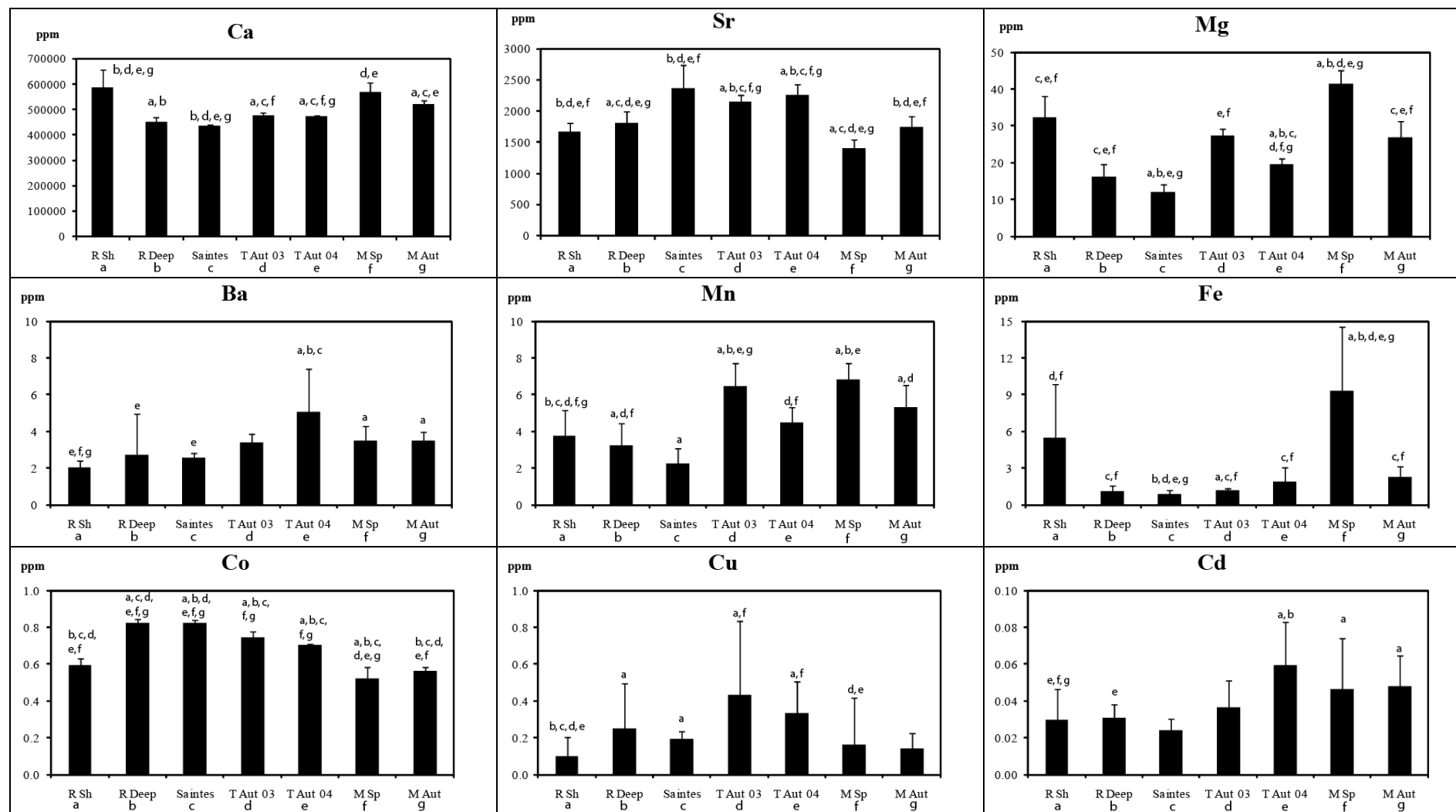


Figure 2: Mean (\pm sd) of elements and isotopic ratios by site. Each site was assigned a letter (a = Rhône Shallow, b = Rhône Deep, c = Saintes-Maries, d = Thau Autumn 2003, e = Thau Autumn 2004, f = Mauguio Spring, g = Mauguio Autumn), letters in graphics showed significant differences between each site and the others (referenced by their letter) as calculated by ANOVAs LSD *post-hoc*.

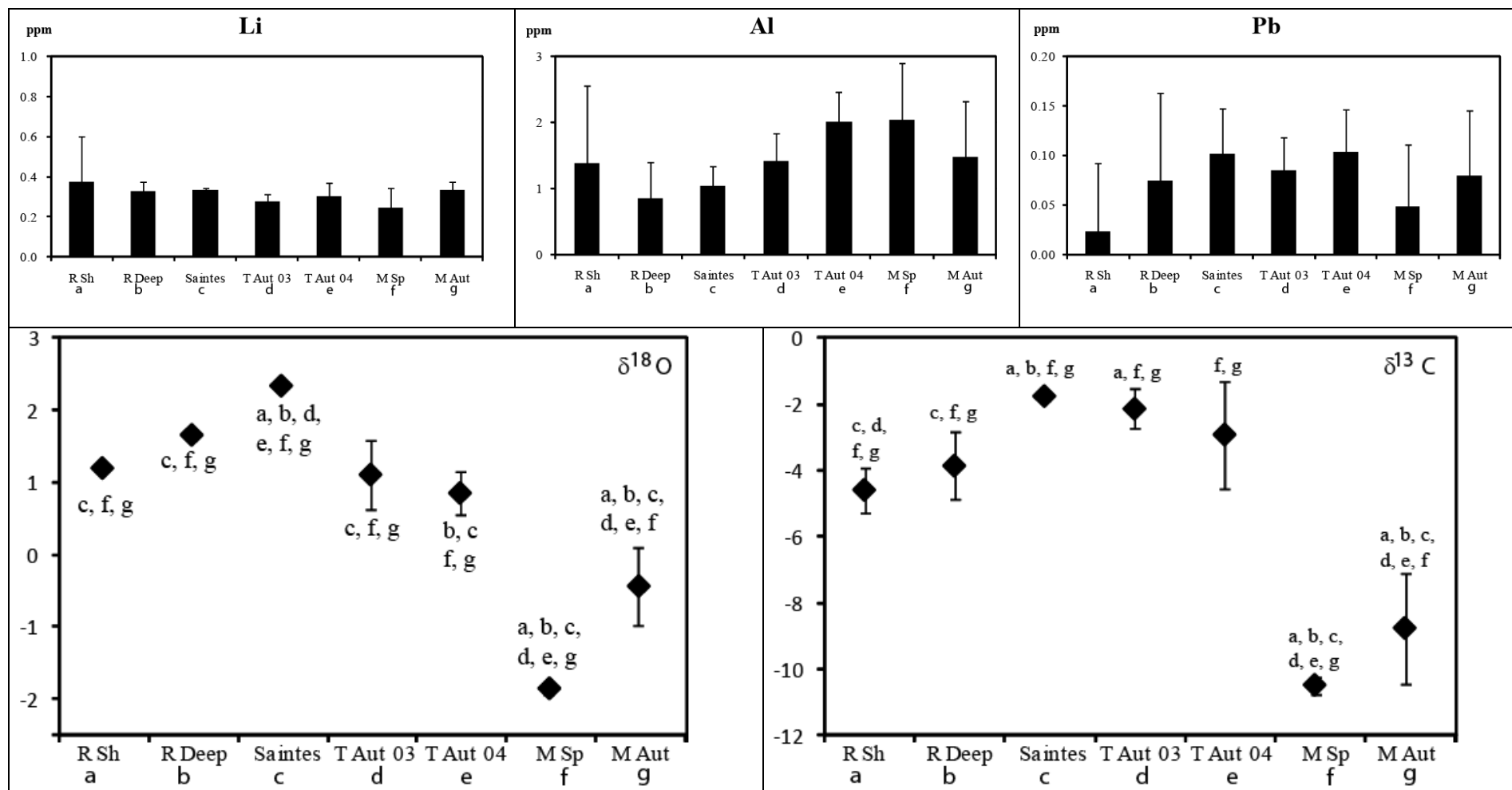


Figure 2 continued

The first two functions of the CDA were significant (Fig. 3). Individuals were correctly reclassified in 84.9% of cases (Table III). The first two discriminant functions represented 92.2% of the total variability (Table IV). The CDA highlighted a first group by pooling together individuals from Saintes-Maries and deep waters off the Rhône River mouth (30 - 70 m), a second group composed of individuals from Thau Coastal Lagoon (both years) and a third group made up of individuals from the shallow waters off the Rhône River mouth (5 - 15 m) and from Mauguio Coastal Lagoon (both seasons) (Fig. 3). The first discriminant function broadly discriminated between sites according to depth and was driven mainly by Co (Table III). This result shows that fish are associated with specific elemental composition, depending on site. Site separation on the first axis was the greatest (74.7% of variability) with sites being characterised by several elements.

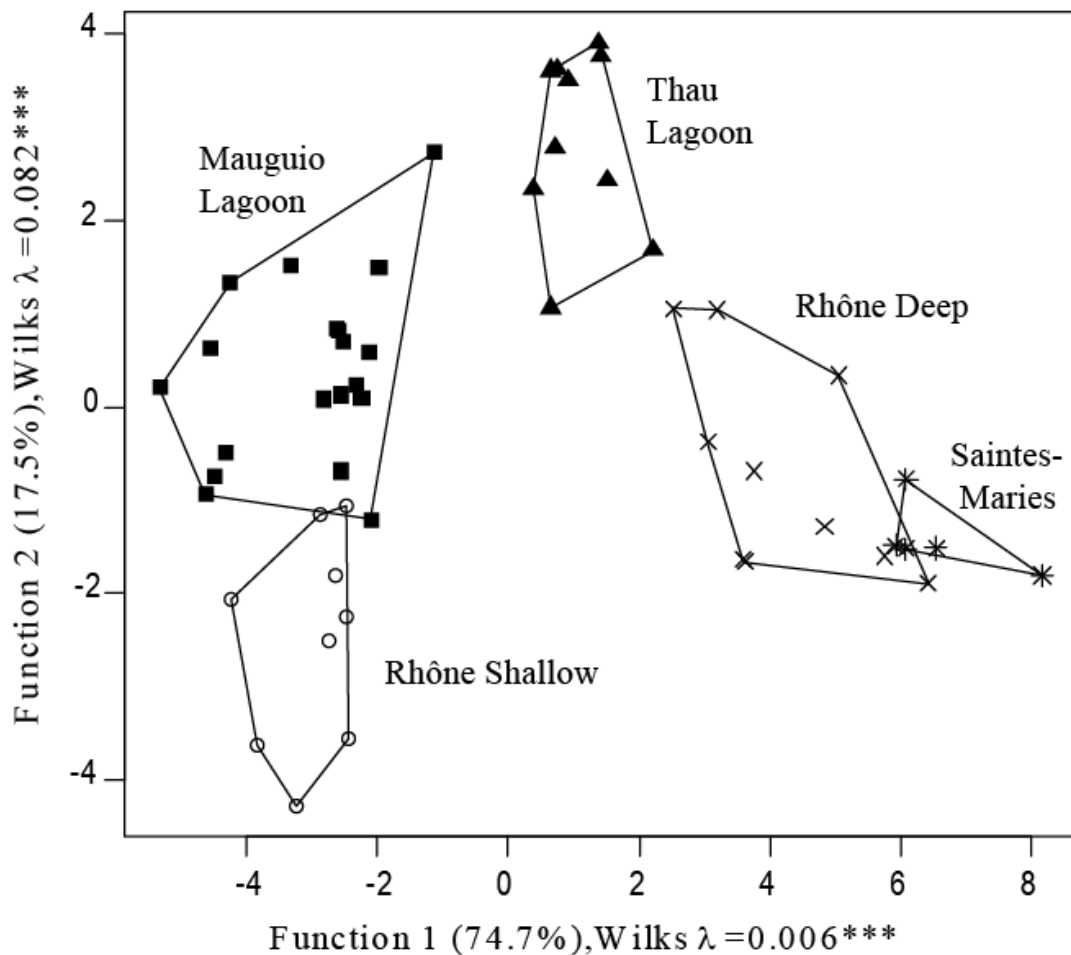


Figure 3: Plot of the CDA realized with multi-element fingerprints in otoliths. (*) Saintes-Maries, (×) Rhône Deep, (○) Rhône Shallow, (▲) Thau Lagoon (Autumns 2003/2004), (■) Mauguio Lagoon. Results of cross-validation in percent are shown in Table IV.

Table III: Percentage success rate reclassifying sole to capture site using a cross-validated CDA and whole otolith elemental concentrations. Rows represent actual groups while columns represent predicted groups. Correct classifications are given in bold characters.

	Predicted					Total
	Rhône Shallow	Rhône Deep	Thau	Saintes-Maries	Mauguio	
Rhône Shallow	89	0	0	0	11	100
Rhône Deep	0	60	20	20	0	100
Thau	0	0	100	0	0	100
Saintes-Maries	0	20	0	80	0	100
Mauguio	5	0	5	0	90	100

Table IV: Results of CDAs realized on elemental composition (EC) and isotopic ratios (I). Coefficient driven functions 1 and/or 2 are presented in bold characters.

	Wilks λ	p value	Variability in %	Function standardized coefficient								
				Ca	Sr	Mg	Ba	Mn	Fe	Co	Cu	Cd
EC												
Function 1	0.006	<0.001	74.7	-0.249	-0.009	0.089	0.216	-0.680	0.510	1.079	-0.170	0.310
Function 2	0.082	<0.001	17.5	-0.956	0.462	0.177	0.184	0.642	-0.132	-0.950	0.266	0.579
I				$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$							
Function 1	0.020	<0.001	88.7	0.103	0.929							
Function 2	0.331	<0.001	11.3	1.331	-0.959							

For example, the deep waters off the Rhône River mouth, Saintes-Maries and Thau are characterised by higher concentration of cobalt. The second discriminant function, driven principally by Mn, Sr, Cd (Table IV), separated individuals collected in coastal lagoons from individuals coming from marine environments. This second function represented only 17.5% of variability and had a lower importance than the first one. However, this axis shows that fish from both coastal lagoons (Thau and Mauguio) were associated with Mn, Sr and Cd to a similar degree, whereas fish from marine environments were only slightly associated (had low CDA function coefficients) with Ca, Co and Fe (Table IV).

Differences in $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ ratios

Values of $\delta^{18}\text{O}$ ratios ranged from -1.92 to 2.40 ‰ (Table V). The ANCOVAs showed significant differences in signatures according to site (Table II, Fig. 2). The oxygen ratios separated all sites significantly, with the exception of the Rhône River mouth (Shallow and Deep) and Thau. The $\delta^{13}\text{C}$ signatures varied from -0.26 to -11.52 ‰ and significant differences were found between all sites, except between Thau and Saintes-Maries (Table II, Fig. 2).

Table V: Mean (\pm sd) otolith $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ for *Solea solea* caught from 4 sites in the NW Mediterranean expressed in ‰ versus PDB. Variations in ratios are indicated by the coefficient of variation (CV).

Site and date	N	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	CV $\delta^{18}\text{O}$	CV $\delta^{13}\text{C}$
Mauguio: spring 2004	6	-1.86 (\pm 0.07)	-10.50 (\pm 0.27)	3.65	2.38
Mauguio: autumn 2004	7	-0.44 (\pm 0.59)	-8.78 (\pm 1.81)	123.70	19.05
Thau: autumn 2003	4	1.11 (\pm 0.56)	-2.13 (\pm 0.69)	4.87	15.04
Thau: autumn 2004	4	0.86 (\pm 0.35)	-2.92 (\pm 1.86)	3.58	26.10
Rhône River mouth: Shallow; spring	3	1.20 (\pm 0.07)	-4.59 (\pm 0.85)	43.54	28.06
Rhône River mouth: Deep; spring	3	1.66 (\pm 0.03)	-3.86 (\pm 1.23)	35.54	55.27
Saintes-Maries: Deep; spring	3	2.35 (\pm 0.06)	-1.75 (\pm 0.19)	2.13	9.12

Overall, two main groups of *S. solea* were differentiated by CDA undertaken with isotopic ratios and by $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{18}\text{O}$ plot (Fig. 4a, b), with individuals correctly reclassified to 86.7% (Table VI). The first discriminant function, driven principally by $\delta^{13}\text{C}$, represented the majority of variability (88.7%) and separated one group which concerned fish from lagoonal brackish waters (Mauguio: $-1.92 < \delta^{18}\text{O} < 0.39\text{‰}$ and $-11.52 < \delta^{13}\text{C} < -6.13\text{‰}$). The other group included fish from marine waters (Rhône River mouth, Saintes-Maries) and higher salinity lagoonal waters of Thau ($0.58 < \delta^{18}\text{O} < 2.40\text{‰}$ and $-5.55 < \delta^{13}\text{C} < -0.26$). Moreover, the isotopic ratios of fish from Mauguio Spring and Saintes-Maries presented low CV,

whereas individuals from Mauguio Autumn, Thau and Rhône River mouth had higher CV (Table V).

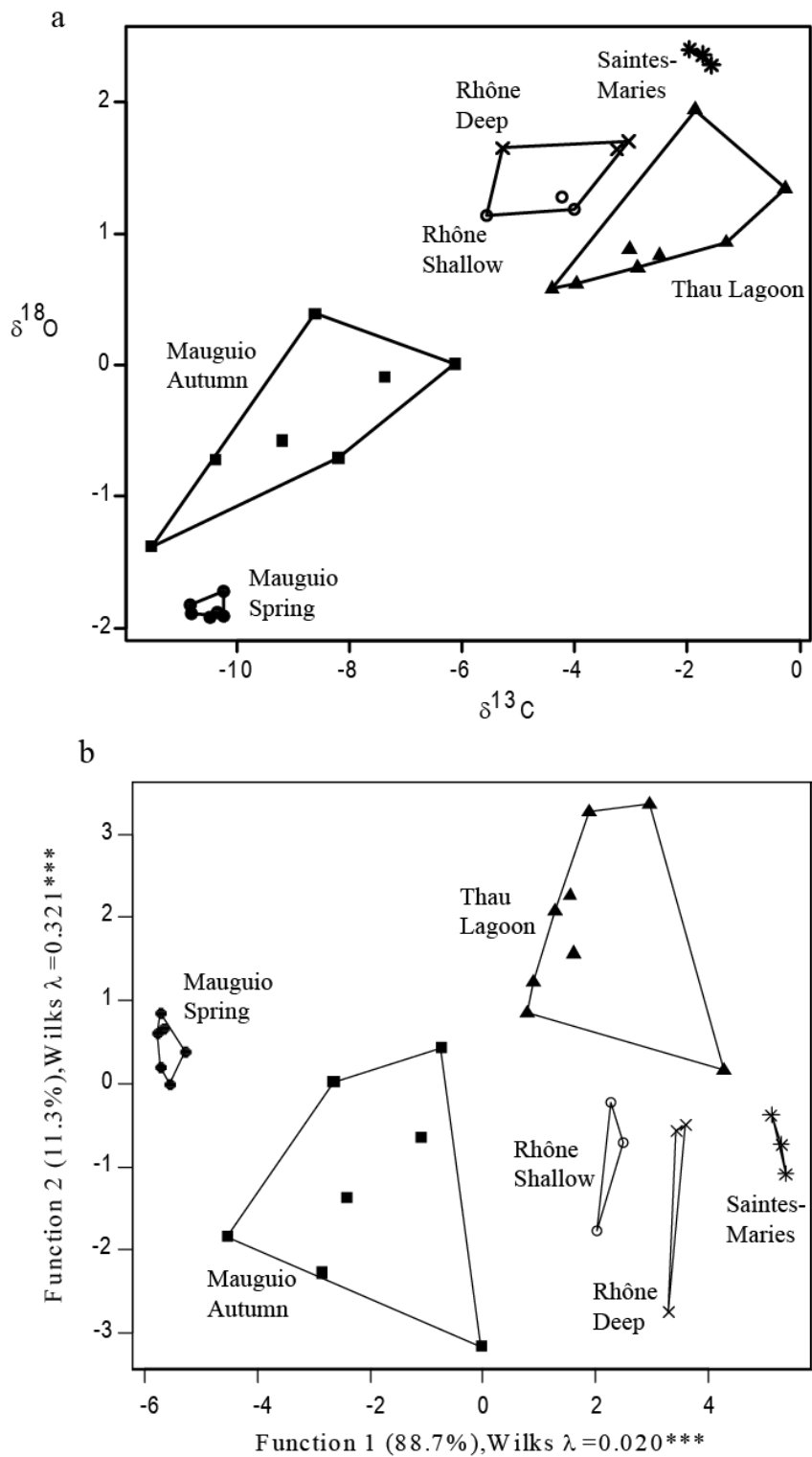


Figure 4: Plot of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ ratios of fish otoliths from the different sites (a) and plot of the CDA realized with $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ ratios of fish otoliths from the different sites (b): (*) Saintes-Maries, (x) Rhône Deep, (o) Rhône Shallow, (\blacktriangle) Thau Autumns 2003/2004, (\bullet) Mauguio Spring, (\blacksquare) Mauguio Autumn. Results of cross-validation in percent are shown in Table IV.

Table VI: Percentage success rate reclassifying sole to capture site using a cross-validated CDA and whole otolith isotopic ratios. Rows represent actual groups while columns represent predicted groups. Correct classifications are given in bold characters.

	Predicted						Total
	Rhône Shallow	Rhône Deep	Thau	Saintes-Maries	Mauguio Spring	Mauguio Autumn	
Rhône Shallow	100	0	0	0	0	0	100
Rhône Deep	33.3	66.7	0	0	0	0	100
Thau	0	12.5	100	0	0	0	100
Saintes-Maries	0	0	0	100	0	0	100
Mauguio Spring	0	0	0	0	100	0	100
Mauguio Autumn	14.3	0	0	0	14.3	71.4	100

Temporal variations

Elemental composition and isotopic ratios (Fig. 2) showed temporal variations. Fish from Thau showed no significant variation in $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$, Ba, Sr, Co, Fe, Al, Pb and Li during the two years studied (Fig. 2). However, a decrease of Mg and Mn and an increase of Cd were observed in fish in autumn 2004.

Otoliths of common sole leaving the Mauguio Coastal Lagoon in autumn showed an increase of $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ ratios and an increase in Sr and Co, while conversely, a decrease of Mg, Mn and Fe was observed (Table III, fig. 2).

Discussion

Many marine applications of multi-element otolith composition analysis have been published (Gillanders & Kingsford 1996, Campana et al. 2000, Gillanders 2002), but few studies have investigated concomitantly the use of stable isotope ratios (oxygen and carbon) and elemental composition (Kerr et al. 2007). Our study, using both elemental chemistry and isotopic ratios makes it possible to clearly distinguish between several groups of *Solea solea* in NW Mediterranean coastal ecosystems.

Influence of fish size

Several elements and stable isotopic ratios have been related to fish size. Some of them such as $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, Sr and Co increased with fish size, whereas Ca, Mg, Mn, Fe, Al and Cd decreased. The common sole's life cycle in the NW Mediterranean Sea is characterised by

an ontogenetic shift in habitat. Juveniles inhabit shallow marine waters or coastal lagoons, whereas adults inhabit deeper marine environments (Salen-Picard et al. 2002). The $\delta^{18}\text{O}$ in otoliths increases with decreasing water temperature and unchanged salinity (Panfili et al. 2002, Høie et al. 2004a, b). As the common sole grows, it migrates to deep waters where it is more likely to encounter colder temperatures than in shallow waters. This species uses shallow marine waters and coastal lagoons primarily in late spring, summer and early autumn, when it is exposed to elevated water temperatures ($> 20^\circ\text{C}$). After this period, migrations occur to deeper marine waters where temperature is lower ($12 - 14^\circ\text{C}$ at 70 m). The carbon in the otolith has two origins: firstly, from the metabolism and secondly, from dissolved inorganic carbon (DIC) (Solomon et al. 2006). The isotopic signature of metabolic carbon due to prey of marine origin is higher than the signature of the prey using organic matter of terrestrial origin (Darnaude et al. 2004a, b). The signature of seawater DIC ranges between 0 and 2 ‰, whereas the signature of DIC of terrestrial origin (Rhône River) ranges between -10.2 and -9 ‰ (Aucour et al. 2003). Both possible origins of carbon are consistent with juveniles (from coastal lagoons or shallow water), which have a lower $\delta^{13}\text{C}$ than adults, due to the ontogenetic shift of habitat from coastal and shallow waters (which are exposed to terrestrial runoff) to deeper waters (which are not exposed to such inputs). The increase of other elements with increased fish size can probably be attributed to the same cause. Sr and Co are more concentrated in otoliths from marine environments than in those from brackish waters, whereas the opposite was observed for Mg and Mn (Panfili et al. 2002). These variations along with the increase in fish size were probably linked to the ontogenetic shift of their habitat. During the early life stage, the common sole inhabits shallow marine waters and coastal lagoons characterised by a lower concentration in Sr and Co than deeper marine waters and the opposite is observed for Mg and Mn.

The oxygen and carbon isotopic ratios differentiated between *S. solea* from brackish waters and those from seawaters. This shows a significant positive correlation between the $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotope compositions. Fractionation of oxygen isotopes in otolith carbonate appears to occur in equilibrium with the isotopic composition of the ambient seawater, and is governed by temperature, with higher $\delta^{18}\text{O}$ indicating cooler ambient temperature. The present observation of consistently higher $\delta^{18}\text{O}$ in waters off the Rhône River mouth, Thau and Saintes-Maries (which are deeper and /or higher salinity sites than Mauguio Lagoon), suggests that the two groups of *S. solea* encounter different types of seawater characteristics during their early-life history. A cline is observed from the more depleted values of both $\delta^{18}\text{O}$

and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic ratios that are encountered in small *S. solea* entering Mauguio Lagoon during spring, to the highest values in adults collected at Saintes-Maries. In these contrasted sites, it can be noted that $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures are essentially homogeneous between individuals (low CV), suggesting that individuals encountered similar water characteristics in the periods studied.

Inter-site characterisation

Otolith elemental fingerprint (chemical composition and isotope ratios) separated fish from both coastal lagoons. These differences confirmed that the environmental characteristics of each lagoon were sufficient to identify the origin of the fish. Moreover, spatial variations in otolith multi-elemental composition discriminated between *S. solea* from marine environments and those from coastal lagoons. Differences between these sites were characterised by Ba and Mn. Ba values from fish caught off the Rhône River mouth and Saintes-Maries were lower than those observed in fish from both coastal lagoons. Otoliths from shallow nurseries show high barium concentrations in various species (Hamer et al. 2006, Leakey et al. 2009, Cuveliers et al. 2010). Ambient barium sources include terrestrial runoff, groundwater, pollution or remobilisation from sediments (Hamer et al. 2006). The same comparison with Mn revealed higher values in both coastal lagoons than off the Rhône River mouth and at Saintes-Maries. High Mn values in otoliths have been observed for *Solea solea* in the Wadden Sea (Cuveliers et al. 2010), which is explained by an enrichment of Mn linked to increased microbial activity during summer. These results (Ba and Mn) strongly suggest that these two ratios could be used to characterise fish from waters having contrasting characteristics.

Moreover, otolith chemical composition enabled discrimination between individuals from marine sites (characterised by high cobalt) and those from Mauguio and from shallow waters off the Rhône River mouth (characterised by high magnesium). Fish from Thau were characterised by high values of strontium, manganese and cadmium. Cd and Mn concentrations are also higher in lagoonal waters than in sea waters, probably in relation to the enrichment in both dissolved and particulate elements of brackish lagoonal waters (Cuveliers et al. 2010). Cadmium has usually been associated with allochthonous inputs,

whereas manganese is associated with organic matter inputs (Péna & Picot 1991, Metzger et al. 2007). Both the coastal lagoons are exposed to the anthropogenic inputs associated with urbanisation and intensive agricultural activities in the whole coastal region. Mauguio is very close to the city of Montpellier (400,000 inhabitants including the suburbs: Mouillot et al. 2005) and Thau is surrounded by several small towns with a total of approximately 90,000 inhabitants. Moreover, the human population increases considerably in summer with tourism activities around both lagoons. Both lagoons thus accumulate pollution from urban and agricultural activities through surface runoff. In addition, chemical elements drain into the lagoons from rivers. Péna & Picot (1991) showed that Thau sediments were principally composed of silts (45%), and that cadmium was located in the vicinity of the major river flowing into the lagoon. Roussiez et al. (2006) have shown that metal contamination (cadmium) has accumulated in the silt fraction in the direct vicinity of the Rhone River mouth. Differences in metal concentrations of otoliths have provided the basis for a tag with which to discriminate between marine *S. solea* from coastal and lagoonal waters. Detritivorous polychaetes are abundant in coastal lagoons (Duport et al. 2007) where they constitute the major part of the *S. solea* diet (Darnaude et al. 2001). Consequently, these invertebrates have been clearly identified as the major pathway for the transfer of organic matter into food webs which terminate with the common sole (Darnaude et al. 2004b). Recently, Amiard et al. (2007) have shown a bioaccumulation of cadmium in a polychaete, *Nereis deversicolor*, in relation with increasing concentrations of labile cadmium in sediment. It is thus likely that metal contamination from sediment to *S. solea* could occur through the trophic network, *via* detritivorous polychaetes. However, an incorporation of Cd based on the incorporation through dissolved inorganic materials from sediment resuspension could be another hypothesis.

The two depths studied off the Rhône River mouth showed differences in cobalt and strontium levels. Strontium concentrations detected are in accordance with levels reported in other studies (de Pontual et al. 2000, Cuveliers et al. 2010) which thus reinforces the potential of such tags as possible markers of environmental conditions encountered by individuals during their life span. Sr varies in relation to salinity, and is lower in brackish waters than in seawaters (Limburg 1995, Campana 1999, Secor & Rooker 2000). The differences observed off the Rhône River mouth reflect the fact that shallow water fish were exposed to lower salinity water than were individuals from deeper water. Roussiez et al. (2006) have shown

that cobalt is associated with clays mostly in deep waters, which is consistent with the pattern we have found.

Temporal variations

Chemical and isotopic compositions of common sole otoliths showed little variation between the two years studied in Thau Coastal Lagoon. This shows that fish had been exposed to generally homogenous conditions during this period in this coastal lagoon. As a result, otolith elemental composition may be utilisable as a tracer in adult populations of fish that have used this lagoon as a nursery ground. However several studies have shown that group-specific variation in elemental composition is more the norm than the exception (Thorrold et al. 1997, Campana et al. 2000). So the homogeneity observed in Thau Coastal Lagoon could have varied in other years. The ability to use this elemental composition as a biological marker was possible only for fish that used Thau Coastal Lagoon during the two years studied.

Concentrations of elements differed between otoliths of sole entering and otoliths of sole leaving Mauguio Coastal Lagoon. Sr increases with salinity (Zimmerman 2006): the increase observed in otoliths of sole leaving the lagoon reflected its increasing salinity during summer, probably due to the combination of evaporation and the diminished water levels of the small inflow rivers (IFREMER 2008). $\delta^{18}\text{O}$ is negatively correlated with temperature and positively correlated with salinity (Panfili et al. 2002). The increase observed in otoliths from sole leaving the lagoons thus reflected the increase of salinity in lagoons during summer. In otoliths, $\delta^{13}\text{C}$ reflects the metabolism (diet) and dissolved inorganic carbon (DIC) signatures (Solomon et al. 2006). The $\delta^{13}\text{C}$ increase in autumn could thus reflect both a change in diet due to the different prey eaten in seawater as opposed to lagoon food webs (Rosenberg et al. 2003), and also lagoon DIC signatures. $\delta^{13}\text{C}$ ratios in Mauguio seemed surprising. In fact, $\delta^{13}\text{C}$ ratios of sole entering (spring) were lower than those observed in marine sole (Saintes-Maries). These differences can be explained by an exceptional impact of the Rhône River during the larval stage of these sole. Indeed, during the winter 2003-2004, the Rhône River experienced a 100-year return flood (Miralles et al. 2006) which severely impacted the Gulf of Lions and consequently, the sole. Cadmium has been associated with allochthonous inputs, and the increase of concentration observed in sole leaving the lagoons was associated with

these inputs. Finally, the decrease of magnesium observed appears to have been due to metabolic effects during the transport of ions across membranes or in blood plasma (Martin & Thorrold 2005). In fact, magnesium in otoliths is negatively correlated with somatic growth rate and otolith precipitation (Martin & Thorrold 2005), which decreases with age.

In conclusion, several chemical elements and isotopic ratios can be used as markers of various life phases of *Solea solea* in the NW Mediterranean. Indeed, these markers have permitted a discrimination between fish from each nursery and have showed differences between environments used by juveniles and adults. These tags can also be used as potential tracers of fish movements between various stages and/or at different sites. Further research is needed to better assess the connectivity among populations of this valuable fish species in the Mediterranean.

Acknowledgements: This study represents a portion of the first author's PhD thesis and is financed by the Conseil Régional Provence Alpes-Côtes d'Azur, the Fondation Total, the Agence de l'Eau Rhône Méditerranée-Corse and is a part of the ANR program "LAGUNEX". Dominique Blamart thanks CEA for analytical support. We thank Mrs Rachel Mackie, as a native English speaker, for proof-reading the manuscript, as well as the anonymous reviewers for their useful comments. We thank Mrs Carmen Palacios for the Spanish abstract translation.

6.4. Résultats des analyses isotopiques et des analyses de formes

6.4.1. Ratios isotopiques

- Comparaisons intersites de ratios isotopiques

Les ratios en isotopes stables du carbone et de l'oxygène ont été analysés sur les bords des otolithes des soles capturées dans les lagunes, devant le Rhône (10 et 30-70 m) ainsi que dans les autres zones du golfe du Lion afin de caractériser les signatures des différents sites (Figure 6.5 et 6.6).

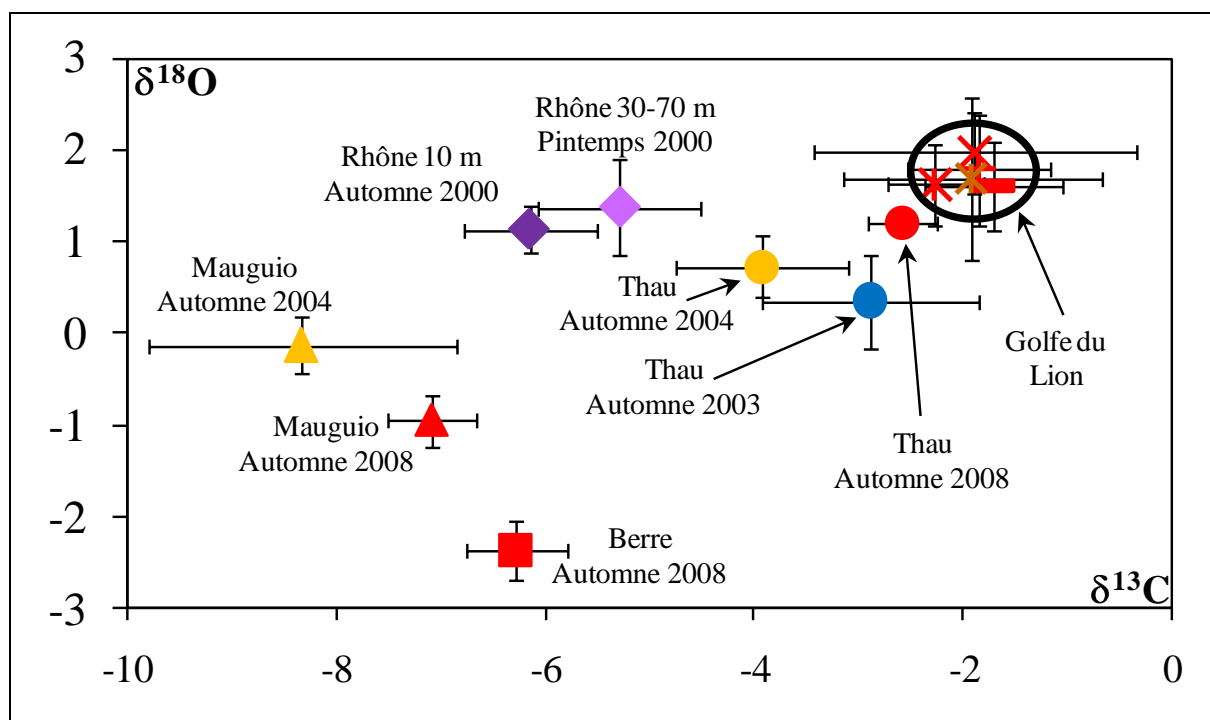


Figure 6.5 : Ratios en isotopes stables du carbone et de l'oxygène (moyenne \pm écart-type) durant le dernier mois de vie (bord de l'otolithe) des soles capturées à Thau ($n = 6$ par an, \circ), Mauguio ($n = 6$ par an, Δ), Berre ($n = 6$, \square), Rhône 10 m ($n = 6$, \diamond), Rhône 30-70 m ($n = 6$, \diamond), ainsi qu'à différents sites du golfe du Lion : Saintes-Maries ($n = 6$ par an, $*$), Port-la-Nouvelle ($n = 5$, $+$), Port-Vendres ($n = 5$, $-$) et Marseille ($n = 5$, x).

Les soles capturées dans les différents sites du golfe du Lion n'ont pas montré de différences significatives entre elles à la fois pour le $\delta^{18}\text{O}$ et le $\delta^{13}\text{C}$ (Tableau 6.7 et 6.8). En revanche, les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène des otolithes des soles marines ont montré des différences significatives avec ceux des soles des nurseries (Tableau 6.7 et 6.8). En effet, le $\delta^{18}\text{O}$ et le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles des différents sites du golfe du Lion ont été supérieurs à ceux des soles de Berre et Mauguio en 2008 ($\delta^{18}\text{O}$: KS Z = 0,96 $p > 0,05$; ANOVA F = 41,31 $p < 0,001$, $\delta^{13}\text{C}$: KS Z = 1,06 $p > 0,05$; KW H = 60,99 $p < 0,05$). Le $\delta^{18}\text{O}$

des soles capturées à Thau a été significativement inférieur uniquement à celui des soles de Marseille, mais n'a pas différé des autres sites du golfe du Lion. Les soles capturées dans le panache de dilution du Rhône n'ont pas montré de différence significative entre les deux profondeurs.

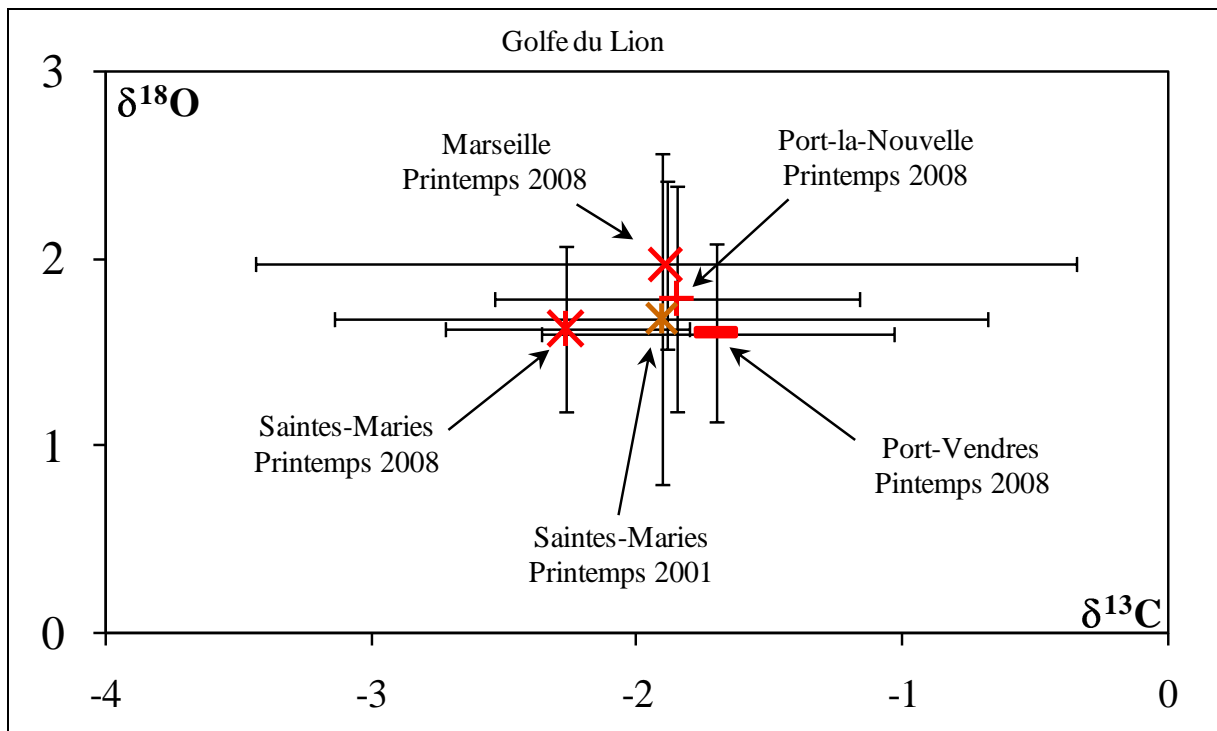


Figure 6.6 : Zoom sur les ratios en isotopes stables du carbone et de l'oxygène (moyenne \pm écart-type) durant le dernier mois de vie (bord de l'otolithe) des soles capturées dans différents sites du golfe du Lion : Saintes-Maries (*), Port-la-Nouvelle (+), Port-Vendres (-) et Marseille (x).

– Comparaison interannuelle de ratios isotopiques

Le $\delta^{18}\text{O}$ des soles de Berre et de Mauguio (2008 et 2004) a été significativement inférieur à celui des soles capturées dans le panache de dilution du Rhône aux deux profondeurs (Tableau 6.7). Ces dernières n'ont pas montré de différences significatives avec les soles de Port-Vendres 2008, Saintes-Maries 2008, de Thau automne 2008 (Tableau 6.7). Celles capturées en 2003 et 2004 ont montré des $\delta^{18}\text{O}$ inférieurs à celles du panache du Rhône (hormis Thau Automne 2004 et Rhône 10 m). Les soles capturées à Port-la-Nouvelle en 2008 ainsi qu'aux Saintes-Maries en 2001 ont présenté des $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes supérieurs à celles du Rhône 10 m, alors que celles de Marseille ont montré des $\delta^{18}\text{O}$ supérieurs à ceux du Rhône, aux deux profondeurs (Tableau 6.7).

Le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles capturées dans le panache de dilution du Rhône n'a pas montré de différence significative entre les deux profondeurs (Tableau 6.8), ni avec les soles

de Berre 2008. Par contre, le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles du panache de dilution du Rhône a été supérieur à ceux des soles de Mauguio et inférieur à ceux de tous les sites du golfe de Lion et de Thau (Tableau 6.8).

Tableau 6.7 : Comparaison des valeurs en $\delta^{18}\text{O}$ des bords des otolithes des soles par ANOVA de Kruskal-Wallis avec *post-hoc* LSD de Fischer. ns = non significatif, $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) et $p < 0,001$ (***), Print. = printemps, Aut. = Automne. (-) est utilisé pour les comparaisons non effectuées.

	Rhône 10m Print. 2000	Rhône 70m Print. 2000	Saintes- Maries Print. 2008	Marseille Print. 2008	Port-la- Nouvelle Print. 2008	Port- Vendres Print. 2008	Saintes- Maries Print. 2001	Thau Aut. 2008	Mauguio Aut. 2008	Berre Aut. 2008	Thau Aut. 2004	Mauguio Aut. 2004
Rhône 70m Print. 2000	ns											
Saintes- Maries Print. 2008	ns	ns										
Marseille Print. 2008	**	**	ns									
Port-la- Nouvelle Print. 2008	*	ns	ns	ns								
Port- Vendres Print. 2008	ns	ns	ns	ns	ns							
Saintes- Maries Print. 2001	*	ns	ns	-	-	-						
Thau Automne 2008	ns	ns	ns	*	ns	ns	-					
Mauguio Aut. 2008	***	***	***	***	***	***	-	***				
Berre Aut. 2008	***	***	***	***	***	***	-	***	***			
Thau Aut. 2004	ns	*	-	-	-	-	-	ns	-	-		
Mauguio Aut. 2004	***	***	-	-	-	-	-	-	***	-	***	
Thau Aut. 2003	**	***	-	-	-	-	-	*	-	-	ns	-

Tableau 6.8 : Comparaisons des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des bords des otolithes des soles par ANOVA de Kruskal-Wallis avec *post-hoc* U de Mann-Whitney. ns = non significatif, $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) et $p < 0,001$ (***), Print. = printemps, Aut. = Automne. (-) est utilisé pour les comparaisons non effectuées.

	Rhône 10m Print. 2000	Rhône 70m Print. 2000	Saintes- Maries Print. 2008	Marseille Print. 2008	Port-la- Nouvelle Print. 2008	Port- Vendres Print. 2008	Saintes- Maries Print. 2001	Thau Aut. 2008	Mauguio Aut. 2008	Berre Aut. 2008	Thau Aut. 2004	Mauguio Aut. 2004
Rhône 70m Print. 2000	ns											
Saintes- Maries Print. 2008	**	**										
Marseille Print. 2008	**	**	ns									
Port-la- Nouvelle Print. 2008	**	**	ns	ns								
Port-Vendres Print. 2008	**	**	ns	ns	ns							
Saintes- Maries Print. 2001	**	**	ns	-	-	-						
Thau Automne 2008	**	*	ns	ns	ns	ns	-					
Mauguio Aut. 2008	**	**	**	**	**	**	-	*				
Berre Aut. 2008	ns	ns	**	**	**	**	-	*	*			
Thau Aut. 2004	**	*	-	-	-	-	-	ns	-	-		
Mauguio Aut. 2004	*	*	-	-	-	-	-	-	ns	-	**	
Thau Aut. 2003	**	**	-	-	-	-	-	ns	-	-	ns	-

6.4.2. Analyses de forme des otolithes

– Comparaison spatiale

Les analyses de forme menées sur les otolithes des soles capturées dans le golfe du Lion en 2008 ont montré une claire discrimination en fonction des zones (Figure 6.7) avec un taux de reclassement de 100% au sein de chacun des groupes. En effet, la première fonction discriminante a représenté 54,4% de la variabilité de forme des otolithes et a permis une séparation des soles de l'Est du golfe du Lion et de Marseille de celles de l'Ouest et surtout de celles du Centre du golfe. La seconde fonction discriminante (28,8% de la variabilité) a permis la séparation des soles de l'Est du golfe du Lion de celles de Marseille.

