

Mémoire du projet individuel

Synthèse des tolérances à la température, au pH, à la concentration en oxygène dissous, à l'ammoniaque et aux nitrites des aloses et de la lamproie marine









Remerciements

Je voudrais d'abord remercier ma correctrice de projet, Catherine Boisneau, pour son aide et ses conseils tout au long et jusqu'à la fin de la rédaction de ce mémoire.

Je remercie également Marion Legrand de l'association LOGRAMI pour m'avoir fourni les premiers éléments de bibliographie.

Enfin, je remercie toutes les personnes avec lesquelles j'ai pu échanger et qui ont pu m'aider pour ce mémoire.

Sommaire

Résu	umé / Abstract	2
Liste	e des tableaux	3
Intro	oduction	4
1.	Matériel et méthode	7
1.	Recherche bibliographique	7
2.	Choix des seuils de tolérance	11
2. :	Synthèse bibliographique	12
1.	La grande alose (Alosa alosa)	12
2.	L'alose feinte (Alosa fallax)	13
3.	L'alose savoureuse (Alosa sapidissima)	14
4.	La lamproie marine (Petromyzon marinus)	22
3.	Seuils de tolérance retenus	26
1.	La grande alose (Alosa alosa)	26
2.	L'alose feinte (Alosa fallax)	26
3.	L'alose savoureuse (Alosa sapidissima)	26
4.	La lamproie marine (Petromyzon marinus)	28
Conc	clusion	30
Réfé:	érences bibliographiques	31
Ouvi	rages consultés	34
Table	le des matières	36
A nn :	over a	20

Résumé

Depuis plusieurs années, les espèces de poissons migrateurs amphihalins telles que la grande alose (*Alosa alosa*), l'alose feinte (*Alosa fallax*) et la lamproie marine (*Petromyzon marinus*), ont vu leurs populations décliner. Ainsi, elles font l'objet de mesures de gestion particulières dans le cadre du PLAn de GEstion des POissons MIgrateurs (PLAGEPOMI). Le travail présenté ici s'inscrit dans la continuité du tableau de bord SALT (Saumon, Aloses, Lamproies et Truite de mer) initié par l'association Loire GRAnds Migrateurs (LOGRAMI). Il s'agit d'une synthèse bibliographique visant à identifier la sensibilité d'*Alosa alosa, Alosa fallax* et *Petromyzon marinus* aux paramètres température, oxygène dissous, pH, ammoniaque et nitrites, lors des différentes phases de leur cycle de vie, et de proposer des seuils de tolérance vis-à-vis de ceux-ci.

Mots clés : Alosa alosa, Alosa fallax, Petromyzon marinus, paramètres, sensibilité, tolérance, seuils

Abstract

Populations of diadromous fishes species such as allis shad (*Alosa Alosa*), twaite shad (*Alosa fallax*) and sea lamprey (*Petromyzon marinus*) are declining since several years. Thus, they are subject to specific management measures like PLAGEPOMI ("PLAN de GEstion des POIssons MIgrateurs"). The work presented here will contribute to one management tool called the "dashboard" SALT ("Saumon, Aloses, Lamproies et Truite de mer") managed by the Association LOGRAMI ("LOire GRAnds MIgrateurs"). This is a bibliographic review in order to identify the sensitivity of *Alosa Alosa, Alosa fallax* and *Petromyzon marinus* to temperature, dissolved oxygen, pH, ammonia and nitrite during the various phases of their life cycle and to propose tolerance levels related to these ones.

Keywords: Alosa alosa, Alosa fallax, Petromyzon marinus, parameters, sensitivity, tolerance, threshold

Liste des tableaux

Tableau 1: Nombre de hits par mot clé associé à chaque base de donnée utilisée
Tableau 2 : Nombre de hits par mot clé associé à chaque base de donnée utilisée (2nd essai) . 9
Tableau 3: American shad migration and spawning temperatures for the Atlantic coast (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009)
Tableau 4 : American shad larval temperature tolerance ranges (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009)
Tableau 5: American shad egg and larval environmental pH tolerance ranges (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009)
Tableau 6: Temperature tolerances, preferences, and cues for juvenile American shad (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009)
Tableau 7 : Synthèse des différentes tolérances de températures des embryons et larves de Petromyzon marinus (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009).

Introduction

Pendant longtemps les poissons migrateurs amphibalins (alternant cycle de vie en mer et en eau douce) ont abondamment fréquenté le bassin de la Loire. Les espèces les plus emblématiques sont représentées par l'anguille (Anguilla anguilla), qui est thalassotoque (croissance en eau douce et reproduction en mer) ainsi que par des espèces potamotoques (reproduction dans les cours d'eau et croissance en mer) telles que la grande alose (Alosa alosa), l'alose feinte (Alosa fallax) ou encore la lamproie marine (Petromyzon marinus). Malgré leur valeur patrimoniale reconnue, les populations de ces espèces subissent depuis plusieurs années un déclin continu. La perte et le fractionnement de leurs habitats, l'aménagement des cours d'eau avec la construction de barrages, la pollution, la baisse de la qualité des eaux sont notamment en cause. Par conséquent, ces espèces font aujourd'hui l'objet d'attention particulière en matière de gestion. Ainsi, le PLan de GEstion des POissons MIgrateurs (PLAGEPOMI) fait figure de document de référence en matière de gestion des migrateurs par bassin. Ce plan émet des orientations et recommandations en vue de permettre une gestion des milieux et des activités humaines compatibles avec la sauvegarde des espèces de grands migrateurs. Il définit les mesures utiles à la reproduction, au développement, à la conservation et à la circulation des espèces, les plans de soutien d'effectifs ainsi que les conditions d'exercice de la pêche (Source DREAL Centre, 2014).

Par ailleurs, dans le contexte du changement climatique et de l'évolution des milieux aquatiques, les sensibilités à différents paramètres physico chimiques en milieu naturel sont de plus en plus recherchées par les scientifiques et les gestionnaires afin de prévoir les déplacements, la dynamique de population ou encore le devenir d'une espèce. Ainsi, dans l'objectif de concilier à la fois protection de l'espèce, son habitat et son exploitation durable, la DREAL de bassin a mis en place deux tableaux de bord sur le bassin de la Loire : le tableau de bord anguille depuis 2002 et le tableau de bord Saumon Aloses Lamproies et Truite de mer (SALT). Un tableau de bord est un outil d'aide à la décision qui utilise des indices devant être validés par des experts et permettant d'obtenir des renseignements à la fois sur l'état du système analysé (ici les poissons migrateurs) mais aussi sur les relations entre les causes et les effets (LOGRAMI, 2012).

La présente étude concerne le tableau de bord SALT. Elle constitue un complément de connaissances pour ce tableau de bord puisqu'un travail similaire a d'ores et déjà été réalisé pour le Saumon atlantique. Il s'agit d'un travail de synthèse afin d'identifier la sensibilité

d'Alosa alosa, Alosa fallax et Petromyzon marinus à différents paramètres, à savoir la température, le pH, la concentration en dioxygène, ammoniaque et nitrites. Ces recherches concernent les différentes phases du cycle des espèces, y compris les phases de transition en estuaire et ont pour finalité la proposition de seuils de tolérance aux différents paramètres.

Ceux-ci ont été choisis car ils jouent un rôle important dans le cycle de vie de ces espèces et dans le bon fonctionnement des milieu aquatiques en général.

La température de l'eau est un paramètre important pour l'activité de migration de ces espèces dont elles sont fortement dépendantes. En effet, l'activité de migration ne peut être déclenchée en deçà ou au-delà d'un certain seuil de températures (fenêtre thermique). Il en est de même pour la fraie qui a lieu sous certaines conditions thermiques. Enfin, la température a également une influence sur le bon développement embryonnaire, l'éclosion des œufs et le maintien des juvéniles. La température joue aussi un rôle dans le taux d'oxygène dissous de l'eau, puisqu'une augmentation de celle-ci entrainerait une diminution de la teneur en dioxygène. Or, des conditions anoxiques sont défavorables au bon développement et à la survie des poissons qui peuvent mourir asphyxiés. Bien que les exigences de ces derniers visà-vis de ce paramètre dépendent de leur stade de développement mais aussi de leur état physiologique, les stades précoces sont les plus sensibles au manque d'oxygène dissous.

Par ailleurs, la diminution de la teneur en oxygène dissous entraîne une augmentation de la sensibilité des organismes à l'ammoniaque (NH₃), responsable de la toxicité en eau douce et pouvant provoquer des lésions branchiales et une asphyxie des espèces sensibles.

Le pH lui aussi intervient dans la concentration en ammoniaque de l'eau puisque plus il est grand, plus le pourcentage d'ammoniaque dans le couple NH₃/NH₄⁺ est élevé. Outre la transformation de l'ammonium en ammoniaque, la valeur du pH de l'eau peut avoir des effets négatifs importants sur la survie des poissons. Par exemple, en cas de faible pH (eau acide), l'aluminium peut prendre une forme chimique toxique pour les poissons (forme ionique simple ou hydroxydes d'aluminium), qui limite leur survie sur l'ensemble de leurs stades de vie (Crisp, 1993 in LOGRAMI, 2011).

