

Influence de la température sur les premiers stades de vie de trois espèces de poissons dulcicoles : étude de la survie et de la plasticité phénotypique

Emilie Réalis-Doyelle

▶ **To cite this version:**

Emilie Réalis-Doyelle. Influence de la température sur les premiers stades de vie de trois espèces de poissons dulcicoles : étude de la survie et de la plasticité phénotypique. Sciences agricoles. Université de Lorraine, 2016. Français. NNT : 2016LORR0272 . tel-01540861

HAL Id: tel-01540861
https://theses.hal.science/tel-01540861

Submitted on 16 Jun 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Université de Lorraine

Ecole doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits Environnement (RP2E)

Unité de Recherche Animal Fonctionnalités des Produits Animaux (UR AFPA)

THESE

Présentée à l'Université de Lorraine pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université de Lorraine

Discipline : Sciences Agronomiques

Présentée et soutenue publiquement par

Emilie Réalis-Doyelle

27 Juin 2016

Influence de la température sur les premiers stades de vie de trois espèces de poissons dulcicoles : étude de la survie et de la plasticité phénotypique

RAPPORTEURS :

Agnès Bardonnet	Directrice de recherche Inra/UPPA, Saint-Pée-sur-Nivelle
Guy Claireaux	Professeur LEMAR, Université Bretagne Occidentale, Brest

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Pierre Joly	Professeur CNRS, UMR 5023 – LEHNA, Université Lyon 1, Lyon
Nicolas Poulet	Chargé de recherche, ONEMA, Paris
Pascal Fontaine	Professeur, Université de Lorraine, Nancy (Directeur)
Fabrice Teletchea	Maître de conférences, Université de Lorraine, Nancy (Co-directeur)
Alain Pasquet	Chargé de recherche CNRS, Université de Lorraine, Nancy

Remerciements

Ce travail de thèse a été réalisé dans l'unité de recherche Domestication en Aquaculture Continentale. Je tiens à remercier Pascal Fontaine, directeur-adjoint de l'unité et directeur de ma thèse pour les moyens mis à ma disposition pour mener à bien ce travail. Merci également pour tes relectures et ton aide dans les moments difficiles.

Je remercie également Fabrice Teletchea qui m'a encadré pendant ce travail malgré un emploi du temps chargé. Merci de m'avoir fait profiter de ta rigueur ainsi que de ta compétence scientifique.

De chaleureux remerciements à Alain Pasquet, sans qui cette thèse aurait été bien triste. Mille mercis pour ta bonne humeur, ta disponibilité, tes conseils avisés qui m'ont permis de structurer ma cervelle. Merci pour ta patience, tes explications (elles resteront à jamais gravées) et tes encouragements dans les périodes difficiles. La liste serait longue, alors, tout simplement merci beaucoup…

Je tiens à remercier les membres du jury pour m'avoir fait l'honneur de relire et d'avoir consacré de leur temps à l'évaluation de ce manuscrit. Ils savent le travail qu'il représente, la passion que l'on y met, l'enthousiasme que l'on y injecte, le temps que l'on y consacre. Je souhaite à ce titre, remercier Madame Agnès Bardonnet et Monsieur Guy Claireaux qui m'ont fait l'honneur d'être les rapporteurs de ma thèse, ainsi que Messieurs Nicolas Poulet et Pierre Joly d'avoir pris le temps d'étudier mon manuscrit en tant qu'examinateur.

A nos partenaires pour la fourniture du matériel biologique : le Domaine de Lindre et plus spécialement Dominique Bouchet ; l'institut INBO en Belgique et M. Daniel De Charleroy.

Je tiens également à remercier Enric Gisbert pour son aide précieuse et nos discussions scientifiques.

Je remercie également les membres de l'équipe DAC et particulièrement Daniel Krauss pour nos discussions du dimanche matin et Patricia Erndt pour sa bonne humeur. Je n'oublie pas non plus mes collègues de bureau avec qui nous avons partagé les montagnes russes de nos thèses respectives, heureusement les *granolas* ® existent, « *c'est pas faux* ». Une pensée particulière pour Tatiana avec qui j'ai partagé de nombreux weekends. Un

remerciement particulier à Sana qui est devenue une amie et avec qui j'ai partagé de nombreux cafés et hamburgers, Gwen ne t'oubliera pas…

Parce que le parcours permettant de réaliser une thèse ne se fait pas sans des rencontres déterminantes, je voudrais remercier des personnes qui m'ont aidées et données le goût de la recherche, des personnes qui représentent des modèles de chercheurs à mes yeux. Une conférence déterminante qui assure l'intérêt porté à ce monde qu'est la recherche, des années d'acculturation qui apportent un enrichissement intense, des discussions engagées sur des sujets que seuls des passionnés apprécieront, des échanges dont le bénéfice apporte à chacun la possibilité d'offrir et de recevoir la connaissance. C'est donc naturellement que je tiens à remercier Madame Jacqueline Goy, Messieurs Stéphane Gasparini et Benoit Sautour.

Et enfin parce que la sphère familiale reste fondamentale.

Un immense merci à mon mari, Gabriel Réalis à qui je dédie cette thèse. Merci d'avoir supporté bien souvent ma fatigue, ma mauvaise humeur et géré mes absences en bien des occasions. Merci également pour ton soutien, tes encouragements dans les moments de doute et ta patience, car trois ans c'est très long et les creux de vagues nombreux. Cette thèse n'aurait pu avoir lieu sans toi à mes côtés. Alors, encore merci pour ton soutien et ton enthousiasme pour mes travaux.

Et un dernier petit mot pour mes deux soleils, Cassandra et Maéline, qui elles aussi ont supporté mes absences et ma fatigue, elles ont été mon oxygène dans les moments de doute.

Table des matières

Remerciements 2

Résumé 7

Abstract 8

Liste des figures 9

Liste des tableaux 13

Avant-propos 14

Contexte scientifique 15

1 - Changement climatique 16

1.1. Aux échelles globale et française 16

1.2. Modélisation de l'impact du réchauffement climatique sur les poissons dulcicoles de France métropolitaine 19

2 - Thermotolérance et plasticité phénotypique 24

2.1. Tolérance thermique 24

2.2. Plasticité phénotypique 27

Synthèse bibliographique 29

3 - Effet de la température sur les premiers stades de vie des poissons 30

3.1. Impact de la température au cours de la période embryonnaire 30

3.1.1. Définition de la période embryonnaire 30

3.1.2. Effets sur la survie 31

3.1.3. Effets sur le temps de développement 31

3.1.4. Effets sur l'utilisation des réserves vitellines 34

3.2. Impact de la température au cours de la période larvaire 35

3.2.1. Définition de la période larvaire 35

3.2.2. Effets sur la survie 36

3.2.3. Effets sur la taille 37

3.2.4. Effets sur les malformations des larves 40

3.3. Conclusion 41

Choix des espèces étudiées 42

4 - Choix des espèces 43

Objectif *48*
5 - Objectifs de la thèse 49
Matériels et méthodes *51*
6 - Matériels 52
6.1. Description des structures expérimentales 52
6.2. Description du matériel biologique 55
6.2.1. Origine des œufs de truite commune *55*
6.2.2. Origine des œufs de brochet *57*
6.2.3. Origine des œufs de carpe commune *57*
7 - Méthodes 59
7.1. Choix des températures 59
7.2. Echantillonnage 59
7.3. Variables et paramètres étudiés sur les trois espèces 60
7.3.1. Taux de fécondation *60*
7.3.2. Temps de développement *61*
7.3.3. Taux de survie *61*
7.3.4. Analyses morphométriques *62*
i. Sur les œufs 62
ii. Sur les larves 63
7.3.5. Pourcentage de malformation *64*
7.3.6. Typologie des malformations *64*
7.3.7. Mesures de la composition élémentaire et détermination du contenu énergétique du corps et du sac vitellin des larves *66*
7.4. Bilan des mesures et analyses effectuées 67
8 - Analyses statistiques 68
Résultats *69*
9 – Résultats 70
Chapitre 1: La truite commune 71
Strong effects of temperature on the early life stages of a cold stenothermal fish species, brown trout (*Salmo trutta* L.) 73
Chapitre 2: Le brochet 102
Effects of temperature on the survival and development of the early life stages of Northern pike (*Esox lucius*) 104

Chapitre 3: La carpe commune 136

Effects of temperature on the survival rate and development of common carp (Cyprinus carpio) during the endogenous feeding period. 138

Discussion et Conclusion 164

10 – Discussion et conclusion 165

10.1. Comparaison entre espèces 165

10.1.1 Effet de la température sur le temps de développement 165

10.1.2. Effet de la température sur la survie 169

i. Effet de la température sur la survie selon les périodes 169

ii. Effet de la température sur la survie globale 171

10.1.3. Effet de la température sur la taille des larves 173

i. Taille des larves à l'éclosion 173

ii. Effet de la température sur la taille des larves à l'émergence et lors de la première prise alimentaire 176

10.1.4. Effet de la température sur le contenu énergétique 176

i. Durant la période d'alimentation endogène 177

ii. Utilisation de l'énergie durant la période P1 178

iii. Utilisation de l'énergie durant les périodes P2 et P3 178

10.2. Possibles conséquences écologiques 183

10.2.1 Sur le recrutement des populations 183

10.2.2 Possible décalage temporel entre les larves et leurs proies 184

10.3. Perspectives de l'étude 186

Références bibliographiques 188

Valorisation scientifique 203

Résumé

D’après le dernier rapport du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), le réchauffement climatique devrait se poursuivre au cours du siècle prochain. La température atmosphérique moyenne pourrait augmenter de 0,3°C à 4,8°C avec des valeurs extrêmes allant de 1°C à 6°C en 2100. Ces changements de température auront des conséquences directes et indirectes sur l’ensemble de la biodiversité et plus particulièrement sur les poissons qui sont des animaux poïkilothermes.

Dans cette étude, trois espèces ont été choisies en prenant en compte leur stratégie de reproduction et leur différence de tolérance thermique : la truite commune (*Salmo trutta*), le brochet (*Esox lucius*) et la carpe commune (*Cyprinus carpio*). Nous avons, pour chacune des trois espèces, appliqué les mêmes différences de température par rapport à leur température de référence (-4, -2, Tref, +2, +4°C) et étudié les effets sur la survie et le développement des embryons et des larves au cours de l’ensemble de la période d’alimentation endogène.

Ce travail a confirmé la loi générale de l’impact de la température sur la période d’incubation (Q_{10} ~3). La truite commune montre une forte diminution de sa survie lors d’une augmentation de quatre degrés, néanmoins les larves survivantes sont plus grandes et ont un contenu énergétique plus important. La survie des larves de brochet augmente avec la température, ces larves sont les plus grandes et leur contenu énergétique est plus important à la température la plus élevée. La survie de la carpe n’est pas affectée par la température ; néanmoins les larves élevées à basse température sont les plus petites et présentent un faible contenu énergétique. Les résultats de survie pour les premiers stades de vie sont en concordance avec les modélisations des aires de répartition actuelle. Dans le futur, la prise en compte de la niche thermique théorique des premiers stades de vie pourrait permettre d’affiner les prévisions des aires de répartition.

Mots clés: Température, premiers stades de vie, traits de vie.

Abstract

According to the latest report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), global warming is expected to continue over the next century, the average temperature could increase by 0.3 ° C to 4.8 ° C with extreme values ranging from 1 ° C to 6 ° C by 2100. These temperature changes will have direct and indirect consequences on the overall biodiversity and specifically fish which are poikilotherms.

In this study three species were selected taking into account their reproductive strategy and their thermal tolerance: brown trout (*Salmo trutta*), pike (*Esox lucius*) and common carp (*Cyprinus carpio*). We have applied for all three species the same temperature range of from their referential temperature (-4, -2, Tref °C, +2, + 4 ° C). To carry out this study, we investigated biological traits related to survival and development during the endogenous feeding period.

This work confirmed the general law of the impact of temperature during incubation phase (Q10 ~ 3). For brown trout, the results show a collapse of its population with an increase of four degrees; nevertheless surviving larvae were the longest and had a more energetic content. The survival rate of pike larvae increased when temperature increased, these larvae were the longest and the had more energetic content. The survival of the carp was not affected by temperature; nevertheless, at the lowest temperature (16°C), the larvae were smaller and had a lower energetic content. The survival results for the early stages of life are an agreement with the current distribution models. In view of this study the theoretical thermal niche species of early live stage should be undertaken to continue to refine prediction models from range.

Keywords: Temperature, early life stage, life traits.

Liste des figures

Figure 1: Évolution de la température moyenne à l'échelle du globe, fondée sur la moyenne de tous les modèles pour les deux scénarii extrêmes RCP : RCP2,6 (à gauche) et RCP8,5 (à droite). Les couleurs pleines indiquent les zones caractérisées par un degré de cohérence entre les modèles très élevés (pôle nord pour le RCP2,6 et continents africain, américain et asiatique pour le RCP8,5), les couleurs avec des points blancs indiquent les zones caractérisées par un degré de cohérence élevé (66 %), les zones grises sont celles caractérisées par des changements divergents (entourant le pôle sud et l'Alaska pour le RCP2,6 et l'Alaska pour le RCP8,5). Les couleurs hachurées indiquent les zones caractérisées par un changement faible ou nul, bien que des changements significatifs puissent être enregistrés à des échelles de temps plus courtes (saisons, mois ou jours). Ces modélisations utilisent des données de modèle issues des scénarii RCP2,6 et 8,5: les données de variations de température vont de 0,06 à 11,71°C (modifiée d'après GIEC, 2014b). 17

Figure 2: Simulations climatiques selon les deux scénarii (RCP4,5 et RCP8,5) pour la France métropolitaine et l'horizon temporel (2071-2100) avec une période de référence (1976-2005). Réalisées grâce au modèle : Météo France Aladin CNRM/2014 à partir de la période de référence (site internet : http://www.drias-climat.fr). 19

Figure 3: Distributions prédites de trois espèces de poissons dulcicoles (*Salmo trutta*, *Esox lucius*, *Barbus barbus*) pour la période 1976-2005 et la période 2051-2080. Les distributions prédites sont issues du modèle HadCM3 x A1FI (D'après Buisson, 2009). 21

Figure 4: Représentation pour 32 espèces de poissons d'eau douce de l'évolution potentielle de leur aire de répartition. Les espèces sont classées sur cette figure en fonction de leur proximité phylogénétique. Le cercle de couleur bleu indique la prévision à la limite basse de l'altitude des aires de répartition. Le cercle rouge indique la prévision à la limite haute de l'altitude des aires de répartition. Les camemberts rouges représentent l'importance du changement d'aire de répartition du au changement climatique (plus la couleur est foncée et plus le changement sera important). Les branches du diagramme représentent la reconstruction phylogénétique des liens entre les espèces depuis le permien à nos jours ; plus les branches sont foncées plus l'impact du changement climatique a été important sur la répartition des espèces (D'après Comte et al., 2014). 22

Figure 5: Représentation schématique de l'effet de la température sur la survie et le comportement de stress des poissons. (a) Effet de l'acclimatation et (b) Amplitude de gamme de température tolérée par l'organisme (D'après Tissot et Souchon, 2010). 26

Figure 6: a) Courbe théorique de performance relative en fonction de la température corporelle d'un organisme ectotherme. Lorsque la température augmente, la performance augmente également jusqu'à atteindre la température (Topt) où la performance est maximale

(Pmax). Au-dessus et en dessous de cette température, la performance diminue rapidement jusqu'à ce qu'elle devienne nulle (à CTmax et Ct min). Ici la Perf 80 représente le cas ou la performance relative est supérieure ou égale à 80% du maximum (Modifié d'après Huey et Stevenson, 1979, Angilletta et al., 2002 et Reeve, 2015). b) Courbes montrant la réponse d'une espèce sténotherme en bleu et d'une espèce eurytherme en orange, par rapport à une espèce mésotherme en noir. (D'après Reeve, 2015). 28

Figure 7: Principaux stades biologiques de la fécondation jusqu'à la première prise alimentaire chez un poisson téléostéen (modifié d'après Kamler, 2002). 30

Figure 8: Temps d'incubation pour 65 espèces de poisson d'eau douce en fonction de la température. Chaque point représente une espèce (d'après Teletchea et al., 2009a). 32

Figure 9: Effet de cinq températures (de 4 à 12°C) sur le temps d'incubation des œufs de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) (d'après Swift, 1965). 33

Figure 10: Représentation schématique des proportions relatives du poids du sac vitellin et des tissus par rapport à la masse totale de l'œuf, durant la phase strictement endogène du développement. Fe : fécondation, E : éclosion et Re : absorption totale du sac vitellin (d'après Jaworski et Kamler, 2002). 35

Figure 11: Longueur totale de larves à l'éclosion en fonction de la température d'incubation des œufs (d'après Blaxter, 1992). En rouge, les espèces dont la taille des larves diminue avec une élévation de la température ; en vert les espèces non impactées et en bleu les espèces dont la taille des larves augmente puis diminue lors d'une augmentation de température. 38

Figure 12: Classification de 65 espèces de poisson d'eau douce tempérée fondée sur l'analyse de 29 traits biologiques liés à la reproduction (Teletchea et al., 2009a). 45

Figure 13: Cartes de répartition des trois espèces choisies a) la truite commune (*Salmo trutta*), b) le brochet (*Esox lucius*) et c) la carpe commune (*Cyprinus carpio*) (modifiées d'après Bruslé et Guignard, 2001). 46

Figure 14: Plan des locaux expérimentaux. 52

Figure 15: Photographie de la salle avec les cinq écloseries. Un éclairage LED indépendant a été placé à 110 cm au-dessus de chaque écloserie. 53

Figure 16: Schéma du principe de fonctionnement général d'une écloserie. Les flèches bleues indiquent le sens de circulation de l'eau. 54

Figure 17: Photo d'une clayette. 54

Figure 18: Distribution des pontes obtenues pour les trois espèces dans nos structures expérimentales. Pour chaque espèce, les pontes sont distribuées équitablement au sein d'une clayette. 56

Figure 19: Description des trois périodes étudiées, communes aux trois espèces. Les événements biologiques (éclosion, émergence et première prise alimentaire) ont été définis quand 50% de la population présentent cet état. 60

Figure 20: Description des mesures effectuées sur les larves. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'œil, HSV : hauteur du sac vitellin, LSV : longueur du sac vitellin. Modifié d'après Trabelsi-Zouari (2011). 63

Figure 21: Temps d'incubation pour nos trois espèces en fonction de la température de l'eau. 166

Figure 22 : Temps d'incubation en fonction de la température de l'eau pour 78 espèces dulcicoles (d'après Wood et Mc Donald, 1997). Sur la figure, le diamètre moyen des œufs (ø) est indiqué par les trois droites qui correspondent à des limites de taille pour les œufs (en mm). Nous avons ajouté les temps d'incubation de nos trois espèces en fonction des températures testées. 167

Figure 23: Temps de développement de la période P2 pour nos trois espèces en fonction de la température de l'eau. 168

Figure 24: Temps de développement de la période P3 pour nos trois espèces en fonction de la température de l'eau. 169

Figure 25 : Représentation des réponses de survie à l'éclosion de nos trois espèces. Les courbes en traits pleins représentent les réponses théoriques des larves à l'éclosion pour nos trois espèces, les courbes en pointillées représentent les résultats de la présente étude sur la survie à l'éclosion : a) la truite commune (données de tolérance thermique pour les larves issues de Lahnsteiner (2012)), b) le brochet (données de tolérance thermique pour les larves issues de Scott et Crossman (1973) et de Siefert et al. (1973)), c) la carpe commune (données de tolérance thermique pour les larves issues de Herzig et Winkler (1986)). 172

Figure 26 : Relation entre la longueur totale des larves à l'éclosion de 13 espèces de poissons et leur température d'incubation. Neuf espèces présentent une diminution de leur taille à l'éclosion lors d'une augmentation de température (en rouge), deux espèces montrent une diminution de leur taille lors d'une augmentation ou d'une diminution de température (bleu foncé) et 1 espèce ne montre pas de variation de sa taille à l'éclosion (en vert) (d'après

Blaxter, 1992). Sur cette figure nous avons ajouté nos trois espèces : la truite commune en bleu clair, le brochet en violet et la carpe commune en rose..... 175

Figure 27: Courbe théorique représentant la longueur totale des larves à l'éclosion en fonction de la température. Lorsque la température augmente, la longueur totale augmente jusqu'à une température optimale (Topt) où cette longueur est maximale (Pmax). Au-dessus et en dessous de cette température, la longueur diminue rapidement jusqu'à des températures minimale et maximale (CTmax et CTmin) (d'après Reeve, 2015). Sur cette figure nous avons positionné nos trois espèces (la truite commune en bleu, le brochet en violet et la carpe commune en rose) en fonction des températures testées pour chacune d'elles. 175

Figure 28: Hypothèse du «Match Mis-match» suggérant que la plupart de la variabilité dans les recrutements des populations de poissons dépend du chevauchement temporel entre la première prise alimentaire des larves et la présence des proies (d'après Peck et al., 2012). Les courbes bleue et rouge représentent l'abondance des œufs (bleue) et larves du prédateur (rouge). Les deux courbes vertes représentent l'abondance de la ressource (proies) en fonction du gradient temporel (axe des abscisses). Les zones hachurées représentent la période où il y a adéquation temporelle entre le prédateur et sa ressource (proies), lorsque la zone hachurée est importante il y a Match. En revanche, lorsque la zone hachurée est peu importante ou inexistante, il y a non adéquation temporelle entre le prédateur et sa ressource, c'est le Mis-match. 185

Liste des tableaux

Tableau 1: Synthèse des différentes gammes de tolérance thermique (°C) établies pour nos trois espèces en fonction des principales phases de leur cycle de vie. Les températures indiquées aux extrémités des crochets sont les températures létales inférieure et supérieure, les températures indiquées à l'intérieur des crochets sont les valeurs de survie optimales. 50

Tableau 2: Nom des organismes et personnes au sein de ces structures avec lesquelles nous avons travaillé pour obtenir les œufs des trois espèces étudiées dans cette thèse. 58

Tableau 3: Points de prélèvements effectués sur les trois espèces étudiées. 60

Tableau 4: Principales malformations décrites par Afonso et al. (2000), et Holm et al. (2005). L'ensemble des photos proviennent de Jezierska et al. (2000) lors d'une expérience réalisée sur de larves de carpe commune soumises à différentes concentrations de plomb et de cuivre. 65

Tableau 5: Bilan de l'ensemble des mesures et analyses effectuées pour chaque espèce. F : fécondation ; O : stade oeillé ; E : éclosion ; EM : émergence ; PPA : première prise alimentaire. 67

Tableau 6: Consommation énergétique en nombre de joules par jour et par individu (J/Jours/Ind) pour nos trois espèces aux différentes températures testées par période (CP1 : fécondation-éclosion ; CP2 : éclosion-émergence et CP3 : émergence-première prise alimentaire) et durant l'ensemble de la période endogène (fécondation-première prise alimentaire, CE). 181

Tableau 7: Efficience d'utilisation de la réserve vitelline pour la croissance en pourcentage pour nos trois espèces aux différentes températures testées par période (Kii P1: fécondation-éclosion ; Kii P2: éclosion-émergence et Kii P3: émergence-première prise alimentaire) et durant l'ensemble de la période endogène (Ke: fécondation-première prise alimentaire). Néanmoins, nous pouvons émettre des réserves sur le calcul de KiiP3 car les larves ont recu 1 dose de nourriture 24h avant le prélévement sans que celui-ci ne soit mesurable par individu. 182

Avant-propos

D'après les experts du GIEC, la température moyenne de l'air à la surface de la terre devrait augmenter entre 0,3°C et 4,8°C d'ici 2100 (GIEC, 2014a). Cette augmentation de la température va avoir des impacts directs et indirects sur la biodiversité, notamment pour les animaux ectothermes, comme les poissons (Roessig et al., 2004 ; Welcomme et al., 2010). Dans ce contexte, la faune piscicole française a fait l'objet de modélisations visant à prédire les modifications des aires de répartition d'une trentaine d'espèces (Buisson et Grenouillet, 2009 ; Buisson, 2009). Ces études de modélisation s'appuient uniquement sur la présence/absence des adultes dans le milieu naturel, ne prenant donc pas en compte les premiers stades de vie, qui sont parmi les plus sensibles à la température (Rombough, 1996 ; Teletchea et al., 2007 ; Pörtner et Peck, 2010 ; Tissot et Souchon, 2010). Aussi, l'ONEMA (Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques) a financé un projet de recherche dans lequel s'inscrit la présente thèse qui a pour objectif d'évaluer expérimentalement les effets de la température sur les premiers stades de vie dans le but d'affiner les prévisions des modèles. Trois espèces, ayant des tolérances thermiques très différentes, ont été choisies : la truite commune (*Salmo trutta*), le brochet (*Esox lucius*) et la carpe commune (*Cyprinus carpio*).

Dans ce manuscrit, l'introduction a pour objectif de décrire les principaux effets liés au réchauffement climatique sur la biologie des premiers stades de vie. La partie matériels et méthodes présente les structures expérimentales utilisées, ainsi que les différents paramètres étudiés. Les résultats obtenus sur chacune des trois espèces font l'objet d'un chapitre par espèce et sont présentés sous forme d'articles scientifiques (paru ou en préparation). Enfin, dans la discussion générale, les données sont comparées entre les espèces et aux données issues de la littérature pour tenter de dégager des lois générales de réponse biologique des poissons face aux changements de température. Nous discuterons également des possibles implications de nos résultats et émettrons des perspectives à cette l'étude.

Contexte scientifique



Photo Yannick Ledoré

1 - Changement climatique

1.1. Aux échelles globale et française

Depuis l'époque préindustrielle, la concentration atmosphérique du dioxyde de carbone a augmenté de 40 %, celles du méthane de 150% et celle du protoxyde d'azote de 20% (GIEC, 2013). Ces changements rapides de la composition de l'air ont entraîné une augmentation de sa température de 0,85°C entre 1880 et 2012, une élévation du niveau moyen des océans de 1,9 mm au cours du XX^{ème} siècle, ainsi qu'une réduction des surfaces enneigées et des calottes glaciaires (GIEC, 2013). Ce réchauffement n'est cependant pas homogène à la surface du globe : les régions continentales connaissent un réchauffement plus rapide que les océans, et sur les continents, il est plus important aux latitudes élevées dans l'hémisphère nord (GIEC, 2013). De plus, bien que des politiques de développement durable et d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre (GES) soient actuellement mises en place, les concentrations de GES devraient continuer à augmenter au cours des prochaines décennies, accentuant ainsi les changements climatiques observés au cours du XX^{ème} siècle.

Le GIEC modélise les effets possibles de ce réchauffement climatique à quatre pas de temps différents : à court (2016-2035), moyen (2046-2065), long (2081-2100) et très long terme (2300). Il existe actuellement quatre scénarii de réchauffement climatique, dont les deux scénarii extrêmes sont le RCP2,6 (2,6 correspond à un forçage radiatif de +2,6 W/m^2 = puissance d'un rayonnement électromagnétique de 2,6 par unité de surface ; modèle optimiste) et le RCP8,5 (+8,5 W/m^2 ; modèle pessimiste) (RCP = « Representative Concentration Pathways ou profils représentatifs d'évolution de concentration ») (Moss et al., 2008). Ces scénarii (GIEC, 2013) sont les plus utilisés et prévoient une augmentation moyenne de la température atmosphérique à la surface du globe comprise entre 0,3°C à 4,8°C d'ici 2100 avec une augmentation extrême de 6°C.

Néanmoins, ces scénarii présentent des incertitudes liées à de nombreux phénomènes dont l'augmentation des feux de forêts (dégageant du dioxyde de carbone), le dégel des pergélisols (libérant du méthane), la fonte de la calotte glaciaire (Moss et al., 2008 ; Baptist et al., 2015a) ou l'évolution démographique. A ces incertitudes, viennent s'en ajouter d'autres liées au processus de paramétrage (pondération attribuée aux différentes variables) des modèles et aux approximations numériques. Des modèles de circulation globale ont ainsi été créés pour prendre en compte les processus d'échange entre les compartiments

atmosphérique, océanique, les surfaces terrestres et glaciaires. Néanmoins, ces modèles sont complexes et difficiles à mettre en œuvre en raison de problèmes d'acquisition des données (Baptist et al., 2015a). Pour toutes ces raisons, les modélisations à l'échelle du globe présentent, pour le moment, des résolutions assez faibles, de l'ordre de 300 kilomètres en moyenne, jusqu'à 200 kilomètres pour les plus fines (Baptist et al., 2015b ; http://www.drias-climat.fr). Toutefois, ces modèles permettent d'avoir une vision globale de l'évolution de la température au cours de ce siècle (Figure 1).

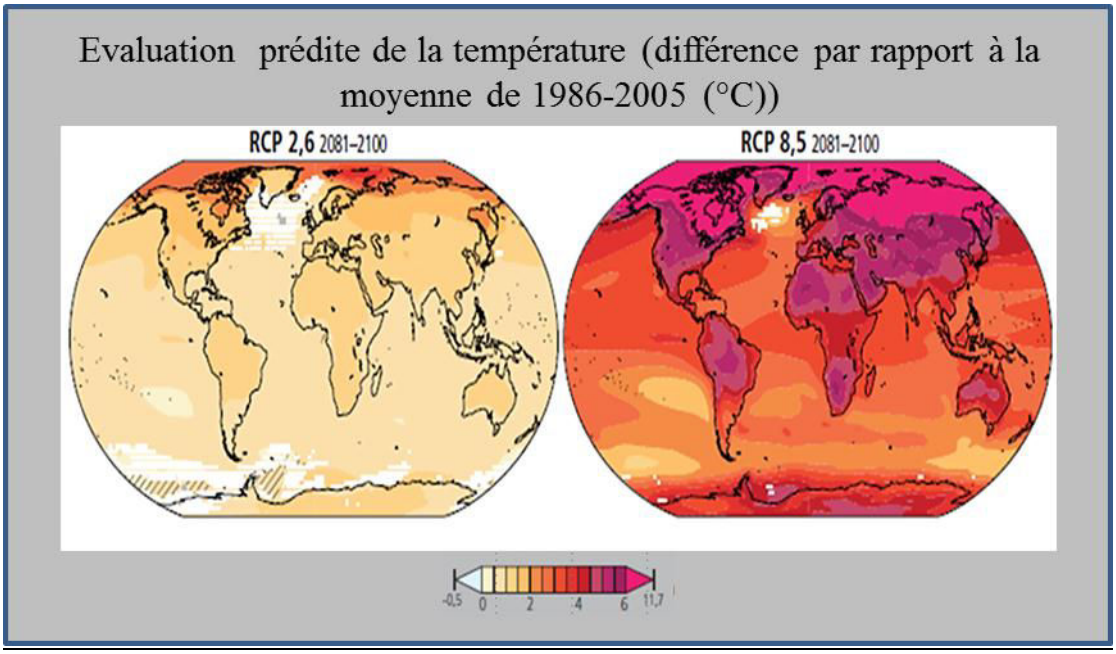


Figure 1: Évolution de la température moyenne à l'échelle du globe, fondée sur la moyenne de tous les modèles pour les deux scénarii extrêmes RCP : RCP2,6 (à gauche) et RCP8,5 (à droite). Les couleurs pleines indiquent les zones caractérisées par un degré de cohérence entre les modèles très élevés (pôle nord pour le RCP2,6 et continents africain, américain et asiatique pour le RCP8,5), les couleurs avec des points blancs indiquent les zones caractérisées par un degré de cohérence élevé (66 %), les zones grises sont celles caractérisées par des changements divergents (entourant le pôle sud et l'Alaska pour le RCP2,6 et l'Alaska pour le RCP8,5). Les couleurs hachurées indiquent les zones caractérisées par un changement faible ou nul, bien que des changements significatifs puissent être enregistrés à des échelles de temps plus courtes (saisons, mois ou jours). Ces modélisations utilisent des données de modèle issues des scénarii RCP2,6 et 8,5: les données de variations de température vont de 0,06 à 11,71°C (modifiée d'après GIEC, 2014b).

A l'échelle du continent européen, les modèles de prévision globale (RCP) (GIEC, 2014b) sont affinés grâce au projet Euro-Cordex qui permet une résolution spatiale de 12Km montrant alors de fortes disparités saisonnières et régionales (http://www.meteofrance.fr/actualites/976576-changement-climatique-premieres-projections-haute-resolution-a-l-echelle-de-l-europe). Ces modèles prévoient une augmentation moyenne

des températures de 1 à 5°C ainsi qu'une intensification des précipitations hivernales au cours du XXI^{ème} siècle. Pour la saison estivale, il est également prévu une augmentation de la fréquence et/ou de l'intensité des vagues de chaleur, phénomènes plus rapides en Europe du Sud qu'en Europe du Nord. Cette dernière zone devrait connaître des précipitations plus intenses.

A l'échelle française, il existe deux types de modèle (ARPEGE-Climat (Météo-France) et IPSL-INERIS/LSCE2014 (Institut Simon Laplace) dit de « régionalisation ») (Baptist et al., 2015b) dont la résolution spatiale est de 8 km. Ces modèles permettent de prendre en compte l'hétérogénéité du réchauffement climatique à l'échelle de la région (Figure 2). Ils prévoient une augmentation de la température ainsi que des évènements extrêmes plus fréquents (vagues de froid et de chaleur, crues) pour le milieu du XXI^{ème} siècle. Des modifications de température pour le milieu du XXI^{ème} siècle sont prévues entre 1 et 2°C pour les régions d'influence Atlantique et Méditerranéenne, et entre 2 et 3°C pour les territoires plus continentaux. En ce qui concerne la fin du XXI^{ème} siècle (2071-2100), les résultats pour le scénario le plus pessimiste (RCP 8,5) montrent une augmentation moyenne comprise entre 3 et 4°C pour la façade nord-ouest, et entre 4 et 5°C pour le reste du territoire. Ces augmentations de température en période hivernale auront notamment pour conséquence une fonte plus rapide et plus massive des glaciers ce qui entrainera certainement des refroidissements locaux des rivières attenantes (Field et al., 2014). De plus, les événements extrêmes tels que des vagues de froid pourront également conduire à des refroidissements locaux (Field et al., 2014).

Cette forte hétérogénéité de l'impact du réchauffement climatique va affecter de façon différente les écosystèmes, et donc leur faune et leur flore. Aussi, des modèles de modification d'aire de répartition ont été développés pour essayer de prédire ces conséquences. Celles-ci seront plus importantes sur les populations d'espèces ectothermes en raison de leur dépendance à la température du milieu. Les poissons dulcicoles étant à 99% ectothermes (Parmesan et Yole, 2003), ils devraient donc subir de nombreuses modifications de leurs aires de répartition.

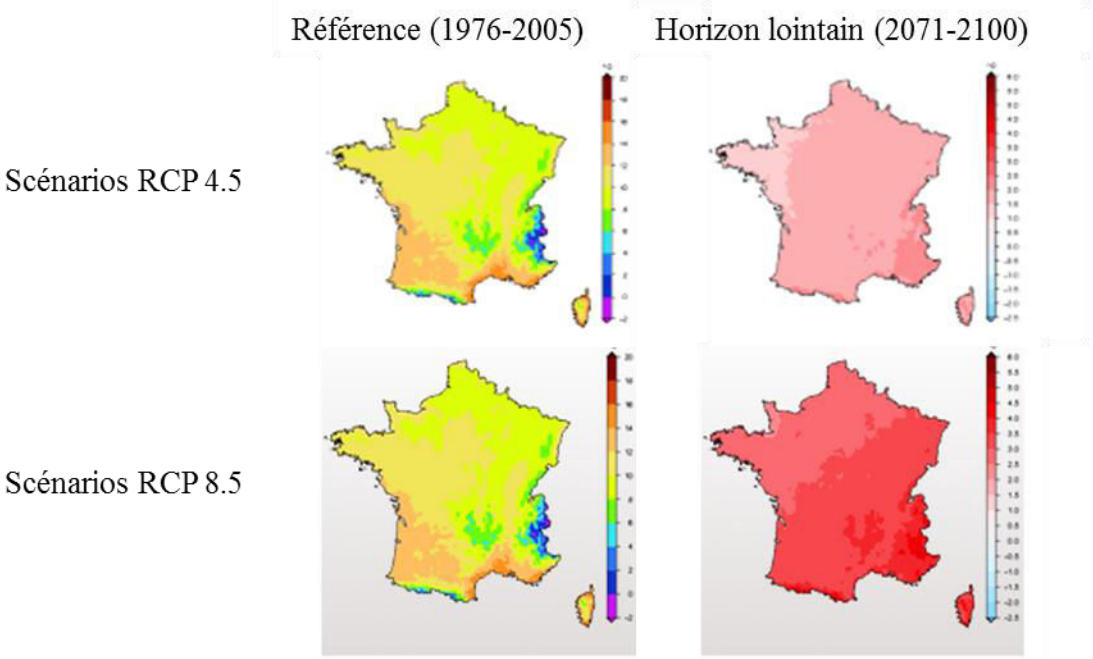


Figure 2: Simulations climatiques selon les deux scénarii (RCP4,5 et RCP8,5) pour la France métropolitaine et l'horizon temporel (2071-2100) avec une période de référence (1976-2005). Réalisées grâce au modèle : Météo France Aladin CNRM/2014 à partir de la période de référence (site internet : http://www.drias-climat.fr).

1.2. Modélisation de l'impact du réchauffement climatique sur les poissons dulcicoles de France métropolitaine

A l'heure actuelle, il existe plusieurs études qui tentent de prévoir l'impact du réchauffement climatique sur la distribution future de la faune aquatique. Elles s'appuient sur deux types de modèle : les modèles statistiques de distribution (SDM = Species Distribution Models) et les modèles mécanistiques.

- **Les modèles statistiques de distribution** d'espèces sont fondés sur des relations empiriques entre la **distribution observée** d'une espèce (présence / absence) et un nombre limité de variables environnementales. Ces modèles permettent de déterminer l'enveloppe bioclimatique de chaque espèce et ainsi de mieux définir leur niche écologique réalisée. Celle-ci correspond à la répartition observée de l'espèce sur le terrain ; elle prend en compte indirectement les interactions biotiques telles que la compétition, la prédation ainsi que des contraintes physiologiques comme la température et la teneur en oxygène. (Buisson, 2009). Les modèles statistiques sont particulièrement appropriés pour évaluer les impacts du changement climatique pour un grand nombre d'espèces (Berry et al., 2002 ; Peterson et al., 2002 ; Thomas et al., 2004 ; Thuiller et al., 2005 ; Levinsky et al., 2007 ; Buisson et Grenouillet, 2009 ; Buisson, 2009). A l'échelle française, Buisson (2009) a

modélisé par SDM la distribution future de 35 espèces de poissons dulcicoles. Pour cette étude, la distribution des espèces était issue de données datant d'une trentaine d'années (Buisson, 2009) provenant de la Banque de Données Milieux Aquatiques et Poisson (BDMAP) de l'ONEMA. Elles ont été obtenues entre mai et octobre (période de basses eaux) durant 30 ans (1961-1990) par pêche électrique sur 1 110 stations en prenant en compte le gradient amont-aval. Parmi les 35 espèces analysées par Buisson (2009), cinq pourraient voir leur aire de répartition diminuer, la perche commune (*Perca fluviatilis*), la truite commune (*Salmo trutta*), le chabot commun (*Cottus gobio)*, le vairon (*Phoxinus phoxinus*) et la lamproie de planer (*Lampetra planeri*). Par exemple, la truite commune est actuellement présente dans 69,9 % des stations (soit 776 sur 1110 stations étudiées), sa distribution future pourrait se réduire en moyenne de 33%, et dans les scénarii les plus pessimistes de 75,9 % (soit 187 stations). Néanmoins, ces espèces pourraient se maintenir ou trouver refuge dans des petits cours d'eau de montagne présentant moins de variations de température (Buisson, 2009). A l'inverse, les 30 autres espèces analysées devraient voir leur aire de répartition augmenter. Le brochet (*Esox lucius*) est présent dans 31,4 % des stations (soit 349 sur 1110 stations étudiées), il pourrait augmenter son aire de répartition de 30 % (soit 453 stations) dans la seconde partie du XXI^{ème} siècle. De même, presque 135 % des stations (soit 716 stations par rapport aux 305 stations actuelles) pourraient être favorables dans le futur au barbeau (*Barbus barbus*) alors que seuls 27,5 % (soit 305 stations sur 1 110 stations étudiées) le sont actuellement (Figure 3).

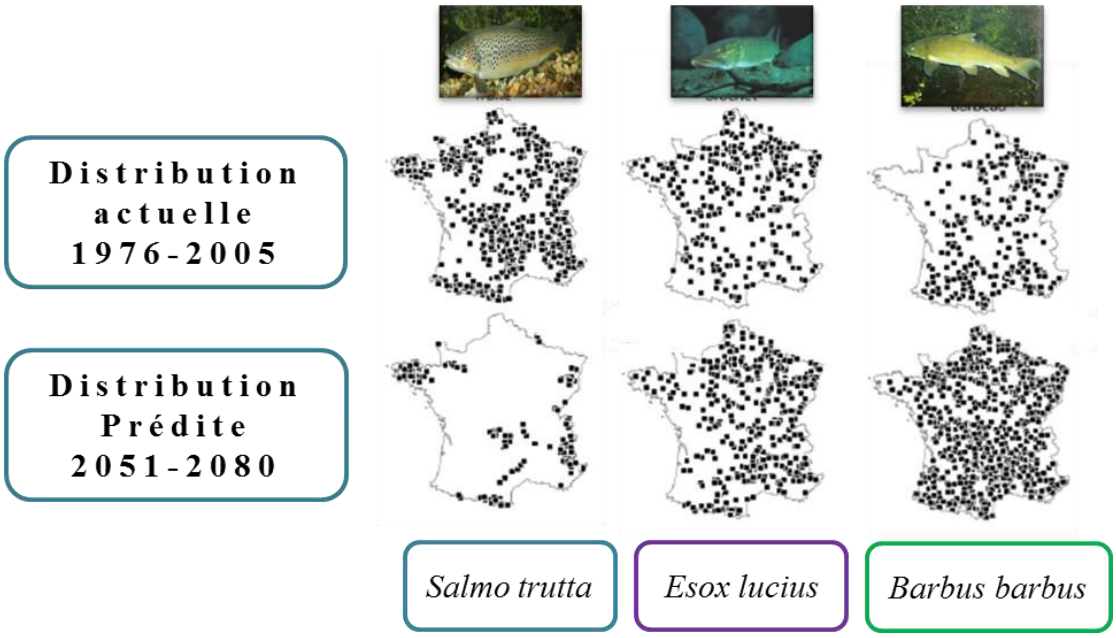


Figure 3: Distributions prédites de trois espèces de poissons dulcicoles (*Salmo trutta*, *Esox lucius*, *Barbus barbus*) pour la période 1976-2005 et la période 2051-2080. Les distributions prédites sont issues du modèle HadCM3 x A1FI (D'après Buisson, 2009).

Cependant, la méthode de modélisation statistique (SDM) comporte de nombreuses faiblesses concernant notamment l'acquisition des données biologiques. En effet, ces modèles ne prédisent que les conséquences d'un changement de température, or la température n'est pas le seul facteur abiotique pouvant influencer la distribution des espèces. Par exemple pour les poissons d'eau douce, des facteurs comme le débit, la mobilisation et le transport sédimentaire ou la fragmentation des habitats agissent également. De plus, les données de terrain (présence / absence des adultes) ne prennent pas en compte les premiers stades de vie qui sont plus sensibles aux modifications de températures que les juvéniles et les adultes (Rombough, 1996 ; Pörtner et Peck, 2010 ; Tissot et Souchon, 2010).

- Les **modèles mécanistiques** tentent d'identifier la niche fondamentale de l'espèce en utilisant les tolérances physiologiques limitant sa distribution (Buisson, 2009). Ils nécessitent de grandes quantités d'information sur la biologie et l'écologie des espèces et sont principalement utilisés pour les espèces invasives (Gallien et al., 2010 ; Poulet, 2012 ; Baptist et al., 2015c).

A l'échelle française, Comte et al. (2014) ont utilisé un modèle mécanistique intégrant des données phylogénétiques pour prédire la distribution future de 32 espèces de poissons dulcicoles. Ce modèle s'appuie sur deux bases de données ONEMA (base de données issues

de pêches électriques pour les périodes 1980 à 1992 et 2003 à 2009) couplées à des prédicteurs climatiques (RCP) ; l'ensemble fait l'objet d'une modélisation de type SDM. Puis à cette première modélisation est ajoutée une classification phylogénétique basée sur des données issues de la biologie moléculaire ainsi que des données issues de la littérature sur le cycle de vie de ces espèces (pour l'adulte : la thermotolérance (IUTL), la température optimale de ponte, le régime alimentaire, la durée de vie, la fécondité, la niche réalisée (indice OMI), la capacité de dispersion (regroupée sous trois indices liés à la mesure des nageoires et à la taille du corps) ; pour les premiers stades de vie: le diamètre des œufs, la taille à l'émergence, le temps d'incubation et les soins parentaux. Ce modèle prévoit, par exemple, pour la truite commune (*Salmo trutta*) une contraction et une diminution à l'altitude la plus basse de son aire de répartition mais ne prévoit pas d'expansion de son aire de répartition à une altitude plus haute. Pour le barbeau (*Barbus barbus*), ce modèle ne prévoit pas d'impact du changement climatique sur son aire de répartition. Pour le brochet (*Esox lucius*) le modèle prévoit une expansion de son aire de répartition à des altitudes plus élevées (Figure 4).

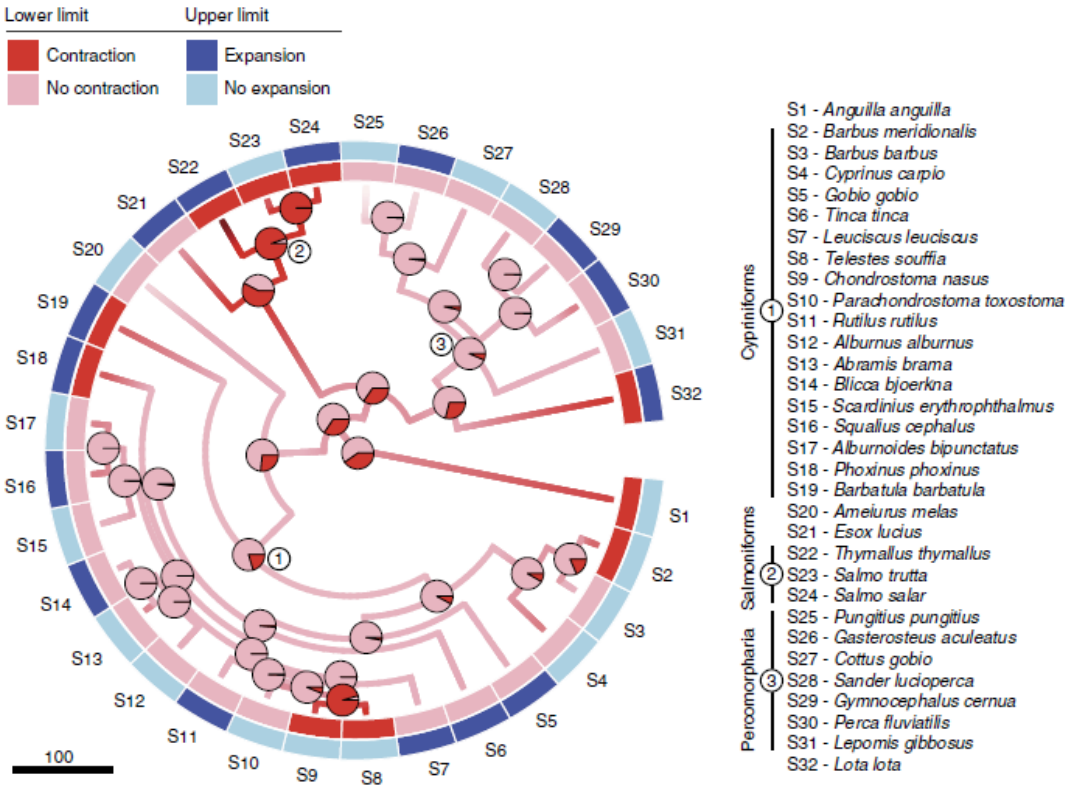


Figure 4: Représentation pour 32 espèces de poissons d'eau douce de l'évolution potentielle de leur aire de répartition. Les espèces sont classées sur cette figure en fonction de leur proximité phylogénétique. Le cercle de couleur bleu indique la prévision à la limite basse de l'altitude des aires de répartition. Le cercle rouge indique la prévision à la limite haute de l'altitude des aires de répartition. Les camemberts rouges représentent l'importance du

changement d'aire de répartition du au changement climatique (plus la couleur est foncée et plus le changement sera important). Les branches du diagramme représentent la reconstruction phylogénétique des liens entre les espèces depuis le permien à nos jours ; plus les branches sont foncées plus l'impact du changement climatique a été important sur la répartition des espèces (D'après Comte et al., 2014).

Néanmoins, ces modèles font également l'objet de critiques, notamment du fait de l'utilisation de la température de l'air comme substitut de la température de l'eau, même si les deux sont étroitement liées (Cassie, 2006). En effet, des informations sur les microclimats pourraient fournir des estimations plus précises sur la sensibilité thermique des espèces et ainsi affiner les prédictions des changements de distribution (Comte et al., 2014). Comte et al. (2014) suggèrent que la prédiction de certaines extinctions peut être masquée à cause d'un biais méthodologique dû à l'influence de l'environnement sur des microclimats. De plus, ces modèles ne prennent pas en compte la fluctuation des débits et la fragmentation possible (naturelle ou anthropique) des habitats qui pourraient limiter la distribution des espèces (Däuble et al., 2003). De même, de probables modifications phénologiques ne sont pas prises en compte ainsi que les comportements de fuite et d'occupation de la colonne d'eau (Comte et al., 2014 ; Sunday et al., 2014).

En conclusion quel que soit le modèle de prédiction de modification des aires de répartition en fonction du changement climatique (dans la gamme des variations de température prévues par le GIEC), l'acquisition de nouvelles données biologiques sur l'ensemble du cycle de vie semble nécessaire pour affiner ces modèles. Les premiers stades vie devraient faire l'objet d'une attention particulière en raison du peu de données actuellement disponibles et du fait que leur thermotolérance est souvent moins élevée que celle des juvéniles ou des adultes (Cossins et Bowler, 1987 ; Rombough, 1996 ; 2011).

Aussi, le principal objectif de la thèse est d'évaluer l'impact de la température, dans la gamme de variation prévue par le GIEC, sur les premiers stades de vie d'espèces de poissons dulcicoles.

2 - Thermotolérance et plasticité phénotypique

2.1. Tolérance thermique

La thermotolérance, quel que soit le stade de vie de l'animal, est la zone thermique dans laquelle la survie du poisson est théoriquement assurée et le comportement de stress ne se manifeste pas (Tissot et Souchon, 2010). Néanmoins, le poisson peut subir des chocs thermiques au sein de cette zone et avoir ses fonctions physiologiques altérées, cette zone ne peut donc être définit que sur de courte période (un jour à quelques jours) (Tissot et Souchon, 2010). En outre, si cette zone de tolérance est dépassée, le poisson va entrer dans une zone de résistance, et subi alors un stress thermique, sans aboutir à de grave dommage ou avec un taux de survie élevé. Le stress thermique va induire trois phases de comportements successives (Elliott, 1981).

1- Le poisson sera réticent à s'alimenter, il va subir de brusques séquences d'agitation, une perte d'équilibre, une défécation et de rapides mouvements respiratoires. Néanmoins, si le poisson est réintroduit dans de l'eau plus fraîche et oxygénée, il ne meurt pas.

2- Le poisson sera immobile avec de brusques mais faibles mouvements de nage, il flottera sur le côté, il va également changer de couleur et sa fréquence cardiaque augmentera. Néanmoins, si le poisson est réintroduit dans de l'eau plus fraîche et oxygénée, il ne meurt pas.