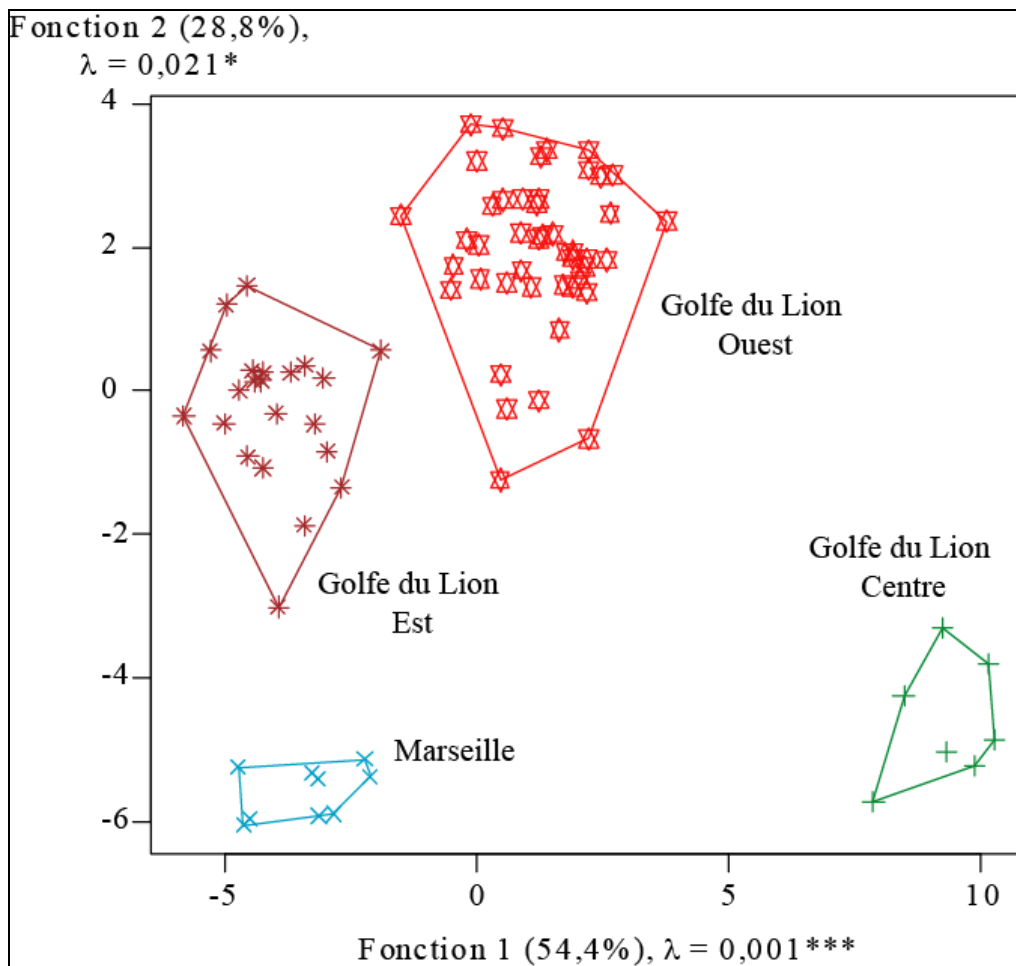


Figure 6.7 : Analyse discriminante basée sur l'analyse de forme des otolithes des soles capturées en 2008 à Marseille (n = 9, x), dans le golfe du Lion Ouest (n = 45, x), Centre (n = 7, +) et Est (n = 22, *).

L'analyse en composantes principales des coordonnées ($x(t)$ et $y(t)$) des otolithes droits des soles, les quatre sites confondus, a permis d'observer que les zones de variabilité de la forme des otolithes étaient concentrées dans la partie postérieure de l'otolithe (Figure 6.8). En effet, la première composante principale a représenté 49,6% de la variabilité et a montré qu'un allongement du post-antirostre était couplé à un rétrécissement de ce dernier et d'une diminution de la longueur du post-rostre ; et qu'inversement un allongement du post-rostre était accompagné d'une diminution de la longueur et un élargissement du post-antirostre. La seconde source de variabilité (22,1%) a montré qu'un allongement de la longueur antéropostérieure des otolithes était accompagné d'une relative diminution de la largeur des otolithes.

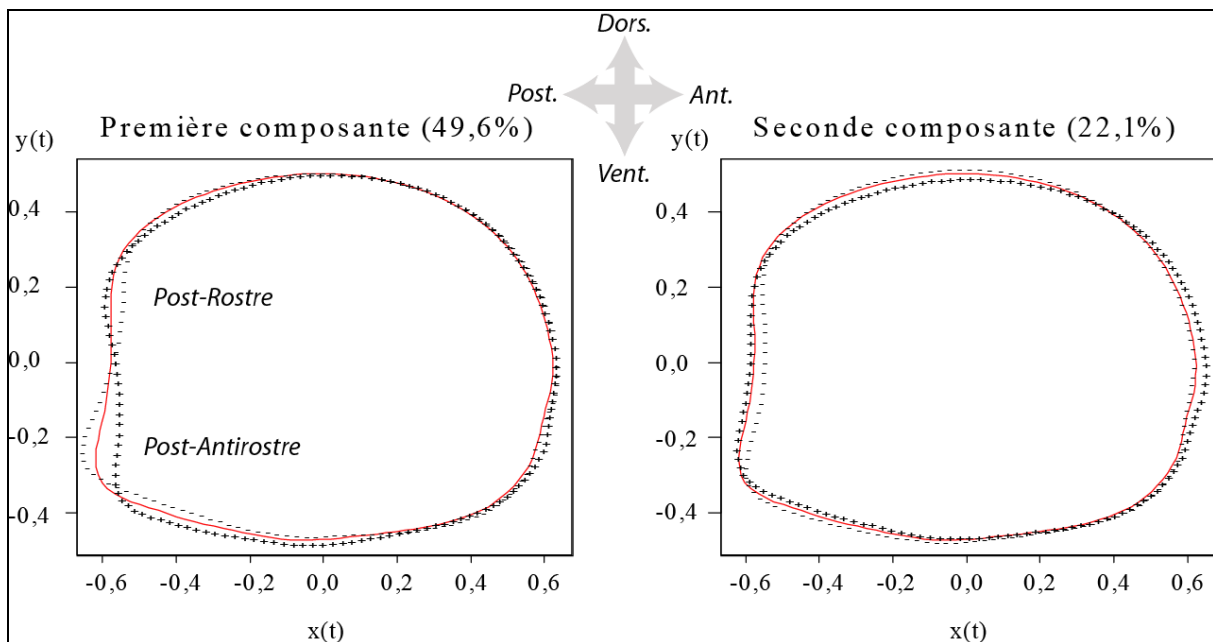


Figure 6.8 : Représentation graphique des fonctions $x(t)$ et $y(t)$ pour les deux premières sources de variabilité de l'analyse en composantes principales des otolithes droits des soles capturées dans le golfe du Lion en 2008, tous sites confondus. (—) Otolithe moyen, (+) variations de $x_+(t)$ et $y_+(t)$, (-) variations de $x_-(t)$ et $y_-(t)$. *Post.* = face postérieure, *Ant.* = face antérieure, *Dors.* = face dorsale et *Vent.* = face ventrale.

Les otolithes des soles du golfe du Lion en 2008 n'ont montré que de faibles différences de forme entre les otolithes moyens des soles de Marseille et de l'Est du golfe (Figure 6.9A) ainsi qu'entre ceux des soles du Centre et de l'Ouest (Figure 6.9B). En effet, les otolithes des soles de Marseille ont été antéropostérieurement plus courts que ceux de l'Est, alors que les soles du Centre du golfe ont présenté le post-antirostre le plus élargi.

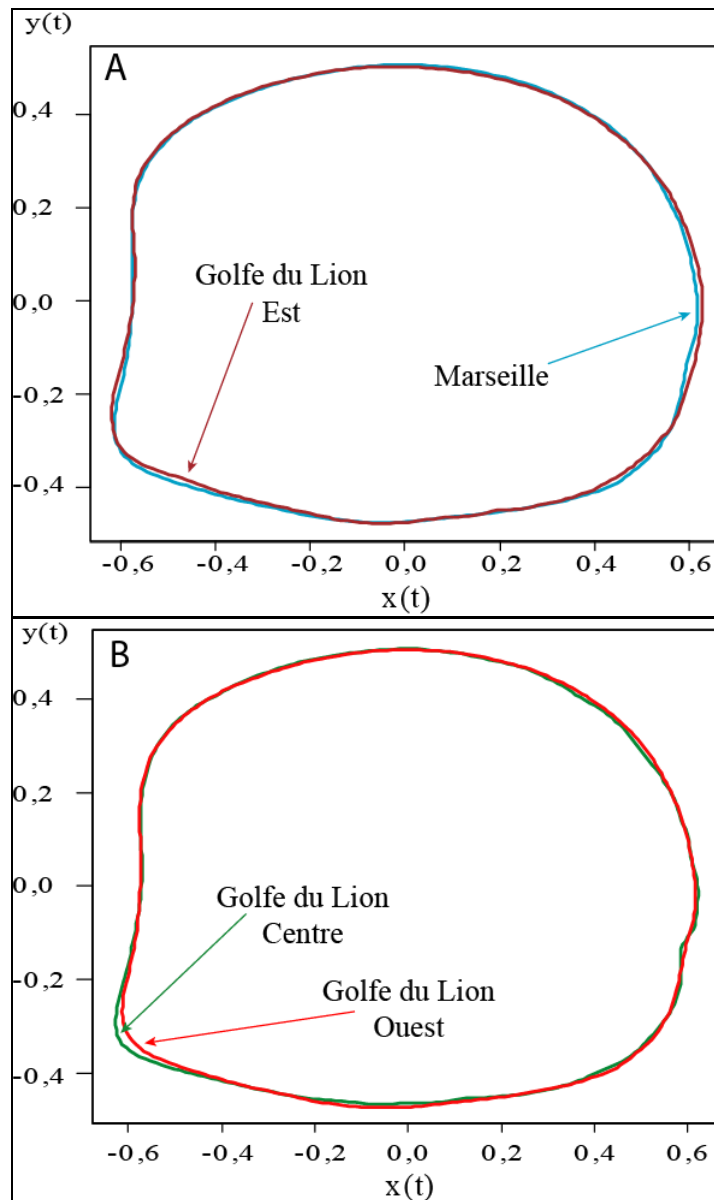


Figure 6.9 : Otolithes moyens des soles de Marseille et de l'Est du golfe du Lion (A) ainsi que ceux du Centre et de l'Ouest en 2008(B).

– Comparaison temporelle

L'analyse discriminante menée sur la forme des otolithes des soles capturées dans l'Est du golfe du Lion en 2000, 2001, 2005 et 2008 a permis une claire discrimination des groupes avec un taux de reclassement de 98,7% ($IC_{95\%}$: 96,2-100%). La première fonction discriminante a représenté 42,5% de la variabilité de la forme des otolithes et a permis la séparation des soles capturées dans l'Est du golfe du Lion en 2005, de celles capturées en 2000, 2001 et 2008. La seconde fonction discriminante a représenté 34,4% de la variabilité et a permis une séparation des soles capturées en 2001 de celles de 2000 et 2008.

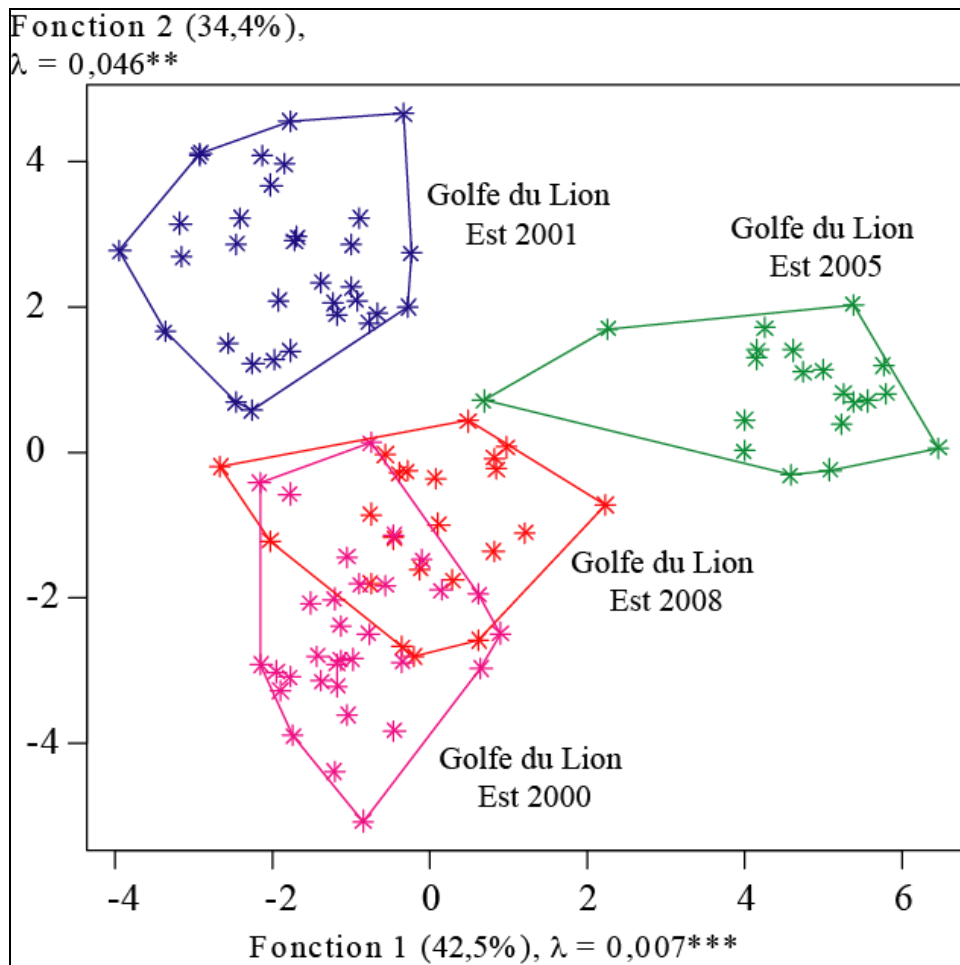


Figure 6.10 : Analyse discriminante basée sur l'analyse de forme des otolithes des soles capturées dans l'Est du golfe du Lion en 2008 (n = 22, *), en 2005 (n = 20, *), en 2001 (n = 33, *) et en 2000 (n = 32, *).

L'analyse en composantes principales des coordonnées des fonctions $x(t)$ et $y(t)$ a permis d'observer que la zone principale de variation des otolithes était la partie postérieure (Figure 6.11). La première composante principale a représenté 43,4% de la variabilité et a révélé le même type de variations qu'observées précédemment avec une augmentation de la longueur et de la largeur relative du post-antirostre qui est accompagnée d'une diminution de la longueur et un élargissement de post-rostre. A l'inverse, une diminution de la longueur du post-antirostre est accompagnée d'un élargissement de ce dernier ainsi que d'un allongement du post-rostre. La seconde composante principale a représenté 26,0% de la variabilité et a montré qu'une diminution de la longueur antéropostérieure relative de l'otolithe était accompagnée d'un élargissement de la largeur dorso-ventrale, et qu'inversement une augmentation de la longueur antéropostérieure des otolithes était accompagnée d'un rétrécissement relatif de la largeur dorso-ventrale.

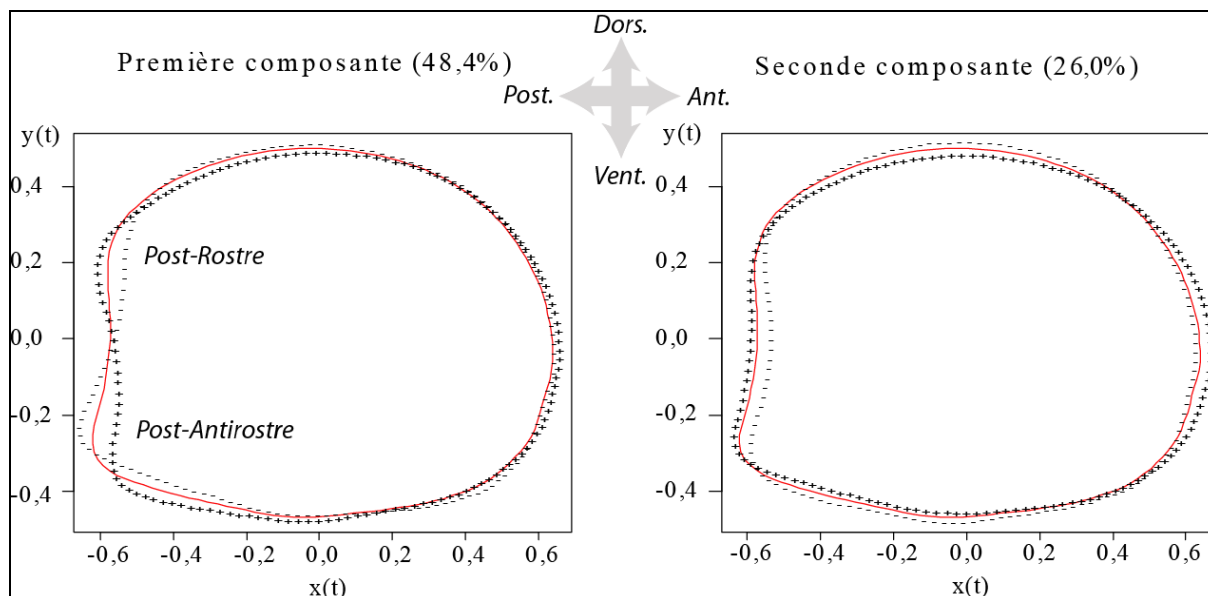


Figure 6.11 : Représentation graphique des fonctions $x(t)$ et $y(t)$ pour les deux premières sources de variabilité de l'analyse en composantes principales des otolithes droits de soles capturées dans l'Est du golfe du Lion en 2008, 2005, 2001 et 2000. (—) Otolithe moyen, (+) variations de $x_+(t)$ et $y_+(t)$, (-) variations de $x_-(t)$ et $y_-(t)$. *Post.* = face postérieure, *Ant.* = face antérieure, *Dors.* = face dorsale et *Vent.* = face ventrale.

La comparaison des otolithes moyens des soles de ces quatre années a révélé des variations dans les zones identifiées précédemment (Figure 6.12). En effet, les soles capturées dans l'Est du golfe en 2001 ont montré la plus grande longueur antéropostérieure relative par rapport aux soles des autres années. Les soles capturées en 2005 ont montré la plus courte longueur antéropostérieure mais la plus grande largeur dorso-ventrale. Les deux autres années ont révélé des formes intermédiaires et relativement similaires. Toutefois, les soles de 2000 ont présenté un post-antirostre plus large et plus court que les soles de 2008.

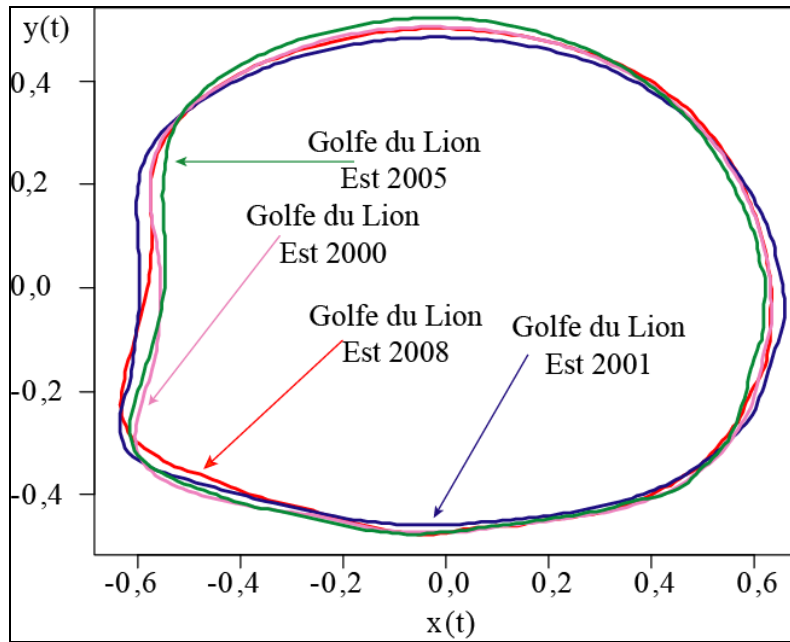


Figure 6.12 : Otolithe moyen des soles de l'Est du golfe du Lion capturée en 2008 (n = 22, —), en 2005 (n = 20, —), en 2001 (n = 33, —) et en 2000 (n = 32, —).

La comparaison de la forme des otolithes des soles capturées dans l'Ouest du golfe en 2008 et 2005 n'a montré quasiment aucune différence. L'ensemble du contour a été identique hormis le post-antirostre des soles de 2005 qui s'est révélé légèrement plus court que celui des soles de 2008 (Figure 6.13).

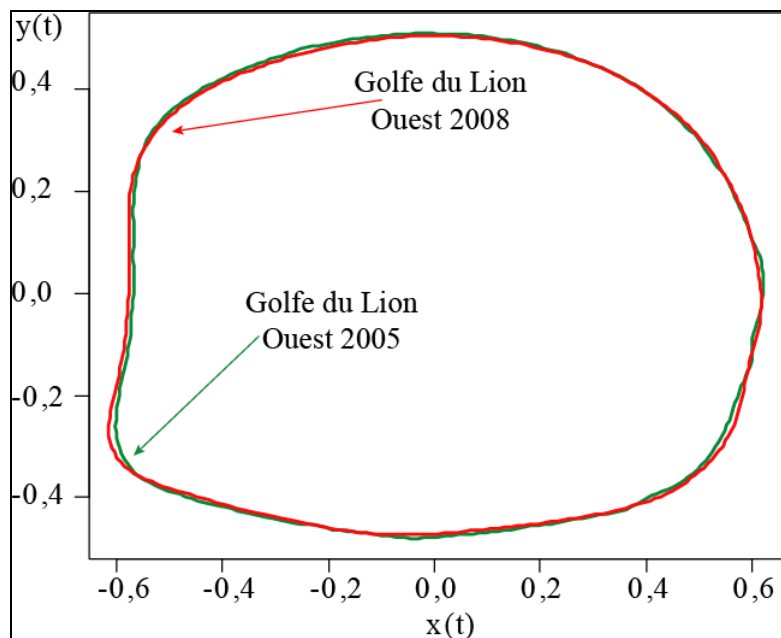


Figure 6.13 : Otolithe moyen des soles de l'Ouest du golfe du Lion capturée en 2008 (n = 45, —) et en 2005 (n = 10, —).

6.5. Discussion

L'ensemble des analyses a montré des différences liées à la fois aux différents sites étudiés et au développement ontogénétique des soles. Toutefois, il est difficile de connaître l'importance relative des deux facteurs. Les analyses multi-élémentaires des otolithes entiers en dissolution ont montré des différences significatives entre les sites, cependant certains éléments tels que les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène, le strontium, le cobalt, le magnésium, le manganèse, le fer et l'aluminium ont présenté des relations avec la taille des individus. Certains, tels que le $\delta^{13}\text{C}$, le $\delta^{18}\text{O}$, le Sr ainsi que le Co ont augmenté avec la taille alors que les autres ont diminué. Ces éléments ont donc montré des différences entre les individus capturés dans les nourriceries (juvéniles) et les adultes capturés en milieu marin. Or, nombre de ces éléments présentent des concentrations différentes entre les milieux lagunaires (ou d'eau saumâtre) et le milieu marin. En effet, le strontium et le cobalt et le magnésium présentent des concentrations supérieures en milieu marin qu'en estuaire ou en lagune, *a contrario* de ce qui est observé pour le manganèse (de Pontual & Geffen 2002).

Le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes est lui lié d'une part au $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous (CID) et d'autre part au carbone métabolique (Solomon et al. 2006). Or, le $\delta^{13}\text{C}$ du CID des zones sous influence terrigène est plus faible que le $\delta^{13}\text{C}$ du CID marin qui n'est que de 0 à 2‰ (Aucour et al. 2003). Les juvéniles ont un réseau trophique basé sur une matière organique particulière d'origine plus terrestre que celui des adultes, car les juvéniles fréquentent des zones plus côtières (Darnaude 2003). De plus, en grandissant les soles consomment des proies de niveau trophique supérieur, ayant donc des $\delta^{13}\text{C}$ plus élevés. Les signatures des deux sources de $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des juvéniles présentent donc de plus faibles valeurs que celles contribuant aux otolithes des adultes. Le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes augmente avec la diminution de la température à salinité constante, alors qu'il diminue avec la salinité à température constante (comm. pers. Dominique Blamart). Or, les nourriceries côtières, qu'elles soient lagunaires ou marines, sont des zones soumises à des variations thermiques et hyalines importantes. En effet, les lagunes côtières, telles que Mauguio et Berre, présentent des salinités inférieures et des températures plus élevées (notamment en été) à celles du milieu marin fréquenté par les adultes. Les soles présentent au cours de leur cycle de vie un changement ontogénétique d'habitat avec des juvéniles qui vivent en zone côtière ou en milieu lagunaire puis, en grandissant, les individus quittent ces zones pour vivre dans des zones marines plus profondes. Il apparaît donc que les variations de certains des éléments

chimiques en relation avec la taille des individus peuvent être liées à ce changement ontogénétique d'habitat. En effet, le Sr/Ca des otolithes est principalement lié au rapport Sr/Ca des eaux et donc indirectement à la salinité (de Pontual & Geffen 2002). Ce rapport ne semble pas présenter de variation avec la croissance des téléostéens en conditions contrôlées (Bath et al. 2000). De nombreuses études ont, par contre, montré des différences du Sr/Ca des otolithes d'individus vivant en zones estuariennes et en zones côtières (Thorrold et al. 1997, Bath et al. 2000, Leakey et al. 2009). Les variations du rapport Sr/Ca des otolithes observées avec l'augmentation de la taille des soles semblent donc être liées aux différences de milieu de vie des jeunes soles et des soles plus âgées.

Cependant, certaines différences élémentaires et isotopiques ont été retrouvées après avoir éliminé l'effet de la taille des individus. Nombre de ces différences ont permis la discrimination des juvéniles et des adultes en raison de caractéristiques environnementales différentes entre les milieux de vie, mais des différences ont également été observées entre individus adultes. En effet, le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des individus du Rhône 30-70 m ($-5,29 \pm 0,78$) a été inférieur à celui des otolithes des sites marins (Port-Vendres, Port-la-Nouvelle, Saintes-Maries et Marseille qui présentent un $\delta^{13}\text{C}$ compris entre $-2,27 \pm 0,46$ et $-1,70 \pm 0,66$). Par contre, les autres sites marins n'ont pas montré de différence entre eux. Le plus faible $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles du Rhône suggère une influence plus terrigène sur le $\delta^{13}\text{C}$ du CID et/ou sur le $\delta^{13}\text{C}$ provenant du carbone métabolique (Solomon et al. 2006) par rapport aux soles du reste du golfe du Lion. Or, le Rhône présente un $\delta^{13}\text{C}$ du CID faible, compris entre $-10,2$ et -9‰ (Aucour et al. 2003), qui peut influencer les masses d'eau de la zone. De plus, les travaux de (Darnaude et al. 2004b) ont montré que les soles à proximité du Rhône consomment davantage d'annélides « polychètes » dépositivores. Les faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ces polychètes ont été reliées aux apports de MOP d'origine terrestre véhiculée par le fleuve (Darnaude et al. 2004b). Les différences observées entre les otolithes des soles du Rhône et celles du reste du golfe du Lion pourraient donc être liées aux apports du fleuve à la fois par le $\delta^{13}\text{C}$ du CID et celui des proies. De même, l'absence de différence pour le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des autres sites du golfe du Lion suggère que son origine est similaire à la fois pour le CID et pour la MOP à la base du réseau trophique.

L'identification de populations de téléostéens peut être réalisée par l'étude de la forme des otolithes. En effet, cette dernière, bien que spécifique (L'Abée-Lund 1988), permet également la discrimination de stocks et de populations (Campana & Casselman 1993, Tracey

et al. 2006, Mérigot et al. 2007, Morat et al. 2008b) en raison de sa sensibilité aux conditions environnementales (Reddin et al. 1988, Campana & Casselman 1993, Friendland & Reddin 1994). En outre, d'autres études ont montré que la forme des otolithes était dépendante à la fois de la génétique et des facteurs environnementaux (Cardinale et al. 2004, Vignon & Morat 2010). La forme des otolithes provenant de stocks différents peut donc être modifiée même en présence de conditions thermiques et alimentaires similaires, facteurs qui jouent sur le taux de croissance des otolithes et donc sur leur forme. Il a été montré chez la morue (*Gadus morhua*) que des individus d'un même stock élevés dans des conditions thermiques et alimentaires différentes présentent des otolithes de formes différentes (Cardinale et al. 2004). Des modifications de forme en fonction de l'alimentation ont également été observées chez *Amphiprion akindynos* et *Pomacentrus amboinensis* par Gagliano & McCormick (2004).

Des différences dans les régimes alimentaires des soles capturées dans les différentes zones du golfe du Lion pourraient également être à l'origine des variations de forme observées. En effet, les apports de MOP par le Rhône peuvent modifier l'abondance des proies des soles. Nombre d'études ont montré que les crues du Rhône induisaient une augmentation des biomasses d'annélides « polychètes » avec un décalage temporel de 1 à 3 ans (Salen-Picard & Arlhac 2002, Salen-Picard et al. 2002). Or, Gagliano & McCormick (2004) ont montré que la disponibilité en nourriture pouvait modifier la forme des otolithes. Les différences de forme observées entre les soles capturées à l'Est, au Centre et à l'Ouest du golfe pourraient donc refléter l'existence de différences de disponibilité en nourriture entre ces zones (Grémare et al. 2003) et notamment des biomasses de proies plus importantes à proximité du Rhône (Salen-Picard et al. 2003). D'autres facteurs tels que la température des eaux peuvent jouer sur les taux de croissance des otolithes et donc sur leur forme (Campana & Casselman 1993, Cardinale et al. 2004). Toutefois, les différences observées chez les soles du golfe du Lion ne semblent pas être liées aux conditions thermiques récentes des sites où les individus ont vécu. En effet, les soles de l'Est et de l'Ouest du golfe n'ont pas présenté de différence de $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes, mais des différences plus anciennes pourraient avoir induit les différences récentes observées et ne peuvent donc pas être exclues. Enfin, d'autres facteurs environnementaux tels que la profondeur et le type de substrat pourraient jouer indirectement sur la forme des otolithes. En effet, les sédiments du plateau continental du golfe du Lion ne sont pas homogènes et varient en fonction des zones géographiques et des profondeurs (Bourrin 2007). Les zones Est et Ouest du golfe sont caractérisées par des vases d'origines terrigènes alors que la zone centrale du golfe présente des sédiments sableux hétérogènes (comm. pers. André

Monaco, Bourrin 2007). Ces différences pourraient se traduire par des différences dans les communautés de proies benthiques des soles et donc induire les différences de la forme des otolithes de soles observées dans la zone.

La forme des otolithes est aussi sous contrôle génétique (Cardinale et al. 2004, Vignon & Morat 2010). Les différences de forme observées entre les soles des différentes zones du golfe du Lion pourraient être liées à des origines différentes. En effet, les résultats obtenus dans des études précédentes (Gaertner et al. 2005, Mérigot et al. 2007) ainsi que les résultats de la présente étude (chapitre 3) ont montré l'existence de deux stocks de soles dans le golfe du Lion, un à l'Est et un à l'Ouest, ce que confirment les analyses de forme des otolithes. Les analyses réalisées dans le chapitre 3 ont montré que les soles des nurseries de l'Ouest du golfe du Lion étaient issues de pontes plus précoces que celles de l'Est. De plus, les analyses chimiques et isotopiques des otolithes de ces soles ont confirmé l'origine différente de ces deux stocks de soles, celles de l'Est étant plus fortement influencées par le Rhône que celles de l'Ouest. L'ensemble de ces différences entre les soles de l'Est et de l'Ouest du golfe du Lion, avec une période de ponte et des influences différentes semble confirmer l'existence de deux stocks dans le golfe. Nous pouvons donc penser que les soles de ces deux stocks (Est et Ouest) pourraient présenter des caractéristiques génétiques différentes qui seraient à l'origine des variations de formes observées chez les adultes.

Les soles des différentes zones du golfe, mais également celles des nurseries (chapitre 4) ont toutes présenté des zones de variabilité des formes d'otolithes, localisées essentiellement dans la partie postérieure. Cette zone semble donc être la principale zone de variation de la forme des otolithes. Les otolithes sont des organes acellulaires (Campana & Neilson 1985) séparés de l'épithélium sacculaire par l'endolymphe. Les cellules responsables de la sécrétion ou du transport des éléments chimiques sont situées dans cet épithélium (Mayer-Gostan et al. 1997, Pisam et al. 1998). Impliquée dans le transfert du carbone (HCO_3) vers l'endolymphe, et localisée dans les ionocytes de l'épithélium, l'anhydrase carbonique semble être une enzyme impliquée dans la calcification (Mayer-Gostan et al. 1997, Payan et al. 1997, Tohse et al. 2004). La variabilité de forme des otolithes des soles pourrait signifier que la répartition des ionocytes de la partie postérieure de l'épithélium sacculaire serait variable entre les soles d'origines différentes.

Les otolithes des soles de l'Est et de l'Ouest du golfe du Lion ont présenté des variations de forme entre les différentes années de capture, toutefois les différences observées

n'ont pas été similaires aux variations spatiales. A l'Est du golfe, les soles ont présenté des différences entre les quatre années (hormis entre 2000 et 2008), tandis qu'à l'Ouest, les soles n'ont présenté que très peu de variations entre 2008 et 2005. Ainsi que discuté précédemment, deux principaux facteurs peuvent modifier la forme des otolithes : la température et la disponibilité en nourriture (Cardinale et al. 2004, Gagliano & McCormick 2004). Dans la zone Est du golfe du Lion, les crues du Rhône peuvent modifier la quantité et la qualité de la nourriture disponible (Salen-Picard & Arlhac 2002, Salen-Picard et al. 2002, 2003). Les biomasses d'annélides « polychètes » dépositivores, proies préférentielles des soles (Darnaude et al. 2001), peuvent augmenter avec un décalage de 1 à 3 ans par rapport à la crue. Or, entre 2000 et 2008 le Rhône a présenté un événement majeur avec la crue centennale de début décembre 2003 (Figure 6.14). Les apports de MOP par la crue ont donc pu fortement avoir augmenté la biomasse de proies des soles et induire la différence de forme observée cette année là. L'absence de différence de forme des otolithes des soles à l'Ouest du golfe suggérerait que les communautés de proies des soles n'ont pas été influencées de façon significative par cette crue.

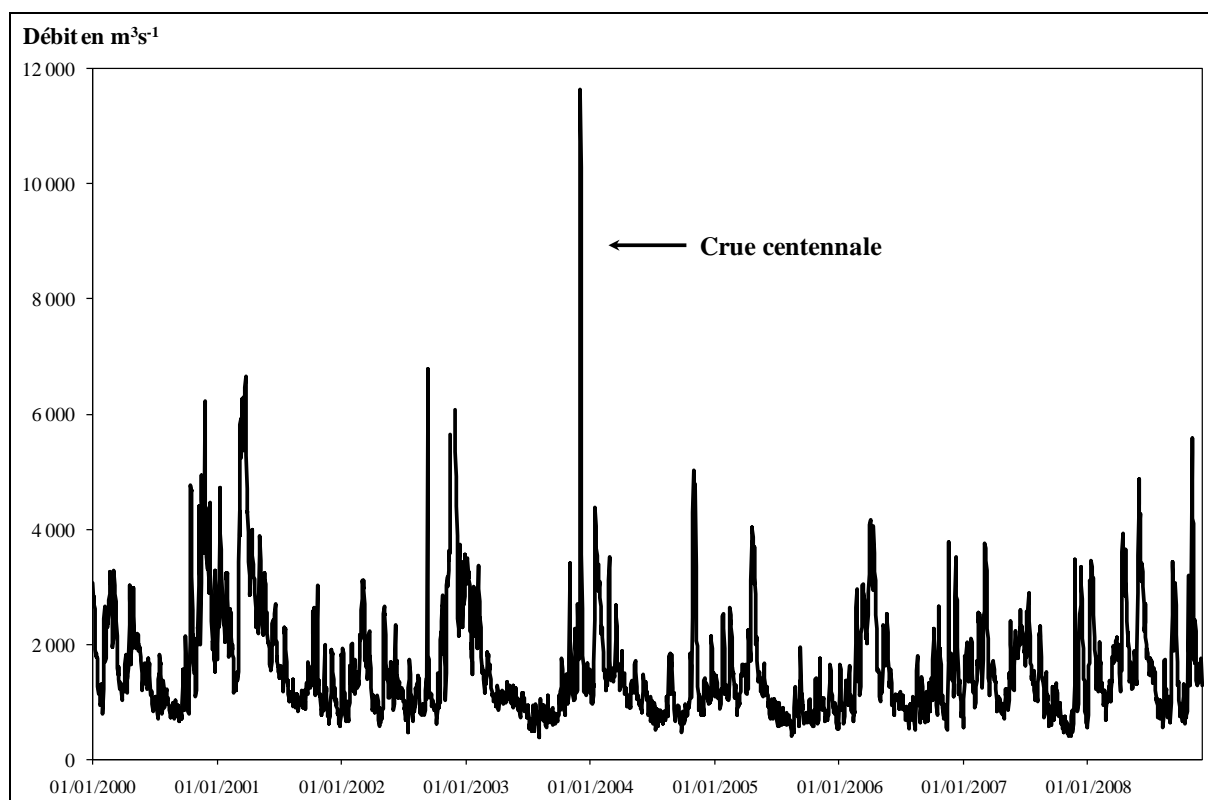


Figure 6.14 : Débit du Rhône en $m^3.s^{-1}$ entre le 01 janvier 2000 et le 30 novembre 2008, mesuré à Arles (Source Compagnie nationale du Rhône).

6.6. Conclusion

L'objectif de ce chapitre était d'évaluer si les populations locales mentionnées par Mérigot et al. (2007) existent réellement ou si elles ne sont dues qu'au changement ontogénétique d'habitat utilisé par un seul et même stock de soles durant leur croissance (Salen-Picard et al. 2002). Pour cela, les empreintes élémentaires et isotopiques des otolithes des soles des nurseries lagunaires et du panache de dilution du Rhône ont été analysées et comparées à celles des soles adultes vivant plus profond en face du Rhône, des Saintes-Maries et dans divers autres sites du golfe du Lion (uniquement pour les isotopes). Puis, la forme des otolithes des soles capturées dans différentes zones du golfe ont été comparées afin d'évaluer l'existence de populations à plus large échelle dans le golfe.

L'analyse de la composition chimique des otolithes des soles a révélé l'existence de relations significatives entre certains éléments et l'augmentation de la taille des soles (Tableau 6.9), en particulier pour les deux isotopes ainsi que pour huit des douze éléments chimiques. Les variations en $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes ont été mises en relation avec les changements de salinité et de température des masses d'eau durant la croissance des soles (Panfili et al. 2002). De même, les augmentations de Sr et de Co avec la taille ont été mises en relation avec les plus fortes concentrations dans les habitats des adultes que ceux des jeunes et inversement pour le Mn et Mg. D'autre part, les plus faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes peuvent être expliquées par des faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du CID dans les zones fréquentées par les juvéniles et plus élevées dans les zones fréquentées par les adultes. De plus, les juvéniles consomment des proies qui ont un $\delta^{13}\text{C}$ influencé par de la MOP d'origine plus terrestre que les proies des adultes. Il apparaît donc que les deux sources de $\delta^{13}\text{C}$ aux otolithes des soles juvéniles présentent des signatures inférieures à celles des adultes. Ces liens entre éléments et taille des individus suggèrent donc qu'une partie des différences de forme observées entre les populations des lagunes et celles du milieu marin sont liées au changement ontogénétique d'habitat.

Cependant, certaines différences ont subsisté après avoir éliminé l'effet de la taille des individus et ont permis la discrimination des populations de soles des nurseries entre elles, mais également entre populations de soles adultes (notamment entre le Rhône profond et les Saintes-Maries, Tableau 6.9). En effet, elles ont permis la séparation des soles marines

caractérisées par des concentrations plus élevées en cobalt de celles des lagunes caractérisées par de plus forts niveaux de cadmium et de magnésium dans les otolithes. La présence de ces éléments dans les otolithes des soles des lagunes a été associée à l'anthropisation des zones adjacentes et au type de sédiment des différents milieux (Roussiez et al. 2006), le transfert de ces éléments aux soles pouvant se faire par la consommation d'annélides polychètes qui peuvent bioaccumuler les éléments (Amiard et al. 2007).

Les signatures isotopiques des otolithes ont permis la séparation des soles adultes capturées à proximité du Rhône de celles du reste du golfe du Lion en raison des signatures plus faibles dues au CID des eaux du Rhône et des influences de la MOP terrigène sur le réseau trophique de la sole (Darnaude et al. 2004a, b). Par contre, les autres sites du golfe du Lion n'ont pas pu être discriminés par les signatures isotopiques des otolithes des soles suggérant des conditions similaires de température et de salinité, ainsi que de sources de carbone dans le reste du golfe.

Enfin, la forme des otolithes des soles du golfe du Lion a permis la séparation des soles de l'Est, de l'Ouest et du Centre du golfe (Tableau 6.9). Ces différences de formes peuvent être soit en lien avec la disponibilité de la nourriture dans chacune des zones, soit en lien avec une variabilité génétique (Cardinale et al. 2004). En effet, les apports de MOP par le Rhône à l'Est du golfe pourraient induire une augmentation de la biomasse de proies des soles et ainsi induire les différences de formes observées. De même, l'existence de deux stocks de soles dans le golfe du Lion mentionnée par Gaertner et al. (1998, 2005), couplée aux différences observées dans les périodes de ponte entre les soles des nourriceries de l'Est et de l'Ouest du golfe (chapitre 3) laisse penser qu'une différence génétique pourrait également exister et induire les variations de forme observées.

Les analyses de forme des otolithes ont également permis la discrimination des soles capturées en 2005 dans le golfe du Lion à l'Est, mais pas à l'Ouest, par rapport aux autres années. Ce patron différent pourrait être dû à une augmentation des biomasses d'annélides « polychètes » dépositivores, proies des soles, en relation avec la crue centennale du Rhône de décembre 2003 (Salen-Picard et al. 2002). Les différences observées à l'Est du golfe pourraient donc être liées à cette augmentation de proies des soles, qui aurait été moins sensible à l'Ouest.

Tableau 6.9 : récapitulatif des résultats.

Existence de relations entre la taille des soles et les concentrations élémentaires.					
<p>↑ du $\delta^{18}\text{O}$: les nourriceries ont des salinités inférieures et des températures plus élevées que les zones profondes du golfe du Lion induisant une augmentation du $\delta^{18}\text{O}$ avec la taille.</p> <p>↑ du $\delta^{13}\text{C}$: les nourriceries présentent un $\delta^{13}\text{C}$ du CID plus faible, ainsi que des proies de niveau trophique inférieur et ayant des $\delta^{13}\text{C}$ plus faibles (sous influence terrigène) que les soles de taille supérieure d'où l'augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ avec la taille.</p> <p>↑ du Sr et Co : les concentrations en Sr et Co sont plus élevées en milieu marin que lagunaire ou estuarien et l'augmentation avec la taille peut donc être liée au changement ontogénétique d'habitat.</p> <p>↓ du Ca, Mg, Mn, Cu, Al et Cd : ces éléments sont plus fortement représentés dans les nourriceries qu'en milieu marin et leur diminution avec la taille peut également être lié au changement ontogénétique d'habitat.</p>					
L'ensemble de ces différences observées avec les variations de taille des soles semble montrer qu'une partie des différences observées pourraient être en relation avec le changement ontogénétique d'habitat.					
Différences spatiales					
Multi-élémentaire	Nourricerie saumâtre (Mauguio, Rhône 10 m)	≠	Nourricerie plus marine (Thau)	≠	Rhône 30-70 m ≠ Saintes-Maries
L'analyse multi-élémentaire des otolithes a montré l'existence de différences entre les soles des différents environnements avec un lien fort avec le substrat. En effet, les soles marines vivent sur des substrats qui présentent une forte affinité pour le cobalt qui est plus fortement représenté dans les otolithes des soles de ces environnements que dans les nourriceries. De même, les nourriceries sont caractérisées par des substrats plus riches en Mn, Mg et Cd qui sont également retrouvés dans les otolithes.					

Tableau 6.9 : récapitulatif des résultats suite.