De plus, des eaux acides peuvent provoquer une réponse alimentaire réduite et des pertes de poids pouvant interférer avec la reproduction (Bruslé, 2013).

Pour finir, lorsque le taux d'oxygène diminue (en conditions d'eutrophisation, d'augmentation de la température, etc.), l'activité planctonique entraîne alors une réduction des nitrates en nitrites et en ammonium ce qui libère de l'oxygène. Par conséquent, les conditions d'hypoxie et d'anoxie peuvent être évitées grâce à l'oxygène libéré, mais l'augmentation de la concentration notamment en nitrites s'avère être dangereuse pour la vie aquatique. En effet, même en faible concentration, les nitrites peuvent affecter les globules rouges du sang des poissons, réduisant leur capacité à transporter de l'oxygène, entrainant ainsi la suffocation voire la mort du poisson.

Ce mémoire se décompose donc en deux principales parties. Il s'agit dans un premier temps du travail de recherche bibliographique quant à la sensibilité des aloses et de la lamproie marine aux paramètres cités précédemment et ce pour chaque phase de leur cycle de vie. Puis, dans un second temps, et à partir des résultats de la recherche bibliographique, il sera tenté de définir des seuils de tolérance pour ces espèces à ces différents paramètres.

1. Matériel et méthode

1. Recherche bibliographique

Avant de commencer la recherche de revues scientifiques traitant des sensibilités d' *Alosa alosa*, *Alosa fallax* et *Petromyzon marinus* à la température, au pH, à la concentration en dioxygène, ammoniaque et nitrites pour leurs différentes phases de vie ; une liste de mots-clés a été établie afin de cibler au mieux la recherche. Ces mots-clés sont les suivants : Sensibilité ; Paramètres ; Aloses ; Lamproies ; Cycle de vie; Dioxygène ; Température ; pH ; Ammoniaque ; Nitrites.

Ces différents mots clés ont ensuite été associés et rentrés dans différentes bases de données, à savoir Sciences Direct, le catalogue de la bibliothèque universitaire de Tours et celui de la bibliothèque universitaire de Kristianstad (Suède) ainsi que Google Scholar. Dans un premier temps, ces recherches se sont portées sur les deux espèces *Alosa alosa* et *Alosa fallax*. Les hits (nombre de ces premiers résultats) sont indiqués dans le tableau 1.

Etant donné qu'il était attendu de ne pas obtenir de nombreux résultats, aucune limitation en termes de dates des publications n'a été faite.

Tableau 1: Nombre de hits par mot clé associé à chaque base de donnée utilisée

Mots clés	Base de données utilisée			
	Science Direct	Bibliothèque universitaire de Tours	Bibliothèque universitaire de Kristianstad	Google Scholar
Tolérance des aloses	4 (tout en anglais, rien de pertinent)	0	0	562 (dont un document pertinent relatif aux températures et permettant de trouver de nouvelles références bibliographiques intéressantes)
Sensibilité de l'alose au dioxygène/ température	0/0	0/0	0/0	2 (non pertinents)/151
Cycle de vie de l'alose	0	3 (mais aucun en lien avec le sujet)	14 (avec seulement 2 traitants de l'alose mais pas du sujet abordé ici)	331

Les bases de données « conventionnelles » utilisées avec cette première association de mots clés soit n'ont abouti à aucun résultat ou à des résultats non pertinents par rapport au sujet d'étude. Le moteur de recherche Google Scholar a non seulement permis d'obtenir beaucoup plus de résultats mais aussi plus pertinents. De plus, un des documents obtenu <u>Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement (Charles et Jatteau, 2010), outre</u>

le fait qu'il fournisse des informations sur les préférences thermiques de l'espèce, donne d'autres références bibliographiques pouvant être utilisées.

Une seconde tentative a donc été effectuée mais avec des associations de mots-clés en anglais telles que « ecology of... », « tolerance threshold of *Alosa alosa* », « temperature or dioxygen or ... tolerance of ... », « sensibility of ... to ammonia or nitrite » ou encore seulement avec le nom des espèces à savoir Allis shad (*Alosa alosa*) et Twaite shad (*Alosa fallax*). Comme le montre le tableau 2 ci-dessous, cette recherche s'est avérée plus fructueuse en termes de nombre de résultats mais aussi qualitativement puisqu'un plus grand nombre d'articles relatifs aux traits de vie de ces espèces et en lien avec ce travail en sont sortis.

Tableau 2 : Nombre de hits par mot clé associé à chaque base de donnée utilisée (2nd essai)

Mots clés	Base de données utilisée			
	Science Direct	Bibliothèque universitaire de Tours	Bibliothèque universitaire de Kristianstad	Google Scholar
Ecology of Alosa alosa	963	0	1444	10300
Tolerance threshold of <i>Alosa alosa</i>	115 (mais aucun article vraiment utile)	0	93 (dont quelques résultats pertinents)	945 (dont de nombreux articles relatifs aux différentes espèces d'aloses et à leurs traits de vie)
Temperature tolerance of Alosa alosa	268 (avec certains résultats pertinents)	0	258 (dont des résultats pertinents)	8930 (nombreux résultats pertinents)
Sensibility of Alosa alosa to oxygen	3 (non pertinents)	0	5 (non pertinents)	1300 (nombreux résultats pertinents)
Allis shad Twaite shad	86 108	0	168 174	1070 1680

La recherche utilisant le mot clé « Ecology of *Alosa alosa* » a abouti à un très grand nombre de résultats. C'est pourquoi seules les premières pages de résultats ont été utilisées, après quoi la recherche s'est tournée vers les résultats fournis par les autres mots clés.

Par ailleurs, concernant les aloses, outre les deux espèces européennes ciblées par cette étude, de nombreux articles sur des espèces américaines ont été trouvés alors que ceux relatifs à *Alosa alosa* et *Alosa fallax* étaient moins nombreux. Ceux-ci concernent principalement American shad (*Alosa sapidissima*), mais aussi Blueback herring (*Alosa aestivalis*), Alewife (*Alosa pseudoharengus*), ou encore Hickory shad (*Alosa mediocris*). Par conséquent, la suite de cette recherche bibliographique et le travail qui en découle porte à la fois sur les deux espèces européennes mais aussi sur *Alosa sapidissima* dont les traits d'histoire de vie sont assez proches d'*Alosa alosa*.

Dans un troisième temps, lorsqu'une publication intéressante a été trouvée, et après en avoir extrait les informations utiles à l'étude, une attention particulière a été accordée à ses références. En effet, bien souvent les références à la fin d'une publication renvoient à d'autres articles scientifiques pouvant se révéler utiles. Ainsi, de proche en proche, de nombreux articles scientifiques sur lesquels se baser ont été trouvés ce qui a permis d'acquérir les données présentées dans ce mémoire.

Suite aux enseignements tirés de la recherche concernant les aloses, la démarche fut plus « directe » pour *Petromyzon marinus*. La première étape fut de faire une recherche via Google Scholar puisque ce moteur de recherche est celui donnant le plus de réponses et les plus pertinentes. Le terme « Tolerance threshold of sea lamprey » fut donc utilisé et a permis d'obtenir 1960 résultats. La seconde étape fut de sélectionner un des articles proposé et pertinent, en l'occurrence « Biology of the North American Anadromous Sea Lamprey, *Petromyzon marinus* » (Beamish, 1980). Outre les éléments utiles à cette étude, cet article a servi de point d'entrée pour la suite de la recherche bibliographique sur la lamproie marine. En effet, comme il l'avait été fait pour les aloses, les références bibliographiques à la fin de l'article ont été utilisées et ainsi de suite avec les différents articles trouvés. Cela a finalement permis d'obtenir les informations concernant la lamproie et de réaliser le travail sur cette espèce.

Ce travail de recherche bibliographique qui devait permettre de collecter des informations s'est avéré plus difficile et moins fructueux qu'espéré. En effet, même si de nombreux articles relatifs à ces trois espèces ont été trouvés, peu se sont révélés pertinents quant à ce travail et qui plus est par rapport aux paramètres recherchés, puisque la plupart des résultats obtenus concernent le paramètre température. L'oxygène dissous est le 2ème paramètre le mieux renseigné avec en dernier lieu le pH. Aucune donnée n'a été trouvée notamment sur les nitrites et l'ammoniaque. Ainsi, le rendu final

s'avère loin d'être complet par rapport à ce qui était escompté puisque la dépendance des différentes phases du cyle de vie à ces paramètres n'a pu être renseignée dans son intégralité.

2. Choix des seuils de tolérance

Les données collectées suite à la recherche bibliographique ont été rassemblées dans un tableau (cf. Annexe 1) afin de pouvoir déterminer les seuils de tolérance pour chaque phase du cycle de vie et pour chaque paramètre (selon les résultats obtenus).

Grâce à ces données, une gamme optimale vis-à-vis du paramètre concerné a pu être définie. Cette gamme correspond aux données mentionnées sous ce nom dans la littérature ou bien aux valeurs les plus récurrentes. De plus, quand la littérature l'a rendu possible, des seuils extrêmes ou valeurs létales ont pu être proposés.