3- Le poisson aura des mouvements restreints uniquement visibles au niveau des opercules, des nageoires et des yeux. La phase trois conduit à la mort.

Pour déterminer la thermotolérance, deux méthodes existent : la méthode de la température critique (CT) et la méthode de la température létale (ILT et UILT), aboutissant à des tempértures différentes du fait de conditions expérimentales différentes (Tissot et Souchon, 2010).

**La méthode de la température critique (CT)*

Cette méthode va permettre de déterminer deux températures CTmax (lors d'une augmentation de la température) et CTMin (lors d'une diminution de la température) qui vont encadrer la zone de thermotolérance. Afin de déterminer ces deux températures, un groupe de poisson est acclimaté à une température donnée, puis progressivement la température sera

augmentée ou diminuée. Ces variations progressives de températures (soit diminution, soit augmentation) s'arrêteront quand le groupe de poisson présentera un comportement de stress de phase 1 ou 2. Les critères de stress choisis à l'intérieur de ces phases 1 et 2 dépendront des auteurs, ainsi certains arrêteront l'expérimentation lors de spasmes musculaires violents (Matthews et Maness, 1979), d'une perte de l'équilibre (Watenpaugh et al., 1985) ou d'une ouverture des opercules (Middaugh et al., 1975), dans tous les cas le stress engendré lors de cette expérimentation est réversible, il n'y a donc pas d'effet létal (Tissot et Souchon, 2010).

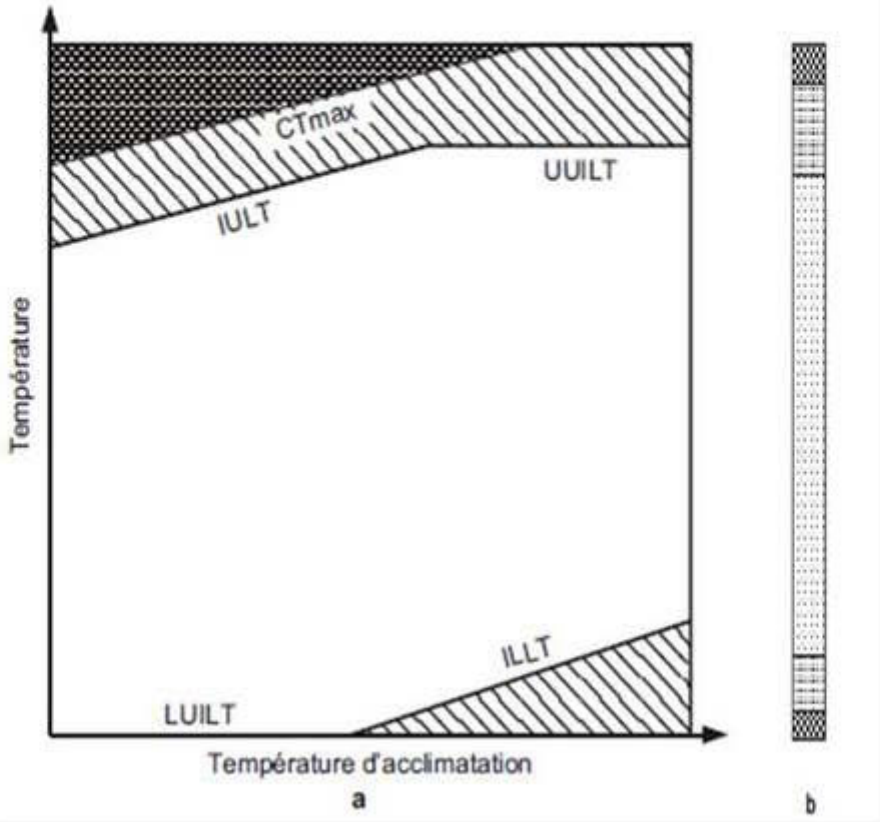
**La méthode de la température létale (ILT et UILT)*

Cette méthode est historiquement la plus ancienne et la plus répandue (Bliss, 1937 ; Fry et al., 1942). Cette méthode permet de déterminer deux températures létales pour une proportion donnée de poisson en un temps donné suite à un choc thermique.

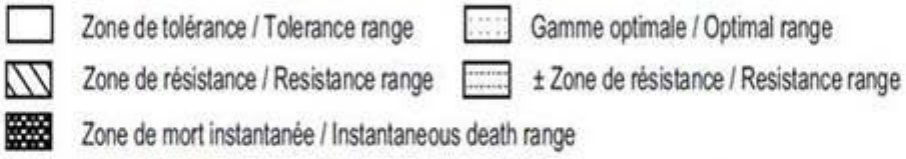
Pour la détermination des températures létales ILT (Incipient Lethal Temperature), un lot de poisson est acclimaté à une température donnée puis est brutalement transféré dans une eau plus froide ou plus chaude durant un temps déterminé (24, 72 ou 96 heures), la proportion de poissons morts est alors mesurée. Puis, par un traitement statistique, la température létale sera déterminée par la proportion de poissons morts durant une durée d'exposition donnée. Par exemple la TL50,24 est la température létale pour 50 % du lot testé après 24 heures (Tissot et Souchon, 2010).

La méthode de détermination des températures létales UILT (Ultimate Incipient Lethal Temperature), détermine également la température à laquelle une proportion donnée de poisson meurt en en un temps donné (comme précédemment ILT). La différence entre la méthode UILT est que cette derniére n'acclimate pas le lot de poisson à une température donnée.

Dans la présente étude, nous ne déterminerons pas de températures critiques ou létales. Nous avons mené nos œufs progressivement à la température souhaitée, pour ensuite la stabilisée durant le développement embryo-larvaire. Néanmoins, pour discuter de nos résultats et de leur porté écologique nous nous appuierons sur les températures létales émissent par la littérature.



- *IULT (Incipient Upper Lethal Temperature)* : Température la plus élevée où est observé 50% de mortalité après acclimatation.
- *ILLT (Incipient Lower Lethal Temperature)* : Température la plus basse où est observé 50% de mortalité après acclimatation.
- *UUILT (Upper Ultimate Incipient Lethal Temperature)* : Température de tolérance la plus élevée qui n'est pas augmentée avec l'acclimatation.
- *LUILT (Lower Ultimate Incipient Lethal Temperature)* : Température de tolérance la plus basse qui n'est pas augmentée avec l'acclimatation.
- *CT max* : Température sublétale ou le poisson subit de nombreux troubles musculaires (mouvements désordonnés, spasmes musculaires..) néanmoins les effets sont réversibles.



Zone de tolérance : Zone dans laquelle le comportement de stress ne se manifeste pas et où la survie du poisson est théoriquement assurée
Zone de résistance : zone dans laquelle le poisson va subir le stress thermique sans subir de graves dommages ou avec un taux de survie élevé.

Figure 5: Représentation schématique de l'effet de la température sur la survie et le comportement de stress des poissons. (a) Effet de l'acclimatation et (b) Amplitude de gamme de température tolérée par l'organisme (D'après Tissot et Souchon, 2010).

2.2. Plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique peut être définie comme la capacité d'un génotype, sous différentes contraintes environnementales, à exprimer différents phénotypes (Pigliucci, 2001 ; Gibert, 2012). Cette plasticité peut concerner des traits morphologiques, physiologiques et comportementaux. Ici, la valeur d'un trait va être mesurée en fonction de la température (Figure 6a). Au sein de la zone de tolérance thermique, la valeur d'un trait peut être représentée par une courbe en cloche nommée courbe de performance thermique (TPC) (Huey et Stevenson, 1979). Cette courbe montre un optimum (opt) représentant la température optimale (Topt) pour laquelle l'individu exprimera une performance maximale (Pmax) (Gilchrist, 1995 ; Reeve, 2015) ainsi que deux minimums qui correspondront aux températures critiques minimale (CTmin) et maximale (CTmax). Certains auteurs peuvent également fixer une zone de performance 80% (Perf 80) dans laquelle la performance relative est supérieure ou égale à 80% du maximum (Angilletta et al., 2002). Les courbes qui s'étendent sur une plage de température relativement étroite (entre CTmin et CTmax) sont indicatrices d'espèces spécialistes thermiquement nommées alors sténothermes alors que celles qui couvrent une plage de température plus large seraient indicatrices de généralistes thermiques nommées eurythermes (Reeve, 2015) (Figure 6b). Ainsi, en fonction de la largeur de leur zone de tolérance thermique et de leur performance relative optimale, les variations de températures vont impacter différement la performance relative de variables morphologiques, physiologiques et comportementales de chaque espèce. De plus, nous pouvons faire l'hypothèse que si nous nous situons sur les parties descendantes de la courbe (à droite ou à gauche de l'optimum), la valeur du trait sera diminuée.

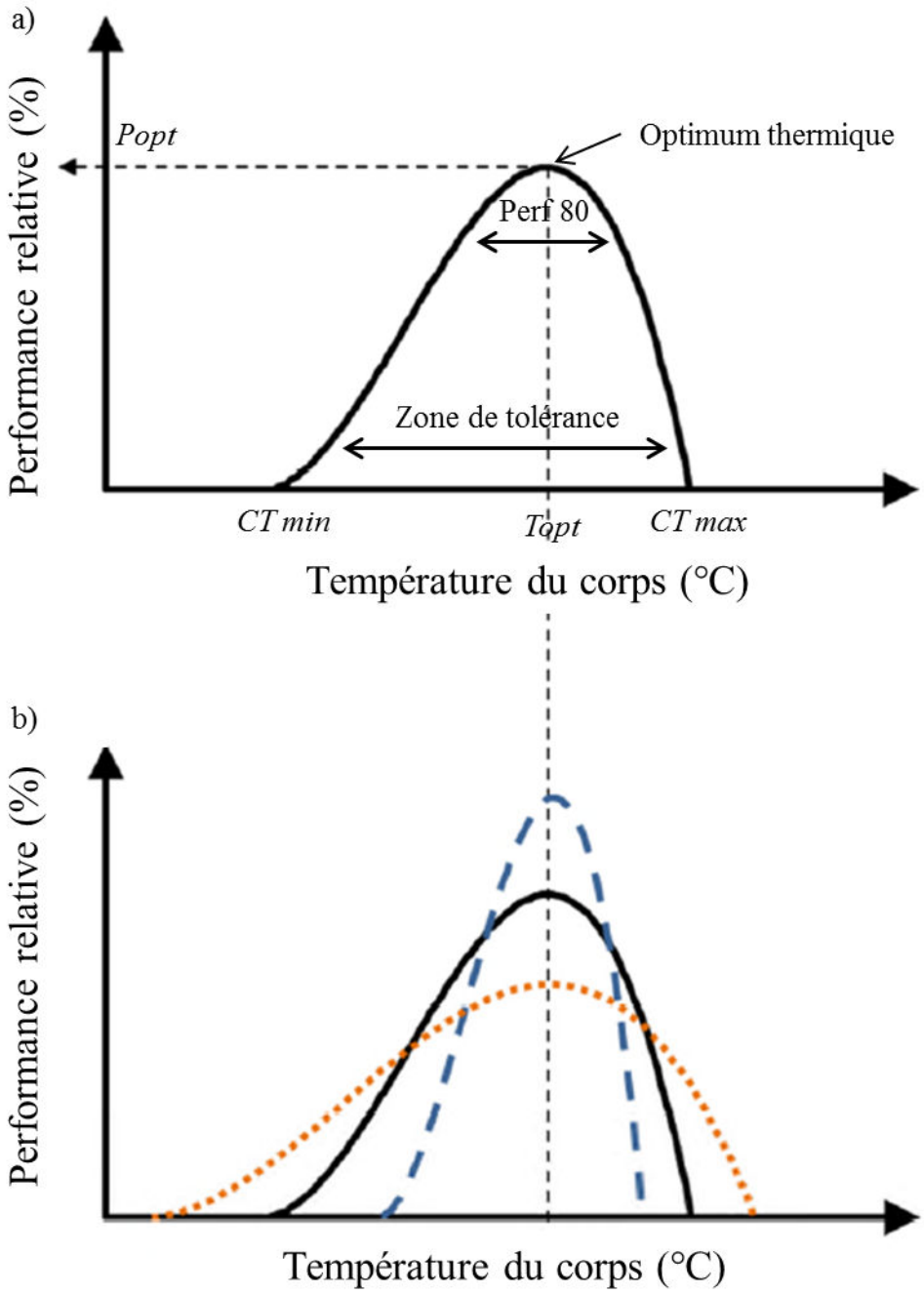


Figure 6: a) Courbe théorique de performance relative en fonction de la température corporelle d'un organisme ectotherme. Lorsque la température augmente, la performance augmente également jusqu'à atteindre la température (Topt) où la performance est maximale (Pmax). Au-dessus et en dessous de cette température, la performance diminue rapidement jusqu'à ce qu'elle devienne nulle (à CTmax et Ct min). Ici la Perf 80 représente le cas ou la performance relative est supérieure ou égale à 80% du maximum (Modifié d'après Huey et Stevenson, 1979, Angilletta et al., 2002 et Reeve, 2015). b) Courbes montrant la réponse d'une espèce sténotherme en bleu et d'une espèce eurytherme en orange, par rapport à une espèce mésotherme en noir. (D'après Reeve, 2015).

Synthèse bibliographique



Photo Yannick Ledoré

3 - Effet de la température sur les premiers stades de vie des poissons

Le cycle de vie d'un poisson téléostéen est généralement découpé en quatre principales périodes : l'embryon, la larve, le juvénile et l'adulte (Balon, 1984 ; Kamler, 2002). Dans cette thèse nous nous focaliserons sur la période embryo-larvaire (Figure 7).

3.1. Impact de la température au cours de la période embryonnaire

3.1.1. Définition de la période embryonnaire

La période embryonnaire n'a pas de définition claire à l'heure actuelle (Balon, 1984 ; Kováč et Copp, 1999 ; Kamler, 2002 ; Urho, 2002). En effet, soit les auteurs considèrent la période embryonnaire comme allant de la fécondation à l'éclosion (Korwin-Kossakowski, 2008), soit ils la considèrent comme allant de la fécondation à la première prise alimentaire (Peňáz, 1983). Durant cette étude, nous avons considéré la période embryonnaire comme allant de la fécondation à l'éclosion, tout en étant conscient que d'un point de vue du développement, l'éclosion ne correspond pas à un stade biologique défini (Peňáz, 1983 ; Teletchea et Fontaine, 2010). Néanmoins, d'un point de vue écologique, physiologique et comportemental, celui-ci est un stade biologique majeur (Osse et Van den Boogaart, 1995 ; Kamler, 2002). Durant la période embryonnaire, l'embryon est dans l'œuf et va subir « passivement » les effets de la température et des autres facteurs abiotiques (Burt et al., 2001 ; Kamler, 2002).

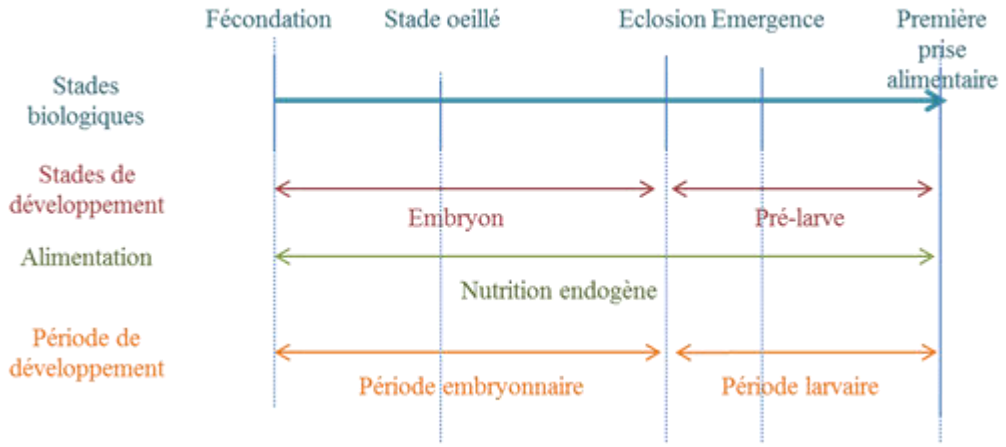


Figure 7: Principaux stades biologiques de la fécondation jusqu'à la première prise alimentaire chez un poisson téléostéen (modifié d'après Kamler, 2002).

3.1.2. Effets sur la survie

Le principal trait écologique négativement impacté, lors d'étude sur la variation de la température en dehors de la gamme de tolérance thermique, est la survie (Treasurer, 1983 ; Pepin et al., 1997 ; Loffler et al., 2008 ; Peck et al., 2012 ; Meeuwig et al., 2013). Quelques synthèses récentes ont été réalisées sur la tolérance thermique des espèces de poissons dulcicoles de France métropolitaine (Tissot et Souchon, 2010 ; Réalis-Doyelle et Teletchea, 2016) et mettent en évidence que les espèces sténothermes froides comme la lote (*Lota lota*) (3,0°C), le lavaret (*Coregonus lavaretus*) (5,3°C), l'omble-chevalier (*Salvelinus alpinus*) (5,5°C), l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) (6,0°C), le saumon Atlantique (*Salmo salar*) (6,5°C), le huchon (*Hucho hucho*) (7,5°C), et la truite commune (*Salmo trutta*) (7,5°C) seront les plus impactées par une augmentation de température. A contrario, les espèces eurythermes chaudes, comme les carassins (*Carassius carassius*) (21,5°C), la perche-soleil (*Lepomis gibbosus*) (22,5°C), la tanche (*Tinca tinca*) (22,5°C), le silure glane (*Silurus glanis*) (22,5°C) et le poisson-chat (*Ameiurus melas*) (23,5°C), ne seront probablement pas impactées par une hausse de la température ainsi que les espèces mésothermes dont la température (optimale) d'incubation est comprise entre 10 et 20°C (Teletchea et al., 2009b), comprenant notamment des cyprinidés et des percidés.

En outre, Hayes (1949) a émis l'hypothèse qu'une hausse de mortalité lors d'une augmentation de température serait due à l'asphyxie liée au faible taux de diffusion de l'oxygène à travers le chorion (du à une diminution de la pression partielle en oxygène diminuant le flux trans-chorion). La mortalité pourrait également être une conséquence indirecte de l'élévation de température car cette dernière favoriserait l'apparition de maladies, comme chez la truite apache (*Oncorhynchus gilae apache*) où la plus forte mortalité à 15°C pourrait être liée à un stress plus important qui rendrait les poissons plus vulnérables à un champignon (*Saprolegnia sp*) (Recsetar et Bonar, 2013).

3.1.3. Effets sur le temps de développement

La durée d'incubation des œufs est exprimée en heures ou en jours et correspond au temps nécessaire entre la fertilisation et l'éclosion de 50% des larves. Par exemple, pour le brochet, la durée de l'incubation est de 10 à 12 jours à 11,5°C ce qui correspond à 115 et 140 degré-jours (Dorier, 1938). Cette dernière donnée est très variable pour les espèces dulcicoles (Kamler, 2002). Aussi, Kamler (2002) propose d'estimer la durée d'incubation en prenant en

compte les températures d'incubation (t) et de développement minimale (t0) en fonction de la durée du temps de développement (τ), les degrés jours sont alors nommés degrés jours efficaces (D° eff). Kamler (2002) formalise les degrés jours efficaces par la formule ci-dessous :

Degrés jours efficaces = τ (t - t0) = b-1 (b = constante décrite pour chaque espèce).

L'impact de la température sur la durée d'incubation est un phénomène largement référencé chez les poissons, il apparaît que celui-ci est inversement proportionnel à la température de l'eau (Kamler, 2002 ; Peck et al., 2012). Ainsi, les espèces ayant une température optimale d'incubation élevée comme la tanche (*Tinca tinca*) (66 heures à 22,5°C), le silure glane (*Silurus glanis*) (66 heures à 22,5°C) et la perche-soleil (*Lepomis gibbosus*) (72 heures à 22,5°C) ont un temps d'incubation plus court que les espèces incubant à des températures plus froides comme le lavaret (*Coregonus lavaretus*) (87,5 jours à 5,3°C), le saumon Atlantique (*Salmo salar*) (87,5 jours à 6,5°C) et l'omble-chevalier (*Salvelinus alpinus*) (90 jours à 5,5°C) (Teletchea et al., 2007). Cette relation a déjà été établie au niveau interspécifique pour des espèces marines (Pepin, 1991 ; Pauly et Pullin, 1998 ; Peck et al., 2012) et dulcicoles, et montre une relation de type exponentiel (Figure 8).

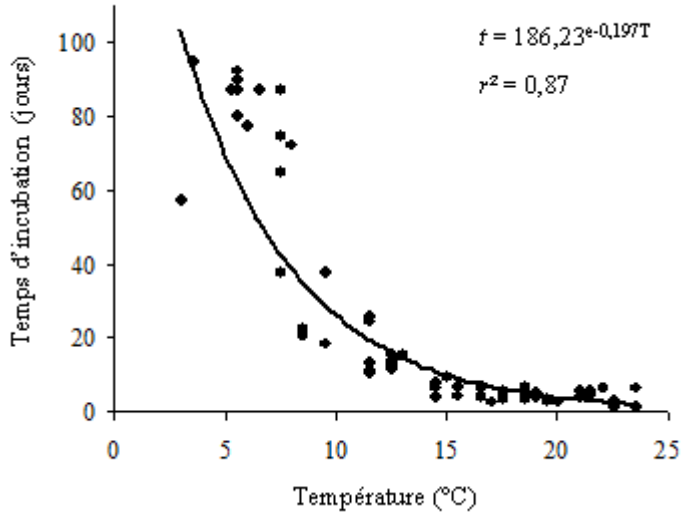


Figure 8: Temps d'incubation pour 65 espèces de poisson d'eau douce en fonction de la température. Chaque point représente une espèce (d'après Teletchea et al., 2009a).

Au niveau intraspécifique, il est communément décrit qu'une diminution de la température va allonger le temps d'incubation et qu'à contrario une augmentation de la température va le raccourcir, comme chez la perche commune (*Perca fluviatilis*) (Neuman et al., 1996), la brème commune (*Abramis brama L.*) (Kucharczyk et al., 1997), la truite commune (*Salmo trutta*) (Ojanguren et Braña, 2003 ; Lahnsteiner, 2012), l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) (Martell et al., 2005), le sandre (*Sander lucioperca*) (Loffler et al., 2008 ; Ott et al., 2012), la lote d'eau douce (*Lota lota maculosa*) (Barron et al., 2012), le brochet (*Esox lucius*) (Trabelsi et al., 2012) ou l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) (Figure 9, Swift, 1965).

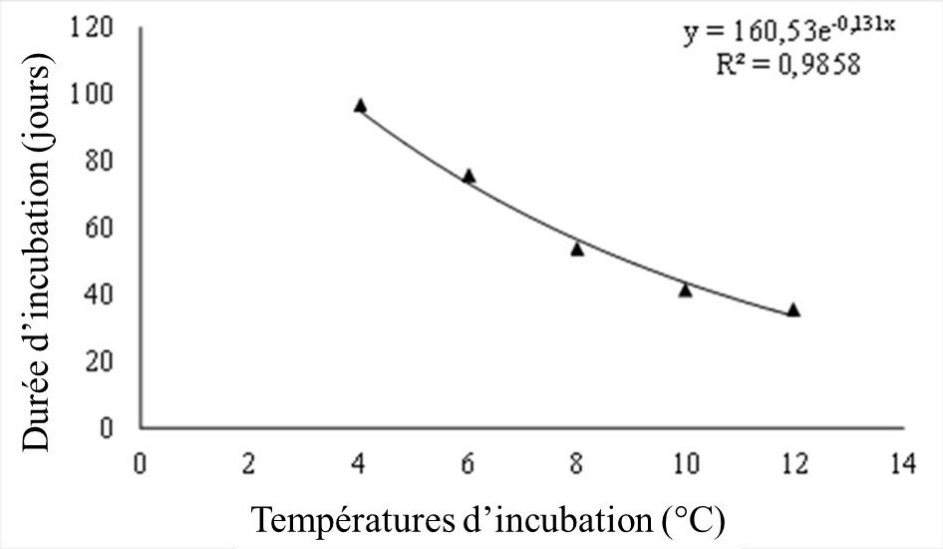


Figure 9: Effet de cinq températures (de 4 à 12°C) sur le temps d'incubation des œufs de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) (d'après Swift, 1965).

Cette relation entre la durée d'incubation et la température serait liée à l'accélération de la division cellulaire réduisant ainsi le temps entre chaque stade biologique de développement (Gray, 1928 ; Blaxter, 1992 ; Kamler, 1992 ; Jaroszewska et Dabrowski, 2010). Par exemple, Gorodilov (1996) observe chez le saumon Atlantique (*Salmo salar*), durant les premières divisions cellulaires, une accélération du développement (taux ontogénique) suite à une augmentation de la température, puis cette division ralentit et revient dans la « norme » pour les stades ultérieurs. Cette observation est également réalisée par Keckeis et al. (2000) qui observent que la vitesse de développement est dépendante de la température et du stade de développement. Cela rejoint de nombreux auteurs qui observent

que le développement ontogénique[1] est uniforme (loi de l'équiproportionalité respectée) en fonction de la température entre le stade œillé et l'éclosion (Detlaf et Detlaf, 1960 ; Ryzhkov, 1976 ; Peňáz, 1983 ; Shelton et Rothbard, 1993 ; Kamler et al., 1998). Néanmoins, cette relation entre la température et le temps de développement n'est vrai que dans la gamme de tolérance thermique (Kucharczyk et al., 1997). Par exemple, chez la brème commune (*Abramis brama*), la vitesse de développement augmente avec la température, mais diminue quand celle-ci atteint la limite supérieure de tolérance thermique (29,9°C) (Kucharczyk et al., 1997). Pour conclure, il semblerait que l'impact de la température suive une loi générale entre la fécondation et l'éclosion pour l'ensemble des espèces dulcicoles et marine dans la limite de leur tolérance thermique.

3.1.4. Effets sur l'utilisation des réserves vitellines

La reserve vitelline durant la période endogéne est la principale source d'énergie pour la larve (Figure 10). L'énergie de cette derniére est attribuée à 60% pour la croissance (Needham, 1931 ; Finn et Fyhn, 2010), à 20% pour la respiration, à 15% pour les autres activités métaboliques et 5% sont perdus sous forme de déchets. La température va directement impacter le métabolisme du fait que ces animaux ne régulent pas leur température. Ainsi, lors d'une augmentation de la température, le métabolisme et les besoins physiologiques (respirations, maintenance) seront augmentés, ce qui induira une consommation plus rapide de la réserve vitelline (Johnston et McLay, 1997 ; Pepin et al., 1997 ; Galloway et al., 1998 ; Ojanguren et Braña, 2003 ; Jaroszewska et Dabrowski, 2010). Cette consommation plus rapide a été mise en évidence, notamment chez le maquereau (*Scomber scombrus*), où le taux d'absorption de la réserve vitelline a augmenté de 1,29 mm^3 /jour à 17,8°C alors qu'il était de 0,39 mm^3/ jour à 8,6°C (Mendiola et al., 2007). Cette augmentation a eu deux conséquences, un temps d'épuissement de la réserve vitelline plus court (8,6 jour à 8,6°C *vs* 4,5 jours à 17,8°C) et une diminution de l'énergie allouée à la croissance. Cette diminution de la croissance serait due à une augmentation de l'allocation de l'énergie à la respiration et au métabolisme (Gray, 1928 ; Wood, 1932 ; Pepin, 1991). Ainsi, la larve qui va éclore lors d'une augmentation de température devrait être plus petite (Wood, 1932 ; Pepin et al., 1997 ; Johnston et McLay, 1997 ; Galloway et al., 1998 ; Peterson et al., 2001 ; Ojanguren et Braña, 2003).

[1] Le taux ontogénique : $V = \tau^{-1}$, en $jours^{-1}$ (Kamler, 2002)

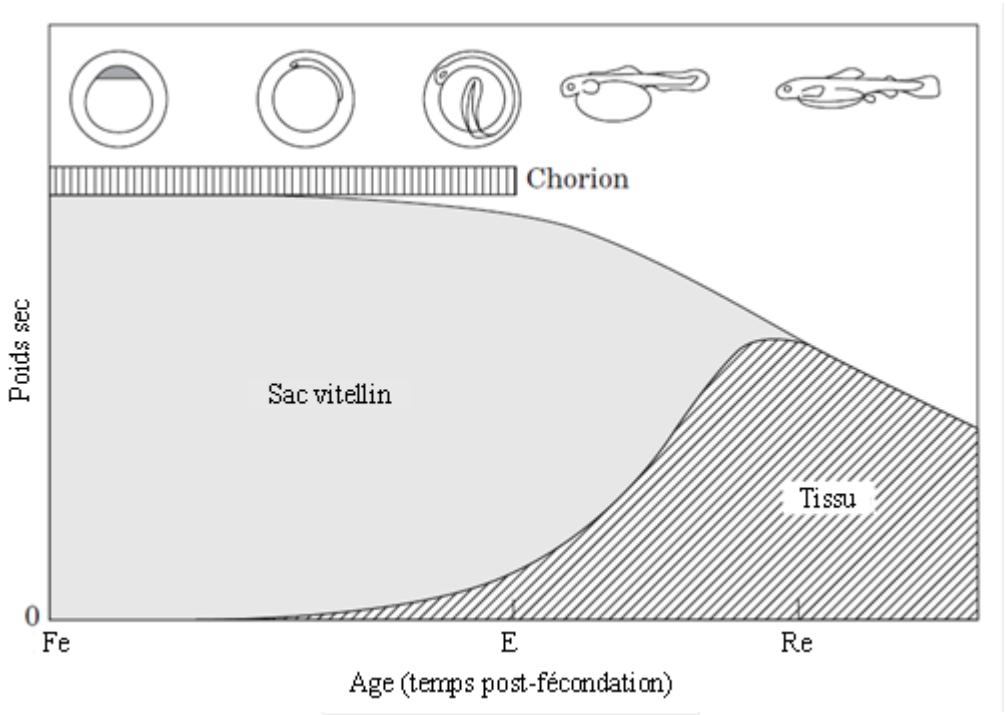


Figure 10: Représentation schématique des proportions relatives du poids du sac vitellin et des tissus par rapport à la masse totale de l'œuf, durant la phase strictement endogène du développement. Fe : fécondation, E : éclosion et Re : absorption totale du sac vitellin (d'après Jaworski et Kamler, 2002).

3.2. Impact de la température au cours de la période larvaire

3.2.1. Définition de la période larvaire

La période larvaire commence à l'éclosion et se termine au stade juvénile lorsque la larve acquiert une morphologie d'adulte mais n'est pas mature sexuellement, ce stade est nommé métamorphose (Kamler, 2002 ; Urho, 2002 ; Loffler et al., 2008 ; Korwin-Kossakowski, 2012 ; Ott et al., 2012). En effet, la larve se caractérise par la présence de certains organes embryonnaires (comme des nageoires primitives avec des vaisseaux respiratoires, des branchies externes, des épines et des appendices filamenteux) et le développement d'organes larvaires spécifiques comme le tégument médian ou finfold (qui se prolonge le long du corps et à partir duquel les nageoires dorsale, caudale et anale vont se développer), des branchies externes, des épines ou des appendices filamenteux, qui seront ensuite remplacés par des organes définitifs ayant la même fonction ou qui disparaîtront

(Balon, 1971, 1975). Durant la période larvaire, le métabolisme, la croissance et le comportement de l'individu vont se modifier. Durant cette période Kamler (2002) décrit trois événements majeurs : l'éclosion (H), la première ingestion d'aliment par voie orale et la digestion intestinale (PPA), et l'achèvement de la résorption de la réserve vitelline (Re). Entre ces évènements, Kamler (2002) définit trois stades larvaires :

- Le stade pro-larve qui débute à l'éclosion (H) et prend fin lors de la première prise alimentaire (PPA). Durant ce stade, l'unique source d'énergie de la larve est sa réserve vitelline.
- Le stade larve débute lors de la première prise alimentaire. Ce stade peut, suivant les espèces, débuter par un stade d'alimentation mixte durant lequel la larve va se nourrir sur ses réserves vitellines et de façon exogène (PPA-Re).
- Le stade post-larve débute lors de la résorption complète de la réserve vitelline et prend fin à la métamorphose.).

Dans notre étude, nous allons considérer deux des événements majeurs décrit par Kamler (2002) : l'éclosion et la première prise alimentaire. En plus de ces deux événements, nous avons choisi de nous intéresser à un événement particulièrement décrit chez les salmonidés : l'émergence. Cette dernière correspond à la transition entre une larve en position démersale ou benthique, soit fixée à un support ou enfouie dans un substrat, à une larve qui présente ses premières activités natatoires en pleine eau, découvre son environnement et a des relations interindividuelles (Gaudin et Héland, 1995 ; Héland et al., 1995). Chez les poissons pélagiques, comme la perche commune (*Perca fluviatilis*), ce stade n'existe pas.

3.2.2. Effets sur la survie

Le taux de survie à l'éclosion est un trait de vie classiquement étudié. Dans la gamme optimale de température, le taux l'éclosion (nombre de larves écloses par rapport au nombre d'œufs fécondés), peut alors être supérieur ou égal à 90% (Humpesch, 1985). Par exemple, Lahnsteiner et Mansour (2012) ont obtenu pour la truite commune des taux d'éclosion de 80% à une température de 7°C et de seulement 21% à une température de 13°C.

Après l'éclosion les larves sont souvent peu mobiles et vont subir passivement les conditions thermiques. Par exemple, les larves de brochet restent attachées (grâce à des glandes adhésives situées sur la tête) sur des plantes aquatiques jusqu'à la résorption complète du sac vitellin, de même que les pro-larves d'un grand nombre d'espèces de salmonidés restent

immobiles dans le substrat avant d'émerger (Bränäs, 1987 ; Régnier et al., 2012a). Suite à cette phase d'enfouissement ou de fixation aux végétaux, la larve va devenir plus mobile et pourra se déplacer pour se nourrir et/ou acquérir un territoire. Néanmoins, comme pour la phase embryonnaire, une hausse en dehors de la gamme de thermotolérance pourra augmenter le taux de mortalité durant la phase d'alimentation endogène (Treasurer, 1983 ; Pepin et al., 1997 ; Dou et al., 2005 ; Bustos et al., 2007 ; Loffler et al., 2008 ; Barron et al., 2012 ; Meeuwig et al., 2013).

En conclusion, l'éclosion et l'émergence apparaissent comme deux événements particulièrement sensibles en raison de la faible mobilité des jeunes larves, qui subissent alors passivement les variations de température. Ainsi, ces deux stades sont communément décrits pour avoir une survie négativement impactée par des variations de température. Par conséquence, une variation de température durant ces deux stades pourrait impacter négativement le recrutement de la population et donc son devenir.

3.2.3. Effets sur la taille

La taille des larves à l'éclosion serait variable en fonction de la température d'incubation (Blaxter, 1992), comme cela a été observé chez la truite (*Salmo trutta*) (Gray, 1928 ; Ojanguren et Braña, 2003), la morue (*Gadus morhua*) (Pepin et al., 1997 ; Jordaan et al., 2005), le saumon *(Salmo salar*) (Johnston et McLay, 1997), l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) (Martell et al., 2005), le danio (*Danio rerio*) (Villamizar et al., 2006) ou le brochet (*Esox lucius*) et la carpe (*Cyprinus carpio*) (Trabelsi-Zouari, 2011). Une augmentation de la température durant la période embryonnaire est souvent associée à une taille plus petite et une précocité des larves à l'éclosion (Blaxter, 1992 ; Figure 11), comme pour la truite commune (*Salmo trutta*) (Gray, 1928 ; Ojanguren et Braña, 2003), la morue (*Gadus morhua*) (Pepin et al., 1997 ; Jordaan et al., 2005); le saumon (*Salmo salar*) (Johnston et McLay, 1997), l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) (Martell et al., 2005), le Danio (*Danio rerio*) (Villamizar et al., 2006), le brochet (*Esox lucius*) ou la carpe (*Cyprinus carpio*) (Trabelsi-Zouari, 2011). Cette précocité se caractérise par des larves qui éclosent à un stade encore embryonnaire. Par exemple, les larves de truite commune éclosent au stade 30 (Vernier, 1969) si les œufs sont incubés entre 10 et 14°C au lieu du stade 31 si l'incubation se déroule entre 4, 6 et 8 °C (Ojanguren et Braña, 2003). De plus, Porter et Bailey (2007) ont observé sur le colin d'Alaska (*Theragra chalcogramma*), que les larves qui éclosent précocement ont un système nerveux moins développé que les larves qui éclosent tardivement.

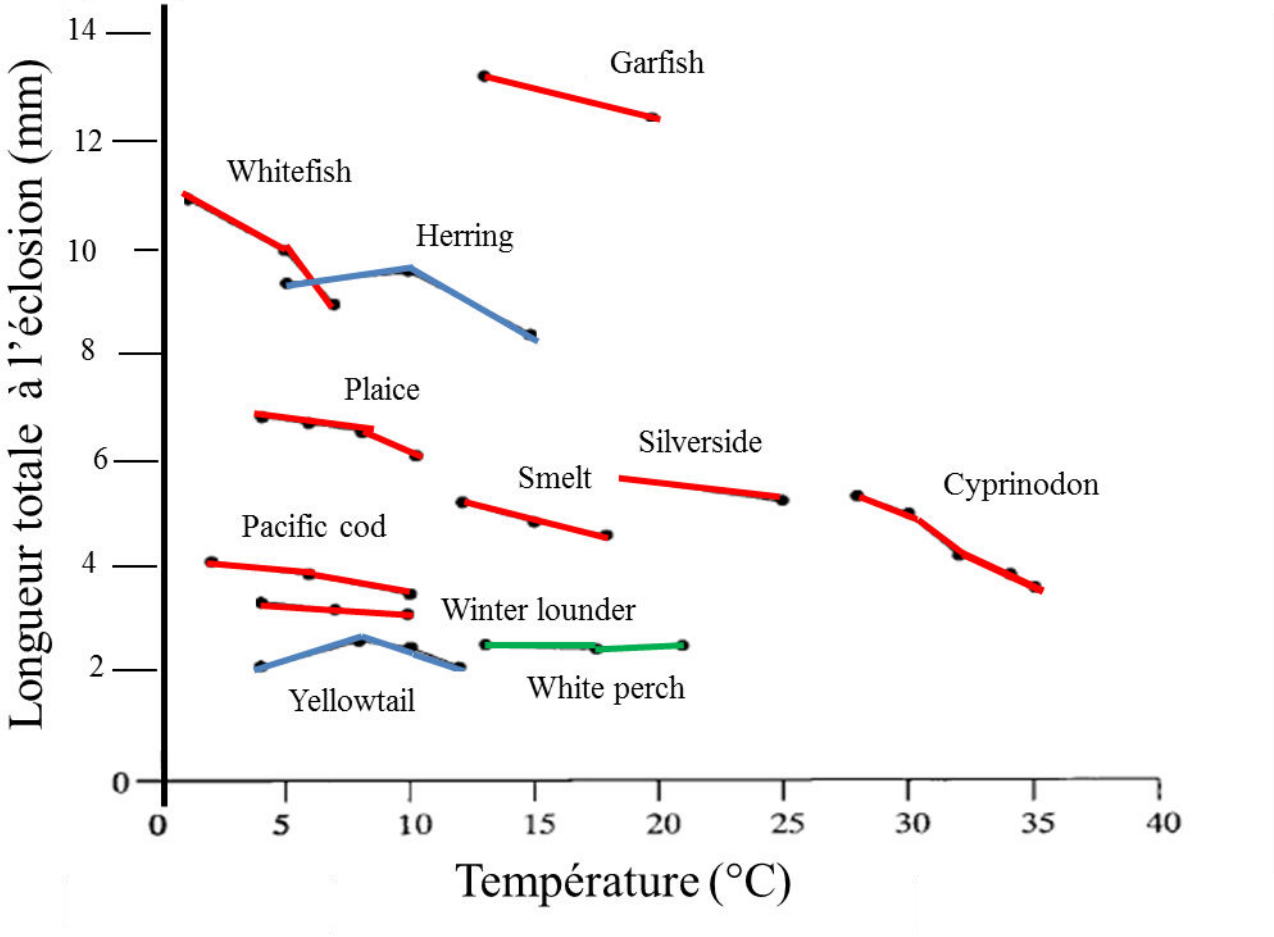


Figure 11: Longueur totale de larves à l'éclosion en fonction de la température d'incubation des œufs (d'après Blaxter, 1992). En rouge, les espèces dont la taille des larves diminue avec une élévation de la température ; en vert les espèces non impactées et en bleu les espèces dont la taille des larves augmente puis diminue lors d'une augmentation de température.

Cette précocité à l'éclosion a fait l'objet de nombreuses hypothèses (Gray, 1928 ; Wood, 1932 ; Johnston et McLay, 1997 ; Pepin et al., 1997 ; Galloway et al., 1998 ; Kamler, 2002 ; Ojanguren et Braña, 2003 ; Jordaan et al., 2005). Une de ces hypothèses est l'activation des chorionases (enzymes qui lysent les parois de l'œuf) en raison de l'augmentation de la température (Gray, 1928). D'autres auteurs émettent l'hypothèse que suite à l'augmentation de la température, la teneur en oxygène dissous diminue, entraînant ainsi la sécrétion des chorionases (Swift, 1965 ; Balon, 1981 ; Rothbard, 1981 ; DiMichele et al., 1986 ; Kamler, 2002). Peňáz (1975) émet une hypothèse plus mécanique. La température augmenterait la mobilité embryonnaire. Dans ce cas, la membrane céderait suite aux chocs répétés de

l'embryon contre le chorion. Cette augmentation de l'activité de l'embryon sous l'influence de l'augmentation de la température va augmenter la respiration et le métabolisme qui va induire une consommation supplémentaire d'énergie de la réserve vitelline (Gray, 1928 ; Wood, 1932 ; Pepin, 1991). Ainsi les larves qui vont éclore auront moins de réserves énergétiques du fait d'une consommation exacerbée de celles-ci et seront de plus petite taille et probablement moins développées. Ces facteurs combinés pourraient les rendre plus sensibles à cause de leur plus forte consommation de leur réserve vitelline. Les larves vont alors être contraintes de se nourrir plus rapidement et être plus sensibles à la prédation en raison de leur probable retard de croissance et de maturation du système nerveux (Porter et Bailey, 2007) et de faibles contenus énergétiques. A contrario, pour les larves incubées à basses températures, Ojanguren et Braña (2003) ont mis en évidence une relation négative entre la taille à l'éclosion des larves de truite commune et la température ; ainsi les larves écloses à partir d'œufs incubés à 4°C étaient plus grandes de 50% que celles dont les œufs avaient été incubés à la température de référence (8°C). De même, pour l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*), une incubation à des températures plus basses que celle de référence favorise l'éclosion de larves de plus grande taille (Martell et al., 2005). Cette éclosion plus tardive semblerait être un avantage en termes de croissance et de développement ; ainsi de nombreux auteurs font l'hypothèse que ces larves auraient un plus fort taux de survie face à la prédation (Miller et al., 1988 ; Wanzenböck et Schiemer, 1989). Néanmoins, pour cela il faut que les larves aient l'énergie nécessaire pour leur activité de nage ; or un temps de développement plus long implique une consommation de la réserve vitelline sur une plus longue durée. Cette augmentation de la taille à basse température n'est pas une règle générale, elle est aussi observée lors d'une augmentation de la température. En effet chez la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*), il a été décrit qu'une augmentation de 3°C de la température d'incubation avait pour conséquence l'éclosion de larves 50% plus longues que celles issues d'œufs incubés à une température normale de 21°C (George et Chapman, 2013). Un résultat similaire été décrit chez le poisson zèbre (*Danio rerio*), des larves issues d'œufs incubés à 28°C étaient significativement plus grandes que celles issues d'œufs incubés à 24°C (Villamizar et al., 2006).

Pour conclure, une précocité et une diminution de la taille des larves à l'éclosion sont communément décrites lors d'une hausse de température. Cette diminution de la taille à l'éclosion résulterait d'une éclosion précoce due à différents phénomènes mécaniques et chimiques qui auraient pour conséquences l'accélération du métabolisme et de la respiration. Ainsi, les larves nouvellement écloses seraient plus petites, moins développées et auraient

consommé d'avantage leur réserve vitelline. Ces larves seraient donc plus sensibles au PNR ainsi qu'à la prédation. A l'inverse, les larves incubées à plus faible température sont communément décrites pour être plus grandes ce qui pourrait être un avantage pour échapper à la prédation. Néanmoins, ces larves ayant un temps d'incubation plus long, vont également consommer davantage leur réserve vitelline et pourraient, elles aussi, être plus sensibles au PNR.

3.2.4. Effets sur les malformations des larves

De nombreuses études ont mis en évidence une augmentation des taux de malformations visibles à l'éclosion liées à une augmentation de la température d'incubation (Treasurer, 1983 ; Abdele et al., 2004 ; Loffler et al., 2008 ; Schultz et Bonar, 2009 ; Lahnsteiner et Mansour, 2012 ; Meeuwig et al., 2013). Par exemple, Abdele et al. (2004), sur des larves de bar (*Dicentrarchus labrax*), ont observé un pourcentage de larves malformées de 38% à 15°C alors que celui-ci est de 67% à 19°C. Ces auteurs ont alors émis l'hypothèse qu'une élévation de la température durant la période embryonnaire favoriserait le développement d'anomalies visibles à l'éclosion en raison de l'accélération de la vitesse de développement. De plus, la majorité des malformations visibles observées dans la littérature sont localisées au niveau de la colonne vertébrale (Kihara et al., 2002 ; Sfakianakis et al., 2006 ; Schultz et Bonar, 2009 ; Lahnsteiner et Mansour, 2012 ; Lahsteiner, 2012 ; Kurokawa et al., 2013 ; Linares-Casenave et al., 2013). Par exemple, Schultz et Bonar (2009) ont mis en évidence qu'une augmentation de la température d'incubation des œufs de Gila chub (*Gila intermedia*) entraîne 47% de malformations de la colonne vertébrale à 32°C contre 23% à 24°C et une absence de malformations à 20°C. Néanmoins, aucune étude n'a réalisé une typologie précise de ces malformations. Ces malformations pourraient avoir un effet négatif sur le maintien des larves dans la colonne d'eau (Schultz et Bonar, 2009) et les rendre plus vulnérables à la prédation (Porter et Bailey, 2007) en diminuant par exemple leur vitesse d'échappement. En effet, ces malformations visibles, si elles ne sont pas létales, pourraient être d'une grande importance lors de l'apprentissage de la nage. De plus, des malformations non visibles peuvent être induites par une modification de la température. En effet, Porter et Bailey (2007) ont mis en évidence chez les larves de colin d'Alaska (*Theragra chalcogramma*), lors d'une augmentation de température au cours de l'incubation, un système nerveux (neuromastes) moins développé des larves à l'éclosion. Ce retard de développement

pourrait avoir comme conséquence une faible réponse à une stimulation physique ainsi qu'une diminution de la vitesse de fuite (Porter et Bailey, 2007).

Pour conclure, les larves semblent plus affectées par des malformations visibles de la colonne vertébrale probablement développées durant la phase embryonnaire, ce qui aura un impact probable sur leur capacité et vitesse de nage. En outre, cette faible capacité de locomotion pourrait être un handicap pour la capture des proies lors de la première prise alimentaire, les larves ne pourraient alors capturer que des proies peu mobiles et de taille appropriée (Balon, 1986 ; Wootton, 1999). La principale limite anatomique au début de la phase d'alimentation exogène est la taille de l'entrée de l'œsophage qui réduit la taille des particules pouvant être ingérées, les proies sont sélectionnées plus sur leur taille que sur leur appétence ou autres facteurs (Dabrowski, 1984 ; Planas et Cunha, 1999 ; Yúfera et Darias, 2007).

3.3. Conclusion

Pour conclure, l'impact d'une hausse ou d'une diminution de la température durant les périodes embryonnaires et larvaires va affecter plusieurs traits de vie ce qui aura de nombreuses répercussions sur l'individu. En effet, durant la phase embryonnaire, une variation de température aura pour conséquence une surconsommation de la réserve vitelline en raison d'une hausse du métabolisme lors d'une augmentation de température. De plus, durant la phase larvaire, de nombreux auteurs décrivent suite à une diminution ou une augmentation de température, des variations de la taille à l'éclosion, une diminution de la réserve vitelline et une augmentation des malformations de la colonne vertébrale probablement développées durant la phase embryonnaire, ce qui aura un impact probable sur leur capacité et vitesse de nage. Ces impacts sur la vie embryonnaire et larvaire vont fortement affecter la performance des espèces et leur recrutement. En outre, ces impacts sont décrits dans la littérature pour être espèce dépendants.

Choix des espèces étudiées



Dessin Gardiol Francis http://e-kaki.net/artiste/antomiohttp://e-

4 - Choix des espèces

Les poissons dulcicoles continentaux représentent 9% du nombre total d'espèces animales identifiées à ce jour (soit environ 1 400 000) (Balian et al., 2008). Ces derniers présentent différentes stratégies de reproduction qui ont fait l'objet de nombreuses classifications. Pour choisir nos espèces cibles, nous nous sommes basés sur la classification de Teletchea et al. (2009b). De plus, afin d'élargir la portée de notre étude nous avons choisi des espèces ayant une large aire de distribution en Europe. Ainsi, les espèces étudiées pourront faire l'objet d'une comparaison interspécifique. En outre, les espèces ont également été choisies en raison de leur intérêt économique et patrimonial.

La classification de Teletchea et al. (2009b) est à notre connaissance la plus récente prenant en compte les relations existant entre les traits biologiques caractérisant les œufs, les larves, les géniteurs et les conditions de reproduction, dont la température. Cette classification est basée sur l'analyse de 29 traits biologiques (7 pour les œufs, 3 pour les larves, 9 pour les reproducteurs et 10 pour les conditions de reproduction) pour 65 espèces de poissons d'eau douce tempérée. Les traits structurant la classification sont la température, la saison de ponte et les soins parentaux. Cette classification aboutit à identifier 10 groupes de pondeurs. Nous avons choisi d'étudier des espèces appartenant à trois groupes présentant des stratégies de reproduction et des tolérances thermiques différentes (Figure 12). Ces 3 groupes sont :

Les pondeurs mi- automnaux avec soins parentaux : La ponte a lieu de novembre à décembre. La plupart des espèces de ce groupe fournissent une protection parentale à la progéniture. Les œufs sont non adhérents et incubent longtemps à basse température. Les larves se développent également à des températures basses. Ce groupe comprend 5 espèces de salmonidés. Ce sont des sténothermes froids. Nous avons choisi la truite commune (*Salmo trutta*), comme espèce référente pour ce groupe.

Les pondeurs printaniers précoces sans soins parentaux : La ponte a lieu de mars-avril. Les œufs sont collants, ils incubent dans ou sur le substrat (végétaux, graviers…). Ce groupe comprend 14 espèces appartenant à 5 familles différentes : Cyprinidae (5), Percidae (5), Esocidae (2), Osmeridae (1) et Balitoridae (1) : ce sont des mésothermes. Nous avons choisi comme espèce référente pour ce groupe le brochet (*Esox lucius*).

Les pondeurs printaniers tardifs sans soins parentaux : La ponte a lieu en « groupe » (plusieurs mâles pour une femelle) entre les mois de mai-juin. Les œufs sont adhérents au substrat et incubent durant une courte période. Il n'y a pas de soins parentaux avant ou après le frai. Les larves sont petites à l'éclosion et se développent à température élevée. Ce groupe comprend 13 espèces réparties dans trois familles : Cyprinidae (10), Moronidae (2) et Cobitidae (1) : ce sont des eurythermes. Nous avons choisi la carpe commune (*Cyprinus carpio*), comme espèce référente pour ce groupe.