$\delta^{18}\text{O}$	Nourricerie saumâtre (Mauguio)	<	Nourricerie plus marine (Thau)	=	Rhône (10 et 30-70 m)	=	Adultes (reste du golfe)
<p>Le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes permet la séparation des nourriceries à salinité faible des zones à plus forte salinité, par contre il ne permet pas la séparation des soles du reste du golfe du Lion où les conditions en profondeur sont très proches.</p>							
$\delta^{13}\text{C}$	Nourricerie saumâtre (Mauguio)	<	Nourricerie plus marine (Thau)	>	Rhône (10 et 30-70 m)	<	Adultes (reste du golfe)
<p>Les différences de $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles sont en relation avec les sources de carbone. Les nourriceries présentent des $\delta^{13}\text{C}$ plus faibles par l'importance des apports d'origine terrigène à la fois par le CID et par le réseau trophique. Le $\delta^{13}\text{C}$ est plus faible également chez les populations de soles situées en profondeur à proximité du Rhône. Le fleuve influence les proies des soles par un apport de MOP à $\delta^{13}\text{C}$ plus faible et induit donc un $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes inférieur. Ceci permet la séparation des soles capturées à proximité du Rhône des autres soles du golfe. Toutefois, les autres populations ne sont pas différentes du point de vue du $\delta^{13}\text{C}$.</p>							
Forme	Golfe du Lion Ouest	≠	Golfe du Lion Centre	≠	Golfe du Lion Est	≠	Marseille
<p>Les analyses de forme des otolithes ont montré des différences entre les différentes zones du golfe du Lion. Ces différences peuvent avoir diverses origines : environnementales et/ou génétiques. En effet, les soles de l'Est du golfe sont soumises aux apports de MOP du Rhône qui peuvent augmenter la biomasse de proies des soles et ainsi modifier la forme des otolithes. L'autre hypothèse est une origine différente notamment entre les soles de l'Est et celle de l'Ouest qui serait en relation avec les stocks mentionnés par Gaertner et al. (1998) et Mérigot et al. (2007). En outre, les dates de pontes différentes observées pour les soles des nourriceries de l'Est et de l'Ouest du golfe semble confirmer l'existence de deux stocks différents et pourrait aller dans le sens d'une origine génétique différente.</p>							
<p>L'ensemble de ces résultats semble montrer l'existence de populations de soles différentes dans le golfe du Lion. En effet, les soles de l'Est et de l'Ouest du golfe ne semblent pas être soumises aux mêmes apports en carbone et peuvent être originaires de stocks différents.</p>							

Tableau 6.9 : récapitulatif des résultats suite.

Différences temporelles

Les microanalyses chimiques et isotopiques n'ont pas montré de fortes différences temporelles au sein des nourriceries et des sites marins (Saintes-Maries) suggérant une relative homogénéité des conditions environnementales et des sources de matière dans ces sites pour les années étudiées. Toutefois, ces différences temporelles ne masquent pas les différences spatiales.

Toutefois, la forme des otolithes a permis d'observer l'existence de différences de forme pour les soles de l'Est du golfe du Lion. Ces différences pourraient être liées à une augmentation de la biomasse de proies (annélides) dans cette zone suite à la crue centennale du Rhône du 02 décembre 2003.

7. CONNECTIVITE ENTRE LES DIFFERENTS STADES DE VIE DE LA SOLE COMMUNE.

7.1. Introduction

En Méditerranée comme en Atlantique, la sole commune (*Solea solea*) présente au cours de son développement un changement ontogénétique d'habitats (Salen-Picard et al. 2002). Les larves sont marines et pélagiques, puis effectuent une migration vers la côte pour coloniser les nourriceries que sont les zones côtières peu profondes, les estuaires et les lagunes côtières. Les juvéniles, benthiques, fréquentent ces nourriceries durant quelques mois (7 à 9) avant de les quitter et de recruter dans les populations d'adultes en mer. Les différents stades de vie de la sole sont donc séparés dans l'espace et le temps. La compréhension de ces populations et de la structure des stocks de soles nécessite donc de mieux appréhender les échanges d'individus entre ces différents stades de vie.

Diverses techniques ont été développées pour étudier la connectivité entre les stades de vie des individus ou des populations. La connectivité peut être définie comme l'échange d'individus entre groupes ou populations géographiquement séparés d'une métapopulation (Cowen et al. 2006, Vasconcelos 2009). En effet, la connaissance des mouvements des individus au cours de la vie des téléostéens est important pour mieux comprendre les structures des populations et des stocks (Cowen et al. 2006). La caractérisation d'individus migrants entre zones peut être caractérisée par des études génétiques, des systèmes de captures / marquages / recaptures (Koutsikopoulos et al. 1995, Gillanders et al. 2003), des analyses de contaminants et d'isotopes stables (Hobson 2007), mais également des microanalyses chimiques et isotopiques des otolithes (Blamart et al. 2002, Gillanders 2005, Hamer et al. 2006, Vasconcelos et al. 2008). Deux de ces techniques ont connu un essor important lors de ces dernières années : les systèmes de marquages externes et l'utilisation de marqueurs internes. La miniaturisation des « tags » utilisés dans les expériences de captures / marquages / recaptures ont contribué à l'essor de cette technique. Toutefois, cette technique est soumise à la recapture des individus qui reste faible dans la majorité des cas, généralement entre 5 et 10% (Metcalfé & Arnold 1997, Pastor 2008). Il a été obtenu 6,5% de retour chez *Merluccius merluccius*, (Mellon-Duval et al. 2010) et 3-4% chez *Diplodus vulgaris* et *D. sargus* (Abecasis et al. 2009). La microanalyse chimique et isotopique des otolithes a également bénéficié des développements technologiques, notamment du couplage de l'ablation laser au système de dosage chimique classique tel que les ICPMS (Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry). La capacité des otolithes à enregistrer les caractéristiques chimiques et isotopiques des milieux fréquentés par les téléostéens permet

d'obtenir des informations sur l'histoire de vie des individus. Ce sont donc ces techniques qui ont été utilisées pour caractériser la connectivité chez la sole commune dans le golfe du Lion.

Les signatures chimiques et isotopiques des otolithes des soles adultes capturées dans trois zones du golfe du Lion (Ouest, Centre et Est), ainsi qu'à Marseille et Bandol ont été comparées à celles obtenues durant la période de vie larvaire et durant la période de vie juvénile. Ces comparaisons ont ainsi permis d'évaluer la contribution de chaque stade de vie au stade de vie suivant (*cf.* chapitres précédents).

7.2. Matériel et méthodes

7.2.1. Zone d'étude

Les soles ont été échantillonnées à l'Ouest du golfe entre Port-Vendres et Agde, au centre entre Agde et Mauguio, à l'Est du golfe au large du Rhône, à proximité de Marseille et sur la côte varoise à Bandol (Figure 7.1) en 2000, 2001, 2005, 2008 et 2009 selon les sites (Tableau 7.1). De plus, des soles d'âge 1⁺ ont été capturées dans les lagunes de Berre et Thau en 2008.

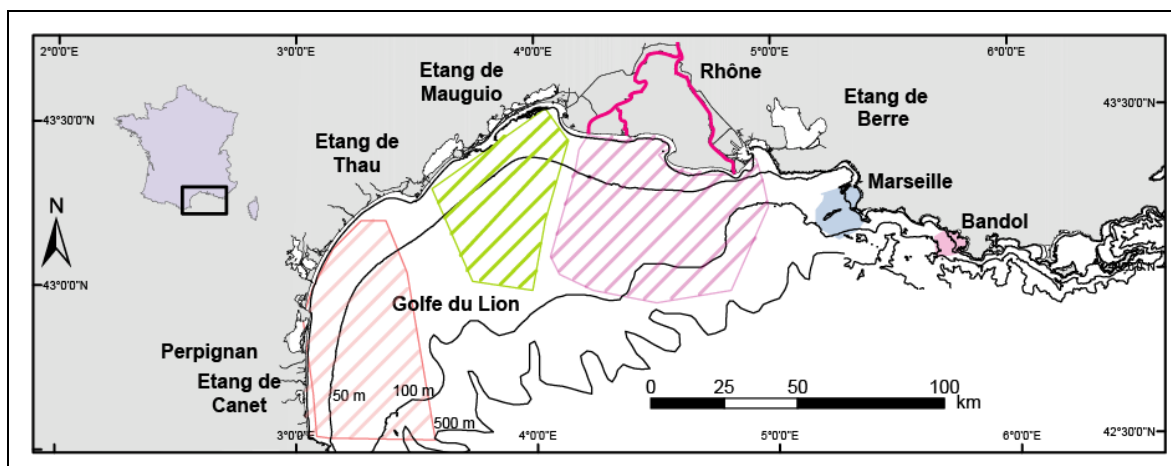


Figure 7.1 : Localisation des sites d'échantillonnage. La zone rouge correspond à la zone échantillonnée à l'Ouest, la verte au Centre, la violette à l'Est du golfe du Lion, la zone bleue à la région de Marseille et la rose à celle de Bandol.

7.2.2. Ratios en isotopes stables du carbone et de l'oxygène

Les ratios isotopiques de 30 otolithes de soles adultes ont été analysés. Les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ de la partie des otolithes correspondant à la vie larvaire des soles ont été

mesurées pour évaluer l'origine de ces soles (Tableau 7.1, Figure 7.2). De plus, 14 analyses de la zone de croissance estivale de la première année de vie (correspondant à la phase de vie juvénile) ont été réalisées afin de retrouver les milieux de vie fréquentés lors de cette phase de la vie des individus (Tableau 7.1, Figure 7.2).

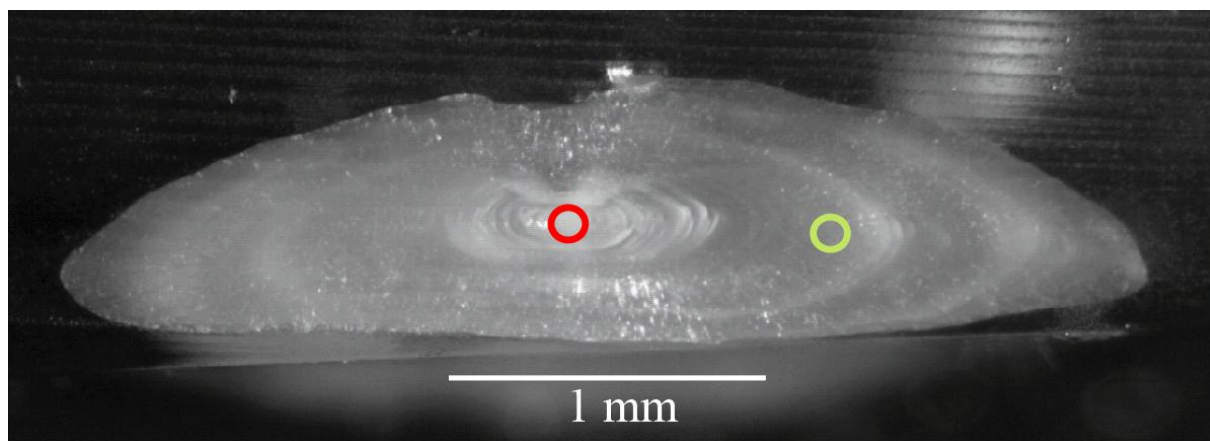


Figure 7.2 : Coupe transversale d'otolithe de sole adulte pour l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'oxygène. Le cercle rouge correspond à la zone qui a été échantillonnée au MicroMill pour l'étude de la vie larvaire, et le vert pour l'étude de la vie juvénile.

Tableau 7.1 : Nombre d'otolithes étudiés par site et période de capture en fonction du type d'analyse réalisée (LA-ICMPS = Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry). VL = vie larvaire, VJ = vie juvénile, Lt = longueur totale.

Site	Période de capture	LA-ICPMS	Isotopes stables		Lt (mm)
			VL	VJ	
Golfe du Lion Est	<i>Automne 2008</i>	20	-	-	279-425
	<i>Printemps 2008</i>	-	5	3	257-324
	<i>Printemps 2005</i>	10	-	-	270-400
	<i>Printemps 2001</i>	9	6	3	209-342
	<i>Printemps 2000</i>	10	6	-	189-275
	<i>Automne 2000</i>	4	-	-	365-374
Golfe du Lion Centre	<i>Printemps 2008</i>	8	-	-	250-352
	<i>Automne 2008</i>	8	-	-	250-354
Golfe du Lion Ouest	<i>Printemps 2008</i>	28	8	5	265-376
	<i>Printemps 2005</i>	8	-	-	250-420
Marseille	<i>Automne 2008</i>	7	-	-	263-286
	<i>Printemps 2008</i>	-	5	3	259-364
Bandol	<i>Hiver 2009</i>	10	-	-	301-344
Etang de Thau	<i>Été 2008</i>	4	-	-	210-265
	<i>Automne 2008</i>	9	-	-	230-248
Etang de Berre	<i>Automne 2008</i>	4	-	-	235-258

7.2.3. Profils chimiques en Sr/Ca et Ba/Ca.

Les dosages d'éléments mineurs et traces (Sr/Ca et Ba/Ca) des otolithes de 122 soles adultes capturées dans le golfe du Lion et de 17 soles d'âge 1⁺ capturées dans les nourriceries (Thau et Berre) ont été réalisées grâce à une ablation laser couplée à un spectromètre de masse à plasma induit (LA-ICPMS). Les transects laser ont été réalisés entre le nucléus et le bord des otolithes (*cf.* partie 2.3.5. pour la méthode d'analyse). Les rapports élémentaires ont donc été analysés sur l'ensemble de la vie des individus pour 53 otolithes de soles de l'Est du golfe du Lion (capturées en 2008, 2005, 2001 et 2000), pour 16 otolithes de soles du Centre du golfe (capturées en 2008 et 2005), pour 36 otolithes de soles de l'Ouest du golfe (2005 et 2006), mais également pour deux sites externes au golfe du Lion avec 7 soles de Marseille et 10 soles de Bandol.

7.2.4. Estimation de l'âge annuel

L'âge des soles a été estimé par le dénombrement des marques annuelles de croissances des otolithes. En effet, une alternance de bandes opaques et translucides permet l'identification d'une année de vie des individus (Vianet et al. 1989). Les distances entre ces marques de croissance et le nucléus des otolithes ont été mesurées sur les transects analysés en microanalyse chimique après l'ablation laser afin de pouvoir replacer l'âge des soles sur chaque profil chimique. Ces mesures ont été réalisées grâce au logiciel d'analyse d'image TNPC (Traitement Numérique des Pièces Calcifiées ; NoesisTM-Ifremer).

7.2.5. Comparaison des signatures

– Ratios d'isotopes stables

Les ratios en isotopes stables des otolithes des soles adultes capturées dans le golfe du Lion ont été comparés à ceux obtenus durant les différentes phases de vie déjà caractérisées au cours de cette étude. En effet, les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes durant la phase de vie larvaire des soles adultes ont été comparées à celles des soles capturées dans les différentes nourriceries afin de rechercher à quelle(s) influence(s) ces soles ont été exposées. Pour cela, les soles capturées dans les nourriceries ont été regroupées en fonction des résultats obtenus dans le chapitre 3, et quatre groupes ont été définis en fonction des sites de capture

(choix raisonné). Les soles capturées en 2004 qui ont montré une très forte influence du Rhône n'ont pas été prises en compte pour ne pas biaiser l'analyse.

- ✓ Berre 2008 : le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -6,41 et -5,74‰, le $\delta^{18}\text{O}$ entre -1,91 et -1,33‰.
- ✓ Mauguio 2008 : le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -7,34 et -5,63‰, le $\delta^{18}\text{O}$ entre -0,20 et 0,50‰.
- ✓ Thau 2003/2008 : le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -3,70 et -1,32‰, le $\delta^{18}\text{O}$ entre 0,57 et 1,62‰.
- ✓ Rhône 2000 : le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -7,25 et -6,07‰, le $\delta^{18}\text{O}$ entre 1,52 et 2,16‰.

Ces valeurs correspondent aux maximums et minimums obtenus en ajoutant ou soustrayant les écart-types aux moyennes des différents sites. Ces données ont été matérialisées sur les graphiques ci-après (Figure 7.6) par des rectangles de couleurs. Les soles de la lagune de Thau nées en 2002-2003 et 2007-2008 ont été regroupées car elles n'ont pas présenté de différences significatives (*cf.* chapitre 3). Une classification hiérarchique a été réalisée sur les ratios isotopiques des otolithes des soles durant la phase de vie larvaire des soles adultes et dans les différentes nourriceries distinguées. Cette analyse a été basée sur la méthode de Ward et avec une matrice de distance euclidienne.

Afin d'estimer les lieux de résidence des soles adultes durant leur phase de vie juvénile, les signatures de la phase de croissance rapide (estivale) de la première année de vie de 14 de ces soles ont été comparées aux signatures des bords des otolithes des soles capturées dans les nourriceries (*cf.* chapitre 4). Pour cela, les signatures moyennes des quatre types de nourriceries ont été calculées indépendamment des années ainsi qu'une signature moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ des soles marines basées sur les signatures des bords des otolithes des soles adultes (*cf.* chapitre 6).

- ✓ Berre : le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -6,76 et -5,79‰, le $\delta^{18}\text{O}$ entre -2,68 et -2,04‰.
- ✓ Mauguio : le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -8,93 et -6,48‰, le $\delta^{18}\text{O}$ entre -1,04 et -0,02‰.
- ✓ Thau : le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -4,22 et -2,22‰, le $\delta^{18}\text{O}$ entre 0,16 et 1,15‰.
- ✓ Rhône : le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -6,79 et -5,50‰, le $\delta^{18}\text{O}$ entre 0,87 et 1,39‰.
- ✓ Mer : le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -2,88 et -1,00‰, le $\delta^{18}\text{O}$ entre 1,25 et 2,23‰.

Les données correspondent aux valeurs maximales et minimales obtenues en ajoutant ou soustrayant les écart-types aux moyennes. Elles ont été représentées par des rectangles de couleurs sur les graphiques ci-après (Figure 7.8). Les signatures interannuelles n'ayant montré que de faibles différences pour le $\delta^{18}\text{O}$ (cf. chapitre 4), les moyennes ont été réalisées sur les signatures de toutes les années regroupées. Les valeurs des ratios en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ des nourriceries marines ont été obtenues en faisant la moyenne des signatures des bords des otolithes des soles adultes capturées dans le golfe du Lion en 2008 (cf. chapitre 6).

– Rapports en Ba/Ca ($\times 10^6$) et Sr/Ca ($\times 10^3$)

Les profils des rapports élémentaires en Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles adultes ont été comparés aux profils des rapports élémentaires moyens des soles capturées dans les nourriceries indépendamment des années de capture. Les courbes moyennes des rapports Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles des trois années à Thau (2003, 2004 et 2008) ont donc été réalisées, ainsi que celles des deux années à Mauguio (2004 et 2008, Figure 7.3).

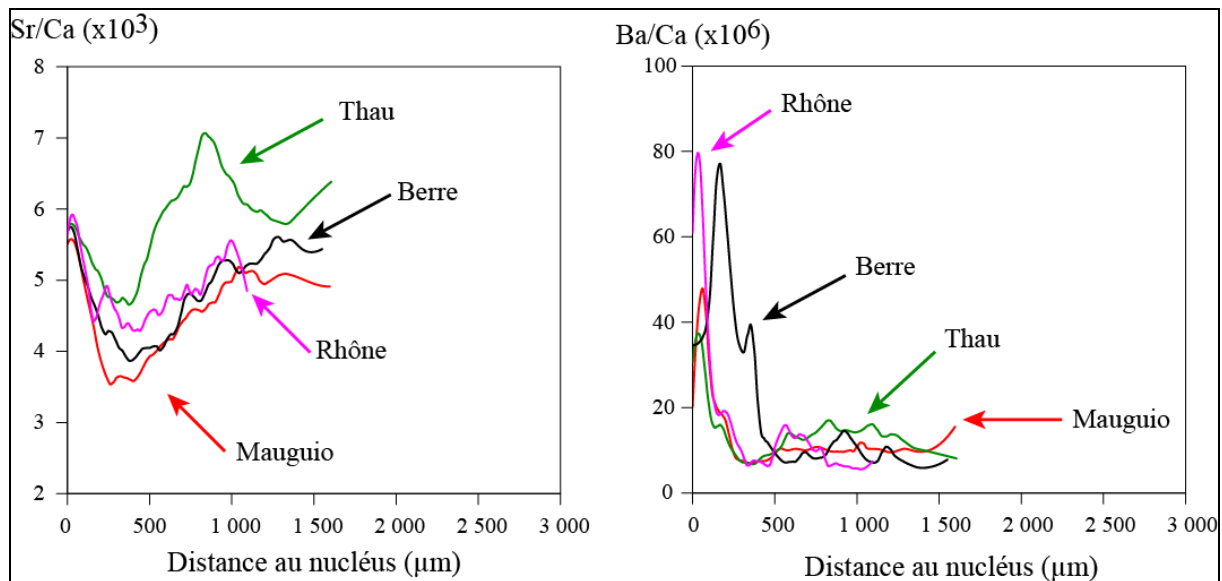


Figure 7.3 : Profils chimiques moyens en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles capturées dans les nourriceries, toutes années de capture confondues (2003, 2004 et 2008 pour Thau, 2004 et 2008 pour Mauguio, 2000 pour le Rhône et 2008 pour Berre). Chaque nourricerie est caractérisée par une couleur et une flèche associée.

Pour une cohérence des comparaisons, les marques annuelles de croissance ont préalablement été replacées sur les profils chimiques des otolithes (Figure 7.4).

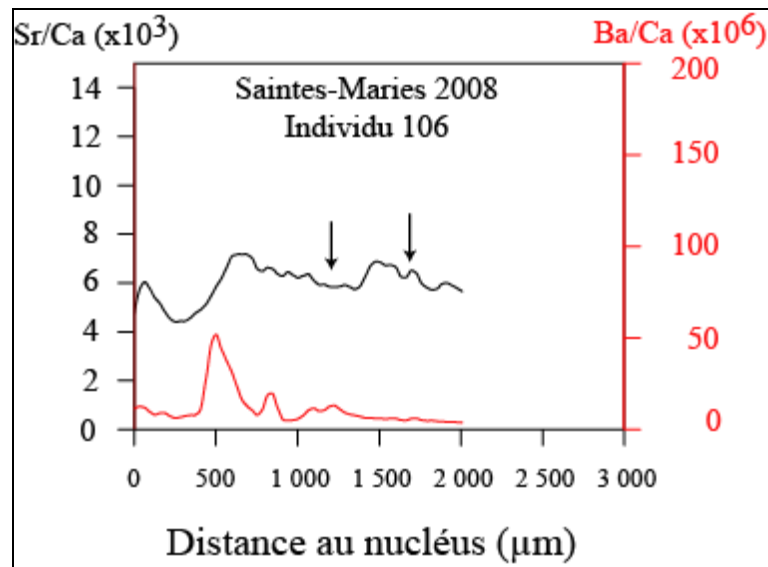


Figure 7.4 : Exemple d'un profil chimique en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) d'un otolithe de sole d'âge 2⁺ capturée aux Saintes-Maries en 2008. Les flèches verticales représentent les marques de croissance annuelles.

Chaque courbe individuelle de Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles adultes a alors été comparée aux courbes moyennes obtenues pour les soles de chaque nurserie (Figure 7.5). La comparaison des profils a été réalisée sur la phase de vie larvaire des soles (200 premiers micromètres) et sur la phase de vie juvénile. La comparaison du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) durant la phase de vie larvaire devrait permettre d'évaluer l'influence des apports terrigènes durant cette période et donc potentiellement l'influence du Rhône, alors que la comparaison des profils de Sr/Ca ($\times 10^3$) durant la phase de vie juvénile devrait permettre d'estimer le type de nurserie fréquentée par les individus. Les soles ont été classées sous l'appellation Rhône lorsque les valeurs en Ba/Ca ($\times 10^6$) étaient élevées (>35) car le fleuve est le principal contributeur de cet élément au golfe du Lion. Toutefois, les apports des autres fleuves côtiers du reste du pourtour de la façade méditerranéenne française ne peuvent pas être exclus.

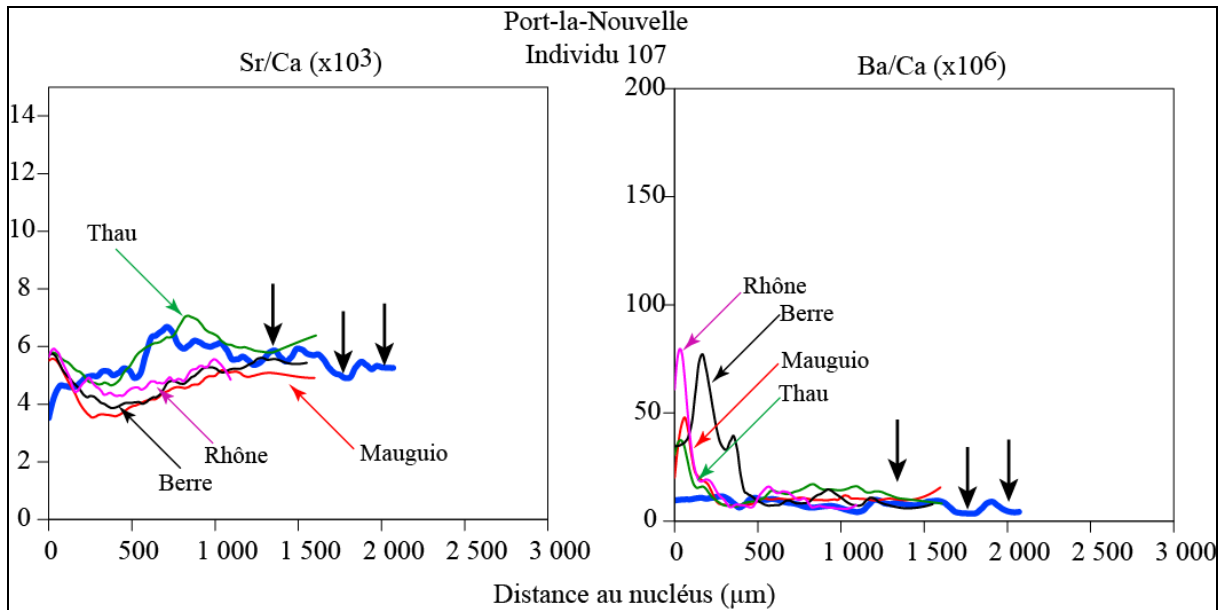


Figure 7.5 : Exemple d'une comparaison des profils chimiques en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) d'un otolithe de sole adulte (3^+) capturée dans l'Ouest du golfe du Lion (courbe bleue) avec les profils chimiques moyens des otolithes des soles des nurseries. Les flèches verticales correspondent aux marques annuelles de croissance. Les différentes nurseries sont représentées par les courbes et flèches de couleur.

7.3. Résultats

7.3.1. Ratios en isotopes stables

– Vie larvaire

Les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène des otolithes durant la phase de vie larvaire des soles adultes capturées dans le golfe du Lion et à Marseille ont été mesurés et comparés à ceux des soles capturées dans les nurseries pour cette même phase du cycle de vie (Figure 7.6). Cette représentation des données permet d'observer que certains individus adultes présentent des ratios isotopiques lors de leur vie larvaire proches de ceux de la vie larvaire des soles capturées dans les nurseries.

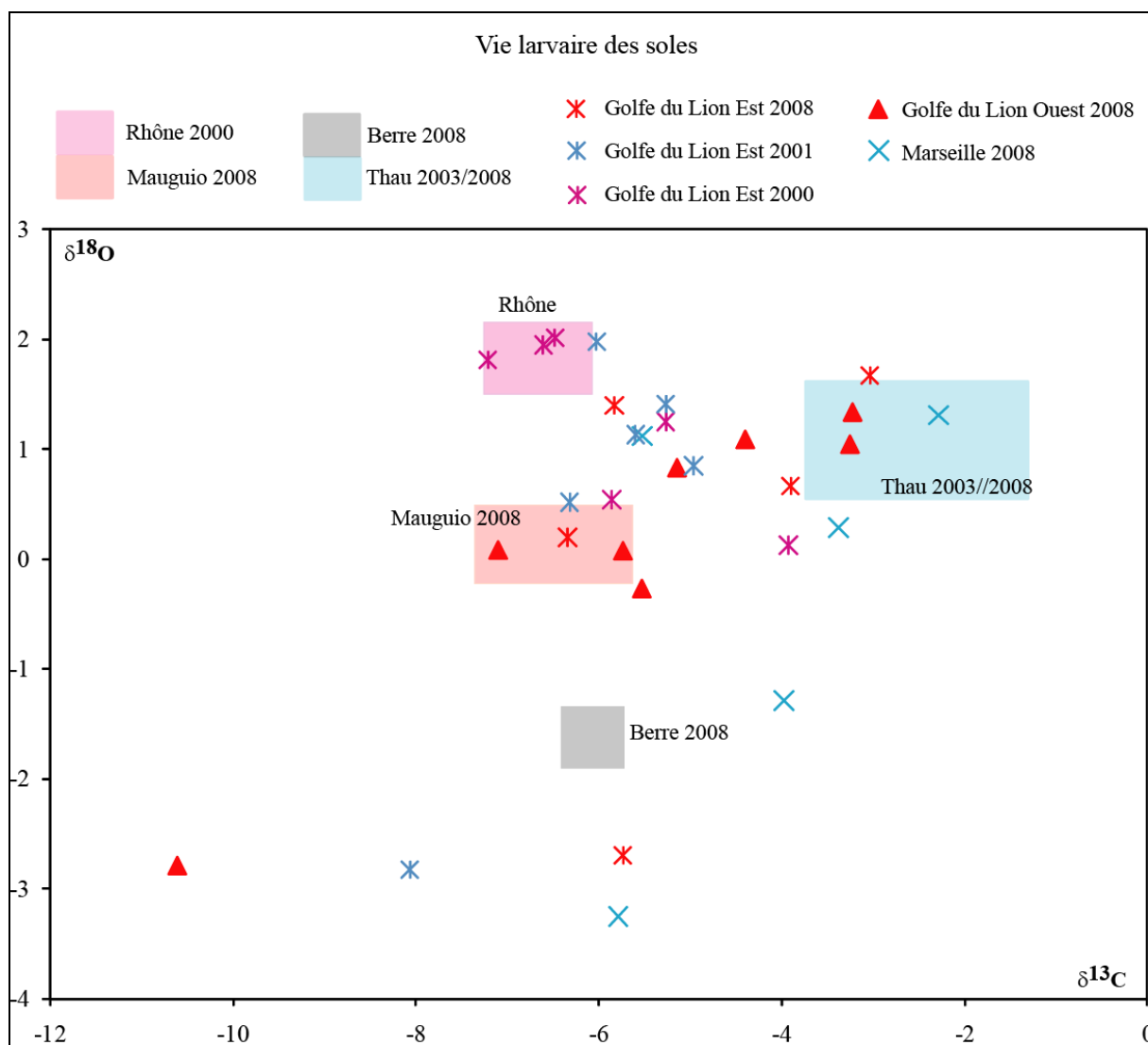


Figure 7.6 : Signatures en isotopes stables du carbone et de l'oxygène des otolithes durant la phase de vie larvaire marine des soles du golfe du Lion et de Marseille (points individuels) comparées aux signatures de cette même phase de vie des soles capturées dans les nurseries (rectangles colorés).

Une classification hiérarchique a été menée sur les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes et a mis en évidence l'existence de 5 groupes (Figure 7.7). Le premier est constitué des soles capturées à proximité du Rhône en 2000, de 5 soles de l'Est du golfe en 2000, d'une de l'Est en 2008 et d'une de Marseille en 2008. Le deuxième est constitué des soles de Mauguio en 2008, de 4 soles de l'Ouest du golfe en 2008, de 5 soles de l'Est en 2001, d'une en 2008 et d'une sole de Thau en 2003. Le troisième est formé par 3 soles de l'Ouest du golfe 2008, de 3 soles de Marseille en 2008, de 2 soles de l'Est du golfe en 2008 et d'une de l'Est en 2000. Le quatrième a regroupé les soles de Thau 2003 et 2008. Enfin, le cinquième est formé par les soles de Berre 2008, d'une sole de l'Ouest du golfe en 2008, une de l'Est en 2008, une de l'Est en 2001 et d'une de Marseille en 2008. Il apparaît donc un groupement entre les signatures des otolithes des soles adultes et des soles des nurseries pour la vie larvaire.

Les résultats obtenus dans le chapitre 3 ont permis de mettre en relation les résultats de cette analyse avec l'influence s'étant exercée sur les larves durant leur vie pélagique (Tableau 7.2). En effet, les analyses des ratios isotopiques ont mis en évidence une influence des eaux du Rhône sur la phase de vie larvaire des soles capturées dans les nurseries. Les soles capturées à proximité du Rhône en 2000, ainsi qu'à Mauguio et Berre en 2008 ont présenté des signatures caractéristiques des eaux influencées par le fleuve, alors que celles de Thau en 2003 et 2008 ont montré des caractéristiques plus proches de celles des eaux marines. Les vies larvaires des soles adultes capturées dans le golfe du Lion peuvent donc être soit sous influence du Rhône soit sous influence des eaux marines. Les soles adultes du golfe ont été influencées fortement par les eaux du Rhône durant leur phase de vie larvaire marine (entre 60 et 100% selon les sites), alors que les soles capturées à Marseille semblent avoir eu une vie larvaire moins influencée par les eaux du fleuve (40%, Tableau 7.2).

Tableau 7.2 : Effectifs et pourcentages des soles adultes capturées dans le golfe du Lion en 2008, 2001 et 2000 ayant été ou non sous l'influence du Rhône durant leur phase de vie larvaire.

Année de Capture	Site	Influences dominantes	
		Marine	Rhône
2008	Golfe du Lion Ouest	3 (37,5%)	5 (62,5%)
	Golfe du Lion Est	2 (40,0%)	3 (60,0%)
	Marseille	3 (60,0%)	2 (40,0%)
2001	Golfe du Lion Est	0 (0,0%)	6 (100,0%)
2000	Golfe du Lion Est	1 (16,7%)	5 (83,3%)
Total		9 (30,0%)	21 (70,0%)

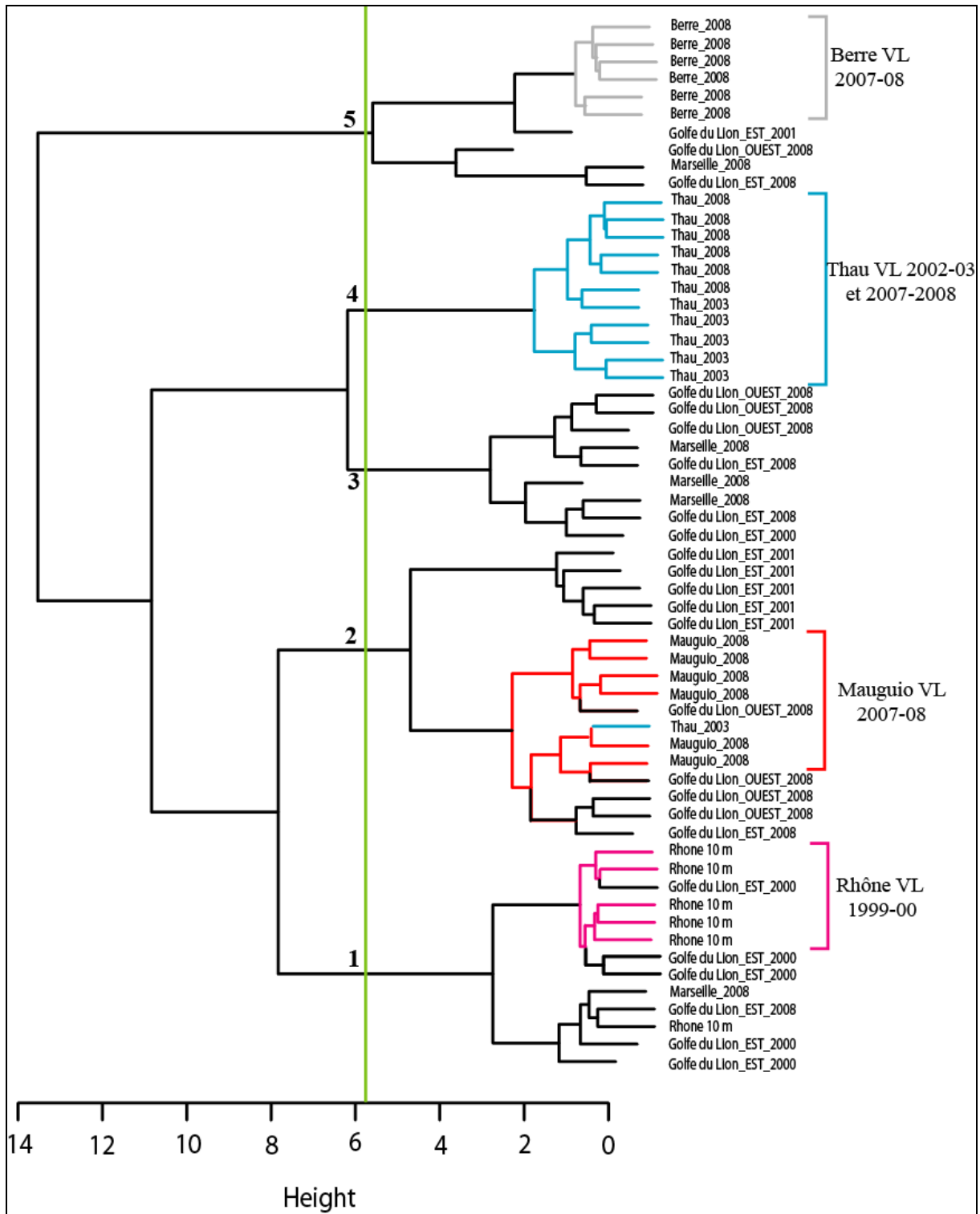


Figure 7.7 : Classification hiérarchique réalisée sur les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène des otolithes durant la vie larvaire (VL) des soles juvéniles capturées dans les nurseries (en couleur) et des adultes dans le golfe du Lion (noir). La ligne verte correspond à la coupure arbitraire choisie. Les codes de couleurs sont les mêmes que ceux de la Figure 7.6.

– Vie juvénile

Les ratios isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ de la vie juvénile des soles adultes ont été analysés et comparés aux ratios isotopiques des soles capturées dans les nourriceries (Figure 7.8). Cette représentation des ratios en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes permet d'observer une concordance avec les signatures des otolithes des soles capturées dans les nourriceries (Thau, Mauguio, Berre et Rhône). La plupart des soles adultes capturées dans le golfe du Lion présentent, durant leur vie juvénile, des ratios en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes proches de ceux des juvéniles de Thau. Afin de clarifier ces résultats, une classification hiérarchique a été réalisée avec les données des soles capturées dans les nourriceries et celles de la vie juvénile des soles adultes (Figure 7.9).

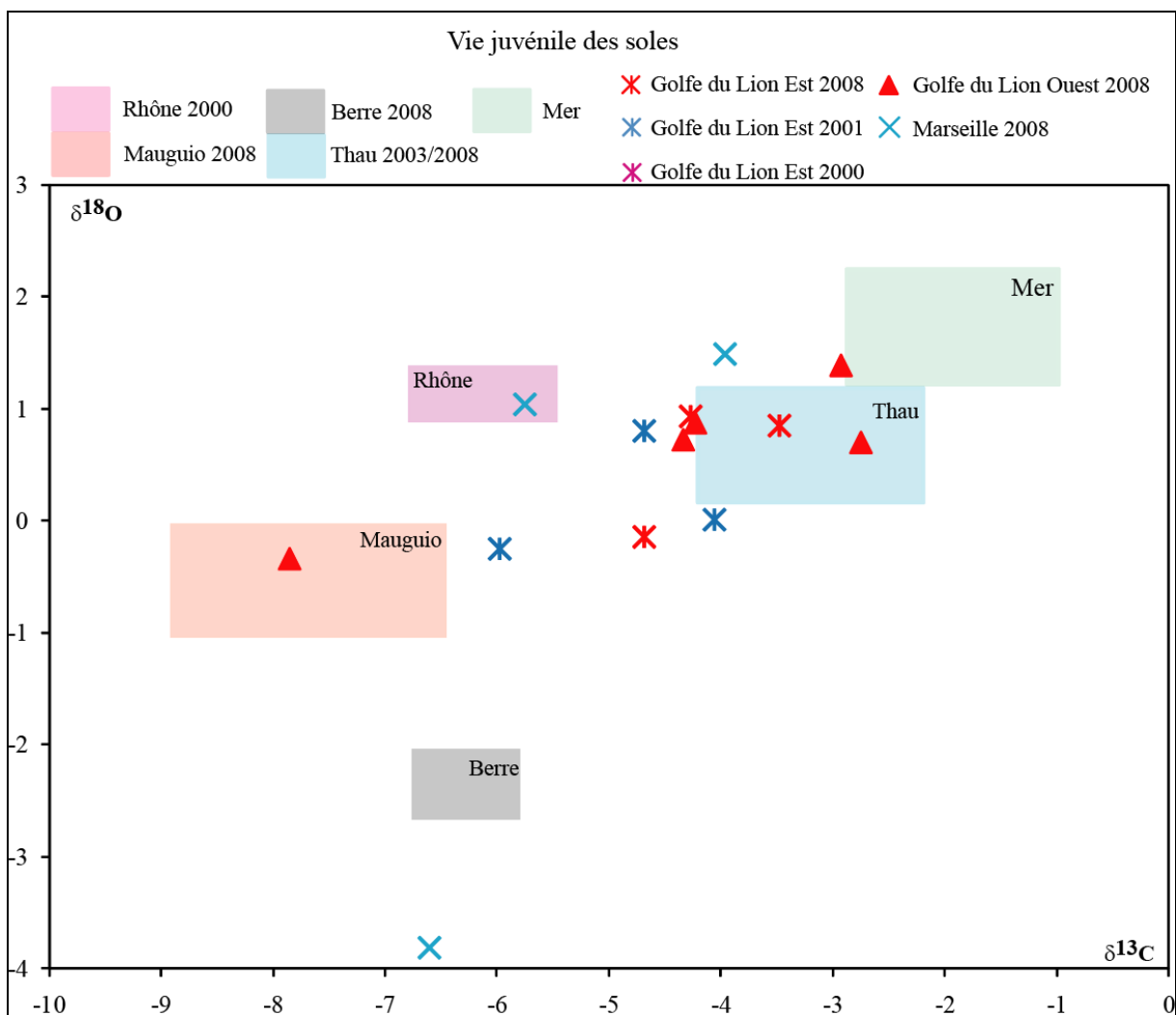


Figure 7.8 : Signatures en isotopes stables du carbone et de l'oxygène des otolithes durant la phase de vie juvénile des soles adultes (points individuels) et des nourriceries (rectangles colorés).

L'analyse hiérarchique a mis en évidence l'existence de 5 groupes caractéristiques des nourriceries. Le premier groupe est formé par les soles du Rhône, le deuxième par celles de Thau (2003, 2004 et 2008), le troisième par celles de la Mer, le quatrième par celles de Mauguio (2004 et 2008) et le cinquième par celles de Berre. De plus, les signatures de la vie juvénile des soles adultes du golfe du Lion se sont insérées au sein de chacun de ces groupes (Figure 7.9 et Tableau 7.3). Les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène mesurés durant la phase de vie juvénile des adultes analysés ont montré une forte similarité avec ceux des soles capturées dans Thau, avec 43% des soles analysées contre 21% pour le Rhône et seulement 7% pour Berre. De plus, 21% des soles capturées dans le golfe du Lion ont présenté des ratios isotopiques proches de ceux des soles capturées en mer.

Tableau 7.3 : Effectifs et pourcentages en fonction des cinq nourriceries sur la vie larvaire des soles capturées dans le golfe du Lion en 2008, 2001 et 2000. Les valeurs entre parenthèses correspondent aux pourcentages.