Par ailleurs, l'établissement de ces seuils a été réalisé en veillant à ce que les données soient cohérentes pour un même stade de développement (mise à l'écart de celles semblant marginales/aberrantes par rapport aux autres). De la même façon, lorsque les données étaient nombreuses, celles issues de travaux menés sur le terrain ont été préférées à celles provenant d'expériences en laboratoire puisqu'elles reflètent mieux la réalité.

Ces seuils de tolérance ont été établis selon les stades de vie des espèces et concernent les paramètres pour lesquels la recherche bibliographique a abouti.

Concernant les aloses, même si tous les stades de développement ni tous les paramètres n'ont pu être couverts, la définition de seuils pour la plupart des stades de vie d'*Alosa sapidissima* fut possible. Or, cette espèce américaine étant assez proche des aloses européennes, on peut imaginer que les seuils proposés pourraient leur être appliqués aussi. Pour ce qui est de *Petromyzon marinus*, les publications faisaient surtout référence à la température pour laquelle les informations étaient relativement précises. Pour les autres paramètres, soit les renseignements étaient inexistants, soit très généraux comme c'est le cas pour le pH et l'oxygène dissous. De plus, contrairement aux aloses, aucune donnée sur une espèce proche de celle-ci n'a été trouvée c'est pourquoi le travail n'a pas pu être enrichi et la proposition de seuils incomplète.

•

2. Synthèse bibliographique

1. La grande alose (Alosa alosa)

1. Phase de migration vers les sites de reproduction

Température

Lors de leur étude menée sur 3 ans sur la rivière Aulne en Bretagne, Acolas *et al.* (2006) ont montré que la température a varié entre 10.5 °C et 23°C avec un seuil proche de 10-11°C pour lequel la migration est inhibée. L'activité de migration augmente avec les températures et ralentit lorsque celles-ci diminuent.

Concentration en oxygène dissous

La concentration minimale en oxygène dissous pour laquelle la probabilité de capturer des individus est d'au moins 50% est de 5 mg/L dans la partie tidale du bassin pour les stades de migration (reproducteurs anadromes et jeunes catadromes) (Maes et *al.*, 2007).

2. Période du frai

Lors de la fraie, la température peut varier de 13.3 à 23°C avec une température minimale d'environ 14°C au-dessous de laquelle la reproduction semble empêchée. Aucune température maximale semble avoir une influence (Acolas *et al.*, 2006).

3. Stade embryonnaire

D'après des expérimentations menées par Charles *et al.* (2010) les températures favorables à la l'incubation des œufs s'échelonnent de 15 à 27 °C. En-dessous et au-delà de ces températures, le taux de survie est nul. L'éclosion des œufs n'est possible que pour une température supérieure à 18°C (Lochet *et al.*, 2008 in Bruslé, 2013).

4. Stade larvaire

Lors d'expériences menées en laboratoire, sur la gamme de températures comprise entre 15 et 27°C, la survie des larves est supérieure à 50 % mais celle-ci est nulle (tous les individus meurent) à 5 et 35°C et résiduelle à 32°C. Les limites de températures de survie inférieures et supérieures pour ce stade sont respectivement de 10 et 32 °C (Charles *et al.*, 2010).

2. L'alose feinte (Alosa fallax)

1. Phase de migration

La migration anadrome de cette espèce a lieu à partir d'avril mais surtout en mai, lorsque la température de l'eau, en Méditerranée, est supérieure à 12°C et comprise entre 10.5 et 12.3°C dans la rivière Severn en Grande Bretagne (Aprahamian, 1988 in Bruslé, 2013). La migration catadrome des géniteurs a lieu en juillet/août, lorque la température dépasse 19°C (Bruslé, 2013).

2. Ponte

La ponte quant à elle se produit pour des températures comprises entre 18 et 22°C (juin/juillet) (Bruslé, 2013).

3. Stade juvénile

Le départ des juvéniles en direction de la mer a lieu lorsque la température diminue et devient inférieure à 5°C, avec un retour dans l'estuaire lorsque les conditions sont de nouveau favorables (Bruslé, 2013).

4. Adultes

Les adultes présentent un sérieux stress pour une concentration en dioxygène inférieure à 3 mg/L (concentration pour la laquelle la probabilité de capture est inférieure à 10%). Un seuil minimal de 5 mg/L d'O₂ semble être établi pour les adultes (Maes *et al.*, 2008).

3. L'alose savoureuse (*Alosa sapidissima*)

1. Phase estuarienne

Lors d'une expérience pour voir si l'alose américaine exige une période d'acclimatation à l'eau douce, les chercheurs ont déterminé que les poissons transférés de l'eau de mer à l'eau douce, avec une augmentation de température de 6°C sur une période de deux heures et demi, ont connu un stress physiologique et un taux de mortalité de 54% cinq heures plus tard. Les adultes eux n'ont pas survécu avec une augmentation de température de 14°C. Cependant, ils tolèrent le transfert eau douce/eau salée même avec une augmentation de température de 9°C (Leggett and O'Boyle, 1976 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

2. Période du frai

Température

La fraie de l'alose savoureuse semble avoir lieu sur une vaste plage de températures, à savoir entre 12 et 21°C. Cependant, une température inférieure à 12°C entraîne un arrêt partiel de la fraie. De plus, il semblerait que les aloses migrent vers leur rivière natale même lorsque la température est égale ou inférieure à 4°C (Jones *et al.*, 1978 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Il convient également de noter que la température pour laquelle le pic de frai a lieu varie d'années en années. Bien que le document donne peu d'indications quant aux données, il indique que la température dans la rivière Connecticut était de 22°C en 1968 et de 14.8°C en 1969 dans cette même rivière (période non précisée dans le document) (Marcy, 1976 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Facey and Van Den Avyle (1986 in Dill, 2011) suggèrent que lors de la fraie, les individus préfèrent une température comprise entre 14°C et 21°C avec des limites extérieures enregistrées à 8°C et 26°C.

La migration et la fraie de l'alose savoureuse peuvent avoir lieu sur une large gamme de températures, comme le montre le tableau 3 ci-dessous :

Tableau 3 : American shad migration and spawning temperatures for the Atlantic coast (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009).

Activity	Temperature (°C)	Location	Citation
Migration	5-23	Throughout range	Walburg and Nichols
iviigiation	3-23	Tilloughout range	1967
Migration (peak)	8.6-16.9	North Carolina	Leggett and Whitney

			1972
Peak migration	16.5-21.5	Southern rivers	Leggett 1976
			Walburg and Nichols
Spawning	8-26	Throughout range	1967
			Stier and Crance 1985
Optimum	14-20	Throughout range	Stier and Crance 1985
spawning	14-20	Tilloughout range	Stief and Chance 1903
Optimum	14-24.5	Throughout range	Ross et al. 1993
spawning	17-27.3	imoughout lange	10055 Ct al. 1993

Pour finir, la diminution des températures peut retarder le début et la durée de la fraie d'*Alosa sapidissima* (Leggett and Whitney, 1972 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Concentration en oxygène dissous

De manière générale, les aloses ont besoin d'une eau bien oxygénée durant toutes les phases de leur cycle de vie. Cependant, le taux optimal d'oxygène dissous requis pour les adultes lors de leur migration est compris entre 4 et 5 mg/L en tête de bassin, à l'amont de la rivière Saint John dans le New Brunswick (Jessop, 1975 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Dans la rivière Delaware, une concentration inférieure à 3.5 mg/L a des effets sub-létaux sur l'espèce, tandis qu'une concentration inférieure à 3 mg/L inhibe complètement la migration vers l'amont (Miller *et al.*, 1982 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Enfin, des taux d'oxygène dissous inférieurs à 2.0 mg/L entrainent une forte mortalité qui peut s'élever à 100% lorsque ceux-ci sont inférieurs à 0.6 mg/L (Tagatz 1961 ; Chittenden 1969 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Concernant la migration de l'alose vers les sites pollués, une concentration journalière en oxygène dissous comprise entre 2.5 et 3 mg/L est suffisante (Chittenden, 1969 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Cependant, le document ne fournit pas plus de précisions quant à ces valeurs comme par exemple la distance sur laquelle ce taux est présent. Par ailleurs, les auteurs n'admettent pas les mêmes valeurs. En effet, certains recommandent un minimum de 4.0 mg/L pour un site approprié (Chittenden 1973a in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009) alors que d'autres considèrent qu'une concentration en dessous de 5.0 mg/L est dangereuse pour les adultes comme pour les jeunes aloses (Miller *et al.*, 1982 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

3. Œufs et larves

Température

Outre la fraie, la température a une influence sur le rythme de développement des gonades et des œufs. En effet, les ovaires des aloses se développent plus lentement à 12.8°C qu'entre 20 et 25°C.

Le taux de développement des œufs d'alose est conditionné par la température du milieu. Selon des travaux de Limburg (1996 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009), le temps de développement des œufs, pour des températures allant de 11 à 27°C, peut s'exprimer grâce à la formule suivante : $log_e(EDT) = 8.9 - 2.484 * log_e(T)$ avec EDT le temps de développement de l'œuf (jours) et T la température (°C).