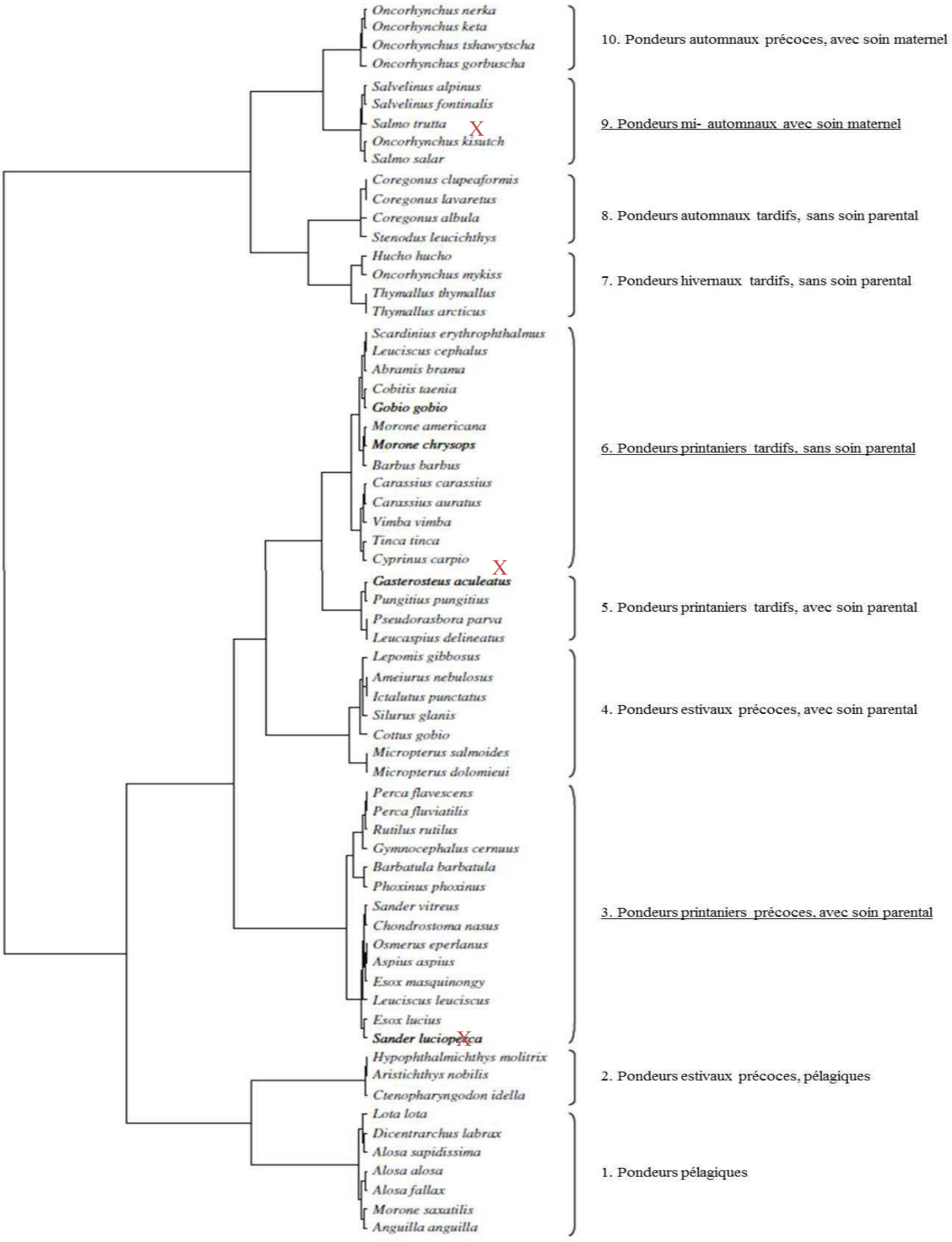


Figure 12: Classification de 65 espèces de poisson d'eau douce tempérée fondée sur l'analyse de 29 traits biologiques liés à la reproduction (Teletchea et al., 2009a).

Au niveau de leur aire de distribution géographique, on constate que ces trois espèces sont très présentes en France et en Europe (Figure 13). La truite commune (*Salmo trutta*) est présente en Europe septentrionale, centrale et occidentale. Actuellement, elle présente une répartition mondiale suite à son introduction dans de très nombreux pays (Kerr et Grant, 2000). Elle fréquente les eaux vives oligotrophes, fraîches (<20°C) et bien oxygénées (> 5,5mg/l). Le brochet (*Esox lucius*), lui, présente une large répartition holarctique dans l'hémisphère Nord. C'est un poisson mésotherme vivant dans les eaux claires aux alentours de 15°C (Ginot et al., 1996). Il fréquence les eaux saumâtres et mésotrophes ayant un faible courant (< 25 cm/s) (Ginot et al., 1996). La carpe commune (*Cyprinus carpio*) est originaire d'Asie centrale puis son aire de répartition s'est étendue lors des glaciations dans les régions tempérées et subtropicales d'Asie (Kohlmann et al., 2003). Actuellement sa répartition est mondiale suite à de très nombreuses introductions. C'est un poisson eurytherme fréquentant les eaux stagnantes et chaudes, température entre 22 et 24°C (Ranson, 2003), à fond sablonneux ou riche en végétation.

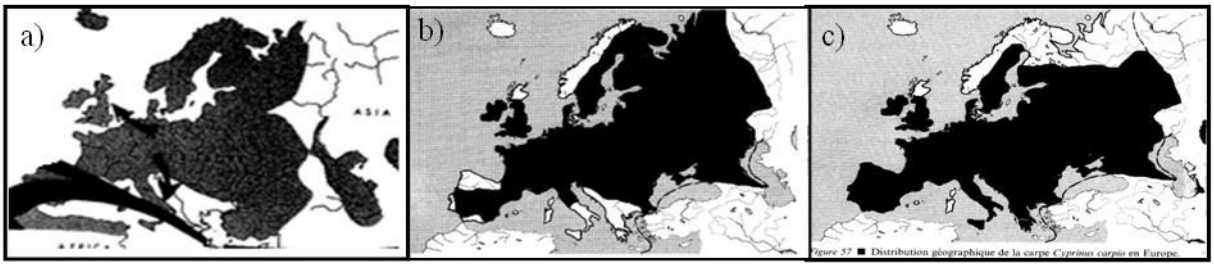


Figure 13: Cartes de répartition des trois espèces choisies a) la truite commune (*Salmo trutta*), b) le brochet (*Esox lucius*) et c) la carpe commune (*Cyprinus carpio*) (modifiées d'après Bruslé et Guignard, 2001).

Sur le plan économique et patrimonial, Ces trois espèces présentent une grande importance. La truite commune (*Salmo trutta*) possède un fort attrait économique grâce à l'activité de pêche de loisir qui représente 1 tonne de truite péchée en France et 3412 tonnes au niveau mondial (Teletchea, 2011). De plus, cette espèce fait l'objet d'une production aquacole de 700 tonnes en France et de 19432 tonnes au niveau mondial (Teletchea, 2011). La carpe commune (*Cyprinus carpio*) est l'une des principales espèces produites en polyculture d'étang, et la production aquacole est de 4 200 tonnes en France et de 2 987 433 tonnes au niveau mondial (Teletchea, 2011). De plus elle fait l'objet d'une capture par pêche de 71 354 tonnes au niveau mondial. Le brochet (*Esox lucius*), quant à lui, est classé par le comité français de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature comme « vulnérable » en

France métropolitaine (IUCN, 2010) en raison de la diminution de sa population dans de nombreux cours d'eau. Cette diminution de la population est due à l'assèchement des zones humides, à la fragmentation de son habitat ainsi qu'à la pollution des eaux (IUCN, 2010). Au niveau mondial, le niveau des captures par la pêche s'élève à 26 224 tonnes et sa production aquacole à 627 tonnes (Teletchea, 2011).

Objectif



Photo Yannick Ledoré

5 - Objectifs de la thèse

Les poissons dulcicoles font l'objet de nombreuses études sur l'influence de variations de température chez les adultes, mais peu d'études concernent les premiers stades de vie et ces dernières s'arrêtent à l'éclosion (seule la période d'incubation est considérée). De plus, la majorité des études expérimentent soit des chocs thermiques avec de grandes amplitudes entre les températures testées soit les limites de la thermo-tolérance (TL50min et TL50max). Par conséquence il y a un manque de données sur ces premiers stades pour pouvoir réaliser des prédictions sur l'évolution de l'aire de répartition de ces espèces. De plus, les quelques études menées jusqu'à présent sur l'influence de la température sur les premiers stades de vie des poissons dulcicoles ne prennent généralement en compte que la phase d'incubation des œufs. Les paramètres mesurés sont souvent limités à la survie et à la croissance des larves à l'éclosion. De plus, à notre connaissance il n'existe pas d'étude expérimentale menée sur plusieurs espèces ayant des tolérances thermiques différentes dans le cadre des variations de température prévues par le GIEC (Tableau 1). Aucune approche comparée n'a donc été conduite à ce jour. Cette thèse aura deux objectifs principaux :

Le premier objectif sera d'apporter de nouvelles données biologiques concernant les effets de faibles variations de température en lien avec les prévisions du GIEC sur les premiers stades de vie. Au regard des tolérances thermiques mentionnées par la littérature (Tableau 1), une variation de la température devrait avoir un impact sur la survie de ces espèces (Figure 14). Des effets majeurs, moyens et mineurs sont respectivement attendus sur la survie de la truite commune, du brochet et de la carpe commune. A d'autres niveaux d'analyse (longueur totale, diamètre de l'œil, hauteur du myotome, diamètre du sac vitellin, poids sec de la larve entière, poids sec de la larve seule, poids sec de la réserve vitelline, temps de développement, consommation énergétique), nous pouvons faire l'hypothèse que la même tendance sera observée.

Cycle de vie	**Truite commune** *Salmo trutta*	**Brochet** *Esox lucius*	**Carpe commune** *Cyprinus carpio*
Embryons	0 < 8-10 > 17 Gray (1928) ; Humpesch (1985) ; Ojanguren et Braña, (2003) ; Lahnsteiner (2012)	5 < 10-12 > 19 Dorier (1938) ; Siefert et al. (1973) ; Hassler, (1982)	10 < 20-24 > 32,5 Herzig et Winkler (1986) ; Geldhauser (1995) ; Korwin-Kossakowski (2008)
Larves	0 < 6-12 > 17 Ojanguren et Braña, (2003) ; Lahnsteiner (2012)	6 < 18-21 > 25,6 Lillelund (1966) ; Hokanson et al. (1973)	> 32 Korwin-Kossakowski (2008)
Juvéniles/ Adultes	0 < 7-19 Frost et Brown (1967) ; Mills (1971) ; Lahnsteiner (2012)	3 < 19-21 > 30 Casselman et Lewis (1996)	12,5 < 20-26 > 30 Geldhauser (1995)

Tableau 1: Synthèse des différentes gammes de tolérance thermique (°C) établies pour nos trois espèces en fonction des principales phases de leur cycle de vie. Les températures indiquées aux extrémités des crochets sont les températures létales inférieure et supérieure, les températures indiquées à l'intérieur des crochets sont les valeurs de survie optimales.

Le second objectif sera de comparer les réponses des espèces pour identifier d'éventuelles lois générales ou spécifiques de la variation de paramètres de développement (temps de développement, longueur totale, contenu énergétique) en fonction des variations de température. Ainsi, comme nous l'avons observé dans la littérature, le temps de développement suit une courbe exponentielle en fonction de la température pour de nombreuses espèces entre les moments de la fécondation et de l'éclosion (Figure 8). La littérature nous indique également que pour la majorité des espèces, la taille des larves à l'éclosion diminue lors d'une augmentation de température (Figure 11). De plus, il semblerait également au vu de la littérature que la consommation énergétique de la réserve vitelline soit augmentée lors d'une augmentation de température. La présente étude tentera de vérifier ces tendances ou lois générales avec les trois espèces choisies représentant trois stratégies de reproduction bien distinctes (Teletchea et al., 2009b).

Matériels et méthodes



sauvonsleau.fr

6 - Matériels

6.1. Description des structures expérimentales

Pour réaliser cette étude, une salle thermo-régulée a été spécifiquement aménagée au 4ème étage de la Faculté des Sciences et Technologies à Nancy. La thermorégulation de cette pièce est assurée par une climatisation réversible. L'isolation thermique est assurée par des panneaux isolants (10 cm d'épaisseur). Cette pièce mesure 6 x 6 m (35 m^2 environ) (Figures 14 et 15). Elle est séparée en deux parties, une salle d'environ 20 m² qui comprend les cinq écloseries et une salle pour les études du comportement de 15 m².

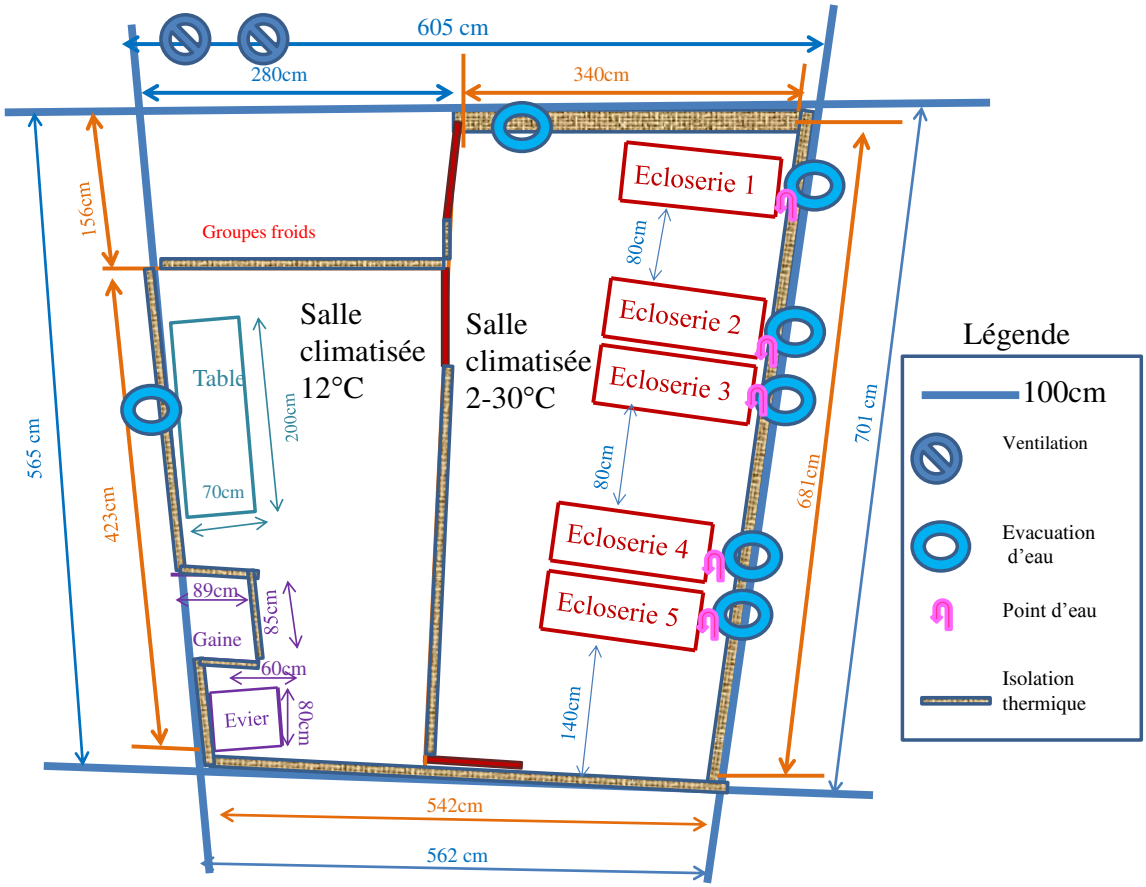


Figure 14: Plan des locaux expérimentaux.

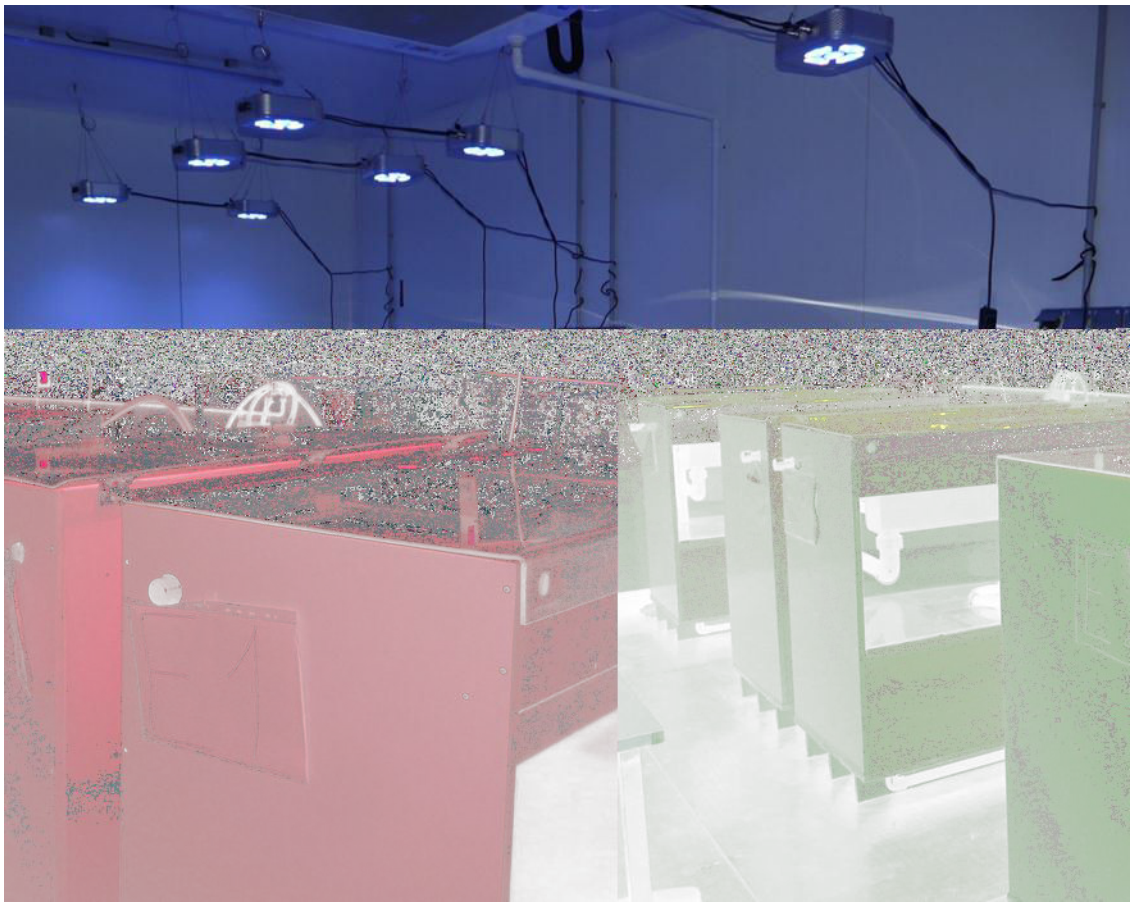


Figure 15: Photographie de la salle avec les cinq écloseries. Un éclairage LED indépendant a été placé à 110 cm au-dessus de chaque écloserie.

Les cinq écloseries sont des structures en PVC expansé de 19 mm d'épaisseur assemblées par soudage. Le volume d'eau de chaque écloserie est de 265 litres, dont 115 litres pour le bac d'élevage (plateau supérieur) et 150 litres pour le bac de filtration, situé en dessous (Figure 16). La filtration biologique (nitrification) est réalisée sur des mousses en polyuréthane expansé. Les écloseries sont des circuits fermés individuels, elles sont indépendantes les unes des autres. L'oxygénation de l'eau se fait à l'aide d'une cascade lors du passage de l'eau du bac de filtration à celui de rétention. La circulation d'eau est assurée par une pompe intégrée à l'écloserie (débit de $4m^3/h$). Chaque écloserie est munie d'un thermostat permettant de faire varier la température de 1 à 28°C. Ces températures sont obtenues à l'aide d'un groupe froid d'une puissance de refroidissement de 550W. Ce groupe possède également une lampe UV (16W) intégrée pour la régulation de la charge microbienne (purification microbiologique). Afin de minimiser les pertes thermiques, les bacs d'élevage et de rétention sont recouverts d'un capot en polyéthylène téréphtalate glycosylé (PETG) transparent amovible. Un éclairage lumineux (ampoules LED) a été installé au-dessus de

chaque écloserie, avec la possibilité de choisir une intensité lumineuse entre 45 et 450 lux. Il est possible de faire varier le spectre lumineux ainsi que la durée d'éclairement par jour.

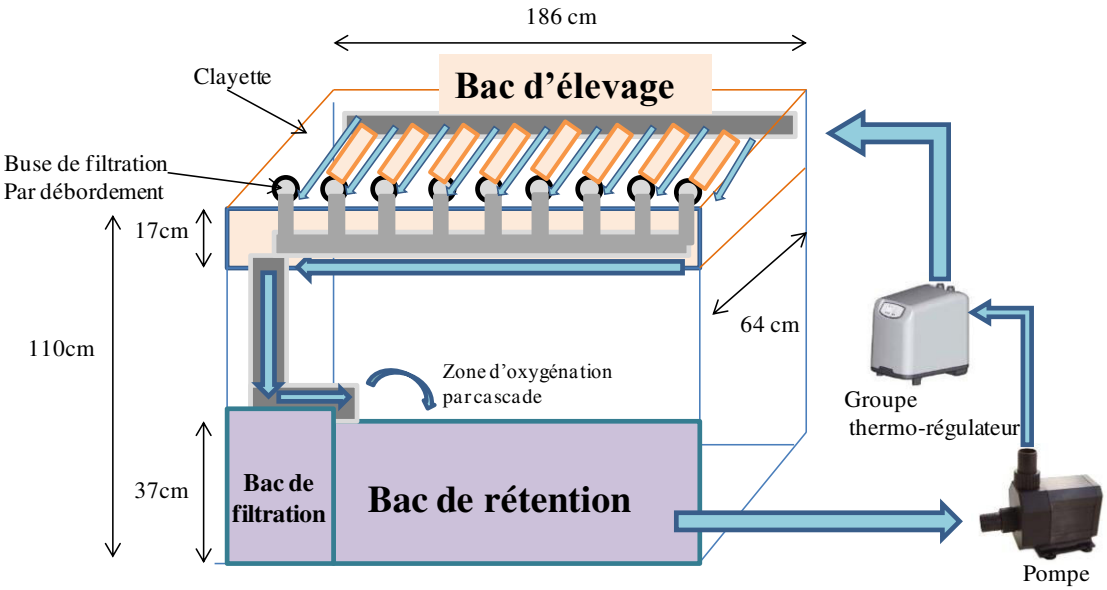


Figure 16: Schéma du principe de fonctionnement général d'une écloserie. Les flèches bleues indiquent le sens de circulation de l'eau.

Chaque écloserie comprend neuf clayettes de 45 cm de longueur, 14,5 cm de largeur et 7,5 cm de hauteur. Ces clayettes comprennent des parties rigides sur les côtés et une partie inférieure souple constituée d'un filet en matière synthétique d'une maille de 200 µm (Figure 17).

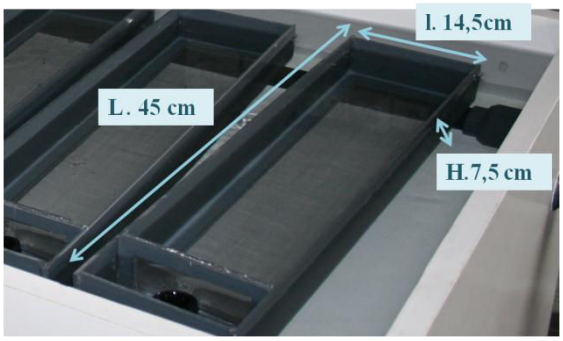


Figure 17: Photo d'une clayette.

6.2. Description du matériel biologique

6.2.1. Origine des œufs de truite commune

Les géniteurs utilisés dans cette étude sont des individus issus de géniteurs sauvages capturés il y a environ dix ans dans la rivière Ry de Rome (proche de Couvin, un petit village en Wallonie, Belgique) et élevés au sein de l'institut INBO (Tableau 2). Aucune information supplémentaire n'est disponible quant à la souche ou le milieu de vie précis des poissons. Les géniteurs ont été pêchés le 19 décembre 2013. L'eau de la rivière et des bassins en terre était de 8°C (sonde ODEON). Les ovules ont été obtenus vers 9h du matin après stripping (pression abdominale) de sept femelles, dont le poids moyen était de 2,50 ± 0,36 kg et la longueur moyenne de 58,0 ± 3,9 cm. La ponte de chaque femelle a été fécondée par un seul mâle. Les sept mâles avaient un poids moyen de 3,18 ± 0,83 kg et une longueur moyenne de 61,0 ± 4,7 cm. L'âge moyen des géniteurs était de quatre ans. Les gamètes ont été mélangés à l'aide d'une plume d'oiseau. Chaque ponte ainsi obtenue a été maintenue durant 30 minutes hors de toute manipulation. Une fois les 30 minutes écoulées, chaque ponte a été pesée afin d'estimer le nombre d'ovocytes obtenus par femelle, soit 6029 (EC ± 271), puis conditionnée séparément dans des poches plastiques contenant de l'eau du milieu (rivière d'origine). Les pontes ont ensuite été transférées dans des boîtes de polystyrène réfrigérées jusqu'au laboratoire à Nancy, soit après quatre heures de transport. Arrivés au laboratoire, les œufs ont été transférés dans huit clayettes de chaque écloserie, toutes réglées à la température de 8°C (température relevée dans le milieu de vie des géniteurs). Les œufs ont été distribués à l'aide d'une boîte de pétri pouvant contenir environ 95 œufs répartis uniformément sur une couche. Les pontes ont été mélangées et distribuées uniformément dans l'ensemble des clayettes, afin d'obtenir environ 640 œufs par clayette. (Figure 18).

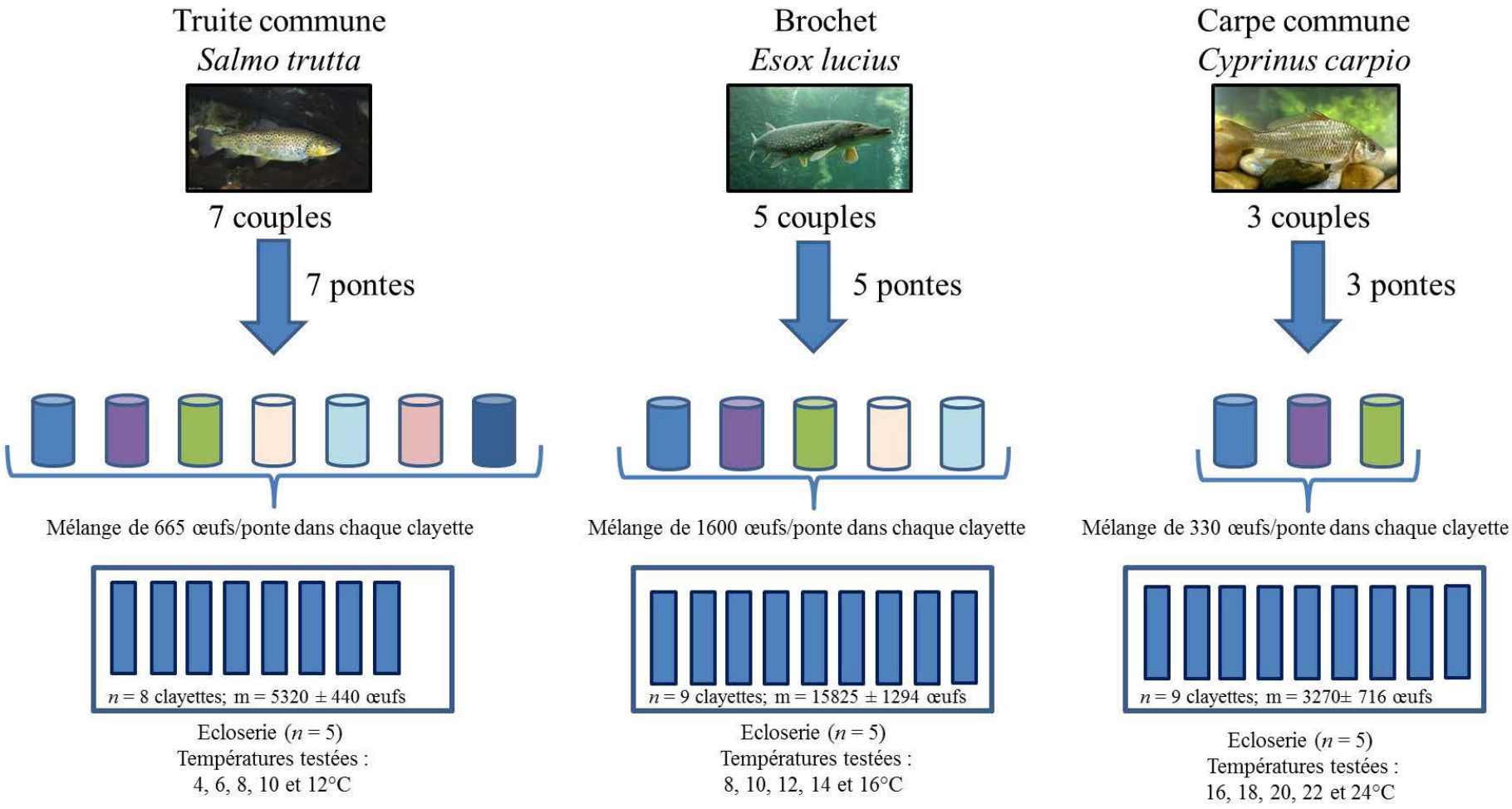


Figure 18: Distribution des pontes obtenues pour les trois espèces dans nos structures expérimentales. Pour chaque espèce, les pontes sont distribuées équitablement au sein d'une clayette.

6.2.2. Origine des œufs de brochet

Les géniteurs utilisés proviennent du domaine de Lindre (Tableau 2). Nous n'avons pas d'information précise sur la souche ou le milieu de vie des poissons. Les géniteurs ont été capturés le 18 mars 2015. La température de l'eau des bassins était de 12°C. Après l'anesthésie de cinq femelles, les ovules ont été obtenus par stripping. Les femelles avaient un poids moyen de 2,87 ± 1,02 kg. Les ovules de chaque femelle ont été fécondés par la semence d'un seul mâle. Chaque ponte a été transférée au laboratoire séparément dans des poches plastiques contenant de l'eau du bassin dans lequel les géniteurs étaient stockés, puis mises dans des boîtes en polystyrène réfrigérées jusqu'à Nancy (durée : 1 heure de 13H00 à 14H00). Arrivés au laboratoire, les œufs ont été transférés dans neuf clayettes de chaque écloserie à la température de 12°C. Les œufs de chaque femelle ont été distribués équitablement pour avoir environ 1600 œufs par clayette. Cette distribution a été effectuée à l'aide d'une boîte de Pétri pouvant contenir environ 150 œufs (Figure 18).

6.2.3. Origine des œufs de carpe commune

Les géniteurs de carpe proviennent du Domaine de Lindre (Tableau 2). Nous n'avons pas d'information précise sur la souche ou le milieu de vie des géniteurs. Les géniteurs ont été capturés le 30 mai 2015. La température de l'eau des bassins était de 20°C. Les ovules ont été récoltés après stripping aux environs de 9h30 du matin. La ponte de chaque femelle a été fécondée par un seul mâle. Au total 16 000 œufs ont été obtenus après le stripping de trois femelles dont le poids moyen était de 2,26 ± 0,48 kg et trois mâles (nous n'avons pas d'information sur leur poids et leur taille). Chaque ponte a été transportée séparément dans des poches plastiques contenant de l'eau des bassins de stockage des géniteurs, puis mise dans des boîtes en polystyrène réfrigérées. Le transfert à Nancy a duré une heure (de 12H00 à 13H00). Arrivés au laboratoire, les œufs ont été transférés dans neuf clayettes de chaque écloserie à la température de 20°C. Les œufs de chaque femelle ont été distribués équitablement pour en avoir environ 330 par clayette, à l'aide d'une boîte de Pétri pouvant contenir environ 170 œufs (Figure 18).

Tableau 2: Nom des organismes et personnes au sein de ces structures avec lesquelles nous avons travaillé pour obtenir les œufs des trois espèces étudiées dans cette thèse.

	Truite commune	Brochet & carpe commune
Organisme	INBO: Institute for Nature and Forest Dwersbos 28 1630 Linkebeek Belgique	Domaine de Lindre 67 Rue principale 57260 Lindre-Basse France
Personne	Mr Daniel De Charleroy 0032 02 362 58 22 daniel.decharleroy@inbo.be	Mr Dominique Bouchet 03 87 35 02 80 Email: lindre@cg57.fr

7 - Méthodes

7.1. Choix des températures

En se basant sur les prévisions de changement climatiques à l'échelle de la France métropolitaine, nous avons choisi de tester cinq températures différentes avec un delta de ± 4°C par rapport à la température « de référence ».

7.2. Echantillonnage

Une fois les œufs distribués dans chaque clayette, un premier prélèvement a été réalisé pour chacune des trois espèces. Un point de prélèvement initial (PI) a été réalisé lors de l'arrivée des œufs au laboratoire (Peterson et Martin-Robichaud, 1989 *;* Wes et al., 1994). Après 24h, la température a été augmentée ou diminuée de 1°C/h pour la truite. Pour le brochet et la carpe, l'augmentation ou la diminution de température a débuté une heure après leur distribution dans les écloseries. Suite à cette augmentation, un deuxième prélèvement (AG) a été réalisé pour déterminer le taux de fécondation, excepté pour la truite car les œufs étaient trop opaques pour l'observation de la division cellulaire. Par conséquent, pour cette espèce nous n'avons pas manipulé les œufs durant les 24 premieres heures post-fécondation, étant donné leur sensibilité aux manipulations durant cette période (Billard, 1976 ; Jensen et Alderdice, 1983). Ainsi nous avons considéré que les œufs blancs, durant ces premiéres 24 heures, étaient non fécondés. Entre trois et six prélèvements supplémentaires ont été réalisés en fonction des espèces (Tableau 3). En effet, pour la truite, la première prise alimentaire débute alors qu'elle possède encore de la réserve vitelline, aussi nous avons effectué deux prélèvements, un lors de la première prise alimentaire et un lors de la résorption complète de la réserve vitelline nommée alimentation exogène.

Tableau 3: Points de prélèvements effectués sur les trois espèces étudiées.

	Truite	Brochet	Carpe
Prélèvement initial	X	X	X
Après l'augmentation de température	X	X	X
Stade œillé	X		
Eclosion 50%	X	X	X
Emergence 50%	X	X	X
Première prise alimentaire 50%	X	X	X
Alimentation exogène 50%	X		

A chaque prélèvement, des analyses et des mesures communes pour les trois espèces ont été réalisées.

Afin de calculer certains paramètres (temps de développement et taux de survie), nous avons travaillé par période. Ainsi, pour nos trois espèces, trois périodes ont été définies : de la fécondation à l'éclosion (P1), de l'éclosion à l'émergence (P2) et de l'émergence à la première prise alimentaire (P3) (Figure 19).

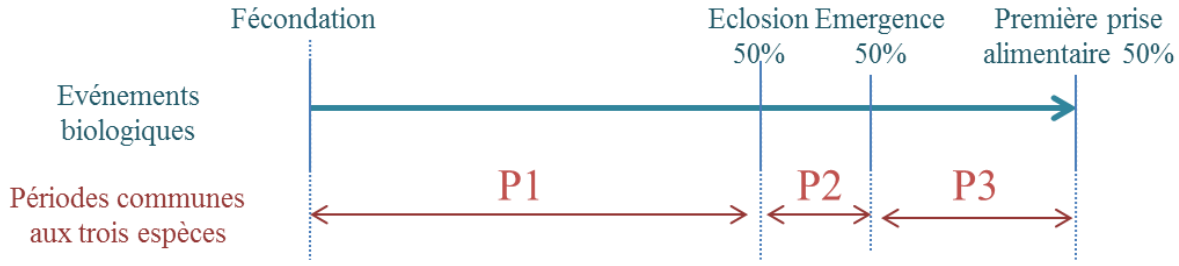


Figure 19: Description des trois périodes étudiées, communes aux trois espèces. Les événements biologiques (éclosion, émergence et première prise alimentaire) ont été définis quand 50% de la population présentent cet état.

7.3. Variables et paramètres étudiés sur les trois espèces

7.3.1. Taux de fécondation

Pour la truite, du fait de l'opacité des ovules et des œufs, la division cellulaire n'a pu être observée. Par conséquent, les œufs ayant blanchi dans les 24 premières heures ont été considérés par défaut comme non fécondés. Ainsi, afin d'être homogène entre nos trois

espèces, nous avons retiré de notre calcul de survie tous les œufs blancs et opaques, considérant ces œufs comme non fécondés.

7.3.2. Temps de développement

Pour les trois périodes considérées (P1, P2 et P3), le temps de développement relatif (en %) a été calculé comme suit :

$$TR = \left(\frac{\text{Nombre de jours pour une période x 100}}{\text{Nombre de jours pour l'ensemble des trois périodes}}\right)$$

7.3.3. Taux de survie

Pour les trois espèces, les morts (œufs et larves) ont été enlevés quotidiennement à l'aide d'une pipette afin de minimiser les flux d'eau et de cibler précisement l'œuf à prélever et d'éviter une surmortalité due à la manipulation des œufs. En effet, l'étude de Milla et al. (2011) sur la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) a montré qu'une manipulation des œufs pouvait engendrer une surmortalité durant une période précise comprise entre 4-9 jours post fécondation à 10°C. En outre, ce prélévement quotidient des individus morts permet de ne pas enrichir le milieu en matière organique ainsi qu'en substances azotées (Ojanguren et Braña, 2003). Le nombre de morts a été comptabilisé par clayette, puis par écloserie. Pour chaque traitement thermique, nous avons donc les nombres de morts totaux (NMT) et par période (NMP1, NMP2, NMP3). A partir de ces données et du nombre d'individus vivants comptabilisés à la fin de P3 (NV), nous avons estimé trois pourcentages de survie.

Le pourcentage de survie globale (PSG, %) a été calculé comme suit :

$$PGS = 100 - \left[100x\ \left(\frac{\text{Nombre d'individus morts à la fin de P3 NMT}}{\text{Nombre total d'individus (vivants+morts)à la fin de P3 NMT+NV}}\right)\right]$$

Le pourcentage de survie par période (PSP, %) été calculé pour déterminer plus précisément à quel moment la mortalité était la plus importante. Le PSP a été calculé comme suit :

$$PSP = 100 - [100x\left(\frac{\text{Nombre de morts pour une période NMPx}}{\text{Nombre d'individusà la fin de la période étudiée NVx}}\right)]$$

Le nombre d'individus vivants (NVx) au début d'une période est estimé en additionnant le nombre de morts relevés sur la période étudiée, au nombre d'individus vivants estimés ou comptés (P 3) à la fin de la période étudiée.

Le pourcentage de survie quotidien (PSQ, %) a été calculé pour déterminer plus précisément quand la mortalité était la plus élevée pour chacune des trois périodes (PSQx). Le PSQ a été calculé comme suit :

$$\text{PSQ} = (\text{PSPx}(\frac{\text{Pourcentage de survie par période}}{\text{Nombre de jours que dure la période étudiée}}))$$

7.3.4. Analyses morphométriques

i. Sur les œufs

Le diamètre moyen (mm), calculé à partir de quatre mesures car ceux-ci ne sont pas strictement sphériques, a été mesuré sous une loupe binoculaire (OPTIKA microscope, SZP-10) reliée à une caméra (MICROVISION Instruments, Lw1235C-GT1) équipée du logiciel de mesure Archimed (MICROVISION Instruments 6.0.14).

Le plus grand diamètre a été mesuré sur *n* œufs prélevés aléatoirement (*n* = 3 par clayette pour la truite et *n* = 50 par clayette pour le brochet et la carpe). La différence des effectifs analysés entre nos trois espèces est due au faible poids des œufs de carpe et de brochet. En effet, afin de respecter la loi des 3R (réduire, raffiner et remplacer) ces mêmes œufs ont été utilisés pour l'analyse de la composition élémentaire qui requiert un minimum de 25 mg par échantillon. Ainsi pour chaque pool d'œufs réalisé pour mesurer le contenu énergétique nous avons mesuré le diamètre moyen des œufs composant l'échantillon.

Les masses humides et sèches (mg) ont été pesées avec une balance de précision (Mettler toledo, AE200) à la précision de 0,01 mg. La masse sèche a été obtenue après déshydratation des échantillons à l'étuve (Firlabo, airconcept) durant 24h à 60°C (Ojanguren et Braña, 2003). Ces échantillons ainsi déshydratés ont ensuite servi pour les analyses de composition élémentaire.

ii. Sur les larves

Trois mesures ont été effectuées sur le corps des larves : la longueur totale Lt (mm), la hauteur du myotome HM (distance mesurée perpendiculairement à l'axe du corps entre l'anus et la base de la nageoire dorsale et le diamètre de l'œil DO) (mm) (Figure 20). Parallèlement, deux mesures ont été réalisées sur le sac vitellin : la longueur totale LSV (mm) et la hauteur maximale HSV (mm) (Figure 20). Les paramètres mesurés ont été choisis d'après Trabelsi-Zouari (2011) et Lahnsteiner (2012). Pour la truite, 16 larves par clayette (n = 8) ont été prélevées pour chacun des trois événements biologiques (stade oeillé, éclosion, émergence, première prise alimentaire) ; excepté à 12°C où 10 larves ont été prélevées en raison du fort taux de mortalité observé par clayette. Pour le brochet et la carpe, 6 larves ont été analysées par clayette (n = 9) pour les trois mêmes événements biologiques. Toutes ces mesures ont été obtenues sous une loupe binoculaire (OPTIKA microscope, SZP-10) reliée à une caméra (MICROVISION Instruments, Lw1235C-GT1), en utilisant le logiciel Archimed (MICROVISION Instruments 6.0.14).

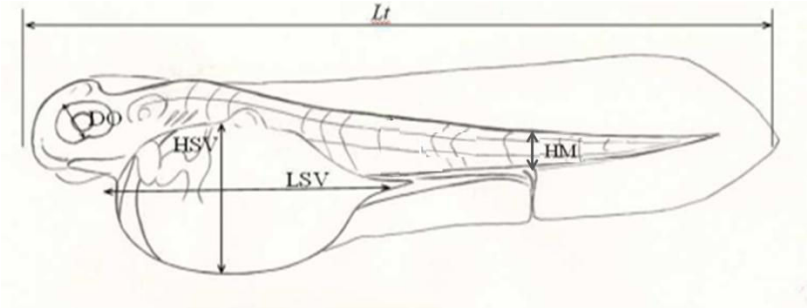


Figure 20: Description des mesures effectuées sur les larves. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'œil, HSV : hauteur du sac vitellin, LSV : longueur du sac vitellin. Modifié d'après Trabelsi-Zouari (2011).

Les masses humides et sèches du corps et du sac vitellin ont été obtenues après dissection de la larve en séparant le corps du sac vitellin. Chacune des parties ainsi séparées (corps et sac) a été pesée séparément pour obtenir la masse humide, puis déshydratée à l'étuve (Firlabo, airconcept) durant 24h à 60°C (Ojanguren et Braña, 2003) pour déterminer la masse sèche. Le corps et le sac vitellin ont été pesés séparément sur une balance de précision (Mettler toledo, AE200) à la précision de 0,01mg. Les échantillons déshydratés de larves (corps et sac vitellin) ont ensuite été utilisés pour les analyses de composition élémentaire.

7.3.5. Pourcentage de malformation

Le pourcentage de larves malformées (PM, %) a été déterminé aux trois événements biologiques (éclosion, émergence et première prise alimentaire) sur les *n* larves prélevées par clayette et par température (pour la truite, *n* =16 excepté à 12°C où *n* = 10 ; pour le brochet et la carpe, *n*= 6). Ce pourcentage a été calculé comme suit :

$$\mathrm{PM} = \left(\frac{\text{Nombre de larves malformées} * 100}{n \text{ larves prélevées}}\right)$$

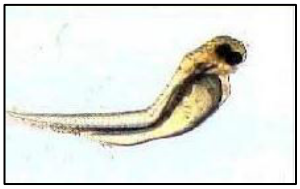
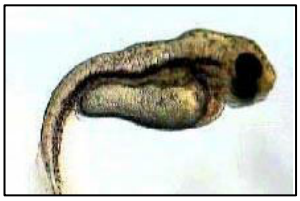
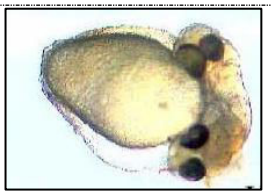
Puis, en estimant le taux de survie à partir du pourcentage de mortalité calculé par période (PMP) et le pourcentage de larves malformées (PM), nous avons calculé le pourcentage de larves vivantes bien formées (PVBF). Ce pourcentage nous permet d'avoir une vision globale de la qualité de la population de larves à la fin d'une période donnée, il est calculé comme suit :

$$\mathrm{PVBF} = \left[\left(\frac{\text{Nombre de larves malformées} * 100}{n \text{ larves prélevées}}\right) * \mathrm{PSP}\right]$$

7.3.6. Typologie des malformations

La typologie des malformations opérée sur nos trois espèces est basée sur les études d'Afonso et al. (2000), Holm et al. (2005), Jezierska et al. (2000) et Lahnsteiner (2012). Ces différentes classifications identifient six grands types de malformations visibles sous microscope (Tableau 4). Ces malformations peuvent être classées en malformations « simples » lorsqu'une seule partie du corps de la larve est malformée ou *a contrario* classées en malformations multiples lorsque la larve présente au moins deux malformations (Jezierska et al., 2000).

Tableau 4: Principales malformations décrites par Afonso et al. (2000), et Holm et al. (2005). L'ensemble des photos proviennent de Jezierska et al. (2000) lors d'une expérience réalisée sur de larves de carpe commune soumises à différentes concentrations de plomb et de cuivre.

Structure anatomique	Type	Définition	Illustration
Colonne vertébrale	Scoliose	Altération latérale (altération en zigzag)	
	Lordose	Altération verticale en forme de V	
	Cyphose	Altération de trois parties	
Sac vitellin	Œdème	Accumulation de fluide corporel entrainant la séparation entre le sac vitellin et le tube digestif	
Tête	Mâchoire	Prognathisme ou rétroprognathisme	
	Yeux	Absence d'œil ou yeux multiples	
Formes multiples		Présence de deux ou trois corps pour un sac vitellin ou deux, trois ou quatre têtes pour un sac vitellin	
Multi-malformations		Présence d'au moins deux malformations simples : par exemple une lordose et un œdème du sac vitellin ou une cyphose et pas d'œil et un œdème du sac vitellin.	

7.3.7. Mesures de la composition élémentaire et détermination du contenu énergétique du corps et du sac vitellin des larves

Les individus, échantillonnés pour obtenir les masses humides et sèches et les variables morphométriques, ont ensuite été utilisés pour déterminer le contenu énergétique. Le contenu énergétique est la valeur en joules de l'individu. Six temps de prélèvement ont été étudiés pour les trois espèces : lors du prélévement initial (PI), après l'augmentation de température (AG), à 50% d'éclosion (E), 50% d'émergence (EM), et 50% alimentation exogène (PPA).

Les compositions en carbone (*C*), hydrogène (*H*), azote (*N*), soufre (*S*) et oxygène (*O*) des échantillons ont été réalisées avec un spectrophotomètre Flash EA 1112 (ThermoFinnigan 2003) au Laboratoire de Mesures Physiques (LMP) de l'Université de Montpellier 2. Les échantillons ont été regroupés en fonction du traitement thermique appliqué pour obtenir trois fractions de 25 mg. Les deux premières fractions ont servi aux dosages des éléments *C*, *H*, *N* et *S*. La dernière fraction a servi à la détermination de la teneur en *O* par pyrolyse. Les analyses de composition ont été effectuées sur les œufs (stade embryonnaire), et le corps et son sac vitellin de la larve séparément.

A partir de ces données, divers paramètres ont été calculés :

- Le pourcentage de cendres (% poids sec) :

Cendres (% poids sec) = 100 - (% *C* + % *H* + % *N* + % *S* + % *O*)

- La valeur calorifique (VCal, J mg^{-1} masse sèche)

VC (J mg^{-1}) = 0,004184 × [88 × % *C* + 344 × (% *H* - 0,125 × % *O*) + 25 % *S*] (Kamler, 1998)

- Le contenu énergétique individuel (VE, J $ind.^{-1}$) a été obtenu en multipliant la valeur calorifique (VC, J mg^{-1}) par la masse sèche (PS, mg) :

VE (J ind.-1) = VC × PS

7.4. Bilan des mesures et analyses effectuées

Le tableau 5 ci-dessous présente un bilan récapitulatif des mesures réalisées sur nos 3 espèces au cours de la période P3. L'ensemble des mesures effectuées durant la phase endogène pour nos trois espèces va nous permettre de les comparer entre elles.

Tableau 5: Bilan de l'ensemble des mesures et analyses effectuées pour chaque espèce. F : fécondation ; O : stade oeillé ; E : éclosion ; EM : émergence ; PPA : première prise alimentaire.

Stades	Espèce	Survie	Temps de développement	Morphométrie Malformations	Masses sèche et humide	Contenu énergétique
F	Truite commune	X	X		X	X
	Brochet	X	X		X	X
	Carpe commune	X	X		X	X
O	Truite commune	X	X		X	X
	Brochet					
	Carpe commune					
E	Truite commune	X	X	X	X	X
	Brochet	X	X	X	X	X
	Carpe commune	X	X	X	X	X
EM	Truite commune	X	X	X	X	X
	Brochet	X	X	X	X	X
	Carpe commune	X	X	X	X	X
PPA	Truite commune	X	X	X	X	X
	Brochet	X	X	X	X	X
	Carpe commune	X	X	X	X	X

8 - Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées pour les trois espèces. Pour chaque variable, la normalité de la distribution a été testée par un test de Kolmogorov-Smirnov et l'homogénéité des variances par le test de Levene F. Ensuite, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM) sur le pourcentage de survie, de mortalité journalière, de malformation, de survie des larves bien formées ainsi que sur la longueur totale des larves, le contenu énergétique de la larve totale, du sac et du corps. Dans toutes les analyses, la température et les événements biologiques ont été les facteurs fixes et les clayettes (imbriquées dans la température) ont été considérées comme un facteur aléatoire. La GLM a été suivie par un test post-hoc de Tukey pour calculer les différences entre les paires de moyennes. Tous les paramètres ont été exprimés en moyenne ± écart-type (EC).

Pour le temps de développement, nous avons comparé plusieurs modèles de régression (exponentiel, linéaire, logarithmique) et nous avons choisi la meilleure représentation par les meilleurs r^2 (Teletchea et al., 2009a). De plus, l'effet de la température sur le pourcentage de temps entre deux événements biologiques consécutifs a été testé avec un test du chi 2. Tous les résultats ont été considérés comme significatifs pour une p value < 0,05.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée pour étudier les relations entre les six paramètres morphométriques (ED : diamètre de l'œil, TL : longueur totale, HM : hauteur du myotome, YSD : diamètre du sac vitellin, MY : masse du sac vitellin et MT : masse du corps) mesurés à chacun des trois événements biologiques étudiés (l'éclosion, l'émergence et la première prise de nourriture). L'ACP a été suivi d'une analyse de classification hiérarchique par la méthode de Ward pour identifier des groupes de larves partageant des paramètres morphométriques similaires. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées en utilisant le logiciel Statistica (version 10).