Année de Capture	Site	Nourricerie				
		Rhône	Thau	Mer	Mauguio	Berre
2008	Golfe du Lion Ouest	2 (40,0)	0 (0,0)	2 (40,0)	1 (20,0)	0 (0,0)
	Golfe du Lion Est	0 (0,0)	3 (100,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)
	Marseille	1 (33,3)	0 (0,0)	1 (33,3)	0 (0,0)	1 (33,3)
2001	Golfe du Lion Est	0 (0,0)	3 (100,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)
Total		3 (21,4)	6 (42,9)	3 (21,4)	1 (7,1)	1 (7,1)

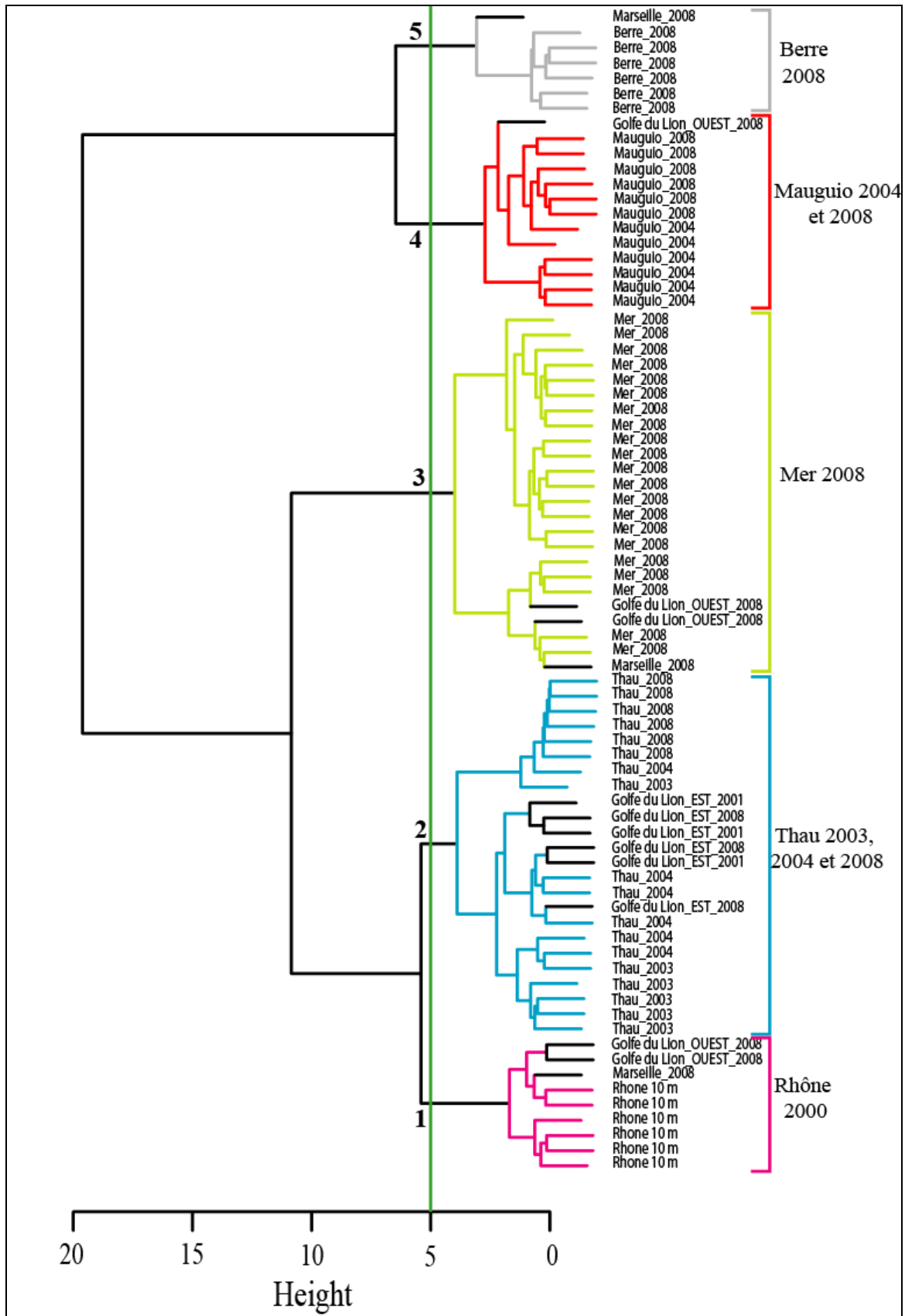


Figure 7.9 : Classification hiérarchique menée sur les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène durant la vie juvénile des soles capturées dans les nurseries (en couleur) et dans le golfe du Lion (en noir). La ligne verte correspond à la coupure arbitraire choisie. Les codes de couleurs sont les mêmes que ceux de la Figure 7.8.

7.3.2. Estimation de l'âge

La répartition des différentes classes d'âge des soles capturées en 2008 a montré une forte dominance des soles de 2 ans (50-70% des soles) pour le golfe du Lion Centre, Est, Marseille et Bandol, alors qu'à l'Ouest du golfe cette classe n'a représenté que 43% des soles analysées contre 54% pour celles de 3 ans (Figure 7.10). La dominance des soles âgées de 2 ans a également été observée en 2005 (50-54%) et 2001 (56%) pour l'Est et l'Ouest du golfe. Les soles capturées en 2001 ont montré une dominance des soles de 1 an (50%) contre seulement 21% pour celles âgées de 2 ans et 29% pour les 3 ans.

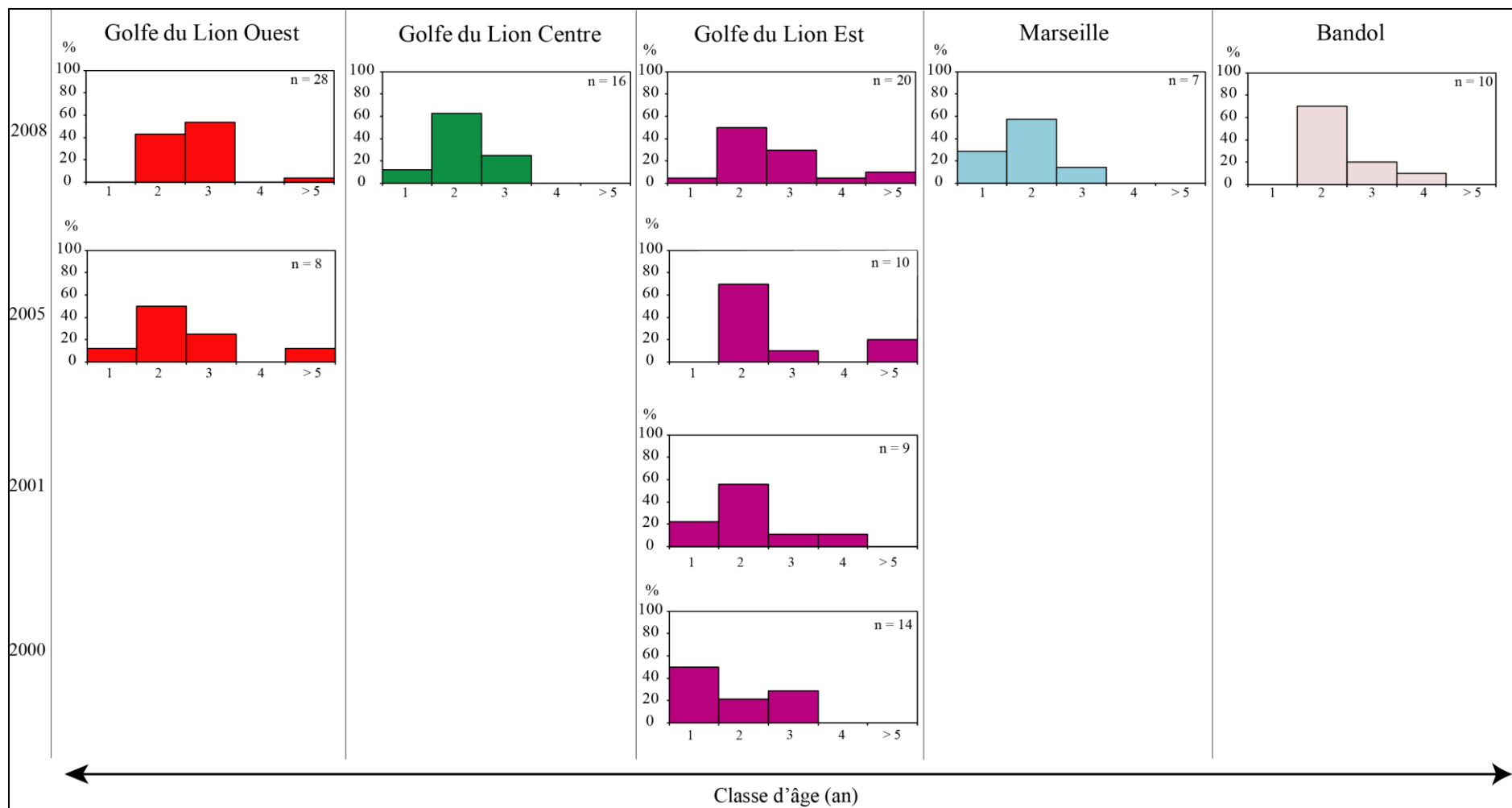


Figure 7.10 : Proportions des différentes classes d'âge des soles adultes analysées en LA-ICPMS par année de capture dans les différentes zones du golfe du Lion, ainsi qu'à Marseille et Bandol (2009). n représente les effectifs de chaque zone par année.

7.3.3. Rapports Sr/Ca et Ba/Ca

Les analyses menées dans le chapitre 3 ont montré que la vie larvaire des soles des nourriceries pouvait être influencée par les eaux du Rhône et était alors caractérisée par de fortes valeurs du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) dans les 200 premiers micromètres des otolithes alors que le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) durant cette phase de vie ne montrait pas de différence avec la vie juvénile. Seul le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes durant les premiers 200 μm a été utilisé pour évaluer l'influence du fleuve sur la vie larvaire des soles. D'autre part, les analyses menées dans le chapitre 4 ont montré des variations du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes au cours de la vie juvénile des soles ; ce rapport sera donc comparé aux rapports moyens Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes des soles des nourriceries afin d'évaluer leurs contributions aux populations d'adultes.

– Vie larvaire

Les soles ont été classées en fonction de l'influence des eaux du fleuve durant la vie larvaire. Pour cela, un seuil arbitraire de 35 a été choisi, correspondant à la valeur minimale du rapport mesuré dans les otolithes des soles de l'Est du golfe influencées par le Rhône (*cf.* chapitre 3). Les soles ont été classées comme étant sous l'influence du fleuve et/ou d'autres apports continentaux lorsque le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) a atteint ou dépassé ce seuil durant la phase de vie larvaire. Dans le cas de valeurs inférieures, elles ont été classées comme « hors Rhône » et donc n'ayant pas été sous l'influence de ce dernier. Les soles présentant un niveau élevé en Ba/Ca ont été classées sous l'appellation Rhône car le fleuve est le principal pourvoyeur en matière d'origine terrigène dans le golfe, même si les apports originaires des autres fleuves côtiers du golfe y contribuent également pour une faible part.

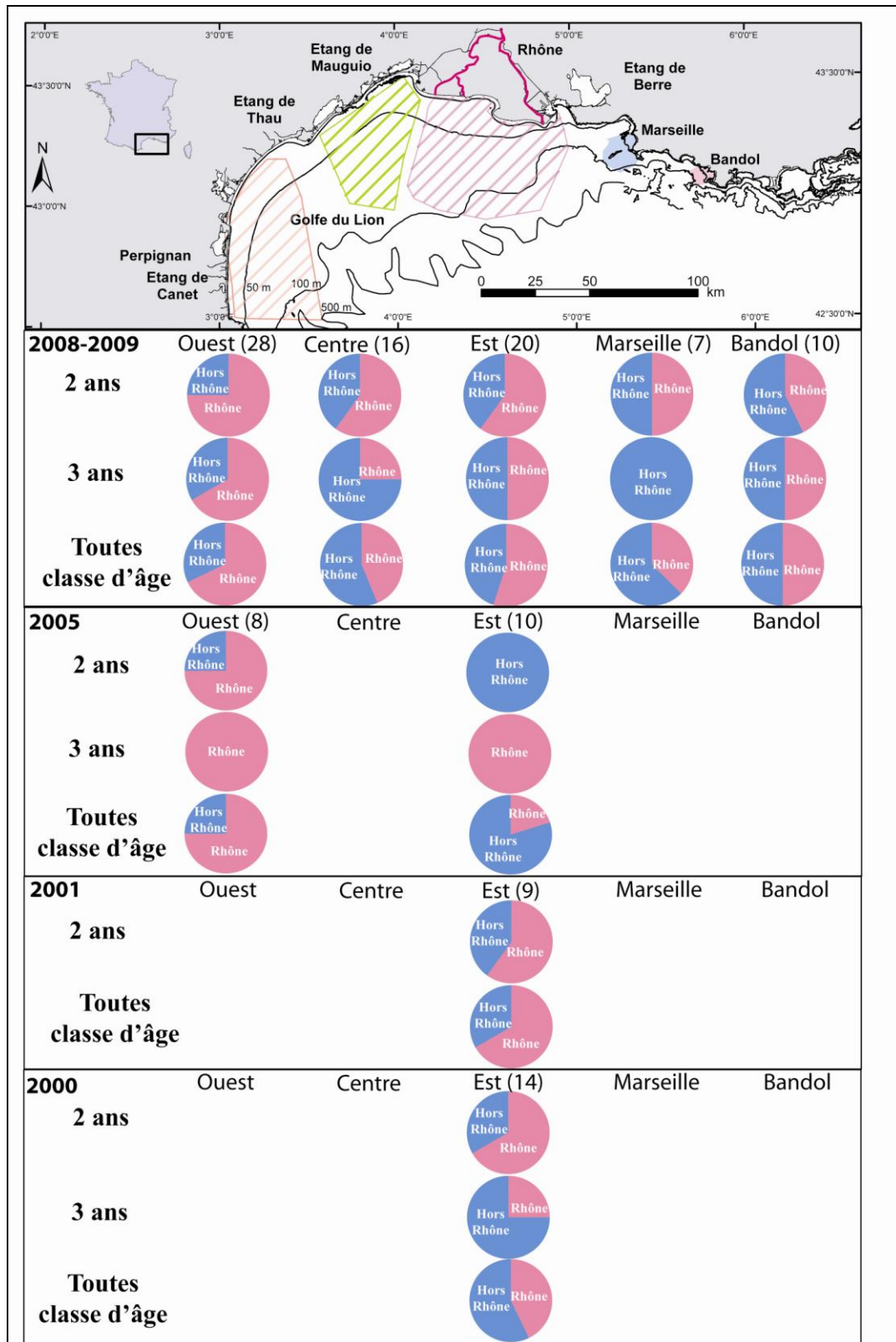


Figure 7.11 : Proportions de soles adultes sous l'influence du Rhône (rose) ou non (bleu) durant la phase de vie larvaire, des deux classes d'âge dominantes : 2 ans, 3 ans et toutes classes d'âge confondues (classes 2, 3 ans et les classes d'âge non représentées). Les effectifs de chaque groupe sont donnés entre parenthèses.

Les soles capturées dans le golfe du Lion, à Marseille et Bandol en 2008 et en 2009 ont été influencées par les eaux du Rhône durant leur phase de vie larvaire (Figure 7.11). Toutes classes d'âge confondues, la proportion minimale de soles sous l'influence des eaux du Rhône durant la phase de vie larvaire a été de 38% pour les soles capturées à Marseille et a été maximale pour les soles capturées dans l'Ouest du golfe du Lion (68%). Toutefois, ces proportions sont variables en fonction des classes d'âge analysées. Dans les zones Ouest, Centre et Est du golfe du Lion, entre 55 et 75% des soles de 2 ans ont montré une influence des eaux du fleuve lors de leur vie larvaire (Figure 7.11), cette proportion ayant diminué à 50% pour celles capturées à Marseille et à 43% à Bandol.

Les proportions ont été plus variables pour celles de 3 ans. En effet, les soles capturées dans l'Ouest, l'Est du golfe et Bandol ont montré une forte influence des eaux du fleuve (67 – 50 et 50% respectivement) sur la vie larvaire, alors qu'elle n'a été que de 25% pour celles du Centre du golfe et nulle à Marseille (Figure 7.11).

Les soles capturées dans le golfe du Lion Ouest en 2005 ont été influencées fortement par les eaux du Rhône durant leur phase de vie larvaire quelle que soit la classe d'âge considérée (entre 75 et 100%) alors que celles capturées cette même année à l'Est du golfe ont présenté une proportion de 20% toutes classes d'âge confondues, de 100% pour celles de 3 ans et nulle pour celles de 2 ans (Figure 7.11). La forte différence observée pour ce site au sein des différentes classes d'âge est due à une forte hétérogénéité dans les classes d'âge (dominance des 2 ans).

Les soles capturées en 2001 et 2000 dans l'Est du golfe du Lion présentent des proportions élevées de soles ayant eu une vie larvaire influencée par les eaux du Rhône (respectivement 67 et 43% des soles toutes classes d'âge confondues). Cette tendance a été identique pour les soles de 2 ans alors que celles de 3 ans n'ont été que 25% à avoir été influencées.

- Vie juvénile

L'analyse et la comparaison de tous les profils Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles adultes avec les profils moyens des otolithes des soles des nurseries ont permis la caractérisation de 7 types de profils chimiques durant la première année de vie. Pour

cela, les compositions en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes ont été pris en compte mais également la distance séparant le nucléus de la première marque de croissance.

Type 1 :

Les soles dont le profil chimique est de type 1 lors de la vie juvénile ont présenté une augmentation du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) entre la fin de la vie larvaire et la première marque de croissance annuelle (Figure 7.12). Ce rapport d'environ 5 à la fin de la vie larvaire a augmenté pour atteindre un maximum d'environ 7 puis le rapport a présenté une légère diminution. De plus, ces soles ont présenté un profil en Ba/Ca ($\times 10^6$) faible sur l'ensemble de la première année de vie. Les otolithes de ces soles sont également caractérisés par une distance entre le nucléus et la première marque de croissance annuelle élevée ($\approx 1\ 400 - 1\ 500\ \mu\text{m}$). La comparaison du profil de type 1 en Sr/Ca, Ba/Ca ainsi que de la distance entre le nucléus et la première marque de croissance annuelle avec les profils moyens des soles capturées dans les nurseries a montré une similarité avec les soles capturées dans la lagune de Thau (Figure 7.12). Les soles présentant ce type de profil chimique et de croissance semblent donc avoir fréquenté une nursery lagunaire de **type Thau** durant la vie juvénile. Ce type de profil chimique a été retrouvé chez 44 individus soit 36% des soles analysées.

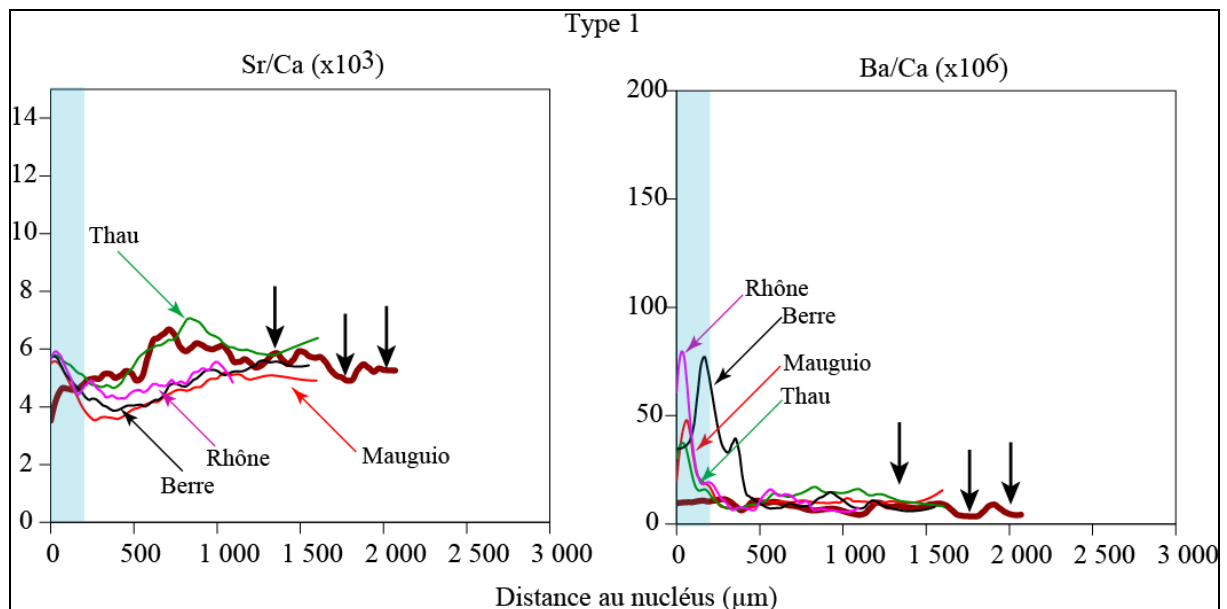
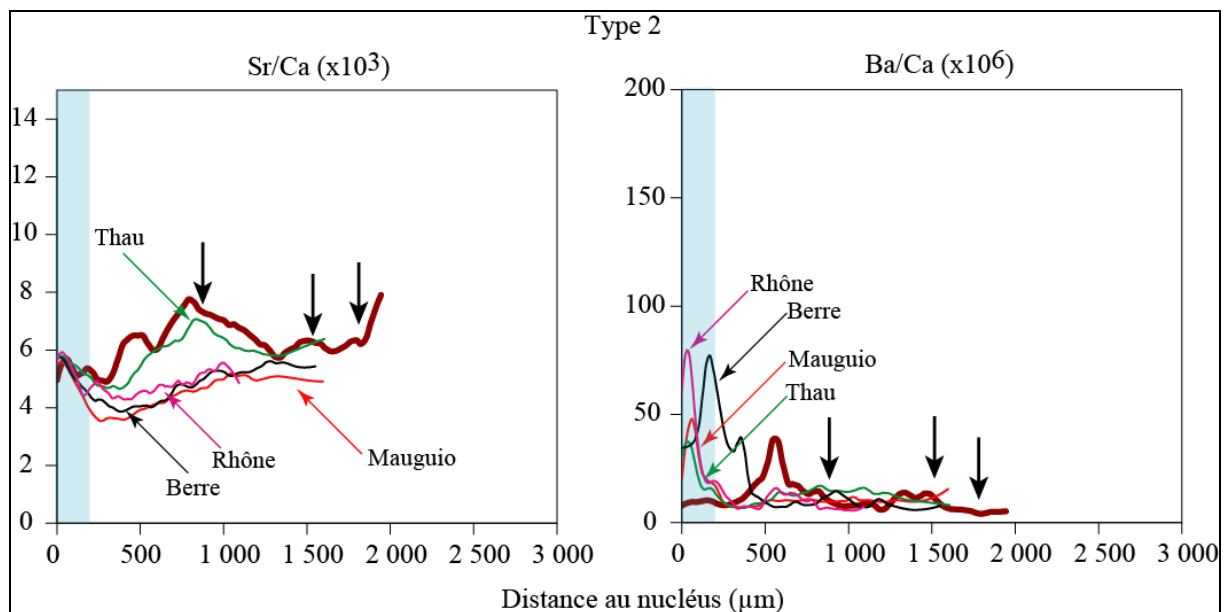


Figure 7.12 : Profil chimique d'un individu de type 1 (courbe marron épais). Les courbes moyennes en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles des nurseries sont représentées en trait fin de couleur. Les flèches verticales représentent les marques annuelles. La zone bleue correspond à la phase de vie larvaire des soles.

Type 2 :

Le second type de profil chimique a montré une forte augmentation du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) après la phase de vie larvaire pour atteindre un maximum d'environ 8 (Figure 7.13). Le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) de ces otolithes a été faible durant les 500 premiers micromètres, puis il a présenté une forte augmentation pour atteindre 40 et diminuer par la suite. La croissance des otolithes durant la phase de vie juvénile de ces soles a été faible aboutissant à une distance entre le nucléus et la première marque de croissance de seulement 900 - 1 000 μm . Le profil de type 2 est donc caractérisé par un fort niveau en Sr/Ca, un pic en Ba/Ca à environ 500 - 600 μm de croissance de l'otolithe depuis le nucléus, et une faible distance entre le nucléus et la première marque de croissance. Malgré la similarité du profil en Sr/Ca avec les soles de Thau, cette différence de croissance n'a pas permis de les classer avec ce groupe. Ce type de profil chimique a été retrouvé chez 22 individus soit 18% des soles analysées et reste **indéterminé (1)**.



Type 3 :

Les profils chimiques des soles de type 3 ont présenté un rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) faible après la phase de vie larvaire mais avec une légère augmentation au cours de la vie juvénile des individus (Figure 7.14). En effet, le rapport Sr/Ca, de 4 à la fin de la phase de vie larvaire, a augmenté jusqu'à 5 avant de diminuer en toute fin de première année de vie. De plus, ces soles ont présenté un rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) élevé au début de la vie juvénile (jusqu'à 250 μm), puis faible durant le restant de la vie des individus. Ces soles sont caractérisées par une distance entre le nucléus et la première marque de croissance annuelle d'environ 1 100 - 1 200 μm . La comparaison des deux rapports élémentaires avec ceux des soles des nurseries, couplée à la croissance de l'otolithe durant la vie juvénile a suggéré une similarité avec les soles capturées à proximité du **Rhône**. Ce type de profil chimique a été retrouvé chez 25 individus soit 20% des soles analysées.

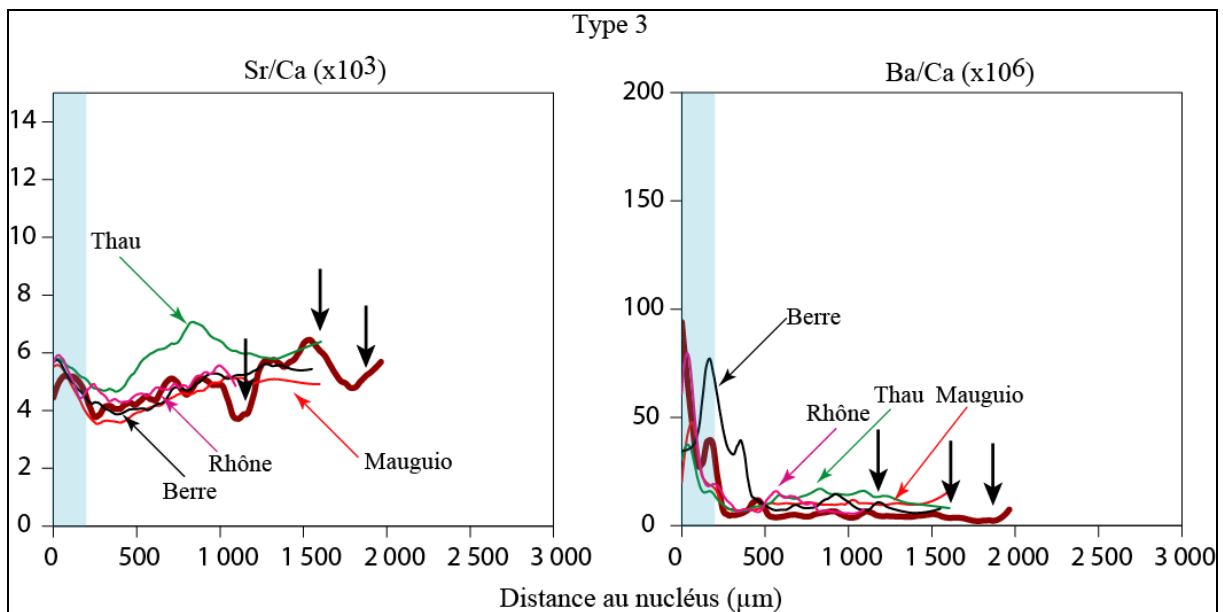


Figure 7.14 : Profil chimique d'un individu de type 3 (courbe marron épais). Les courbes moyennes en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles des nurseries sont représentées en trait fin de couleur. Les flèches verticales représentent les marques annuelles. La zone bleue correspond à la phase de vie larvaire des soles.

Type 4 :

Les soles dont le profil chimique est de type 4 ont présenté un rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) faible (≈ 4) et relativement constant durant la vie juvénile (Figure 7.15). De plus, le rapport Ba/Ca faible n'a pas montré de variation importante durant cette phase de vie. Ces soles ont présenté une distance entre le nucléus et la première marque de croissance annuelle de l'ordre de 1 100 - 1 200 μm . La comparaison de ces profils chimiques et de croissance avec les ceux des soles des nurseries n'a pas permis de le définir clairement. En effet, les faibles valeurs du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) suggèrent une faible salinité des eaux, toutefois l'absence d'augmentation du rapport au cours de la vie juvénile semblerait différencier ce type des nurseries de type lagunes dessalées (Mauguio et Berre), mais également des soles du Rhône. Ce type restera donc **indéterminé (2)**. Ce type de profil chimique a été retrouvé chez 5 individus soit 4% des soles analysées.

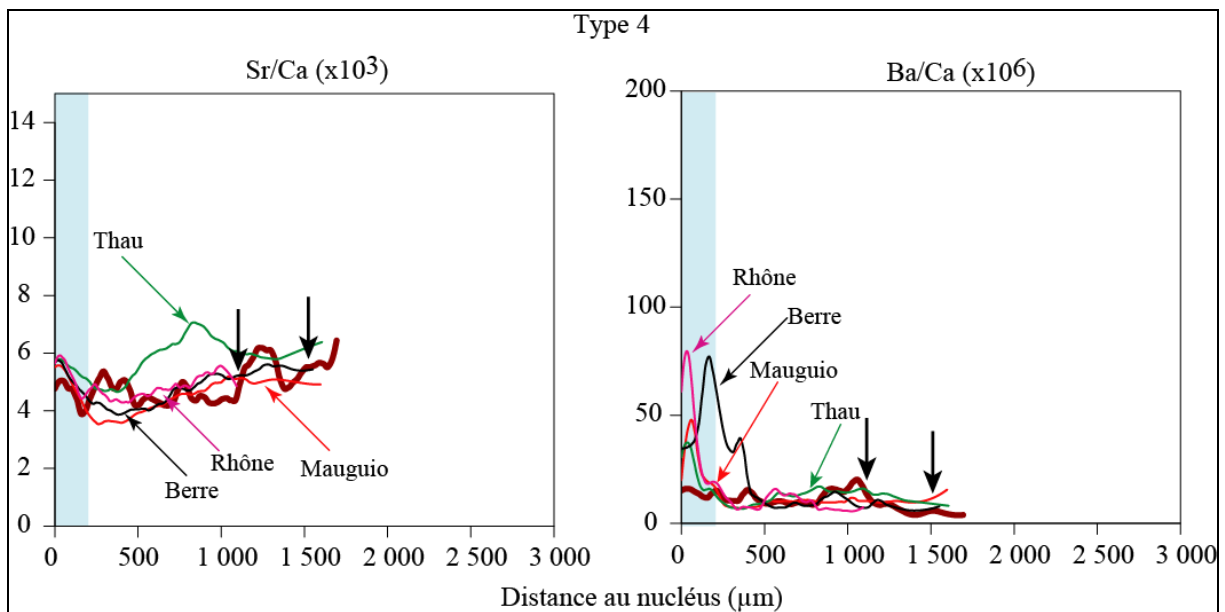


Figure 7.15 : Profil chimique d'un individu de type 4 (courbe marron épais). Les courbes moyennes en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles des nurseries sont représentées en trait fin de couleur. Les flèches verticales représentent les marques annuelles. La zone bleue correspond à la phase de vie larvaire des soles.

Type 5 :

Les soles de type 5 ont présenté un rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) élevé (≈ 6) et constant durant la phase de vie juvénile des individus (Figure 7.16). En outre, ces soles ont présenté un rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) faible durant toute la vie des soles. La distance entre le nucléus et la première marque de croissance annuelle a été faible $\approx 900 - 1\ 000\ \mu\text{m}$. La comparaison avec les profils chimiques et de croissance des soles des nurseries n'a pas permis d'établir de similitude nette. Toutefois, les fortes valeurs du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) suggèrent une salinité assez élevée et probablement proche de celle de la mer. Il est donc possible que les soles de type 5 aient fréquenté des **nourriceries marines côtières**. Ce type de profil chimique a été retrouvé chez 7 individus soit 6% des soles analysées.

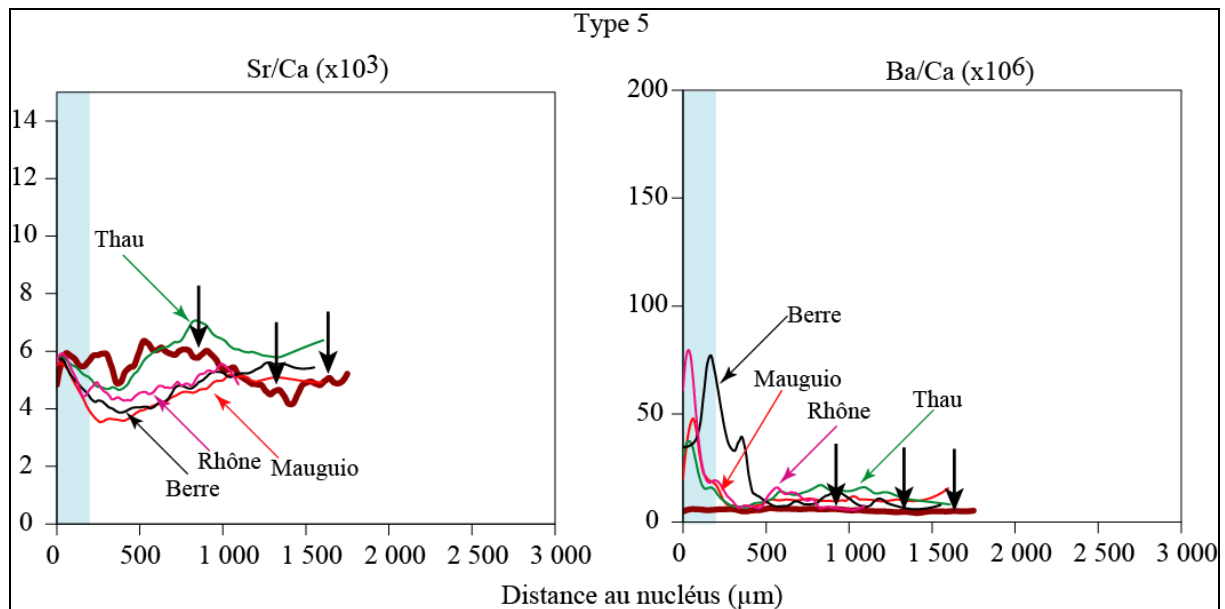


Figure 7.16 : Profil chimique d'un individu de type 5 (courbe marron épais). Les courbes moyennes en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles des nurseries sont représentées en trait fin de couleur. Les flèches verticales représentent les marques annuelles. La zone bleue correspond à la phase de vie larvaire des soles.

Type 6 :

Les soles classées dans le type 6 ont présenté des profils chimiques des otolithes complexes (Figure 7.17). En effet, le rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) des otolithes durant la vie juvénile des soles a présenté deux fortes augmentations. La première entre 400 et 500 μm où le rapport a atteint 7 et la seconde plus forte entre 700 et 1 200 μm où il a atteint 8,5. Le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) a également présenté une augmentation (≈ 30) entre 700 et 1 200 μm . Ces soles ont présenté une distance entre le nucléus et la première marque annuelle de croissance d'environ 1 350-1 400 μm . La comparaison de ce type de profil chimique avec ceux des soles des nurseries n'a pas permis de mettre en évidence de nette similarité. Ces soles pourraient avoir effectuées des mouvements d'entrées et de sorties de la lagune de Thau par exemple, toutefois par manque de certitudes ces soles resteront **indéterminées (3)** d'un point de vue la vie juvénile. Ce type de profil chimique a été retrouvé chez 11 individus soit 9% des soles analysées.

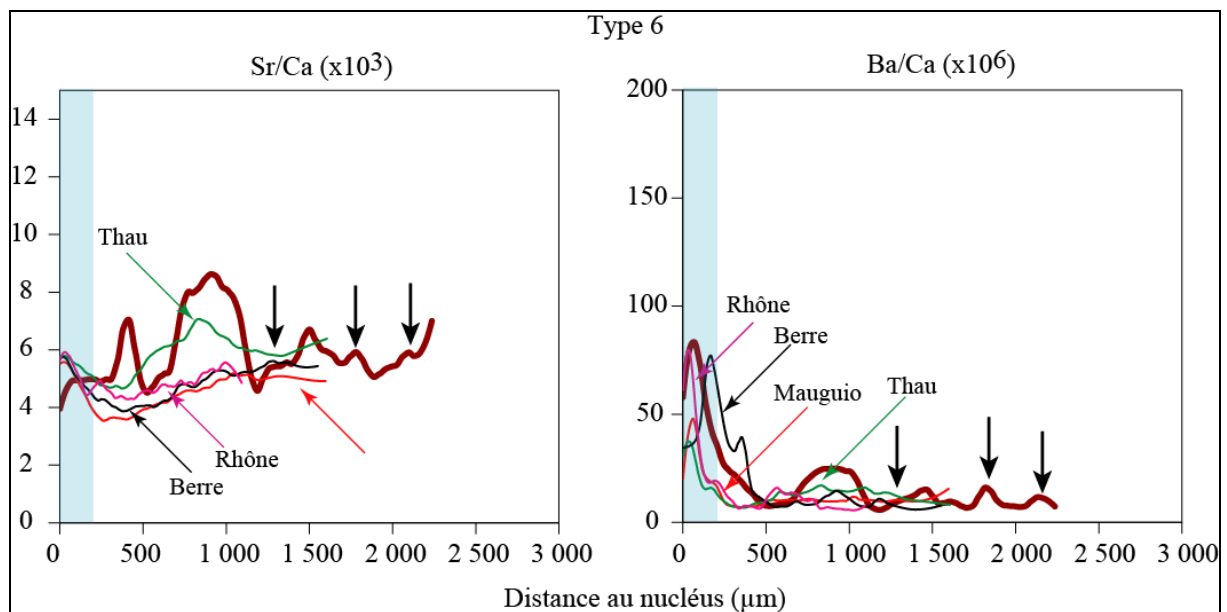


Figure 7.17 : Profil chimique d'un individu de type 6 (courbe marron épais). Les courbes moyennes en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles des nurseries sont représentées en trait fin de couleur. Les flèches verticales représentent les marques annuelles. La zone bleue correspond à la phase de vie larvaire des soles.

Type 7 :

Les soles capturées dans le golfe du Lion classées comme type 7 ont présenté un profil en Sr/Ca ($\times 10^3$) faible (< 4) après la phase de vie larvaire des soles. Toutefois, ce rapport a présenté une augmentation durant la phase de vie juvénile et a atteint environ 5 à la fin de la première année de vie. Le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes de ces soles n'a pas montré de variations significatives au cours de la première année de vie. Ces soles ont présenté une distance entre le nucléus et la première marque de croissance d'environ 1 200 - 1 400 μm . La comparaison entre les profils chimiques des otolithes de ces soles avec celles capturées dans les nurseries montre une similarité avec les profils des soles capturées dans les **lagunes dessalées** (Mauguio et Berre). Ce type de profil chimique a été retrouvé chez 8 individus soit 7% des soles analysées.

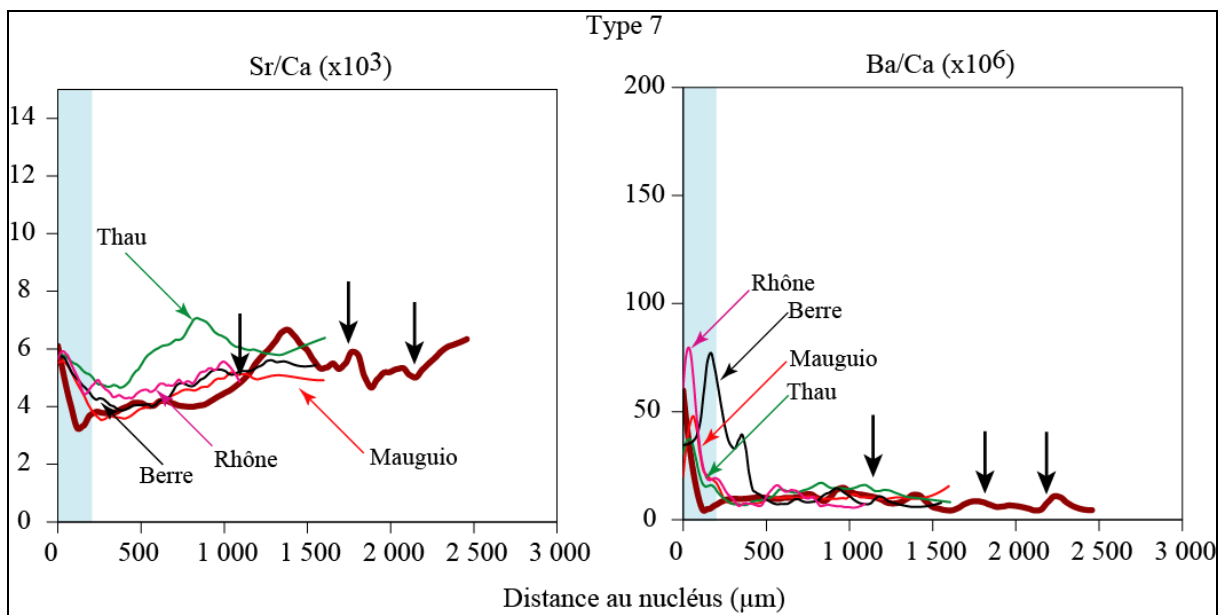


Figure 7.18 : Profil chimique d'un individu de type 7 (courbe marron épais). Les courbes moyennes en Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des soles des nurseries sont représentées en trait fin de couleur. Les flèches verticales représentent les marques annuelles. La zone bleue correspond à la phase de vie larvaire des soles.

L'ensemble des soles capturées dans le golfe du Lion (Ouest, Centre et Est), ainsi qu'à Marseille et à Bandol ont été classées dans ces 7 types de profils chimiques et de croissance correspondant à leur vie juvénile. Les proportions de chaque type de vie juvénile ont été différentes en fonction des années, « zones » de capture et/ou des classes d'âge étudiées (Figure 7.19).

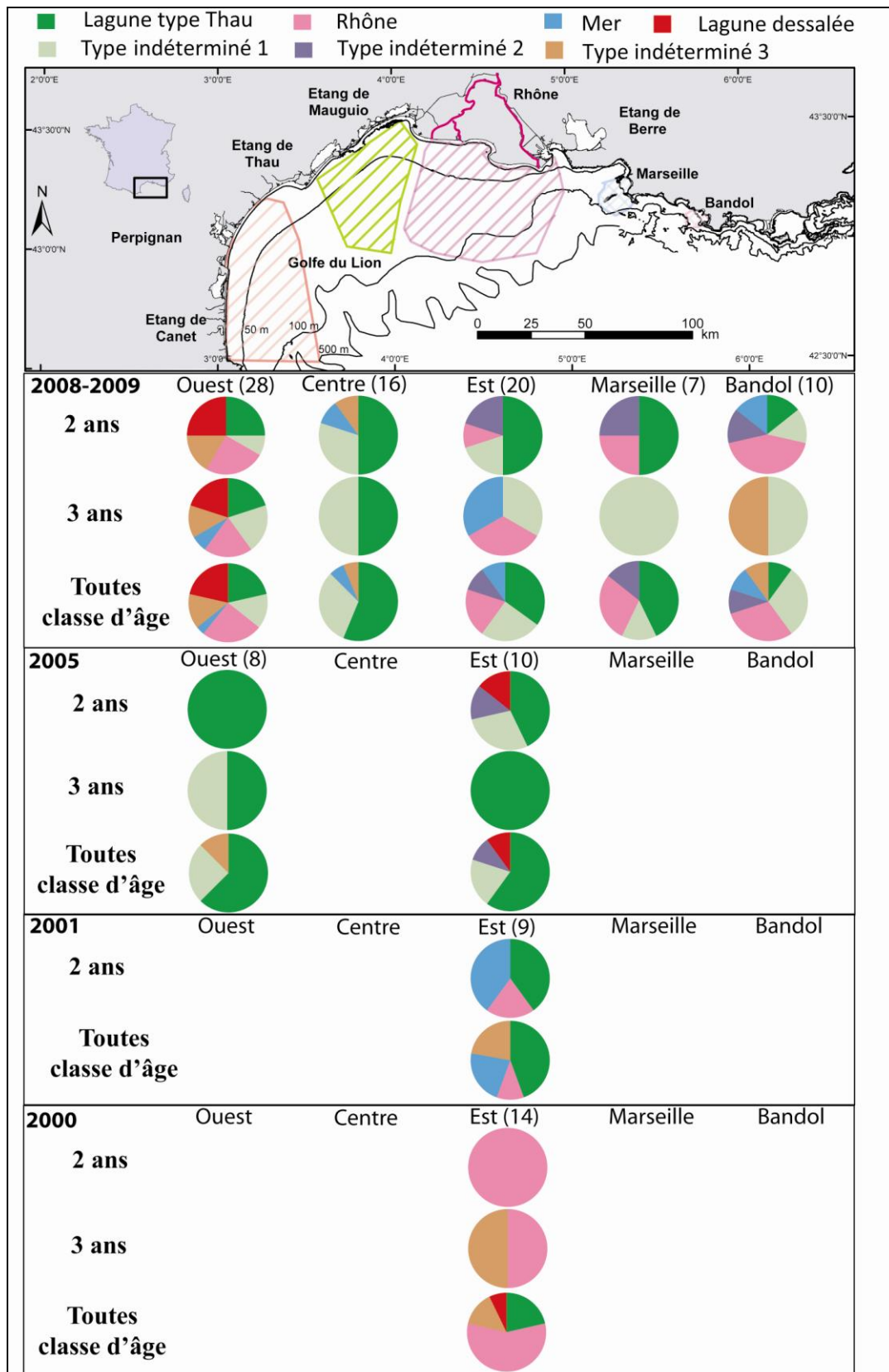


Figure 7.19 : Proportions de soles adultes par type de nurricerie fréquentée durant la vie juvénile en fonction des zones et des deux classes d'âge principales. La catégorie toutes classes d'âge prend en compte l'ensemble des individus (2 et 3 ans ainsi que les classes d'âge non représentées). Les effectifs de chaque groupe sont donnés entre parenthèses.

Soles âgées de 2 ans :

Une forte proportion des soles de cette classe d'âge capturées en 2008 (ou 2009) ont présenté des profils « **lagune de type Thau** ». En effet, 50% des soles capturées à Marseille, au Centre et à l'Est du golfe du Lion ont présenté ce type de profil, alors qu'il n'a représenté que 25% de celles capturées à l'Ouest du golfe et 14% de celles capturées à Bandol (Figure 7.19). Ces soles ont également présenté de fortes proportions de profil **indéterminé 1** qui a été retrouvé à 20 et 30% à l'Est et au Centre du golfe, respectivement. Ce type a été faiblement observé chez les soles de l'Ouest (8%), et celles de Bandol (14%), et a été absent de celles de Marseille. Le **type Rhône** a été fortement représenté chez les soles capturées à Bandol (43%), Marseille (25%) et à l'Ouest du golfe (25%). Le type **indéterminé 2** a été observé chez les soles de Marseille (25%), de l'Est du golfe (20%) et celles de Bandol (14%). Les autres types ont été plus faiblement représentés hormis le type **lagune dessalée** pour les soles de l'Ouest (25%).