Près de la surface, des températures comprises entre 8 et 30°C permettent le développement et la survie des œufs (Walburg and Nichols 1967, Bradford *et al.* 1968, Stier and Crance 1985, Ross *et al.* 1993 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Les conditions optimales pour le développement des œufs ont lieu dans le noir à une température de 17°C et pour une salinité de 7.5ppt (Leim, 1924 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Cependant, le document ne précise pas s'il s'agit d'expériences menées en laboratoire ou non.

Une température de l'eau excédant 27°C peut entrainer des malformations ainsi qu'un arrêt total du développement larvaire (Bradford *et al.*, 1968 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). De plus, selon une étude sur la rivière Delaware, pour des œufs incubés à plus de 29°C, aucune larve n'est viable mais cette valeur nécessite d'être mieux étudiée (Ross *et al.*, 1993 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Des expériences menées en laboratoire ont montré que les œufs d'aloses peuvent tolérer d'importants changements de température, à condition que le temps d'exposition aux températures extrêmes soit de courte durée (Klauda *et al.*, 1991 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Une fois encore le document ne donne pas de précisions sur les durées d'exposition ni même sur les gammes de températures utilisées.

Leggett and Whitney (1972 in Dill, 2011) affirment que les plus hauts taux de survie pour les œufs et les larves ont lieu entre 15.5°C et 26.6°C. Les températures en-dessous de 9°C sont létales pour ces deux stades de développement (Facey and Van den Avyle, 1986 in Dill, 2011).

Plus généralement, d'autres auteurs ont montré que durant le mois de juin, et dans la rivière Connecticut, l'abondance de jeunes aloses était faible lorsque la température de l'eau était basse (et les pluies et débits importants) et inversement (Crecco and Savoy, 1984 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Le tableau 4 montre la tolérance du stade larvaire de cette espèce à différentes valeurs de températures. Ces données proviennent de différents auteurs.

Tableau 4 : American shad larval temperature tolerance ranges (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009).

Characterization	Temperature (°C)	Citation
Suitable	10-27	Bradford et al. 1968
Suitable	13 - 26.2	Ross et al. 1993
Suitable	10 - 30	Stier and Crance 1985
Optimal	15.5 - 26.5	Leim 1924
Optimal	15 - 25	Stier and Crance 1985

Pour finir, la diminution des températures peut retarder la croissance larvaire (Murai *et al.*, 1979 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Concentration en oxygène dissous

Selon les auteurs, les valeurs minimum d'oxygène dissous qui permettent la survie, la croissance et le développement optimal des œufs et larves d'*Alosa sapidissima* diffèrent. Cependant la valeur seuil de 5 mg/L semble avoir été retenue par la plupart d'entre eux.

Si on s'intéresse à la LC₅₀ c'est-à-dire la concentration causant 50% de mortalité, les valeurs varient selon les rivières. Dans la rivière Connecticut la concentration minimale pour les oeufs est comprise entre 2.0 et 2.5 mg/L (Marcy, 1976 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Dans la rivière Columbia, cette valeur est proche de 3.5 mg/L pour les œufs et d'au moins 4.0 mg/L pour les œufs éclos et les larves. 100 % de mortalité est observée sous 1.0 mg/L (Bradford *et al.*, 1968 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

En Caroline du Nord, dans la rivière Neuse, les œufs ont été trouvés dans des eaux dont la concentration en dioxygène s'échelonnait de 6 à 10 mg/L (Hawkins, 1979 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Dans les rivières Mattaponi et Pamunkey (Virginie, USA), les concentrations en oxygène dissous varient de 10.5 mg/L pour les œufs à 9.0 mg/L pour le sac vitellin et à 8.1 mg/L pour les larves (Bilkovic, 2000 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Selon Van Den Avyle (1986 in Dill, 2011), un important taux de mortalité est observé chez des larves exposées à un taux d'oxygène dissous inférieur à 2.9 mg/L et 100% des individus ne survivent pas sous un seuil de 1.0 mg/L.

Pour assurer une bonne éclosion et un pourcentage élevé de larves « normales », le taux d'oxygène dissous durant la période d'incubation doit au moins être de 4.0 mg/L (Klauda *et al.*, 1991 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

pH et aluminium

Ces deux paramètres ont des effets divers sur les œufs et les larves (tableau 5). Une exposition à des valeurs critiques ou létales de pH et d'aluminium, même rare et temporaire, contribue à une importante réduction de la survie des œufs et des larves ainsi qu'à une faible vitesse de récupération des stocks (Klauda, 1994 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). De la même façon, les chutes de pH comme celles entrainées par les précipitations, causent une mortalité soudaine des larves (Leach and Houde, 1999 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Tableau 5 : American shad egg and larval environmental pH tolerance ranges (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009).

Level	рН	Citation
Tolerance-egg	5.5-9.5	Bradford et al. 1968
Tolerance-egg	6.0-7.5	Klauda 1994
Tolerance-egg	6.5-8.5	Bilkovic et al. 2002
LD ₅₀ -egg	5.5	Klauda 1994
Mortality-egg	<5.2	Bradford et al.1968
Tolerance larvae	6.7-9.9	Klauda 1994
Tolerance larvae	6.5-9.3	Bilkovic et al. 2002
Optimal-larvae	>7.0	Leach and Houde 1999
Tolerance-both	6.0-9.0	Leim 1924

Des expériences de laboratoire ont montré que les larves semblaient être plus sensibles que les œufs aux pulses de pH et d'aluminium. Les œufs soumis à des pulses d'aluminium, après un traitement de 96 heures, atteignent un seuil critique à un pH de 5.7 avec 50 ou 200 μ g/L Al et à pH = 6.5 avec 100 μ g/L Al. Pour un sac vitellin de 1 à 3 jours, le seuil critique est atteint après une exposition de 24h à un pH de 6.1 avec 92 μ g/L Al. Les valeurs létales pour le sac vitellin sont un pH de 5.5 avec une concentration en aluminium de 214 μ g/L (après 24h d'exposition).

Concernant le stade post-larvaire (6 à 16 jours), les conditions critiques ont lieu au bout de 8h, à pH = 5.2 avec $46 \mu g/L$ d'aluminium et à pH = 6.2 avec 54 et $79 \mu g/L$ d'aluminium. La valeur létale est atteinte après 8h d'exposition à un pH de 5.2 et une concentration en aluminium de $63 \mu g/L$ (Klauda, 1994 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

4. Stade juvenile dans le fleuve /habitat estuarien

Température (tableau 6)

La tolérance à la température chez les juvéniles est très variable tout au long de la rivière. Les juvéniles capturés dans la rivière Shubenacadie (Canada) ont souvent été trouvés là où la température est la plus élevée comparée aux autres endroits de la rivière (Leim, 1924 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Ce paramètre joue un rôle important dans leur développement qui est favorisé lorsque la température est élevée (plus fort taux de croissance en laboratoire à 28.5°C) (Limburg, 1996 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Les juvéniles tolèrent de très froides températures de l'eau comme 2°C mais ils s'arrêtent de s'alimenter et sont sujets à des effets négatifs pour des températures autour de 6°C (Facey and Van den Avyle, 1986 in Dill, 2011).

Ce stade de développement chez l'alose est sensible aux changements. Des tests en laboratoire ont montré que les poissons peuvent néanmoins supporter une augmentation entre 1 et 4°C au-dessus de la température ambiante mais éviteront les températures extrêmes s'ils en ont la possibilité (Moss, 1970 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Un taux de mortalité de 100% sera observé lors d'un passage de la température de 25 à 15°C, tout comme lors d'un passage de 15 °C à des températures inférieures à 5°C. Enfin, pour des individus acclimatés à une température de 5°C, aucun ne survit lorsqu'ils sont exposés à une température de 1°C (PSE&G, 1982 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Tableau 6 : Temperature tolerances, preferences, and cues for juvenile American shad (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009).

Characterization	Temperature (°C)	Location	Citation
Optimal range	15.5-23.9	N/A	Crance 1985
Optimal range	10-25	N/A	Stier and Crance 1985
Range	10-30	Connecticut River	Marcy et al. 1972
Critical maximum	34-35	Neuse River, NC	Horton and Bridges 1973

Maximum tolerance	35	N/A	Stier and Crance 1985
Minimum preference	8	N/A	MacKenzie et al. 1985
Minimum tolerance	3	N/A	Stier and Crance 1985
Begin migration	19	Connecticut River	Leggett 1976; O'Leary and Kynard 1986
Begin migration	23-26	Connecticut River	Marcy 1976
Begin migration	18.3	Connecticut River	Watson 1970
Peak migration	16	Connecticut River	Leggett and Whitney 1972; O'Leary and Kynard 1986
Peak migration	15.1	North Carolina	Neves and Depres 1979; Boreman 1981
End migration	8.3	Delaware River	Chittenden and Westman 1967
End migration	8.3	Chesapeake Bay	Chesapeake Bay Program 1988

Concentration en oxygène dissous

Une concentration inférieure à 5.0 mg/L est considérée comme sub-létale pour ce stade de développement de l'alose (Miller *et al.*, 1982 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009). Dans la rivière Delaware, la migration des individus est bloquée lorsque la concentration en O₂ dissous est inférieure à 3.0 mg/L et une valeur inférieure à 2.0 mg/L est létale (Miller *et al.*, 1994, in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

En laboratoire, les individus ont survécu à une brève exposition en oxygène dissous de 0.5 mg/L mais seulement si une concentration supérieure à 3 mg/L était disponible immédiatement après (Dorfman and Westman, 1970 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

Durant la migration des juvéniles vers l'océan un minimum de 2.5 à 3.0 mg/L est requis bien qu'ils soient capables de survivre à de faibles concentrations sur une courte durée (Chittenden, 1973 in Dill, 2011).