Résultats



https://fr.pinterest.com/pin/135459901270845139/

9 – Résultats

Chapitre 1: La truite commune



Chapitre 2: Le brochet



Chapitre 3: La carpe commune



Chapitre 1: La truite commune



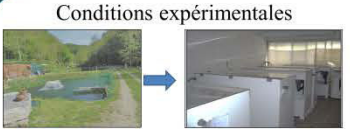
Photo Yannick Ledoré

Impact de la température sur les premiers stades de vie d'un poisson sténotherme d'eau froide, la truite commune *Salmo trutta*

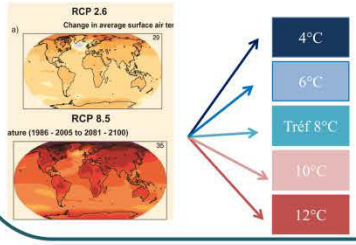
La température est le principal facteur abiotique influençant le cycle de vie des poissons. La présente étude vise à déterminer les effets de différentes températures, choisies en fonction des prévisions des experts du Giec, sur les premiers stades de vie d'une espèce sténotherme, la truite commune (*Salmo trutta* L.). Nous avons appliqué cinq températures, les conséquences sur la survie et le développement (temps de développement, morphométrie et valeur bioénergétique) des embryons et larves ont été déterminées.

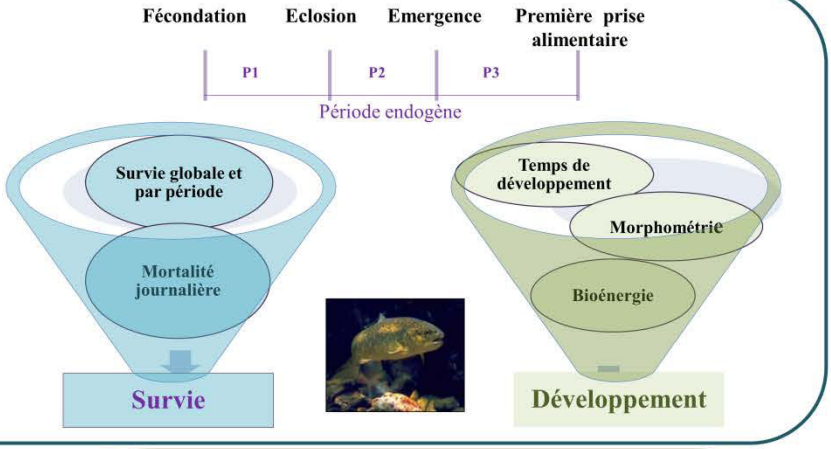
Quel est l'impact de la température sur la survie et le développement?

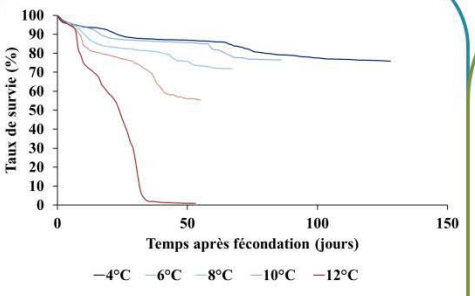
Conditions expérimentales



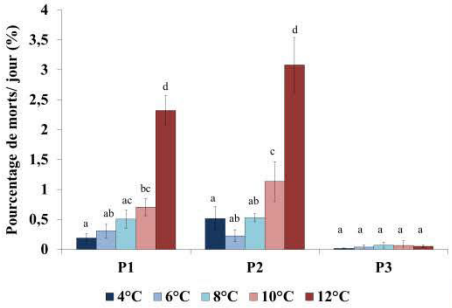
Cinq températures testées (IPPC 2014)



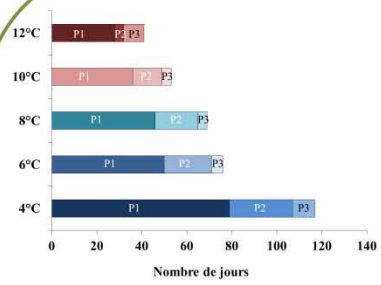




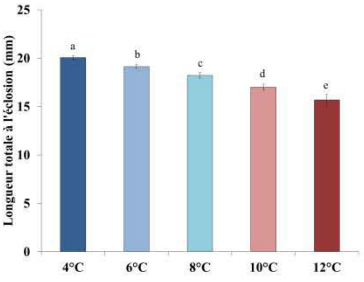
Une température de 12°C provoque une très forte mortalité.



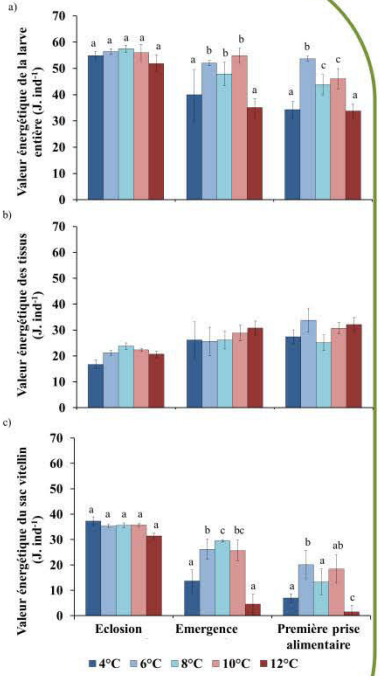
P1 et P2 présentent une forte mortalité journalière.



Le temps de développement est divisé par 3 entre 4°C et 12°C.



Plus la température d'incubation est élevée, plus la taille des larves à l'éclosion est petite.



Lors de l'émergence et de la première prise alimentaire, les valeurs énergétiques des larves et de leur sac vitellin sont les plus basses à 4 et 12°C.

Lettres différentes = différences significatives à p <0,05

La survie optimale des larves est comprise entre 6 et 8 °C. Une température de 12°C entraîne un effondrement de la survie, ce qui est conforme aux prévisions d'une forte diminution de l'aire de répartition actuelle de cette espèce avec une telle augmentation de température. En outre, les périodes les plus sensibles sont P1 et P2. A une température de 4°C, le taux de survie des larves est élevé, cependant les larves ont un contenu énergétique faible lors de la première alimentation. Ce faible taux énergétique couplé à un temps de développement allongé pourrait entrainer une possible mort des larves survivantes si des proies adéquates ne sont pas disponibles.

Strong effects of temperature on the early life stages of a cold stenothermal fish species, brown trout (*Salmo trutta* L.).

Emilie Réalis-Doyelle [1], Alain Pasquet [1-2], Daniel De Charleroy [3], Pascal Fontaine [1], Fabrice Teletchea [1*]

1. University of Lorraine, UR AFPA, USC INRA 340, Vandoeuvre-lès-Nancy, F-54506, France

2. CNRS (National center for the scientific research - France)

3. Instituut voor Natuur- (INBO), Dwersbos 28, 1630 Linkebeek, Belgium

*corresponding author

fabrice.teletchea@univ-lorraine.fr

Citation: Réalis-Doyelle E, Pasquet A, De Charleroy D, Fontaine P, Teletchea F (2016) Strong Effects of Temperature on the Early Life Stages of a Cold Stenothermal Fish Species, Brown Trout (Salmo trutta L.). PLoS ONE 11(5): e0155487. doi:10.1371/journal.pone.0155487
Editor: Jodie L. Rummer, James Cook University, AUSTRALIA

Received: July 31, 2015
Accepted: April 29, 2016
Published: May 12, 2016
Copyright: © 2016 Réalis-Doyelle et al. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.
Data Availability Statement: All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

Funding: This work was supported by **ONEMA** (Office National de l'eau et des milieux aquatiques - National Office for Water and Aquatic Environments) 2013-2015.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Abstract

Temperature is the main abiotic factor that influences the life cycle of poikilotherms. The present study investigated the thermal tolerance and phenotypic plasticity of several parameters (development time, morphometric measures, bioenergetics) for both embryos and fry of a cold stenothermal fish species, brown trout (Salmo trutta L.) in order to allow for a holistic evaluation of the potential effects of temperature. Five temperatures (4°C, 6°C, 8°C, 10°C, and 12°C) were tested, and the effects of temperature were analyzed at three stages: hatching, emergence, and first food intake. A mean of 5,440 (S.E. ± 573) eggs, coming from seven females and seven males (seven families) captured close to Linkebeek (Belgium), were used for each temperature. Maximum survival of well-formed fry at first food intake and better use of energy budget were found at 6°C and 8°C, temperatures at which the possible contribution to the next generation should therefore be greatest. At 12°C, the experimental population fell dramatically (0.9% survival rate for well-formed fry at first food intake), and fry had almost no yolk sac at first food intake. The present results on survival at 12°C are in accordance with predictions of a sharp decrease in brown trout numbers in France over the coming decades according to climate change projections (1°C to 5°C temperature rise by 2100 for France). At 10°C, there was also a lower survival rate (55.4% at first food intake). At 4°C, the survival rate was high (76.4% at first food intake), but the deformity rate was much higher (22% at first food intake) than at 6°C, 8°C, and 10°C. The energetic budget showed that at the two extreme temperatures (4°C and 12°C) there was less energy left in the yolk sac at first food intake, suggesting a limited ability to survive starvation.

Introduction

Climate change is one of the main anthropogenic perturbations, in addition to destruction of habitats, introduction of alien species, pollution, and overexploitation, that have contributed to the erosion of biodiversity over the past century [1, 2]. Mean global temperatures have increased by 0.85°C since 1850 [3], which have partly contributed to the changes in fish fauna observed both in marine [4–6] and freshwater ecosystems [1, 2, 7–9]. According to the latest report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [3], the average temperatures on the Earth's surface could rise between 0.5°C and 5.5°C by the end of this century (2100) [3] with strong local variations. This warming trend could continue to affect fish populations, as most

fish species have no physiological ability to regulate their body temperature [10, 11]. Freshwater fish species could be even more vulnerable to global climate change as they have limited dispersal ability within hydrographic networks in which they currently live [12, 13]. In this context, an important scientific issue is to predict how fish populations will cope with future temperature changes [14]. Buisson et al. [12] conducted one of the few studies on freshwater fish in Europe. They used correlative models that first linked the present-day species distribution to a set of environmental and climate variables. Subsequently, application of future climate change scenarios allowed predictions of future potentially suitable habitats for the species [13]. They concluded that the effects of climate change could be rather positive, except for cold-water species [12, 14]. Growing interest has emerged about the variability of the predicted effects from such models due to methodological decisions [12–15]. For example, the sampling method could lead to errors when evaluating the presence and abundance of species due to the migration of adult fish during the year [15]. Consequently, the absence of a given species in a sample does not necessarily imply that this site is not suitable for this species [15]. In addition, the modeling of present-day distribution is, most often, based only on adults, thus not taking into account the environmental requirements of the entire life cycle such as for embryos or larvae [15, 16]. Finally, several biological processes are not included in the modeling approach such as biotic interactions, dispersal ability, and potential colonization of new environments [15]. Other modeling methods have also been recently developed that aim to combine climatic requirements, population dynamics, and dispersal ability [15–16]. Yet, such models require a large amount of knowledge about population dynamics and processes involved in dispersal of the studied species, and as such have only been applied to a limited number of well-known species, such as the Allis shad (Alosa alosa) [16] or the Atlantic salmon (Salmo salar) [17].

Complementary to these modeling approaches, a possible way to improve both our understanding of the present geographical distribution of freshwater fish and our ability to interpret or model changes in fish communities, is to use the knowledge acquired on the thermal tolerance in fish by field or laboratory experiments [18]. Such information could be useful to refine present-day realized niche based on absence-presence records [12] and to evaluate whether species are today already able to cope with temperature changes. Yet, such knowledge, even for European freshwater species, is relatively old, fragmentary, and difficult to access [18, 19]. Most often, the available information has not been updated, confirmed, or refuted by recent works [19]. Therefore, new data obtained either through field studies

coupling temperatures and the presence of fish, or more experimental designs conducted in laboratory on boundary thermal tolerance are required [18]. It seems appropriate to first focus on embryos and larvae, because these early life stages are key for further population recruitment, and are very sensitive to temperature conditions [18, 19].

In the present study, we chose to focus on brown trout (Salmo trutta L.) because its catch has dramatically declined in several parts of Europe (50% over the last 15 years [20]), such as in Switzerland and France, probably due to increasing water temperatures [20, 21]. According to projections, its distribution area could be reduced by 76% in France by the end of the century [12, 13] for which projected changes in temperature will be similar to the global average [3]. This species inhabits cold streams, rivers, and lakes [22]. Spawning occurs most often between October and December at around 8°C in rivers and streams with swift current [22, 23]. Few experimental laboratory studies have been performed on the thermal tolerance of early life stages of brown trout. They found that the maximum survival rate of fry was obtained between 8°C and 10°C, and that the lower lethal temperature was close to 1°C, while the upper limit was between 14°C and 16°C [24, 25]. Furthermore, deformity rates increased below 3°C and above 11°C [25, 26]. Previous studies also showed that an increase in temperature could induce an earlier development and a smaller size of hatching fry [24, 25]. Finally, the development time from fertilization to first food intake decreased sharply when temperature increased [27, 28], requiring 180 days at 4°C compared to only 60 days post fertilization at 14°C [24]. The present study had two main goals: (i) experimentally assess the thermal tolerance of early life stages of brown trout and the phenotypic plasticity of various traits, such as the size (and other morphometrics) at hatching, emergence, and first food intake, developmental duration of successive stages, and consumption of energetic reserves (yolk sac, tissue, and whole fish) in order to have a holistic evaluation of the potential effects of temperature, and (ii) based on these new results discuss previous experimental data and projections in order to provide more realistic forecasts for both policy makers and aquatic biodiversity managers.

Materials and Methods

Animals and experimental conditions

Fish were handled in accordance with national and international guidelines for the protection and welfare of animals used for scientific purposes (Directive 2010/63/EU). Eggs were obtained in December 2013, from wild broodstock of trout kept in earthen ponds at the Research Institute for Nature and Forest (INBO) located near Brussels. The temperature of the earthen ponds was 8.0°C (S.E. ± 0.2°C) and the oxygen concentration was 9.0 mg L-1. Seven females (mean mass: 2.50 ± 0.36 kg, mean length: 58.0 ± 3.9 cm) and seven males (mean mass: 3.18 ± 0.83 kg, mean length: 61.0 ± 4.7 cm) were used. The average age of broodstock was four years. Oocytes were obtained after stripping, and one female was fertilized by one male to obtain seven families. Then, eggs from each family were transported in separate plastic bags with water supplied from the stocking earthen ponds and put into polystyrene boxes to maintain the temperature close to 8°C. Overall, a mean of 4,170 ± 215 eggs per female were collected and transferred to the University of Lorraine, in Nancy (France), the same day.

Five similar recirculating water systems or hatcheries (110 × 64 × 186 cm) were used. Each hatchery had a flow rate of 4 m3 h-1, and water was U.V.-sterilized. Each hatchery contained eight separate racks (45 × 7 × 12 cm). The whole experiment was performed in a controlled temperature room at 15°C. The photoperiod was natural, with daylight hours increasing from December to the end of the experiment in April. The temperature of water was checked daily (precision of the probe is 0.1°C) in each hatchery, as well as dissolved oxygen, which remained above 9 mg L-1. Water quality (ammonia, nitrite and pH) was checked weekly. Total ammonia and nitrite concentrations in each tank were kept below 0.05 and 0.01 mg L-1, respectively, and pH remained at 8.0 ± 0.5. Eggs of the seven different families were mixed and distributed within each of the eight racks of the five hatcheries. After one day, the temperature was modified with a 1°C step per hour to reach the desired tested temperatures [29]. The five temperatures (4°C, 6°C, 8°C, 10°C, and 12°C) were chosen according to climate predictions for France.

Biological stages

Four biological stages (fertilization, hatching, emergence, and first food intake) were considered and three time periods were defined: P1: from fertilization to hatching, P2: from

hatching to emergence, and P3: from emergence to first food intake (beginning of exogenous feeding). Hatching (H) was defined as the time when at least 50% of the fry left the egg shell, emergence (EM) as the time when at least 50% of the fry rose up to swim in the water column, and first food intake (FFO) as the time when at least 50% of the fry started to feed exogenously. We chose 50% because it is most commonly used in the literature [24, 25]. Feed specifically developed for trout (Neo supra S, AL1; Le Gouessant) was given just after emergence twice daily (9.00 a.m. and 2.00 p.m.) [30, 31].

Parameters studied

Survival rate . Dead embryos and fry were removed every day to avoid water pollution. Dead embryos were easily identified as they were white and opaque [32]. Dead individuals (embryos or fry) were counted every day to calculate the daily mortality rate (DMR, in percentage) over a period of time, as follows: [DMR = ((Number of dead individuals cumulated over a period of time / Number of days within this period of time) × 100 / Total number of individuals]. Based on these data, the mortality rate was obtained and we then calculated the survival rate (SR) for the entire experiment (from fertilization to first food intake) and at each stage as follows: [SR = 100 - (Number of dead individuals cumulated over a period of time × 100) / Number of individuals at the beginning of the studied period of time]. The daily survival rate was also calculated for each time period by taking into account its duration. The eggs (dead within 24 h after fertilization) were not taken into account as dead but as unfertilized eggs; they were removed from the analysis.

Deformity rate. Fry were classified as either well-formed or not and scored as yes or no. This classification was performed on 128 live fry from each temperature group (n = 16 per rack) at the end of each period (3 times). All fry, which were then finally sampled for morphometric measures, were checked for malformations. These fry were then used for the analysis of bio-energy. Those that were malformed had visible defects, including malformations of the skeleton, head and yolk sac [33, 34]. The deformity rate (DF) of live fry was calculated as follows: [DF = Number of fry malformed × 100 / 128 live sampled fry]. Then, by combining the survival and deformity rates of live fry, we calculated the survival rate of well-formed fry (PS) as follows: [PS = Survival rate × (100—Deformity rate) / 100]. PS provided us with an indication of the quality of the fry population at a given stage.

Duration of the developmental stages. The total duration of the experiment corresponded to the time between fertilization and observation of the first food intake (days), spanning to the endogenous feeding period. The relative time (RT) of each time period (P1, P2, and P3) was calculated as follows: [RT = Number of days between two consecutive stages × 100 /total duration of the endogenous feeding period].

Morphometric and morpho-anatomical parameters. The morphological parameters analyzed were selected based on Trabelsi [25, 35]. The morphometric measurements were performed on well-formed fry only among the 128 fry sampled per temperature and per stage. Fry were euthanized by an overdose of Ethyl 3-aminobenzoate methanosulfonate salt (MS-222, Tricaine). All measures were obtained with an Optika binocular microscope equipped with a Sony camera, with a precision of 0.01 mm. Three parameters were measured on the body of the fry: total length (TL) (mm), height of the myotome (HM) (mm), and eye diameter (ED) (mm), and two on the yolk sac: vertical and horizontal diameters (mm). The mean diameter of the yolk sac (YSD) was then calculated by averaging the two diameters [35].

Energetic value. The dry mass (0.01 mg) was obtained based on the analysis of 24 fry (n = 3 per rack) at three different stages: hatching, emergence, and first food intake. For each fry, the yolk sac and tissue were first separated [24], dried at 60°C for 72 hours, and then weighed using a Denver Instrument S-114 balance (with a precision of 0.01 mg). This allowed obtaining the separate mass of yolk and tissue (MY and MT, respectively), as well as the energetic values of each. The total energetic value of fry was obtained by adding the values of the yolk and tissue. Elemental analyses were performed using a Flash EA 1112 elemental analyzer (Thermo Finnigan, 2003) at the Laboratory of Physical Measures (LMP) at the University of Montpellier II (France). Each sample (25 mg) was divided in two parts: one for carbon (C), hydrogen (H), nitrogen (N), and sulfur (S) analyses and the other to determine the total energetic content. Each sample was analyzed in triplicate. The oxygen fraction (O, % dry matter) was then computed as follows: [O = 100 - (C + H + N + S)]. Caloric values (J mg-1 dry mass) were computed from C, H, O, and S fractions (% dry matter). The following formula was used to calculate the caloric values: [CV (J mg-1) = 0.004184 × [88× % C + 344 × (% H– 0.125 × % O) + 25 × % S] [36]. Tissue or yolk sac energetic value (EV, J ind.-1) was obtained by multiplying the caloric value (CV, J mg-1) by the dry mass (PS, mg): [EV (J ind.-1) = CV × PS], as described in [36].

Statistical analyses

To test the normality of the distributions, a Kolmogorov–Smirnov test was used and the homogeneity of variances was tested using the Levene's F test. Then, Generalized Linear Models (GLM) were used to determine differences in survival rate, daily mortality rate, deformity rate, survival of well-formed fry, total length of fry, and energy value. In all analyses, temperature and stage were the fixed factors and racks (nested within temperature) were considered as a random factor. The GLM were followed by a Tukey post hoc test to calculate pairwise differences between means. All parameters were expressed as mean ± S.E. Besides, for the survival curve, we used a Cox regression proportional hazard survival analysis. For development time, we used an exponential model. The effect of temperature on the percentage of time between two consecutive stages was tested with chi2. All results were considered significant at the level of $p < 0.05$.

A Principal Components Analysis (PCA) was used to investigate the relationships between the six morphometric parameters (ED: eye diameter; TL: total length; HM: height of the myotome; YSD: yolk sac diameter; MY: mass of the yolk sac; and MT: mass of the tissue), as well as the ordination of fry at each of the three studied stages (hatching, emergence, and first food intake). PCA was followed by a hierarchical cluster analysis to identify groups of fry sharing similar morphometric parameters. Then, a mean individual (calculated from the 16 fry sampled per rack, therefore 8 individuals per temperature) was then plotted for the first and second axes for the purpose of clarity. All statistical analyses were performed using Statistica software (version 10).

Results

Duration of the developmental stages

The total duration from fertilization to first food intake was significantly different between temperatures ($X2 = 196.3$, $p < 0.001$). It decreased exponentially with increasing temperatures (Fig 1). The relative duration time of each stage varied among stages ($X2 = 56.0$, $p < 0.001$) but no interaction was observed between stages and temperatures ($X2 = 11.7$, $p = 0.16$). The relative duration of period P1 (incubation) was similar between temperatures (between 66% and 69%) (Fig 2). However, temperature had an effect on the two other periods (P2, P3); yet,

this could not be tested statistically: P2 was the shortest and inversely P3 was the longest at 12°C, compared with the other temperatures (Fig 2).

Influence of temperature on survival rate and deformities

Survival rate. During incubation, high peaks of mortality were observed at 6 to 20 days post fertilization depending on the temperature tested: at day 6 at 12°C (number of dead embryos for the entire hatchery, n = 595), at day 7 at 10°C (n = 213), at day 8 at 8°C (n = 83), at

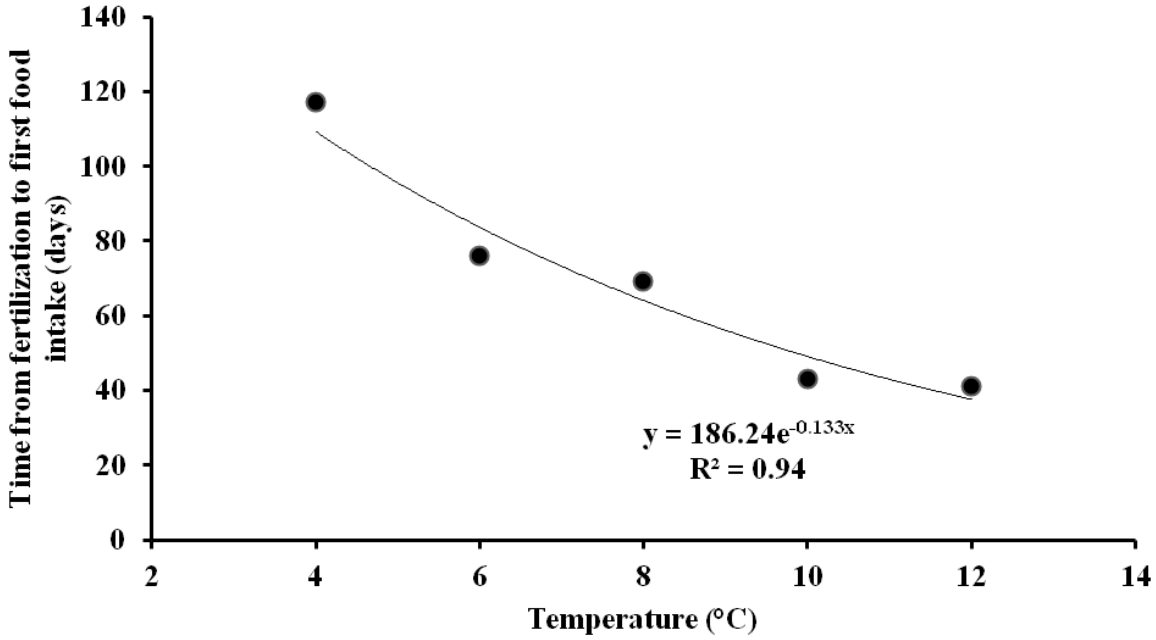


Fig 1. Effect of temperature on the development time from fertilization to first food intake (in days) for brown trout (*Salmo trutta*). Each point represents one value per temperature.

day 14 at 6°C (n = 49), and at day 20 at 4°C (n = 29) (S1 Table). The survival rates were significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 1221.9$, $p < 0.0001$) and stages (GLM: $F_{1,2} = 176.4$, $p < 0.0001$), and were also influenced by the interaction between temperatures and stages (GLM: $F_{1,8} = 41.7$, $p < 0.0001$). There was a slight effect of racks (GLM: $F_{1,35} = 2.31$, $p < 0.001$). Besides, the Cox survival analysis showed that there was a global effect of temperature on mortality ($X2 = 876$, $p < 0.0001$) (Fig 3). Finally, the daily mortality rate (in percentage) during each of the three studied time periods (P1, P2, P3) was significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 482.2$, $p < 0.0001$) and stages

(GLM: $F_{1,2} = 211.6$, $p < 0.0001$), and was also influenced by the interaction between temperatures and stages (GLM: $F_{1,8} = 57.4$, $p < 0.0001$). There was no effect of racks (GLM: $F_{1,35} = 1.0$, $p < 0.0001$). The daily mortality rate was highest for both P1 and P2 at 12°C compared with the other temperatures (Table 1). Yet, no difference was found between temperatures for P3 (Table 1).

Deformity rate. The deformity rate was significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 134.4$, $p < 0.0001$) and stages (GLM: $F_{1,2} = 44.9$, $p < 0.0001$),

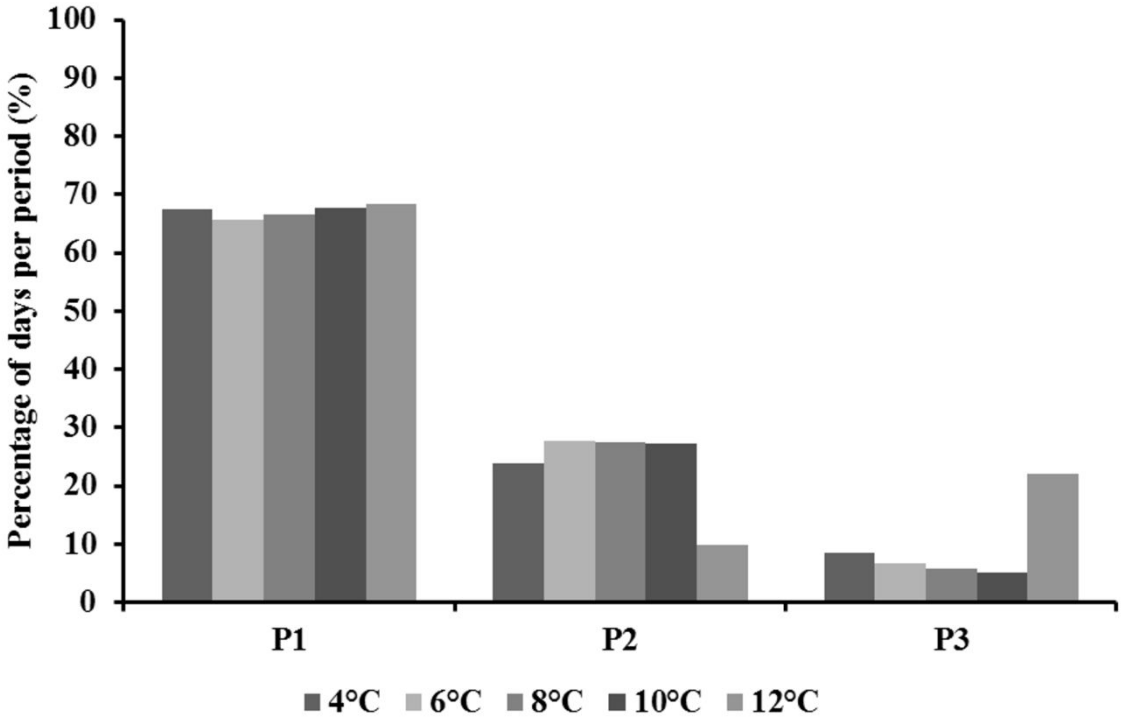


Fig 2. Effect of temperature on the percentage of days per time period for brown trout (*Salmo trutta*).P1: from fertilization to hatching, P2: from hatching to emergence, and P3: from emergence to first food intake. Only one value was used per temperature.

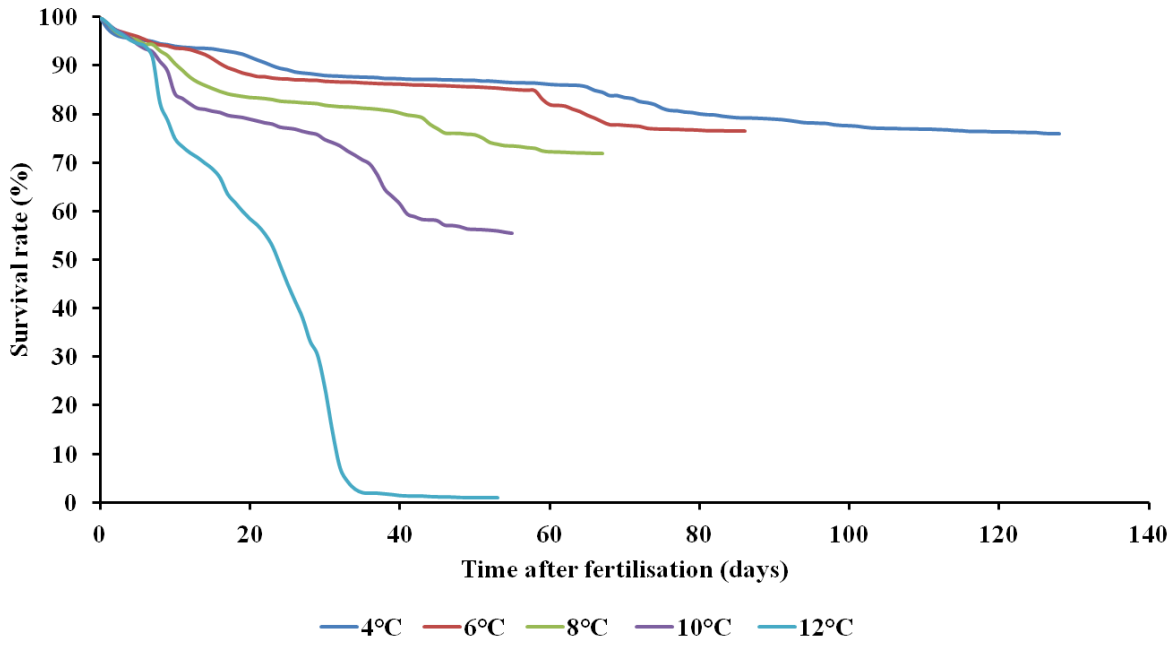


Fig 3. Effect of temperature on the survival rate (%) of brown trout (*Salmo trutta*) from fertilization to first food intake. Each line corresponds to the mean of dead individuals obtained for the 8 racks per day per temperature cumulated throughout the experiment.

and was also influenced by the interaction between temperatures and stages (GLM: $F_{1,8} = 27.7$, $p < 0.0001$). There was no effect of racks (GLM: $F_{1,35} = 0.8$, $p = 0.75$). At hatching, the percentage of malformed fry was highest at 12°C and lowest at 8°C (Fig 4(A)). At both emergence and first food intake, the percentage was highest at the two extreme temperatures (Fig 4(A)).

Survival rate of well-formed fry. The survival rate of well-formed fry was significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 11070.3$, $p < 0.0001$) and stages (GLM: $F_{1,2} = 1244.7$, $p < 0.0001$), and was influenced by the interaction between temperatures and stages (GLM: $F_{1,8} = 535.5$, $p < 0.0001$). There was no effect of racks (GLM: $F_{1,35} = 1.0$, $p = 0.48$) (Fig 4 (B)). For the three stages, the survival rate of well-formed fry was lowest at 12°C, followed by 10°C (Fig 4(B)). At first food intake, the survival rate was also lower at 4°C than at 6°C and 8°C (Fig 4(A)).

Morphometric and morpho-anatomical measurements

Total length. The total length was significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 108.3$, $p < 0.0001$) and stages (GLM: $F_{1,2} = 4775.3$, $p < 0.0001$), and was also influenced by the interaction between temperatures and stages

	P1	P2	P3
4°C	0.19 ± 0.07^{a}	0.52 ± 0.19^{a}	$0.02 \pm 10^{-4\ a}$
6°C	0.31 ± 0.12^{ab}	0.22 ± 0.10^{ab}	0.04 ± 0.03^{a}
8°C	0.50 ± 0.14^{ac}	0.52 ± 0.66^{ab}	0.06 ± 0.05^{a}
10°C	0.70 ± 0.14^{bc}	1.13 ± 0.32^{c}	0.06 ± 0.08^{a}
12°C	2.32 ± 0.24^{d}	3.08 ± 0.45^{d}	0.05 ± 0.02^{a}

Table 1. Effect of temperature on the daily mortality rate (in percentage) of brown trout (*Salmo trutta*) during each of the three studied period. P1: from fertilization to hatching; P2: from hatching to emergence; P3: from emergence to first food intake. Mean (± S.D.), with n = 8 (racks). Values with the same superscript letter indicate no significant difference between temperatures within each period (Tukey, $p < 0.05$).

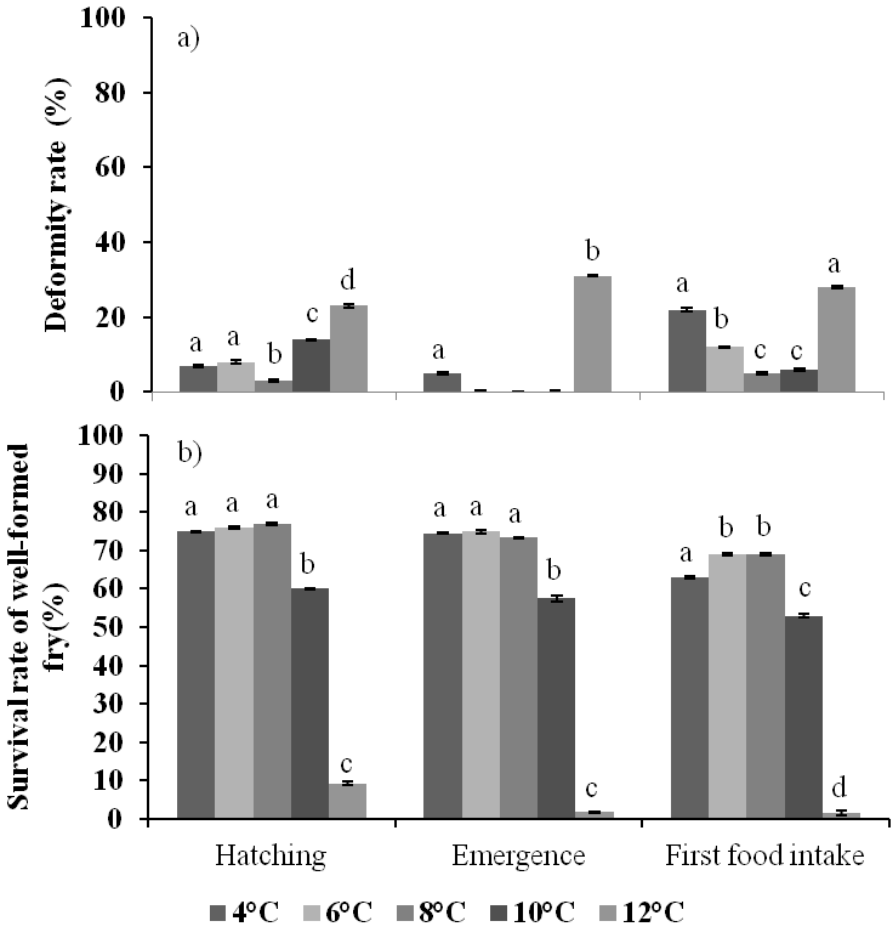


Fig 4. Effect of temperature on a) the deformity rate (%), and b) survival rate of well-formed fry (%) at three different stages (hatching, emergence, and first food intake) for brown trout (*Salmo trutta*). Mean (± S.D.), with n = 8 (racks). Values with the same superscript letter indicate no significant difference between temperatures for each of the three stages (Tukey, $p < 0.05$).

(GLM: F1,8 = 90.8, p < 0.0001). There was no effect of racks (GLM: F1,35 = 1.1, p = 0.33). At hatching, the total length of fry was significantly reduced when temperature increased (Fig

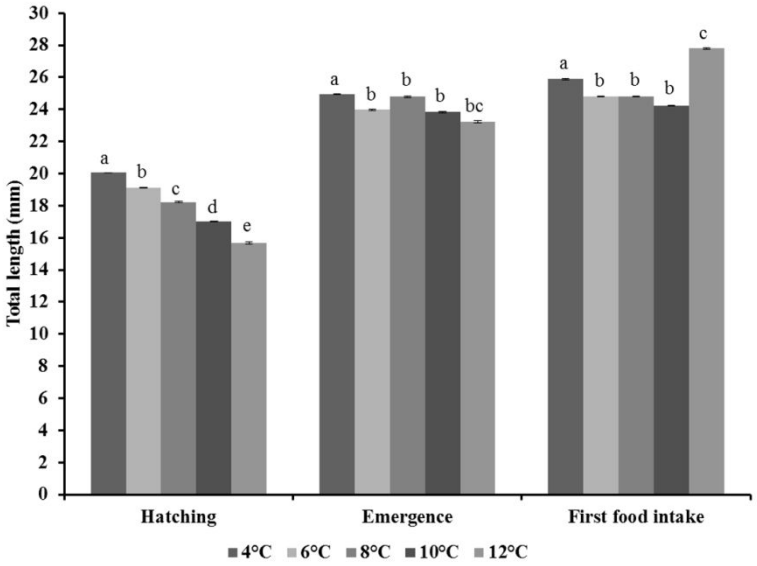


Fig 5. Effect of temperature on the total length of fry of brown trout (Salmo trutta) at hatching, emergence, and first food intake. Mean (± S.D.), with n = 8 (racks). Values with the same superscript letter indicate no significant difference between temperatures for each of the three stages (Tukey, p < 0.05).

5, S2 Table). At emergence, fry were longest at 4°C and of intermediate length at 6°C, 8°C, 10°C, and 12°C. At first food intake, they were shortest at 6°C, 8°C, and 10°C, of intermediate length at 4°C, and longest at 12°C (Fig 5, S2 Table).

Morpho-anatomical changes. The PCA for factors influencing hatching enabled us to distinguish two principal axes that explained 65% of the variance (Fig 6(A)). The first axis (47% of the variance) was correlated with four morpho-anatomical parameters: ED (r = 0.49), TL (r = 0.48), HM (r = 0.45), and YSD (r = 0.48). The second axis explained 19% of the variance and was correlated with MY (r = 0.66) and MT (r = - 0.42). At hatching, five clusters were identified by the hierarchical cluster analysis, essentially based on the fry length but not on the mass of yolk sac or tissue (Fig 6(A)). A first cluster (12°C) displayed the shortest individuals with the smallest yolk sac. The second and the third clusters (10°C, 8°C) grouped fry that were of intermediate length and had an intermediate yolk sac. The fourth cluster (6°C) was characterized by longer individuals with a larger yolk sac and the fifth cluster at 4°C was characterized by the longest individuals with the largest yolk sac.

The PCA for factors influencing emergence enabled us to distinguish two principal axes that explained 52% of the variance (Fig 6(B)). The first axis (34% of the variance) was correlated with three parameters: HM (r = 0.55), ED (r = 0.55), and TL (r = 0.48). The second axis explained 18% of the variance and was principally correlated with MY (r = 0.65), YSD (r = 0.48), and MT (r = - 0.51). Five principal clusters were identified. A first cluster (12°C) displayed the shortest (TL) fry with the highest dry tissue mass. The second cluster (10°C) grouped fry that were short with an intermediate yolk sac diameter. The third cluster (6°C) displayed fry with the largest yolk sac diameter, yolk sac dry mass, and average total length. The fourth cluster (8°C) shared similar traits as the second cluster (10°C) but with longer fry (TL) with larger myotome than fry at 8°C. The fifth cluster at 4°C displayed the longest fry with the greatest dry tissue mass.

The PCA performed at first food intake enabled us to distinguish two principal axes that explained 82% of the variance (Fig 6(C)). The first axis (70% of the variance) was correlated positively with morpho-anatomical parameters YSD (r = - 0.81) and MY (r = 0.84), and negatively with TL (r = -0.95), HM (r = -0.89), and ED (r = -0.84). The second axis explained 12% of the variance and was mainly correlated with MT (r = - 0.76). Two main clusters were

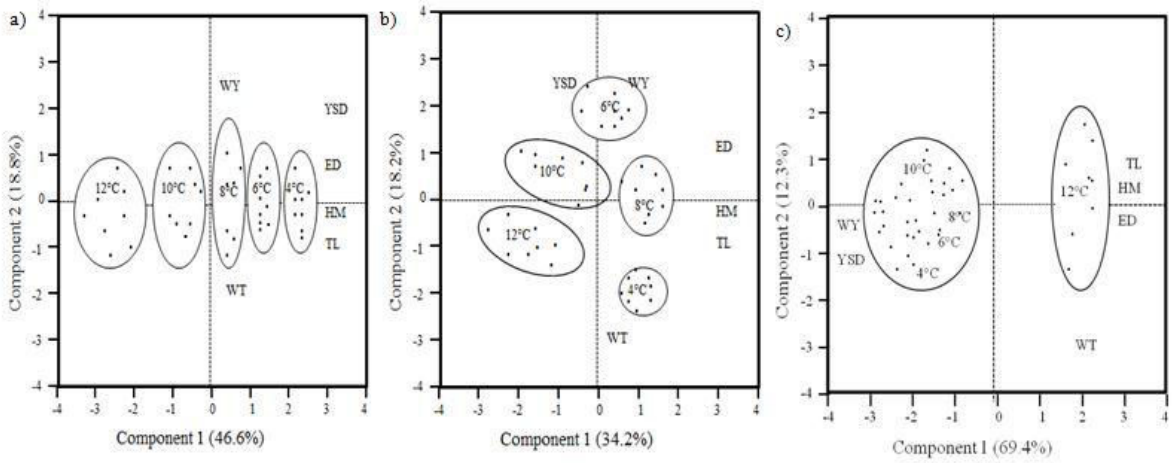


Fig 6. Principal Components Analysis performed on six morphometric parameters measured on brown trout (Salmo trutta) fry, a) at hatching, b) at emergence, and c) at first food intake. TL = total length, HM = height of the myotome, ED = eye diameter, MT = mass of tissue, MY = mass of yolk sac, and YSD = yolk sac diameter. Each point, representing a mean individual (calculated from the 16 fry sampled per rack), was plotted for

the first and second axes for the purpose of clarity. The groups are based on a hierarchical cluster analysis identified. A first cluster (12°C) grouped the longest (TL) fry with the highest dry tissue mass and smallest yolk sac. The second cluster (4°C, 6°C, 8°C, and 10°C) grouped fry with shorter and lighter bodies but heavier yolk sacs. All measures are available in S2 Table.

Energy value. The energy value (whole individual) varied according to temperatures (GLM, $F_{1,4} = 55.1$, $p < 0.0001$) and stages (GLM, $F_{1,2} = 66.3$, $p < 0.0001$), and the interaction between temperatures and stages was significant (GLM: $F_{1,8} = 14.4$, $p < 0.0001$). There was no effect of racks (GLM, $F_{1,35} = 1.0$, $p = 0.34$). At hatching, there was no difference between all temperatures (Fig 7(A)). At emergence, the total energy value was lowest at the two extreme temperatures (4°C and 12°C). At first food intake, the energy value was still lowest at the two extreme temperatures and highest at 6°C (Fig 7(A)). The tissue energy value was significantly different between stages (GLM: $F_{1,2} = 21.4$, $p < 0.0001$) but was not affected by temperature (GLM: $F_{1,8} = 2.5$, $p = 0.06$). There was no effect of racks (GLM: $F_{1,35} = 1.0$, $p = 0.43$) (Fig 7(B)). The yolk sac energy value was significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 22.1$, $p < 0.0001$) and stages (GLM: $F_{1,2} = 196.6$, $p < 0.0001$), and was also influenced by the interaction between temperatures and stages (GLM: $F_{1,8} = 12.3$, $p < 0.0001$). There was no effect of racks (GLM: $F_{1,35} = 1.3$, $p = 0.19$). At hatching, there was no difference between all temperatures (Fig 7(C)). At emergence, the energy value was lowest at the two extreme temperatures. At first food intake, the energy value was significantly lower at 12°C, and highest at 6°C (Fig 7 (C)). All data are available in S3 Table and S4 Table.

Discussion

This experiment explores both the thermal tolerance and phenotypic plasticity of the early life stages of brown trout, supporting previous results obtained chiefly during incubation (from fertilization up to hatching) as well as providing new data from hatching to first food intake. This enables us to have a holistic view of the effects of temperature during the entire endogenous feeding period of brown trout. At first food intake, the survival rate of the fry was

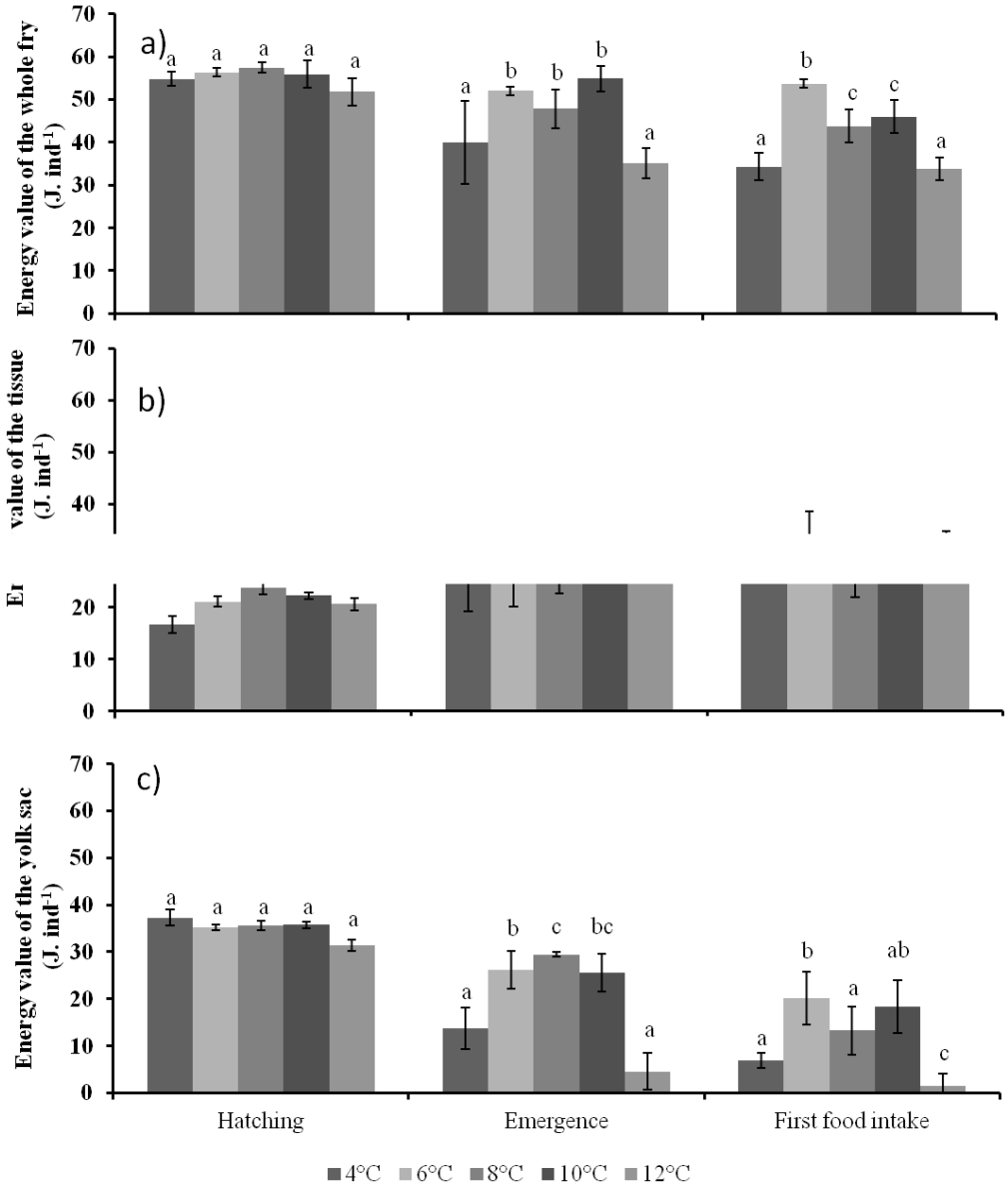


Fig 7. Effect of temperature on the energy value of fry of brown trout (*Salmo trutta*) at hatching, emergence, and first food intake, a) whole fry, b) tissue, and c) yolk sac. Mean (± S.D.), with n = 8 (racks). Values with the same letter indicate no significant difference between temperatures for each of the three stages (Tukey, $p < 0.05$).

only 0.9% at 12°C, and 28% of these surviving fry were malformed. At that stage and temperature, fry were longest with higher dry tissue mass and no remaining yolk sac. At 4°C, the survival rate was highest, yet 22% of the fry were malformed. They were smaller and lighter and had low yolk sac reserve. By contrast, the highest survival of well-formed fry at first food intake was found between 6°C and 8°C.

Daily mortality varied significantly during incubation, with high peaks observed at 6 to 20 days post fertilization. Such peaks in mortality had never been described in brown trout before; however, such an occurrence had been observed at 8 days post fertilization at 10°C in another salmonid species, the rainbow trout Oncorhynchus mykiss (21.5% of eggs became white) [32]. This suggests that the earliest ontogenetic stages between fertilization and hatching, in which cell differentiation predominates over growth, may be more sensitive to either mechanical perturbations [33] or unfavorable thermal conditions [33, 37–42, this study]. Moreover, the influence of temperature on the duration of the incubation period of brown trout was studied in widely distant geographic areas: Spain [24], Austria [25], the United States [26], the United Kingdom [43], and Belgium (this study). Similar trends to our results were found, particularly for 6°C, 8°C, and 10°C, confirming the expected negative curvilinear relationship between development time and temperature [24, 44].

At hatching, the highest survival rates for well-formed fry were found at the lowest three temperatures. These results were similar to those obtained previously (75% at 6°C-8°C and 9% at 12°C in the present study compared with 68% at 7°C-9°C and 3% at 13°C [25]). The slightly different results of survival at hatching for the same temperatures might reflect local adaptations of thermal tolerance between trout populations living in different environments or at different latitudes (Spain, Belgium, and Austria). Such a hypothesis could be tested by incubating embryos from different populations under the same conditions and compare their thermal tolerance, a method known as common garden experiment [45]. At first food intake, the survival rate was only 0.9% at 12°C, whereas it was above 70% from 4°C to 8°C; to our knowledge, there are no data available in the literature, especially on the daily mortality between hatching and emergence, on brown trout to compare to our results.