En 2005, cette classe d'âge a été essentiellement dominée par les soles présentant un profil **lagune de type Thau** qui a été retrouvé chez la totalité de soles capturées à l'Ouest et chez 43% de celles de l'Est du golfe. Ces dernières ont également présenté une forte proportion de soles de type **indéterminé 1** (29%) et à parts égales (14%) de type **indéterminé 2** et **lagune dessalée** (Figure 7.19).

En 2001, trois types de profils ont été observés pour les individus de cette classe d'âge. En effet, la majorité des soles ont présenté des profils de **lagune de type Thau** et **mer** (40% dans chacun des cas). Les 20% des soles restantes ont montré des profils de type **Rhône**. En 2000, l'ensemble des soles âgées de 2 ans ont présenté un profil de type **Rhône** (Figure 7.19).

Soles âgées de 3 ans :

En 2008, une forte dominance des profils **indéterminé 1** a été observée chez les soles de Marseille (100%), du Centre du golfe (50%), de Bandol (50%) et de l'Est du golfe (33%, Figure 7.19). Le profil **lagune de type Thau** a été retrouvé à 50 et 20% pour les soles du Centre et de l'Ouest du golfe respectivement. Le type **Rhône** a été observé à l'Est et l'Ouest du golfe avec 33% et 20% des soles respectivement. Les autres types de profils sont observés plus sporadiquement hormis le type **mer** qui est observé dans 33% des soles de l'Est du golfe,

le type **lagune dessalée** chez 20% des soles de l'Ouest et le **indéterminé 3** à 50% chez les soles de Bandol.

En 2005, les profils **lagune de type Thau** ont dominé la vie juvénile des soles de cette classe d'âge avec 50% des soles capturées à l'Ouest et la totalité des soles de l'Est du golfe (Figure 7.19). Les 50% restant des soles capturées à l'Ouest du golfe ont présenté un profil **indéterminé 1**. Les soles capturées en 2000 à l'Est du golfe ont montré une forte proportion de soles de type **Rhône** avec 50% des individus et **indéterminé 3** pour les 50% restant.

Toutes classes d'âge :

En 2008, les soles présentant un profil **lagune de type Thau** ont prédominé à Marseille, ainsi que dans le golfe du Lion Centre et Est avec respectivement 43, 56 et 35% des individus (Figure 7.19). Ce profil a également été retrouvé chez 21% des soles de l'Ouest du golfe. Les profils de type **Rhône** ont été bien représentés à Bandol et Marseille, ainsi qu'à l'Est et l'Ouest du golfe avec 30, 29, 20 et 25% des soles par site, respectivement. Le profil **indéterminé 1** a été observé dans tous les sites et a été fort pour les soles de Bandol (30%), de l'Est (25%) et du Centre du golfe (31%). Les profils de type **mer** ont été observés dans tous les sites hormis à Marseille. Toutefois, les proportions sont restées relativement faibles (4 - 10%). Les deux profils **indéterminés 2 et 3** ont également été observés sur l'ensemble des sites avec de faibles proportions. Les soles présentant des profils de type **lagune dessalée** ont été observées uniquement à l'Ouest du golfe et ont représenté 21% des individus.

En 2005, les soles de profil **lagune de type Thau** ont fortement dominé à l'Est et à l'Ouest du golfe (60 et 62% respectivement). Le reste des soles a présenté des profils **indéterminé 1** (25%) et **3** (13%) pour l'Ouest du golfe, alors que celles de l'Est ont montré des profils **indéterminé 1** (20%), **2 et 3** (10% chacun).

En 2001, la majorité des soles (44%) a présenté un profil **lagune de type Thau**, ainsi que 22% de type **mer** et **indéterminé 3**, et seulement 11% de soles ont eu une vie juvénile de type **Rhône**. Les soles capturées à l'Est du golfe en 2000, ont majoritairement présenté un profil de type **Rhône** (57%), puis **lagune de type Thau** (21%), le reste des individus présentant un profil **indéterminé 3** et **lagune dessalée**.

– Les soles 1+ des lagunes

Les soles d'âge 1⁺ capturées dans la lagune de Berre à l'automne 2008 ont toutes montré des valeurs élevées du rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes durant la phase de vie larvaire marine (Figure 7.20) suggérant ainsi une influence du Rhône durant leur phase de vie larvaire. *A contrario*, les soles d'âge 1⁺ capturées en été et automne 2008 dans la lagune de Thau n'ont présenté que de faibles valeurs en Ba/Ca ($\times 10^6$) durant leur phase de vie larvaire, suggérant ainsi une vie larvaire non influencée par le fleuve.

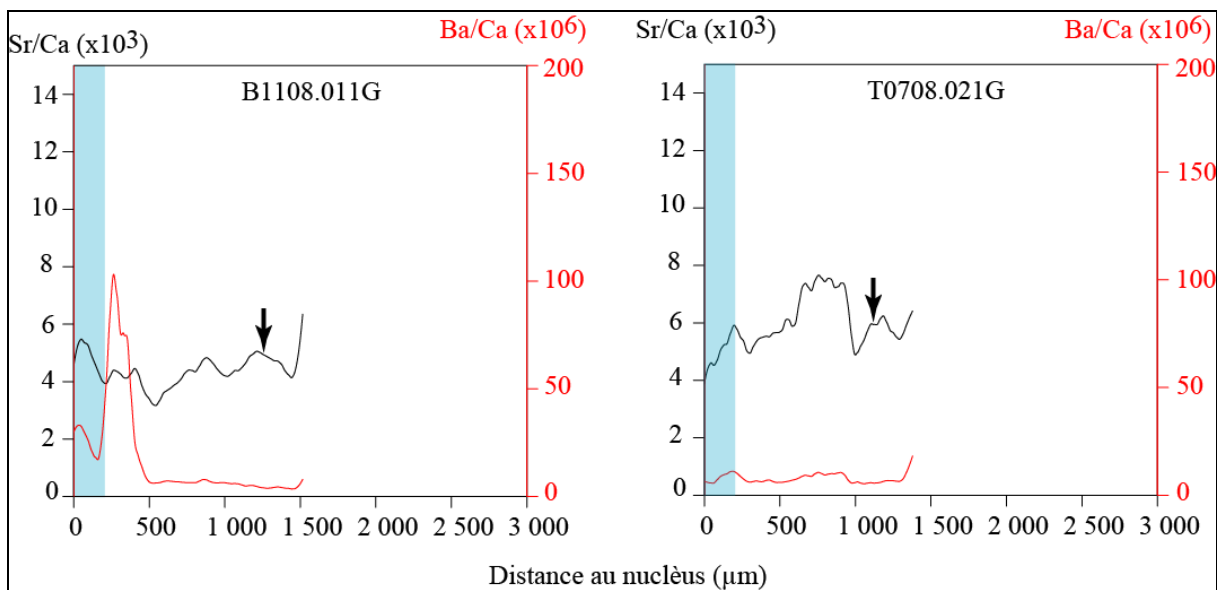


Figure 7.20 : Exemples de profils individuels de Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca (10^6) de soles 1⁺ capturées dans la lagune de Berre (à gauche) à l'automne 2008 et à Thau (à droite) en été 2008. La zone bleue correspond à la vie larvaire des soles et la flèche noire à la première marque annuelle de croissance.

Les 13 soles capturées dans la lagune de Thau ont présenté à 31% des profils **lagune de type Thau**, 31% des profils de **lagune dessalée**, à 23% des profils de type **Rhône** et à 15% des profils de type **mer** (Figure 7.21). Les 4 soles de la lagune de Berre ont présenté à 75% des profils de **lagune dessalée**, les 25% restant ayant présenté des profils **indéterminés 2** (Figure 7.21). L'ensemble de ces résultats suggèrent donc qu'une partie des soles 1⁺ serait entrée deux fois dans les nourriceries lagunaires au cours de leur vie.

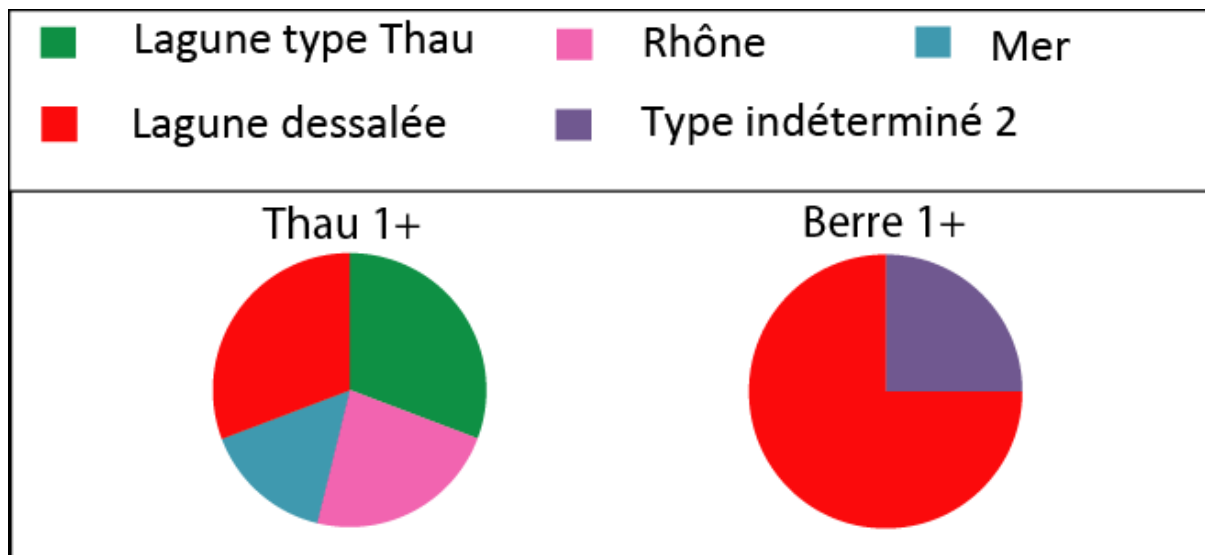


Figure 7.21 : Proportions des soles d'âge 1⁺ capturées dans les lagunes de Thau (n= 13) et Berre (n= 4) en 2008 en fonction des différents types de profils chimiques caractérisés.

7.4. Discussion

7.4.1. Etude des classes d'âge

Les soles adultes capturées dans le golfe du Lion ont montré une répartition des classes d'âge fortement dominée par les soles de 2 et 3 ans quelle que soit la zone étudiée. En effet, ces deux classes ont représenté entre 50 et 97% des soles étudiées dans cette partie. Dans le golfe du Lion, la dominance de ces classes d'âge avait déjà été observée et correspondraient aux tailles de soles recrutant dans les pêcheries du golfe du Lion (Campillo 1992, Salen-Picard et al. 2002). Les soles adultes analysées dans ce chapitre ont été capturées par des pêcheurs professionnels au moyen d'engins de pêche classiques (chaluts, sennes et trémails à sole) expliquant ainsi les fortes proportions des classes d'âge précédemment citées. D'après Campillo (1992), les soles de 2 ans contribuerait à 60% des individus débarqués par les pêcheries du golfe. L'étude de ces classes d'âge semble donc constituer un bon « proxy » des populations de soles adultes exploitées dans le golfe du Lion.

7.4.2. Etude de la vie larvaire des soles adultes

La vie larvaire marine des soles adultes capturées dans le golfe du Lion (Ouest, Centre et Est), à Marseille et Bandol a été étudiée à la fois par la caractérisation des signatures en isotopes stables du carbone et de l'oxygène mais également par les ratios élémentaires (Ba/Ca x10⁶ et Sr/Ca x10³). Les ratios isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ et les rapports Sr/Ca et

Ba/Ca des otolithes ont été utilisés dans de nombreuses études pour retracer l'histoire de vie migratrice des téléostéens (Campana et al. 1999, Thorrold et al. 2001, Blamart et al. 2002, de Pontual et al. 2003, Elsdon & Gillanders 2006, Kerr et al. 2007, Gao & Bean 2008, Halden & Friedrich 2008, Rooker et al. 2008a, b, Tabouret et al. 2010). Ces rapports peuvent permettre de caractériser les influences auxquelles les soles ont été soumises durant la phase de vie larvaire. Le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes est lié, d'une part, au $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous (CID) des masses d'eau et, d'autre part, au $\delta^{13}\text{C}$ d'origine métabolique et donc de l'alimentation (Solomon et al. 2006). Le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes est, quant-à lui, lié à la température et à la salinité des eaux (Gao et al. 2001b, Panfili et al. 2002). Durant leur phase de vie larvaire, les soles peuvent être influencées par des eaux d'origine marine qui présentent des $\delta^{13}\text{C}$ élevés (0-2‰, Aucour et al. 2003) où par des eaux sous influence terrigène qui présentent des $\delta^{13}\text{C}$ plus faibles (-9 / -10‰ pour les eaux du Rhône par exemple, Aucour et al. 2003). En outre, des études ont montré que les signatures isotopiques de la matière organique particulaire (MOP) des eaux d'origine terrigène étaient plus faibles que celles issues des eaux marines (Darnaude 2003, Harmelin-Vivien et al. 2008, 2010). *A contrario*, le rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) de l'eau de mer est faible alors que celui des eaux sous influence terrigène est fort (49 fois plus élevé dans le cas des eaux du Rhône, cf. chapitre 3).

Depuis la construction du barrage d'Assouan sur le Nil en 1970, le Rhône, avec $55\,812\text{ Mm}^3\text{ a}^{-1}$ en moyenne entre 1920 et 2000, est le principal pourvoyeur en eaux douces de Méditerranée et donc du golfe du Lion (Bourrin et al. 2009). Les plus faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et les fortes concentrations en Ba/Ca ($\times 10^6$) des eaux du Rhône ont permis d'associer les faibles signatures en $\delta^{13}\text{C}$ et les fortes concentrations en Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes à une influence du Rhône durant la phase de vie larvaire. Toutefois, il n'est pas exclu que ces différences puissent être associées à des apports par d'autres fleuves côtiers du golfe du Lion tels que le Tech, la Têt, l'Aude, l'Orb et/ou l'Hérault, ainsi que le Var à l'Est hors du golfe du Lion. Cependant, les fleuves côtiers (hors Rhône) ne représentent que 5% des apports globaux d'eau douce au golfe du Lion, mais peuvent contribuer jusqu'à 60% de ces apports de manière sporadique lors d'épisodes de brèves mais fortes crues (Bourrin 2007). Toutefois, les plus fortes concentrations en Ba observées dans les eaux d'écoulement du bassin versant du Rhône par rapport à celles observées dans les bassins versants des fleuves de la partie Est du golfe suggère que les fortes concentrations observées dans les otolithes seraient majoritairement liées aux apports du Rhône et de ses affluents (Figure 7.22).

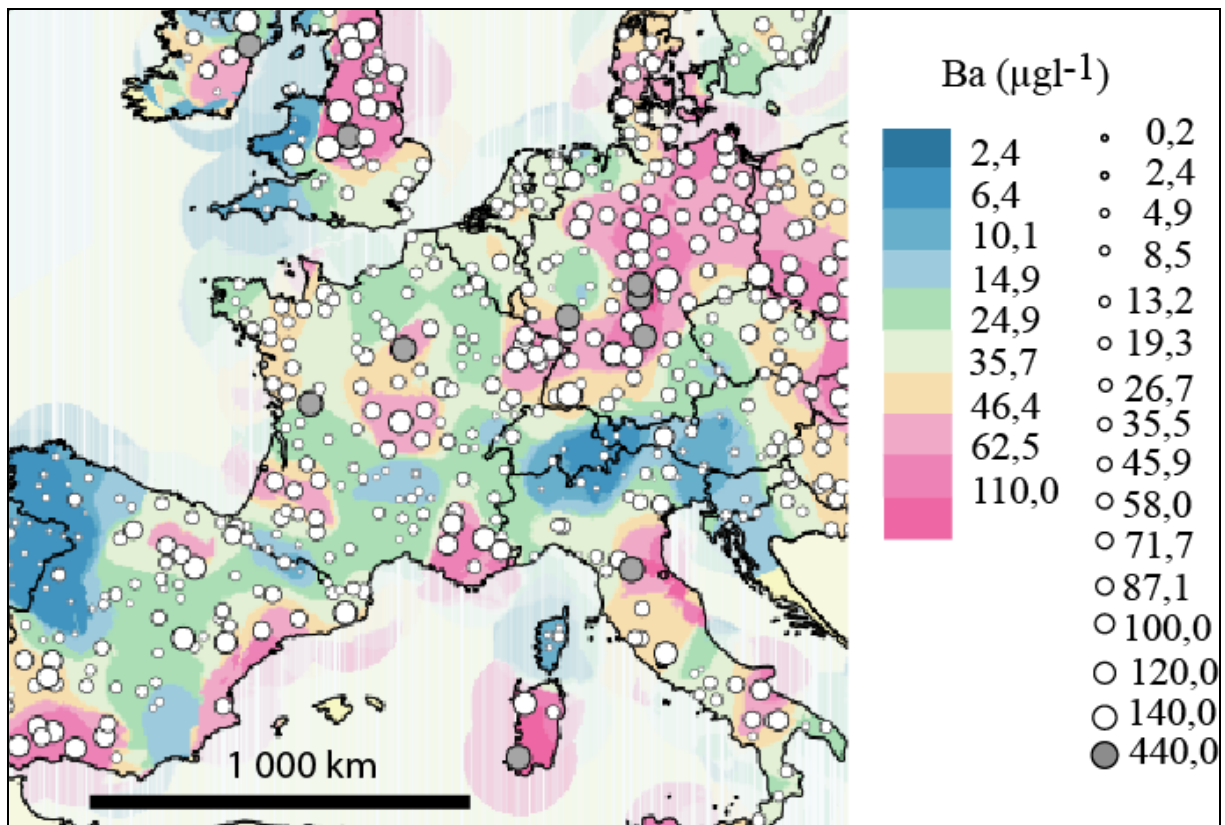


Figure 7.22 : Carte des concentrations en Ba mesurées par ICPMS dans les eaux d'écoulement d'Europe occidentale (modifié de Salminen et al. 2005). Les cercles correspondent aux différents points de mesures et leur grosseur est proportionnelle aux concentrations mesurées.

Les analyses des ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène durant la phase de vie larvaire des soles ont montré une forte similitude des signatures des soles adultes du golfe du Lion avec celles des soles influencées par de forts apports d'origine terrigène et donc potentiellement par le Rhône durant cette phase du cycle de vie (70% au total). Ces proportions ont été élevées (entre 60 et 100%) que les soles soient capturées à l'Est ou à l'Ouest du golfe, mais ont été plus faibles pour celles capturées à Marseille (seulement 40%). De même, les analyses menées sur le rapport Ba/Ca durant cette phase du cycle de vie ont montré de fortes proportions de soles potentiellement influencées par le Rhône (entre 20 et 75%) en fonction des sites et des années. De plus, en 2008, les résultats ont également montré des proportions de soles sous influence du Rhône plus élevées à l'Est (68%) et à l'Ouest (55%) du golfe qu'au Centre (44%), Marseille (38%) et Bandol (50%). Il apparaît donc qu'une partie des soles capturées à l'état adulte dans le golfe du Lion n'a pas été soumise aux apports du fleuve durant la phase de vie larvaire. Ceci confirme les résultats du chapitre 3 et l'existence potentielle de deux stocks de soles (Est et Ouest) soumises à des influences

différentes comme suggéré par Gaertner et al. (1998, 2005) et Mériqot et al. (2007). Toutefois, l'ensemble des résultats a montré une contribution supérieure des larves sous influence du Rhône à l'Est et à l'Ouest du golfe qu'au Centre, à Marseille et à Bandol. Ces différences peuvent avoir deux origines principales (i) soit une dispersion larvaire différente entre le Centre, l'Est et l'Ouest du golfe, mais également à Marseille et Bandol, (ii) soit un rôle majeur des migrations des juvéniles et des jeunes adultes sur la dispersion et la colonisation des différentes régions par les soles.

Les soles présentent une vie larvaire pélagique dont la durée est comprise entre 20 et 46 jours (Amara et al. 2000). Durant cette période, les larves occupent la partie inférieure de la colonne d'eau et effectuent des migrations verticales nyctémérales (Lagardère 1982, Champalbert et al. 1992). Elles sont ainsi soumises au transport à la fois par les courants de fond et par ceux de surface. L'étude de la sole commune en mer d'Irlande a montré que les zones de ponte étaient distantes des nourriceries de 100 km environ. Cette importante distance ne peut être parcourue par les soles qu'à l'aide de courants favorables (Symonds & Rogers 1995). La circulation des masses d'eau de surface dans le golfe du Lion est régie par le courant Nord et par des contres courants internes au golfe (Figure 7.23). Les masses d'eau de l'Est du golfe (au large du Rhône) sont déviées vers le Sud-Ouest par le courant Nord (Millot 1989, 1999) et peuvent donc véhiculer des larves ayant eu une vie larvaire influencée par le Rhône vers la zone Ouest du golfe, ou être redirigées vers le Rhône par les contres courants (Figure 7.23). Les plus faibles proportions de soles influencées par le Rhône et capturées dans la zone centrale du golfe pourraient être dues à un moindre apport de larves par les courants dans cette zone. Les soles de l'Est de la zone d'étude (Marseille et Bandol) ont, elles aussi, montré des origines potentiellement influencées par le Rhône mais en plus faibles proportions. Comme précédemment, les courants peuvent être à l'origine de cet apport de larves. En effet, lors d'épisodes de Mistral, une partie des eaux du panache de dilution du Rhône est poussée vers l'Est en direction de Marseille. Toutefois, il n'est pas exclu que les larves colonisant ces zones soient originaires de zones plus à l'Est sous influence de fleuves côtiers, non caractérisés dans cette étude, tels que l'Huveaune, le Gapeau, l'Argens, la Siagne, le Loup ou le Var par exemple.

Outre la colonisation par les larves, une autre alternative pouvant expliquer les proportions importantes de soles influencées par les eaux du Rhône pourrait être une migration, soit des juvéniles après le passage dans les nourriceries, soit des adultes. En effet, les juvéniles de soles effectuent des migrations entre les nourriceries côtières et les

populations d'adultes après leur passage en nurseries. Des études de capture / marquage / recapture de soles en Atlantique ont montré des déplacements entre les nurseries et les habitats des adultes de 40 – 80 km en moins de deux ans (Koutsikopoulos et al. 1995). De plus, des analyses de la composition élémentaire des otolithes de jeunes soles adultes au Portugal, ont montré une hétérogénéité de leurs origines (Vasconcelos et al. 2008). Les populations de jeunes soles adultes des côtes portugaises provenaient de nurseries d'origines diverses réparties sur le long des côtes et pouvant être distantes du lieu de capture de 275 km environ. Par ailleurs, une étude menée en mer d'Irlande et sur les côtes anglaises a montré qu'une fois recrutée dans la population d'adultes, la sole avait tendance à y rester (Symonds & Rogers 1995). Ces études suggèrent donc que les différences observées dans les origines des soles adultes du golfe du Lion pourraient être également liées à des migrations des juvéniles avant le recrutement dans la population d'adultes plutôt qu'à une migration des adultes, eux-mêmes.

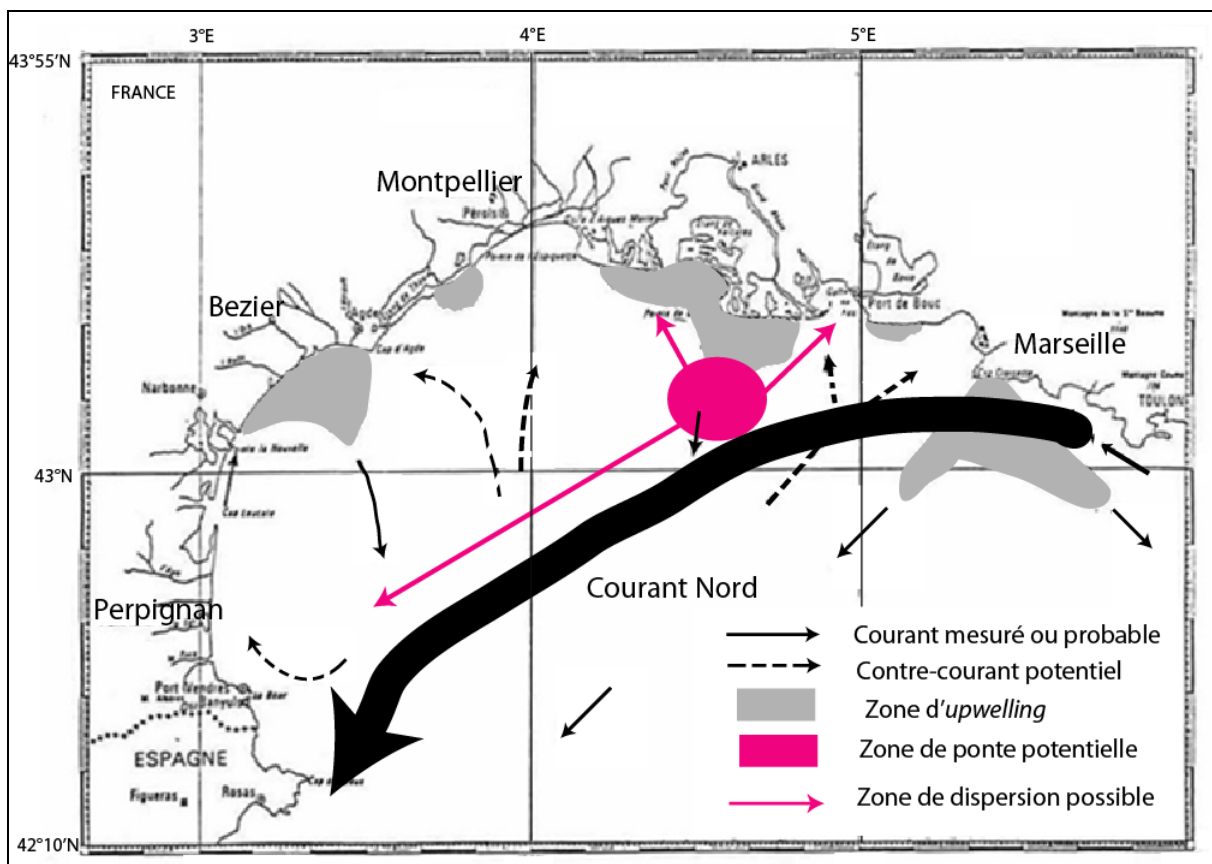


Figure 7.23 : Carte de dispersion potentielle des larves de soles influencées par le Rhône (modifiée de Millot 1989). En rose, la zone de ponte principale potentielle des soles ; d'autres sites de ponte plus restreints existent probablement dans l'Ouest du golfe.

7.4.3. Etude de la vie juvénile des soles adultes

Les ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène ont été utilisés afin de caractériser les différentes phases du cycle de vie des espèces. Ces ratios ont permis de différencier les populations migratrices chez les harengs (Gao et al. 2001a) et l'alose (Dufour et al. 2005), mais également de différencier des populations lagunaires de celles de la pente externe chez des téléostéens tropicaux (Blamart et al. 2002). Les analyses isotopiques des otolithes des soles adultes capturées dans le golfe du Lion ont montré de fortes similarités avec les signatures des nourriceries et plus particulièrement avec la lagune de Thau (43% des individus), du Rhône (21%) et des nourriceries marines côtières (21%). Ces résultats suggèrent une hétérogénéité des nourriceries d'origine des soles qu'elles soient capturées à l'Ouest ou à l'Est du golfe du Lion. Toutefois, ces résultats demandent à être confirmés en raison du nombre modeste d'individus analysés (n= 14).

Les compositions élémentaires des otolithes ont été utilisées dans de nombreuses études pour estimer les proportions de téléostéens adultes ayant résidé dans divers habitats au stade juvénile (Gillanders & Kingsford 1996, Brown 2006a, b, Hamer et al. 2006, Vasconcelos et al. 2008). Les analyses microchimiques des otolithes des soles adultes ont montré de fortes similarités avec les profils chimiques de soles capturées dans les nourriceries. Globalement, ces analyses ont permis de caractériser 7 profils chimiques et de croissance des otolithes de soles. Parmi ces 7 profils, 4 ont présenté de fortes similarités avec ceux des soles capturées dans les nourriceries : un profil lagune type Thau, un lagune dessalée, un Rhône et un mer, et trois profils indéterminés qui sont probablement d'autres sites de nourriceries que nous n'avons pas caractérisé à ce jour. Les soles ayant présenté un profil lagune de type Thau ont représenté entre 10 et 56% des individus analysés, celles de lagunes dessalées entre 0 et 17%, celles de type mer entre 0 et 10%, celles du Rhône entre 0 et 30%, et celles classées dans « autres sites de nourricerie » entre 26 et 50%. Les profils chimiques des otolithes de chacun des types durant la phase juvénile ont été retrouvés en proportions différentes dans chacune des zones et des années de capture. Ces différences peuvent dans un premier temps refléter la distance entre la nourricerie d'origine et le lieu de capture. En effet, les soles capturées dans le Centre du golfe du Lion, qui est à proximité de la lagune de Thau, ont présenté des profils chimiques de la vie juvénile de « lagune de type Thau » en proportions plus importantes (56%) que les autres zones (42% au maximum). De même en 2000, les soles capturées dans la zone Est du golfe, donc directement face au Rhône, ont présenté des profils essentiellement de type Rhône (57%). Ces résultats suggèrent donc

une importante capacité de recrutement à faible distance chez la sole en Méditerranée confirmant ainsi les observations de Koutsikopoulos et al. (1995) en Atlantique. Toutefois, les proportions de soles originaires d'une nurricerie donnée sont non seulement liées à la capacité de dispersion des juvéniles, mais également à une plus grande exportation des recrues de cette nurricerie (Vasconcelos et al. 2008). Il est donc possible que les fortes contributions aux populations de soles des nurriceries de type Thau et Rhône soient le reflet d'une plus grande exportation de recrues issues de ces milieux.

Comme les analyses des isotopes stables, les profils chimiques des soles ont montré une hétérogénéité des nurriceries d'origine de ces soles durant la phase de vie juvénile. Ces résultats sont en concordance avec ceux trouvés chez trois espèces de poissons plats (*Solea solea*, *S. senegalensis* et *Platichthys flesus*) des côtes du Portugal (Vasconcelos et al. 2008) et chez *S. solea* dans le golfe de Gascogne (Koutsikopoulos et al. 1995). L'ensemble de ces études met en évidence une grande capacité de dispersion des soles juvéniles après leur sortie des nurriceries. En effet, la distance maximale séparant la nurricerie supposée du site de capture est inférieure à 200 km en ligne droite (nurricerie : lagune type Thau et capture à Bandol). Bien que surprenant, car supérieurs aux 40 à 80 km de distance de migration entre les nurriceries et les populations d'adultes observés dans le golfe de Gascogne en Atlantique (Koutsikopoulos et al. 1995), ces résultats sont similaires à ceux observés par Vasconcelos et al. (2008) sur les côtes portugaises où la distance maximale entre les nurriceries d'origine et les zones de captures des jeunes adultes est estimée à 250 km environ.

Toutefois, au cours de nos travaux, toutes les nurriceries côtières et lagunaires de la zone d'étude n'ont pas été caractérisées. Il est donc possible que les réattributions des nurriceries effectuées soient biaisées. Le pourtour de la façade méditerranéenne française présente de nombreux fleuves côtiers (le Tech, la Têt, l'Agly, l'Aude, l'Orb, l'Hérault, le Var, etc.), et d'autres lagunes côtières (Canet en Roussillon, Sales-Leucate, la Palme, Bages-Sigean, les étangs Palavasiens, les étangs de Camargue, le Brusç) qui peuvent servir de nurriceries aux soles. Ces nurriceries potentielles peuvent présenter des caractéristiques proches de celles caractérisées dans cette étude et pourrait donc induire des erreurs. En effet, les lagunes de Salses-Leucate à l'Ouest du golfe du Lion et du Brusç près de Bandol présentent des caractéristiques proches de la lagune de Thau (comm. pers. Marc Verlaque) et pourraient contribuer aux proportions des soles adultes dont la vie juvénile a été similaire à celle de Thau. Les soles caractérisées comme « lagune de type Thau » de l'Est de la zone

d'étude pourraient, par exemple, provenir de la lagune du Brusac qui présente des herbiers de posidonies et de zostères (comm. pers. Marc Verlaque).

Généralement fréquentées par les soles juvéniles (0^+), les lagunes côtières du pourtour du golfe du Lion peuvent abriter des soles d'âge supérieur (comm. pers. Jean-Pierre Quignard). L'analyse des profils chimiques de ces soles a révélé des origines diverses. En effet, les soles capturées à Thau ont présenté des profils de lagune type Thau à 31% et lagunes dessalées à 31%, de type Rhône à 23% et Mer à 15%. Les soles capturées dans la lagune de Berre ont montré une forte similarité durant leur vie juvénile avec le profil de type lagune dessalée (75%) et avec les « autres sites de nurricerie » (25%). Ces résultats suggèrent un passage dans les lagunes lors de la première année de vie pour 65% de ces soles 1^+ . Les diverses origines possibles lors de la vie juvénile suggèrent un départ des nurriceries à la fin de la première année de vie et une seconde colonisation. Les soles de Berre présentant un profil de type lagune dessalée lors de la vie juvénile n'ont pas présenté d'élévation du rapport Sr/Ca ($\times 10^3$) à la fin de la première année de vie suggérant que ces soles n'ont pas effectué de migration marine entre les deux années. Les soles capturées dans la lagune de Thau et présentant un profil de type lagune de Thau ont présenté une chute importante du rapport Sr/Ca à la fin de la vie juvénile suggérant une diminution de la salinité et donc potentiellement un départ de la lagune (qui présente des salinités fortes en période estivale et début de l'automne) ou un maintien dans la lagune mais une diminution de la salinité de celle-ci en raison des pluies automnales.

7.4.4. Synthèse des origines et migrations des soles

– Dispersion larvaire

Les 122 profils chimiques des otolithes des soles ont permis d'évaluer la contribution des larves de soles ayant subi l'influence du Rhône ou non (hors Rhône) dans les différentes nurriceries. Au sein de l'échantillonnage de soles adultes réalisé, les larves influencées par le Rhône ont colonisé à 4% les nurriceries marines, à 37% les lagunes de type Thau, à 6% les lagunes dessalées, à 25% le large du Rhône et à 28% dans les « autres sites de nurriceries ». Celles qui n'ont pas été sous l'influence du fleuve au stade larvaire ont colonisé les nurriceries marines à 7%, les lagunes de type Thau à 35%, les lagunes dessalées à 7%, le large du Rhône à 16% et les « autres sites de nurriceries » à 35%. L'ensemble de ces

résultats montre que durant leur période de vie larvaire, les soles adultes ont majoritairement colonisées les nourriceries telles que les lagunes de type Thau, le large du Rhône et les « autres sites de nourriceries », alors que les nourriceries marines et de type lagunes dessalées n'ont été que faiblement représentées. La colonisation des nourriceries par les larves de soles semble être guidée par les courants. Toutefois, les différences dans les proportions citées précédemment suggèrent que d'autres facteurs peuvent intervenir. En effet, le « choix » des nourriceries par les larves peut être motivé par différentes caractéristiques telles que l'odeur des nourriceries, la température, la salinité, la turbidité, le pH des eaux et la disponibilité en nourriture (Miller 1988). Parmi ces facteurs, la nourriture semblerait jouer un rôle important ; les larves et les jeunes soles montrent une diminution de l'activité natatoire en présence de proies (Macquart-Moulin et al. 1991), aboutissant à une vie benthique si la nourriture est disponible sur le fond. Les juvéniles de sole commune sont attirés par des composés chimiques, les glycines bêtaïnes, qui sont présents chez leur proies (annélides, mollusques et euartropodes crustacés, Konosu & Hayashi 1975). Les nourriceries qui présenteraient des disponibilités en nourriture importantes pourraient donc diffuser de plus grandes quantités de ces molécules dans le milieu et ainsi stimuler la colonisation des soles.

Outre les facteurs physico-chimiques et biologiques pouvant induire ces différences de proportions dans les nourriceries colonisées par les larves de soles, d'autres facteurs tels que la mortalité des juvéniles ou les pêcheries ne peuvent pas être exclus. En effet, les larves peuvent coloniser les lagunes mais ne pas être exportées vers les populations d'adultes du fait de la prédation et de la mortalité naturelle au sein des nourriceries. De plus, les proportions ont été calculées à partir de soles adultes capturées dans différents sites d'échantillonnage et non pas à partir de larves ou de jeunes juvéniles récoltés dans les nourriceries. Les estimations réalisées concernent donc les soles ayant survécu jusqu'au recrutement dans les populations d'adultes. Or, les lagunes côtières sont des zones à activité de pêche importante où les soles constituent une espèce cible. D'après Demaneche et al. (2009)¹¹, les estimations de captures par les métiers ciblant les soles en milieu lagunaire (« fileyeurs étang et < 3 milles », « telliniers étang et < 3 milles », « capéchades » et « autres métiers étang ») auraient capturées environ 182 tonnes de soles en 2007-2008 sur le pourtour méditerranéen français (hors

¹¹ Cette étude de l'Ifremer est basée sur des estimations de captures par échantillonnage de marée au débarquement. Cette valeur est supérieure à celles communiquées par la FAO (143 tonnes) en raison de différences dans les modes d'acquisition des données. En effet, les données de la FAO sont basées sur des déclarations par les états membres et non pas sur des enquêtes aux débarquements.

Corse). Ces captures pourraient donc contribuer à une sous-estimation des proportions de larves (influencées ou non par le Rhône) colonisant les différentes nourriceries si l'effort de pêche dans les diverses nourriceries n'est pas équivalent.

– Dispersion des juvéniles

La majorité des soles des nourriceries marines ont recruté dans la partie Est du golfe du Lion (57%, Figure 7.24). Les soles issues des « lagunes de type Thau » ont essentiellement recruté dans le golfe du Lion (25% à l'Ouest, 20% au Centre et 45% à l'Est), celles des lagunes dessalées en majorité à l'Ouest (75%), celles du Rhône en majorité à l'Est (52%) et à l'Ouest (28%). Les soles issues des autres types de nourriceries ont présenté une dispersion variable allant de 13% à Bandol à 37% à l'Est du golfe (Figure 7.24). Comme cela a été montré par l'analyse des isotopes stables des otolithes, ces résultats confirment une grande capacité de dispersion des juvéniles après leur vie dans les nourriceries. En effet, les soles adultes peuvent être capturées à près de 200 km de la nourricerie d'origine supposée, comme cela a été observé à la fois chez *Solea solea*, *S. senegalensis* et *Platichthys flesus* sur les côtes portugaises (Vasconcelos et al. 2008). De plus, ces résultats confirment une hétérogénéité des nourriceries d'origine des soles. Toutefois, les biais énoncés précédemment sur la période de vie larvaire peuvent également intervenir sur la période de vie juvénile. En effet, les soles analysées sont des adultes et donc des individus ayant survécu jusqu'à ce stade de vie. Elles ne prennent donc pas en compte les soles capturées par les pêcheries lagunaires qui pourraient modifier ces proportions en fonction de l'effort de pêche au sein de chacune des nourriceries.

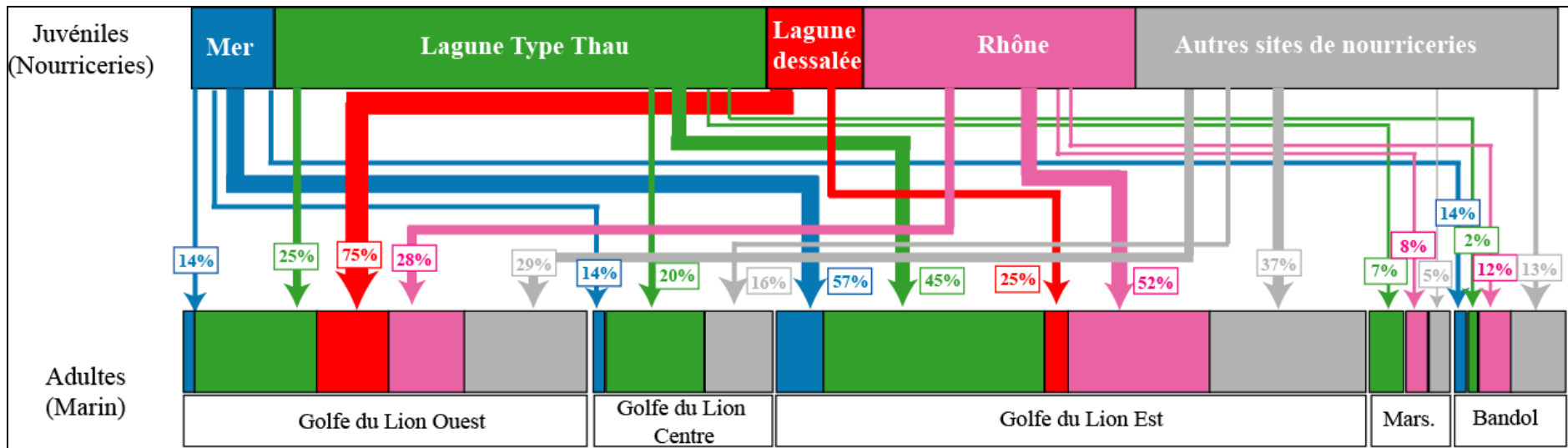


Figure 7.24 : Dispersion des soles des nourriceries ayant recruté dans chacune des zones étudiées pour les soles (Mars. = Marseille). **Comment lire cette figure** : la partie supérieure correspond aux différents types de nourriceries caractérisées et la partie inférieure aux zones de capture des soles adultes. Les proportions estimées représentent le pourcentage d'individus **issus de chacune des nourriceries d'origine**. Exemple de lecture : les individus de la lagune type Thau (100%) dispersent à 25% dans le golfe du Lion Ouest, à 20% au Centre, etc. Les tailles des rectangles et des flèches sont proportionnelles **aux flux d'individus issus des nourriceries**.

– Synthèse

L'étude des 122 profils chimiques d'otolithes de soles adultes capturées dans le golfe du Lion, à Marseille et Bandol a permis d'établir un schéma présentant les influences sur la vie larvaire, la contribution des larves aux différentes nourriceries, ainsi que celle des juvéniles des nourriceries aux effectifs d'adultes capturés (Figure 7.25). Ce schéma permet donc d'avoir une idée des flux migratoires des soles dans la zone d'étude. Une double influence lors de la vie larvaire des soles est observée quelle que soit la nourricerie fréquentée lors de la vie juvénile. En effet, les soles adultes ont présenté des vies larvaires sous l'influence (53%) ou non (47%) du Rhône quelle que soit le type de nourricerie utilisé. Après une vie juvénile dans les nourriceries, les jeunes soles adultes recrutent dans les populations d'adultes qui sont constituées de soles originaires de l'ensemble des nourriceries potentielles, la dispersion des juvéniles depuis les nourriceries ne semble donc pas être orientée. Toutefois, une proportion élevée de soles semble recruter dans les populations de soles situées à proximité des zones de nourriceries comme cela est observé pour les soles du centre du golfe du Lion et les nourriceries « lagune de type Thau ». L'ensemble de ces résultats montre une forte influence du Rhône sur l'un au moins des stades de vie des soles, mais également la forte contribution de la lagune de Thau aux populations d'adultes.

Les analyses chimiques des otolithes des soles adultes ont donc montré des origines multiples des individus capturés dans une zone donnée. Cette diversité d'origine peut conduire à un brassage génétique des populations au moment de la reproduction et donc confirmer la panmixie des soles dans le golfe du Lion (Kotoulas et al. 1995). En effet, les migrations contribuent à un flux génétique entre les stocks de soles de l'Est et de l'Ouest du golfe (Gaertner et al. 2005). En outre, l'hétérogénéité des nourriceries d'origine des soles adultes suggère une possibilité de recolonisation des lieux de vie des adultes si celles-ci sont fortement soumises à des pressions de pêche. De plus, cette mixité d'origine des soles dans les populations d'adultes permet de réfuter l'hypothèse d'une variation de forme des otolithes en relation avec des différences génétiques entre les différentes zones du golfe du Lion émise dans le chapitre 6. En effet, il apparaît ici que les soles de chaque population sont constituées d'individus d'origines diverses et présenteraient ainsi des caractéristiques génétiques variables. Il semble donc que les variations de la forme des otolithes observées dans le golfe du Lion (*cf.* chapitre 6) soient liées plus probablement aux variations environnementales (substrat et/ou alimentation) qu'à des variations génétiques des soles (Cardinale et al. 2004).