рН

Les zones de grossissement favorables aux individus sont celles présentant une forte alcalinité (donc pouvant bien tamponner les changements de pH) et le moins sujettes à une acidification chronique ou épisodique (Klauda, 1989 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009).

5. Stade juvenile avancé/stade adulte marin

Température

Avant le départ vers l'océan, la présence dans l'estuaire peut être limitée par la température. En effet, de basses températures peuvent affecter la croissance et la survie des individus. Par exemple, *Alosa sapidissima* cesse de s'alimenter à une température d'environ (ou inférieure) à 9°C conduisant ainsi à une mauvaise croissance et à une augmentation de la mortalité (Backman and Ross, 1990 in Lochet *et al.*, 2009).

D'après Leggett and Whitney (1972 in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009), *Alosa sapidissima* passe le long de la côte via un « corridor migratoire » où les températures de l'eau sont comprises entre 13 et 18°C. Ces valeurs ont été modifiées plus tard par Neves and Depres (1979, in Atlantic States Marine Fisheries Commission, 2009) pour une gamme près du fond de 3-15°C, avec une plage préférée comprise entre 7 et 13°C.

pН

Pour ce paramètre les individus semblent tolérer des valeurs comprises entre 5.5 et 9.5. Un pH inférieur à 5.2 est létal (Bratovitch, 2004).

4. La lamproie marine (Petromyzon marinus)

Une température d'environ 15°C semble être assez favorable à la croissance de cette espèce (Farmer, 1977).

1. Phase de migration

D'après Applegate (1950), les lamproies commencent leur migration vers l'amont quand la température atteint 3-4 °C. Cette migration est la plus active lorsque les températures sont comprises entre 10 et 18.3°C. Au-dessus de ce seuil la migration et la fraie sont réduites (Beamish, 1980, Morman, 1979).

Le pic de migration a lieu lorsque les températures restent au-dessus de 10°C et continue jusqu'à ce qu'elles atteignent 18°C (Maitland, 2003).

2. Période du frai

La lamproie marine fraie lorsque la température de l'eau atteint au moins 15°C. Selon Igoe *et al.* (2004), la température de l'eau durant la fraie varie entre 15 et 19°C. Birdl *et al.* (1994 in Bruslé, 2013), donnent une même gamme de températures (15-18°C).

Pour assurer le succès de la fraie, les températures de l'eau doivent être comprises entre 11 et 25°C (Maitland, 2003).

D'après Scott et Crossman (1973) in Clemens *et al.* (2010), la fraie de la lamproie des Grands Lacs atteint son pic pour des températures comprises entre 14 et 18°C mais a également pu être observée pour des températures supérieures à 26°C (Manion, 1980).

La lamproie marine anadrome du New Brunswick montre un pic de fraie pour des températures de 17-19°C (Potter, 1975). Concernant la lamproie du Pacifique, la fraie a été observée pour des températures autour de 10-17°C avec un pic à 13-16°C (Brumo 2006; Stone 2006 in Clemens *et al.*, 2010).

3. Embryons et larves

Température

Le stade embryonnaire est le plus sténotherme dans le cycle de vie de cette espèce et la température de l'eau est probablement le facteur le plus important affectant le développement et la survie des embryons (Rodriguez-Muñoz, 2001).

Le tableau ci-dessous synthétise les valeurs de températures données par différents auteurs et requises par les embryons et larves

Tableau 7 : Synthèse des différentes tolérances de températures des embryons et larves de *Petromyzon marinus* (ATLANTIC STATES MARINE FISHERIES COMMISSION, 2009).

Stade de développement	Activité	Températures (°C)	Localisation	Citation
Œufs	Eclosion	15-25 12-26 (extrêmes)	Laboratory experiments	McCauley1963
Développement embryonnaire	Température létale inférieure	<7	Laboratory experiments	Rodriguez- Muñoz R et al. 2001
Développement embryonnaire		11-15 19-23	Laboratory experiments	Rodriguez- Muñoz R et al. 2001
Développement embryonnaire		12.8-15.5 21.1-23.9 18.4 (Taux de survie maximal)	Région des Grands Lacs	Piavis 1971
Développement embryonnaire		18.6-24.2 16.1-26.1 (extrêmes)	Ocqueoc river (Michigan)	Applegate 1950
Développement embryonnaire	Températures minimales	10-11.7 (mais développement lent)		Manion & Hanson 1980
Ammocètes	Température létale supérieure	>30		McCauley 1963
Ammocètes	Température	28.3		Macey et Potter

-	létale			1978
	supérieure			
Ammocètes	Température létale supérieure	31.4		Potter et Beamish 1975
Ammocètes	Optimum	10-19 13.6 (moyenne)		Reynolds & Casterlin 1978
Ammocètes	Optimum	15.6-21.1		Meyer & Howell 1973
Ammocètes	Niche thermale	17.8-21.8	Laboratory experiments	Holmes & Lin 1994
Ammocètes	Préférendum	20.8 (été) 16.8 (hiver)	Laboratory experiments	Holmes & Lin 1994
Ammocètes	Activité maximale	10-14		Thomas 1962

pН

Les unités de contrôle canadienne et américaine ont trouvé des larves dans des cours d'eau légèrement acides, c'est-à-dire avec un pH autour de 6 (Morman *et al.*, 1980). Les larves de lamproies seraient le plus souvent associées à des eaux légèrement acides dans les rivières d'Europe centrale (Sterba, 1962 in Morman *et al.*, 1980).

Concentration en oxygène dissous

Dans des conditions presque anoxiques les larves peuvent survivre dans leur terrier pendant quelques heures, après quoi elles doivent sortir ou meurent (Morman *et al.*, 1980). Elles peuvent tolérer de basses concentrations en oxygène (à cause de leur basse activité métabolique, leurs caractéristiques sanguines et leur pompage branchial) et rester dans leur terrier quelques temps dans ces conditions. En effet, les facteurs les plus dangereux sont la pollution et les hautes températures qui surviennent dans le milieu en même temps que les basses concentrations en dioxygène (Potter *et al.*, 1970 in Morman *et al.*, 1980).

4. Adultes

Température

Selon Farmer *et al.* (1977), pour des individus de 10-30 g, le coefficient instantané de croissance est maximal à 20°C et à 15°C pour les lamproies de 30-90 g. Chez les lamproies de toute taille, le rythme de croissance est intermédiaire à 10°C et minimal à 4°C.

Concentration en oxygène dissous

La consommation en dioxygène de cette espèce serait comparable à celle des salmonidés de même poids (Beamish, 1974 in Maitland, 2003).

3. Seuils de tolérance retenus

1. La grande alose (Alosa alosa)

Lors de la **migration**, la plage de températures doit être comprise entre 10.5 °C et 23°C. En dessous de 10-11°C, la migration peut être inhibée. Cette phase du cycle de vie de l'espèce recquiert un taux en oxygène dissous de l'ordre de 5 mg/L.

La plage de températures s'étend de 13.3 à 23°C lors de la **fraie**. La survie des **œufs** est quant à elle assujettie à une gamme de températures comprise entre 15 et 27°C et leur éclosion a lieu pour une valeur supérieure à 18°C. Concernant le **stade larvaire**, les limites de températures inférieure et supérieure sont respectivement de 10 et 32 °C. Un taux de survie supérieur à 50% est observé dans la plage allant de 15 à 27°C.

2. L'alose feinte (Alosa fallax)

Dans les cours d'eau de Grande-Bretagne la **migration anadrome** a lieu pour une température comprise entre 10.5 et 12.3°C tandis que dans la mer Méditerranée, elle doit être supérieure à 12°C. Pour ce qui est de la **migration catadrome**, celle-ci est possible lorsque la température atteint au moins 19°C.

Lors de la **migration en général**, le seuil minimal d'oxygène dissous nécessaire aux individus est de 5 mg/L. Par ailleurs, une concentration inférieure à 3 mg/L provoque un sérieux stress chez les individus.

3. L'alose savoureuse (Alosa sapidissima)

Lors de la **phase estuarienne** le facteur température est important puisque les individus subissent un stress important si le transfert entre l'eau de mer et l'eau douce s'accompagne d'une augmentation de 6°C. Si cette différence de températures atteint 14°C, alors aucune survie des poissons n'est possible. Paradoxalement, les individus tolèrent bien les écarts de températures (augmentation de celles-ci jusqu'à 9°C) lors du transfert eau douce/eau salée.