The increase in deformities during incubation at temperatures close to the brown trout's lower and upper limits is a well-known phenomenon for this species as well as for other fish [25, 46–48]. Embody [26] observed that malformations were more common at hatching at temperatures below 3°C or above 10°C. Lahnsteiner [25] also observed a strong increase in malformations at 13°C, which was also the case here as we found an increase in deformities at 12°C upon hatching. It could be due to the fact that fry are not able to rectify their head and vertebral column after leaving the egg shell [41, 47–51]. Moreover, the increase in deformities at 4°C after emergence could be a consequence of an underinflated swim bladder [52], particularly when fry start swimming [48, 53]. This could lead to over

activity of the pectoral fins to compensate for the lack of stabilization (buoyancy) and dynamism, which forces fry to swim in an abnormal and oblique way [54].

At hatching, the size of the fry decreased significantly with higher incubation temperatures (see also [24]). The negative relationship between fry size at hatching and incubation temperature could be partly explained by the fact that higher temperatures promote higher metabolic rates. Several studies have already found lower yolk sac conversion efficiency [55], resulting in a smaller body size at hatching, when temperature increased [24, 56–61]. Indeed, the increased energy consumption for both respiration and maintenance, due to an increase in temperature, will result in a decrease in energy for the formation of new tissue [43, 62, 63], and consequently could result in smaller fry at hatching. Such a negative relationship between size at hatching and temperature has already been described in other cold water species, including Atlantic salmon [64], Atlantic cod (Gadus morhua) [56,65], and haddock (Melanogrammus aeglefinus) [66]. Besides, it is well known that hatching does not occur at a specific age [67] or properly characterize an ontogenetic stage [68, 69], and it has been proposed that smaller fry at hatching are also premature and do not show the same morphology when temperature increases [24, 56]. Some meristic characteristics, such as vertebral and fin ray counts [59], and potential growth [63], have been reported to be related to incubation temperatures.

In the present study, fry were much larger at hatching when compared to those in a previous study [24], even though embryos were incubated at similar temperatures: 20.0 vs. 15.3 mm (4°C), 19.1 vs. 15.4 mm (6°C), 18.2 vs. 15.0 mm (10°C), 17.2 vs. 14.5 mm (12°C), and 15.6 vs. 14.0 mm (12°C). Such differences could be due to the age and probably the sizes of the broodstock that were used: they were 4 years old in this study, (see Materials and Methods), whereas they were 3 years old (no information on the size and mass) in the study by Ojanguren and Braña [24]. Indeed, Pusher and Humpech [70] found a positive relationship between female size, number and volume of eggs, and fry size at hatching. Smaller females (size: 21.0 cm, mass: 83.7 g) have smaller eggs (3.6 mm3) and fry are smaller when they hatch (10.0 mm) in contrast to larger females (size: 34.0 cm, mass: 431.0 g), which have bigger eggs (6.9 mm3) resulting in larger fry (18.6 mm). The difference observed in fry size at hatching between different studies might also reflect local adaptations of trout populations. Indeed, a positive relationship between egg size (and thus possibly fry size at hatching [70]) and higher latitudes was found in salmonids [71, 72]. This might partly explain why fry

obtained from trout coming from Belgium (this study) were larger at hatching then those coming from Spain [24].

At emergence, fry at 4°C were largest, yet with low energy value. Fry reared at 12°C were smallest and lightest, and they also had low energy value. At first food intake, fry reared at both 4°C and 12°C were still different; at 4°C, they were smaller and lighter than at 12°C. This might be because temperature influences the transition to exogenous feeding by modifying the use of the yolk sac, as well as the maturation of the digestive system necessary for initiating exogenous feeding [55]. During the endogenous feeding period, an increase in temperature would result in an increased consumption of the yolk sac due to increased metabolism [33, 58, 61, 63, 68]. Previous studies have demonstrated that temperature may positively influence first food intake stage by modifying the consumption of the yolk sac, the development and maturation of the digestive system, and the onset of exogenous feeding [68, 73]. But, in the present study, fry at 12°C were close to lethal temperature (0.9% survival rate at first food intake) and from anatomical and morphological observations based on [74], they were "premature" at hatching. So we can hypothesize that a lack or incomplete development of morphological (malformations of the head, jaw, spine) and digestive (intestinal atrophy, intestinal flattening folds) structures necessary to achieve the first food intake stage may explain fry status [75,76].

At 12°C, the population virtually disappeared by first food intake. These experimental results confirmed the prediction of current models that the distribution area of brown trout could decrease by as much as 75.9% in France by 2080 [12, 13] if global warming was to result in an increase in water temperature from 8 to 12 degrees. Besides, as these predictions are based on the thermal tolerance of adults, the effect of global warming may be even stronger in view of the results obtained here. Although the survival rate of well-formed fry was greater than 50% at 4°C and 10°C, the energy value was lower when compared to 6°C and 8°C. At 4°C, the decrease in energy available in the yolk sac was significant. The energy value in the yolk sac gives time for fry to learn predatory behaviors (including repeated attacks) and for maturation of the digestive system necessary for the onset of exogenous feeding [77]. This lack of time due to lower energy could influence the point-of-no-return or PNR (corresponding to when the individual will die due to irreversible starvation) for fry [75, 77]. Indeed, if adequate prey items are not sufficiently available, first-feeding fry could die before the onset of irreversible starvation [77]. Duration of the endogenous feeding period can also strongly influence the PNR [24– 27, 36, 75]. Indeed, large variations in the time to reach

first food intake (4°C and 10°C) could reduce the “window of opportunity” for fry to find adequate prey, a phenomenon known as "match-mismatch" [75, 76, 78–80]. MacLeod et al. [81], while rearing coral fish larvae (Amphiprion percula) at three different temperatures (29.2°C, 30.7°C, and 32.2°C) and with different feeding frequencies, found that these two factors affect larval survival, metabolism, and growth. High energy use at higher temperatures led to less energy available for growth, resulting in longer time to metamorphosis, especially when food supplies were low. They suggested that lower amounts of food could be more challenging in natural environments because larvae have to swim and spend more energy. This phenomenon has also been observed in natural conditions, such as in Lake Washington (United States) where, in 2002, the thermal stratification took place 20 days earlier than usual due to warming waters [79]. This caused a shift between the phytoplankton bloom and the presence of consumers, zooplankton (Daphnia spp.), which did not respond in the same way to warmer waters. This shift led to a temporary inability for Daphnia spp. to feed on phytoplankton. These effects on the micro-fauna had in turn consequences on freshwater communities. Kai et al. [78] also showed that pikeperch (Sander lucioperca) populations from Lake Peipsi and Lake Võrtsjärv, two lakes of the Czech Republic, were indirectly affected by global warming. In these lakes, global warming led to a decrease in the number of larger cladocerans. This drop in prey availability was linked to the negative recruitment of juvenile pikeperch [78]. Finally, increasing temperatures could modify several biotic and abiotic factors in the immediate surroundings of brown trout, including hydrology [82]. Notably, these changes might have a negative effect on the benthic (Gammarus sp.) and terrestrial (Musca domestica) invertebrate communities, on which young trout feed [83]. This could cause changes in the hunting strategies of trout for terrestrial invertebrates at the water surface to benthic prey [84].

Conclusions

The present study explored the thermal tolerance and phenotypic plasticity of various traits for the early life stages of brown trout. First, optimum survival of well-formed fry at first food intake was determined to be between 6°C and 8°C, temperatures at which the possible contribution to the next generation should be highest. When temperatures increased to 12°C, the population fell dramatically. These results are in accordance with current models that predict a significant decrease in brown trout in France in the coming decades due to global

warming. Besides, even though the survival rate was high at 4°C, fry were also markedly affected, as they showed lower energy values at first food intake and their development time was three times longer than at 8°C. This longer development time, along with a lower energy value at first food intake, could reduce the "window of opportunity" for fry to find adequate prey, thus causing their death as a result of irreversible starvation.

Supporting Information

S1 Table. Table of cumulative number of dead individuals per day for each temperature.(DOCX)

S2 Table. Table of morphometric measurements for each temperature (cm). Hatching, (H), emergence (EM), and first food intake (Ffo).(DOCX)

S3 Table. Table of composition parameters and energy value for egg and yolk sac at hatching,emergence, and first food intake for each temperature.(DOCX)

S4 Table. Table of composition parameters and energy value for tissue at hatching, emergence,and first food intake for each temperature.(DOCX)

Acknowledgments

We thank Colchen Tatiana for her help in several aspects of the experimental work. The project was funded by ONEMA (National Agency for Water and Aquatic Environments).

Ethics

This study was carried out in strict accordance with recommendations contained in the Guide for the Care and Use of Laboratory Animals and with the French legislation [on animal experimentation](agreement number: C54-547-18). The protocol was approved by the Committee on the Ethics of Animal Experiments of the University of Lorraine (Directive 2010/63/EU). All efforts were made to minimize suffering.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: ERD AP PF FT. Performed the experiments: ERD.Analyzed the data: ERD AP PF FT. Contributed reagents/materials/analysis tools: DDC. Wrote the paper: ERD AP PF FT.

References

1. Heino J, Virkkala R, Toivonen H. Change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. Biol. Rev. 2009; 84: 39–54. doi: 10.1111/j.1469-185X.2008. 00060.x PMID: 19032595
2. Jeppesen E, Mehner T, Winfield IJ, Kangur K, Sarvala J, Gerdeaux D, et al. Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. Hydrobiologia 2012; 694: 1–39.
3. IPCC. Working Group I Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report Climate Change: The Physical Science Basis Summary for Policymaker. 2014.
4. Roessig JM, Woodley CM, Cech JJ, Hansen LJ. Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. Rev. Fish Biol. Fisher. 2004; 14: 251–275.
5. Perry AL, Low PJ, Jim RE, Reynolds DJ. Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science 2005; 308: 1912–1915. PMID: 15890845
6. Cheung WWL, Lam VWY, Sarmiento JL, Kearney K, Watson R, Zeller D, et al. Large-scale redistribution of maximum fisheries catches potential in the global ocean under climate change. Global Change Biol. 2010; 16: 24–35.
7. Shuter BJ, Finstad AG, Helland IP, Zweimüller I, Hölker F. The role of winter phenology in shaping the ecology of freshwater fish and their sensitivities to climate change. Aquat. Sci. 2012; 74: 637–657.
8. Isaak DJ, Rieman BE. Stream isotherm shifts from climate change and implications for distributions of ectothermic organisms. Global Change Biol. 2013; 19: 742–751.
9. Woodward G, Perkins D, Brown LE. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. Philos. T. R. Soc. B. 2013; 365: 2093–2106.
10. Huey RB, Stevenson RD. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. Ann. Zool. 1979; 19: 357–366.
11. Angilletta MJ, Niewiarowski PH, Navas CA. The evolution of thermal physiology in ectotherms. J. Therm. Biol. 2002; 27: 249–268.
12. Buisson L, Thuiller W, Lek S, Lim P, Grenouillet G. Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. Global Change Biol. 2008; 14: 2232–2248.
13. Buisson L. Poissons des rivières françaises et changement climatique: impacts sur la distribution des espèces et incertitudes des projections. PhD Thesis, University of Toulouse. 2009.
14. Comte L, Buisson L, Daufresne M, Grenouillet G. Climate-induced changes in the distribution of the freshwater fish. Freshw. Biol. 2013; 58: 625–639
15. Baptist F, Guillon M, Poulet N, Séon-Massin N. Anticiper l'impact du changement climatique sur les peuplements de poisson. In: Les poissons d'eau douce à l'heure du changement climatique: état des lieux et pistes pour l'adaptation. Chapitre 3 pages 63–86. 2014.
16. Rougier T, Drouineau H, Dumoulin N, Faure T, Deffuant G, Rochard E, et al. The GR3D model, a tool to explore the global repositioning dynamics of diadromous fish distribution. Ecol. Model. 2014; 283: 31–44.

17. Piou C, Prévost E. A demo-genetic individual-based model for Atlantic salmon populations: Model structure, parameterization and sensitivity. Ecol. Model. 2012; 231: 37–52.
18. Souchon Y, Tissot L. Synthesis of thermal tolerances of the common freshwater fish species in large Western Europe rivers. Knowl. Manag. Aquat. Ec. 2012; 405,03.
19. Teletchea F, Fostier A, Le Bail P.Y, Jalabert B, Gardeur J-N, Fontaine P STOREFISH: A new database dedicated to the reproduction of temperate freshwater teleost fishes. Cybium 2007; 31: 227–235.
20. Poulet N, Beaulaton L, Dembski S. Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. J. Fish Biol. 2011; 79: 1436–1452. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.03084.x PMID: 22136235
21. Hari RE, Livivingstone DM, Siber R, Burkardt-Holm P, Güttinger H. Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. Global Change Biol. 2006; 12: 10–26.
22. Kottelat M, Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Berlin, xiv. 2007. 646 pp.
23. Teletchea F, Fostier A, Kamler E, Gardeur J-N, Le Bail J-Y, Jalabert B, et al. Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: application to the domestication of new fish species. Rev. Fish Biol. Fisher. 2009; 19: 403–430.
24. Ojanguren A.F, Braña F. Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. J.Fish Biol. 2003; 62: 580–590.
25. Lahnsteiner F. Thermotolerance of brown trout, *Salmo trutta*, gametes and embryos to increased water temperatures. J. Appl. Ichthyol. 2012; 28: 745–751.
26. Embody G. Relation of temperature to the incubation periods of eggs of four species of trout. T. Am. Fish. Soc. 1934; 64: 281–292.
27. Elliott JM. Numerical changes and population regulation in young migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966–83. J. Anim. Ecol. 1984; 53: 327–350.
28. Radtke G. Effects of substrate composition and water temperature on the emergence success of lacustrine brown trout *Salmo trutta m. lacustris* L. fry from natural redds. Folia Zool. 2013; 62: 247–256.
29. Peterson RH, Martin-Robichaud DJ. First feeding of Atlantic salmon (Salmo salar L.) fry as influenced by temperature regime. Aquaculture 1989; 78: 35–53.
30. Gaudin P, Heland M. Stratégies d'utilisation de l'habitat par les alevins post-émergents de truite commune (*Salmo trutta*) et de saumon atlantique (*Salmo salar*). Bull. Fr. Pêche Piscic. 1995; 337: 338–339.
31. Acornley M. Water temperatures within spawning beds in two chalk streams and implications for salmonid egg development. Hydrol. Proc. 1999; 13: 439–446.
32. Milla S, Sambroni E, Kestemont P, Jalabert B. Effects of mechanical perturbation at various times during incubation on egg survival, hatching and malformation rates in the rainbow trout Oncorhynchus mykiss, and the influence of post-ovulatory oocyte ageing. Aquac. Res. 2011; 42: 1061–1065.

33. Ojanguren F, Reyes-Gavilan G, Munoz M. Effects of temperature on growth and efficiency of yolk utilization in eggs and pre-feeding larval stages of Atlantic salmon. Aquacult. Int. 1999; 7: 81–87.
34. Holm J, Palace V, Siwik P, Sterling G, Evans R, Baron C, et al. Developmental effects of bioaccumulated selenium in eggs and larvae of two salmonid species. Environ. Toxicol. Chem. 2005; 24: 2373–2381. PMID: 16193768
35. Trabelsi A, Gardeur J-N, Teletchea F, Brun-Bellut J, Fontaine P. Hatching time effect on the intraspawning larval morphology and growth in Northern pike (*Esox lucius*). Aquac Res. 2013; 44: 657–666.
36. Kamler E, Keckeis H, Bauer-Nemeschkal E. Temperature-induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. J. Fish. Biol. 1998; 53:658–682.
37. Peterson RH, Spinney HCE, Sreedharan A. Development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. J. Fish. Res. Board Can. 1977; 34: 31–43.
38. Rombough PJ. Respiratory gas exchange, aerobic metabolism, and effects of hypoxia during early life. In Fish Physiology. 1988. (eds Hoar S. and Randall DJ.) Vol. XIA, pp. 59–61. Academic Press, San Diego.
39. Bustos CA, Landaeta MF, Bay-Schmith E, Lewis R, Moraga X. Effects of temperature and lipid droplet adherence on mortality of hatchery-reared southern hake Merluccius australis larvae. Aquaculture 2007; 270: 535–540.
40. Loffler J, Ott A, Ahnelt H, Keckeis H. Early development of the skull of *Sander lucioperca (L.)* (Teleostei: Percidae) relating to growth and mortality. J. Fish. Biol. 2008; 72: 233–258.
41. Barron J, Jensen N, Anders P, Egan J, Ireland S, Cain K. Effects of temperature on the intensive culture performance of larval and juvenile North American burbot (*Lota lota maculosa*). Aquaculture 2012; 365: 67–73.
42. Meeuwig I, Bayer J, Seelye J. Effects of temperature on survival and development of early life stage Pacific and Western brook Lampreys. T. Am. Fish. Soc. 2013; 134: 119–27.
43. Wood H. The effect of temperature on the growth and respiration of fish embryos *(Salmo fario*). J. Exp. Biol. 1931; 9: 271–275.
44. Teletchea F, Gardeur JN, Kamler E, Fontaine P. The relationship of oocyte diameter and incubation temperature to incubation time in temperate freshwater fish species. J. Fish Biol. 2009; 74: 652–668. doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.02160.x PMID: 20735585.
45. Jensen LF, Hansen MM, Pertoldi C, Holdensgaard G, Dons-Mensberg K-L, Loeschcke V. Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability. Proc. R. Soc. B 2008; 275: 2859–2868. doi: 10.1098/rspb.2008.0870 PMID: 18755673
46. Blaxter JHS. The effect of temperature on larval fishes. Neth. J. Zool.1992; 42: 336–357.
47. Linares-Casenave J, Werner I, Van Eenennaam J.P, Doroshov S. Temperature stress induces notochord abnormalities and heat shock proteins expression in fry green sturgeon (*Acipenser medirostris* Ayres 1854). J. Appl. Ichthyol. 2013; 29: 958–967.

48. Sfakianakis DG, Georgakopoulou E, Papadakis IE, Divanach P, Kentouri M, Koumoundouros G. Environmental determinants of haemal lordosis in European sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus,1758). Aquaculture 2006; 254: 54–64.
49. Cooke S, Bunt C, Schreer J. Understanding fish behavior, distribution, and survival in thermal effluents using fixed telemetry arrays: A case study of smallmouth bass in a discharge canal during winter. Environ. Manage. 2005; 33: 140–150.
50. Lahnsteiner F. Limitations for prolonged chilled storage of zebrafish (*Danio rerio*) embryos. Aquacult. Res. 2011; 42: 288–295.
51. Yamagami K. Mechanisms of hatching in fish. In: Fish Physiology Vol. XI Part A (ed. By Hoar WS &Randall DJ) (1988), pp.447–499. Academic Press, NewYork, NY, USA.
52. Kitajima C, Tsukashima Y, Fujita S, Watanabe T, Yone Y. Relationship between uninflated swimbladders and lordotc deformity in hatchery reared sea bream *Pagrus major*. Bull. J. Soc. Sci. Fish. 1981; 47: 1289–1294.
53. Kihara M, Ogata S, Kawano N, Kubota I, Yamaguchi R. Lordosis induction in juvenile red sea bream, *Pagrus major*, by high swimming activity. Aquaculture 2002; 212: 149–158.
54. Koumoundouros G. Morpho-anatomical abnormalities in Mediterranean marine aquaculture. In Recent Advances in Aquaculture Research (Ed. G. Koumoundouros). 2010; 125–148.
55. Kamler E. Early life history of fish: An energetics approach. Fish and Fisheries. Series 4, ed. Pitcher T. J. 1992. 267p.
56. Jordaan A, Hayhurst SE, Kling JL. The influence of temperature on the stage at hatch of laboratory reared *Gadus morhua* and implications for comparisons of length and morphology. J. Fish Biol. 2006; 68: 7–24.
57. Kamler E., Szlamínska M., Kuczynski M., Hamácková J., Kouril J., Dabrowski R. Temperature-induced changes of early development and yolk utilization in the African catfish *Clarias gariepinus*. J. Fish Biol. 1994; 44: 311–326.
58. Kamler E, Keckeis H, Bauer-Nemeschkal E. Temperature-induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. J. Fish Biol. 1998; 52: 658–682.
59. Schiemer F, Keckeis H, Kamler E. The early life history stages of riverine fish: ecophysiological and environmental bottlenecks. Comparative Biochemistry and Physiology Part A.2003; 133: 439–449.
60. Kaminski R, Kamler E, Korwin-Kossakowski M, Myszkowski L, Wolnicki J. Effects of different incubation temperatures on the yolk-feeding stage of *Eupallasella percnurus* (Pallas). J. Fish Biol. 2006; 68: 1077–1090.
61. Kamler E. Resource allocation in yolk-feeding fish. Rev. Fish Biol. Fisher. 2008; 18: 143–200.
62. Gray J. The Growth of fish iii. The effect of temperature on the development of the eggs of *salmo fario*. 1928. from the Zoological Laboratory, Cambridge University.
63. Pepin P. The effect of temperature and size on development and mortality rates of the pelagic early life history stages of marine fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991; 48: 503–518.
64. Johnston I.A, McLay H.A. Temperature and family effects on muscle cellularity at hatch and first feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). Can. J. Zool. 1997; 75: 64–74.

65. Pepin P, Orr D, Anderson JT. Time to hatch and larval size in relation to temperature and egg size in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997; 54: 2–10.
66. Martell DJ, Kieffer JD, Trippel EA. Effects of temperature during early life history on embryonic and larval development and growth in haddock. J. Fish Biol. 2005; 66: 1558–1575.
67. O'Connel CP. Development of organ systems in the northern anchovy, *Engraulis mordax*, and other teleosts. Amer. Zool. 1981; 21: 429–446.
68. Kamler E. Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. Rev. Fish Biol. Fisher. 2002; 12: 79–103.
69. Teletchea F, Fontaine P. Comparison of early-life stage strategies in 65 European freshwater fish species:trade-offs are directed towards first-feeding of larvae in spring and early-summer. J. Fish Biol. 2010; 77: 257–278. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02689.x PMID: 20646151.
70. Pusher U, Humpesh H. Egg size relationships in five species of salmonids and *Thymallus thymallus L.* Arch. hydrobiol. 2006; 16:649–659.
71. Johnston TA, Leggett WC. Maternal and environmental gradients in the egg size of an iteroparous fish. Ecology 2002; 83: 1777–1791.
72. Jonsson B, Jonsson N. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. J. Fish Biol. 2009; 75: 2381–2447. doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x PMID: 20738500.
73. Gurk M. Effects of delayed feeding and temperature on the age of irreversible starvation and on therates of growth and mortality of Pacific herring larvae. Mar. Biol. 1984; 84:13–26.
74. Vernier M. Chronological table of the embryonic development of rainbow trout *Salmo garderii* (Rich 1836). Fish and marine service 1969.N° 3913.
75. Bidwell D, Howell W. The effect of temperature on first feeding, growth, and survival of larval witch flounder (*Glyptocephalus cynoglossus*). J. World Aquacult. Soc. 2001; 32: 373–384.
76. Gisbert E, Conklin D, Piedrahita R. Effects of delayed first feeding on the nutritional condition and mortality of California halibut larvae. J. Fish Biol. 2004; 64: 116–132.
77. Dou SZ, Masuda R, Tanaka M, Tsukamoto K. Effects of temperature and delayed initial feeding on the survival and growth of Japanese flounder fry. J Fish Biol. 2005; 66: 362–377.
78. Kai G, Külli K, Andu K, Peeter K, Marina H. Shifts in prey selection and growth of juvenile pikeperch (*Sander lucioperca*) over half a century in a changing lake Võrtsjärv. J. Appl. Sci. 2012; 2: 168–176.
79. Winder M, Schindler D. Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. Ecology 2004; 85: 2100–2106.
80. Wrona FJ, Prowse TD, Reist JD, Hobbie JE, Levesque MJ, Vincent WF. Climate change effects on aquatic biota, ecosystem structure and function. Ambio 2006; 35:359–369. PMID: 17256640
81. McLeod IM, Rummer JL, Clark TD, Jones GP, McCormick MI, Wenger AS, at al. Climate change and the performance of larval coral reef fishes: the interaction between temperature and food availability. Conserv. Physiol. 1. 2013. doi: 10.1093/conphys/cot024

82. Fruget JF, Dessaix J. Biodiversity of macroinvertebrate communities as describer of hydraulic variabiliy: the example of two by-passed sections of the Middle Rhône River. Rev. Sci. Eau. 2002; 15: 209– 221.
83. Gustafsson P, Bergman E, Greenumbererg LA. Functional response and size-dependent foraging on aquatic and terrestrial prey by brown trout (*Salmo trutta L.*). Ecol Freshw. Fish. 2010; 19: 170–177.
84. De Crepin V, Usseglio-Polatera P. Traits of brown trout prey in relation to habitat characteristics and benthic invertebrate communities. J Fish Biol. 2002; 60: 687–714.

Chapitre 2: Le brochet



Photo Yannick Ledoré

Impact de la température sur les premiers stades de vie d'un poisson mésotherme, le brochet *Esox lucius*

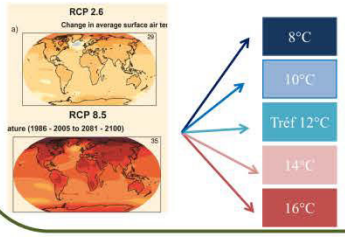
Le brochet est une espèce patrimoniale classée comme « Vulnérable» par l'IUCN dû notamment à la destruction de son habitat. Dans de nombreux pays (Suède, Finlande) sa population est en déclin. Dans le contexte du réchauffement climatique, nous avons étudié l'impact de différentes températures prévues par le Giec (2014b) durant sa période de nutrition endogène. Nous avons appliqué cinq températures, les conséquences sur la survie et le développement (temps de développement, morphométrie et valeur bioénergétique) des embryons et larves ont été déterminées.

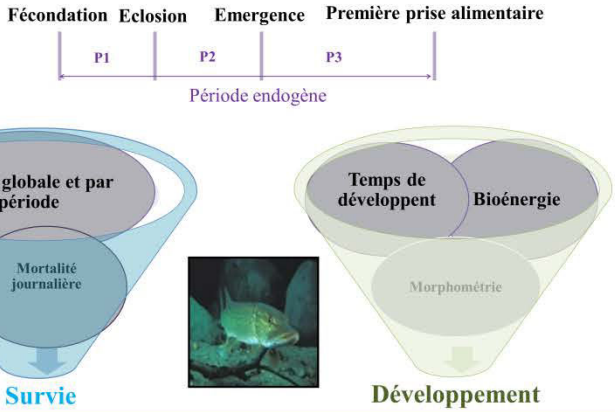
Quel est l'impact de la température sur la survie et le développement?

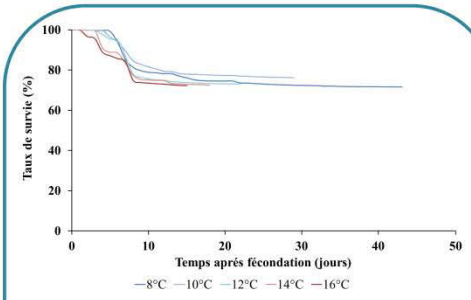
Conditions expérimentales



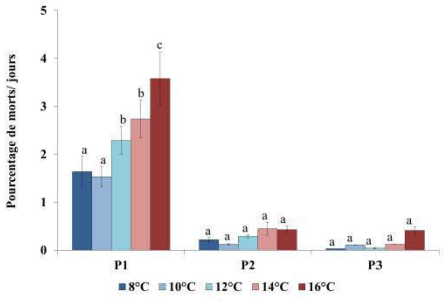
Cinq températures testées (IPPC 2014)



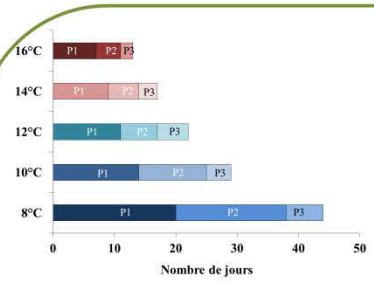




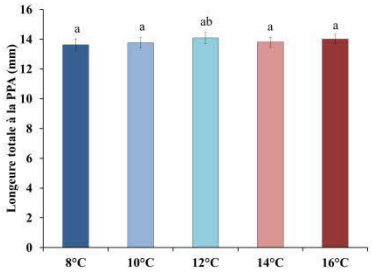
Le taux de survie est négativement impacté à 8°C.



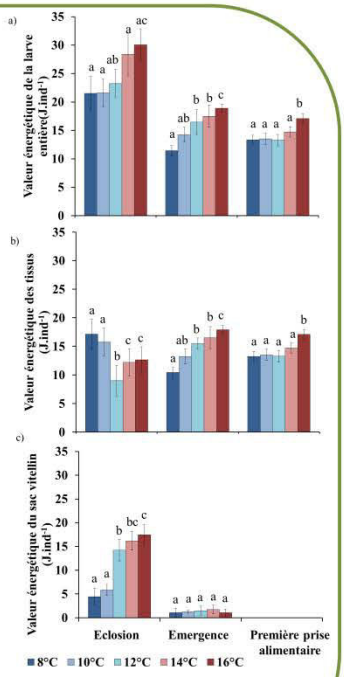
P1 présente le plus fort pourcentage de mortalité journalière pour toutes les températures



Le temps de développement est divisé par 3 entre 8°C et 16°C.



La longueur totale n'est pas impactée par la température



Lors de l'émergence et de la première prise alimentaire, les valeurs énergétiques des larves et de leur tissus sont les plus élevées à 16°C

Lettres différentes =différences significatives à $p < 0.05$

La survie de larves bien formées du brochet est négativement impactée lors d'une diminution de 4°C. La période la plus sensible est la période d'incubation quelque soit la température. A 16°C la survie est similaire qu'à celle de la température de référence ; ce résultat confirmerait les prévisions actuelles de l'évolution positive de son aire de répartition. De plus, ces larves sont plus énergiques ce qui pourraient être un avantage lors de la phase de dispersion. En revanche, les larves incubées à 8°C pourraient être désavantagés du fait de leur faible valeur énergétique. En effet, des études antérieures ont montré que les petites larves sont obligés de se disperser sur de grandes distances pour acquérir des ressources alimentaire nécessaire au début de la nutrition exogène.

Effects of temperature on the survival and development of the early life stages of Northern pike (*Esox lucius*)

Emilie Réalis-Doyelle [1], Alain Pasquet [2], Pascal Fontaine [1], Fabrice Teletchea [1*]

1. University of Lorraine, UR AFPA, USC INRA 340, Vandoeuvre-lès-Nancy, F-54506, France

2. CNRS (National center for the scientific research - France)

*corresponding author
fabrice.teletchea@univ-lorraine.fr

Short title: Temperature effects on the early life stages of Northern pike

Keywords: global warming, early live stage, Northern pike

Abstract

In the context of global warming, the aim of this study was to investigate the effect of temperature on the survival rate and evaluate the phenotypic plasticity of several traits (development time, morphometric measures, energy values) for both embryos and larvae of Northern pike (*Esox lucius*). We applied five temperatures (8, 10, 12, 14 and 16°C) and their effects were analyzed during the entire endogenous feeding period at three stages: hatching, emergence and first food intake. Around 80 000 eggs coming from five couples of parents (5 females and 5 males) were used. This study reveals impact of temperature on the overall survival and the malformation rate observed at the end of the endogenous feeding period of the Northern pike. The survival rate of well-formed larvae at the end of the endogenous feeding period was similar between temperatures (around 73%), except at 8°C (60%). Moreover, temperature influences larval size, energy value (for whole larvae, body and yolk sac), and development time during this period. The development time was multiplied by three between 8°C and 16 °C. At the highest temperature (16°C), the energetic value at all stages was higher and the size of the larvae at hatching was same than at 10°C. At the lowest temperature (8°C) the energetic value at all stages was lowest and the size of the larvae at hatching was small than at 10°C. This result is in accordance with current models that predict an increase of the distribution area of Northern pike in France in coming decades associated with climate change projections (1°C to 5°C temperature rise by 2100 for France).

Introduction

According to the last report of the International Panel of climate change IPPC (2014), the average temperature at the Earth surface could rise between 0.5°C and 5.5°C during the coming decades. In this context, an important scientific issue is to predict how fish populations could evolve crossing norms of reaction are a fundamental issue to study for predicting how individuals and populations will respond to environmental change (Araùjo & Peterson 2012). The most commonly used model is the species distribution models or SDMs (Peterson 2001; Guisan & Thuiller 2005; Araùjo & Peterson 2012). Three types of data are generally considered, those related to species (presence / absence in a given area), to environment (structure of rivers, physical and chemical parameters) and to climate (temperature, precipitation, sunshine). In France, the modeling of freshwater fish distribution was made by Buisson (2009) based on the presence/absence of 35 species sampled in more than 1000 stations in the last 30 years. This study forecasted a strong decrease for cold species (e.g. a 76% diminution for the common trout *Salmo trutta*), but for some other species, their distribution area could increase (87 % for chub *Squalius cephalus*) for the next century. For Northern pike (*Esox Lucius*), which is classified as vulnerable (ICUN), its distribution area could increase by 30% in France by the end of the century (Buisson 2009).

Pike is iteroparous and generally shows a homing behavior (it returns to its place of hatching for spawning), even if there are possibilities for spawning near the place where it lives (Koed et al. 2006; Craig 2008). For pike in natural habitats, spawning occurs from late February to March under optimal weather conditions, among which at temperatures betw een 8 to 15°C (Machniak 1975; Dubé & Gravel 1978), an increasing photoperiod (Bruslé & Quignard 2001), floods and presence of plants (Hennessey 2011). After eggs are fertilized they are attached to the vegetation or other firm surfaces where they develop (Franklin &

Smith 1963; Casselman & Lewi 1996, Teletchea et al., 2007, 2009b). Previous studies found a lower lethal temperature for embryos close to 3°C while the upper limit was 19°C (Hassler 1982). After hatching, larvae remain attached to the plants, and then start swimming when their yolk reserves are exhausted (Frost & Kipling 1967; Inskip 1982). The maximal survival rate for larvae was obtained between 6 and 10°C (Bondarenko et al. 2015), the upper limit was 24°C (Hassler 1982). Many authors have observed that incubation time decreased when temperature increased (Kern & Grant 1999; Bondarenko et al. 2015). For example, incubation times varied between 36 to 43 days at 3°C to 2.5 to 3.8 days at 18°C (Bondarenko et al. 2015). For an increase of 6 ° C above the reference temperature (12 °C), it was also found that larval size at hatching was smaller: 10.61± 0.37 mm à 10°C *vs* 9.21± 0.29 mm at 18°C (Bondarenko et al. 2015).

The present study had two main goals: (i) to experimentally asses the survival rate of early life stages of Northern pike for local population in France at different temperatures and (ii) to study the phenotypic plasticity of different traits, such as size (and other morphological parameters), developmental duration and energy value (yolk sac, body, and whole fish) at hatching, emergence and first food intake (uptake of external food) in order to have a evaluation of the potential impacts of temperature. From these results, we will discuss possible ecological consequences in order to provide more realistic forecasts for both policy makers and aquatic biodiversity managers.

Materials and Methods

Animals and experimental conditions

Eggs were obtained on the 18th of March 2015 from broodstock kept in ponds at the Domaine de Lindre (East of France). The temperature in the ponds was 12°C and the oxygen concentration was 9.0 mg L^{-1}. Five females (mean mass: 2.87 ± 1.02 kg) and five males were used (no information on the mass). The average age of broodstock was four years. Oocytes were obtained after stripping and those of each female were fertilized with the milt of one male. Eggs were transported in separated plastic bags with water coming from the stocking ponds and put into polystyrene boxes to maintain the temperature close to 12°C. Overall, about 80 000 eggs were collected and transferred to the University of Lorraine, in Nancy, the same day (about 1 hour by car). The exact number of eggs is counted at the end of the experiment by summing the dead and the living. Upon arrival, eggs were treated with iodine solution (Romeiod, 20 ml. L^{-1}) for 10 min to prevent stickiness and then were washed three times with hatchery water at 12°C.

Five similar recirculating water systems or incubators (110 × 64 × 186 cm) were used. Each incubator has a flow rate of 4 m^3 h^{-1} and water was U.V.-sterilized. Each incubator contains nine separated racks (45 × 7 × 12 cm). The whole experiment was performed in a controlled temperature room at 15°C (these facilities are conformed to the French legislation, and the agreement number is C54-547-18). The photoperiod was controlled and remained at 16L/8D throughout the experiment. Light intensity was near 100 lx at the water surface of each incubator.

Temperature was checked daily (precision of the probe is ± 0.1°C) in each incubator, as well as dissolved oxygen, which remained above 9 mg L^{-1}. Water quality (ammonia, nitrite

and pH) was checked twice per week. Total ammonia and nitrite concentrations in each incubator were kept below 0.05 and 0.01 mg L^{-1} respectively and pH remained at 8 ± 0.4.

Eggs were mixed and then distributed within each of the nine racks of the five incubators (all five families were mixed in each rack of each incubator; n = 1670 ± 170 eggs per rack). After 24 hours, the temperature was modified from 12°C to the experimental temperatures with a 1°C incremental step per hour (Peterson & Robinson 1989; Réalis-Doyelle et al., 2016). Five temperatures (8, 10, 12, 14, 16°C) were tested according to climate predictions (IPPC 2014).

Events and periods

The following biological events were taken into account: hatching (H) was determined when at least 50% of larvae left the egg shell, emergence (EM) when at least 50% larvae rose up and began swimming in the water column, and first food intake (FFI) when at least 50% of larvae started to feed exogenously; this last stage corresponds to the end of the endogenous period. *Artemia nauplii* were given just after emergence twice a day (9H00 and 14h00) and the FFI was determined when at least 50% of larvae started to feed. Three periods were defined throughout the endogenous feeding period: from fertilization to hatching (P1), from hatching to emergence (P2), from emergence to first food intake (P3).

Parameters studied

Survival rate

The unfertilised eggs were not taken into account as dead; they were removed from the analysis. The unfertilized eggs were easily identified as they became white and opaque (within 24H) (Bondarenko et al. 2015), whereas fertilized eggs were transparent and showed a clear cell division under a binocular microscope (OPTIKA microscope, PAS-10). Dead eggs

and larvae were removed daily. The survival rate (SR) was calculated for the whole experiment (from fertilization to first food intake) and at each stage (hatching, emergence and first food intake) as follows: [SR = 100- (Number of dead individuals cumulated between two stages × 100 / Number of individuals at the beginning of the first stage)]. The number of individuals at the beginning of the experiment was calculated as the sum of dead (embryos and larvae) added to the number of survival larvae at the end of the experiment. Besides, the daily survival rate (DSR = 100 – (number of dead individuals cumulated per period / number of individuals at the end of the period × 100) was calculated for each stage by taking into account the duration of each studied period (P1, P2 and P3).

Deformity rate

Larvae were classified as either well-formed or malformed. The observations were performed under a binocular microscope (OPTIKA microscope, SZP-10) equipped with a camera (MICROVISION Instruments, Lw1235C-GT1). These observations were performed on 54 larvae per incubator (n = 6 per rack this represents 13% of population of larvae) at the end of each biological events. Those malformed had visible malformations, including malformations of vertebral column (scoliosis, kyphosis and lordosis), head (jaw and eye) or yolk sac (edema) as observed by other authors (Afonso et al. 2000; Holm et al. 2005; Jezierska et al. 2009; Lahnsteiner 2012). The malformation rate (MF) was calculated as follows: MF = Number of larvae malformed * 100/ 54. Then all larvae were photographed and used for the morphometric measurements.

Duration of periods of development

The total duration of the endogenous feeding period was defined here as the time from fertilization to onset of exogenous feeding. The relative time (RT) of each period (P1, P2, and

P3) was calculated as follows: RT = Number of days between two consecutive stages × 100/ total duration of the endogenous feeding period (days). Besides, the number of days elapsed between the first and the last hatched larvae were also calculated to determine the duration of the hatching period (Ojanguren & Braña 2003).

Morphometric and morpho-anatomical parameters

Larvae were killed by an overdose of Ethyl 3-aminobenzoate methanesulfonate salt (MS-222, Tricaine). The morphological parameters analyzed were selected based on Osse & Van den Boogaart (1995), Trabelsi et al. (2012) and Lahnsteiner (2012). The morphometric measurements were performed on the well-formed larvae only among the 54 sampled per temperature and per stage (n = 6). All measures were obtained with a binocular (OPTIKA microscope, SZP-10) connected to a camera (MICROVISION Instruments, Lw1235C-GT1) with the Archimed software (MICROVISION Instruments 6.0.14) to obtain the data. Three parameters were measured on larvae (precision of 0.01 mm): total length (TL), height of the myotome (HM) and eye diameter (ED), and two on the yolk sac: vertical and horizontal diameters (mm). The diameter of the yolk sac (YSD) was then calculated by averaging these two diameters (Trabelsi-Zouari, 2011).

Energy contents

The dry mass was obtained for 27 individuals per incubator (n = 3 per rack) at the three biological events (hatching, emergence and first food intake; n = 180 samples). Each sample was dried at 60°C for 72 hours. The dry mass was obtained after separating the yolk sac (MY) from the body (MB) in order to obtain two separate analyses of the energy value. Elemental analyses were performed using a Flash EA 1112 (ThermoFinnigan 2003) elemental analyzer at the Laboratory of Physical Measures (LMP) at the University of Montpellier 2

191 (France). Each sample (25 mg) was divided in two parts: one for carbon (*C*), hydrogen (*H*),
192 nitrogen (*N*) and sulphur (*S*) analyses and the other to determine the total energy value. Each
193 sample (3 by rack composed each of 27 individuals) was analyzed in triplicates. The oxygen
194 fraction (*O*, % dry matter) was then computed as follows: $O = 100-(C+H+N+S)$. Caloric
195 values (J mg^{-1}dry mass) were computed from *C*, *H*, *O* and *S* fractions (% dry matter). The
196 following formula was used to calculate the caloric values: [CV (J mg^{-1}) = $0.004184 \times [88 \times$
197 $\% C + 344 \times (\% H - 0.125 \times \% O) + 25 \times \% S]$ (Kamler et al. 1998). Individual energy value
198 (EV Ind. J^{-1}) was obtained by multiplying the calorific value (CV, J^{-1} mg) by the dry mass
199 (MT mg): EV (J $ind.^{-1}$) = CV × MT, as described in Kamler (2002).
200
201 **Statistical analyses**
202 To test the normality of the distributions, a Kolmogorov–Smirnov test was used and
203 the homogeneity of variances was tested using the Levene's *F* test. Then, Generalized Linear
204 Models (GLM) were used to determine differences in survival rate, daily mortality rate,
205 deformity rate, survival rate of well-formed larvae, total length of larvae, and energy value. In
206 all analyses, temperature and stage were the fixed factors and racks (nested within
207 temperature) were considered as a random factor. The GLM was followed by a Tukey post
208 hoc test to calculate pairwise differences between means. All parameters were expressed as
209 mean ± S.E. For development time, we used an exponential model. The effect of temperature
210 on the percentage of time between two consecutive stages was tested with a log linear model.
211 All results were considered significant at the level of $p < 0.05$.
212 A Principal Component Analysis (PCA) was used at both hatching and emergence to
213 investigate the relations between the six morphometric parameters and mass. For First food
214 intake, because the yolk sac was exhausted, we analyzed only four morphometric parameters:
215 eye diameter (ED), total length (TL), height of the myotome (HM) and mass of the tissue

(MT). For all stage, mean individual values for the six morphometric parameters were calculated from the 6 larvae sampled per rack, therefore 9 means per temperature, was then plotted for the first and second axes of the PCA. PCA was followed by a hierarchical cluster analysis to identify groups of larvae sharing similar morphometric characteristics. All statistical analyses were performed using the software Statistica (version 10).

Results

Duration of the development

The total duration of the endogenous period from fertilization until first food intake differed significantly between temperatures ($X^2 = 28.0$; $p > 0.05$). It decreased exponentially with increasing temperature (Fig. 1).

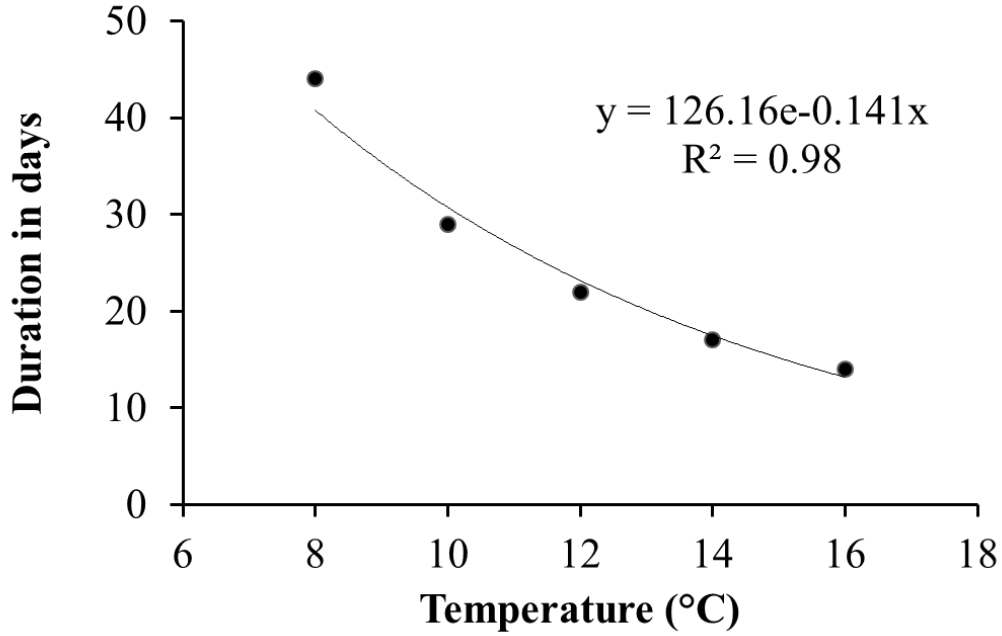


Figure.1. Effect of temperature on time between fertilization to first food intake.

The relative duration time was significantly impacted by temperature ($X^2 = 92.8$, $p < 0.001$) but not by stages ($X^2 = 8.4$, $p = 0.74$). The relative duration of the period P1 (from fertilization to hatching) was similar between temperatures: between 45% and 52% (Fig. 2). However, the temperature had an effect on the two other periods (P2: from hatching to emergence, P3: from emergence to first food intake); P2 was the shortest at 12, 14 and 16°C and inversely P3 was the longest for these three temperatures, compared with the other temperatures (Fig. 2).

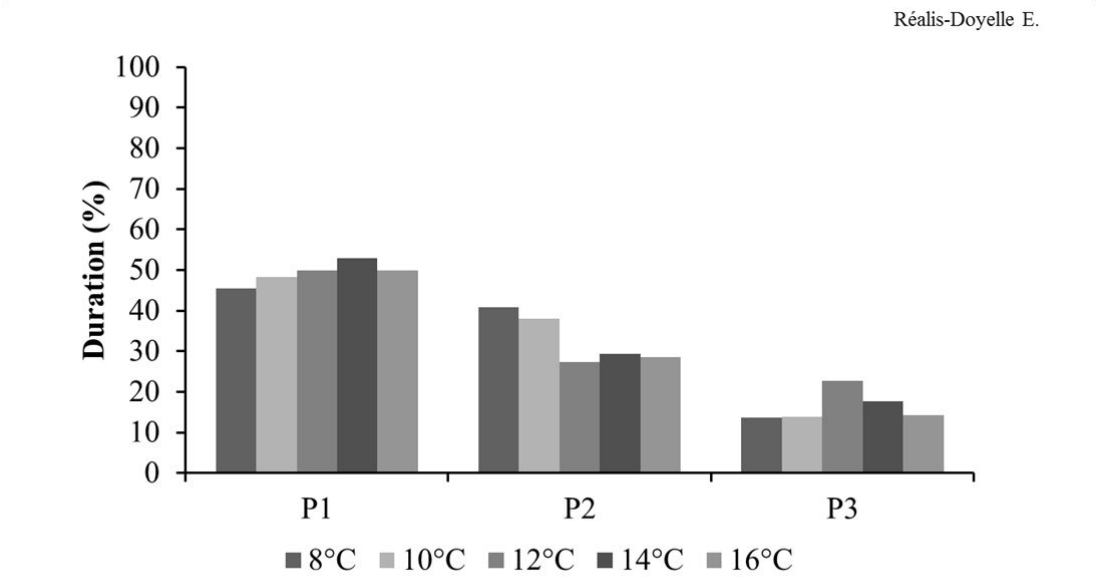


Figure.2. Effect of temperature on number of days during each period. (P1: from fertilization to hatching; P2 from hatching to emergence; P3 from emergence to first food intake).

Influence of temperature on survival rate and deformities

Survival rate

During incubation, an important peak of mortality was observed between three and eight days post fertilization according to the temperature tested (Fig. 3): three days at 16°C

(number of dead embryos, n = 107 ± 10 per rack), at 14°C (n = 156 ± 29 per rack), six days at 12°C (n = 180 ± 40 per rack), seven days at 10°C (n = 87 ± 24 per rack) and eight days at 8°C (n = 132 ± 38 per rack). The overall survival rates during the experiment (from fertilization to first food intake) were significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 3.3$, $p = 0.019$), stages (GLM: $F_{1,2} = 34.3$, $p < 0.0001$) and were also dependent of the interaction between temperature and stages (GLM: $F_{1,8} = 3.4$, $p = 0.002$). The survival rate (%) at the end of the endogenous feeding period was between 70% and 75% for all temperatures.

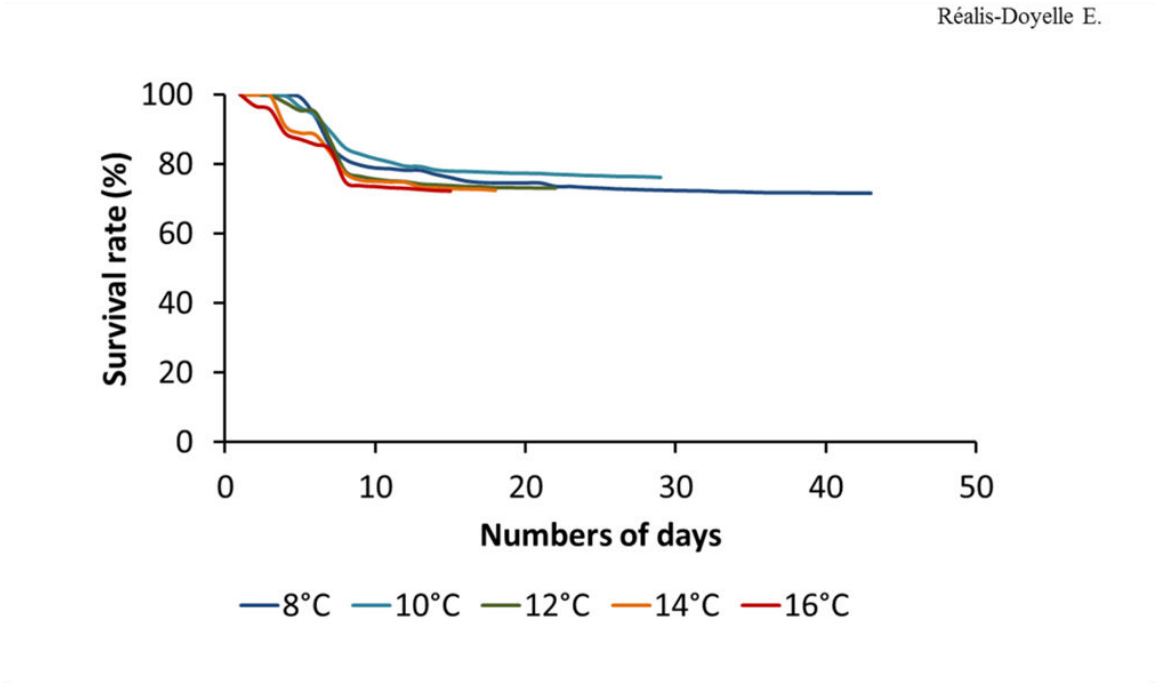


Figure.3. Effect of temperature on survival rate.