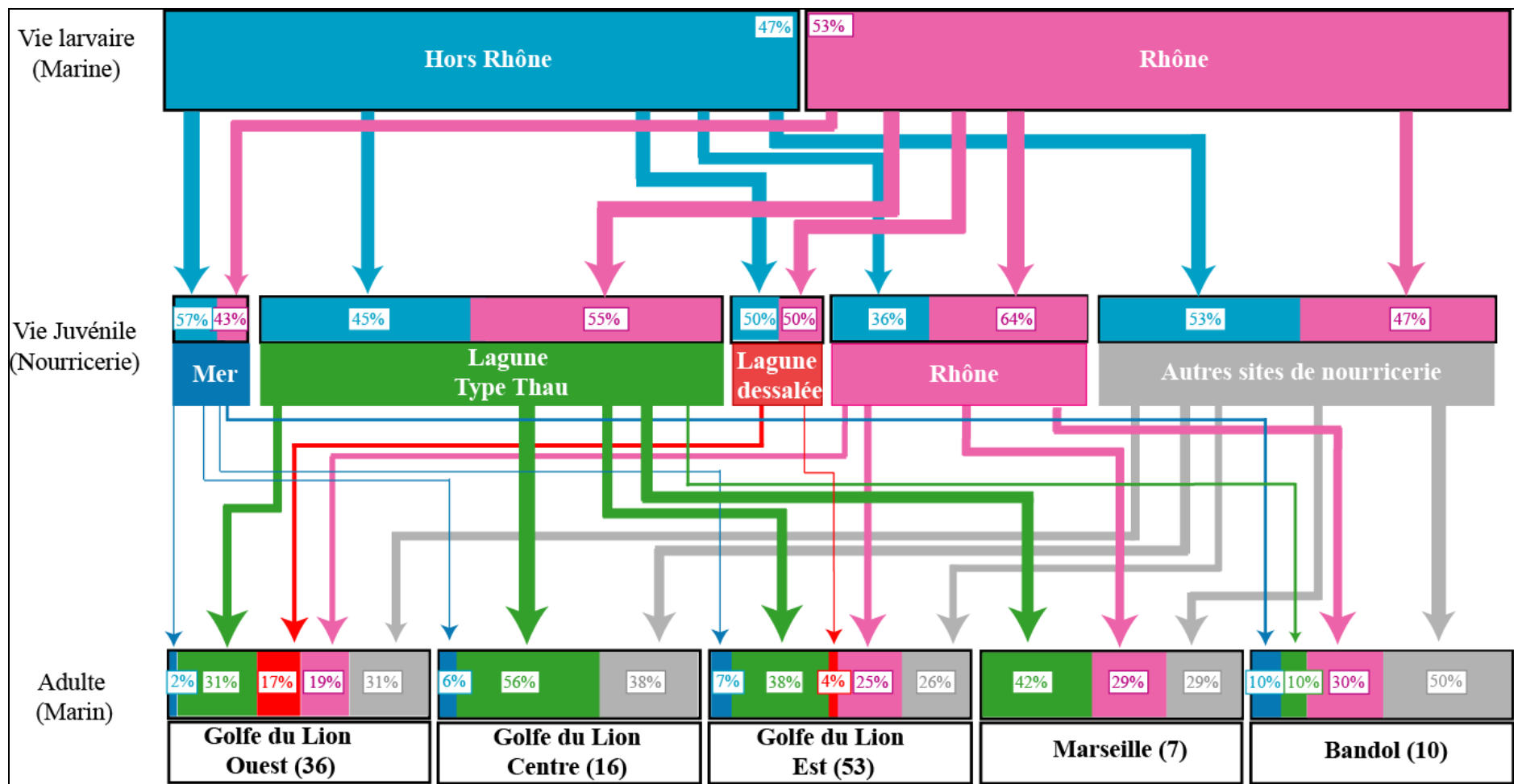


Figure 7.25 : Schéma de synthèse des migrations de la sole commune par analyse des rapports du Sr/Ca ($\times 10^3$) et Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes en fonction des zones de capture des adultes (les nombres entre parenthèses de la dernière ligne correspondent aux effectifs analysés). **Comment lire cette figure** : la partie supérieure du schéma correspond aux influences sur la vie larvaire des soles, la partie médiane correspond aux différents types de nurseries caractérisés et la partie inférieure aux soles adultes capturées. Les proportions données dans chaque « boîte » correspondent aux pourcentages d'individus arrivants, et leur somme représente 100% des individus. Exemple de lecture : les soles de l'Ouest du golfe du Lion sont constituées à 3% de soles d'origine Mer, à 31% d'origine Thau, etc. L'épaisseur des flèches et la largeur des bandes colorées sont proportionnelles aux flux d'individus arrivants dans les populations d'adultes.

7.5. Conclusion

L'ensemble des résultats obtenus dans ce chapitre a permis d'émettre des hypothèses sur les schémas migratoires des soles au cours de leur vie larvaire et de leur vie juvénile en Méditerranée. La comparaison des ratios isotopiques des otolithes ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$) et des rapports élémentaires (Sr/Ca et Ba/Ca) durant la période de vie larvaire des soles adultes avec ceux des soles capturées dans les nourriceries ont permis d'évaluer l'influence des apports rhodaniens sur cette phase du cycle de vie. Les ratios isotopiques ont montré que 70% des soles avaient subi une influence du fleuve durant leur période de vie larvaire, contre seulement 53% des analyses des rapports élémentaires. Par ailleurs, ces différences d'influence sur la vie larvaire ont été observées dans l'ensemble des zones d'échantillonnage des soles adultes. La dispersion importante des soles peut être liée à la capacité de dispersion des larves. En effet, la durée de vie larvaire des soles, qui est comprise entre 20 et 46 jours (Amara et al. 2000), permet une colonisation des nourriceries à relativement longue distance. Dans le golfe du Lion, les larves peuvent être véhiculées par le courant Nord vers l'Ouest, et vers l'Est par l'utilisation de contres courants suggérés par Millot (1989). En outre, la dispersion peut également être favorisée par la dispersion des juvéniles après leur passage dans les nourriceries.

Les analyses microchimiques et isotopiques de la période de vie juvénile des soles adultes ont mis en évidence une hétérogénéité des nourriceries utilisées par les soles dans l'ensemble des zones échantillonnées. En effet, des soles d'origines diverses ont été capturées aussi bien à proximité des nourriceries qu'à grande distance (200 km) de celles-ci. Ce résultat suggère une forte capacité de dispersion des soles après leur passage dans les nourriceries renforçant ainsi les résultats obtenus sur les côtes portugaises par Vasconcelos et al. (2008). En effet, ces auteurs ont observé des distances de plus de 200 km entre les nourriceries d'origine et les sites de capture des jeunes soles adultes. La capacité de migration des jeunes soles sortant des nourriceries peut donc également jouer sur l'hétérogénéité des origines observée dans la période de vie larvaire. Enfin, l'ensemble des données a permis d'évaluer la contribution de chaque stade de vie au stade de vie suivant sur l'ensemble des individus adultes étudiés. Ces analyses ont mis en évidence l'influence prépondérante du Rhône sur au moins une des phases de vie étudiée. En effet, 53% soles échantillonnées ont été sous l'influence du Rhône durant la vie larvaire, et les soles adultes ont présenté des profils similaires à celles de la nourricerie Rhône à l'Ouest et à l'Est du golfe du Lion en forte proportion (25 et 52% des individus ont présenté cette nourricerie d'origine). De plus, les

analyses ont également mis en évidence le rôle important de la nourricerie lagune de Thau dans les populations de soles adultes du golfe. Toutefois, les proportions avancées peuvent être biaisées par la non caractérisation de l'ensemble des nourriceries de la zone et par des pressions de pêche différentes au sein des zones de nourriceries.

8. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

8.1. Intérêt technique

Au cours de cette étude, plusieurs techniques de sclérochronologie ont été utilisées : estimations d'âge (échelles journalière et/ou annuelle), analyses de la forme des otolithes, analyses de la composition chimique des otolithes en solution ou par ablation laser et analyses des isotopes stables du carbone et de l'oxygène. Prises séparément, ces techniques apportent des informations importantes, nécessaires à la compréhension de l'écologie des espèces mais qui demeurent ponctuelles. L'utilisation conjointe de ces techniques permet d'améliorer la qualité des informations acquises. En effet, ceci permet de croiser les informations et donc d'affiner les interprétations, comme cela a été fait avec l'utilisation des techniques d'estimation d'âge journalier et les marqueurs chimiques et/ou isotopiques. Le couplage des deux types de données a permis d'étudier la saisonnalité des variations chimiques des otolithes des soles des nourriceries. De même, l'estimation des données de la croissance annuelle des soles a également permis d'affiner l'interprétation des profils chimiques des soles adultes.

Toutefois, le couplage des techniques pourrait être encore optimisé. Il serait intéressant de réaliser l'estimation des âges journaliers ainsi que des profils chimiques et isotopiques sur le même otolithe. Les analyses de la croissance des otolithes pourraient être couplées aux analyses chimiques et isotopiques en réalisant une décontamination, soit chimique, soit mécanique, des échantillons après l'estimation de l'âge et préalablement aux microanalyses chimiques et isotopiques. En outre, l'utilisation d'un spectromètre de masse à haute résolution couplée à l'ablation laser pourrait permettre d'obtenir des profils élémentaires plus précis et sur une plus large gamme d'éléments. L'utilisation de tels appareillages permettrait la caractérisation non seulement des éléments majeurs et mineurs, mais aussi d'éléments traces présents dans les otolithes tels que le Co, le Fe ou le Pb qui pourraient être des marqueurs de passages en zones potentiellement polluées.

8.2. Apports à la connaissance du cycle de vie de la sole en Méditerranée

Le changement ontogénétique d'habitat de la sole commune (*Solea solea*) en Méditerranée (Salen-Picard et al. 2002), est caractérisé par une vie larvaire pélagique en mer, une vie juvénile benthique dans les nourriceries peu profondes (côtières, estuarienne ou lagunaire) et une vie adulte benthique en mer en zone plus profonde. Ces changements font

que de nombreuses contraintes s'exercent sur cette espèce et rendent l'étude de son cycle de vie importante. Cette étude permet, d'une part de mieux connaître les différentes parties du cycle de vie de la sole commune (histoire de vie larvaire, vie juvénile et adulte) et, d'autre part, de mieux appréhender la connectivité entre les différents stades de vie de cette espèce.

8.3. Le Rhône et l'histoire de vie larvaire

Les juvéniles des soles des nourriceries côtières de l'Est (Mauguio, Berre et Rhône) et de l'Ouest du golfe du Lion (Canet et Thau) ont montré des différences à la fois dans les dates de ponte, les durées de vie larvaire, les taux de croissance estimés des otolithes, mais également dans les ratios élémentaires et isotopiques des otolithes (chapitre 3). Les soles de l'Est du golfe du Lion ont présenté des dates de ponte plus tardives et des taux de croissance journaliers des otolithes supérieurs à celles de l'Ouest, probablement en relation avec une disponibilité en nourriture supérieure à proximité du panache de dilution du Rhône (Conan et al. 1998, Bosc et al. 2004). De plus, les soles de l'Est du golfe ont présenté de fortes valeurs du rapport Ba/Ca et de plus faibles valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes durant la période de vie larvaire que celles de l'Ouest, suggérant ainsi que ces deux groupes de soles n'ont pas fréquentées les mêmes masses d'eau. Le lien entre le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes et celui du carbone inorganique dissous (CID) des masses d'eau (Solomon et al. 2006) a suggéré une influence plus importante des eaux du Rhône durant la période de vie larvaire des soles de l'Est que sur celles de l'Ouest du golfe. En effet, les eaux du Rhône présentent un $\delta^{13}\text{C}$ du CID faible par rapport à celui de l'eau de mer (Aucour et al. 2003). Cette influence des eaux du fleuve sur la vie larvaire des soles de l'Est a également été mise en évidence grâce au rapport Ba/Ca, qui est plus élevé dans les eaux du fleuve que dans l'eau de mer. De plus, l'existence d'un gradient de distance au fleuve dans les zones de ponte a également été montrée grâce à ce rapport. L'ensemble de ces résultats a donc permis de confirmer l'existence de deux stocks de soles dans le golfe du Lion, un à l'Est et l'autre à l'Ouest, comme cela avait été suggéré par Gaertner et al. (1998). La comparaison pluriannuelle des analyses microchimiques et isotopiques des otolithes a également permis de mettre en évidence l'influence importante de la crue centennale du Rhône (02 décembre 2003) sur l'histoire de vie larvaire des soles du golfe du Lion. En effet, les otolithes des soles ayant eu une vie larvaire en hiver 2003-2004 ont présenté une forte diminution du $\delta^{13}\text{C}$ et une augmentation du rapport Ba/Ca, qu'elles soient capturées à l'Est ou à l'Ouest du golfe. Ces variations résultent à la fois d'une influence

directe des eaux du fleuve sur les larves des soles dans l'ensemble du golfe, mais également d'une influence des apports du fleuve sur les proies des soles (Darnaude 2003, Harmelin-Vivien et al. 2008, 2010). Les larves de soles du golfe du Lion semblent donc avoir des origines géographiques différentes selon qu'elles colonisent les nourriceries de l'Est ou de l'Ouest du golfe. De plus, les analyses des otolithes durant cette phase de vie ont confirmé l'influence importante des apports des fleuves sur cette espèce (Salen-Picard et al. 2002, Le Pape et al. 2003, Darnaude et al. 2004b).

8.4. La vie dans les nourriceries

En Méditerranée, les soles colonisent les nourriceries tôt dans leur cycle de vie. En effet, des larves de taille proche de celle nécessaire à la métamorphose (Amara et al. 2000) ont été capturées dès le mois de février dans la lagune de Mauguio (Quignard et al. 1984). De plus, des juvéniles de quelques centimètres (3 – 4 en moyenne) ont également été capturés dès le mois de mars. Les taux de croissance post-métamorphose des otolithes correspondent donc à ceux des individus dans les nourriceries. Les soles des nourriceries étudiées ont montré des différences de taux de croissance des otolithes d'un point de vue spatial et temporel (chapitre 4). En effet, les facteurs environnementaux, tels que la salinité, la température et/ou la disponibilité en nourriture, jouent sur la croissance des soles et ont donc induit des différences de taux de croissance des otolithes à la fois entre les nourriceries et entre les saisons. Les taux de croissance des otolithes ont augmenté dès le printemps dans toutes les nourriceries et ont été maximums en été, hormis à Berre où le maximum a été atteint en automne. Ceci résulte de l'apparition de conditions favorables dans les nourriceries à ces périodes. En effet, la salinité des eaux des nourriceries, proche de 20 en été, couplée à des températures entre 20 et 25°C nécessite une osmorégulation moins coûteuse en énergie (Imstrand et al. 2003) et favorise donc la croissance des individus. De plus, l'été et le début de l'automne sont des périodes de forte productivité dans les nourriceries, ce qui favorise également la croissance des individus. Les différences observées entre les sites semblent également résulter de ces différences de caractéristiques environnementales. En effet, les soles des nourriceries à faible salinité telles que Mauguio et Berre présentent des taux de croissance des otolithes plus élevés que celles à salinité plus marine, comme Thau. La croissance des otolithes étant un bon proxy de la croissance des individus, il apparaît donc que les

nourriceries à faible salinité et présentant une température entre 20-25°C sont des milieux très favorables à la croissance des juvéniles de soles.

Les marqueurs chimiques (Sr/Ca et Ba/Ca) et isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$) ont également permis de mieux appréhender la vie des soles dans les nourriceries. Les signatures en isotopes stables des otolithes des soles ont montré de claires différences entre les nourriceries, ainsi qu'une homogénéité interannuelle au sein de chacune. Les faibles valeurs des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des soles des lagunes de Berre et Mauguio, mais également du Rhône, suggèrent une influence de masses d'eau d'origine terrestre sur ces juvéniles plus importante sur ceux de Thau. Ces différences pourraient également être liées à un régime alimentaire dont la source serait une matière organique d'origine plus terrestre à proximité du Rhône et dans les lagunes de Berre et Mauguio, que celle du régime alimentaire des soles de Thau (Darnaude 2003, 2005, Carlier et al. 2009, Dierking et al. 2011). La lagune de Thau présente également la salinité la plus élevée de toutes les nourriceries montrant une forte connexion avec le milieu marin. L'homogénéité des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ dans le temps suggère une relative stabilité des sources de carbone inorganique dissous et de la matière organique particulaire à la base du régime alimentaire des soles dans chacun des sites.

Le rapport Sr/Ca des otolithes est lié à celui des eaux et donc indirectement à la salinité (Limburg 1995, de Pontual & Geffen 2002). Les profils chimiques des otolithes des soles des nourriceries ont présenté des similarités avec les variations de salinité des nourriceries. L'augmentation progressive des profils en Sr/Ca dans les otolithes des soles de Mauguio, Berre et du Rhône ne met pas en évidence de comportement migratoire de ces juvéniles entre les lagunes et le milieu marin. La forte augmentation observée pour les soles de la lagune de Thau en 2008 semble par contre refléter une sur-salure de la lagune lors de la période estivale de cette année ($38,6 \pm 1,2$).

La forme des otolithes des soles a permis la discrimination claire des différentes nourriceries (chapitre 4). En effet, bien que spécifique (L'Abée-Lund 1988), la forme des otolithes permet la discrimination de populations et/ou de groupes d'individus en raison de différences environnementales (Campana & Casselman 1993, Cardinale et al. 2004, Pothin et al. 2006, Mérigot et al. 2007, Morat et al. 2008b, Vignon & Morat 2010). Les différences de caractéristiques physico-chimiques entre les nourriceries semblent être à la base des différences de forme des otolithes observées. En outre des différences trophiques entre les

milieux pourraient induire les différences de formes observées dans les otolithes (Gagliano & McCormick 2004).

8.5. Populations d'adultes de soles

Les analyses chimiques, isotopiques et de la forme des otolithes ont permis de savoir si les populations locales de soles, caractérisées par Mérigot et al. (2007), étaient réelles ou dues uniquement au changement ontogénétique d'habitat. L'analyse de la composition chimique et isotopique a révélé non seulement des relations significatives avec la taille des individus suggérant ainsi un lien avec les changements ontogénétiques, mais également des différences de composition après élimination des effets de la taille (chapitre 6) permettant de confirmer l'existence de différences non liées à ces changements. Cette double interprétation semble être liée au fait que la composition chimique des otolithes est une image des milieux de vie des individus et probablement de la composition chimique du substrat, mais également des proies consommées. En grandissant, les soles migrent des nurseries (salinité plus faible) vers la mer (salinité plus élevée), mais également entre des substrats différents. Ceci induit probablement les différences liées à l'ontogénie. Toutefois, la répartition des soles adultes dans le golfe du Lion est hétérogène et non liée à l'âge (Campillo 1992). Les analyses de forme et les analyses chimiques des otolithes des soles adultes situées à proximité du Rhône et des Saintes-Maries ont confirmé l'existence de réelles populations locales. En effet, des différences de signatures isotopiques ont été mises en évidence entre les soles des deux sites probablement en relation avec les apports en carbone inorganique dissous et en matière organique particulaire à $\delta^{13}\text{C}$ plus faible à proximité immédiate du fleuve. En outre, les analyses de forme des otolithes des soles adultes du golfe du Lion ont montré de claires différences entre l'Ouest, le Centre et l'Est du golfe, confirmant ainsi l'existence de populations locales et de deux stocks de soles dans la zone (Gaertner et al. 1998, Mérigot et al. 2007). Ces différences de forme des otolithes semblent essentiellement être liées aux variations des caractéristiques du substrat dans la zone (comm. pers. André Monaco), mais également dans celles des sources de matière organique et les proies (Grémare et al. 2003).

Connectivité entre les stades de vie

Les ratios isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{18}\text{O}$, et les rapports Sr/Ca et Ba/Ca des otolithes ont été utilisés dans de nombreuses études pour retracer l'histoire de vie migratrice des téléostéens (Campana et al. 1999, Thorrold et al. 2001, Blamart et al. 2002, de Pontual et al. 2003, Elsdon & Gillanders 2006, Kerr et al. 2007, Gao & Bean 2008, Halden & Friedrich 2008, Rooker et al. 2008a, b, Tabouret et al. 2010). Ces marqueurs ont permis d'évaluer (i) les influences s'étant exercées durant la période de vie larvaire des soles adultes, et (ii) de caractériser l'empreinte des nourriceries utilisées par ces soles durant leur vie juvénile. Ils ont donc permis de mieux appréhender leur histoire de vie migratrice dans différentes zones du golfe du Lion, mais également vers Marseille et Bandol (chapitre 7). Les ratios isotopiques des soles adultes ont montré que 70% des individus analysés présentaient une influence terrigène potentiellement rhodanienne, durant leur période de vie larvaire alors que les 30% restant présentaient une influence plus marine. Les analyses microchimiques des otolithes de soles adultes ont montré une influence des eaux rhodaniennes sur 53% des individus, tandis que 47% ont vécu hors de son influence. De même, les ratios isotopiques ont permis d'évaluer que 43% des soles adultes analysées avaient eu une vie juvénile dans une nourricerie type lagune de Thau, 21% type Rhône et 21% une vie juvénile marine (le reste étant réparti entre les deux lagunes dessalées). La microanalyse chimique des otolithes des soles adultes a montré une forte contribution des juvéniles de soles provenant de nourriceries de type Thau (10-56%) quelle que soit la zone d'échantillonnage, ainsi qu'une contribution importante des soles de type Rhône (19-30%, hormis au Centre du golfe) aux populations d'adultes. L'ensemble des résultats montre ainsi une origine multiple des soles adultes, à la fois d'un point de vue larvaire et d'un point de vue juvénile. Ceci résulte probablement de deux phénomènes principaux : la dispersion larvaire par les courants et notamment une exportation des larves de l'Est vers l'Ouest grâce au courant Nord (Millot 1989) et une importante capacité de migration des juvéniles de soles, confirmant ainsi les résultats obtenus sur les côtes portugaises (Vasconcelos et al. 2008, Vasconcelos 2009). En effet, les soles adultes caractérisées dans cette étude ont montré des capacités migratrices maximales de l'ordre de 200 km.

L'étude des populations de soles pourrait être améliorée en échantillonnant l'ensemble des nourriceries potentielles de la zone et notamment les lagunes de l'Ouest du golfe comme Salses-Leucate et Gages-Sigean. En effet, ces lagunes, de taille relativement grande, peuvent servir de nourriceries aux soles et pourraient éclairer les liens avancés dans notre étude. En

outre, il serait également intéressant d'avoir les signatures élémentaires des masses d'eau dans lesquelles ont vécu les soles (estuaires, lagunes et leur tributaires, mer) afin de mieux appréhender les histoires de vies des soles au sein des nourriceries et d'étudier plus précisément le comportement des individus dans ces milieux. De même, les signatures chimiques et isotopiques des fleuves côtiers pourraient permettre d'affiner l'étude de l'histoire de vie larvaire des soles en évaluant l'influence des apports terrigènes au golfe du Lion en dehors de ceux du Rhône.

8.6. Rôle majeur des apports terrigènes

Cette étude confirme le rôle majeur des apports terrestres véhiculés par les fleuves sur les populations marines, comme cela avait été montré précédemment chez les communautés macrobenthiques (Salen-Picard & Arlhac 2002, Salen-Picard et al. 2003, Pastor et al. 2011), ainsi que chez les populations de poissons plats, tels que les soles, par l'analyse des isotopes stables des muscles et des régimes alimentaires (Salen-Picard et al. 2002, Darnaude 2003, Le Pape et al. 2003, Darnaude et al. 2004a, b). Ces études ont montré l'influence importante des apports de matière organique particulaire d'origine terrestre sur les populations d'annélides, proies des soles, et le rôle majeur des crues sur la dynamique des populations d'annélides et de soles. L'étude des otolithes a également montré une influence des apports du fleuve durant la période de vie larvaire des soles. L'influence du fleuve sur cette phase de vie est visible au travers des apports en carbone inorganique dissous qui induit une diminution du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes, ainsi qu'une augmentation du rapport Ba/Ca. Toutefois, le Rhône ne véhicule pas exclusivement de la matière organique dissoute, du CID et du baryum. Il apporte dans la colonne d'eau une grande quantité de nutriments, qui font de la zone Est du golfe du Lion une zone fortement productive (Kirchman et al. 1989, Gaudy et al. 1996, Lefèvre et al. 1997, Conan et al. 1998, Bosc et al. 2004, Raimbault et al. 2009). Cette productivité importante joue donc probablement sur les proies des larves de soles et favorise la croissance des individus dans cette zone par une augmentation de la disponibilité en nourriture. De même, les nourriceries côtières, telles que les lagunes et les faibles profondeurs à proximité du Rhône, sont des zones d'interface entre le milieu marin et le milieu terrestre. Ces zones bénéficient des apports de matière organique d'origine terrigène véhiculée soit par les fleuves soit par les eaux de ruissellement des bassins versants. Comme évoqué précédemment, ces apports induisent des augmentations de biomasse des proies des soles et donc une disponibilité en

nourriture accrue pour les juvéniles de soles (Salen-Picard et al. 2002, Darnaude 2003, Le Pape et al. 2003, Darnaude et al. 2004a, b). Les sources de matière organique à la base du réseau trophique des soles en milieu lagunaire sont multiples. En effet, la MOP du sédiment est un mélange de celle des macrophytes, du microphytobenthos et de la sédimentation du phytoplancton lagunaire, ainsi que de la MOP provenant du bassin versant (Vizzini et al. 2005, Dierking et al. 2011). Elle varie donc en fonction des lagunes et peut être plus ou moins influencée par les apports terrigènes. A l'automne, les soles quittent les nourriceries pour rejoindre les populations d'adultes dans le golfe du Lion (Quignard et al. 1984) et contribuent ainsi à une exportation de la matière organique d'origine terrestre vers le milieu marin.

8.7. Les nourriceries : un milieu à protéger

L'étude la connectivité des populations de soles a montré une capacité de dispersion importante entre la vie juvénile et la vie adulte des soles. En effet, les soles dont les nourriceries ont été des lagunes dessalées, des lagunes de type Thau et côtières de type Rhône, contribuent à exporter entre 40 et 72% des soles adultes analysées dans cette étude. Il apparaît donc que les lagunes côtières et les faibles profondeurs situées à proximité du Rhône constituent des milieux clés pour la sole commune dans cette zone. Or, ces milieux, situés à l'interface entre mer et terre, sont soumis à des pressions anthropiques importantes en ce qui concerne aussi bien leur occupation et la pollution que l'exploitation des ressources (Vizzini et al. 2005, Carlier et al. 2009). Le Rhône, par exemple, draine un bassin versant de 95 500 km² et véhicule, non seulement de grandes quantités de matière organique mais également de polluants (Ollivier et al. 2011). En 2001 et 2002, le Rhône a déversé annuellement de grandes quantités de contaminants dans le golfe du Lion : 300-624 x10³ t d'Al, 144-292 x10³ t de Fe, 50 x10³ t de Mg, 488-927 t de Cr, 208-504 t de Pb, 257-482 t de Ni, 70-138 t de Co, 71-118 t d'U, 2,69-6,22 t de Cd (Ollivier et al. 2011). Il peut également annuellement déverser 4 t d'Hg (Guieu et al. 1991). De même, les lagunes côtières recueillent les eaux des bassins versants par l'intermédiaire des tributaires, donc les contaminants des industries qui les bordent (Péna & Picot 1991, Metzger et al. 2007, Accornero et al. 2008). A titre d'exemple, les industries à proximité de la lagune de Berre déversent annuellement 7,4-9,8 kg d'Hg, 54,2-255,5 kg de Pb, 65,2-169 kg de Cr, 6,5-34 kg de Cd, 262 kg de Cu et 161 kg de Ni (Accornero et al. 2008). Les lagunes côtières reçoivent non seulement des polluants d'origine industrielle, mais aussi des contaminants et surtout des nutriments d'origine agricole

(Plus et al. 2003) qui favorisent l'eutrophisation des lagunes et donc les anoxies estivales (Souchu et al. 2010). De plus, les nourriceries que sont les lagunes côtières et les zones côtières du golfe du Lion sont le siège de pêcheries de soles importantes notamment en fin d'été et début d'automne. Les enquêtes au débarquement auprès des pêcheries dans les étangs et jusqu'à 5,5 km en mer ont estimé à 182 tonnes les biomasses de soles capturées en 2007-2008, soit entre 32 et 41% de la biomasse totale de cette espèce pêchée dans la zone (Demaneche et al. 2009). Les nourriceries côtières sont donc des zones favorables à la croissance des téléostéens mais qui sont fortement influencées par les pressions anthropiques. De plus, les pêcheries lagunaires de soles capturent essentiellement des jeunes individus (0^+ et 1^+) qui ne contribuent donc pas aux populations d'adultes reproducteurs du golfe du lion. A la vue de l'importance de ces nourriceries pour la sole commune (*Solea solea*) comme pour de nombreuses autres espèces de téléostéens (*Platichthys flesus*, *Sparus aurata*, *Dicentrarchus labrax*, *Engraulis encrasicolus*, etc. Quignard et al. 1984, Mercier 2010), il apparaît nécessaire, non seulement de mieux contrôler les apports en nutriments et en contaminants des bassins versants aux nourriceries, mais aussi de mieux gérer les pêcheries de ces milieux.

La gestion des stocks de téléostéens adultes, qui comme les soles utilisent les nourriceries côtières (lagunes et zones de faibles à proximité des fleuves), nécessite un contrôle et une gestion des pêcheries et plus particulièrement dans les zones de nourricerie. En effet, si les tailles minimales de capture des soles sont connues en atlantique (24 cm) et en Manche (20 cm), ces dernières ne sont pas encore déterminées en Méditerranée. Il semble donc nécessaire de définir ces tailles de captures afin d'éviter un prélèvement trop important de soles juvéniles (0^+) dans les zones de nourriceries. En effet, en absence de taille de capture des soles de taille inférieure à 20 cm sont capturées dans les nourriceries. De plus, les pêcheries lagunaires capturent les soles au moyen de capéchade qui peuvent dans certains cas être placées à proximité des graus et empêcher la sortie des individus au moment de leur migration marine. La réglementation des emplacements de ces engins de captures dans les nourriceries semble donc importante afin de permettre le retour vers les populations d'adultes des soles issues des nourriceries. Enfin, certaines lagunes côtières de la zone d'étude présentent des vannes qui ferment les graus et rendent impossible le passage des téléostéens du milieu lagunaire vers le milieu marin. Il est donc important de limiter les périodes de fermetures de ces vannes dans les lagunes côtières afin de permettre une libre circulation des téléostéens.

9. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abecasis D, Bentes LS, Erzini K (2009) Home range, residency and movements of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* in a coastal lagoon: Connectivity between nursery and adult habitats. *Estuar Coast Shelf Sci* 85:525-529
- Aboussouan A (1964) Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques des poissons téléostéens dans le golfe de Marseille. *Rec Trav Stat mar Endoume* 32:144-145
- Accornero A, Gnerre R, Manfra L (2008) Sediment Concentrations of Trace Metals in the Berre Lagoon (France): An Assessment of Contamination. *Arch Environ Contam Toxicol* 54:372-385
- Aldebert Y (1997) Demersal resources of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Impact of exploitation on fish diversity. *Vie Milieu* 47:275-284
- Allemand D, Mayer-Gostan N, de Pontual H, Boeuf G, Payan P (2007) Fish Otolith Calcification in Relation to Endolymph Chemistry. In: Bäuerlein (ed), *Handbook of Biomineralization*, Weinheim, 1:291-308
- Amara R (1995) La sole (*Solea solea* L.) du golfe de Gascogne métamorphose, transfert des larves vers la côte et colonisation des nourriceries. Thèse de doctorat, spécialité Océanologie Biologique, Université Paris 6, Paris, France, 250 pp
- 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, Lagardère F (1995) Taille et âge au début de la métamorphose chez la sole, *Solea solea* (L.) du golfe de Gascogne. *ICES J Mar Sci* 52:247-256
- 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, Poulard JC, Lagardère F, Desaunay Y (1998) Comparison between the life cycle of two Soleidae, the common sole, *Solea solea*, and the thickback sole, *Microchirus variegatus*, in the Bay of Biscay (France). *Environ Biol Fishes* 53:193-209
- Amara R, Selleslagh J, Billon G, Minier C (2009) Growth and condition of 0-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia* 627:87-98
- Amiard JC, Geffard A, Amiard-Triquet C, Crouzet C (2007) Relationship between the lability of sediment-bound metals (Cd, Cu, Zn) and their bioaccumulation in benthic invertebrates. *Estuar Coast Shelf Sci* 72:511-521

- Arai T, Hirata T, Takagi Y (2007) Application of laser ablation ICPMS to trace the environmental history of chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Mar Environ Res* 63:55-66
- Arai T, Otake T, Tsukamoto K (1997) Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar Ecol Prog Ser* 161:17-22
- Ascensio E, Bordreuil C, Frasse M, Orioux A, Roux D (1977) Une approche des conditions météorologiques sur le golfe du Lion. *Ann Inst Oceanogr Paris* 53:155-169
- Aucour AM, Sheppard SMF, Savoye R (2003) $\delta^{13}\text{C}$ of fluvial mollusk shells (Rhône River): A proxy for dissolved inorganic carbon? *Limnol Oceanogr* 48:2186-2193
- Avise J (1998) Conservation genetics in the marine realm. *J Heredity* 89:377-382
- Barrett RT, Rov N, Loen J, Montevecchi WA (1990) Diets of shags *Phalacrocorax aristotelis* and cormorants *P. carbo* in Norway and possible implications for gadoid stock recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 66:205-218
- Bath GE, Thorrold SR, Jones CM, Campana SE, McLaren JW, Lam JWH (2000) Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochim Cosmochim Acta* 64:1705-1714
- Batty RS, Hoyt RD (1995) The role of sense organs in the feeding behaviour of juvenile sole and plaice. *J Fish Biol* 47:931-939
- Baum JK, Myers RA (2004) Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecol Lett* 7:135-145
- Beck MW, Heck KL, 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
- Begg GA, Weidman CR (2001) Stable $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopes in otoliths of haddock *Melanogrammus aeglefinus* from the northwest Atlantic Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 216:223-233
- Beier M, Anken R, Hilbig R (2006) Sites of calcium uptake of fish otoliths correspond with macular regions rich of carbonic anhydrase. *Adv Space Res* 38:1123-1127
- Bejda AJ, Phelan BA, Studholme AL (1992) The effect of dissolved oxygen on the growth of young-of-the-year winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*. *Environ Biol Fishes* 34:321-321
- Benoit HP, Pepin P (1999) Individual variability of growth rate and timing of metamorphosis in yellowtail flounder *Pleuronectes ferrugineus*. *Mar Ecol Prog Ser* 184:231-244

- Blamart D, Escoubeyrou K, Juillet-Leclerc A, Ouahdi R, Lecomte-Finiger R (2002) Composition isotopique $\delta^{18}\text{O}$ - $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des populations de poissons récifaux de Taiaro (Tuamotu, Polynésie française) : implications isotopiques et biologiques. *C R Biologies* 325:99-106
- Borelli G, Guibbolini ME, Mayer-Gostan N, Priouzeau F, de Pontual H, Allemand D, Puverel S, Tambutte E, Payan P (2003a) Daily variations of endolymph composition: relationship with the otolith calcification process in trout. *J exp Biol* 206:2685-2692
- Borelli G, Mayer-Gostan N, de Pontual H, Boeuf G, Payan P (2001) Biochemical relationships between endolymph and otolith matrix in the trout (*Oncorhynchus mykiss*) and turbot (*Psetta maxima*). *Calcif Tissue Int* 69:356-364
- Borelli G, Mayer-Gostan N, Merle PL, de Pontual H, Boeuf G, Allemand D, Payan P (2003b) Composition of Biomineral Organic Matrices with Special Emphasis on Turbot (*Psetta maxima*) Otolith and Endolymph. *Calcif Tissue Int* 72:717-725
- Bosc E, Bricaud A, Antoine D (2004) Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWIFS observations. *Glob Biogeochem Cycle* 18:GB1005
- Boudouresque CF, Klein J, Ruitton S, Verlaque M (2011) Biological invasion : the Thau lagoon, a japanese biological island in the Mediterranean Sea. In: Global change: mankind-marine environment interactions. Ceccaldi HJ, Dekeyser I, Girault M, Stora G (eds), Springer publ. Netherlands: 151-161
- Bourrin F (2007) Variabilité et devenir des apports sédimentaires par les fleuves côtiers : cas du système Têt - littoral roussillonnais dans le golfe du Lion. Thèse de Doctorat, spécialité Océanologie, Université de Perpignan, Perpignan, France, 305 pp
- Bourrin F, Durrieu de Madron X, Aloïsi JC, Monaco A, Jeanty G (2009) Chapitre 2 : Les événements hydroclimatiques dans le golfe du Lion. Variabilité des échanges terre-mer. In: Quae (ed) Le golfe du Lion : Un observatoire de l'environnement en Méditerranée, Versailles, France, 31-41
- Bowen II CA, Bronte CR, Argyle RL, Adams JV, Johnson JE (1999) Vateritic *sagitta* in wild and stocked sake trout: applicability to stock origin. *Trans Am Fish Soc* 128:929-938
- Bradbury IR, Campana SE, Bentzen P (2008) Otolith elemental composition and adult tagging reveal spawning site fidelity and estuarine dependency in rainbow smelt. *Mar Ecol Prog Ser* 368:255-268
- Brown JA (2006a) Classification of juvenile flatfishes to estuarine and coastal habitats based on the elemental composition of otoliths. *Estuar Coast Shelf Sci* 66:594-611

- Brown JA (2006b) Using the chemical composition of otoliths to evaluate the nursery role of estuaries for English sole *Pleuronectes vetulus* populations. *Mar Ecol Prog Ser* 306:269-281
- Brown RJ, Severin KP (2009) Otolith chemistry analyses indicate that water Sr:Ca is the primary factor influencing otolith Sr:Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish. *Can J Fish Aquat Sci* 66:1790-1808
- Butler JL, Dahlin KA, Moser HG (1996) Growth and duration of the planktonic phase and stage based population matrix of dover sole, *Microstomus pacificus*. *Bull Mar Sci* 58:29-43
- Campana SE (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar Ecol Prog Ser* 188:263-297
- Campana SE (2005) Otolith science entering the 21st century. *Mar freshw Res* 56:485-495
- Campana SE, Casselman JL (1993) Stock discrimination using otolith shape analysis. *Can J Fish Aquat Sci* 50:1062-1083
- Campana SE, Chouinard GA, Hanson JM, Fréchet A (1999) Mixing and migration of overwintering Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks near the mouth of the Gulf of St. Lawrence. *Can J Fish Aquat Sci* 56:1873-1881
- Campana SE, Chouinard GA, Hanson JM, Fréchet A, Bratley J (2000) Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. *Fish Res* 46:343-357
- Campana SE, Gagné JA, McLaren J (1995) Element fingerprinting of fish otoliths using ID-ICPMS. *Mar Ecol Prog Ser* 122:115-120
- Campana SE, Neilson JD (1985) Microstructure of fish otoliths. *Can J Fish Aquat Sci* 42:1014-1031
- Campillo A (1992) Les pêcheries françaises de Méditerranée: synthèse des connaissances. IFREMER, RIDRV-92/019- RH, Sète, France, 206 pp
- Campillo A, Aldebert Y, Bigot JL, Liorzou B (1989) Donnée de distribution des principales espèces commerciales du Golfe du Lion. Rapports internes de la direction des ressources vivantes de l'IFREMER, DRV-89.041RH/, Sète, France, 175 pp
- Cardinale M, Doering-Arjes P, Kastowsky M, Mosegaard H (2004) Effects of sex, stock and environment on the shape of known-age Atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths. *Can J Fish Aquat Sci* 61:158-167
- Carlier A, Riera P, Amouroux JM, Bodiou JY, Desmalades M, Grémare A (2009) Spatial heterogeneity in the food web of a heavily modified Mediterranean coastal lagoon: stable isotope evidence. *Aquat Biol* 5:167-179

- Carlström D (1963) A crystallographic study of vertebrate otoliths. *Biol Bull Mar Biol Lab* 125:441-463
- Casselmann JM (1982) Chemical analyses of the optically different zones in eel otoliths. In: *Proceedings of the 1980 North American Eel Conference*, Loftus KH (ed), Ontario Fishery Technical Report Series 4:74-82
- Cauwet G, Gadel F, De Souza Sierra MM, Donard O, Ewald M (1990) Contribution of the Rhône River to organic carbon inputs of the northwestern Mediterranean Sea. *Cont Shelf Res* 10:1025-1037
- Chambers RC, Leggett WC (1992) Possible causes and consequences of variation in age and size at metamorphosis in flatfishes (Pleuronectiformes): an analysis at the individual, population, and species levels. *Neth J Sea Res* 29:7-24
- Champalbert G, Macquart-Moulin C, Howell B (1992) Effects of sediment on the settlement of larvae and juvenile sole (*Solea solea* (L.)) in laboratory conditions. *Mar Behav Physiol* 21:255-276
- Cleveland W, Grosse E, Shyu W (1992) Chapter 8: Local regression models. In: Chambers J, Hastie T (eds), *Statistical Models*, Wadsworth & Brooks/Cole
- Conan P, Pujol-Pay M, Raimbault P, Leveau M (1998) Variabilité hydrologique et biologique du golfe du Lion. II. Productivité sur le bord interne du courant. *Oceanol Acta* 21:767-782
- Coplen TB, Kendall C, Hopple J (1993) Comparison of stable isotope reference samples. *Nature* 302:236-238
- Coste B, Raimbault P (1993) Recent data on nutrient input into the Mediterranean Sea by the Rhône River. In: Martin J, Barth H (eds), *EROS 2000 NERC*, Plymouth, U K, *Wat Pollut Res Rep* 30:47-50
- Cowen RK, Paris CB, Srinivasan A (2006) Scaling of Connectivity in Marine Populations. *Science* 311:522-527
- Curti E (1999) Coprecipitation of radionuclides with calcite: estimation of partition coefficients based on a review of laboratory investigation and geochemical data. *Appl Geochem* 14:433-445
- Cuveliers EL, Geffen AJ, Guelinckx J, Raeymaekers JAM, Skadal J, Volckaert FAM, Maes GE (2010) Microchemical variation in juvenile *Solea solea* otoliths as a powerful tool for studying connectivity in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 401:211-220
- 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, spécialité Biosciences de l'Environnement, Chimie et Santé, Université de la Méditerranée, Marseille, France, 373 pp
- Darnaude AM (2005) Fish ecology and terrestrial carbon use in coastal areas: implications for marine fish production. *J Anim Ecol* 74:864-876
- Darnaude AM, Harmelin-Vivien ML, Salen-Picard C (2001) Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *J Mar Biol Assoc UK* 81:119-127
- Darnaude AM, Salen-Picard C, Harmelin-Vivien M (2004a) Depth variation in terrestrial particulate organic matter exploitation by marine coastal benthic communities off the Rhone River delta (NW Mediterranean). *Mar Ecol Prog Ser* 275:47-57
- Darnaude AM, Salen-Picard C, Polunin NVC, Harmelin-Vivien ML (2004b) Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138:325-332
- De Groot SJ (1971) On the interrelationship between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Neth J Sea Res* 5:121-196
- de Pontual H (2009) Méthodes et concepts en sclérochronologie pour l'halieutique., Université Pierre et Marie Curie - IFREMER, Paris, 51 pp
- de Pontual H, Geffen AJ (2002) Microchimie de l'otolithe. In: Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds), Manuel de sclérochronologie des poissons. IFREMER-IRD, 364 pp
- de Pontual H, Lagardère F, Amara R, Bohn M, Ogor A (2003) Influence of ontogenetic and environmental changes in the otolith microchemistry of juvenile sole (*Solea solea*). *J Sea Res* 50:199-210
- de Pontual H, Lagardère F, Troadec H, Batel A, Désaunay Y, Koutsikopoulos C (2000) Otoliths imprinting of sole (*Solea solea*) from the Bay of Biscay: a tool to discriminate individuals from nursery origins? *Oceanol Acta* 23:497-513
- Degens ET, Deuser WG, Haedrich RL (1969) Molecular structure and composition of fish otoliths. *Int J Life Oceans coast Wat* 2:105-113
- Demaneche S, Merrien C, Berthou P, Lespagnol P (2009) Rapport R3, Méditerranée continentale, échantillonnage des marées au débarquement. Méthode d'élévation et évaluation des captures et de l'effort de pêche des flottilles de la façade Méditerranée continentale sur la période 2007-2008. IFREMER, France, 217 pp

- Deniel C (1981) Les poissons plats (téléostéens, pleuronectiformes) en baie de Douarnenez. Reproduction, croissance et migration des Bothidae, Scopthalmidae, Pleuronectidae et Soleidae. Thèse d'Etat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 476 pp
- Devauchelle N, Alexandre N, Corre N, Letty Y (1987) Spawning of sole (*Solea solea*) in captivity. *Aquaculture* 66:125-147
- Dierking J, Morat F, Letourneur Y, Harmelin-Vivien M (2011) Fingerprints of lagoonal life: Migration of the marine flatfish *Solea solea* assessed by stable isotopes and otolith microchemistry. *Estuar Coast Shelf Sci* In Press, Corrected Proof, doi:10.1016/j.ecss.2011.03.018
- Dufour E, Gerdeaux D (2005) Summer depth positioning of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in lake Annecy inferred from oxygen thermometry of otoliths. *Adv Limnol* 60:195-204
- Dufour E, Gerdeaux D, Wurster CM (2007) Whitefish (*Coregonus lavaretus*) respiration rate governs intra-otolith variation of $\delta^{13}\text{C}$ values in Lake Annecy. *Can J Fish Aquat Sci* 64:1736-1746
- Dufour E, Hook TO, Patterson WP, Rutherford ES (2008) High-resolution isotope analysis of young alewife *Alosa pseudoharengus* otoliths: assessment of temporal resolution and reconstruction of habitat occupancy and thermal history. *J Fish Biol* 73:2434-2451
- Dufour E, Patterson WP, Höök TO, Rutherford ES (2005) Early life history of Lake Michigan alewives (*Alosa pseudoharengus*) inferred from intra-otolith stable isotope ratios. *Can J Fish Aquat Sci* 62:2362-2370
- Duport E, Gilbert F, Poggiale JC, Dedieu K, Rabouille C, Stora G (2007) Benthic macrofauna and sediment reworking quantification in contrasted environments in the Thau Lagoon. *Estuar Coast Shelf Sci* 72:522-533
- Durant J, Hjermmann D, Ottersen G, Stenseth N (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Mar Ecol Prog Ser* 33:271-283
- Durrieu de Madron X, Ferré B (2009) Chapitre 17 : Impact des événements extrêmes et du chalutage sur les bilans de matière et de carbone dans le golfe du Lion. In: Quae (ed), Le golfe du Lion : Un observatoire de l'environnement en Méditerranée, Versailles, France, 269-275
- Edmonds JS, Fletcher WJ (1997) Stock discrimination of pilchards *Sardinops sagax* by stable isotope ratio analysis of otolith carbonate. *Mar Ecol Prog Ser* 152:241-247