La **migration vers les zones de frai** semble avoir lieu sur une large gamme de températures, à savoir entre 5 et 23°C (limites extérieures extrêmes trouvées). Cependant, deux gammes de pic de migration ont elles aussi été trouvées, à savoir entre 8.6 et 16.9°C et entre 16.5 et 21.5°C.

Cette migration peut également être inhibée lorsque la concentration en oxygène dissous est inférieure à 3 mg/L.

La gamme de températures pour laquelle la **reproduction** a lieu est comprise entre 12 °C, température en-deçà de laquelle elle est partiellement arrêtée, et 24.5 °C. Les seuils extrêmes inférieur et extérieur sont respectivement de 8 et 26°C et la gamme optimale serait comprise entre 14 et 21°C.

Lors de cette phase du cycle de vie la concentration en oxygène dissous doit être comprise entre 4 et 5 mg/L. La valeur de 3.5 mg/L induit des effets sublétaux et les individus meurent lorsque la concentration passe en dessous du seuil de 2 mg/L.

Concernant les **œufs**, leur développement et leur survie auraient lieu pour des températures s'échelonnant de 9 à 30°C.

La concentration en oxygène dissous minimale pour la survie de ceux-ci est de 2-2.5 mg/L et une concentration minimale de 3.5 mg/L est nécessaire à leur incubation. La concentration optimale quant à elle se situe à 5 mg/L, même si certains peuvent être trouvés pour une concentration s'élevant à 10.5 mg/L.

La tolérance des œufs vis-à-vis du pH s'étend pour des valeurs comprises entre 6 et 9.5. Un pH de 5.5 constitue la LD₅₀, c'est-à-dire la valeur causant la mort de la moitié des individus.

Pour ce qui est du **développement larvaire**, les températures appropriées s'étendent sur une plage allant de 10 à 30 °C, avec un optimum compris entre 15 et 26.6°C. Lorsque la température dépasse 27°C des malformations ou un arrêt du développement sont observés et aucune larve n'est viable pour des températures inférieures à 9°C ou supérieures à 29°C.

La concentration optimale en oxygène dissous pour ce stade est de 5 mg/L et peut atteindre 8.1 mg/L. Une concentration inférieure à 2.9 mg/L entraîne une forte mortalité chez les individus et aucune survie ne peut être observée si ce taux passe sous le seuil de 1 mg/L.

Les limites de tolérance des larves face au pH se situent entre pH 6 et pH 9.9 avec un optimum lorsque celui-ci est supérieur à 7.

Durant le **stade juvénile**, la gamme optimale de températures peut s'étaler entre 10 et 30 °C avec des extrêmes supérieurs pouvant atteindre 34-35 °C. Le seuil extrême inférieur est de 2-3 °C et on observe un arrêt de l'alimentation et des effets négatifs lorsque la température passe en dessous de 6 °C. La migration vers la mer lors de ce stade démarre pour des températures comprises entre 18.3

et 26°C avec un pic de migration lorsque les valeurs avoisinent 15-16°C. La migration est arrêtée lorsque la température tombe à 8.3°C et que la concentration en oxygène dissous est inférieure à 3 mg/L.

Cette concentration en oxygène dissous est sublétale lorsqu'elle est inférieure à 5 mg/L et létale si inférieure à 2 mg/L.

Ce stade de développement préfère les eaux à forte alcalinité donc plutôt basiques.

Durant le **stade juvénile** avancé voire **adulte marin**, la température de l'eau peut s'échelonner de 3 à 18 °C pour les extrêmes, avec une gamme préférée comprise entre 7 et 13 °C. Une température inférieure à 9°C entraîne un arrêt de l'alimentation donc une mauvaise croissance, et/ou une augmentation de la mortalité.

Le pH requis lors de cette phase de développement doit être compris entre 5.5 et 9.5 ; une valeur inférieure à 5,2 étant létale.

4. La lamproie marine (Petromyzon marinus)

Le début de la **migration** semble possible pour une température supérieure à 3 ou 4°C. Cependant, l'activité de migration a lieu sur une plage de températures comprise entre 10 et 18°C.

La température minimale de **fraie** est estimée à 10-11°C et la température maximale supérieure à 26°C. Au vu des résultats, la gamme optimale se situerait entre 15 et 18-19°C.

La valeur létale lors du **stade embryonnaire** est atteinte pour une température inférieure à 7°C. Le développement est le plus lent pour une température minimale de 10°C. Selon les références, la plage de températures pour laquelle ce développement semble le meilleur est très variée et large. Nous retiendrons donc ici une plage allant de 11°C à 24.2°C voire 26.1°C pour la plus extrême. L'**éclosion des œufs** peut avoir lieu sur une plage de températures allant de 12 à 26°C.

Concernant les **larves**, la gamme optimale de températures retenue s'échelonne entre 15.6 et 21.8°C. La température minimale qu'elles semblent supporter serait de 10°C tandis qu'une température supérieure à 30°C est létale.

Les ammocètes peuvent tolérer de basses concentrations en oxygène dissous mais seulement sur une courte durée (quelques heures) et si elles sont immédiatement après soumises à des concentrations plus élevées et donc supportables.

Pour ce qui est du pH, il semblerait que ce stade de développement affectionne les eaux légèrement acides, avec un pH proche de 6.

Chez les **adultes**, pour les individus les plus gros (30-90g), le rythme de croissance maximal est atteint à 15°C et à 20°C pour les plus petits (de 10 à 30g). Le rythme intermédiaire de croissance a lieu à 10°C et est minimal à 4°C (pour tous les individus). Aucune valeur maximale supérieure n' a été trouvée lors de la recherche bibliographique.

Conclusion

Ce travail constitue un complément de connaissances à celui commencé par le tableau de bord SALT concernant le saumon atlantique (Salmo salar). Il permet de donner des seuils de tolérance de différentes phases de vie d'Alosa alosa, Alosa fallax et Petromyzon marinus, essentiellement pour ce qui est des paramètres température et oxygène dissous.

Néanmoins, le résultat final n'est pas complet par rapport aux objectifs de départ puisqu'il s'agissait de déterminer des seuils de tolérance, non seulement vis-à-vis de la température et de l'oxygène dissous, mais aussi vis-à-vis du pH, de l'ammoniaque et des nitrites. En effet, les informations concernant ces trois derniers paramètres sont très peu documentées, c'est pourquoi la proposition de seuils de tolérance pour ceux-ci ne peut être faite.

Même si tous les paramètres, ni toutes les phases du cycle de vie n'ont pu être renseignés, les données trouvées pour la température et l'oxygène dissous se sont avérées nombreuses, permettant ainsi de proposer des seuils de tolérance relativement précis.

Par ailleurs, le recours à une espèce américaine *Alosa sapidissima*, dont les traits d'histoire de vie sont assez semblables à ceux des espèces européennes, s'est avéré nécessaire afin d'obtenir plus de données et pouvoir proposer des seuils de tolérance. Cependant, aucune autre espèce de lamproie pouvant être utilisée pour *Petromyzon marinus* n'a été trouvée.

Finalement, le point principal ressortant de ce travail de recherche est le fait que les informations relatives à la sensibilité de ces trois espèces de poissons vis-à-vis de paramètres tels que le pH, l'ammoniaque et les nitrites sont actuellement peu renseignées. Un travail de recherche fondamental semble donc nécessaire dans le cadre d'une gestion des milieux aquatiques et de la sauvegarde de ces espèces.

.

Références bibliographiques

Acolas, M.L., Véron, V., Jourdan, H., Bégout, M.L., Sabatié, M.R., Baglinière, J.L. 2006. Upstream migration and reproductive pattern of a population of allis shad in a small river (L'Aulne, Brittany, France). *ICES Journal of Marine Science* **63**: 476-484.

Applegate, V.A. 1950. Natural history of the sea lamprey, *Petromyzon marinus*, in Michigan. US. *Fish and Wildlife Service Special Scientific Report* **55** : 1-237.

Atlantic States Marine Fisheries Commission (ASMFC), 2009. *Atlantic Coast Diadromous Fish Habitat: A review of utilization, threats, recommendations for conservation, and research needs.* Habitat Management Series 9. 484 pp.

Beamish, F.W.H. 1980. Biology of the North American Anadromous Sea Lamprey, *Petromyzon marinus. Canadian Journal of Fisheries. Aquatic. Sciences.* **37**: 1924-1943.

Bruslé, J., Quignard, J.P 2013. *Biologie des poissons d'eau douce européens*. Lavoisier, Paris. 2^{ème} édition. 740 pp.

Bratovitch, P., Olson, D., Pitts, A., Atherstone, M., et al. 2004. Matrix of life history and habitat requirements for feather river fish species. State of California – The Resources Agency – Department of Water Resources. Oroville Facilities P-2100 Relicensing. 2004. 25 pp.

Charles, K., Jatteau, P., 2010. Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose Alosa alosa aux facteurs de l'environnement. Résultats 2009/Synthèse 2008-2009. Rapport final Cemagref Bordeaux-ONEMA janvier 2010. 48 pp.

Clemens, B.J., Binder, T.R., Docker, M.F. *et al.*, 2010. Similarities, differences and unknows in biology and management of three parasitic lampreys of North America. *Fisheries* vol **35** no **12**: 580-594.