At last, the daily mortality rate during each period (P1, P2, P3) was significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 18.8$, $p < 0.0001$), periods (GLM: $F_{1,2} = 353.8$, $p < 0.0001$) and the interaction between temperature and periods (GLM: $F_{1,8} = 8.1$, $p < 0.0001$). The daily mortality rate was the highest for P1 compared to the other periods and at

261 16°C compared to the other temperatures (Table 1). No difference was found between
262 temperatures for P2 and P3 (Table 1).
263

Réalis-Doyelle E.

	P1	P2	P3
8°C	1.64 ± 0.65^{a}	0.22 ± 0.07^{a}	$0.03 \pm 10^{-3\,a}$
10°C	1.53 ± 0.41^{a}	0.12 ± 0.04^{a}	0.11 ± 0.05^{a}
12°C	2.29 ± 0.57^{b}	0.29 ± 0.07^{a}	$0.04 \pm 10^{-3\,a}$
14°C	2.74 ± 0.78^{b}	0.45 ± 0.26^{a}	$0.12 \pm 10^{-3\,a}$
16°C	3.58 ± 1.10^{c}	0.43 ± 0.15^{a}	0.41 ± 0.16^{a}

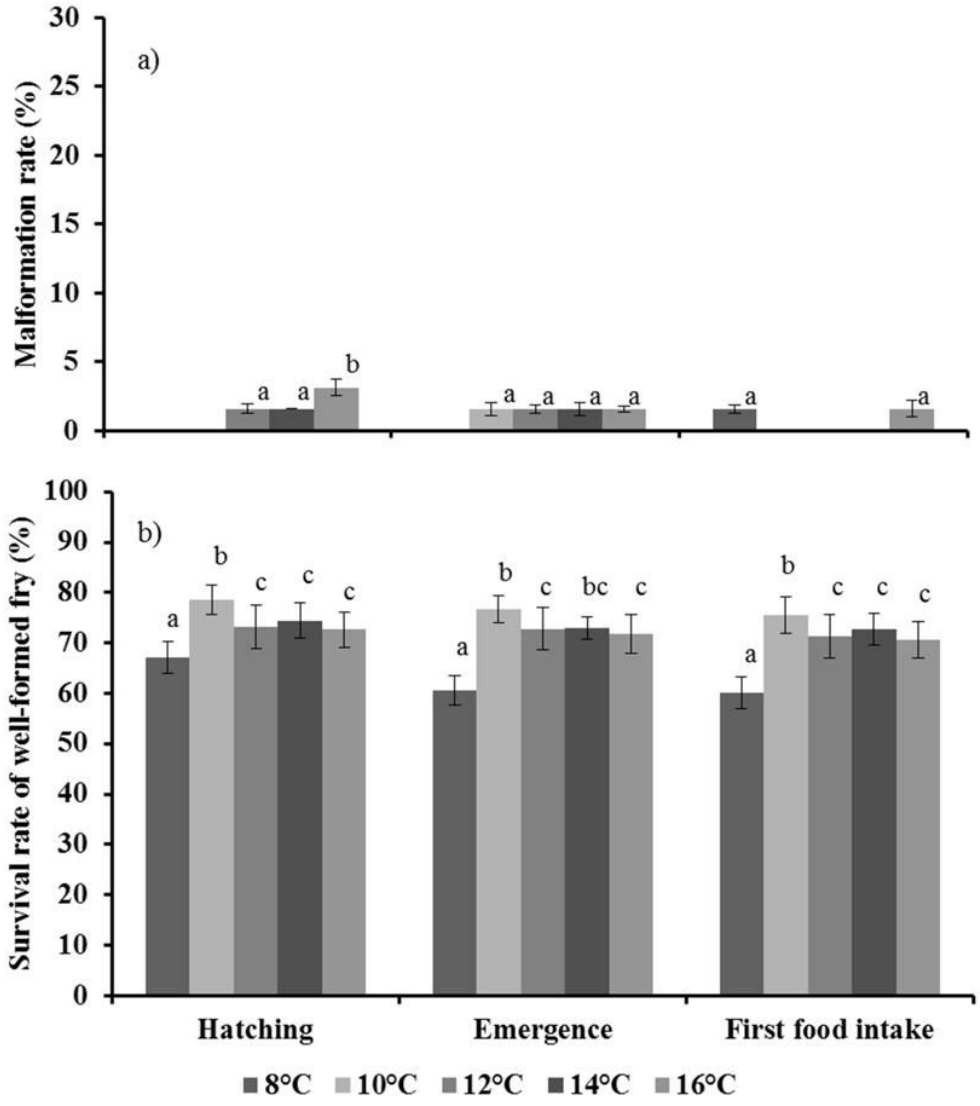
264

265 **Table.1. Effect of temperature on daily mortality rate for each period.** (P1: from
266 fertilization to hatching; P2 from hatching to emergence; P3 from emergence to first food
267 intake). Differences obtained by test tukey posy hoc are considered significant at $P < 0.05$.
268 The same letter indicates no significant difference between temperatures in each of the three
269 stages.
270

271 **Malformation rate**

272 The malformation rate was less than 4% for all stages and temperatures. The rare
273 deformities observed were all on the vertebral column (lordosis, scoliosis). Nevertheless, the
274 malformation rate was significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 586.0$, $p <$
275 0.0001), stages (GLM: $F_{1,2} = 343.0$, $p < 0.0001$) and dependent on the interaction between
276 temperatures and stages (GLM: $F_{1,8} = 410.5$, $p < 0.0001$). The percentage of malformed
277 larvae was highest at 16°C at hatching compared to other temperatures (Fig. 4(a)).

278



279

280 **Figure.4. Effect of temperature on** a) the malformation rate, and b) survival rate of well-
281 formed fry calculated between different stages for brown trout. Mean (±S.D). Differences
282 obtained by X^2 are considered significant at $P < 0.05$. The same letter indicates no significant
283 difference between temperatures in each of the three stages.

284 **Survival rate of well-formed larvae**

285 The survival rate of well-formed larvae was significantly different between
286 temperatures (GLM: $F_{1,4} = 3.0$, $p = 0.02$), stages (GLM: $F_{1,2} = 24.1$, $p < 0.0001$) and
287 dependent on the interaction between temperatures and stages (GLM: $F_{1,8} = 4.83$, $p < 0.0001$)
288 (Fig. 4(b)). For the three stages, the survival rate of well-formed larvae was the lowest at 8°C
289 and highest at 10°C compared to the other temperatures (Fig. 4(b)).

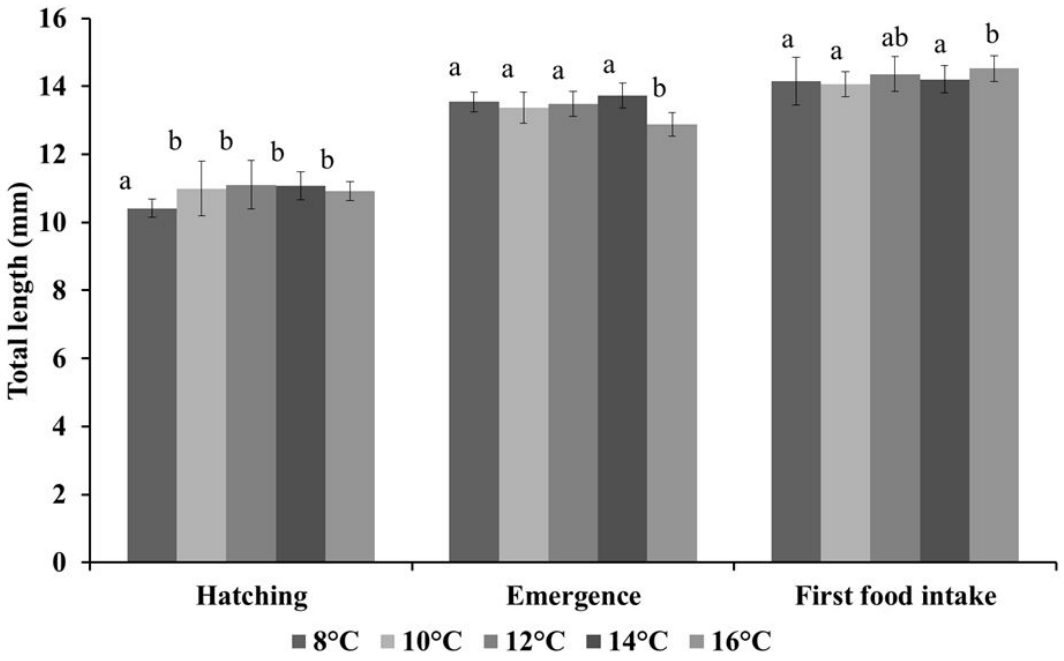
290

291 **Morphometric and morpho-anatomical measurements**

292 **Total length**

293 The total length was significantly different between temperatures (GLM: $F_{1,4} = 2.7$, p
294 $= 0.044$), stages (GLM: $F_{1,2} = 2261.2$, $p < 0.0001$) and influenced by the interaction between
295 temperature and stages (GLM: $F_{1,8} = 12.2$, $p < 0.0001$). At hatching, the total length of larvae
296 was the smallest at 8°C (Fig. 5), at emergence larvae were the longest at 14°C and at first food
297 intake, and the larvae were longest at 16°C (Fig. 5).

298



299

300 **Figure.5. Effect of temperature on total length of larvae at hatching, emergence and**
301 **mixed feeding**. Mean (±S.D). Differences obtained by X^2 are considered significant at $P <$
302 0.05. The same letter indicates no significant difference between temperatures in each of the
303 three stages.

304

305 **Morpho-anatomical changes**

306 At hatching, the first two PCA axes explained 75% of the total variance (Fig. 6 (a)).
307 The first axis (55% of the variance) was correlated with three morpho-anatomical parameters:
308 TL (r = 0.92), HM (r = 0.79), ED (r = 0.78), and MT (r = - 0.88). The second axis explained
309 20% of the total variance and was correlated with MY (r = -0.79), and YSD (r = - 0.61). Two
310 clusters were identified by the hierarchical cluster analysis, essentially based on larval size
311 and mass tissue (Fig. 6(a)). This analysis separated the lowest temperature (8°C) where we

312 found the smallest individuals with the smallest yolk sac and highest mass tissue, from the
313 other temperatures (10, 12, 14, 16°C) that grouped larvae with the highest size and the lowest
314 mass tissue.

315 At emergence, the first two PCA axes explained 73% of the total variance (Fig. 6 (b)).
316 The first axis (47% of the variance) was correlated with three morpho-anatomical parameters:
317 HM (r = 0.86), ED (r = 0.90), TL (r = 0.75), and with MY (r = -0.80). The second axis
318 explained 26% of the variance and was principally correlated with YSD (r = 0.83) and MT (r
319 = - 0.81). Two clusters were identified by the hierarchical cluster analysis, essentially based
320 on the larval size and mass tissue (Fig. 6(b)). This analysis separated the highest temperature
321 (16°C) where we found the smallest individuals with the highest mass yolk sac, from the other
322 temperatures (8, 10, 12, 14°C) that grouped the longest larvae with the smallest yolk sac.

323 At first food intake, the two first PCA axes explained 77% of the total variance (Fig.
324 6(c)). The first axis (54% of the total variance) was correlated positively with three morpho-
325 anatomical parameters: TL (r = 0.88), HM (r = 0.77), and with ED (r = 0.80). The second axis
326 explained 23% of the total variance and was correlated with MT (r = 0.92). Three main
327 clusters were identified. This analysis separated 16°C including individuals with the highest
328 body mass from the other temperature, at 10°C including individuals with the middle body
329 mass from the other temperature (8, 12 and 14°C) that grouped larvae with lighter body mass.
330

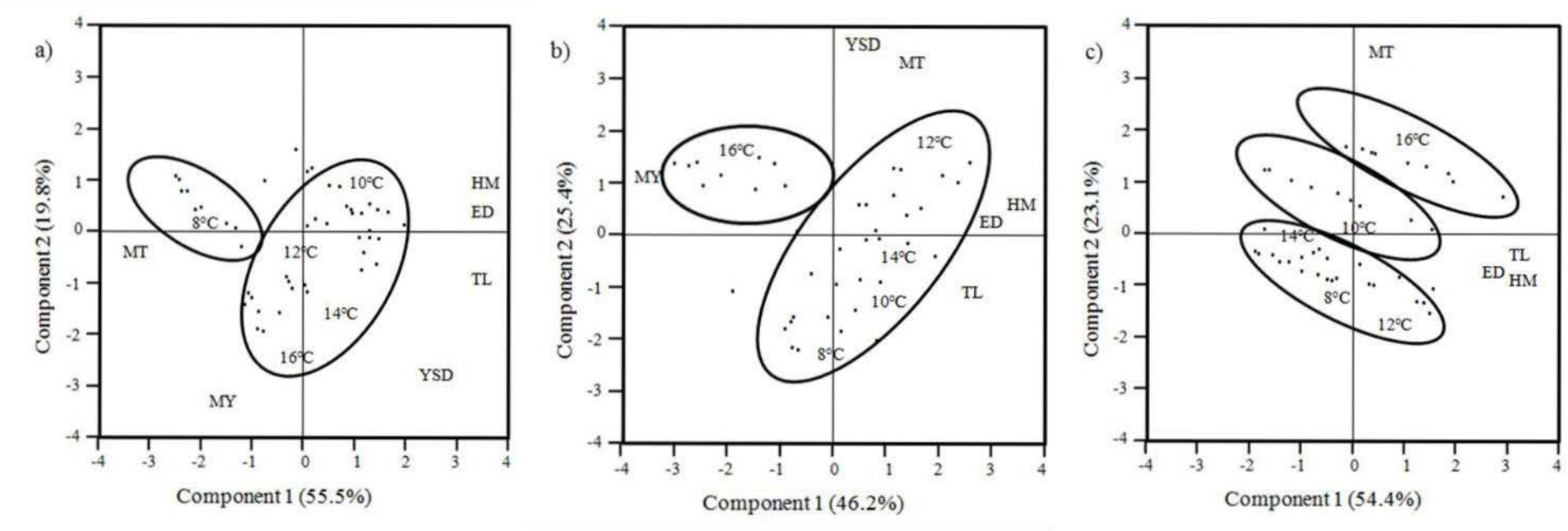

a)
Component 2 (19.8%)
Component 1 (55.5%)
8°C
10°C
12°C
14°C
16°C
MT
MY
HM
ED
TL
YSD
b)
Component 2 (25.4%)
Component 1 (46.2%)
YSD
MT
16°C
12°C
MY
HM
ED
14°C
10°C
TL
8°C
c)
Component 2 (23.1%)
Component 1 (54.4%)
MT
16°C
14°C
10°C
TL
ED
HM
8°C
12°C

Figure.6. Principal component analysis performed with 6 morphmetric parameters measured on *Esox lucius* a) at hatching, b) at emergence, c) at first food intake (TL= total length, HM= height myotom, DE= eye diameter, MT= dry wet tissue, WY= dry wet yolk sac and YSD= yolk sac diameter).

Energy value

The total energy value (whole individual, J.ind^{-1}) was influenced by temperatures (GLM, $F_{1,4} = 17.19$, $p < 0.0001$), by stages (GLM, $F_{1,2} = 71.1$ $p < 0.0001$) and by the interaction between temperature and stages (GLM: $F_{1,8} = 3.8$, $p < 0.0001$). For all stages, the total energy value was highest at 16°C. At emergence, the total energy value was lowest at 8°C (Fig. 7 (a)).

The energy value of the body (J.ind^{-1}) was influenced by temperatures (GLM, $F_{1,4} = 3.8$, $p = 0.0017$), by stages (GLM, $F_{1,2} = 7.4$, $p = 0.002$) and by the interaction between temperature and stages (GLM: $F_{1,8} = 8.9$, $p < 0.0001$). At hatching, the body energy value was lowest at 12°C and highest at 8 and 10°C. At emergence the body energy value was lowest at 8°C and highest at 16°C. At first food intake, the body energy value was highest at 16°C (Fig. 7 (a)).

The yolk sac energy value (J.ind^{-1}) was influenced by temperatures (GLM: $F_{1,4} = 18.8$, $p < 0.0001$), by stages (GLM: $F_{1,2} = 353.8$, $p < 0.0001$) and by the interaction between temperature and stages (GLM: $F_{1,8} = 8.1$, $p < 0.0001$). At hatching, the energy value of the yolk sac was lowest at 8 and 10°C and highest at 16°C. At emergence, the yolk sac energy value was not different between temperatures (Fig. 7 (a)).

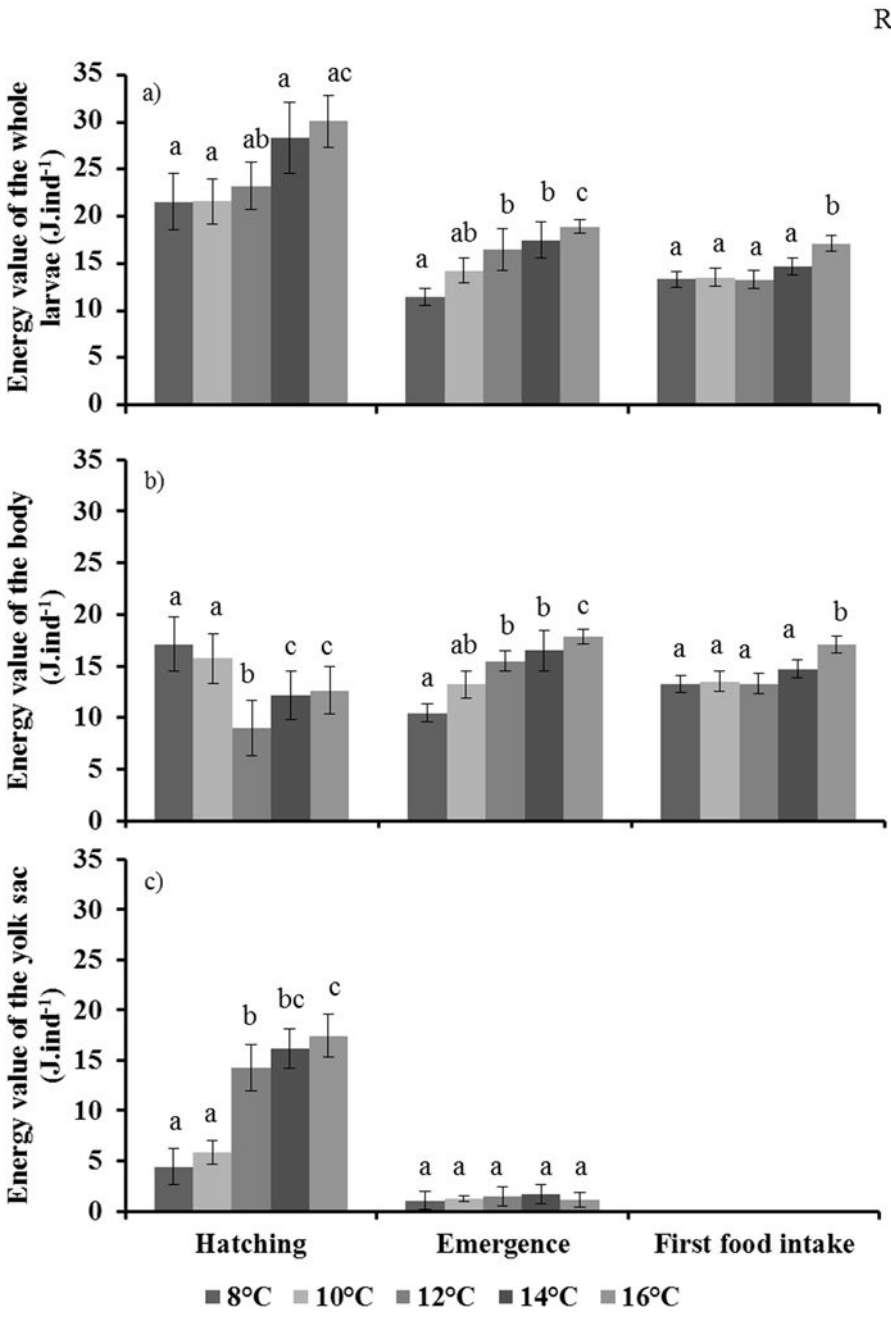


Figure.7. Effect of temperature on energetic value at each stage of development for each stage a) for global energetic reserve (whole larva) b) for body c) for yolk sac (data are mean ±S.D). Differences obtained by posy hoc (test Tukey) are considered significant at

P < 0.05. The same letter indicates no significant difference between temperatures in each of the three stages.

Discussion

The survival rate of well-formed larvae recorded at the end of the endogenous feeding period was similar between temperatures (around 73%), except at 8°C (60%). Also at 16°C, larvae were larger and had the highest energy value at the first feeding intake. This result is in accordance with current models that predict an increase of the distribution area of Northern pike in France in coming decades associated with climate warming.

Influence of temperature on the early life stages

Incubation period

This study highlights that the daily mortality rate was higher during the incubation period compared to the two other periods studied. Such a result has never been described in Northern pike; and previous studies found that the earliest life stages are more sensitive to temperature (Rombough (review 1996); Kamler et al. 1998; Keckeis et al. 2000; Pörtner & Peck (2010). In addition, the incubation duration decreased when temperature increased, which is a well-known phenomenon (Kamler 2002; Teletchea & Fontaine 2010) observed for instance on pike (Billard, 1996) and other species as bream *Abramis brama* L. (Kucharczyk et al. 1997), brown trout *Salmo trutta* (Lahnsteiner 2012, Ojanguren & Braña 2003; Réalis-Doyelle et al. 2016), pikeperch *Sander lucioperca* (Loffler et al. 2008; Ott et al. 2012), and burbot *Lota lota maculosa* (Barron et al. 2012).

At hatching

A lower survival rate of well-formed larvae was observed at the lowest temperature tested (8°C). Bondarenko et al. (2015) found the same pattern of survival at hatching for Northern pike with 56% (at 6°C) *vs* 65.5% (at 10°C). Nevertheless, previous studies found an optimum temperature between 6–10°C for Northern pike coming in Czech Republic (Bondarenko et al. 2015) or at water temperatures lower than 12°C respectively in St. Lawrence River (Cooper 2000; Farrell et al. 2006). These differences of optimum temperature might reflect local adaptations between pike populations living in different environments or at different latitudes (France, Czech Republic or Canada). This fact was emphazised by Berggren et al. 2016 studying two subpopulations of pike in southeast Baltic coast of Sweden, these authors incubated eggs of each population in their native environment and the environment of the other population (no native environment). They showed a genetic variation indicating a capacity for plastic responses to environmental change by hatching success of eggs in the native habitat. This local adaptation could be due to different effort of female reproduction (measured by number and egg size in this study) (Berggren et al. 2016). This effort of reproduction could be influenced by local environment on female (favorable environment) and eggs (such as sedimentation on eggs, or in the intensity of competition and cannibalism).

More, in our study we found a very low rate of malformed larvae (<4% at all temperatures) which is in agreement with previous study we found only 2% at 6, 18 and 21°C a malformed larvae (Hassler 1982) in contrast of Bondarenko et al. (2015) described in a previous study 6% (at 10°C) and 18% (at 14°C). At hatching, larval size increased with increasing temperature, from 10.05 ± 0.31mm (at 8°C) to 10.56 ± 0.19 mm (at 16°C), in contrary the results of Bondarenko et al. (2015) from 10.61 ± 0.37 mm at 10°C *vs* 9.21± 0.29 mm at 18°C. Also, this phenomenon of decreasing the total length at hatching at a temperature decrease is referenced on other species (Kamler et al. 1998; Martell et al. 2005; Kaminski et al. 2006).

These authors suggested that the used of the yolk reserves at high temperatures would not be optimal, that could lead to obtain small larvae at hatching (Bondarenko et al. 2015). This hypothesis seems confirmed by the fact that at hatching, larvae at 8°C had an energy value (whole larva) lower than at the other temperatures. We can then make two assumptions. The extended development time would lead to an over-consumption of the yolk sac (during incubation time longer) (Ojanguren & Braña 2003). The second hypothesis would be a less efficient use of the energetic reserves outside the optimum growth range (Bondarenko et al. 2015). More at 8°C, the hatching period was longer than others temperature (7 days at 8°C *vs* 1 day at other temperatures). This difference could be lead to very high heterogeneity of size and energy content. Indeed, previous study in pike showed in the same cohort a difference on biochemical and energetic content (yolk sac and body) between early larvae, the middle and the last larvae to hatch (Trabelsi et al. 2016). They found a better efficiency yolk conversion in terms of energy for early and mid-hatched larvae compared the late hatched ones. We could make hypothesis that at 8°C the difference in size and energy could be due at incubation time between early larvae and last larvae to hatch. Moreover, these differences could increase intra cohort cannibalism due to size (Baras et al. 2011; Barron et al. 2012), and energy content heterogeneity.

At emergence

At 8°C the larvae showed a smallest size at hatching and had a same size with other larvae at all temperature. We could hypothesize a compensatory growth that it is reflected by their size. This compensatory growth has already been observed on Northern pike (Trabelsi et al. 2011, 2016) and also on other species such as Atlantic cod (*Gadus morhua*) (Jordaan et al. 2005) and common carp (*Cyprinus carpio*) (Korwin-Kossakowski 2008). It is the result of an accelerated development for a very short time after hatching. At emergence, the larvae

incubated at 16 °C have the highest energetic value; confirming results obtained in many species; it is a consequence of a faster conversion of the yolk reserves in creating new tissues at higher temperatures (Kamler et al. 1994; Kamler et al. 1998; Jaworski & Kamler 2002; Schiemer et al. 2003; Kaminski et al. 2006; Kamler 2008).

Possible ecological consequences

The survival rate of well-formed larvae at the end of the endogenous feeding period was impacted by temperature with the highest survival rate at 10°C (75%) and the lowest at 8°C (60%). At 16°C the larvae had 70% of well-formed survival rate, use better of energy budget (showed the highest energetic content) and were longest. We suggested these larvae reared at higher temperatures could have an advantage during dispersion. In fact, the larvae have to make a compromise between disperse over long distances to acquire new resources and the optimal use of their energy reserves. In contrast at 8°C, the larvae could be disadvantaged because they were smallest and had a lower energy value. Indeed, previous studies showed that during this phase, small larvae were obliged to spread over greater distances to acquire resources while larger larvae disperse less and acquire less resources (e.g. with plant cover) (Skov & Koed 2004; Kobler et al. 2009). The early dispersal for small larvae could be du for reduce social stress (Edeline et al. 2010) due to avoid or to reduce the risk of cannibalistic attacks and intimidation interference by conspecifics (Nilsson 2004). More, laboratory experiment in pike have shown that increased social stress increases energetic costs and induces growth depression (Edeline et al. 2010). To realize their dispersal, the larvae could have more energetic reserves. In addition, the time to reach first food intake stage was strongly reduced when temperature increased, so larvae at higher temperature could potentially reduce their exposure time to predators or to unfavorable environmental conditions, which are important sources of mortality in nature (Houde 1989; O'connor et al.

2007). Moreover, if larvae are unable to feed exogenously before the total consumption of their yolk reserves, they could die to starvation, known as the Point-of No Return or PNR (Dou et al. 2005). But, if the larvae could survive by using energy normally dedicated to growth, swimming and predation (Kamler 1992; Dou et al. 2002. 2005), this would affect its growth, making it more vulnerable to predation (Miller 1988). Furthermore, important differences in development time to reach the first food intake (at 8 °C and at 16 °C) could reduce the "window of opportunity" for the larvae to find appropriate potential prey, a phenomenon known as "Match-Mis-match"(Rahel et al. 1996; Gustafsson et al. 2010).

However, this phenomenon has been described in particular for zander (Sander lucioperca) by Ginter (2012), which shows that a change in zooplankton and fish communities has affected the growth of pike-perch juveniles in Lake Võrtsjärv. The latter becomes slower by 1.5 times when prey (large cladocerans and smelt) are less abundant. In addition, it has been shown that the collapse of the prey population (smelt) has been triggered in lakes Võrtsjärv and Peipsi (in central Estonia) by an increase in water temperature (Kangur et al., 2002). Ginder (2012) concludes that it is very likely that global warming has influenced the recruitment of pike perch juveniles because of their impact on their potential prey. But previous study conducted on wild populations of marine populations of Northern pike larvae in Sweden and Norway where there is a strong decline of the population showed that the “Match-Mis-match” cannot explain alone the decline in recruitment (Leggett & Deblois 1994; Nilsson et al. 2004; Kallasvuo et al. 2010). Indeed, Nilsson & Brönmark, (2000) showed in laboratory that pike are extremely ‘plastic’ in their choice of prey types, their predation is not affected by abundance and biomass of prey. Kallasvuo et al. (2010) emited hypotheses recruitment is influenced by several abiotic factors in lakes and rivers. So, it seems that the main obstacle for the future recruitment of pike will probably not be the global warming of fresh water, but rather the destruction of its chiefly due to the draining of wetlands, eutrophication and

siltation have negatively affected macrophyte cover (Casselman & Lewis, 1996; Kallasvuo et al., 2010). Indeed, these habitats are necessary for both reproduction and growth of larvae and juveniles (Kallasvuo et al., 2010) and highly dependent eventual survival on the extent and form of the cover; complex structured habitats appear to be favored (Lehtiniemi, 2005).

Conclusion

In conclusion, this study shows that the survival rate of well-formed larvae at end of endogenous feeding period (around 73%) was not impacted by temperatures except at 8°C (60%), we could hypotheses a local adaptation. Also at the higher at the first feeding larvae are larger and have the highest energy value, it seemed to better for recruitments of population. This result is in accordance with current models that predict a slow increased of the distribution area of pike in France in the coming decades due to climate warming.

Acknowledgments

We thank Hammani Vincent for her help of the experimental work

The project was funded by ONEMA (National Agency for Water and Aquatic Environments).

Ethics

This study was carried out in strict accordance with recommendations contained in the Guide for the Care and Use of Laboratory Animals and with the French legislation [on animal experimentation] (agreement number: C54-547-18). The protocol was approved by the Committee on the Ethics of Animal Experiments of the University of Lorraine (Directive 499 2010/63/EU). All efforts were made to minimize suffering.

References

Afonso, J.M., Montero, D., Robaina, L., Astorga, N., Izquierdo, M.S. & Gines, R. 2000. Association of a lordosis-scoliosis-kyphosis deformity in gilthead seabream (*Sparus aurata*) with family structure. Fish Physiology and Biochemistry 22: 159-163.

Araùjo, M.B. & Peterson, A. T. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. Ecology 93: 1527-1539.

Baras, E., Raynaud, T., Slembrouck, J., Caruso, D., Cochet, C. & Legendre, M. (2011) Interactions between temperature and size on the growth, size heterogeneity, mortality and cannibalism in cultured larvae and juveniles of the Asian catfish, *Pangasianodon hypophthalmus* (Sauvage). Aquaculture Research 42: 260-276.

Barron, J., Jensen, N., Anders, P., Egan, J., Ireland, S. & Cain, K. 2012. Effects of temperature on the intensive culture performance of larval and juvenile North American burbot (*Lota lota maculosa*). Aquaculture 365: 67-73.

Berggren, H., Nordahl, O., Tibblin, P., Larsson, P. & Anders Forsman, A. 2016. Testing for Local Adaptation to Spawning Habitat in Sympatric Subpopulations of Pike by Reciprocal Translocation of Embryos. PLOS ONE | DOI:10.1371/journal.pone.0154488.

Billard, R. 1996. Reproduction of pike: gametogenesis, gamete biology and early development. Fish and Fisheries Series 19: 13-43.

Bondarenko, V., Drozd, B. & Policar, T. 2015. Effect of water temperature on egg incubation time and quality of newly hatched larvae of northern pike (*Esox lucius L.*, 1758). Journal of Applied Ichthyology 1-6.

Bruslé, J. & Quingnard, JP. 2001. Biologie des poissons d'eau douce européens. Collection aquaculture- pisciculture.

Buisson, L. (2009) Des rivières françaises et changement climatique : impacts sur la distribution des espèces et incertitudes des projections. Thèse de doctorat de l'université de Toulouse. 282 p. http://ethesis.inp-toulouse.fr/archive/00000946/01/buisson.pdf.

Casselman, J.M. & Lewis, C.A. 1996. Habitat requirements of northern pike (*Esox lucius*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53:161-174.

Cooper, J., 2000. Comparative development and ecology of northern pike Esox lucius and muskellunge E. masquinongy eggs and larvae in the upper St. Lawrence River and the implications of changes in historical spawning habitat. State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, Syracuse.

Craig, J. F. 2008. A short review of pike ecology. Hydrobiologia 601: 5-16.

Dou, S., Masuda, R., Tanaka, M. & Tsukamoto, K. 2002. Feeding resumption, morphological changes and mortality during starvation in Japanese flounder larvae. Journal of Fish Biology 60: 1363-1380.

Dou, S.Z., Masuda, R., Tanaka, M. & Tsukamoto, K. 2005. Effects of temperature and delayed initial feeding on the survival and growth of Japanese flounder larvae. Journal of Fish Biology 66: 362-377.

Dubé, J. & Gravel, Y. 1978. Plan pilote d'aménagement intégré des ressources biologiques du territoire de la frayère du ruisseau Saint Jean, comté de Châteauguay, Québec, p52.

Edeline, E., Haugen, T. O., Weltzien, F. A., Claessen, D., Winfield, I. J., Stenseth, N. C. & Vøllestad, L. A. 2010. Body downsizing caused by non consumptive social stress severely depresses population growth rate. Proceedings of the Royal Society B 277:843-851.

Farrell, J. M., Mead, J. V., Murry, B. A. 2006. Protracted spawning of St. Lawrence River northern pike (Esox lucius): simulated effects on survival, growth, and production. Ecology Freshwater Fish 15: 169-179.

Franklin, D.R. & Smith, L.L. 1960. Notes on the early growth and allometry of the northernpike, *Esox lucius* L. Copeia 1960: 143-144.

Frost, W.E. & Kipling, C. 1967. A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, *Esox lucius L.*, in Windermere. Journal of Animal Ecology 36: 651-693.

Ginter, K. 2012. The diet of juvenile pikeperch sander lucioperca in lakes peipsi and võrtsjärv: relations between long-term changes in the fish communities and food resources in large shallow lakes. These de doctorat: Doctoral Committee for Agricultural and Environmental Sciences of the Estonian University of Life Sciences has accepted the thesis for the defense of the degree of Doctor of Philosophy in Hydrobiology.

Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters 8: 993-1009.

Gustafsson, P., Bergman, E. & Greenumbererg, L.A. 2010. Functional response and size-dependent foraging on aquatic and terrestrial prey by brown trout (*Salmo trutta L.*) Ecology of Freshwater Fish 19: 170-177.

Hassler, T. J. 1982: Effect of temperature on survival of northern pike embryos and yolk-sac larvae. Freshwater Fish Culture In The United States 4: 174-178.

Hennessey, S. 2011. *Esox lucius*: Northern pike. Aquatic Invasion Ecology Fall FISH 423

Houde, ED. 1989. Fishery Bulletin (U.S. Government Printing Office, Washington DC) 87:471-495.

Holm, J., Palace, V., Siwik, P., Sterling, G., Evans, R., Baron, C., Werner, J. & Wautier, K. 2005. Developmental effects of bioaccumulated selenium in eggs and Frye of two salmonid species. Environmental Toxicology and Chemistry 24: 2373-2381.

IUCN : web resource :http://www.uicn.fr/IMG/pdf/Liste-rouge-France-Poissons-d-eau-douce-de-metropole.pdf

Inskip, P.D. 1982. Habitat suitability index models: northern pike. U.S. Fish Wildl. Serv. fish and wildlife service Fort Collins co western energy and land use team FWS/OBS–82/10.17

IPPC. 2014b. This Summary for Policymakers should be cited as: IPCC, 2014: Summary for policymakers. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field C.B., V.R. Barros D.J., Dokken K.J., Mach M.D., Mastrandrea T.E., Bilir M., Chatterjee K.L., Ebi Y.O., Estrada R.C., Genova B., Girma E.S., Kissel A.N., Levy S., MacCracken P.R., Mastrandrea L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1-32.

Jaworski, A. & Kamler, E. 2002. Development of a bioenergetics model for fish embryos and larvae during the yolk feeding period. Journal of Fish Biology 60: 785-809.

Jezierska, B., Ługowska, K. & Witeska, M. 2009. The effects of heavy metals on embryonic development of fish (a review). Fish Physiology and Biochemistry 35: 625-640.

Jordaan, A., Hayhurst, E. & Kling, J. 2005. The influence of temperature on the stage at hatch of laboratory reared Gadus morhua and implications for comparisons of length and morphology. Journal of Fish Biology 68: 7-24.

Kallasvuo, M., Salonen, M. & Lappalainen, A. 2010. Does the zooplankton prey availability limit the larval habitats of pike in the Baltic Sea?. Estuarine, Coastal and Shelf Science 86: 148-156.

Kaminski, R., Kamler, E., Korwin-Kossakowski, M., Myszkowski, L. & Wolnicki, J. 2006. Effects of different incubation temperatures on the yolk-feeding stage of *Eupallasella percnurus* (Pallas). Journal of Fish Biology 68:1077-1090.

Kamler, E. 1992. Early life history of fish: An energetics approach. Fish and Fisheries Series 4, ed. Pitcher T.J. 267p.

Kamler, E., Szlaminska, M., Kuczynski, M., Hamácková, J., Kouril, J. & Dabrowski, R. 1994. Temperature-induced changes of early development and yolk utilization in the African catfish *Clarias gariepinus*. Journal of Fish Biology 44: 311-326.

Kamler, E., Keckeis, H. & Bauer-Nemeschkal, E. 1998. Temperature-induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. Journal of Fish Biology 53: 658-682.

Kamler, E. 2002. Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. Reviews in Fish Biology and Fisheries 12: 79-103.

Kamler, E. 2008. Ressource allocation in yolk-feeding fish. Review Fish Biolology Fisheries 18: 143-200.

Kangur, K., Milius, A., Mols T., Laugaste, R., Haberman, J. 2002. Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade. Journal of the Aquatic Ecosystem Health and Management Society 5:363-377.

Keckeis H., Bauer-Nemeschkal E., Menshutkin V.V., Nemeschkal H.L. & E. Kamler. 2000. Effects of female attributes and egg properties on offspring viability in a rheophilic cyprinid, Chondrostoma nasus. Canadian Journal Fish Aquatic Sciences 57: 789-796.

Kern, S.J. & Grant, R.E. 2000. Ecological impacts of fish introductions: evaluating the risk. Fish and Wildlife Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Peterborough, Ontario 473 p.

Kobler, A., Klefoth, T., Mehner, T. & Arlinghaus, R. 2009. Coexistence of behavioural types in an aquatic top predator: a response to resource limitation? Oecologia 161:837-847.

Koed, A., Balleby, K., Mejlhede, P. & Aarestrup, K. 2006. Annual movement of adult pike (*Esox lucius L.*) in a lowland river. Ecology of Freshwater Fish 15: 191-199.

Korwin-Kossakowski, K.M. 2008. The influence of temperature during the embryonic period on larval growth and development in carp, *Cyprinus carpio L.*, and grass carp, *Ctenopharyngodon idella*: Theorical and pratical aspect. Archive polish fisheries 16: 231-316.

Kucharczyk, D., Luczynski, M., Kujawa, R. & Czerkies, P. 1997. Effect of temperature on embryonic and larval development of bream (*Abramis brama L.*). Aquatic Sciences 59: 214-224.

Lahnsteiner, F. 2012. Thermotolerance of brown trout, *Salmo trutta*, gametes and embryos to increased water temperatures. Journal of Applied Ichthyology 28: 745-751.

Leggett, W.C. & Deblois, E. 1994. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? Netherlands Journal of Sea Research 32: 119-134.

Lehtiniemi, M., 2005. Swim or hide: predator cues cause species specific reactions in young fish larvae. Journal of Fish Biology 66: 1285-1299.

Loffler, J., Ott, A., Ahnelt, H. & Keckeis, H. 2008. Early development of the skull of *Sander lucioperca* (L.) (Teleostei: Percidae) relating to growth and mortality. Journal of Fish Biology 72 : 233-258.

Machniak, K. 1975. The effects of hydroelectric development on the biology of northern fishes. A literature review and bibliography Canadian Fisheries Marine Service p68.

Martell, D., Kieffer, J. & Trippel, E. 2005. Effects of temperature during early life history on embryonic and larval development and growth in haddock. Journal of Fish Biology 66: 1558-1575.

Miller, T.J., Crowder, L.B., Rice, J.A. & Marschall, E.A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45: 1657-1670.

Nilsson, J., Andersson, J., Karås, P. & Sandstrom, O. 2004. Recruitment failure and decreasing catches of perch (*Perca fluviatilis L.*) and pike (*Esox lucius L.*) in the coastal waters of southeast Sweden. Boreal Environment Research 9: 295-306.

O'Connor, M. I., Bruno, J.F., Gaines, S. D., Halpern, B. S., Lester, S. E., Kinlan, B. P. & Weiss, J. M. 2009. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. PNAS 23:104- 4.

Ojanguren, AF. & Braña, F. 2003. Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. Journal of Fish Biology 62:580-590.

Osse, J. W. M., & Van den Boogaart, J. G. M. 1995. Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. ICES mar. Sei. Symp., 201: 21-34.

Ott, A., Loffler, J., Ahnelt, H. & Keckeis, H. 2012. Early development of the postcranial skeleton of the pikeperch *Sander lucioperca* (Teleostei: Percidae) relating to developmental stages and growth. Journal of Morphology 273: 894-908.

Peterson, R.H. & Martin- Robichaud, D.J. 1989. First feeding of Atlantic Salmon (*Salmo solar L.*) fry as influenced by temperature regime. Aquaculture 78: 35-53.

Peterson, W. T. 2001. Patterns in stage duration and development among marine and freshwater calanoid and cyclopoid copepods: a review of rules, physiological constraints, and evolutionary significance. Hydrobiologia 453: 91-105.

Pörtner, H. O. & Peck, M. A. 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. Journal of Fish Biology 77: 1745-1779.

Rahel, F., Keleher, C. & Anderson, J. 1996. Potential habitat loss and population fragmentation for cold water fish in the North platte river drainage of the rocky mountains: response to climate warming. Limnology and Oceanography 41 :1116 -1123.

Réalis-Doyelle, E., Pasquet, A., De Charleroy, D., Fontaine, P. & Teletchea, F. 2010. Strong effects of temperature on the early life stages of a cold stenothermal fish species, brown trout (*Salmo trutta L.*). Submitted in Plosone.

Rombough, P. 1996. The effects of temperature on embryonic and larval development. Seminar Series-Society For Experimental biology: Global warming: implication for freshwater and marine fish ed CM. Wood & DG. Mc Donald, Cambridge university press 61: 177-223.

Schiemer, F., Keckeis, H. & Kamler, E. 2003. The early life history stages of riverine fish: ecophysiological and environmental bottlenecks. Comparative Biochemistry and Physiology Part A 133: 439-449.

Skov, C. & Koed, A. 2004. Habitat use of 0+year pike in experimental ponds in relation to cannibalism, zooplankton, water transparency, and habitat complexity. Journal of Fish Biology 64:448-459.

Teletchea, F. & Fontaine, P. 2010. Comparison of early life-stage strategies in temperate freshwater fish species: trade-offs are directed towards first feeding of larvae in spring and early summer. Journal of Fish Biology 77: 257-278.

Trabelsi-Zouari, A. 2011. Effet intra-ponte du moment d'éclosion sur la morphologie, la croissance et l'efficience métabolique des larves de brochet *Esox lucius* et de carpe commune *Cyprinus carpio*. PhD dissertation, Nancy 1.

Trabelsi, A., Gardeur, J.N., Teletchea, F., Brun-Bellut, J. & Fontaine P. 2012. Hatching time effet on the intra-spawning larval morphology and growth in Northern pike (*Esox lucius*). Aquaculture research 44: 657-666.

Trabelsi, A., Jaworski, A., Kamler, E., Gardeur, J.N., Teletchea, F., Ayadi, H. & Fontaine, P. 2016. The effect of hatching time on the bioenergetics of northern pike (*Esox lucius*) larvae from a single egg batch during the endogenous feeding period. Fish Physiology and Biochemistry 42:593-606.

Chapitre 3: La carpe commune



Photo Yannick Ledoré

Effet de la température sur les premiers stades de vie d'un poisson eurytherme, la carpe commune (*Cyprinus carpio*)

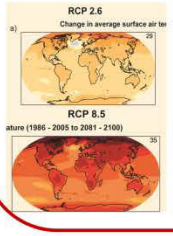
Le réchauffement climatique actuel va avoir des impacts directs et indirects sur les cours d'eaux, modifiant ainsi des habitats. La carpe commune est une espèce eurytherme présentant une grande tolérance à la température, ainsi qu'à l'eutrophisation. Néanmoins, peu d'études sont menées sur l'impact de la température durant ses premiers stades de vie en fonction des prévisions des experts du Giec. Ainsi, nous avons appliqué cinq températures, pour déterminées les conséquences sur la survie et le développement (temps de développement, morphométrie et valeur bioénergétique) des embryons et larves.

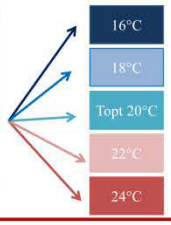
Quel est l'impact de la température sur la survie et le développement ?

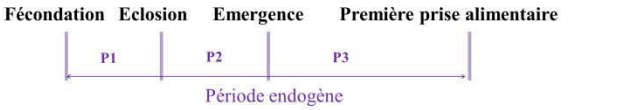
Conditions expérimentales

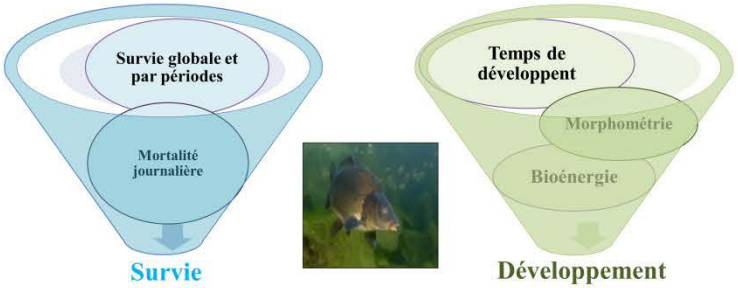


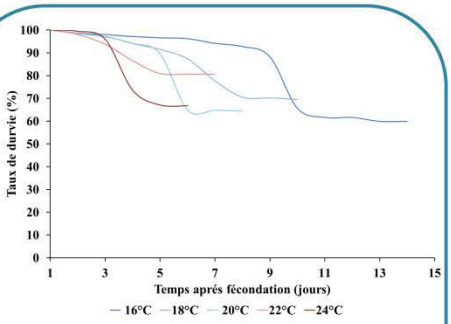
Cinq températures testées (IPPC 2014)



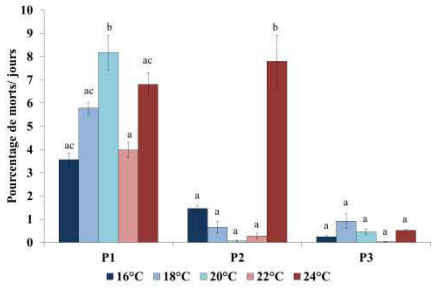




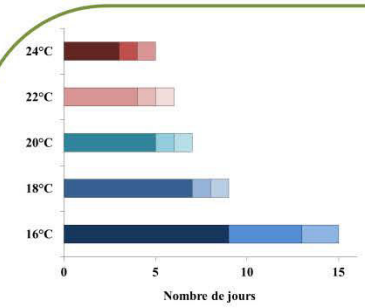




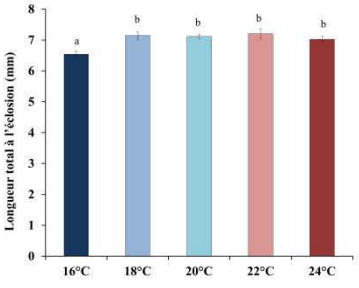
Le taux de survie n'est pas impacté par des variations de température.



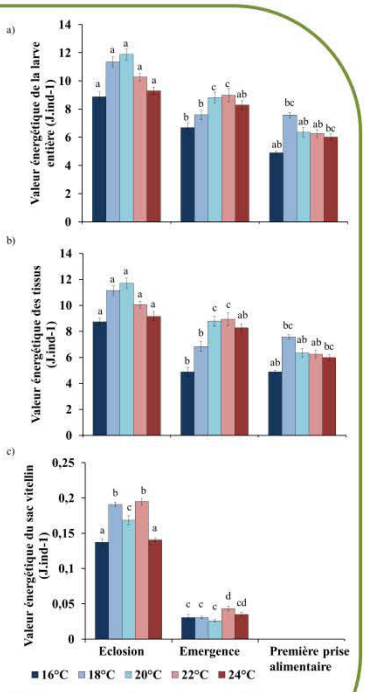
P1 présente le plus fort pourcentage de mortalité journalière excepté pour la température la plus chaude (24°C) où ce pic à lieu en P2



Le temps de développement est divisé par 3 entre 16°C et 24°C.



La longueur totale à l'éclosion est la plus petite à 16°C.



A l'éclosion les valeurs du sac vitellin sont les plus faibles à 16 et 24°C. Lors de la première prise alimentaire les valeurs énergétiques sont les plus importantes à 18 et 24°C.

Lettres différentes =différences significatives à p <0.05

La survie de la carpe n'est pas impactée dans la gamme de température testée, confirmant les prévisions actuelles de l'évolution de son aire de répartition. La période la plus sensible est la période d'incubation. Le temps de développement est divisé par 3 entre 16°C et 24°C. A des températures plus élevées (24°C), les larves ont le meilleur taux de survie. Cependant, à la température la plus basse (16°C), les larves sont plus petites et ont un plus faible contenu énergétique. Ces données morphométriques et énergétiques couplées à un temps de développement plus long pourraient entrainer une possible mort des larves survivantes si des proies adéquates ne sont pas disponibles.

Effects of temperature on the survival rate and development of common carp (Cyprinus carpio) during the endogenous feeding period.

Emilie Réalis-Doyelle [1*], Alain Pasquet [2], Pascal Fontaine [1], Fabrice Teletchea [1]

1. University of Lorraine, UR AFPA, USC INRA 340, Vandoeuvre-lès-Nancy, F-54506, France

2. CNRS (National center for the scientific research - France)

*corresponding author
fabrice.teletchea@univ-lorraine.fr

Version révisée soumise à Hydrobiologia

Short title: Temperature effects on the early life stages of common carp

Keywords: climate change; early life stages; survival; morphology; energy values.energetic value.

Abstract

Fish are poikilothermic animals, and therefore water temperature has a strong effect on survival, development time, growth and energetic consumption, particularly during early life stages. The present study investigated the survival rate and the phenotypic plasticity of various traits for both embryos and larvae of common carp (Cyprinus carpio) in order to achieve a large assessment of the potential impacts of temperature. Five temperatures (16, 18, 20, 22 and 24°C) chosen according to climate forecasts were tested, and their effects were analyzed at three biological stages: hatching, emergence and first food intake. This study highlighted no strong impact of temperature on both survival and malformation rates during the entire endogenous feeding period. However, temperature has an effect on development time, larval size, and energetic values of both yolk sac and larval tissue. The development time was divided by more than three between 16°C and 24°C. At both 16°C and 24°C, the consumption of the yolk sac was more important than at the three other temperatures. The larvae were smaller at 16°C throughout the endogenous feeding period compared to the other temperatures. On the opposite, the larvae were the largest at 24°C at the end of the endogenous feeding period.

Introduction

Climate change is predicted to have major impacts on biodiversity at worldwide, regional, and local scales (Heino et al., 2009). Freshwater ecosystems are very sensitive (Sala et al., 2000) as climate change is predicted to increase water temperature, decrease dissolved oxygen levels (Mooij et al., 2007), and lead to eutrophication (Schindler, 1997). In lotic systems, altered hydrologic regimes and increased groundwater temperature could also modify the quality of fish habitat (Ficke et al., 2007). These habitat changes may impact the distribution of fish species (Heino et al., 2009; Jeppesen et al., 2012). For instance, Jeppesen et al. (2012) observed in three European lakes (Lake Windermere, Lake Maggiore and Lake Constance) a strong dominance of eurythermal species, such as common carp (*Cyprinus carpio*), shad (*Alosa alosa*), roach (*Rutilus rutilus*), and pikeperch (*Sander lucioperca*), following a strong eutrophication due to temperature increase.