- Edmonds JS, Moran MJ, Caputi N, Morita M (1989) Trace element analysis of fish *Sagittae* as an aid to stock identification: pink snapper (*Chrysophrys auratus*) in western australien waters. *Can J Fish Aquat Sci* 46:50-54
- Elsdon TS, Gillanders BM (2006) Temporal variability in strontium, calcium, barium, and manganese in estuaries: Implications for reconstructing environmental histories of fish from chemicals in calcified structures. *Estuar Coast Shelf Sci* 66:147-156
- Engstedt O, Stenroth P, Larsson P, Ljunggren L, Elfman M (2010) Assessment of natal origin of pike (*Esox lucius*) in the Baltic Sea using Sr:Ca in otoliths. *Environ Biol Fishes* 89:547-555
- Estournel C, Marsaleix P, Auclair F, Ulses C, Herrmann M (2009) Chapitre 16 : Le golfe du Lion, poumon de la circulation méditerranéenne. In: Quae (ed), *Le golfe du Lion : Un observatoire de l'environnement en Méditerranée*, Versailles, France, 257-267
- Fablet R, Pecquerie L, de Pontual H, Høie H, Millner R, Mosegaard H, Kooijman SALM (2011) Shedding light on fish otolith biomineralization using a bioenergetic approach. *Plos One* 6: e27055. doi:10.1371/journal.pone.0027055
- Farrell J, Campana SE (1996) Regulation of calcium and strontium deposition on the Otoliths of Juvenile Tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Comp Biochem Physiol* 115A:103-109
- Ferretti F, Myers RA, Serena F, Lotze HK (2008) Loss of Large Predatory Sharks from the Mediterranean Sea. *Conserv Biol* 22: 952-964
- Fischer AJ, Thompson BA (2004) The age and growth of southern flounder *Paralichthys lethostigma*, from Louisiana estuarine and offshore waters. *Bull Mar Sci* 75:63-77
- Fisher W, Bauchot M, Scheinder M (1987) Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche (Révision 1). Méditerranée et Mer Noire, zone de pêche 37. CEE, FAO publ, Rome, Italie, 2:761-1530
- Fonds M (1979) Laboratory Observations on the Influence of Temperature and Salinity on Development of the Eggs and Growth of the Larvae of *Solea solea* (Pisces). *Mar Ecol Prog Ser* 1:91-99
- Fortier L, Ponton D, Gilbert M (1995) The match/mismatch hypothesis and the feeding success of fish larvae in ice-covered southeastern Hudson Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 120:11-27
- Fowler AJ, Campana SE, Jones CM, Thorrold SR (1995) Experiemental assessment of the effect of temperature and salinity on elemental composition of otoliths using solution-based ICPMS. *Can J Fish Aquat Sci* 52:1421-1430

- Friendland KD, Reddin DG (1994) Use of otolith morphology in stock discrimination of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can J Fish Aquat Sci* 51:91-98
- Gaertner JC, Bertrand JA, Gil de Sola L, Durbec JP, Ferrandis E, Souplet A (2005) Large spatial scale variation of demersal fish assemblage on the continental shelf of the NW Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 297:245-257
- Gaertner JC, Chessel D, Bertrand J (1998) Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multiple approach. *Aquat Living Resour* 11:75-85
- Gagliano M, McCormick MI (2004) Feeding history influences otolith shape in tropical fish. *Mar Ecol Prog Ser* 278:291-196
- Gallahar NK, Kingsford MJ (1996) Factors influencing Sr/Ca ratios in otoliths of *Girella elevatar*: an experimental investigation. *J Fish Biol* 48:161-131
- Gao Y, Bean D (2008) Stable isotope analyses of otoliths in identification of hatchery origin of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Maine. *Environ Biol Fishes* 83:429-437
- Gao Y, Joner SH, Bargmann GG (2001a) Stable isotopic composition of otoliths in identification of spawning stocks of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in Puget Sound. *Can J Fish Aquat Sci* 58:2113-2120
- Gao Y, Schwarcz HP, Brand U, Moksness E (2001b) Seasonal stable isotope records of otoliths from ocean-pen reared and wild cod, *Gadus morhua*. *Environ Biol Fishes* 61:445-453
- Garcia SM, Cochrane K, Van Santen G, Christy F (1999) Towards sustainable fisheries: a strategy for FAO and the World Bank. *Ocean Coastal Manage* 42:369-398
- Gatti J, Petrenko A, Devenon JL, Leredde Y, Ulses C (2006) The Rhone river dilution zone present in the northeastern shelf of the Gulf of Lion in December 2003. *Contin Shelf Res* 26:1794-1805
- Gaudy R, Bianchi M, Pagano M, Soto Y (1996) Cross frontal variability in hydrological and biological structures observed in a river plume area (Rhône mouth, NW Mediterranean Sea). *Hydrobiologia* 324:131-140
- Gearing JN, Gearing PJ, Rudnick DT, Requejo AG, Hutchins MJ (1984) Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochimica et Cosmochim Acta* 48:1089-1098
- Gillanders BM (2002) Connectivity between juvenile and adult fish populations: do adults remain near their recruitment estuaries? *Mar Ecol Prog Ser* 240:215-223
- Gillanders BM (2005) Otolith chemistry to determine movements of diadromous and freshwater fish. *Aquat Living Resour* 18:291-300

- 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
- Gillanders BM, Kingsford MJ (1996) Elements in otoliths may elucidate the contribution of estuarine recruitment to sustaining coastal reef populations of a temperate reef fish. *Mar Ecol Prog Ser* 141:13-20
- Gillanders BM, Kingsford MJ (2000) Elemental fingerprints of otoliths of fish may distinguish estuarine 'nursery' habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 201:276-286
- Gilliers C, Amara R, Bergeron JP, Le Pape O (2004) Comparison of growth and condition indices of juvenile flatfish in different coastal nursery grounds. *Environ Biol Fishes* 71:189-198
- Gilliers C, Le Pape O, Desaunay Y, Bergeron JP, Shreiber N, Guerauld D, Amara R (2006a) Growth and condition of juvenile sole (*Solea solea* L.) as indicators of habitat quality in coastal and estuarine nurseries in the Bay of Biscay with a focus on sites exposed to the Erika oil spill. *Sci Mar* 70S1:183-192
- Gilliers C, Le Pape O, Desaunay Y, Morin J, Guerauld D, Amara R (2006b) Are growth and density quantitative indicators of essential fish habitat quality? An application to the common sole *Solea solea* nursery grounds. *Estuar Coastal Shelf Sci* 69:96-106
- Gonzalez-Salas C, Lenfant P (2007) Interannual variability and intraannual stability of the otolith shape in european anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *J Fish Biol* 70:35-49
- Gouze E (2008) Bilan de matière de l'Étang de Berre : Influence des apports des tributaires et des processus de régénération dans le maintien de l'eutrophisation. Université de la Méditerranée, spécialité Science de l'Environnement Marin, Marseille, France, Tome 1: 386 pp
- Graf W, Baker R (1983) Adaptive changes of the vestibulo-ocular reflex in flatfish are achieved by reorganization of central nervous pathways. *Science* 221:777-779
- Grémare A, Medernach L, DeBovee F, Amouroux JM, Charles F, Dinet A, Vetion G, Albert P, Colomines JM (2003) Relationship between sedimentary organic matter and benthic fauna within the Gulf of Lion: synthesis on the identification of new biochemical descriptors of sedimentary organic nutritional value. *Oceanol Acta* 26:391-346
- Guieu C, Martin JM, Thomas AJ, Elbaz-Poulichet F (1991) Atmospheric versus river inputs of metals to the Gulf of Lions: Total concentrations, partitioning and fluxes. *Mar Poll Bull* 22:176-183

- Halden NM, Friedrich LA (2008) Trace-element distributions in fish otoliths: natural markers of life histories, environmental conditions and exposure to tailings effluence. *Mineral Mag* 72:593-605
- Hamer PA, Jenkins GP, Coutin P (2006) Barium variation in *Pagrus auratus* (Sparidae) otoliths: A potential indicator of migration between an embayment and ocean waters in south-eastern Australia. *Estuar Coast Shelf Sci* 68:686-702
- Hamer PA, Jenkins GP, Gillanders BM (2003) Otolith chemistry of juvenile snapper *Pagrus auratus* in Victorian waters: natural chemical tags and their temporal variation. *Mar Ecol Prog Ser* 263:261-273
- Hamer PA, Jenkins GP, Gillanders BM (2005) Chemical tags in otoliths indicate the importance of local and distant settlement areas to populations of a temperate sparid, *Pagrus auratus*. *Can J Fish Aquat Sci* 62:623-630
- Harmelin-Vivien M, Dierking J, Bănaru D, Fontaine MF, Arlhac D (2010) Seasonal variation in stable C and N isotope ratios of the Rhone River inputs to the Mediterranean Sea (2004–2005). *Biogeochemistry* 100:139-150
- Harmelin-Vivien M, Loizeau V, Mellon C, Beker B, Arlhac D, Bodiguel X, Ferraton F, Hermand R, Philippon X, Salen-Picard C (2008) Comparison of C and N stable isotope ratios between surface particulate organic matter and microphytoplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Contin Shelf Res* 28:1911-1919
- Helling K, Scherer H, Hausmann S, Clarke AH (2005) Otolith mass asymmetries in the utricle and saccule of flatfish. *J Vestib Res* 15:59-64
- Hobson KA (2007) Chapter 6: Isotopic tracking of migrant wildlife. In: Michener R, Lajtha K (eds), *Stable isotopes in ecology and environmental science* 2nd Edition. Blackwell, 155-175
- Hoff GR, Fuiman LA (1993) Morphometry and composition of red drum otoliths: changes associated with temperature, somatic growth rate, and age. *Comp Biochem Physiol A* 106:209-219
- Høie H, Andersson C, Folkvord A, Karlsen Ø (2004a) Precision and accuracy of stable isotope signals in otoliths of pen-reared cod (*Gadus morhua*) when sampled with a high-resolution micromill. *Mar Biol* 144:1039-1049
- Høie H, Otterlei E, Folkvord A (2004b) Temperature-dependent fractionation of stable oxygen isotopes in otoliths of juvenile cod (*Gadus morhua* L.). *ICES J Mar Sci* 61:243-251

- Howell BR (1997) A re-appraisal of the potential of the sole, *Solea solea* (L.), for commercial cultivation. *Aquaculture* 155:355-365
- Hüssy K (2008a) Otolith accretion rates: Does size really matter? *J Exp Mar Biol Ecol* 362:131-136
- Hüssy K (2008b) Otolith shape in juvenile cod (*Gadus morhua*): Ontogenetic and environmental effects. *J Exp Mar Biol Ecol* 364:35-41
- IFREMER (2008) Réseau de suivi lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2007. Rapport RSL-08/2008. 363 pp
- IFREMER (2009a) Réseau de suivi lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2008. Rapport RSL-09/2009. 349 pp
- IFREMER (2009b) Réseau de suivi lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2009 et programme 2010. 22 pp
- Imslund A, Jonassen T (2003) Growth and age at first maturity in turbot and halibut reared under different photoperiods. *Aquac Int* 11:463-475
- Imslund AK, Foss A, Conceição LEC, Dinis MT, Delbare D, Schram E, Kamstra A, Rema P, White P (2003) A review of the culture potential of *Solea solea* and *S. senegalensis*. *Rev Fish Biol Fish* 13:379-408
- Imslund AK, Foss A, Gunnarsson S, Berntssen MHG, FitzGerald R, Bonga SW, Ham Ev, Nævdal G, Stefansson SO (2001) The interaction of temperature and salinity on growth and food conversion in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture* 198:353-367
- Imslund AK, Jonassen TM (2001) Regulation of growth in turbot (*Scophthalmus maximus* Rafinesque) and Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.): aspects of environment \times genotype interactions. *Rev Fish Biol Fish* 11:71-90
- Iwata H, Ukai Y (2002) Shape: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *J Heredity* 93:384-385
- Jolivet A (2009) Compréhension des mécanismes de biominéralisation : quantification spatialisée des fractions minérale et organique et influence de facteurs environnementaux. Thèse de Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale, Brest, 232 pp
- Jonsdottir I, Campana SE, Marteinsdottir G (2006) Stock structure of Icelandic cod *Gadus morhua* L. based on otolith chemistry. *J Fish Biol* 69:136-150
- Kalish JM (1989) Otolith microchemistry: validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition. *J Exp Mar Biol Ecol* 132:151-178

- Kalish JM (1991) Oxygen and carbon stable isotopes in the otoliths of wild and laboratory-reared Australian salmon (*Arripis trutta*). *Mar Biol* 110:37-47
- Keef K, Able KW (1993) Patterns of metamorphosis in summer flounder, *Paralichthys dentatus*. *J Fish Biol* 42 713-728
- Kennedy BP, Blum JD, Carol LF, Keith HN (2000) Using natural strontium isotopic signatures as fish markers: methodology and application. *Can J Fish Aquat Sci* 57:2280-2292
- Kerr LA, Secor D, Kraus RT (2007) Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) and Sr/Ca composition of otoliths as proxies for environmental salinity experienced by an estuarine fish. *Mar Ecol Prog Ser* 348:245-253
- Kirchman D, Soto Y, Van Wambeke F, Bianchi M (1989) Bacterial production in the Rhône River plume: effect of mixing on relationships among microbial assemblages. *Mar Ecol Prog Ser* 53:267-275
- Knoppers B, Kjerfve B (1994) Chapter 9 Aquatic Primary Production in Coastal Lagoons. In: Elsevier Oceanography Series, Elsevier, 60:243-286
- Knox GA (1986) Estuarine ecosystems: a systems approach. CRC Press, Boca Raton, Florida, 2: 230 pp
- Konosu S, Hayashi T (1975) Determination of α -alanine betaine and glycine betaine in some marine invertebrates. *Bull Japan Soc Sci Fish* 41:743-746
- Kostecki C, Le Loc'h F, Roussel J-M, Desroy N, Huteau D, Riera P, Le Bris H, Le Pape O (2010) Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *J Sea Res* 64:54-60
- 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 (1991) Recrutement de la sole (*Solea solea*, L.) du golfe de Gascogne : influence de l'hydrologie et de l'hydrodynamisme. Thèse de l'Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 215 pp
- 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 Assoc UK* 75:109-126
- Kuhl FP, Giardina CR (1982) Elliptic sources during the early larval development of the european sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture* 87:361-372

- L'Abée-Lund JH (1988) Otolith shape discriminates between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. J Fish Biol 33:899-903
- Lagardère F (1982) Etude du processus de colonisation des nurseries de sole. Contrat CNRS/CNEXO 82/2793, 24 pp
- Lagardère F, Amara R, Joassard L (1999) Vertical distribution and feeding activity of metamorphosing sole, *Solea solea*, before immigration to the Bay of Vilaine nursery (northern Bay of Biscay, France). Environ Biol Fishes 56:213-228
- Lagardère F, Chaumillon G (1988) Influence d'une première alimentation différée sur la croissance des larves de sole, *Solea vulgaris*, et l'accroissement de leurs otolithes. C R Acad Sci III 306:601-607
- Lagardère F, Troadec H (1997) Age estimation in common sole *Solea solea* larvae: validation of daily increments and evaluation of pattern recognition technique. Mar Ecol Prog Ser 155:223-267
- Largier J (1993) Estuarine fronts: How important are they? Estuaries Coasts 16:1-11
- Le Diréach-Boursier L (1990) Recrutement et comportement larvaire : ichtyoplancton du golfe de Fos, étude expérimentale du déterminisme des migrations des larves et juvéniles de sole *Solea vulgaris* Q. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille II, spécialité Océanologie, Marseille, France, 314 pp
- Le Pape O (2005) Les habitats halieutiques essentiels en milieu côtier. Les identifier, comprendre leur fonctionnement et suivre leur qualité pour mieux gérer et pérenniser les ressources marines exploitées. L'exemple des nourriceries côtières de poissons plats. Université de Bretagne Occidentale, AgrosCampus de Rennes, Ifremer, France, 78 pp
- Le Pape O, Chauvet F, Désaunay Y, Guérault D (2003) 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. J Sea Res 50:177-185
- Leakey CDB, Attrill MJ, Fitzsimons MF (2009) Multi-element otolith chemistry of juvenile sole (*Solea solea*), whiting (*Merlangius merlangus*) and European seabass (*Dicentrarchus labrax*) in the Thames Estuary and adjacent coastal regions. J Sea Res 61:268-274
- Lecomte-Finiger R (1999) L'otolithe : la "boîte noire" des Téléostéens. Ann Biol 38:107-122

- Lefèvre D, Minas HJ, Minas M, Robinson C, Williams PJLB, Woodward EMS (1997) Review of gross community production, primary production, net community production and dark community respiration in the Gulf of Lions. *Deep Sea Res II* 44:801-832
- Lilliendahl K, Solmundsson J (2006) Feeding ecology of sympatric European shags *Phalacrocorax aristotelis* and great cormorants *P. carbo* in Iceland. *Mar Biol* 149:979-990
- Limburg KE (1995) Otolith strontium traces environmental history of subyearling American shad *Alosa sapidissima*. *Mar Ecol Prog Ser* 119:25-35
- Loher T, Wischniowski S, Martin GB (2008) Elemental chemistry of left and right sagittal otoliths in a marine fish *Hippoglossus stenolepis* displaying cranial asymmetry. *J Fish Biol* 73:870-887
- Lord-Daunay C (2009) Amphidromie, endémisme et dispersion : traits d'histoire de vie et histoire évolutive du genre *Sicyopterus* (Teleostei : Gobioidae : Sicydiinae). Thèse de Doctorat, spécialité Science de la Vie et de la Santé, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, 238 pp
- Lychakov DV, Rebane YT (2000) Otolith regularities. *Hear Res* 143:83-102
- Macquart-Moulin C, Champalbert G, Howell BR, Patrini G, Ranaivoson C (1991) La relation alimentaire - fixation benthique chez les jeunes soles *Solea solea* L. métamorphosées. Evidences expérimentales. *J Exp Mar Biol Ecol* 153:195-205
- Marshall JD, Brooks JR, Lajtha K (2007) *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Publisher Oxford, 2nd Edition, 566 pp
- Martin GB, Thorrold SR (2005) Temperature and salinity effects on magnesium, manganese, and barium incorporation in otoliths of larval and early juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Mar Ecol Prog Ser* 293:223-232
- Martin GB, Thorrold SR, Jones CM (2004) Temperature and salinity effects on strontium incorporation in otoliths of larval spot (*Leiostomus xanthurus*). *Can J Fish Aquat Sci* 61:34-42
- Massé HL (2000) Long-term changes in sand-bottom macrofauna along the coast of Provence (northwest Mediterranean Sea). *Oceanol Acta* 23:229-242
- Mayer-Gostan N, Kossmann H, Watrin A, Payan P, Boeuf G (1997) Distribution of ionocytes in the saccular epithelium of the inner ear of two teleosts (*Oncorhynchus mykiss* and *Scophthalmus maximus*). *Cell Tissue Res* 289:53-61
- Mayot N, Gouze E, Malet N, Picon P (2011) Bilan des apports et état des lieux de l'eutrophisation. In: Gipreb (ed) *Lagun'r*, Aix en Provence, France

- Mellon-Duval C, de Pontual H, Métral L, Quemener L (2010) Growth of European hake (*Merluccius merluccius*) in the Gulf of Lions based on conventional tagging. ICES J Mar Sci 67:62-70
- Mercier L (2010) Apports de la microchimie pour l'étude des migrations de la Daurade royale (*Sparus aurata* L.) dans le golfe du Lion : avancées méthodologiques pour un suivi précis des mouvements mer-lagunes. Thèse de Doctorat, spécialité Evolution, écologie, ressources génétiques, paléontologie, Université de Montpellier II, Montpellier, France, 329 pp
- Mérigot B, Letourneur Y, Lecomte-Finiger R (2007) Characterization of local populations of the common sole *Solea solea* (Pisces, Soleidae) in the NW Mediterranean through otolith morphometrics and shape analysis. Mar Biol 151:997-1008
- Metcalfe JD, Arnold GP (1997) Tracking fish with electronic tags. Nature 387:665-666
- Metzger E, Simonucci C, Viollier E, Sarazin G, Prévot F, Jézéquel D (2007) Benthic response to shellfish farming in Thau lagoon: Pore water signature. Estuar Coast Shelf Sci 72:406-419
- Miller J (1988) Physical processes and the mechanisms of coastal migrations of immature marine fishes. Am Soc Symp 3:68-76
- Millot C (1979) Wind induced upwellings in the Gulf of Lions. Oceanol Acta 2:261-274
- Millot C (1989) La circulation générale en Méditerranée occidentale : Aperçu de nos connaissances et projets d'études. In: Annales de Géographie 549:497-515
- Millot C (1999) Circulation in the Western Mediterranean Sea. J Mar Syst 20:423-442
- Miralles J, Arnaud M, Radakovitch O, Marion C, Cagnat X (2006) Radionuclide deposition in the Rhône River Prodelt (NW Mediterranean sea) in response to the December 2003 extreme flood. Mar Geol 234:179-189
- Morales-Ñin B (1985) Chemical composition of the otoliths of the sea bass (*Dicentrarchus labrax*: Linnaeus, 1958) (Pisces, Serranidae). Cybium 10:115-120
- Morales-Ñin B (2000) Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. Fish Res 46:53-67
- Morales-Ñin B, Gutiérrez E, Massuti S (1995) Patterns of primary growth increments in otoliths of *Sparus aurata* larvae in relation to water temperature and food consumption. Sci Mar 59:57-64
- Morat F, Banaru D, Mérigot B, Batjakas IE, Betoulle S, Vignon M, Lecomte-Finiger R, Letourneur Y (2008a) Relationships between fish length and otolith length for nine

- teleost fish species from Mediterranean basin, Kerguelen Islands, and Pacific Ocean. *Cybius* 32:265-269
- Morat F, Betoulle S, Robert M, Thailly AF, Biagianti-Risbourg S, Lecomte-Finiger R (2008b) What can otolith examination tell us about the level of perturbations of Salmonid fish from the Kerguelen Islands? *Ecol Freshw Fish* 17:617-627
- Mouillot D, Gaillard S, Aliaume C, Verlaque M, Belsher T, Troussellier M, Do Chi T (2005) Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environments based on macrophyte communities. *Ecol Indic* 5:1-17
- Moutin T, Raimbault P, Golterman H, Coste B (1998) The input of nutrients by the Rhône river into the Mediterranean sea: recent observations and comparison with earlier data. *Hydrobiologia* 373-374:237-246
- Mugiya Y (1974) Calcium-45 behavior at the level of the otolithic organs of rainbow trout. *Bull Japan Soc Sci Fish* 40:457-463
- Myers RA, Hutchings JA, Barrowman NJ (1997) Why do Fish Stocks Collapse? The Example of Cod in Atlantic Canada. *Ecol Appl* 7:91-106
- Myers RA, Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423:280-283
- Ollivier P, Radakovitch O, Hamelin B (2011) Major and trace element partition and fluxes in the Rhône River. *Chem Geol* 285:15-31
- Outridge PM, Chenery SR, Babaluk JA, Reist JD (2002) Analysis of geological Sr isotope markers in fish otoliths with subannual resolution using laser ablation-multicollector-ICP-mass spectrometry. *Environ Geol* 42:891-899
- Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (2002) Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition IFREMER-IRD, Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds), France, 464 pp
- Pannella G (1971) Fish otolith: daily growth layers and periodical patterns. *Science* 173:1124-1126
- Pastor J (2008) Rôle des enrochements côtiers artificiels dans la connectivité des populations, cas du sar commun (*Diplodus sargus*, Linné, 1758) en Méditerranée nord-occidentale., Thèse de Doctorat, spécialité Biologie Marine, Université de Perpignan *Via Domicia* / Ecole pratique des hautes études, Perpignan, France, 180 pp
- Pastor L, Deflandre B, Viollier E, Cathalot CC, Metzger E, Rabouille C, Escoubeyrou K, Lloret E, Pruski AM, Vétion G, Desmalades M, Buscail R, Grémare A (2011)

- Influence of the organic matter composition on benthic oxygen demand in the Rhône River prodelta (NW Mediterranean Sea). *Cont Shelf Res* 31:1008-1019
- Payan P, de Pontual H, Edeyer A, Borelli G, Boeuf G, Mayer-Gostan N (2004) Effects of stress on plasma homeostasis, endolymph chemistry, and check formation during otolith growth in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can J Fish Aquat Sci* 61:1247-1255
- Payan P, Kossmann H, Watrin A, Mayer-Gostan N, Boeuf G (1997) Ionic composition of endolymph in teleosts: origin and importance of endolymph alkalinity. *J Exp Biol* 200:1905-1912
- Péna G, Picot B (1991) Métaux traces dans les sédiments d'une lagune méditerranéenne : l'étang de Thau. *Oceanol Acta* 14:459-471
- Peterman RM, Bradford MJ, Lo NCH, Methot RD (1988) Contribution of early life stages to interannual variability in recruitment of northern anchovy (*Engraulis mordax*). *Can J Fish Aquat Sci* 45:8-16
- Peterson BJ, Howarth RW, Garritt RH (1985) Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* 227:1361-1363
- Picard C (1971) Les peuplements de vase au large du golfe du Fos. *Tethys* 3:569-618
- Picard J (1965) Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région Marseillaise. *Rec Trav Stat mar Endoume* 52:3-161
- Pisam M, Payan P, LeMoal C, Edeyer A, Boeuf G, Mayer-Gostan N (1998) Ultrastructural study of the saccular epithelium of the inner ear of two teleosts, *Oncorhynchus mykiss* and *Psetta maxima*. *Cell Tissue Res* 294:261-270
- Plus M, Chapelle A, Lazure P, Auby I, Levavasseur G, Verlaque M, Belsher T, Deslous-Paoli JM, Zaldívar JM, Murray CN (2003) Modelling of oxygen and nitrogen cycling as a function of macrophyte community in the Thau lagoon. *Cont Shelf Res* 23:1877-1898
- Popper AN, Combs S (1980) Auditory mechanisms in teleost fishes. *Am Sci* 68:429-440
- Popper AN, Ramcharitar J, Campana SE (2005) Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. *Mar Freshw Res* 56:497-504
- Pothin K, Gonzalez-Salas C, Chabanet P, Lecomte-Finiger R (2006) Distinction between *Mulloidichthys flavoneatus* juvenile from Reunion Island and Mauritius Island (south-west Indian Ocean) based on otolith morphometrics. *J Fish Biol* 68:1-16
- Quéro JC, Vayne JJ (1997) Les poissons de mer des pêches françaises, identification, inventaire et répartition de 209 espèces. Delachaux et Niestlé (eds), Paris, France, 304 pp

- Quignard JP, Man Wai R, Vianet R (1984) Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France) inventaire, structure du peuplement, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie Milieu* 34:173-183
- Radtke RL (1984) Cod fish otoliths: information storage structures. In: Moksness E, Solemdal P (eds), The propagation of cod *Gadus marhua* L, Flødevigen rapportser, 273-298
- Radtke RL, Lenz P, Showers W, Moksness E (1998) Corrigendum: *Mar Biol* (1996) 127: 161–170. *Mar Biol* 132:347-348
- Raimbault P, Garcia N, Fornier M, Lafont M (2009) Chapitre 6: Evolution des apports en nutriments du Rhône à la Méditerranée. In: Quae (ed), Le golfe du Lion : Un observatoire de l'environnement en Méditerranée, Versailles, France, 91-104
- Ramsay JO, Silveman BW (2005) Functional data analysis. Springer, New-York, USA, 2nd Edition, 310 pp
- Reddin DG, Stansbury DE, Short PB (1988) Contingent of origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) at West Greenland. *J Cons Int Explor Mer* 44:180-188
- Reibisch J (1899) Über die einzahl bei *Pleuronectes platessa* und die Alterbestimmung dieser Form aus den Otolithen. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 4:233-248
- Reis-Santos P, Vasconcelos RP, Ruano M, Latkoczy C, Günther D, Costa MJ, Cabral H (2008) Interspecific variations of otolith chemistry in estuarine fish nurseries. *J Fish Biol* 72:2595-2614
- Reveillac E, Feunteun E, Berrebi P, Gagnaire PA, Lecomte-Finiger R, Bosc P, Robinet T (2008) *Anguilla marmorata* larval migration plasticity as revealed by otolith microstructural analysis. *Can J Fish Aquat Sci* 65:2127-2137
- Rijnsdorp AD, Berghahn RM, JM., Van Der Veer H (1995) Recruitment mechanisms in flatfish: What did we learn and where do we go? *Neth J Sea Res* 34:237-242
- Robinet T, Réveillac E, Kuroki M, Aoyama J, Tsukamoto K, Rabenevanana M, Valade P, Gagnaire PA, Berrebi P, Feunteun E (2008) New clues for freshwater eels (*Anguilla* spp.) migration routes to eastern Madagascar and surrounding islands. *Mar Biol* 154:453-463
- Rooker JR, Secor D, Zdanowicz VS, DeMetrio G, Orsi Relini L (2003) Identification of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) stocks from putative nurseries using otolith chemistry. *Fish Oceanogr* 12:75-84
- Rooker JR, Secor DH, DeMetrio G, Kaufman AJ, Belmonte RA, Vjekoslav T (2008a) Evidence of trans-Atlantic movement and natal homing of bluefin tuna from stable isotopes in otoliths. *Mar Ecol Prog Ser* 368:231-239

- Rooker JR, Secor DH, DeMetrio G, Schloesser R, Block BA, Neilson JD (2008b) Natal Homing and Connectivity in Atlantic Bluefin Tuna Populations. *Science*, October 2, 2008:online, doi:10.1126/science.1161473
- Rooker JR, Secor DH, Zdanowicz VS, Itoh T (2001) Discrimination of northern bluefin tuna from nursery areas in the Pacific Ocean using otolith chemistry. *Mar Ecol Prog Ser* 218:275-282
- Rooker JR, Stunz GW, Holt SA, Minello TJ (2010) Population connectivity of red drum in the northern Gulf of Mexico. *Mar Ecol Prog Ser* 407:187-196
- Rosenberg R, Grémare A, Amouroux JM, Nilsson HC (2003) Benthic habitats in the northwest Mediterranean characterised by sedimentary organics, benthic macrofauna and sediment profile images. *Estuar Coast Shelf Sci* 57:297-311
- Roussiez V, Ludwig W, Monaco A, Probst JL, Bouloubassi I, Buscail R, Saragoni G (2006) Sources and sinks of sediment-bound contaminants in the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea): A multi-tracer approach. *Cont Shelf Res* 26:1843-1857
- Salen-Picard C, Arlhac D (2002) Long-term changes in a Mediterranean benthic community: relationships between the polychaete assemblages and hydrological variations of the Rhône river. *Estuaries* 25:1121-1130
- Salen-Picard C, Arlhac D, Alliot E (2003) Responses of a Mediterranean soft bottom community to short-term (1993-1996) hydrological changes in the Rhone river. *Mar Environ Res* 55:409-427
- 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
- Salminen R, Batista MJ, Bidovec M, Demetriades A, De Vivo B, De Vos W, Duris M, Gilucis A, Gregorauskiene V, Halamic J, Heitzmann P, Lima A, Jordan G, Klaver G, Klein P, Lis J, Locutura J, Marsina K, Mazreku A, O'Connor PJ, Olsson SÅ, Ottesen R, Petersell V, Plant JA, Reeder S, Salpeteur I, Sandström H, Siewers U, Steenfelt A, Tarvainen T (2005) *Geochemical Atlas of Europe. Part I: background information, methodology and maps*, ISBN 951-690-913-2
- Schwarcz HP, Gao Y, Campana SE, Browne D, Knyf M, Brand U (1998) Stable carbon isotope variations in otoliths of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can J Fish Aquat Sci* 55:1798-1806

- Secor D, Dean JM, Campana SE (1992) Otolith removal and preparation for microstructural examination. In: Otolith microstructure examination and analysis. Stevenson DK, Campana SE (eds), Ottawa, Canada, Can Spe Publ Fish Aquat Sci 117:19-57
- Secor DH (1999) Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fish Res* 43:13-34
- Secor DH, Rooker JR (2000) Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fish Res* 46:359-371
- Shéhata S (1984) Contribution à la croissance des Soléidés (Poissons, Téléostéens) du golfe du Lion. Systématique - Ecobiologie. Thèse de 3^{ème} Cycle, Université de Montpellier II. Montpellier, France, 311 pp
- Sogard SM (1992) Variability in growth rates of juveniles fishes in different estuarine habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 85:35-53
- Solomon CT, Weber PK, Cech Jr JJ, Ingram BL, Conrad ME, Machavaram MV, Pogodina AR, Franklin RL (2006) Experimental determination of the sources of otolith carbon and associated isotopic fractionation. *Can J Fish Aquat Sci* 63:79-89
- Souchu P, Bec B, Smith VH, Laugier T, Fiandrino A, Benau L, Orsoni V, Collos Y, Vaquer A (2010) Patterns in nutrient limitation and chlorophyll *a* along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Can J Fish Aquat Sci* 67:743-753
- Standish JD, Sheehy M, Warner RR (2008) Use of otolith natal elemental signatures as natural tags to evaluate connectivity among open-coast fish populations. *Mar Ecol Prog Ser* 356:259-268
- Stuck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S, Hösel C, Kube M, Lieb B, Meyer A, Tiedermann R, Pursche G, Bleidon C (2011) Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 471:95-98
- Swanson HK, Kidd K, Babaluk JA, Wastle RJ, Yang PP, Halden NM, Reist JD (2010) Anadromy in arctic populations of lake trout (*Salvelinus namaycush*): otolith microchemistry, stable isotopes, and comparisons with Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Can J Fish Aquat Sci* 67:842-853
- Symonds DJ, Rogers SI (1995) The influence of spawning and nursery grounds on the distribution of sole *Solea solea* (L.) in the Irish Sea, Bristol Channel and adjacent areas. *J Exp Mar Biol Ecol* 190:243-261
- Tabouret H (2009) Recherche des marqueurs d'exposition aux contaminants et de fréquentation des habitats chez l'anguille *Anguilla anguilla* de l'estuaire de l'Adour : de

- la reponse moléculaire à la microchimie de l'otolithe. Thèse de Doctorat, spécialité Environnement et Matériaux, Université de Pau et des Pays d'Adour, Pau, France, 334 pp
- Tabouret H, Bareille G, Claverie F, Pécheyran C, Donard OFX (2010) Simultaneous use of strontium : calcium and barium : calcium ratios in otoliths as markers of habitat: Application to the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Adour basin, South West France. *Mar Environ Res* 70:35-45
- Tanner SE, Vasconcelos RP, Reis-Santos P, Cabral HN, Thorrold SR (2011) Spatial and ontogenetic variability in the chemical composition of juvenile common sole (*Solea solea*) otoliths. *Estuar Coast Shelf Sci* 91:150-157
- Thorrold SR, Campana SE, Jones CM, Swart PK (1997) Factors determining $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochim Cosmochim Acta* 61:2909-2919
- Thorrold SR, Latkoczy C, Swart PK (2001) Natal homing in a marine fish metapopulation. *Science* 291:297-299
- Titus K, Mosher JA, Williams BK (1984) Chance-corrected classification for use in discriminant analysis: ecological applications. *Am Midl Nat* 111:1-7
- Tohse H, Ando H, Mugiya Y (2004) Biochemical properties and immunohistochemical localization of carbonic anhydrase in the sacculus of the inner ear in the salmon *Oncorhynchus masou*. *Comp Biochem Physiol A-Mol Integr Physiol* 137:87-94
- Tohse H, Mugiya Y (2001) Effects of enzyme and anion transport inhibitors on in vitro incorporation of inorganic carbon and calcium into endolymph and otoliths in salmon *Oncorhynchus masou*. *Comp Biochem Physiol A-Mol Integr Physiol* 128:177-184
- Tomas J, Geffen AJ (2003) Morphometry and composition of aragonite and vaterite otoliths of deformed laboratory reared juvenile hering from two populations. *J Fish Biol* 63:1383-1401
- Toole CL, Markle DF, Harris PM (1993) Relationship between otolith microstructure, microchemistry, and early life history events in Dover sole, *Microstomus pacificus*. *Fish Bull* 91:732-753
- Tracey SR, Lyle JM, Duhamel G (2006) Application of elliptical Fourier analysis of otolith form as a tool for stock identification. *Fish Res* 77:138-147
- Tunusoğlu Ö, Shahwan T, Eroğlu AE (2007) Retention of aqueous Ba^{2+} ions by calcite and aragonite over a wide range of concentrations: characterization of the uptake capacity, and kinetics of sorption and precipitate formation. *Geochem J* 41:379-389

- Tuset VM, Lombarte A, Assis CA (2008) Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Sci Mar* 72 S1:7-198
- Tzeng WN (1990) Relationship between growth rate and age at recruitment of *Anguilla japonica* elvers in a Taiwan estuary as inferred from otolith growth increments. *Mar Biol* 107:75-81
- Vasconcelos RP (2009) Contribution of estuarine nursery areas to the structure and biocontamination of stocks of commercially important fish species along the Portuguese coast. Tese Doutoramento em Biologia, Especialidade de Biologia Marinha e Aquacultura, Universidade de Lisboa, Lisboa, Portugal, 219 pp
- Vasconcelos RP, Reis-Santos P, Tanner S, Fonseca V, Latkoczy C, Günther D, Costa MJ, Cabral H (2007) Discriminating estuarine nurseries for five fish species through otolith elemental fingerprints. *Mar Ecol Prog Ser* 350:117-126
- Vasconcelos RP, Reis-Santos P, Tanner S, Maia A, Latkoczy C, Günther D, Costa MJ, Cabral H (2008) Evidence of estuarine nursery origin of five coastal fish species along the Portuguese coast through otolith elemental fingerprints. *Estuar Coast Shelf Sci* 79:317-327
- 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
- Vignon M, Morat F (2010) Environmental and genetic determinant of otolith shape revealed by a non-indigenous tropical fish. *Mar Ecol Prog Ser* 411:231-241
- Vinagre C, Amara R, Maia A, Cabral H (2008a) Latitudinal comparison of spawning season and growth of 0-group sole, *Solea solea* (L.). *Estuar Coast Shelf Sci* 78:521-528
- Vinagre C, Ferreira T, Matos L, Costa MJ, Cabral H (2009) Latitudinal gradients in growth and spawning of sea bass, *Dicentrarchus labrax*, and their relationship with temperature and photoperiod. *Estuar Coast Shelf Sci* 81:375-380
- Vinagre C, Fonseca V, Maia A, Amara R, Cabral H (2008b) Habitat specific growth rates and condition indices for the sympatric soles *Solea solea* (Linnaeus, 1758) and *Solea senegalensis* Kaup 1858, in the Tagus estuary, Portugal, based on otolith daily increments and RNA-DNA ratio. *J Appl Ecol* 24:163-169
- Vinagre C, Salgado J, Costa MJ, Cabral HN (2008c) Nursery fidelity, food web interactions and primary sources of nutrition of the juveniles of *Solea solea* and *S. senegalensis* in the Tagus estuary (Portugal): A stable isotope approach. *Estuar Coast Shelf Sci* 76:255-264

- Vizzini S, Savona B, Chi T, Mazzola A (2005) Spatial variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios in a Mediterranean coastal lagoon. *Hydrobiologia* 550:73-82
- Wellington GM, Victor BC (1992) Regional differences in duration of the planktonic larval stage of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. *Mar Biol* 113:491-498
- Wright PJ (1991) Calcium binding by soluble matrix of the otoliths of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *J Fish Biol* 38:625-627
- Wright PJ, Panfili J, Morales-Nin B, Geffen AJ (2002) Otolithes. In: Manuel de sclérochronologie des poissons. IFREMER-IRD, Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds), France, 464 pp
- Zar JH (2010) Biostatistical analysis. Fifth Edition. Pearson International Edition, 944 pp
- Zimmerman CE (2006) Relationship of otolith strontium-to-calcium ratios and salinity: experimental validation for juvenile salmonids. *Can J Fish Aquat Sci* 62:88-97

10. ANNEXES

Annexe 1 : Concentration des éléments dans les certifiés

Eléments	NIST 614		NIST 612		NIST 610	
	Concentration (ppm)	Qualité	Concentration (ppm)	Qualité	Concentration (ppm)	Qualité
Antimoine	1,06		-			
Argent	0,42	Certifié	22,0	Certifié	254,0	Recommandé
Baryum	-		41,0	Recommandé		
Bore	1,3	Recommandé	32,0	Recommandé	351,0	Recommandé
Cadmium	0,55	Recommandé				
Cérium	-		39,0	Recommandé		
Cobalt	0,73	Recommandé	35,5	Recommandé	390,0	Recommandé
Cuivre	1,37	Recommandé	37,7	Recommandé	444,0	Recommandé
Dysprosium	-		35,0	Recommandé		
Erbium	-		39,0	Recommandé		
Europium	0,99	Recommandé	36,0	Recommandé		
Fer	13,3	Recommandé	51,0	Certifié	458,0	Certifié
Gadolinium	-		39,0	Recommandé		
Gallium	1,3	Recommandé	-			
Lanthane	0,83	Recommandé	36,0	Recommandé		
Manganèse	-		39,6	Recommandé	485,0	Certifié
Néodyme	-		36,0	Recommandé		
Nickel	0,95	Recommandé	38,8	Recommandé	458,7	Certifié
Or	0,5	Recommandé	5,0	Recommandé	25,0	Recommandé
Plomb	2,32	Certifié	38,57	Recommandé	426,0	Certifié
Potassium	30,0	Certifié	64,0	Recommandé	461,0	Recommandé
Rubidium	0,855	Certifié	31,4	Certifié	425,7	Certifié
Scandium	0,59	Recommandé	-			
Samarium	-		39,0	Recommandé		
Strontium	45,8	Certifié	78,4	Certifié	515,5	Certifié
Thallium	0,269	Recommandé	15,7	Recommandé	61,8	Recommandé
Thorium	0,748	Certifié	37,79	Recommandé	457,2	Certifié
Titane	3,1	Recommandé	50,1	Recommandé	437,0	Recommandé
Uranium	0,823	Recommandé	37,38	Certifié	461,5	Certifié
Ytterbium	-		42,0	Recommandé		
Zinc	-		-		433,0	Recommandé

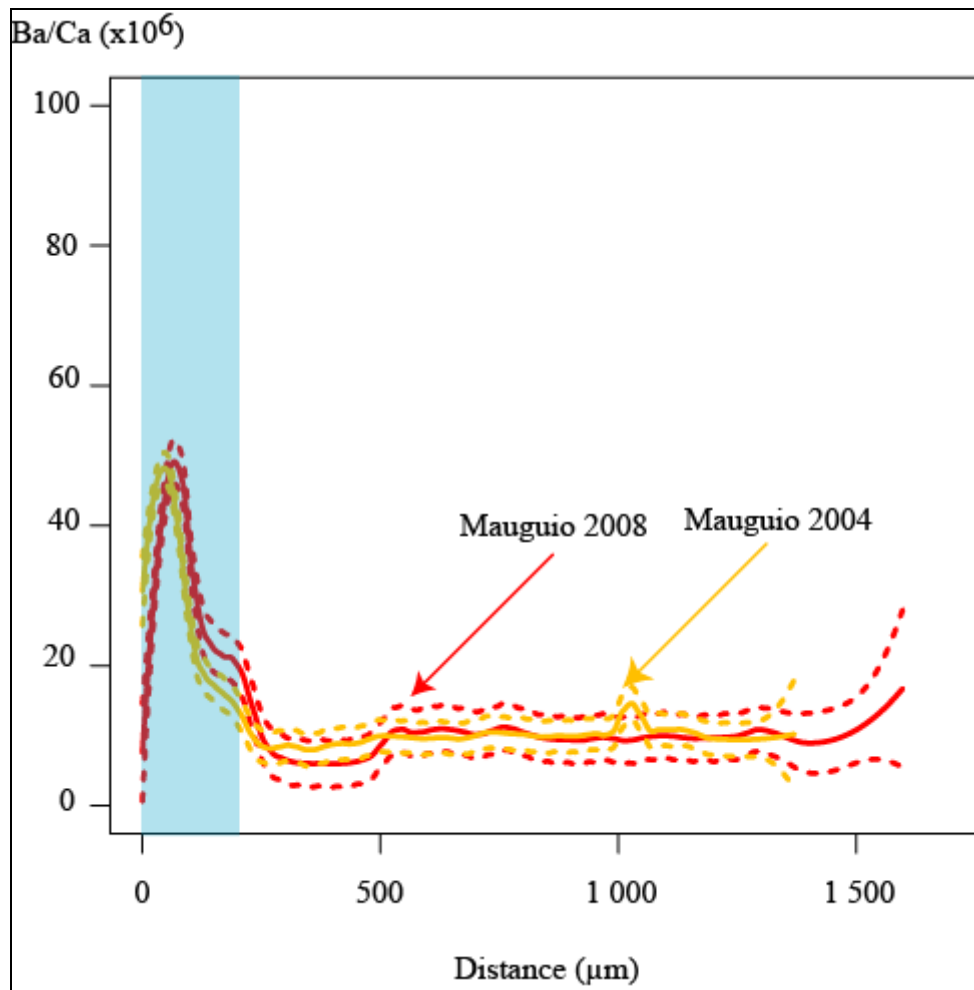
Valeur certifiées pour le CRM Nies 22

Eléments	Unités	Valeur
Na	%	0,223
Mg	mg/kg	21,000
K	mg/kg	282,000
Ca	%	38,800
Sr	%	0,236
Ba	mg/kg	2,890

Valeur recommandées pour le CRM Nies 22

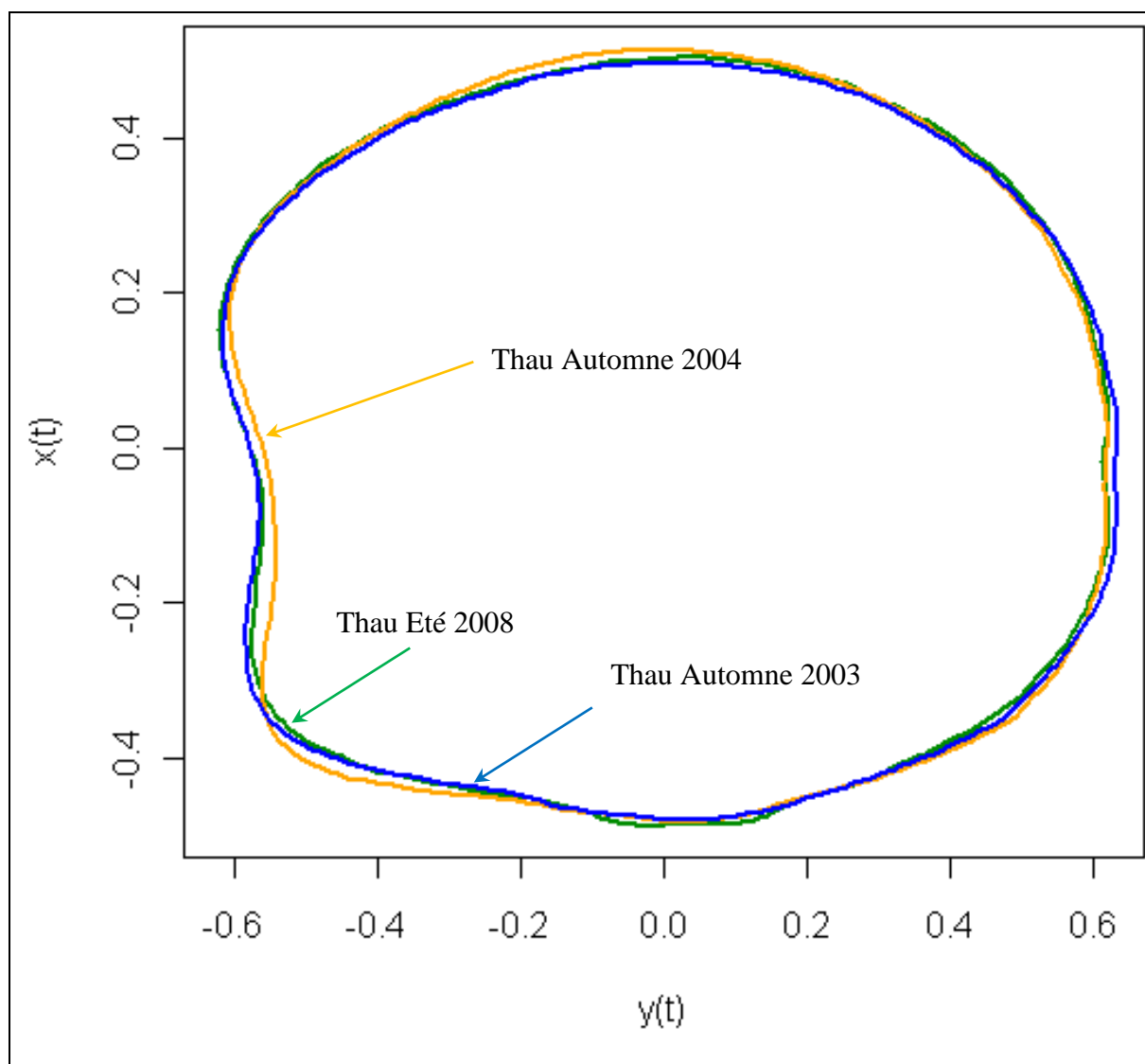
Elément	Unit	Content*1,3
Cu	mg/kg	0,7400
Zn	mg/kg	0,4700
Cd	mg/kg	0,0028
Pb	mg/kg	0,0230

Annexe 2



Rapport Ba/Ca ($\times 10^6$) des otolithes des soles de Mauguio en 2004 et 2008 ($n = 10$ pour chaque année). Les courbes en pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%, alors que la zone bleue correspond aux 200 μm analysés dans le chapitre 3 (vie larvaire).