Dill, K.C. 2011. Alosa sapidissima (Wilson 1811): American Shad. FISH 423.

DREAL Centre [en ligne]. Disponible sur http://www.centre.developpement-durable.gouv.fr/plan-de-gestion-des-poissons-a987.html (Consulté le 12/02/2014).

Farmer, G.J., Beamish, F.W.H. 1977. Influence of Water Temperature on the Growth Rate of the Landlocked Sea Lamprey (*Petromyzon marinus*) and the Associated Rate of Host Mortality. *J. Fish. Res. Board Can.* **34**: 1373-1378.

Holmes, J.A., Lin, P. 1994. Thermal niche of larval sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **51** : 253-262.

Igoe, F., Quigley, D.T.G, Marnell, F., Mekell, E., O'Connor, W., Byrne, C. 2004. The sea lamprey *Petromyzon marinus* (L.), river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.) and brook lamprey *Lampetra planeri* (Bloch) in Ireland: general biology, ecology, distribution and status with recommendations for conservation. *Biology and Environment: proceedings of the Royal Irish Academy* **3**: 43-56.

Lochet, A., Boutry, S., Rochard, E. 2009. Estuarine phase during seaward migration for allis shad *Alosa alosa* and twaite shad *Alosa fallax* future spawners. *Ecology of freshwater fish* **18**: 323-335.

LOGRAMI – Association Loire Grands Migrateurs [en ligne]. Disponible sur http://www.logrami.fr/node/110 (Consulté le 12/02/2014).

Macey, D.J., Potter, I.C. 1978. Lethal temperatures of ammocoetes of the Southern Hemisphere lamprey, Geotria australis. *Gray Environ. Biol. Fish.* **32**: 241-243.

Maes, J., Stevens, M., Breine, J. 2007. Modelling the migration opportunities of diadromous fish species along a gradient of dissolved oxygen concentration in a European tidal watershed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **75**: 151-162.

Maes, J., Stevens, M., Breine, J. 2008. Poor water quality constrains the distribution and movements of twaite shad Alosa fallax fallax (Lacépède, 1803) in the watershed of river Scheldt. *Hydrobiologia* **602**: 129-143.

Manion, P.J, Hanson, L.H. 1980. Spawning behaviour and fecundity of lampreys from the upper three Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**: 1635-1640.

Maitland, P.S. 2003. *Ecology of the River, Brook and Sea Lamprey*. English Nature, Peterborough. Ecology Series. No. 5. 2003. 54 pp.

McCauley, R.W. 1963. Lethal temperatures of the developmental stages of the sea lamprey, Petromyzon marinus L J. *Fish. Res. Board Can.* **20** : 483-490.

Morman, R.H. 1979. Distribution and ecology of lampreys in the Lower Peninsula of Michigan, 1957-75. Great Lakes Fish. Comm., Ann Arbor. Technical Report No. 33. 1979. 59 pp.

Morman, R.H., Cuddy, D.W., Rugen, P.C. 1980. Factors Influencing the Distribution of Sea Lamprey (*Petromyzon marinus*) in the Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**: 1811-1826.

Potter, I.C, Beamish, F.W.H.,. 1975. Lethal temperatures in ammocoetes of four species of lampreys. *Acta Zool.* **56**: 85-91.

Reynolds W.W., Casterlin, M.E. 1978. Behavioural thermoregulation by ammocoete larvae of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in an electronic shuttlebox. Hydrobiologia **61**: 145-147.

Rodriguez-Muñoz, R., Nicieza, A.G., Braña, F. 2001. Effects of temperature on developmental performance, survival and growth of sea lamprey embryos. *Journal of Fish Biology* **58**: 475-486.

Ouvrages consultés

Aprahamian, M.W., Aprahamian, C.D. 2001. The influence of water temperature and flow on year class strength of twaite shad (*Alosa fallax fallax*) from the river Severn England. *Bull. Fr. Pêche Piscic* **362/363**: 953-972.

Baglinière, J.L., Sabatié, R., Rochard, E., Alexandrino, P., Aprahamian, M.W. 2003. The Allis Shad *Alosa alosa*: Biology, Ecology, Range, and Status of Populations. *American Fisheries Society Symposium* **35**: 85-102.

Bardonnet, A., Jatteau, Ph. 2008. Salinity tolerance in young Allis shad larvae (*Alosa alosa* L.). *Ecology of Freshwater Fish* **17**: 193-197.

Beamish, R.J. 1980. Adult biology of the river lamprey (*Lampetra ayresi*) and the Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) from the Pacific coast of Canada. *J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1906-1923.

Collares-Pereira, M.J., Cowx, I.G., Sales Luis, T., Pedrosa, N., Santos-Reis, M. 1999. Observations on the ecology of a landlocked population of allis shad in Aguieira reservoir, Portugal. *Journal of Fish Biology* **55**: 658-664.

Grellier, P. 1996. La biologie de la lamproie marine (Petromyzon marinus Linne 1758) de la côte atlantique française. Ifremer. 18 pp.

James, A. 2008. Ecology of the New Zealand Lamprey (Geotria australis): A literature review. Department of Conservation, Wanganui, New Zealand. 27 pp.

Jobling, M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. *J. Fish Biol.* **19** : 439-455.

Kelly, F.J., King, J.J. 2001. A review of the ecology and distribution of three lamprey species, *Lampetra fluviatilis* (L.), *Lampetra planeri* (BLOCH) and *Petromyzon marinus* (L.) : A context for conservation and biodiversity considerations in Ireland. *Biology and Environment* **Vol 101B, No. 3** : 165-185.

Lochet, A., Jatteau, P., Tomas, J., Rochard, E. 2008. Retrospective approach to investigating the early life history of a diadromous fish: allis shad *Alosa alosa* (L.) in the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. *Journal of Fish Biology* **78**: 946-960.

Maitland, P.S., Hatton-Ellis, T.W. 2003. *Ecology of the Allis and Twaite Shad*. English Nature, Peterborough. Ecology Series. No. 3. 30 pp.

NMFS (National Marine Fisheries Service). 2012. River herring climate change workshop report. Report to the National Marine Fisheries Service, Northeast Regional Office December 27, 2012. 60 pp.

Petersen, J.H., Hinrichsen, R.A., Gadomski, D.M., Feil, D.H., Rondorf, D.W. 2003. American Shad in the Columbia River. *American Fisheries Society Symposium* **35**: 141-155.

Schoonoord, M.P., Maitland, P.S. 1983. Some Methods of Marking Larval Lampreys (Petromyzonidae). *Fish. Mgmt* **14** : 33-38.

Tissot, L., Souchon, Y. 2008. Etat des connaissances sur les preferences thermiques des principalesespèces de poissons des eaux continentales françaises. CEMAGREF Lyon, Version 1.0. 40pp.

Tissot, L., Souchon, Y. 2010. Synthèse des tolerances thermiques des principals espèces de poisons des rivières et fleuves de plaine de l'ouest européen. *Hydroécol. Appl.* **Tome 17** : 17-76.

Table des matières

Résumé	2
Abstract	2
Liste des tableaux	3
Introduction	4
Matériel et méthode	7
1. Recherche bibliographique	
2. Choix des seuils de tolérance	11
2. Synthèse bibliographique	12
1. La grande alose (Alosa alosa)	12
Phase de migration vers les sites de reproduction	12
2. Période du frai	12
3. Stade embryonnaire	12
4. Stade larvaire	12
2. L'alose feinte (<i>Alosa fallax</i>)	13
1. Phase de migration	
2. Ponte	
3. Stade juvénile	
•	
4. Adultes	13
3. L'alose savoureuse (<i>Alosa sapidissima</i>)	14
1. Phase estuarienne	14
2. Période du frai	14

3.	Œufs et larves
4.	Stade juvenile dans le fleuve /habitat estuarien
5.	Stade juvenile avancé/stade adulte marin
4.	La lamproie marine (Petromyzon marinus)
1.	Phase de migration
2.	Période du frai
3.	Embryons et larves
4.	Adultes
3. Se	euils de tolérance retenus
1.	La grande alose (Alosa alosa)
2.	L'alose feinte (Alosa fallax)
3.	L'alose savoureuse (Alosa sapidissima)
4.	La lamproie marine (Petromyzon marinus)
Conclu	asion
Référe	nces bibliographiques
Ouvraș	ges consultés
Table	des matières
Annex	es38

Annexes

Annexe 1 : Tableau récapitulatif des données (et références) issues de la recherche bibliographique concernant la grande alose

Espèce	Stade de vie		Toléran	ice ther	Tolérance thermique (°C)		Températures létales (°C)		Oxygèn	Oxygène dissous (mg/L)	mg/L)		핊		Loca	Localisation	Commentaire	Références
		Min		Max Ir	Opt Max Inhibition Autre	_	Min	Max	Min	Max Stress Létale Min Optimum Max Létal	Létale	Min	Optimum	Max	Rivière	Pays		
	of a citation	10.5		23	10-11										Aulne	Bretagne		Acolas et al., 2006
	reproduction								5						 Scheldt	Pays-Bas et Belgique		Maes <i>et al.</i> , 2007
Alosa alosa	Fraie	13		11. 23 (R	13.9-14°C (Reproduct ion)										Aulne	Bretagne		Acolas <i>et al.</i> , 2006
	Embryon	15		27													Incubation des œufs Expériences de Jahoratoire	Charles <i>et al.</i> , 2010
		18															Eclosion des œufs	Lochet et al., 2008
	Larve	15		27			10	32									Expériences de	Charles <i>et al.</i> , 2010