In the present study, we chose to focus on common carp because it has a very large distribution throughout France (Teletchea, 2011), Europe (Freyhof & Kottelat, 2008), and many other parts of the world (North America, Southern Africa, New Zealand, Australia and Asia) (FAO, 2013) where it has most often been introduced (Flajšhans & Hulata, 2006). This very large distribution could be explained by a wide tolerance towards environmental factors (Flajšhans & Hulata, 2006). Besides, common carp is very important for aquaculture and is one of the oldest domesticated species (Balon, 1995; Flajšhans & Hulata, 2006; Teletchea & Fontaine, 2014). However, despite its wide geographical distribution and strong environmental tolerance, carp is classified vulnerable in Europe, partly due to its hybridization with domesticated introduced stocks, and habitat modification by channelization and dams (Freyhof & Kottelat, 2008). Also, there are still very few studies that focused on the effect of temperature on the early life stages of common carp (Teletchea et al., 2007, 2009a). The lower lethal temperature for embryos was determined to be close to 10°C, while the

upper limit was found at 33°C for carp living in Czech Republic (Peňáz et al., 1983; Geldhauser, 1995). In Europe, the temperatures applied in hatcheries to incubate eggs are mostly comprised between 18 to 24°C (Woynarovich, 1962; Kamler & Malczewski, 1982; Korwin-Kossakowski, 2008).

However, El-Hakim & El-Gamal (2009) observed no hatching at temperatures below 20°C for carp inhabiting Egypt. The upper limit temperature for larvae was found to be close to 35°C carp in Czech Republic (Geldhauser, 1995). The incubation time decreased when temperature increased: from 3.3 days (at 20°C) to 1.9 days (at 24°C) (Korwin-Kossakowski, 2008). The larvae from embryos incubated at higher temperatures were smaller at both hatching (5.7 mm at 20°C *vs* 5.1 mm at 32°C) and emergence (6.3 mm at 20°C *vs* 6.1 mm at 32°C) (Korwin-Kossakowski, 2008). In addition, Jezierska et al.(2000) observed a higher malformation rate (up to 22%) of hatching larvae when embryos were incubated at either 17°C or 26°C.

The present study has two main goals: (i) to assess experimentally the survival rate of early life stages of common carp, and (ii) to study the variations of size (and other morphological parameters), developmental duration, and energetic values (yolk sac, tissue, and whole fish) at three biological stages (hatching, emergence and first food intake) in order to have a global evaluation of the potential impacts of temperature on carp during the entire endogenous feeding period.

Materials and methods

Animals and experimental conditions

Eggs were obtained on 30 May, 2015, from 3-year old broodstock stocked in the pond of the Domaine de Lindre (Moselle, France). The temperature of the ponds water was 20°C and the oxygen concentration was 9.0 mg 93 L-1. Oocytes obtained after stripping were

fertilized with the milt of one male per female. Then, eggs of each female were transported in separated plastic bags with water coming from the stocking ponds and put into polystyrene boxes to maintain the temperature close to 20°C. Overall, about 16 000 eggs were collected and transferred to the University of Lorraine, in Nancy, the same day (about one hour by car).

The whole experiment was performed in a controlled temperature room (air ambient temperature maintained at 15°C, 16L/8D photoperiod, and light intensity of 100 Lux at the water surface). Five similar recirculating water systems (110 × 64 × 186 cm) were used as incubators at a flow rate of 4 m3 h-1 with U.V.-sterilized. Each incubator contained nine separated racks (45 × 7 × 12 cm). All eggs from the three females were mixed to limit the inter-individual variability. Then, eggs were distributed within the nine racks of each of the five incubators; thus all families were mixed in each rack of each incubator. After 24 hours, the temperature was modified from 20°C to one of the five experimental temperatures (16, 18, 20, 22, 24°C) with a 1°C incremental step per hour (Peterson & Martin-Robichaud, 1989; Réalis-Doyelle et al., 2016). These five temperatures were chosen according to global climate predictions, from 1 to 6°C (IPCC, 2014), as well as those for France only (1 to 5°C) taking into account possible local cooling (Field et al., 2014)

Periods and biological stages studied

Three periods were defined throughout the endogenous feeding period: from fertilization to hatching (P1), from hatching to emergence (P2), from emergence to first food intake (P3); at that last moment, the yolk sac was absorbed. Hatching (H) was determined when at least 50% of larvae left the egg shell, emergence (EM) when at least 50% of larvae rose up and began swimming in the water column, and 118 first food intake (FFI) when at least 50% of larvae started to feed exogenously (Kamler et al., 1998; Korwin-Kossakowski,

2008; Réalis-Doyelle et al., 2016). *Artemia* nauplii were given just after emergence twice a day 9:00 a.m. and 2:00 p.m. (Wolnicki et al., 2009).

Parameters studied

Duration of developmental period

The total duration of the endogenous feeding period corresponds to the time between fertilization and the observation of first food intake (in days) for each temperature. The relative time (RT) of each period (P1, P2 and P3) was calculated as follows: RT = Number of days between two consecutive stages / total duration of the endogenous feeding period × 100. Besides, the number of days elapsed between the first and the last hatched larvae were also studied to determine the duration of the hatching period for each temperature (Ojanguren & Braña, 2003; Réalis-Doyelle et al., 2016).

Survival rate

Dead eggs and larvae were removed every day to avoid water pollution. Dead eggs were easily identified as they became white and opaque (FAO, 2013), while fertilized eggs were transparent and showed a clear cell division under a binocular microscope (OPTIKA microscope, PAS-10). Unfertilised eggs were removed from the analysis. Dead individuals were counted daily to calculate the survival rate (SR) for the entire experiment and at the end of each period as follows: SR = 100 - (number of dead individuals cumulated for the entire experiment or between two stages / number of individuals at the beginning of the experiment or the period considered × 100) (see also Réalis-Doyelle et al., 2016). Besides, the daily survival rate DSR was calculated for each of the three studied periods (P1, P2 and P3) by taking 143 into account their duration as follows: DSR = 100 – (number of dead individuals cumulated per period / number of individuals at the beginning of the period × 100).

Malformation rate

Malformations were observed on larvae killed by an overdose of Ethyl 3-aminobenzoate methanoslufonate salt (MS-222, Tricaine), and were classified as either well-formed or malformed. Malformed larvae had visible malformations, including malformations of skeleton, head and yolk sac (Afonso et al., 2000; Holm et al., 2005; Jezierska et al., 2000; Lahnsteiner, 2012). The observations were performed on 54 live larvae per incubator (n = 6 per rack) sampled at the end of each period. The malformation rate (MF) larvae was calculated as follows: MF = number of larvae malformed / 54 × 100.

Morphometric and morpho-anatomical parameters

The morphological parameters analyzed were selected based on Lahnsteiner (2012) and Trabelsi et al. (2013). The morphometric measurements were performed on well-formed larvae only. All measures were done with a binocular (OPTIKA microscope, SZP-10) connected to a camera (MICROVISION Instruments, Lw1235C-GT1) with the Archimed software (MICROVISION Instruments 6.0.14). Three parameters were measured on larvae with a precision of 0.01 mm: total length (TL), height of the myotome (HM) and eye diameter (ED), and two on yolk sac: vertical and horizontal diameters. The yolk sac diameter (YSD) was then calculated by averaging these two (Trabelsi et al., 2013).

Energetic value

The dry mass (0.001 mg) was obtained 168 for 450 individuals per incubator (n = 50 per rack) at the three biological stages. Each sample was dried at 60°C during 72 hours. The dry mass was obtained after separating the yolk sac (MY) from the tissue of body (MT) to obtain two separate analyses of the energetic values. Elemental analyses were performed using a Flash EA 1112 (ThermoFinnigan 2003) elemental analyzer at the Laboratory of Physical Measures (LMP) at the University of Montpellier 2 (France). Each sample (25 mg)

was divided in two parts: one for carbon (*C*), hydrogen (*H*), nitrogen (*N*) and sulphur (*S*) analyses and the other to determine the total energetic value. Each sample was analyzed in triplicates. The oxygen fraction (*O*, % dry matter) was then computed as follows: $O = 100-(C+H+N+S)$. Caloric values (J mg-1dry mass) were computed from *C*, *H*, *O* and *S* fractions (% dry matter). The following formula was used to calculate the caloric values: [CV (J mg-1) $= 0.004184 \times [88 \times \% C + 344 \times (\% H - 0.125 \times \%O) + 25 \times \%S]$ (Kamler et al., 1998). Individual energetic value (EV Ind. J-1) was obtained by multiplying the calorific value (CV, J-1 mg) by the dry mass (MT mg): EV (J ind.-1) = CV×MT (Kamler 2002).

Statistical analyses

Generalized Linear Models (GLM) were used to determine differences in survival rate, daily mortality rate, malformation rate, survival rate of well-formed larvae, total length of larvae, and energetic value. In all analyses, temperature and stage were the fixed factors and racks (nested within temperature) were considered random factors (Réalis-Doyelle et al., 2016). The GLM was followed by a Tukey post hoc test to calculate pairwise differences between means. All parameters were expressed as mean ± S.E. For development time, we compared the fitness of various models on the distribution by comparing their $r2$. The effect of temperature on the percentage of time between two consecutive stages was tested with a two-way frequency table analysis. All results were considered significant at the level of $p < 0.05$.

At hatching and emergence, a Principal Component Analysis (PCA) was realized to investigate the relationships between the four morphometric parameters (ED, TL, HM, YSD) and the masses (MT, MY). At first food intake, we investigated only the relations between the four morphometric parameters and the mass of the tissue (MT). For all stages, the mean morphometric parameters and mass (from 6 larvae sampled per rack, 9 means per temperature) were calculated. PCA was followed by a hierarchical cluster analysis to identify

groups of larvae sharing similar morphometric characteristics. All statistical analyses were performed using the software Statistica (version 10).

Results

Duration of developmental period

The total duration of the endogenous feeding period differed significantly with temperature (X^2 = 18.9; p = 0.04, d.f. = 4) and decreased exponentially with increasing temperature (Fig. 1).

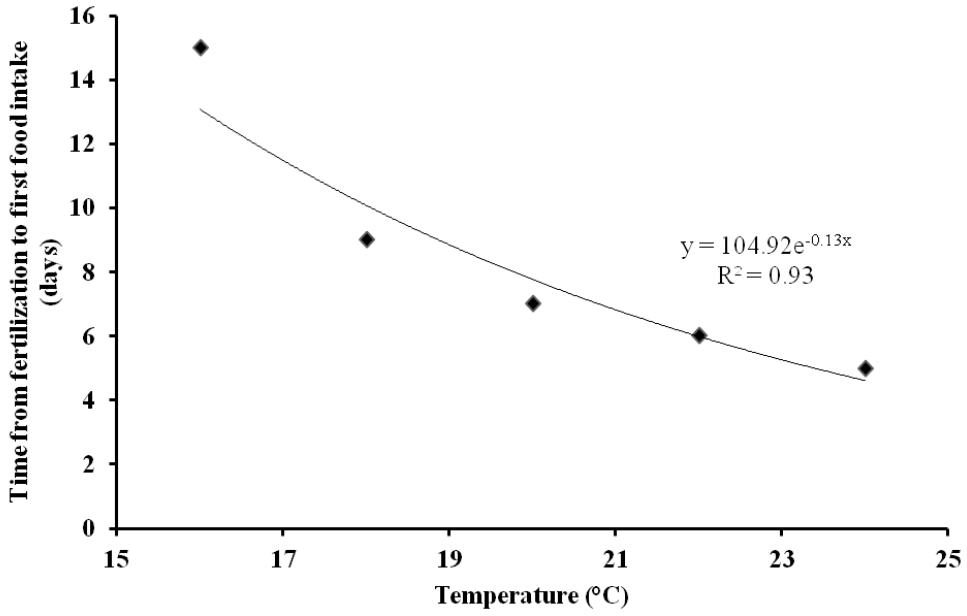


Fig.1. Effect of temperature on the duration between fertilization and first food intake (in days) in common carp.

The relative time of each period was significantly impacted by temperature (X^2 = 249.6, p < 0.001, d.f. = 12). The relative time of P1 was shorter (60%) for 16 and 24°C, and for P2, it was longer at 16°C (Fig. 2). The relative time of P3 was not different between

temperatures, which ranged from 11% to 20% (Fig. 2). The duration of the hatching period decreased rapidly with increasing temperature (three days at 16°C, one day at 18, 20 and 22°C and less than 12 hours (9 am to 3 pm) at 24°C.

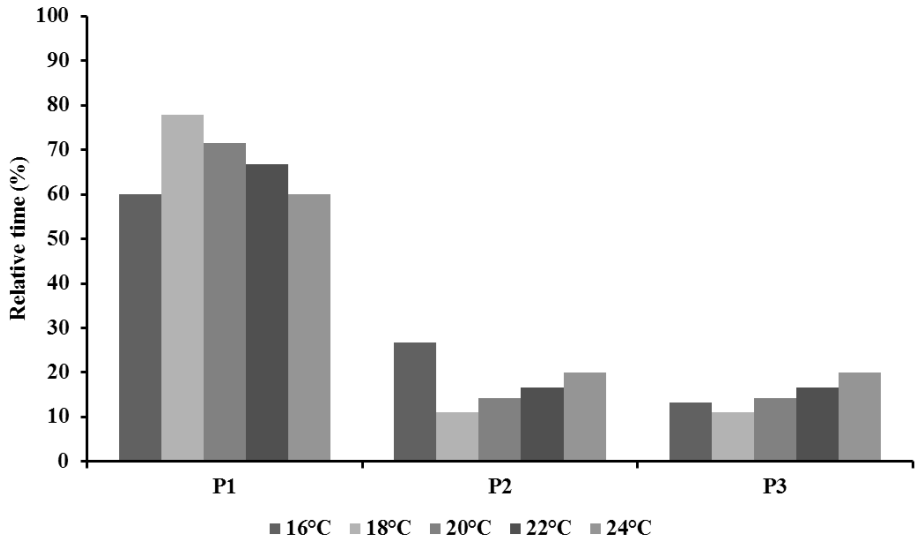


Fig.2. Effect of temperature on the relative time of the three successive periods P1, P2 and P3 in common carp. (P1: from fertilization to hatching; P2 from hatching to emergence; P3 from emergence to first food intake).

Influence of temperature on survival and malformation rates
Survival rate

There was no significant interaction between 218 temperatures and stages for the survival rates (GLM: $F1,8 = 0.8$, $p = 0.61$) and survival rates were not significantly different between temperatures (GLM: $F1,4 = 2.2$, $p = 0.08$), and between stages (GLM: $F1,2 = 1.3$, $p = 0.27$). At the end of the endogenous feeding period, survival rates varied between 61% and 80% independently of the temperatures (Fig. 3).

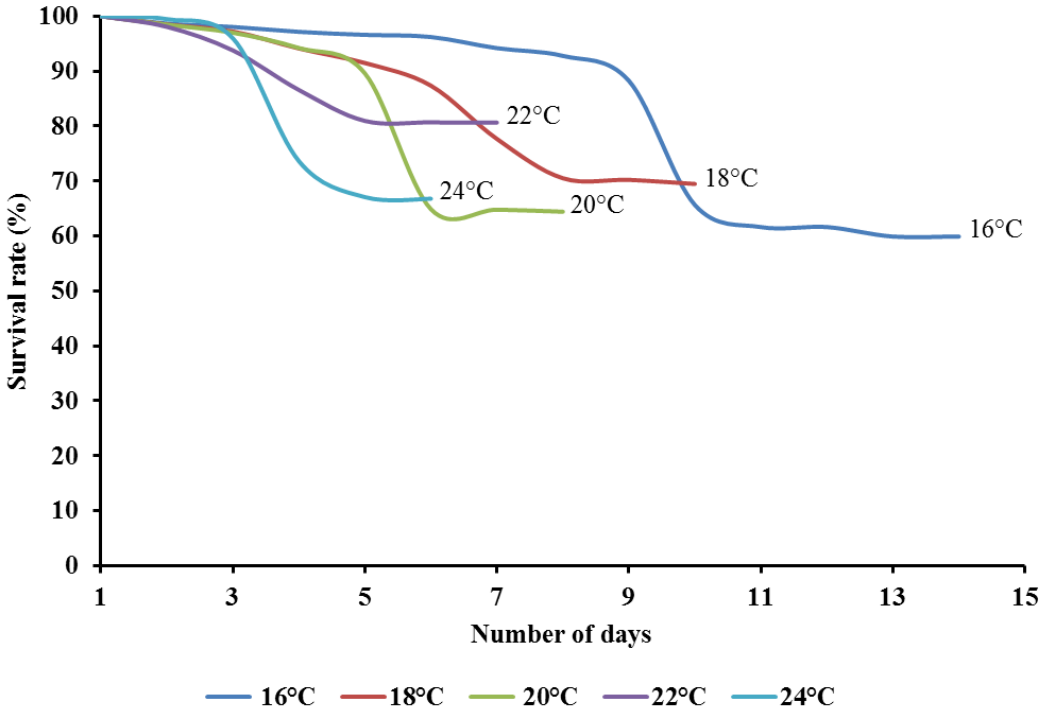


Fig.3. Effect of temperature on survival rate (SR) of common carp during the endogenous feeding period. The number of days was the number of days between fertilization and first food intake.

For the daily survival rate (DSR), there was a strong interaction between temperatures and stages (GLM: $F1,8 = 7.1$, $p < 0.0001$). The daily survival rate was the lowest during P1 at 20°C compared to the other temperatures (Table 1). For each temperature, a high number of dead individuals were observed between two and six days post fertilization according to the temperature tested: at six days at 16°C (number of dead embryos per hatchery, $n = 52$), at three days at 18°C ($n = 109$), at three days at 20°C ($n = 61$), at two days at 22°C ($n = 146$) and at one day at 24° C ($n = 164$). For P2, the daily survival rate was the lowest at 24°C compared to other temperatures (Table 1). For P3, the daily survival rate was the highest compared to P1 and P2, and no significant difference was found between temperatures (Table 1)

	16°C	18°C	20°C	22°C	24°C
P1	96.44 ± 1.25 ac	94.23 ± 2.71 ac	91.83 ± 3.29 b	96.03 ± 1.70 a	93.20 ± 2.28 ac
P2	98.54 ± 0.59 a	99.34 ± 1.61 a	99.85 ± 0.23 a	99.96 ± 0.05 a	92.20 ± 4.30 b
P3	99.76 ± 0.01 a	99.09 ± 0.06 a	99.55 ± 0.02 a	99.97 ± 10-3 a	99.48 ± 0.08 a

Table.1. Effect of temperature on daily survival rate (%) for the initial periods P1, P2 and P3 on common carp. (P1: from fertilization to hatching; P2: from hatching to emergence; P3 from emergence to first food intake). Mean (±S.D). Differences obtained by are considered significant at $P < 0.05$. The same letter indicates no significant difference among temperatures in each of the three periods.

Malformation rate

Malformations were observed on the vertebral column only. The malformation rate was less than 3% for all stages and temperatures. It was not significantly different between temperatures (GLM: $F1,4 = 2.3$, $p = 0.07$), but different between stages (GLM: $F1,2 = 9.5$, $p < 0.0001$) (Fig. 4(a)).

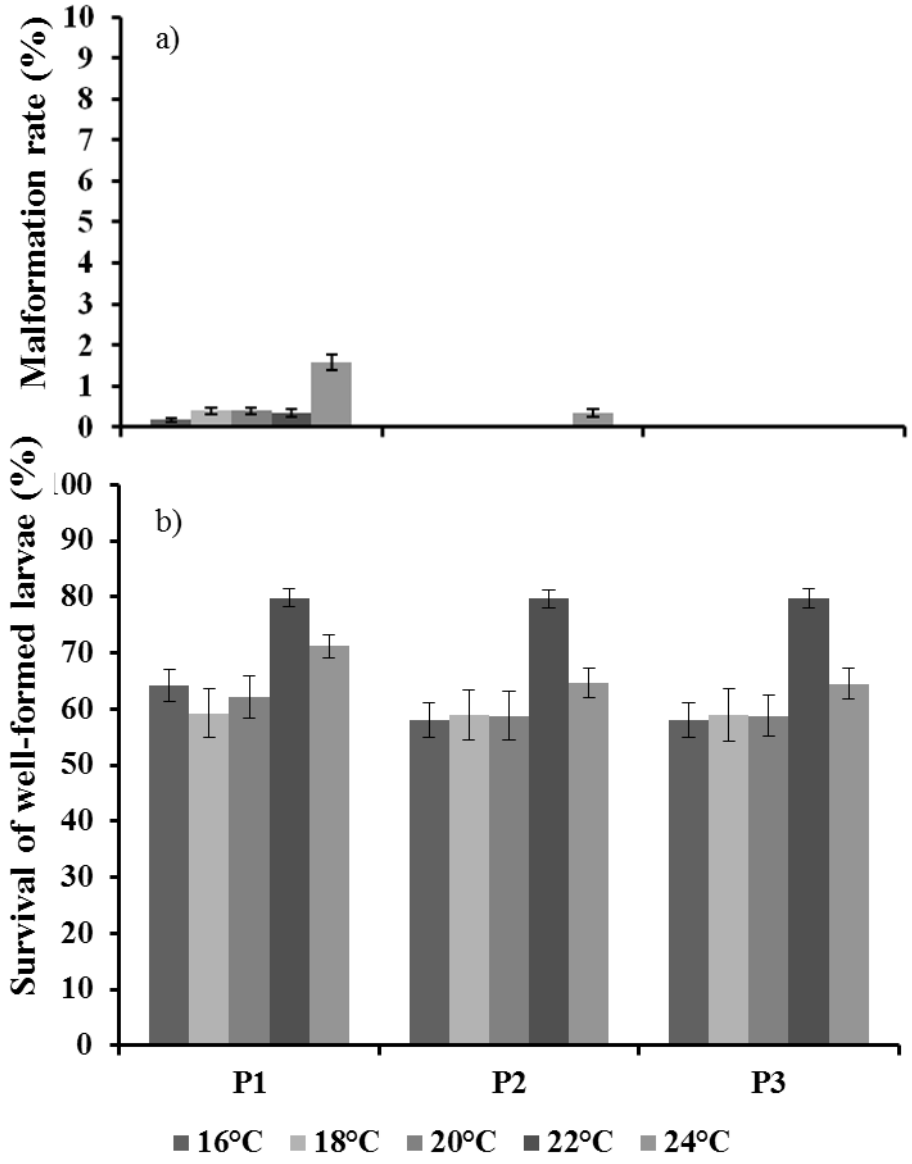


Fig.4. Effect of temperature on a) the malformation rate, and b) survival rate of well-formed larvae calculated at three biological stages (Hatching, emergence and first food intake) for common carp. Mean (±S.D). Differences obtained by X_2 are considered significant at $P < 0.05$. The same letter indicates no significant difference between temperatures in each of the three stages.

Survival rate of well-formed larvae

The survival rate of well-formed larvae ranged from 60 to 80% at the end of the endogenous feeding period; yet no significant effect was found either for the interaction

between temperatures and stages (GLM: $F1,8 = 0.7$, $p = 243\ 0.68$) or temperatures (GLM: $F1,4 = 2.2$, $p = 0.08$) and stages (GLM: $F1,2 = 0.8$, $p = 0.43$) (Fig. 4(b)).

Morphometric and morpho-anatomical measurements

There was a significant interaction between temperatures and stages (GLM: $F1,8 = 6.2$, $p < 0.0001$). At hatching, larvae ranged from 6.54 ± 0.18 mm at 16°C to 7.20 ± 0.32 mm at 20°C. At emergence, TL ranged from 7.23 ± 0.34 mm at 16°C to 7.65 ± 0.26 mm at 24°C and at first food intake between 7.40 ± 0.33 mm at 16°C to 7.90 ± 0.23 mm at 24°C (Fig.5).

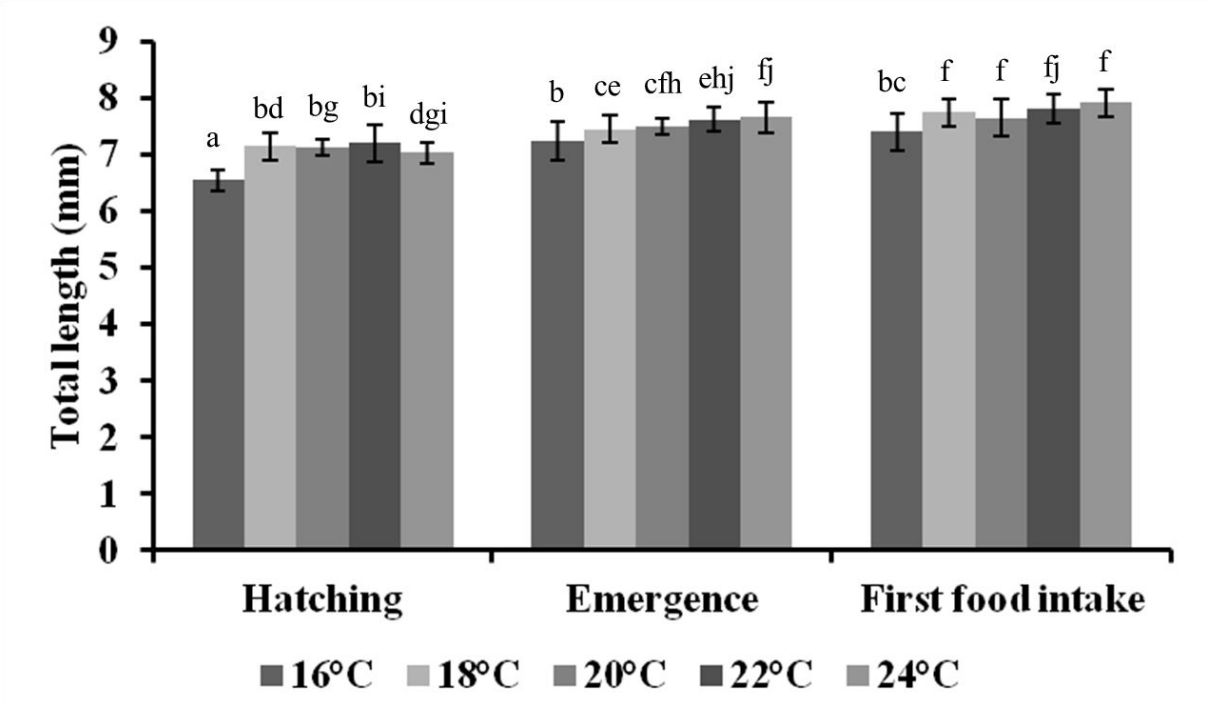


Fig.5. Effect of temperature on total length for common carp at hatching, emergence and first food intake. Differences obtained by Tuckey post hoc are considered significant at $P < 0.05$. The same letter indicates no significant difference between temperatures and stages.

At hatching, the first two axes of the PCA explained 65% of the total variance (Fig. 6 (a)). The first axis (42%) was correlated with four parameters: ED ($r = 0.86$), TL ($r = 0.85$), YSD ($r = 0.81$) and HM ($r = 0.56$). The second axis explained 23% of the total variance and was

correlated with mass: MT (r = 0.82) and MY (r =0.80). At emergence, the first two axes of the PCA explained 53% of the total variance (Fig. 6 (b)). The first axis (34%) was correlated with ED (r = -0.90), TL (r = -0.86) and MT (r = - 0.47). The second axis explained 19% of the variance and was correlated with HM (r = 0.76), YSD (r = 0.56) and MY (r = 0.49). At first food intake, the first two axes of the PCA explained 77% of the total variance (Fig. 6 (c)). The first axis (54%) was correlated positively with TL (r = -0.83), ED (r =- 0.90), and HM (r = 0.62). The second axis explained 23% of the total variance and was correlated with MT (r = 0.75). At each stage, the larvae at 16°C were the smallest with the smallest yolk sac and the lowest mass of the tissue. Two other clusters were found at the three stages that were different between hatching and emergence and first food intake. At hatching, the second cluster (22°C) was characterized by larvae with a medium size, a medium yolk sac diameter and the highest mass of the yolk sac. The third cluster (18, 20, 24°C) was characterized by the longest larvae with thehighest mass of the tissue. At both emergence 268 and first food intake, the second cluster (18, 20, 22°C) was characterized by larvae with a medium yolk sac diameter and mass. The third cluster (24°C) was characterized by the longest larvae with the highest mass of the tissue.

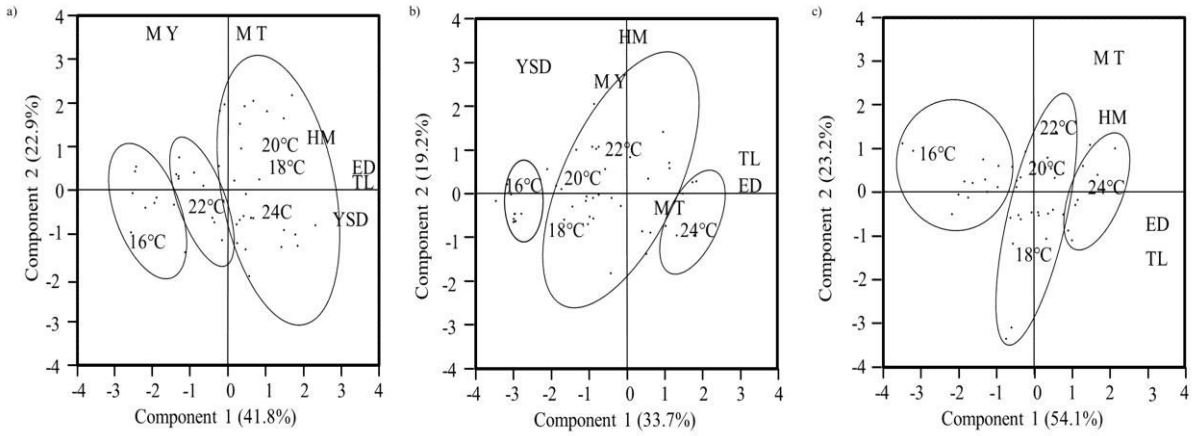


Fig.6. Principal component analysis performed with 6 morphometric parameters measured on common carp a) at hatching, b) at emergence, c) at first food intake (TL= total length, HM= height myotom, DE= eye diameter, MT= dry wet tissue, MY= dry wet yolk sac and YSD= yolk sac diameter).

Energetic value

There was a significant interaction between temperatures and stages (GLM: $F1,8 = 12.3$, $p < 0.0001$) on the energetic value of the whole individual. At hatching, the total energetic value was not different between temperatures (Fig. 7 (a)). At emergence, the total energetic value was the highest at 20, 22°C (Fig. 7 (a)).

The interaction between temperatures and stages were significant for the tissue only (GLM: $F1,8 = 12.0$, $p < 0.0001$). At hatching, the energetic value of the tissue was not different between temperatures (Fig. 7 (b)). At emergence, it was the highest at 20 and 22°C (Fig. 7 (b)). No interaction between temperatures and stages was found for the energetic value of the yolk sac ($F1,8 = 0.8$, $p = 0.49$ respectively), but temperature influenced the yolk sac energetic value (GLM: $F1,4 = 8.1$, $p < 0.0001$), as well as the stages (GLM: $F1,2 = 54.7$, $p < 0.0001$). At hatching, the yolk sac energetic value was the lowest at 16 and 24°C and the highest at 18 and 22°C, and at emergence, it was the highest at 22°C (Fig. 7 (c)).

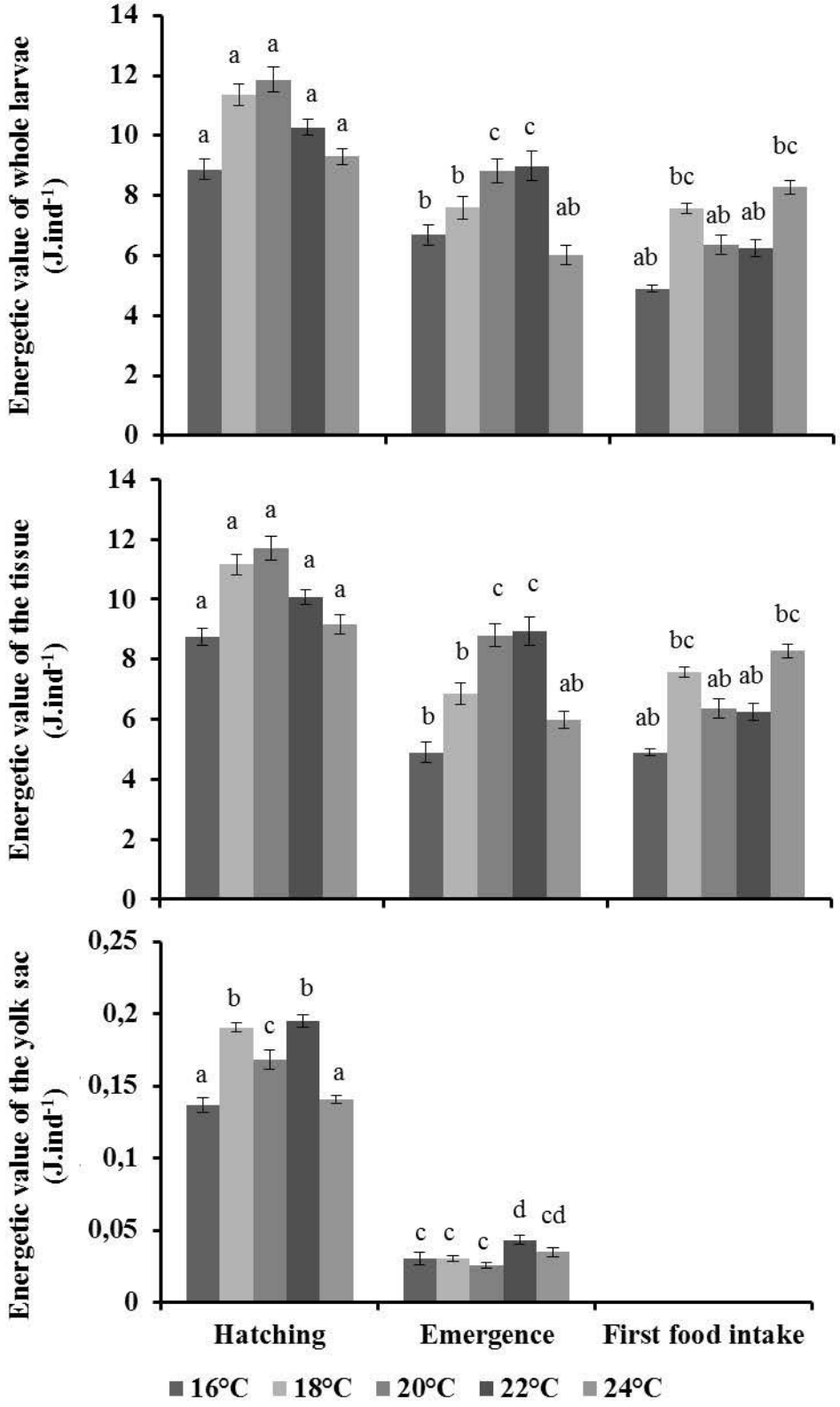


Fig.7. Effect of temperature on energetic value at each stage of development a) for global energetic value (whole larvae) for each stage b) for yolk sac energetic value for each stage c) for tissue energetic value for each stage (data are mean ±S.D). Differences obtained by Tukey post hoc are considered significant at $P < 0.05$. The same letter indicates no significant difference between temperatures in each of the three stages.

Discussion

This study highlighted no strong impact of temperature on both survival and malformation rates during the entire endogenous feeding period of common carp. However, temperature has an effect on development time, larval size, and energetic value of both yolk sac and larval tissue. The development time was divided by more than three between 16°C and 24°C. At both 16°C and 24°C 293 , the consumption of the yolk sac was more important than at the three other temperatures. The larval size at 16°C was smaller throughout the endogenous feeding period compared to the other temperatures. On the opposite, the larvae were the largest at 24°C at the end of endogenous feeding period.

Influence of temperature on the early life stages

Incubation period

The daily survival rate was lower during incubation (P1) compared to the two other periods, except at 24°C, where it was lower during P2. This lower daily survival rate during incubation was also observed on salmonids (Milla et al., 2011; Réalis-Doyelle et al., 2016) and suggests that the very beginning of development (gastrulation), in which cell differentiation predominates over growth, may be more sensitive to either mechanical perturbations (Milla et al., 2011) or unfavorable thermal conditions (Peterson et al., 1977; Ojanguren &Braña, 2003; Korwin-Kossakowski, 2008; Réalis-Doyelle et al., 2016).

The incubation strongly decreased with increasing temperature, which is a well known phenomenon for fish species (Peňáz et al., 1983; Rombough, 1997; Kamler, 2002; Teletchea et al., 2009b). Indeed, over 90% of the variation in embryo ontogenetic rate is controlled by temperature (Kamler, 2002), and depends also of the egg diameter as larger eggs take much time to incubate than smaller ones at the same temperature (Pauly & Pullin, 1988; Roumbough, 1997). In the present study, egg diameters were 2.38 ± 0.11 mm, which are

slightly higher than those generally described in the literature, from 1.7 up to 2.2 mm (Woynarovich, 1962; Kamler & Malczewski, 1982; Peňáz et al., 1983; Linhart et al., 1995).

Hatching

318 At hatching, no significant impact of temperature on survival rates was found. The overall survival rates (comprised between 62-79% in the present study) are similar (45-80%) to those reported by Peňáz et al. (1983); yet lower than those (89-92%) described by Korwin-Kossakowski (2008) for the same temperature range. However, El-Hakim & El-Gamal (2009) observed no hatching at temperatures below 20°C and the survival rate of newly hatching larvae was only 38% at 24°C for carp inhabiting Egypt. These differences in survival rates at hatching, particularly between European and Egyptian populations, might reflect local adaptations of thermal tolerance between populations living at different latitudes (Réalis-Doyelle et al., 2016). In addition, we found very low rates of malformed larvae (less than 3% in all temperatures tested), which are close to the values (from 3 up to 10%) observed at 20°C by Jezierska et al. (2000). Yet, when temperature was lower than 17°C or higher than 25°C (not tested here), the malformation rates were higher (up to 22%), including mainly yolk sac malformations or edema, and vertebral abnormalities (Jezierska et al. 2000). At last, the hatching period duration strongly decreased according to increasing temperature, which confirmed earlier results on common carp: from 43 hours at 17.5°C to 6.5 hours at 24.3°C (Korwin-Kossakowski, 2008), and more generally in other species (*e.g.*, Réalis-Doyelle et al., 2016). Therefore, the optimal limits (higher survival rate combined with a low malformation rate) for the embryonic development of common carp populations could be between 18-24°C; yet probably with significant local adaptations in thermal optimum. At hatching, larval size was not different between temperatures, except at 16°C where larvae were the smallest (6.54 ± 0.18 mm). Similar results were already described in common carp between 24 and 30°C

(El-Hakim & El-Gamal, 2009). However, there exist a variety of responses of larval size at hatching to incubation temperature between species, e.g., it has also been observed a decrease of size with increasing temperature (Kamler, 2008). Kamler (2008) tentatively proposed six possible mechanisms that could explain such different responses between species, among which the most likely is that most studies (as the present study) did not analyse a sufficiently large range of temperatures to demonstrate the effect in full and may lead to truncated shape of relationship between larval size and incubation temperature.

The different larval sizes at hatching for embryos incubated at similar temperatures may be partly explained by egg size at is it well-know that larval size at hatching is strongly linked to egg diameter (Miller et al., 1988; Pepin, 1991; Teletchea & Fontaine, 2010), that itself depends on both the age and size of females in common carp (Hulata et al., 1974). Yet, the difference in body weight of females (1.5-2 kg) used in the study of El-Hakim & El-Gamal (2009) compared to 2.26 ± 0.48 kg in the present study did not seem to be enough alone to explain such strong differences in larval size at hatching, and thus remain partly unexplained.

The energetic value of yolk sac was lowest at hatching at both 16°C and 24°C. At the lowest temperature, the extended development time could have led to an over consumption of the yolk sac and thus left less energy for new tissues (Ojanguren & Braña, 2003). At the highest temperature, it might be due to an increase of metabolism that could also have left less energy to create new tissues (Jaworski & Kamler, 2002; Kamler, 2008). A similar result was found in previous study at higher temperature for common nase *Chondrostoma nasus* (Kamler et al., 1998).

Possible ecological consequences of climate change

Common carp is one of the most common 365 freshwater fish species in metropolitan France (Poulet et al., 2011). Compared to the recently introduced species that display the most impressive colonization and population growth, such as asp (*Aspius aspius*), common carp did not show such an expansion pattern in the past decades, probably because years ago they had already colonized their potential habitats (Poulet et al., 2011). The present results confirm that warmer water temperatures favour the early life stages of common carp and thus the possible geographical expansion of this species in the coming decades, particularly where warming will occur during June to July corresponding to the spawning months of this species (Herzig & Winkler, 1986; Flajšhans & Hulata, 2006). Indeed, at higher temperatures, the survival rate was high along with a low malformation rate, and larvae were longer and have a higher energetic value at the end of the endogenous feeding period, particularly when compared to larvae at 16°C. These larger larvae are expected to be less vulnerable to predation (Miller et al., 1988; Fuiman, 1994). Predation by copepods is indeed higher when carp are smaller (Ludwig, 1999; Frimpong & Lochman, 2005; Kumar et al., 2012). Besides, larger larvae are more resistant to starvation (Wolnicki & Opuszyncki, 1988; Fuiman, 2002) and this could therefore influence the point of no return, which corresponds to the moment when the individual will die due to irreversible starvation (Kai et al., 2012). This is particularly crucial for carp as larvae are not very resistant to starvation, only few days after hatching at a water temperature of 20-22°C (Peňáz et al., 1983).

Conclusion

In conclusion, the temperature had no strong impact on the survival rate during the endogenous feeding period of common carp; yet morphological variables and energetic value

were different, particularly at 16 and 24°C. At higher temperatures, larvae were longer and have a higher energetic value. Inversely, at the lowest temperature (16°C), larvae were smaller, had lower energy 391 content, mainly due to a much longer developmental time. Our results are in accordance with current models that predict a small change of the distribution area of the common carp in France, but probably an extension in Northern European regions, in the next decades consequently to climate change.

Acknowledgments

The project was funded by ONEMA (National Agency for Water and Aquatic Environments). All facilities are conformed to the French legislation concerning experimentation with animals, and their agreement number is C54-547-18. Fish were handled in accordance with national and international guidelines for protection and animal welfare (Directive 2010/63/EU). The author would like to thank Julien Périz, Dominique Bouchet and Thibaut Glasser from the Domaine de Lindre who provided the fish. The authors would also like to thank two anonymous reviewers for their comments on an earlier draft.

Reference

Afonso, J.M., D. Montero, L. Robaina, N. Astorga, M.S. Izquierdo & R. Gines, 2000. Association of a lordosis-scoliosis-kyphosis deformity in gilthead seabream (*Sparus aurata*) with family structure. Fish Physiology and Biochemistry 22: 159-163.

Balon, K., 1995. Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers. Aquaculture 129: 3-48.

El-Hakim, A. & E. El-Gamal, 2009. Effect of temperature on hatching and larval development and mucin secretion in common carp, *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758). Global Veterinaria 3: 80-90.

FAO (2013) available at http://www.fao.org/fishery/species/2957/en [accessed on May 10th]

Ficke, A., C. Myrick & L. Hansen, 2007. Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. Reviews in Fish Biology and Fisheries 17: 581-613.

Field, C., V. Barros, T. Stocker, Q. Dahe, D.J. Dokken, K. Elbi, M. Mastrandrea, K. Mach, G.K. Plattner, S. Allen, M. Tignor & P. Midgley, 2014. Rapport spécial sur la gestion des risques de catastrophes et de phénomènes extrêmes pour les besoins de l'adaptation au changement climatique.

Résumé à l'intention des décideurs. Rapport des Groupes de travail I et II du GIEC. Publié pour le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. ISBN 978-92-9169-233-0.

Flajšhans, M. & G. Hulata, 2006. Common carp - *Cyprinus carpio*. Genimpact final scientific report University of South Bohemia, Vodnany, Czech Republic.

Freyhof, J. & M. Kottelat, 2008. *Cyprinus carpio*. The IUCN Red List 424 of Threatened Species2008: T6181A12559362.http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T6181A12559362.en available at http://www.iucnredlist.org/details/6181/0 [accessed on May 10th].

Frimpong, E.A. & S.E. Lochmann, 2005. Mortality of fish larvae exposed to varying concentrations of cyclopoid copepods. North American Journal of Aquaculture 67: 66–71.

Fuiman, L.A., 1994. The interplay of ontogeny and scaling in the interactions on their fish larvae and their predator. Journal of Fish biology 45: 65-79.

Fuiman, L.A., 2002. Special consideration of fish eggs and larvae- in fishery science. The unique contribution of early live (eds) LA. Fuiman and RG. Werner, Blackwell publishing 1: 32.

Geldhauser, F., 1995. Some aspects of embryonic and larval development of tench (*Tinca tinca L.*). Polish Archives of Hydrobiology 42: 87-95.

Heino, J., R. Virkkala & H. Toivonen, 2009. Change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. Biological Reviews Climate 84**:** 39-54.

Herzig, A., & H. Winkler, 1986. The influence of temperature on the embryonic development of three cyprinid fishes, *Abramis brama*, *Chalcalburnus chalcoides mento* and *Vimba vimba*. Journal of Fish Biology 28: 171-181.

Holm, J., V. Palace, P. Siwik, G. Sterling, R. Evans, C. Baron, J. Werner & K. Wautier, 2005. Developmental effects of bioaccumulated selenium in eggs and fry of two salmonid species. Environmental Toxicology and Chemistry 24: 2373-2381.

Hulata G., R. Moav & G. Wohlfarth, 1974. The relationship of gonad and egg size to weight and age in the European and Chinese races of the common carp *Cyprinus carpio* L. Journal of Fish Biology 6: 745-758.

IPCC, 2014. Working Group I Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report Climate Change: The Physical Science Basis Summary for Policymaker.

Jaworski, A. & E. Kamler, 2002. Development of a bioenergetics model for fish embryos and larvae during the yolk feeding period. Journal of Fish biology 60: 785–809.

Jeppesen, E., T. Mehner, I.J. Winfield, K. Kangur, J. Sarvala, D. Gerdeaux, M. Rask, P. Holmgren, S. Romo, R. Eckmann, A. Sandstrom, S.L. Blanco, H. Kangur, A. Ragnarsson, M. Tarvainen, A.-M.

Ventela, M. Søndergaard, T.L. Lauridsen & M. Meerhoff, 2012. Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. Hydrobiologia 694: 1–39.

Jezierska, B., K. Lugowska & M. Witeska, 2000. Malformation of newly hatched common carp larvae. Electronic Journal of Polish Agricultaural University 2000: 3.

Kai, G., K. Külli, K. Andu, K. Peeter & H. Marina, 2012. Shifts in prey selection and growth of juvenile pikeperch (*Sander lucioperca*) over half a century in a changing lake Võrtsjärv. Journal of Applied Sciences Research 2: 168-176.

Kamler, E., 2002. Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. Reviews in Fish Biology and Fisheries 12: 79-103.

Kamler, E., 2008. Ressource allocation in yolk-feeding fish. Reviews in Fish Biolology Fisheries 18:143- 200.

Kamler, E., H. Keckeis & E. Bauer-Nemeschkal, 1998. Temperature-induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. Journal of Fish Biolology 52: 658-682.

Kamler, E. & B. Malczewski, 1982. Quality of carp eggs obtained by induced breeding. 464 Polish Archives of Hydrobiology 29: 599-606.

Korwin-Kossakowski, K.M., 2008. The influence of temperature during the embryonic period on larval growth and development in carp, *Cyprinus carpio L.*, and grass carp, *Ctenopharyngodon idella*: Theorical and practical aspect. Archive Polish fisheries 16: 231-316.

Kumar, R., S. Souissi & J.S. Hwang, 2012. Vulnerability of carp larvae to copepod predation as a function of larval age and body length. Aquaculture 338: 274–283.

Lahnsteiner, F., 2012. Thermotolerance of brown trout, *Salmo trutta*, gametes and embryos to increased water temperatures. Journal of Applied Ichthyology 28: 745–751.

Linhart, O., S. Kudo, R. Billard, V. Slechta & E.V. Mikodina (1995) Morphology, composition and fertilization of carp eggs: a review. Aquaculture 129: 75-93.

Ludwig, G.M., 1999. Zooplankton succession and larval fish culture in freshwater ponds. SRAC Publication No. 700.

Milla, S., E. Sambroni, P. Kestemont & B. Jalabert, 2011. Effects of mechanical perturbation at various times during incubation on egg survival, hatching and malformation rates in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*, and the influence of post-ovulatory oocyte ageing. Aquaculture Research 42: 1061- 1065.

Miller, T.J., L.B. Crowder, J.A. Rice & E.A. Marschall, 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45: 1657-1670.

Mooij, W., J. Janse, N. De Senerpont Domis, H. lsmann & B.W. Ibelings, 2007. Predicting the effect of climate change on temperate shallow lakes with the ecosystem model PCLake. Hydrobiologia 584: 443- 454.

Ojanguren, A.F. & F. Braña, 2003. Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. Journal of Fish Biology 62: 580-590.

Pauly, D. & R. Pullin, 1988.Hatching time in spherical, pelagic, marine fish eggs in response to temperature and egg size. Environmental biology of fish. 22: 261-271.

Peňáz, M., M. Proješ, J. Kouřil & J. Hamáčková, 1983. Early development of the carp, *Cyprinus carpio*.
Acta Sciences Natural Brno 17: 1-39.
Pepin, P., 1991. Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 503-518.

Peterson, RH., H.C.E. Spinney & A. Sreedharan, 1977. Development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 31– 43.

Peterson, RH. & D.J. Martin-Robichaud, 1989. First feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar L.*) fry as influenced by temperature regime. Aquaculture 78: 35–53.

Poulet N., L. Beaulaton & S. Dembski, 2011. Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. Journal of Fish Biology 79: 1436-1452.

Réalis-Doyelle, E., A. Pasquet, D. De Charleroy, P. Fontaine & F. Teletchea, 2016. Strong effects of temperature on the early life stages of a cold stenothermal fish species, brown trout (*Salmo trutta* L.). PLoS ONE 11(5): e0155487.

Rombough, P.J., 1997. The effects of temperature on embryonic and larval development. 504 In: Wood, C.M., McDonald, D.G. (Eds.), Global Warming. Implications for Freshwater and Marine Fish. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 177– 223.

Sala, O.E., F.S. Chapin, J.J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L.F. Huenneke, R.B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D.M. Lodge, H.A. Mooney, M. Oesterheld, N.L. Poff, M.T. Sykes, B.H. Walker, M. Walker & D.H. Wall, 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287: 1770–1774.

Schindler, D.W., 1997. Widespread effects of climate warming on freshwater ecosystems in North America. Hydrological Processes 11: 1043–1067.

Teletchea, F., 2011. Guide des poissons de France, Cours d'eau, lacs et étangs. Editions Belin. 175 p.
Teletchea, F., A. Fostier, P.Y. Le Bail, B. Jalabert, J.N Gardeur & P. Fontaine, 2007. STOREFISH: A new database dedicated to the reproduction of temperate freshwater teleost fishes. Cybium 31: 227-235.

Teletchea, F., A. Fostier, E. Kamler, J.N. Gardeur, P.Y Le Bail, B. Jalabert & P. Fontaine, 2009a. Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: application to the domestication of new fish species. Review Fish Biology and Fisheries 19: 403-430.

Teletchea, F., J.N. Gardeur, E. Kamler & P. Fontaine. 2009b. The relationship of oocyte diameter and incubation temperature to incubation time in temperate freshwater fish species. Journal of Fish Biology 74: 652-668.