Annexe 3



Otolithes moyens des soles de Thau capturées en 2008 ($n = 29$), en 2004 ($n = 43$) et en 2003 ($n = 50$).

11. COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES

ECOLOGY OF
FRESHWATER FISH

What can otolith examination tell us about the level of perturbations of Salmonid fish from the Kerguelen Islands?

Morat F, Betoulle S, Robert M, Thailly AF, Biagianti-Risbourg S, Lecomte-Finiger R. What can otolith examination tell us about the level of perturbations of Salmonid fish from the Kerguelen Islands? Ecology of Freshwater Fish 2008: 17: 617–627. © 2008 The Authors. Journal Compilation © 2008 Blackwell Munksgaard

Abstract – Otoliths preserve a continuous record of the life cycle from the natal through the adult stage. For that reason, the morphological and chemical characteristics of otoliths of two nonnative Salmonids, brown trout (*Salmo trutta*) and brook charr (*Salvelinus fontinalis*) from populations on the Kerguelen Islands were compared. Several approaches were used to study the relationships between otolith morphometry, crystal morph and chemical elemental composition. These salmonids sampled in Kerguelen are well differentiated in terms of species through their otolith shape. The results indicate that ecotypes and river populations can be reasonably well differentiated on the basis of otolith shape. The crystallisation study has revealed the presence of a particular form: the vaterite, present at a high rate: 45% of *S. fontinalis* and 18% from *Salmo trutta fario*. Moreover, vaterite and aragonite otoliths presented differences in chemical composition.

Morat F.¹, Betoulle S.², Robert M.³, Thailly A.F.⁴, Biagianti-Risbourg S.², Lecomte-Finiger R.¹

¹UMR 5244 CNRS-EPHE-UPVD, Biologie et Ecologie Tropicale et Méditerranéenne (Récifs coralliens), Université de Perpignan, Perpignan Cedex, France, ²Unité de Recherche 'Vignes et Vins de Champagne' EA 2069, Laboratoire d'Eco-Toxicologie, Reims Cedex, France, ³Université de La Rochelle, Centre Commun d'Analyses, La Rochelle Cedex, France, ⁴Institut Polaire français-IPEV, Technopole Brest Iroise-BP75, Plouzané, France

Key words: Salmonidae; Kerguelen Islands; otolith shape; chemistry; crystallography

Lecomte-Finiger R, UMR 5244 CNRS-EPHE-UPVD, Biologie et Ecologie Tropicale et Méditerranéenne (Récifs coralliens), Université de Perpignan, 52 Avenue Paul Alduy, 66860 Perpignan Cedex, France; e-mail: lecomte@univ-perp.fr

The present address of Morat Fabien is the Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille Cedex 09, France.

Accepted for publication April 15, 2008

Introduction

The Kerguelen Islands, located in South Indian Ocean (49°S, 70°E), are subjected to cold sub-Antarctic oceanic climate. The hydrographic system is complex (rivers, fjords and lakes) and no endemic freshwater ichthyofauna is present. Many fish species have been introduced between 1951 and 1991 (Duchêne 1989; Duhamel et al. 2005), exclusively Salmonidae (*Salvelinus fontinalis*, *Salmo trutta* and *Salmo salar*...). The majority of these species quickly acclimated and then colonised new rivers. The Kerguelen Islands present a favourable environment for studying these species because of the absence of freshwater endemic ichthyofauna, the

homogeneity of sites and the simplicity of freshwater communities.

Environmental contaminants (heavy metals, organic pollutants...) may be responsible for physico-pathological troubles (highest disease sensibilities, sexual variations...) in wild fish populations in many world regions. However, the pressure of human activities on fish populations disturbs the determination of the real responsibility of environmental contaminants in physico-pathological perturbations observed. In the Kerguelen Islands, the living Salmonid populations are potentially protected from anthropogenic perturbations. However, the recent studies carried out in two Kerguelen rivers, Château River and Ferme River have shown differences between the two sites in the

Relationships between fish length and otolith length for nine teleost fish species from the Mediterranean basin, Kerguelen Islands, and Pacific Ocean

by

Fabien MORAT (1), Daniela BANARU (1, 2), Bastien MÉRIGOT (3),
Ioannis E. BATJAKAS (4), Stéphane BETOULLE (5), Matthias VIGNON (6),
Raymonde LECOMTE-FINIGER (6) & Yves LETOURNEUR (1)

ABSTRACT. - The relationship between fish size and otolith size was established for nine species from different geographical areas, the Mediterranean basin, Kerguelen Islands and the tropical Pacific Ocean. For all species, a significant linear relationship was found between fish size and otolith size. However, the 'lake ecotype' of the brown trout (*Salmo trutta fario*) from Kerguelen did not show such relationship, contrary to the two other 'ecotypes' from rivers and mixed biotopes. The reasons for such a pattern remain unknown. For a given species, comparisons of slopes of the relationship and Y-coordinate at the origin revealed differences according to studied sites or individual fish size. This suggests an influence of environmental and/or ontogenetic factors on the parameters of the relationship between fish size and otolith size.

RÉSUMÉ. - Relations entre la taille du poisson et celle des otolithes chez neuf espèces de téléostéens du bassin méditerranéen, des îles Kerguelen, et de l'océan Pacifique.

La relation entre la taille du poisson et celle de l'otolithe a été établie pour neuf espèces de téléostéens capturés dans le bassin méditerranéen, aux îles Kerguelen et dans le Pacifique tropical. Pour toutes les espèces étudiées, il existe une relation linéaire significative entre la taille du poisson et celle de l'otolithe. Toutefois, pour la truite fario (*Salmo trutta fario*), l'écotype présent dans les lacs des Kerguelen ne montre pas cette relation, à la différence des écotypes présents dans les rivières et dans les milieux 'mixtes'. Les raisons de cette absence de relation sont inconnues. D'une façon générale, des tests de comparaison de pente et de différence d'ordonnée à l'origine ont révélé qu'il existait, pour une espèce donnée, des différences selon les sites de prélèvement et/ou la taille des individus, ce qui suggère un effet des facteurs environnementaux et ontogénétiques sur les paramètres de la relation entre la taille du poisson et celle de l'otolithe.

Key words. - Lutjanidae - Mullidae - Salmonidae - Serranidae - Soleidae - Fish size - Otolith size.

Teleost fish have three pairs of otoliths: *sagittae*, *asterisci* and *lapilli*. Otoliths are mineral inert components made of calcium carbonate (CaCO₃), without any dissolution or resorption (Campana, 1999). They are located within the inner ear where they contribute to several physiological processes, such as audition, mecano-reception and equilibration (Popper and Combs, 1980) which allow fishes to achieve a better perception of their own environment. The otoliths register life history traits of individuals (age, reproduction, migration, etc.) and could be considered as "black-boxes" (Lecomte-Finiger, 1999). Otoliths are used in numerous biological and ecological studies (Campana, 2005) : species identification (L'Abée-Lund, 1988), age assessment (Cardinale *et al.*, 2004), individual growth (Baillon, 1992), stocks

assessment (Friendland and Reddin, 1994; Tracey *e* 2006; Gonzalez-Salas and Lenfant, 2007), and determination of the diet of predatory fishes (Barrett and Fur 1990; Martucci *et al.*, 1993; Velando and Freire, 1999; nness and Tasker, 2000; Lilliendahl and Solmundsson, 2000).

During the last 70 years, several studies evidenced that otoliths and fish size could be related by two types of relations: curvilinear (Fry, 1943) and, mainly, linear relationships (Trout, 1954; Templemann and Squires, 1956). This present study focus on such relationships for species from the tropical Pacific Ocean for *Cephalopholis argus*, *janus fulvus* and *L. kasmira*, the temperate Mediterranean basin for *Mullus barbatus*, *M. barbatus ponticus*, *M. surletus* and *Solea solea*, and the Kerguelen Islands in the

(1) Université de la Méditerranée, Centre d'océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille CEDEX 9, FRANCE. [yves.letourneur@univmed.fr]

(2) University "Ovidius" of Constanta, 124 bd Mamaia, 900527 Constanta, ROMANIA.

(3) Université de la Méditerranée, Centre d'océanologie de Marseille, UMR CNRS 6117, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille CEDEX 9, FRANCE.

(4) University of the Aegean, Department of Marine Sciences, University Hill, 81100 Mytilini, Lesvos Island, GREECE.

(5) Université de Reims, Unité de recherche EA 2069, Laboratoire d'écotoxicologie, BP 1039, 51687 Reims CEDEX 2, FRANCE.

(6) UMR 5244 CNRS-EPHE-UPVD, Université de Perpignan, 58 avenue Paul Alduy, 66860 Perpignan CEDEX, FRANCE.

DIET OF THE MEDITERRANEAN EUROPEAN SHAG, *PHALACROCORAX ARISTOTELIS DESMARESTII*, ITS ECOLOGICAL SIGNIFICANCE AND INTERACTION WITH LOCAL FISHERIES IN THE RIOU ARCHIPELAGO (MARSEILLES, FRANCE)

F. MORAT^{1*}, A. MANTE², E. DRUNAT^{2,5}, J. DABAT², P. BONHOMME³,
M. HARMELIN-VIVIEN⁴, Y. LETOURNEUR⁶

¹ Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille Cedex 9, France

² Conservatoire-Etudes des Ecosystèmes de Provence-Alpes du Sud, 166 avenue de Hambourg, 13008 Marseille, France

³ GIS Posidonie, Parc Scientifique et Technologique de Luminy, 163 av. de Luminy, Case 901, 13288 Marseille Cedex 09

⁴ Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France

⁵ GIP des Calanques, Parc des affaires Marseille Sud, Impasse le Parardou, 13009 Marseille

⁶ Université de la Nouvelle-Calédonie, Laboratoire LIVE, BP R4, 145 avenue James Cook, 98851 Nouméa Cedex, New Caledonia

* Corresponding author: fabien.morat@univmed.fr

SEABIRD
FEEDING
FISH
MEDITERRANEAN SEA
OTOLITHS

ABSTRACT. – Despite the interest of studying animal populations at the limit of their geographical distribution, little is known about the shag (*Phalacrocorax aristotelis*) in the extreme southern part of its range. In this study, the diet of the Mediterranean shag subspecies (*P. a. desmarestii*) was studied in the Riou Archipelago (French Mediterranean coast) through the analysis of 109 regurgitation pellets during the non-breeding period from 2004 to 2007. The objectives were (i) to determine the diet of the shag in this area, and (ii) to evaluate the interaction with local fisheries. A total of 2462 pairs of otoliths was found in pellets. Six fish families (Atherinidae, Pomacentridae, Labridae, Centranchidae, Sparidae and Serranidae) composed 92 % of the shag diet (prey number). Shags mainly fish on shallow rocky bottoms and above or in *Posidonia oceanica* seagrass meadows. As they mainly targeted small fishes (~10 cm TL), they did not strongly overlap with local fishing activities. Moreover, shags and fishermen do not target the same fish species, and commercial prey items represented only 11 % of the total prey in shags diet.

INTRODUCTION

Since seabirds play an important role in food webs of marine and coastal ecosystems due to their high trophic level (Schneider *et al.* 1986, Cairns 1987, Piatt *et al.* 2007), they were recently used as indicators of changes in marine ecosystems (Harris & Wanless 1990, Montevicchi & Myers 1995, Velando & Freire 1999, Piatt *et al.* 2007, Barquete *et al.* 2008). Shag (*Phalacrocorax aristotelis*) diet has been notably used in numerous studies for detecting prey abundance (Barrett & Furness 1990, Barrett *et al.* 1990, Velarde *et al.* 1994, Furness & Tasker 2000, Robinette *et al.* 2007) and the relation between reproduction failure and fish stock collapses has still been demonstrated (Cairns 1987). Several studies indicated that shags forage within a rather small distance from their breeding colonies, usually ranging between 4 and 17 km (Wanless *et al.* 1991, Velando *et al.* 2005) and large breeding colonies can then impact local fish stocks (Birt *et al.* 1987, Kirby *et al.* 1996).

The European shag, *Phalacrocorax aristotelis* (Linnaeus, 1761) is composed of three subspecies. *Phalacrocorax aristotelis aristotelis* is distributed from the

Barents Sea to the Spanish Atlantic coasts, *P. a. riggenbachi* is distributed along the northwest African coasts, and *P. a. desmarestii* is observed on Mediterranean Sea islands and along the coasts of the Black Sea (Cramp & Simmons 1977). The diet of the shag during or out of the reproduction period has been studied in several countries, *e.g.* Norway, Iceland, United Kingdom (Scotland and England) and Spain (Lack 1945, Barrett *et al.* 1990, Wanless *et al.* 1991, Grémillet *et al.* 1998, Velando & Freire 1999, Furness & Tasker 2000, Rindorf *et al.* 2000, Lilliendahl & Solmundsson 2006). These studies focused on the subspecies *P. aristotelis aristotelis* and showed that most of its diet consisted of benthopelagic fish families such as Ammodytidae (38 to 100 %), Gadidae (40 to 69 %) and Labridae (0 to 52 %) (Barrett *et al.* 1990, Velando & Freire 1999). All these studies concluded that this subspecies was an opportunistic predator. The diet of the Mediterranean subspecies (*P. aristotelis desmarestii*) has only been studied in Corsica, where two fish families, Labridae and Ammodytidae, represented the main prey, respectively 78 % and 73 % in frequency of occurrence (Guyot 1985a, 1988).

Evidence for spatial limitation of the bluestripe snapper *Lutjanus kasmira* in French Polynesia from parasite and otolith shape analysis

M. VIGNON*†‡, F. MORAT*§, R. GALZIN*† AND P. SASAL*

*UMR 5244 CNRS EPHE UPVD, Biologie et Écologie Tropicale et Méditerranéenne, Université de Perpignan via Domitia, 66860 Perpignan Cedex, France, †UMS 2978 CNRS EPHE, Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement (C.R.I.O.B.E.), B.P. 1013, Papetoai Moorea, Polynésie Française and §Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille Cedex 09, France

(Received 26 March 2008, Accepted 15 August 2008)

The study focused on small-scale location and movement patterns of the bluestripe snapper *Lutjanus kasmira* on the north coast of Moorea (Society Archipelago, French Polynesia, south-central Pacific). Juveniles of this species occur in the estuary, and adults occur widely in the lagoon, the outer slope and in the intermediate channel, where fish aggregate in large schools during daytime. While fish were all sampled within a few hundred metres, they exhibited significantly different parasite fauna and otolith shapes according to their locality: estuary, lagoon, channel and outer slope. While juveniles did not exhibit any parasites in the estuary parasitological and otolith-shape data suggest that adults rarely move between their three adjoining habitats, and more interestingly that large aggregations in the channel are formed predominantly by resident individuals with limited local movement, including at night. Besides giving some information on the host biology, such findings may have application in local fisheries management.

© 2008 The Authors

Journal compilation © 2008 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: coral reefs; elliptic Fourier analysis; *Lutjanus kasmira*; Moorea; parasite community; spatial structure.

INTRODUCTION

Parasites of fishes have often been used as biological tags to study movement, migration and to identify stocks (Lester, 1990; Williams *et al.*, 1992; MacKenzie, 2002). Most of these studies were carried out on large geographic scales (Hayward, 1997; Lester *et al.*, 2001; Moore *et al.*, 2003). Factors that affect epidemiological indices of fish parasites focus mainly on large-scale effects, such as latitudinal gradient (Rohde & Heap, 1998; Rohde, 1999; Gonzáles & Poulin, 2005) and marine ecological regions (Byrnes & Rohde, 1992; Rohde, 2002; Oliva & Gonzáles, 2005). Studies dealing with small-scale variations

‡Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33 4 68 66 20 55; fax: +33 4 68 50 36 86; email: matthias.vignon@univ-perp.fr

Environmental and genetic determinant of otolith shape revealed by a non-indigenous tropical fish

Matthias Vignon^{1,2,4,*}, Fabien Morat^{1,3}

¹UMR 5244 CNRS EPHE UPVD, Biologie et Écologie Tropicale et Méditerranéenne, Université de Perpignan Via Domitia, 66860 Perpignan cedex, France

²UMS 2978 CNRS EPHE, Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE), BP 1013, Papetoai Moorea, French Polynesia

³Present address: Centre d'Océanologie de Marseille, Université de la Méditerranée, UMR CNRS 6540, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille cedex 09, France

⁴Present address: UMR ECOBIOP INRA-UPPA, Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de Poissons, (1) Pôle d'Hydrobiologie de Saint Pée sur Nivelle, INRA, Quartier Ibarron, 64310 Saint Pée sur Nivelle, France; (2) UPPA, UFR Sciences & Techniques de la Côte Basque, 1 Allée du parc Montaury, 64600 Anglet, France

ABSTRACT: Otolith morphometrics have been shown to provide a practical basis for stock discrimination and subsequent fisheries management. However, the determinants of otolith shape are not fully understood and analysis does not distinguish between genotype and environmentally induced differences. In this context, understanding how those 2 components act synergetically on the otolith shape is fundamental. The use of non-indigenous fish of multiple origins provides an interesting tool for evaluating the relative importance of genetic and environmental components in determining otolith shape. This paper investigates to what extent a dual regulation (i.e. genetic and environmental) of the otolith shape from an introduced coral reef snapper (*Lutjanus kasmira*) exists, in order to determine how each component specifically acts on otolith morphology. Using geometric morphometrics, we discriminated between native and introduced range as well as between individuals belonging to different lineages (i.e. origins) but growing under the same environmental conditions (individuals cohabiting within the same shoals in the wild). Here we show that both genetic and environmental influences play a substantial role in determining the shape of the otolith. More specifically, while environment induces an overall change in otolith shape, genetically induced changes locally affect otolith shape. In addition, data suggest that both nuclear and mitochondrial components act synergetically. This information is fundamental if otolith shape is to be used as an effective tool for management of fisheries resources in the future.

KEY WORDS: Fisheries management · Stocks · Geometric morphometrics · Lutjinidae · French Polynesia · Hawaiian archipelago · Evolutionary

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

Otolith analysis is an important and widely used tool in numerous ichthyological studies. It provides accurate estimates of age and growth at both the daily and the yearly scale and a basis for a record of the growth patterns in individuals, cohorts and populations (Campana & Thorrold 2001). Moreover, variation in otolith shape is also a useful tool for discriminating between species (L'Abée-Lund 1988, Stransky & MacLellan 2005, Tuset et al. 2006) and fish stocks (Campana & Casselman 1993, DeVries et al. 2002, Cardinale et al.

2004, Tracey et al. 2006, Burke et al. 2008). Since otoliths are used for these different purposes, it is important to determine the factors that affect their shape variability. Features containing stock-specific information such as annuli spacing are biologically interpretable (i.e. related to age and growth), whereas other features such as otolith shape are not since its determinants are not fully understood. Thus, although stock discriminations made using otolith morphometric are common, the reasons for such differences are rarely known. Nevertheless, there is growing interest in the use of otolith shape as a natural tag of fish stocks

*Email: matthias.vignon@univ-perp.fr

© Inter-Research 2010 · www.int-res.com

MIGRATION OF COMMON SOLE JUVENILES IN COASTAL LAGOONS ASSESSED BY OTOLITH AND STABLE ISOTOPE FINGERPRINTS (NW MEDITERRANEAN)

Jan Dierking¹, Fabien Morat², Yves Letourneur³ and Mireille Harmelin-vivien^{2*}

¹ Leibniz Institute of Marine Sciences (IFM-GEOMAR), 24105 Kiel, Germany

² Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, 13007 Marseille - mireille.harmelin@univmed.fr

³ Université de la Nouvelle-Calédonie, Laboratoire LIVE, Campus de Nouville, BP R4, 98851 Nouméa Cedex, New Calédonia

Abstract

Stable isotope ratios in muscle (C, N) and otolith (C, O), and otolith microchemistry were analysed in common soles when they entered a coastal lagoon in spring and when they returned to the sea in autumn. Fingerprints of lagoonal life were observed both in muscle and otolith, but were fixed for the whole life of fish in otoliths only.

Keywords: Coastal Systems, Fishes, Migration, Chemical Analysis, Gulf Of Lions

Introduction

In the Gulf of Lions (NW Mediterranean), population dynamics of the common sole, *Solea solea* (L., 1758), are positively correlated to the Rhone River inputs [1]. Juveniles recruit in shallow waters in spring. Part of this population then enters coastal lagoons shortly after recruitment and migrates back to the sea only in autumn [2]. This raises the question how time spent in coastal lagoon nurseries early in the lifespan influences common sole population dynamics. To address this question, we analysed changes in potential fingerprints of lagoonal life (in particular, C, N, and O stable isotope ratios and otolith microchemistry) in sole populations entering and leaving the same coastal lagoon.

Material and Methods

Soles were sampled in Mauguio lagoon in April and May 2004 (n = 47) when they entered the lagoon and in September and November 2004 (n = 42) when they returned to the sea. C and N (dorsal white muscle) and C and O (otoliths) stable isotope ratios were analysed by isotopic mass spectrometry [3] and the microchemistry of their whole otoliths was determined by LA-ICPMS [4].

Results and Discussion

Entering soles measured 10.6 ± 1.2 cm TL. They had doubled their size (20.9 ± 1.0 cm TL) when they left the lagoon in autumn. Muscle C and N stable isotope ratios increased during lagoonal life. The same trend was observed in otolith C and O stable isotope ratios (Fig. 1). Concerning otolith microchemistry, significant changes were observed for the Sr/Ca, Mg/Ca and Fe/Ca ratios. Sr/Ca was higher in leaving than in entering soles, whereas the reverse was observed for Mg/Ca and Fe/Ca (Fig. 2).

In summary, isotopic and chemical signatures significantly differed in soles leaving Mauguio lagoon in autumn compared to individuals entering in spring. This indicates that the time spent in coastal lagoons left distinct fingerprints in different sole components.

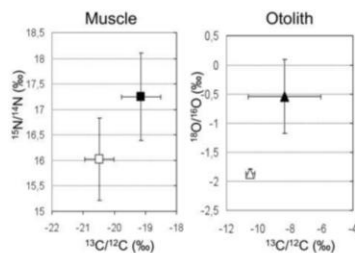


Fig. 1. Stable isotopic signatures in common soles entering (open symbols) and leaving (black symbols) Mauguio lagoon

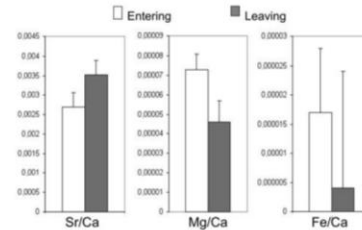


Fig. 2. Otolith chemical fingerprints in soles entering and leaving Mauguio

A likely explanation lies in the particular environmental conditions in lagoons (e.g., salinity, temperature, energy sources, contaminants). In particular, the high values in the ratio $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ observed in leaving soles may be related to strong eutrophication of the lagoon of Mauguio. In addition, comparison of muscle signatures with those of primary producers in the Mauguio system (own unpublished data, not shown) indicates that seagrasses (*Ruppia*, *Potamogeton*), which were formerly common in Mauguio Lagoon but have declined precipitously [5], do not play a role as base of the common sole foodweb in the lagoon. Finally, the increase in otolith $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ and Sr/Ca ratios suggests that salinity and temperature were higher in the lagoonal habitat than in the coastal habitat inhabited prior to migration. It is interesting to note that isotopic ratios in fish muscle change in a few months, which means that lagoonal signatures will disappear soon after moving back to the sea. In contrast, isotopic and chemical signals recorded in the otoliths would persist during the whole fish life, and are therefore best suited to analysing fish migrations between different environments.

References

- 1 - Salen-Picard C., Darnaude A.M., Arlhac D. and Harmelin-Vivien M., 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.
- 2 - Quignard J.P., Man Wai R. and Vianet R., 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France). Inventaire, structure du peuplement, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie Milieu*, 34: 173-183.
- 3 - Dufour E. and Gerdeaux D., 2001. Apports des isotopes stables ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, $^{36}\text{S}/^{34}\text{S}$, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) aux études écologiques sur les poissons. *Cybium*, 25: 369-382.
- 4 - Campana S.E., 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 188: 263-297.
- 5 - Anonymous., 2008. Réseau de suivi lagunaire du Languedoc-Roussillon: Bilan des résultats 2007. Rapport RSL-08/2008, Ifremer, 363 p.



Contents lists available at ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecss

Fingerprints of lagoonal life: Migration of the marine flatfish *Solea solea* assessed by stable isotopes and otolith microchemistry

Jan Dierking^{a,*,1}, Fabien Morat^a, Yves Letourneur^b, Mireille Harmelin-Vivien^a

^a Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Station Marine d'Endoume, rue de la batterie des lions, 13007 Marseille, France

^b Université de la Nouvelle-Calédonie, Laboratoire LIVE, Campus de Nouville, BP R4, 98851 Nouméa Cedex, New Caledonia

ARTICLE INFO

Article history:

Received 19 February 2010

Accepted 29 March 2011

Available online xxx

Keywords:

Mediterranean Sea
Mauguio lagoon
fish nursery
estuary foodweb
anthropogenic nitrogen
sewage

ABSTRACT

The commercially important marine flatfish common sole (*Solea solea*) facultatively uses NW Mediterranean lagoons as nurseries. To assess the imprint left by the lagoonal passage, muscle carbon (C) and nitrogen (N) isotope values of *S. solea* juveniles caught in Mauguio lagoon in spring (shortly after arrival from the sea) and in autumn (before the return to the sea) were compared with values of juveniles from adjacent coastal marine nurseries. In addition, in the lagoon, sole otolith stable isotope (C and oxygen (O)) and elemental (11 elements) composition in spring and autumn, and the stable isotope composition (C and N) of organic matter sources in autumn, were determined. Overall, our data indicate that a distinct lagoonal signature existed. Specifically, lagoon soles showed a strong enrichment in muscle tissue ^{15}N ($>6\text{‰}$) compared to their coastal relatives, likely linked to sewage inputs (see below), and a depletion in ^{13}C ($1\text{--}2\text{‰}$), indicative of higher importance of ^{13}C depleted terrestrial POM in the lagoon compared to coastal nurseries. In addition, over the time spent in the lagoon, sole otolith $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values and otolith elemental composition changed significantly. Analysis of the lagoon sole foodweb based on C and N isotopes placed sediment particulate organic matter (POM) at the base. Seagrasses, formerly common but in decline in Mauguio lagoon, played a minor role in the detritus cycle. The very strong ^{15}N enrichment of the entire foodweb ($+7$ to $+11\text{‰}$) compared to little impacted lagoons and coastal areas testified of important human sewage inputs. Regarding the *S. solea* migration, the analysis of higher turnover and fast growth muscle tissue and metabolically inert and slower growth otoliths indicated that soles arrived at least several weeks prior to capture in spring, and that no migrations took place in summer. In the autumn, the high muscle $\delta^{15}\text{N}$ value acquired in Mauguio lagoon would be a good marker of recent return to the sea, whereas altered otolith $\delta^{18}\text{O}$ values and elemental ratios hold promise as long-term markers. The combination of several complementary tracers from muscle and otoliths may present the chance to distinguish between fish from specific lagoons and coastal nurseries in the future.

© 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Estuaries and coastal lagoons (addressed as “lagoons” below) line 13% of the world's coasts (Knoppers, 1994), and 50% of the NW Mediterranean (Mouillot et al., 2005). These highly productive systems ($200\text{--}500\text{ g C m}^{-2}\text{ a}^{-1}$, Knoppers (1994)) are important nurseries and feeding grounds for migratory marine fishes (Vinagre et al., 2008) and birds (Hobson and Wassenaar, 2008). For example, NW Mediterranean lagoons serve as nurseries for several

commercial fish species (Vizzini et al., 2005), which enter in spring and return to the sea in the autumn (Quignard et al., 1984). Due to their threatened status due to human population increase and related habitat loss (Peterson and Fry, 1987), eutrophication from agriculture and human sewage (McClelland and Valiela, 1998) and overfishing and impacts of aquaculture (Blaber et al., 2000), the role and functioning of lagoons have received much attention in the past decades (e.g., Peterson et al., 1985; Mann, 1988; Hadwen and Arthington, 2007).

A unique characteristic of lagoons resulting from their position at the interface of land and sea is the availability of particulate organic matter (POM) of distinctly different origin (upland C3 plants, seagrasses, salt marsh plants, lagoon and marine phytoplankton) as the base of foodwebs (Peterson et al., 1985). A breakthrough in untangling their respective roles has come from stable

* Corresponding author.

E-mail address: jdierking@ifm-geomar.de (J. Dierking).¹ Present address: Leibniz Institute of Marine Sciences (IFM-GEOMAR), Düsternbrooker Weg 20, 24105 Kiel, Germany.

Otolith shape analysis for three *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae) species from New Caledonia and Vanuatu

Clara Lord · Fabien Morat ·
Raymonde Lecomte-Finiger · Philippe Keith

Received: 2 December 2010 / Accepted: 10 July 2011
© Springer Science+Business Media B.V. 2011

Abstract Otolith shape analysis has been used in a number of studies as an inexpensive and powerful method for categorising fish in individual stocks. Elliptical Fourier analysis was used on three different amphidromous *Sicyopterus* species. *Sicyopterus lagocephalus* is a widespread species while the other two have a limited distribution area, *Sicyopterus aiensis* being endemic to Vanuatu, and *Sicyopterus sarasini* to New Caledonia. Both endemics live in sympatry with

the widespread species. The otolith shape of all fish sampled was a clear species differentiator, thereby demonstrating that otolith shape is species-specific. At an intraspecific level there are different river populations within samples from Vanuatu, indicating a western group and an eastern “central” group. These results are congruent both for the endemic species, *S. aiensis* and for the cosmopolitan species. Finally, we found that, for *S. lagocephalus*, the cosmopolitan species, New Caledonian samples are close to western Vanuatu samples, the latter two being well differentiated from the eastern “central” Vanuatu samples. The explanation for these results may lay either in the influence of environmental factors on the otolith shape, or in the influence of common early life history thus reflecting genetic factors, or a combination of both.

C. Lord (✉)
Atmosphere and Ocean Research Institute,
The University of Tokyo,
5-1-5 Kashiwanoha,
Kashiwa, Chiba, 277-8564, Japan
e-mail: claralord@gmail.com

F. Morat
Centre d’Océanologie de Marseille,
Université de la Méditerranée,
UMR CNRS 6540 DIMAR, Campus de Luminy,
Case 901, 13288 Marseille, Cedex 09, France

R. Lecomte-Finiger
Université de Perpignan,
UMR 5244 CNRS-EPHE-UPVD, Biologie et Ecologie
Tropicale et Méditerranéenne, Récifs coralliens,
52 Avenue Paul Alduy,
66860 Perpignan, cedex, France

C. Lord · P. Keith
Département des Milieux et Peuplements Aquatiques,
Muséum national d’Histoire naturelle,
UMR 7208, 57 rue Cuvier,
CP026, 75231 Paris, cedex 05, France

Keywords *Sicyopterus* · Otolith shape analysis ·
Elliptical Fourier analysis · Vanuatu · New Caledonia

Introduction

Pacific island rivers are home to amphidromous gobies which represent most of the biodiversity of these ecosystems (Keith 2003). Their amphidromous life cycle is an adaptation to life in insular river systems (McDowall 2007), which are generally oligotrophic environments subject to extreme hydrological and climatic seasonal variations (Keith 2003). The adults feed, grow and reproduce in rivers. After

Communications orales

Morat, F., Blamart, D., Letourneur, Y., Harmelin-Vivien, M. Histoire de vie larvaire et lagunaire de la sole commune (*Solea solea*) : traceurs chimiques et isotopiques. Congrès de l'Ecole Doctoral Science de l'Environnement, Aix en Provence, 12-13 Avril 2011.

Morat, F., Blamart, D., Letourneur, Y., Harmelin-Vivien, M. Histoire de vie larvaire et lagunaire de la sole commune (*Solea solea*) : traceurs chimiques et isotopiques. Rencontre Lagun'r, Cerege, Aix en Provence, 14-15 Mars 2011.

Dierking, J., Morat, F., Letourneur, Y., Harmelin-Vivien, M. Lagoonal fingerprints (stable isotope and otolith microchemistry) in a marine flatfish. 10th European workshop on laser ablation, Kiel, Germany, 29-1 July 2010.

Dierking, J., Morat, F., Letourneur, Y., Harmelin-Vivien, M. Migration of common sole juveniles in coastal lagoons assessed by otolith and stable isotope fingerprints (NW Mediterranean). CIESM Congress, Venise, Italy, 10-14 May 2010.

Morat, F., Blamart, D., Robert, M., Lecomte-Finiger, R. et Letourneur, Y. Characterization and identification of « nurseries » for the common sole (*Solea solea*): the case of 4 Mediterranean coastal lagoons. 4th European Conference on Coastal Lagoon Research. Montpellier 14-18 December 2009.

Morat, F., Nerini, D., Letourneur, Y. Discrimination of NW Mediterranean populations of two fish species (*Mullus barbatus* and *Solea solea*) by otolith shape analyses. 4th International Otolith Symposium, 24-28 Août 2009, Monterey, Californie, USA.

Pothin, K., Morat, F., Vignon, M., Lecomte-Finiger, R. Distinction between bluestripe snapper (*Lutjanus kasmira*) stocks in the Pacific Ocean and in the Indian Ocean based on whole otolith morphometrics and shapes. 6th Western Indian Ocean Marine Science Association (WIOMSA) scientific symposium, 24-29 Août 2009, St Denis, La Réunion, France.

Morat, F., Nerini, D. et Letourneur, Y. Discrimination multi-échelle de deux espèces de rougets *Mullus barbatus* et *M. surmuletus* par l'analyse de forme des otolithes. 4^{ème} Rencontre de l'Ichtyologie en France, Paris (France), 23-27 Mars 2009.

Résumé

La sole commune présente au cours de son cycle de vie un changement ontogénétique d'habitat. En effet, les larves sont marines et pélagiques, les juvéniles sont benthiques et vivent dans les nourriceries côtières (lagunes et estuaires) alors que les adultes sont benthiques et marins en zones plus profondes. Les déclarations de captures de soles en Méditerranée française ont montré une forte diminution depuis la fin des années 1980, passant de 600 tonnes à la fin des années 1980 à seulement 143 tonnes en 2008. Les apports de matière organique d'origine terrigène sont connus pour influencer la dynamique de population de cette espèce, notamment en jouant sur son régime alimentaire. Toutefois, afin de mieux comprendre cette dynamique, il est nécessaire d'étudier tous les stades de vie de l'espèce ainsi que leurs relations. Les otolithes sont des concrétions minéralisées de carbonate de calcium de l'oreille interne des téléostéens qui ne subissent ni dissolution ni résorption. Ils enregistrent, d'une part, les données temporelles (accroissements journaliers et annuels) et, d'autre part, les caractéristiques chimiques et isotopiques des milieux traversés. Leur étude fournit donc des informations sur les traits d'histoire de vie des individus.

L'étude de la croissance, de la composition chimique (Ba/Ca, Sr/Ca) et isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) des otolithes des soles des nourriceries a confirmé l'existence de deux stocks de soles dans le golfe du Lion, un à l'Est et l'autre à l'Ouest, caractérisés notamment par des dates de ponte différentes (plus précoce à l'Ouest). Les faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et les fortes valeurs de Ba/Ca des otolithes des soles de l'Est du golfe ont été associées à une forte influence des apports rhodaniens sur la période de vie larvaire lors des années où le débit du Rhône est normal. En période de crue exceptionnelle (décembre 2003), une forte influence du fleuve est visible sur les otolithes des soles des nourriceries de l'ensemble du golfe. L'étude de la croissance des otolithes durant la vie juvénile des nourriceries a montré une croissance plus élevée lorsque la salinité a été proche de 20 et la température comprise entre 20 et 25°C durant la période estivale, comme cela est le cas dans la lagune de Mauguio. L'étude des marqueurs chimiques et isotopiques des otolithes a montré des différences entre les nourriceries, mais pas de différences temporelles (hormis en 2008 pour Thau). En effet, quelle que soit l'année, les signatures des otolithes des soles de Mauguio et Berre ont présenté des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et Sr/Ca plus faibles que celles des otolithes de celles de Thau, probablement en raison d'influences plus marines sur les proies des soles et sur les masses d'eau de cette lagune. Cette spécificité des otolithes des soles dans chaque nourricerie a également été observée par l'analyse de la forme des otolithes. La spécificité des signatures chimiques et isotopiques des otolithes durant la période de vie larvaire et juvénile des soles a permis d'élaborer des profils chimiques et isotopiques types qui ont été retrouvés chez les populations de soles adultes du golfe du Lion, mais aussi vers Marseille et Bandol. Les soles adultes ont montré une influence du Rhône durant la période de vie larvaire à 53%. Elles ont également montré une forte similarité avec les profils chimiques de type lagune de Thau (10 à 56% selon les zones) et Rhône (19 à 30% selon les zones) durant leur vie juvénile. Toutefois, une proportion non négligeable de soles originaires de nourriceries non caractérisées (26 à 50% selon les zones) a été observée.

L'ensemble de ces résultats montre une forte influence des apports terrigènes d'origine rhodanienne sur au moins une des phases de vie de la sole commune dans la zone d'étude, mais également une importance considérable des lagunes côtières (notamment Thau) et des faibles profondeurs à proximité du Rhône dans l'histoire de vie de cette espèce. A la vue de ces résultats, il apparaît donc nécessaire de gérer et protéger les zones estuariennes et lagunaires qui sont des milieux clés nécessaires à la vie de nombreuses espèces.

Mots clés : *Solea solea*, zones côtières, Rhône, otolithes, microchimie, ratios isotopiques, croissance, mer Méditerranée Nord-Occidentale.

Abstract:

The life cycle of the common sole shows an ontogenetic shift of habitats. The larvae are marine and pelagic, the juveniles are benthic in coastal nurseries (lagoons and estuaries) whereas adults are benthic and live in marine deeper areas. Sole fisheries FAO statements for the French Mediterranean coast have shown an important decline since the end of the 1980s. Indeed, sole captures for this area have decreased from 600 to 143 tonnes in between the end of the 1980s and 2008. Terrestrial organic matters transported by rivers are known to influence this species' population dynamics, namely its diet. Nevertheless, knowledge of population dynamics requires the study of the different phases of their life cycle and their connectivity. Otoliths are paired calcified structures (calcium carbonate) from the inner ear of teleost fish. They are metabolically inert (neither resorption nor dissolution) and they record, both the age (daily and annual increments) and the chemical and isotopic characteristics of the environment inhabited. Otoliths study provides information on the life history traits of individuals.

The study of growth, chemical (Ba/Ca, Sr/Ca) and isotopic ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) otolith composition of soles from nurseries confirmed the existence of two sole stocks in the Gulf of Lions, one in the Eastern part and the other in the Western part, characterised by different spawning periods (earlier in the Western part). Moreover low values in $\delta^{13}\text{C}$ and higher values in Ba/Ca ratio measured in Eastern sole otoliths during the larval life were associated to a high influence of the Rhône River discharge during a normal flow rate periods. Conversely, the one hundred return flood of the 2nd of December 2003 was very high and visible on otoliths from all nurseries in the Gulf of Lions. Juvenile otolith growth was higher in nurseries with low salinity (~20) and temperatures between 20 and 25°C during summer (Mauguio), than in more marine nurseries (Thau). The chemical and isotopic compositions of otoliths have shown spatial differences between nurseries, but no temporal differences in nurseries (except for Thau 2008). Indeed $\delta^{13}\text{C}$ and Sr/Ca ratios of otoliths from Berre and Mauguio coastal lagoons were lower than those observed in Thau coastal lagoon probably due to more marine influences on preys and water masses in Thau lagoon. The specificity of otoliths from each nursery was also observed in otolith shape analysis. These specificities of otolith chemical and isotopic compositions during larval and juvenile lives were used for the elaboration of reference profiles, which have been identified in adult populations of the Gulf of Lions, Marseilles and Bandol. Adult soles have shown an influence of the Rhône River during their larval life at 53%. Moreover, they have shown a similarity with Thau chemical profile (10 to 56% according to zones) and Rhône profile (19 to 30% according to zones) during their juvenile life. However, 26 to 50% of fish from uncharacterised nurseries have been observed (according to zones).

All these results show the high influence of the Rhône River discharge on one or more of the life cycle phases and the considerable importance of Thau coastal lagoon and shallow depth of the Rhône River for the life history of the common sole. These results show the importance of protection and management of coastal lagoons and estuarine areas which are key environments for numerous species.

Key Words: *Solea solea*, Coastal areas, Rhône River, otoliths, microchemistry, isotope ratios, Growth, NW Mediterranean Sea.