Aprahamian, 1988 Bruslé, 2013 Bruslé, 2013 Références Bruslé. 2013 Seuil en dessous duquel les individus migrent vers la mer Commentaire Annexe 1 : Tableau récapitulairif des données (et références) issues de la recherche bibliographique concernant l'alose feinte

Espèce Stade de vie Min Optimale Max Inhibitior Autre Min Max Min Max Stress Létale Min Optimum Max Létal Rivière Pays

Migration anadrome 10,5-12.3

Annexe 1 : Tableau récapitulairif des données (et références) issues de la recherche bibliographique concernant l'alose feinte

Localisation

Localisation

Localisation

Pays

Migration anadrome 3 : Seven Grande-Bretagne 2 19 Migration catadrome Juvénile Alosa fallax

Maes et al., 2008

Annexe 1 : Tableau récapitulatif des données (et références) issues de la recherche bibliographique concernant l'alose savoureuse

ce Stade de vie	Tolérance Tolérance Min Opt Max	ournees for references issues or at accine to bindigapingte concentrant arose servourense Tolerance thermique (Températures félales (°C) Oxygène dissous (mg/L) pH Min Dott Max Min Opt Max Inhibition Autre Min Max Stress Létale Min Detimul Max	Températures Min	létales (°C)	Oxygène dissous (r	mg/L) Létale Min	pł Dptimun M	ا اax Létal	Lo Rivière	Localisation Pays	Commentaire	Références	
Stress im tempéra	portant portures ent tures ent eint 6°C.	Stress important pour une augmentation de températures entre l'eau de mer et l'eau douce atteint 6°C. Une différence de 14°C est létale.										Leggett and O'Boyle, 1976	
12	21	<12 (arrêt partiel)										Jones <i>et al.</i> ., 1978	
22 19 et (22 (en 1968) et 14.8 (en 1969)											Marcy, 1976	
14	21											Facey, and Van Dan Awda, 1086	
80	26										Limites extérieures	acey and van Den Ayre, 1900	
2	23								í	:	Lors de la migration		
16.5	21.5	2 0							Rivière	Caroline du Nord (USA)	Pic de migration	Leggett and Whitney, 1972 Leggett, 1976	
80	26											Walburg and Nichols, 1967; Stier	
8	14-20 26											Stier and Crance 1985	
14	24.5	5							Rivière Delaware			Ross et al. , 1993	
	4-5								Rivière Saint	New Brunswick		Jessop, 1975	
		8	2	3.5 (effets					Rivière			Miller et al., 1982	
4				subletaux)					Delaware			Chittenden: 1973	
- 00	30											Walburg and Nichols, 1967; Bradford et al., 1968; Stier and	
	17					ဖ		6				Crance, 1985; Ross et al. 1993 Leim. 1924	
15.5	26.6	9				,						Legget and Whitney, 1972	
			6 >						Rivière			Facey and Van den Avyle, 1986	
					2-2.5				Connecticut		LC50	Marcy, 1976	
					6 10				Rivière Neuse	Caroline du Nord (USA)		Hawkins, 1979	
					10.5				Rivières Mattaponi et Pamunkev	Virginie (USA)			
						6.5		75	Î			Bilkovic et al 2002	
						9						Klauda, 1994	
						5.5		. 5 <5.2 (LD50)	i			Bradford <i>et al.</i> , 1968	
10	27	. >27			3.5				Rivière Columbia			Bradford <i>et al</i> ., 1968	
13	26.2	2		>29					Rivière Delaware			Ross et al. , 1993	
10	15-25											Stier and Crance, 1985	
15.5	26.5	2				9		6				Leim, 1924	
		,	6 >									Facey and Van den Avyle, 1986	
					29	6.7	65	6.6				Klauda <i>et al.</i> , 1991 Van Den Avyle 1986	
					8.1	6.5		9.3	Rivières Mattaponi et Pamunkey	Virginie (USA)		Bilkovic, 2000	
	+						>7	T				Leach and Houde, 1999	
	28.5										Plus fort taux de croissance lors d'expérience de laboratoire	Limburg, 1996	
2		6 (effets négatifs)										Facey and Van den Avyle, 1986	

Moss, 1970	Crance, 1985	Stier and Crance, 1985	Marcy et al., 1972	Horton and Bridges, 1973	Mackenzie et al., 1985	Leggett 1976; O'Leary and Kynard 1986	Marcy, 1976	Watson 1970	Leggett and Whitney 1972; O'Leary and Kynard 1986	Neves and Depres 1979; Boreman 1981	Chittenden and Westman 1967	Chesapeake Bay Program 1988	Miller et al., 1982 et 1994	Chittenden, 1973	Backman and Ross, 1990	Leggett and Whitney, 1972	Neves and Depres, 1979	State of California - Department of
		Stie	2	Horte	Ma			uo					Mille					State of (
						Début de migration	Début de migration	Début de migration	Pic de migration	Pic de migration	Fin de migration	Fin de migration			Arrêt de l'alimentation	Le lond de la côte	Près du fond	
			Rivière Connecticut	Rivière Neuse		Rivière Connecticut	Rivière Connecticut	Rivière Connecticut			Rivière Delaware	Rivière Delaware						
																		5.2
																		9.5
																		5.5
													<2					
													2	2.5-3				
ter une ssus de la eront les ssible						19	23-26	18.3	16	15.1	8.3	8.3			6 ×			
Les individus peuvent supporter une augmentation de 1 à 4°C au-dessus de k température ambiante mais éviteront less températures extrêmes si possible températures extrêmes si possible				34-35														
vidus peuv on de 1 à e ambian itures extr	3.9	5 35	30													18	15	
Les individus peuvent supporter une augmentation de 1 à 4°C au-dessus de la température ambiante mais éviteront les températures extrêmes si possible	15.5.23.9	3 10-25	10		8											13	3 7-13	
					Juvénile											Juvénile	avancé/Adulte	marin

Annexe 1 : Tableau récapitulatif des données (et références) issues de la recherche bibliographique concernant la lamprole marine

Espèce	Stade de vie		Tolé	rance thermique	(°C)		Tempéra	atures létales (°C)		Oxygène di	ssous (mg/L)				н		Local	isation	Commentaire	Références
Espece	Stade de vie	Min	Opt	Max	Inhibition	Autre	Min	Max	Min	Max	Stress	Létale	Min	Optimum	Max	Létal	Rivière	Pavs	Commentaire	References
		3-4																		Applegate, 1950
	Migration		10-18.3																	Morman, 1979
	-	10		18																Maitland, 2003
		15		19														Irlande		Igoe et al., 2004
		15		18																Bird et al., 1994
		- 11		25																Maitland, 2003
	Fraie		14-18														Grands Lacs			Scott et Crossman, 1973
						>26											Grands Lacs		Fraie observée	Manion et Hanson, 1980
			17-19																	Beamish et Potter, 1975
		10	13-16	17													Pacifique			Brumo, 2006
		15		25															Eclosion des œufs ; Expériences de laboratoire	McCauley, 1963
		12		26															Eclosion des œufs (extrêmes) : Expériences de laboratoire	McCauley, 1963
		- 11		15			<7												Développement embryonnaire : Expériences de laboratoire	Rodriguez-Muñoz R et al "20
		19		23															Developpement emoryonnaire , expenences de laboratoire	Rodriguez-indrioz R et al .,2
	Embryon	12.8	18.4	15.5													Grands Lacs		Développement embryonnaire	Plavis. 1971
		21.1	10.4	23.9													Grands Lacs			Fig. 1971
omyzon marinus		18.6		24.2													Occueoc	Michigan (USA)	Développement embryonnaire	Applegate, 1950
omyzon marmus		16.1		261													Ocqueoc	Micrigan (GSA)	Développement embryonnaire (extrêmes)	Appregate, 1950
		10-11.7																	Développement lent	Manion et Hanson, 1980
								>30												Mccauley, 1963
								28.3												Macey et Potter, 1978
								31.4												Beamish et Potter, 1975
			10-19																	Reynolds et Casterlin, 197
	Ammocète		15.6-21.1																	Meyer et howell, 1973
	Ammocete	17.8		21.8															Niche thermique ; Expériences de laboratoire	
			20.8																En été ; Expériences de laboratoire	Holmes et Lin, 1994
			16.8																En hiver : Expériences de laboratoire	
			10-14																Activité maximale	Thomas, 1962
														6			Grands Lacs			Morman et al., 1980
			20																Rythme de croissance pour des individus de 10-30 g	
			15																Rythme de croissance pour des individus de 30-90 g	
	Adulte					10 (rythme de														Farmer et al., 1977
		4			1	croissance	1	1	l	1	1				l	1	1	1	Rythme de croissance pour des individus de toute taille	
						intermédiaire)													,	