Teletchea, F., & P. Fontaine, 2010. Comparison of early life-stage strategies in temperate freshwater fish species: trade-offs are directed towards first feeding of larvae in spring and early summer. Journal of Fish Biology 77: 257–278.

Teletchea, F. & P. Fontaine, 2014. Levels of domestication in fish: implications for the sustainable future of aquaculture. Fish and Fisheries 15: 181-195.

Trabelsi, A., J.N. Gardeur, F. Teletchea, J. Brun-Bellut & P. Fontaine, 2013. Hatching time effect on the intraspawning larval morphology and growth in Northern pike (*Esox lucius*). Aquacuture Research 44: 657- 666.

Wolnicki, J. & K. Opuszynski, 1988. Point of no return in carp (*Cyprinus carpio*) and herbivorous fish (*Ctenopharygodon idella val., Hypophthalmychthys molitrix val.,Aristichthys nobilis rich*.) larvae. Journal of Polish Agricultural Universities. Series Biology 101: 61-69.

Wolnicki, J., J. Sikorska & R. Kamiński, 2009. Response of larval and juvenile rudd *Scardinius erythrophthalmus (L.)* to different diets under controlled conditions. Czech Journal of Animal Science 54: 331–337.

Woynarovich, E. 1962. Hatching of carp-eggs in “zuger” glasses and breeding of carp larvae until an age of 10 days. Bamidgeh 14: 38-46.

Discussion et Conclusion



mespetitsbonheurs.com

10 – Discussion et conclusion

Au cours de cette thèse, nous avons analysé les effets de faibles variations de température (GIEC – 2014a, b) sur la survie et le développement des embryons et des larves de trois espèces de poissons dulcicoles. Les résultats obtenus pour chacune des espèces ont révélé des impacts très différents tant sur la survie que sur le temps de développement, les paramètres morpho-anatomiques et le contenu énergétique. Nous allons développer notre discussion selon trois axes : i) nous analyserons les réponses de certains traits biologiques (temps de développement, survie, morphologie et contenu énergétique) aux variations de température entre nos trois espèces et aux données de la littérature, ii) nous discuterons ensuite des possibles portées écologiques de nos résultats ; iii) nous proposerons enfin des perspectives à cette étude.

10.1. Comparaison entre espèces

10.1.1 Effet de la température sur le temps de développement

Le temps de développement est fortement impacté pour nos trois espèces, tout au long de la période de nutrition endogène. Dans cette partie nous allons confronter nos résultats à ceux de la littérature pour tenter d'établir des lois générales. Pour cela nous allons nous intéresser au temps de développement pour chacune de nos trois périodes (P1, P2 et P3).

La période P1 est la plus étudiée dans la littérature. Cette période nommée également temps d'incubation a une durée inversement proportionnelle à la température de l'eau pour de nombreuses espèces dulcicoles (Neuman et al., 1996 ; Kucharczyk et al., 1997 ; Kamler, 2002 ; Ojanguren et Braña, 2003 ; Martell et al., 2005 ; Loffler et al., 2008 ; Barron et al., 2012 ; Lahnsteiner, 2012 ; Ott et al., 2012 ; Peck et al., 2012 ; Trabelsi et al., 2012) et marines (Pepin, 1991 ; Pauly et Pullin, 1998 ; Peck et al., 2012). En outre, cette relation entre la durée de la période P1 et la température a été décrite pour 14 espèces, elle suit un modèle exponentiel (données issues de la méta-analyse de Blaxter, 1992). Les observations réalisées sur nos trois espèces durant cette période confirment cette relation exponentielle. En effet, pour chacune de nos espèces nous avons observé une relation exponentielle négative (le modèle exponentiel étant celui qui décrit le mieux la relation ; r^2 truite commune = 0,9573 ; r^2

brochet = 0,9676 ; r^2 carpe commune = 0,9971) entre le temps de développement et la température (Figure 23).

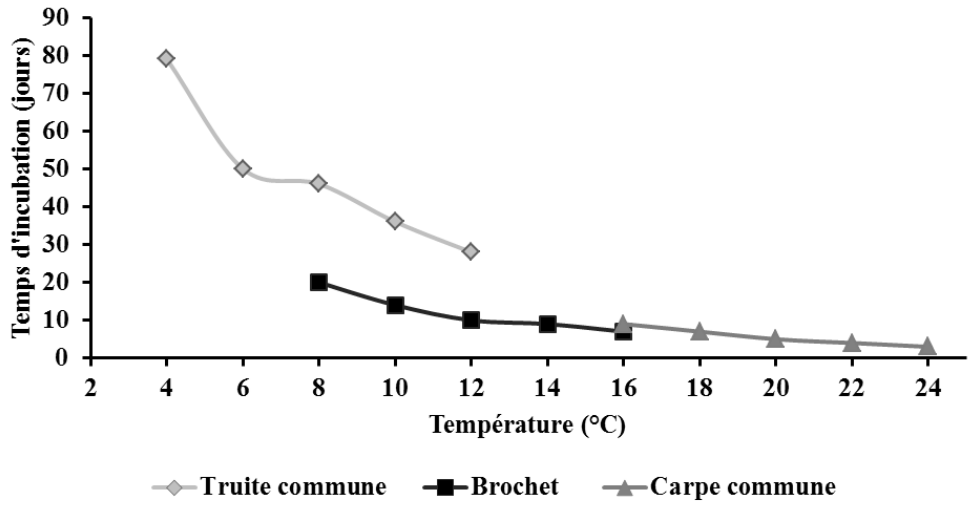


Figure 21: Temps d'incubation pour nos trois espèces en fonction de la température de l'eau.

Pour confirmer notre hypothèse, nous nous sommes appuyés sur deux méta-analyses qui ont étudié l'influence de la température sur le temps d'incubation : celles de Wood et McDonald (1997) sur 78 espèces dulcicoles et celle de Pepin (1991) réalisée sur 93 espèces marines. Ces deux études ont utilisé un indice (*Q10)* qui traduit le facteur par lequel le taux (R) d'une réaction augmente pour chaque augmentation de 10 degrés de la température (T) ($Q10 = (R2 / R1)^{\exp(10/(T2 - T1))}$). Le taux (R) peut représenter une mesure de l'avancement d'un processus. Le *Q10* est un indice synthétique de la relation entre le temps d'incubation et la température. Pour ces deux études, les auteurs trouvent un *Q10* moyen de 3,1 (Wood et McDonald, 1997) et de 2,9 (Pepin, 1991) (Figure 24). Lors de notre étude, nous avons calculé un *Q10* de 2,7 pour la truite et le brochet et de 3 pour la carpe. Ceci signifie que le temps de développement de la période P1, pour toutes ces espèces, est divisé par trois lorsque la température augmente de 10°C, ce qui semble être une loi générale pour les poissons.

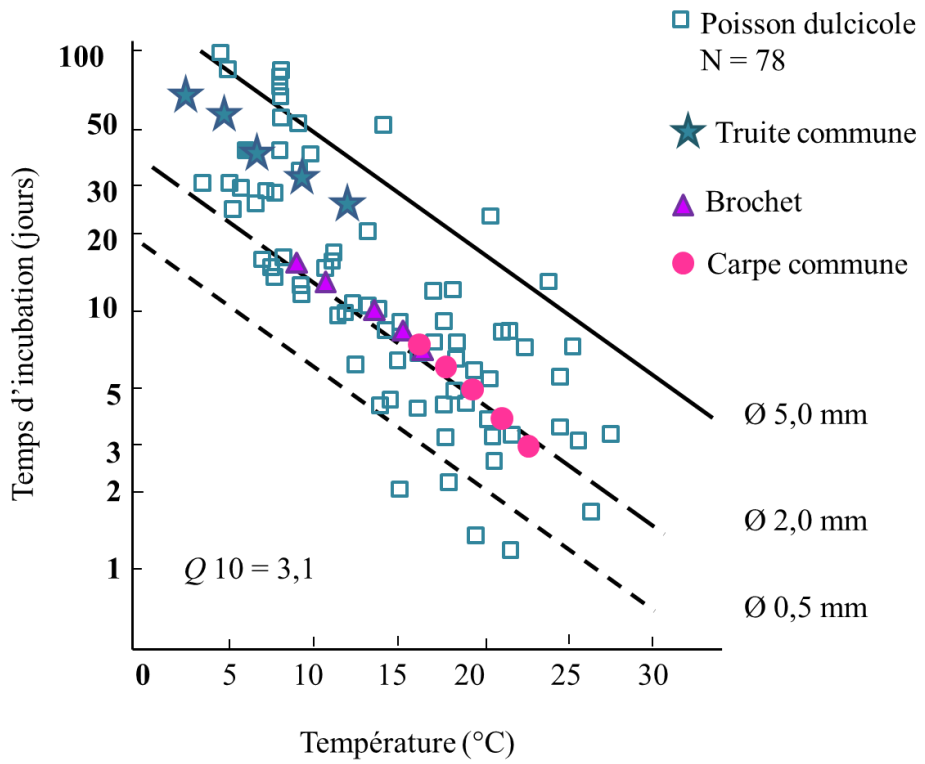


Figure 22 : Temps d'incubation en fonction de la température de l'eau pour 78 espèces dulcicoles (d'après Wood et Mc Donald, 1997). Sur la figure, le diamètre moyen des œufs (⌀) est indiqué par les trois droites qui correspondent à des limites de taille pour les œufs (en mm). Nous avons ajouté les temps d'incubation de nos trois espèces en fonction des températures testées.

La période P2 est beaucoup moins étudiée dans la littérature. Dans notre étude, la relation entre le temps de développement et la température présente le même profil que pour la période P1 pour les trois espèces (Figure 25). Nous avons comparé les valeurs de *Q10* pour cette période avec nos gammes de températures testées pour chacunes de nos espéces ; elles sont de 0,8 pour la truite et de 1,5 pour le brochet et la carpe. Ces valeurs sont très éloignées de celles qui ont été trouvées pour la période P1 et ne sont pas identiques pour les trois espèces. En l'absence de données bibliographiques plus importantes, il est donc difficile de penser qu'une loi générale identique puisse s'appliquer pour ces espèces durant cette période.

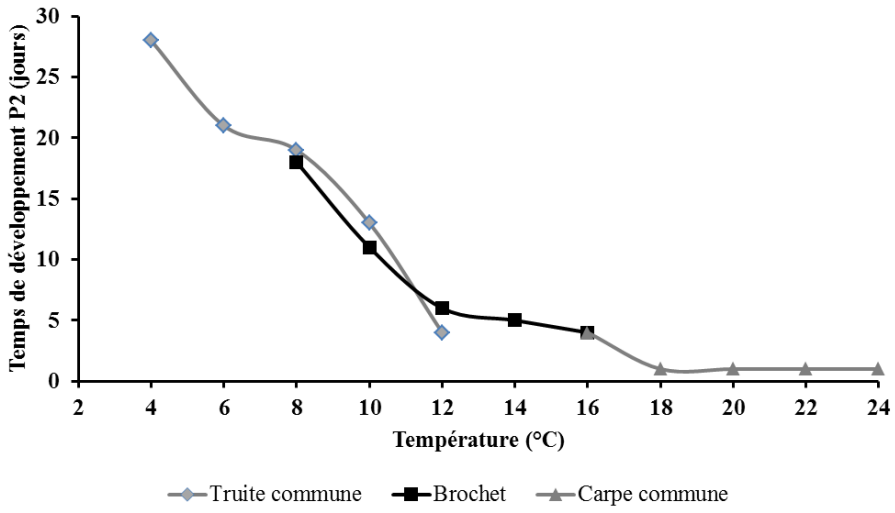


Figure 23: Temps de développement de la période P2 pour nos trois espèces en fonction de la température de l'eau.

Les données obtenues pour la truite lors de la période P3 ne présentent pas le même profil que durant les deux périodes précédentes (Figure 26). Le temps de développement durant cette période est le même à 4 et 12 °C (9 jours). On peut suggérer plusieurs hypothèses pour expliquer ce phénomène : i) cela pourrait être dû à un problème méthodologique, en particulier à une identification erronée du stade prélevé (mais c'est toujours le même expérimentateur qui a identifié les stades, ce qui suppose que l'identification a toujours été réalisée de la même façon) ii) la durée de développement durant P3 serait plus impactée par la température, cette hypothèse rejoint celle de Crisp (1988) basée sur l'étude de cinq espèces de salmonidés. En effet, pour la truite, la relation entre le temps de développement et la température pour cette période P3, forme une courbe en U, montrant un temps de développement (9 jours) similaire à 4 et 12°C. Cette différence de réponse se répercute sur le calcul du *Q10,* qui est de 8,7, et qui confirme que cette période ne suit pas la même loi que celle caractérisant les périodes P1 et P2. Nous pouvons émettre également deux hypothéses pour ce phénoméne, soit le developpement des larves subit un dommage et est ralenti, soit un probléme de manipulation à cette température (reconnaissance du stade). A contrario, pour le brochet et la carpe, le profil de la courbe suit le même profil que pour les deux périodes précédentes. Le calcul du *Q10* pour ces deux espèces révèle des valeurs de 2,5 pour le brochet et 4,2 pour la carpe. Il apparaît donc que le temps de développement du brochet et de la carpe durant la période P3 semble suivre la même loi que celle obtenue pour la période P1.

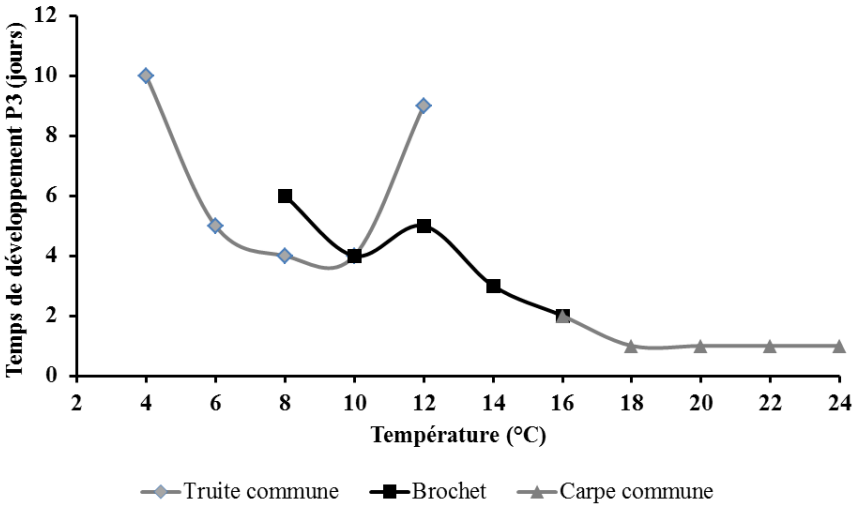


Figure 24: Temps de développement de la période P3 pour nos trois espèces en fonction de la température de l'eau.

En conclusion après avoir comparé nos données et celles de la littérature, nous pouvons confirmer que la température a un effet comparable chez toutes les espèces durant la période P1; cette relation est de type exponentiel négatif et son *Q10* est environ de 3 pour les espèces dulcicoles.

10.1.2. Effet de la température sur la survie

Pour caractériser la survie, le pourcentage de larves vivantes et bien formées présentes à un moment donné du développement est un bon indice car il est intégratif et reflète la « qualité » de la population larvaire. Nous avons montré pour nos trois espèces que la survie est dépendante à la fois de la température de l'eau et de la période considérée.

i. Effet de la température sur la survie selon les périodes

Lors de notre étude des différences de survie par périodes ont été mises en évidence pour chacune des espéces étudiées.

Durant la période P1, la survie pour nos trois espèces est inégalement impactée. En effet, quelle que soit la température testée, notre étude a mis en évidence pour la truite commune un pic de mortalité durant la période d'incubation. Ce pic correspond au 6ème jour

post fécondation à 12°C (nombre de morts = 595), au 7ème jour post fécondation à 10°C (n = 213), au 8ème jour post fécondation 8°C (n = 83), au 14ème jour post fécondation à 6°C (n = 49), et au 20ème jour post fécondation à 4°C (n = 29). Ce pic de mortalité journalier a également été observé pour la truite arc en ciel (*Oncorhynchus mykiss*) (Milla et al., 2011) à sa température de référence (8 jours après la fécondation à 10°C, avec une mortalité de 22%). Ce pic de mortalité journalier est également observé pour le brochet, il correspond au 3ème jour post fécondation à 16°C (nombre de morts = 962), au 4ème jour post fécondation à 14°C (n = 1402), au 6ème jour post fécondation 12°C (n = 1616), au 7ème jour post fécondation à 10°C (n = 783), et au 8ème jour post fécondation à 8°C (n = 1188). Ce pic de mortalité journalier est comparable entre nos deux espèces (truite commune et brochet) en raison de la forte mortalité journalière durant la phase d'incubation. Milla et al. (2011) émettent l'hypothèse que ce pic de mortalité journalier correspondrait à une étape du développement embryonnaire connue comme étant critique chez la morue de la baltique (*Gadus morhua*) et le saumon Atlantique (*Salmo salar*) (Akerman et Balk, 1988). En outre, durant ce stade sensible le developpement embryonnaire pourrait être altéré créant des malformations non mortelles qui pourraient avoir des conséquences sur le développement futur de la larve (Akerman et Balk, 1988). Néanmoins, au cours de notre expérimentation, ce pic de mortalité n'a pas été mis en évidence pour la carpe commune, certainement en raison d'une inadéquation entre le temps de développement très court de cette espèce (de 5 jours à 24°C à 15 jours à 16°C entre la fécondation et la première prise alimentaire) et un pas d'échantillonnage trop long.

La période P2 apparaît pour la truite commune comme une période sensible à la température avec un taux plus faible de survie. Cette diminution de la survie se manifeste à 4, 10 et 12°C. Durant l'expérimentation, nous avons pu observer que lors de l'éclosion aux températures de 4, 10 et 12°C, les larves avaient des difficultés à s'extraire du chorion. Pour les températures testées, nous pouvons émettre plusieurs hypothèses. Une hausse de température a pu augmenter la sécrétion des chorionases (enzymes qui lysent le chorion), l'activité enzymatique globale ainsi que la mobilité embryonnaire conduisant alors à une éclosion prématurée ayant pour conséquence des larves plus petites et moins développées (Kokurewicz, 1969 ; Yamagami, 1988 ; Rechulicz, 2001 ; Kamler, 2008). Ces larves prématurées auraient alors moins de force (musculaire notamment) pour s'extraire du chorion du fait de leur prématurité. Cette difficulté à s'extraire du chorion pourrait avoir eu un impact significatif sur l'augmentation des malformations de la colonne vertébrale observées lors de cette étude ainsi que durant celle de Lahnsteiner (2012). En revanche lors d'une diminution de

température nous pouvons émettre l'hypothèse que la sécrétion des chorionases ne serait pas suffisante pour lyser de façon optimale le chorion ce qui gênerait l'éclosion de la larve.

Durant la période P3 la survie de nos trois espèces semble peu ou pas impactée par la température. Nous pouvons émettre l'hypothèse que la faible mortalité observée durant cette période puisse être due i) au fait que les étapes de développement les plus difficiles, notamment l'éclosion, soient passées ou ii) que les mortalités dues à des malformations précoces (œdème, tête, hémorragie...) soient survenues.

ii. Effet de la température sur la survie globale

L'influence de la température sur la survie est décrite dans la littérature par des courbes en cloche connues sous l'acronyme TPC (courbe de performance thermique) (Huey et Stevenson, 1979). Ces courbes de performance thermique sont communément utilisées pour représenter différentes gammes de tolérance thermique (Figure 27). Des espèces présentant une courbe ayant une base étroite sont des espèces sténothermes (Figure 27a), à contrario des espèces présentant une courbe à base large sont des espèces eurythermes (Figure 27c). Enfin, les espèces présentant des courbes à base intermédiaire sont des espèces mésothermes (Reeve, 2015) (Figure 27 b). La littérature nous indique que la truite commune est sténotherme froid, le brochet mésotherme et la carpe commune eurytherme chaud. Pour tester la gamme de tolérance thermique des premiers stades de vie de nos espèces, nous avons reporté les données de survie issues de notre étude sur la courbe de survie issue de la littérature pour les larves (Figure 27). Par exemple, pour la truite commune nous avons reporté sur les courbes ci-dessous (Figure 27a) une survie de 9 %, ce résultat a été obtenu pour nos larves incubées à 12°C, soit pour une augmentation de 4°C par rapport à sa température dite « optimale », et une survie de 79% pour nos larves incubées à 4°C, soit pour une diminution de 4°C par rapport à sa température dite « optimale ». En outre, nos résultats de survie pour le brochet, montrent un impact négatif sur la survie (67% *vs* 75%) lors d'une diminution de la température de 4°C. En revanche, la survie de la carpe commune n'est pas affectée lors d'une augmentation ou d'une diminution de température. Ainsi, au regard de la gamme de tolérance thermique des premiers stades de vie, nous pouvons observer la sténothermie des premiers stades de vie de la truite commune et du brochet. Pour la carpe en revanche, quel que soit son stade de vie (premiers stades ou adulte), nous observons que des variations de 4°C ont peu d'impact.

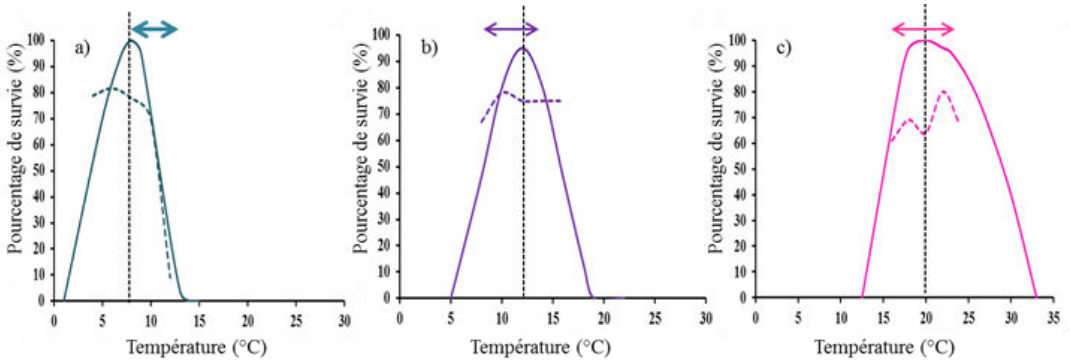


Figure 25 : Représentation des réponses de survie à l'éclosion de nos trois espèces. Les courbes en traits pleins représentent les réponses théoriques des larves à l'éclosion pour nos trois espèces, les courbes en pointillées représentent les résultats de la présente étude sur la survie à l'éclosion : a) la truite commune (données de tolérance thermique pour les larves issues de Lahnsteiner (2012)), b) le brochet (données de tolérance thermique pour les larves issues de Scott et Crossman (1973) et de Siefert et al. (1973)), c) la carpe commune (données de tolérance thermique pour les larves issues de Herzig et Winkler (1986)).

Pour conclure cette partie sur l'impact de la température sur la survie, la période P1 apparaît être celle durant laquelle la survie est la plus faible pour nos trois espèces. Au vu de la littérature, nous pouvons néanmoins émettre l'hypothèse que durant le développement embryonnaire, un stade de l'embryogenèse en particulier serait plus sensible que les autres aux variations de température. De plus, la comparaison des taux de survie globale relevés lors de l'éclosion avec ceux de la litérature pour la truite et le brochet montrent que nos données sont légérement différentes lors d'une diminution de 4°C pour la truite et d'une augmentation de 4°C pour le brochet. Ces différences pourraient refléter une adaptation locale de nos espèces. En effet, l'étude de Berggren et al. (2016) réalisée sur deux sous-populations de brochet vivant sur les côtes Baltique sud-est de la Suède, montre une possible adaptation locale des espèces, qui pourrait être due à un effort de reproduction différent de la femelle. Cet effort de reproduction pourrait être influencé par l'environnement local qui influerait soit directement sur les femelles (environnement favorable) et/ ou sur les œufs (comme la sédimentation sur les œufs ou l'intensité de la compétition et le cannibalisme).

10.1.3. Effet de la température sur la taille des larves

Pour cette discussion générale, nous avons choisi de centrer notre propos uniquement sur la longueur totale des larves car les autres traits morpho-anatomiques (hauteur du myotome, diamètre de l'œil, masse) sont fortement corrélés entre eux et à celle-ci.

i. Taille des larves à l'éclosion

La majorité des études réalisées sur l'effet de la température sur les premiers stades de vie montre une diminution de la taille des larves à l'éclosion lorsque la température d'incubation augmente (Gray, 1928 ; Johnston et McLay, 1997 ; Pepin et al., 1997 ; Ojanguren et Braña, 2003 ; Jordaan et al., 2005 ; Martell et al., 2005 ; Villamizar et al., 2006 ; Trabelsi-Zouari, 2011). Néanmoins, nos résultats ne vont pas tous dans ce sens. En effet, lors de notre expérience si une diminution de la taille des larves à l'éclosion est observée pour la truite commune lors d'une augmentation de température, celle-ci n'est observée ni pour le brochet qui montre une stabilité de taille ni pour la carpe commune qui montre au contraire une diminution de la taille des larves à la température la plus basse mais pas de variation lorsque la température s'élève. Ce résultat a déjà été mis en exergue par El-Hakim et El-Gamal (2009) pour la carpe commune et est connu pour d'autres espèces comme le hotu (*Chondrosoma nasus*) (Kamler et al., 1998) et la morue (*Gadus morhua*) (Pepin et al., 1997). Il semble donc qu'on ne puisse pas en déduire de loi générale sur l'impact des variations de la température sur la taille des poissons à l'éclosion. Cette conclusion confirme les études de Blaxter (1992) (Figure 28) et Kamler (2008). Ce dernier auteur a émis plusieurs hypothèses pour expliquer que la taille à l'éclosion des différentes espèces varie de façon différente en fonction de la température: (i) une éclosion prématurée en raison notamment de l'activation des chorionases, de la diminution de la teneur en oxygène dissous et de l'augmentation de l'activité de l'embryon, (ii) une utilisation différentielle par l'embryon de sa réserve vitelline pour la croissance ou des (iii) effets secondaires dus au fait que ces études ne se situent pas dans la même partie de la zone de tolérance thermique des espèces. En effet, pour la morue (*Gadus morhua*), Pepin et al. (1997) observent une augmentation de la taille des larves à l'éclosion pour une gamme de température allant de +1 à +7°C. Chambers (1997) a également travaillé sur cette espèce mais avec une gamme de température plus étendue, allant de -0,8 à

10°C. Il observe la même relation que Pepin et al. (1997) pour une gamme de température quasi-similaire (de -0,8°C à 5,4°C), puis une diminution de la taille à l'éclosion lors d'une augmentation de température (de 7°C à 10°C). Cet exemple suggère qu'une gamme insuffisamment large de températures testées et/ou des pas de température trop importants peuvent mener à une conclusion erronée sur la relation entre la taille des larves à l'éclosion et la température de l'eau lors de l'incubation.

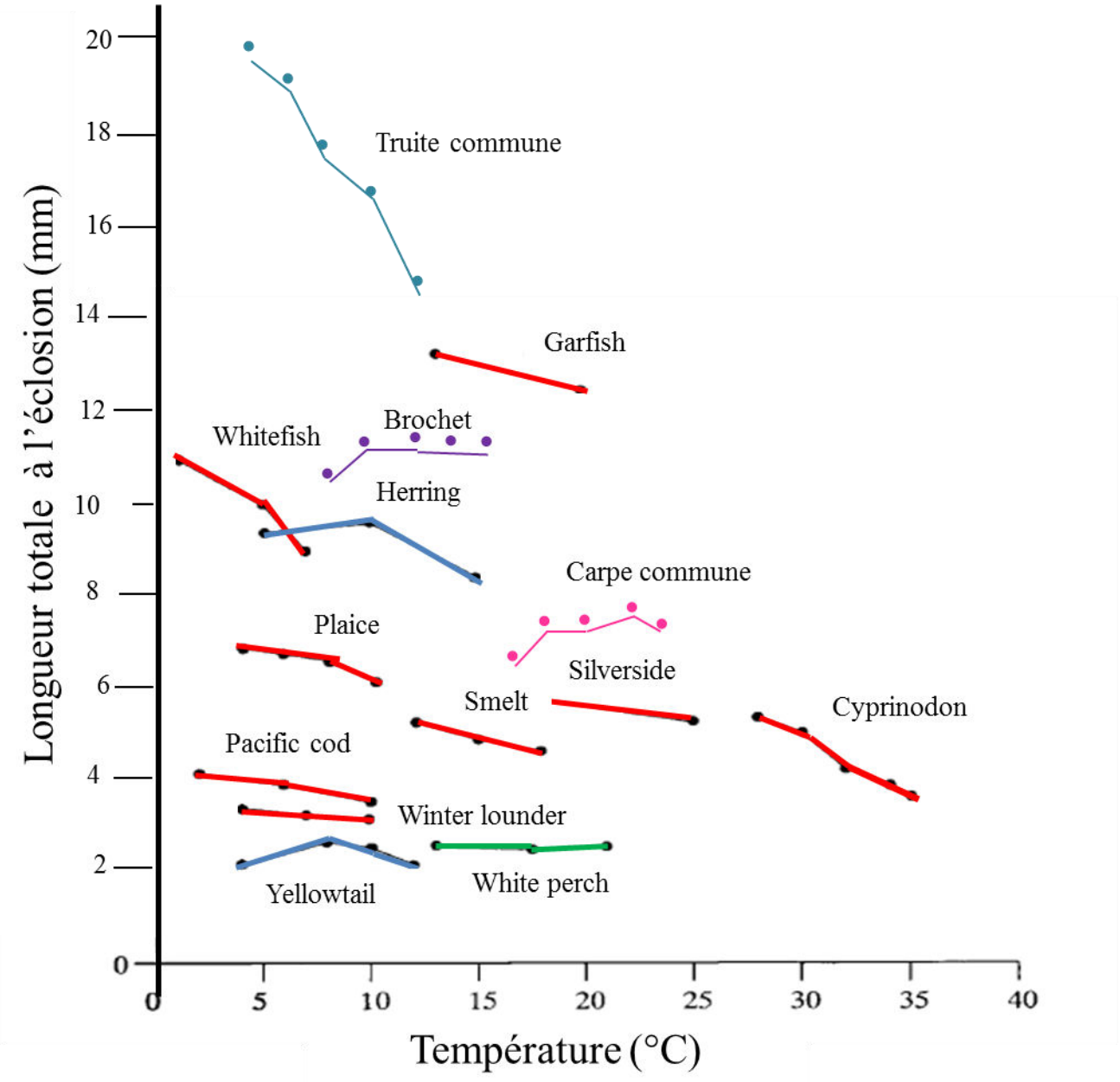


Figure 26 : Relation entre la longueur totale des larves à l'éclosion de 13 espèces de poissons et leur température d'incubation. Neuf espèces présentent une diminution de leur taille à l'éclosion lors d'une augmentation de température (en rouge), deux espèces montrent une diminution de leur taille lors d'une augmentation ou d'une diminution de température (bleu foncé) et 1 espèce ne montre pas de variation de sa taille à l'éclosion (en vert) (d'après Blaxter, 1992). Sur cette figure nous avons ajouté nos trois espèces : la truite commune en bleu clair, le brochet en violet et la carpe commune en rose.

En se plaçant dans le cadre de la dernière hypothèse évoquée précédemment, une interprétation possible pour expliquer nos résultats, serait que les températures testées pour les trois espèces se situeraient dans des zones différentes de leur tolérance thermique (Figure 29). Pour la truite commune, les températures testées se situeraient plus en limite haute de sa zone de tolérance thermique ce qui aurait induit une diminution de taille à l'éclosion. Pour le brochet, les températures testées seraient au centre de sa zone de tolérance thermique ce qui expliquerait que sa taille à l'éclosion ne soit pas impactée par la température. Quant à la carpe commune, l'interprétation serait que les températures testées se situeraient plutôt en limite basse de sa zone de tolérance thermique puisqu'une diminution de la taille à l'éclosion est constatée lors d'une diminution de la température.

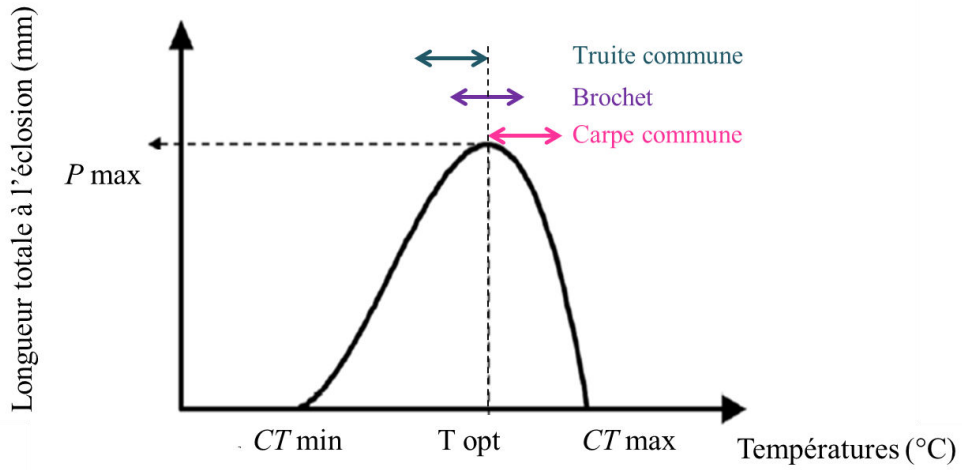


Figure 27: Courbe théorique représentant la longueur totale des larves à l'éclosion en fonction de la température. Lorsque la température augmente, la longueur totale augmente jusqu'à une température optimale (Topt) où cette longueur est maximale (Pmax). Au-dessus et en dessous de cette température, la longueur diminue rapidement jusqu'à des températures minimale et maximale (CTmax et CTmin) (d'après Reeve, 2015). Sur cette figure nous avons positionné nos trois espèces (la truite commune en bleu, le brochet en violet et la carpe commune en rose) en fonction des températures testées pour chacune d'elles.

ii. *Effet de la température sur la taille des larves à l'émergence et lors de la première prise alimentaire*

Les mesures de la longueur totale des larves à fin de la période P2 (émergence) et à la fin de la période P3 (première prise alimentaire) confirment que nous ne pouvons pas émettre de loi générale. En effet, pour la truite commune, nous avons observé des larves de plus petite taille lors de l'émergence suite à une augmentation de température, comme à la fin de la période d'incubation, mais cela s'inverse lors de la première prise alimentaire. Cela signifie qu'entre l'émergence et la première prise alimentaire, à plus 4 °C, la croissance des larves de truite commune a été plus importante que selon la température de référence. Un résultat équivalent a été observé chez la truite arc en ciel (*Oncorhynchus mykiss*) (Wood et McDonald, 1997). A contrario, pour le brochet, une hausse de température n'affecte pas la taille des larves durant la totalité de sa période d'alimentation endogène. La carpe commune, quant à elle, montre une diminution de sa taille à l'émergence ainsi que lors de la première prise alimentaire suite à une diminution de température de 4°C. Ainsi, nos trois espèces expriment des croissances différentes en fonction de la température, la truite commune est affectée à l'éclosion par une augmentation de la température, le brochet ne semble pas affecté par la température et la carpe commune est négativement impactée lors d'une diminution de température durant l'ensemble de sa période endogène.

En conclusion de cette partie sur l'impact de la température sur la taille des larves, nous ne pouvons pas émettre de loi générale quant à l'impact de la température sur la longueur des larves quelle que soit la période étudiée. Cela pourrait être dû à un biais méthodologique, comme expliqué précédemment ou en raison d'aptitude à la croissance qui serait propre à chaque espèce et qui ne varierait pas de la même façon en fonction des variations de température.

10.1.4. Effet de la température sur le contenu énergétique

Dans cette partie, nous allons nous intéresser à l'ensemble de la période d'alimentation endogène, puis à chacune des trois périodes (P1, P2 et P3). Pour affiner notre étude nous avons calculé pour chacune des périodes et des espèces sa consommation énergétique par jour et par individu afin de pouvoir comparer la consommation énergétique entre les températures

et entre les espèces (CE en J/Jour/Ind). Nous avons également calculé l'efficacité à transformer l'énergie de la réserve vitelline en tissu larvaire nommé efficience (Ke en % d'utilisation de la réserve vitelline égal au rapport entre l'énergie initiale contenue dans l'œuf et l'énergie de la larve à la fin de la période endogène).

i. Durant la période d'alimentation endogène

Durant la période d'alimentation endogène, l'énergie provient exclusivement de la réserve vitelline. De nombreuses études observent qu'une augmentation de la température mène à une augmentation de la consommation de la réserve vitelline, qui serait le résultat d'une accélération du métabolisme (Jaworski et Kamler, 2002 ; Kamler, 2008). Nos résultats pour nos trois espèces sur la consommation d'énergie (CE) au cours de la période endogène corroborent ces observations (Tableau 6) avec une augmentation de la consommation énergétique liée à une augmentation de la température. En effet, malgrés de faibles valeurs de consommation d'énergie par jour durant l'ensemble période endogéne (CE), celles-ci sont significativement les plus élévées lors d'une augmentation de température. Néanmoins, l'efficacité de transformation de l'énergie (Ke) pour nos trois espèces est variable en fonction de la température (Tableau 7). Ainsi, pour notre espèce sténotherme froide, nous pouvons noter que son efficacité de transformation de l'énergie de la réserve vitelline en tissus larvaires (Ke) est signifivativement la plus faibles aux températures extrêmes (4 et 12°C). En revanche, pour notre espèce eurytherme chaude, , l'efficacité de transformation est la plus faible lors d'une diminution de température,. Ce phénomène a déjà été observé chez le nase (*Chondrostoma nasus*) lors de variations de la température (à 10°C Ke = 32%, à 13°C Ke = 44%, à 16°C Ke =50% et à 19°C Ke = 44%) (Kamler et al., 1998). Ces auteurs émettent l'hypothèse d'un conflit pour l'allocation de la ressource énergétique. Ainsi, l'énergie dépensée va servir soit à la création de nouveaux tissus, soit à gérer les impacts de la température sur le métabolisme, les différents processus de survie (respiration) et le développement. Les auteurs en concluent que ce conflit « influerait sur » la taille des larves lors de la première prise alimentaire via l'efficacité d'utilisation de la réserve vitelline, le temps que va durer cette utilisation et la qualité nutritionnelle de la réserve. Ainsi, durant la période d'alimentation endogène, la consommation énergétique serait augmentée lors d'une hausse de la température mais son efficience serait dépendante des caractéristiques de l'espèce.Cette hypoyhése semble se confirmer avec le brochet, pour qui la meilleur efficacité

d'utilisation de l'énergie de la réserve vitelline est observée lors d'une augmentation de 4°C de la température.

ii. Utilisation de l'énergie durant la période P1

Durant la période d'incubation, l'embryon est considéré comme vivant dans un milieu semi clos où seuls les échanges de gaz respiratoire et de chaleur sont libres (Rønnestad et al., 1994). La consommation énergétique est alors relativement stable, due aux faibles pertes énergétiques (métabolisme, respiration) (Régnier et al., 2012a). En outre, l'embryon a une croissance lente avec une efficience de transformation de l'énergie en tissu élevée (Jaworski et Kamler, 2002 ; Kamler, 2008). Nos résultats, pour nos trois espèces, vont dans le sens de ces observations. Cette période est la moins consommatrice d'énergie et l'efficacité de transformation de l'énergie en tissu y est la plus élevée (Tableaux 6 et 7). Ainsi, quelles que soient la température et l'espèce considérée, la consommation énergétique est faible et l'efficacité de transformation forte.

iii. Utilisation de l'énergie durant les périodes P2 et P3

A partir de l'éclosion la larve va être libre dans le milieu. De ce fait, sa consommation d'énergie va être influencée par une augmentation de la respiration (Eldridge et al., 1977 ; Rønnestad et al., 1998), de la locomotion (Kamler et Kato, 1983 ; Kamler, 1992 ; Kamler et al., 1995) et des relations intra et interspécifiques. Dans la littérature, il est mentionné une accélération de la croissance durant la période P2, puis un ralentissement durant la période P3 jusqu'à ce que les larves atteignent une croissance maximale en fonction de leurs réserves vitellines (Kamler, 2008). En effet, durant ces deux périodes, la respiration va augmenter de façon exponentielle (Kamler, 2008) contribuant de façon importante à la consommation d'énergie. Cette augmentation de la respiration à l'éclosion a été observée sur plusieurs espèces comme le hareng (*Clupea harengus*) (Eldridge et al., 1977), l'achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides*) (Laurence, 1969), la carpe commune (*Cyprinus carpio*) (Kaushik et al., 1982), la tanche (*Tinca tinca*) (Kamler et al., 1995) et le bar commun (*Dicentrarchus labrax*) (Rønnestad et al., 1998). Par ailleurs, Gruber et Wieser (1983) ont relié cette augmentation de la respiration à l'activité locomotrice des larves post-éclosion. Ainsi, pour des espèces sténothermes froides comme l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*),

l'activité locomotrice et le taux de saturation en oxygène (-20%) étaient plus faibles à 4°C qu'à 8°C avec une activité locomotrice cinq fois plus élevée à cette température (8°C) (Gruber et Wieser, 1983). En outre, de nombreux auteurs observent également une augmentation du métabolisme liée aux activités locomotrices chez les larves nouvellement écloses (Kamler et Kato, 1983 ; Kamler, 1992 ; Kamler et al., 1995). Nos résultats sur nos trois espèces suggèrent également une consommation énergétique plus importante durant la période P2 que durant la période P3 (excepté pour 4 et 10°C pour la truite commune ; 14°C pour le brochet et 16 et 22°C pour la carpe commune (Tableau 7)).

En outre, la période P2 se termine avec l'émergence qui semble être influencée par le contenu énergétique de la larve (Lelong et al., 2008 ; Régnier et al., 2012b). En effet, Régnier et al. (2012b) mettent en évidence que des larves de truite commune, issues d'une même cohorte émergeant plus tôt, ont une demande énergétique plus importante que celles émergeant plus tardivement. Ce besoin énergétique plus important pourrait être dû à une utilisation plus grande de l'énergie pour la respiration, ce qui aurait pour conséquence un épuisement plus rapide de leur réserve vitelline (Metcalfe et al., 1995). Cette hypothèse semblerait se vérifier pour nos larves de truites maintenues à 10 et 12°C, car elles ont une faible réserve vitelline à l'émergence. En outre, les larves émergeant plus tardivement vont également avoir consommé davantage leurs réserves vitellines (Régnier et al., 2012b) et seront donc probablement dans le même état énergétique que les larves émergeant précocement. Cette observation semble corroborer nos résultats pour les truites incubées à 4°C qui ont eu un long temps d'incubation ; ces dernières à l'émergence ont une faible réserve vitelline. Ainsi, deux phénomènes mèneraient à un épuisement rapide de la réserve vitelline à l'émergence en fonction de la température (une demande énergétique accrue et un allongement du temps d'incubation). Cet épuisement pourrait avoir eu un impact indirect sur le moment de l'émergence pour nos trois espèces. Cette hypothèse pourrait expliquer le fait que cette consommation énergétique soit égale à 4°C entre P2 et P3 (Tableau 6) car d'après Colchen et al. (2016) et nos observations, les truites à cette température étaient moins actives qu'aux autres températures : leur activité de nage à l'émergence à 4°C était moins importante qu'à 6°C. Nous pouvons ainsi faire l'hypothèse que la consommation d'énergie supplémentaire calculée dans notre étude lors de l'émergence pour les larves de truites commune à 12°C pourrait être reliée à l'augmentation de l'activité de nage.

En conclusion de cette partie sur l'impact de la température sur le contenu énergétique des larves, il semble que l'utilisation de l'énergie en fonction de la température obéisse à plusieurs lois : i) une augmentation de la température durant la période d'alimentation endogène va augmenter la consommation énergétique, néanmoins les espèces vont utiliser cette énergie différemment ; ii) durant la période P1 quelles que soient la température et l'espèce considérée, le développement embryonnaire est le moins consommateur d'énergie mais il présente une efficience de transformation énergétique maximale ; iii) durant les périodes P2 et P3 la diminution de la composition énergétique pour nos trois espèces semble être influencée directement par la température (métabolisme) ce qui aurait un effet indirect sur le moment d'émergence lui-même.

Tableau 6: Consommation énergétique en nombre de joules par jour et par individu (J/Jours/Ind) pour nos trois espèces aux différentes températures testées par période (CP1 : fécondation-éclosion ; CP2 : éclosion-émergence et CP3 : émergence-première prise alimentaire) et durant l'ensemble de la période endogène (fécondation-première prise alimentaire, CE).

$$CE = \frac{Nombre\ de\ joules\ par\ individu\ durant\ l'ensemble\ de\ la\ période\ endogène}{Nombre\ de\ jours\ de\ la\ période\ endogéne}$$

$$CP = \frac{Nombre\ de\ joules\ par\ individu\ à\ P1 - Nombre\ de\ joules\ par\ individu\ à\ P2}{\text{Nombre de jours entre P1 et P2}}$$

Moyenne (± écart type) avec n = 8 (racks) pour la truite commune et n = 9 (racks) pour le brochet et la carpe commune. Les valeurs ayant la même lettre en exposant indiquent qu'il n'y a pas de différence significative de l'interaction température et période (Tukey, $p < 0,05$).

	Températures (°C)	CP1 J/Jour/Ind	CP2 J/Jour/Ind	CP3 J/Jour/Ind	CE J/Jour/Ind
Truite commune	4	0,02 ± 0,01 ^{a}	0,54 ± 0,33 ^{c}	0,54 ± 0,33 ^{c}	0,16 ± 0,18 ^{a}
	6	0,02 ± 0,02 ^{a}	0,12 ± 0,14 ^{b}	0,22 ± 0,07 ^{bc}	0,04 ± 0,13 ^{b}
	8	0,03 ± 0,02 ^{a}	0,51 ± 0,19 ^{c}	0,56 ± 0,21 ^{c}	0,19 ±0,21^{a}
	10	0,02 ± 0,01 ^{a}	0,56 ± 0,16 ^{c}	2,68 ± 0,27 ^{e}	0,27 ± 0,30 ^{c}
	12	0,16 ± 0,01 ^{ab}	3,98 ± 0,32 ^{d}	0,22 ± 0,32 ^{bc}	0,58 ± 0,56 ^{d}
Brochet	8	0,15 ± 0,08	0,34 ± 0,1	0,35 ± 0,10	0,24 ± 0,02 ^{a}
	10	0,11 ± 0,06	0,70 ± 0,09	0,56 ± 0,24	0,39 ± 0,02 ^{b}
	12	0,05 ± 0,01	1,00 ± 0,24	0,59 ± 0,34	0,67 ± 0,03 ^{d}
	14	0,05 ± 0,01	1,04 ± 0,36	1,36 ± 0,22	0,60 ± 0,04 ^{c}
	16	0,01 ± 0,02	1,51 ± 0,23	0,65 ± 0,44	0,56 ± 0,05 ^{c}
Carpe commune	16	0,35 ± 0,13 ^{a}	0,55 ± 0,11 ^{ac}	0,90 ± 0,07 ^{bc}	0,47 ± 0,05 ^{a}
	18	0,09 ± 0,01 ^{b}	4,47 ± 0,54 ^{d}	0,70 ± 0,23 ^{c}	0,49 ± 0,03 ^{a}
	20	0,03 ± 0,02 ^{b}	3,05 ± 0,54 ^{e}	2,46 ± 0,17 ^{ef}	0,81 ± 0,03 ^{b}
	22	0,43 ± 0,22 ^{a}	1,28 ± 0,62 ^{c}	2,73 ± 0,38 ^{ef}	0,96 ± 0,16 ^{c}
	24	0,90 ± 0,38 ^{bc}	3,29 ± 0,45 ^{de}	2,27 ± 0,32 ^{ef}	1,20 ± 0,12 ^{d}

Tableau 7: Efficience d'utilisation de la réserve vitelline pour la croissance en pourcentage pour nos trois espèces aux différentes températures testées par période (Kii P1: fécondation-éclosion ; Kii P2: éclosion-émergence et Kii P3: émergence-première prise alimentaire) et durant l'ensemble de la période endogène (Ke: fécondation-première prise alimentaire). Néanmoins, nous pouvons émettre des réserves sur le calcul de KiiP3 car les larves ont recu une dose de nourriture 24h avant le prélévement sans que celui-ci ne soit mesurable par individu.

$$Ke = 100 \times C_{ere} \times C_{em}^{-1}$$

Où C_{ere} est l'énergie à la fin de la période endogène (en joules par individu) et C_{em} est l'énergie initiale contenu dans les œufs (en joules par individu) (Kamler et al., 1998).

$$Kii = 100 \times P_i \times C_{vi}^{-1}$$

Où P_i est l'énergie contenue dans les tissus entre 2 périodes (en joules par individu) et C_{vi} est énergie consommée entre les 2 périodes (en joules par individu) (Kamler et al., 1998).

Moyenne (± écart type) avec n = 8 (racks) pour la truite commune et n = 9 (racks) pour le brochet et la carpe commune. Les valeurs ayant la même lettre en exposant indiquent qu'il n'y a pas de différence significative de l'interaction températures et périodes (Tukey, $p < 0,05$).

	Températures (°C)	Kii P1 (%)	Kii P2 (%)	Kii P3 (%)	Ke (%)
Truite commune	4	91 ± 12 ^{a}	57 ± 4 ^{d}	24 ± 3 ^{e}	61 ± 3 ^{a}
	6	85 ± 8 ^{b}	60 ± 6 ^{d}	85 ± 7 ^{b}	87 ± 6 ^{b}
	8	91 ± 9 ^{a}	24 ± 4 ^{e}	67 ± 5 ^{cd}	80 ± 2 ^{c}
	10	90 ± 10 ^{a}	62 ± 2 ^{d}	48 ± 4 ^{fd}	78 ± 5 ^{c}
	12	73 ± 13 ^{c}	39 ± 3 ^{f}	35 ± 4 ^{f}	59 ± 3 ^{a}
Brochet	8	85 ± 8 ^{ab}	66 ± 6 ^{c}	89 ± 14 ^{ab}	53 ± 2 ^{a}
	10	91 ± 6 ^{ab}	19 ± 6 ^{d}	32 ± 12 ^{de}	54 ± 2 ^{a}
	12	96 ± 12 ^{b}	12 ± 10 ^{d}	66 ± 11 ^{c}	54 ± 3 ^{a}
	14	98 ± 11 ^{b}	25 ± 8 ^{d}	46 ± 9 ^{e}	58 ± 3 ^{b}
	16	99 ± 15 ^{b}	13 ± 3 ^{d}	74 ± 16 ^{cf}	68 ± 3 ^{c}
Carpe commune	16	73 ± 11 ^{a}	55 ± 12 ^{c}	55 ± 8 ^{c}	40 ± 2 ^{a}
	18	94 ± 10 ^{b}	96 ± 14 ^{d}	57 ± 6 ^{c}	63 ± 4 ^{b}
	20	98 ± 7 ^{b}	99 ± 12 ^{d}	40 ± 15 ^{e}	54 ± 2 ^{c}
	22	77 ± 7 ^{a}	89 ± 13 ^{d}	36 ± 14 ^{e}	52 ± 6 ^{c}
	24	77 ± 10 ^{a}	86 ± 14 ^{d}	44 ± 8 ^{e}	66 ± 4 ^{b}

10.2. Possibles conséquences écologiques

Certains de nos résultats méritent d'être considérés dans la perspective des changements climatiques en cours, notament leurs possibles implications sur les aires de répartition des poissons.

10.2.1 Sur le recrutement des populations

Les premiers stades de vie sont essentiels pour le recrutement de juvéniles et le renouvellement des populations (Houde, 1989). Dans ce cadre, le taux de survie à la fin de notre expérimentation peut fournir une indication du futur recrutement des populations en fonction des variations de température prévues par le GIEC. En effet, chacune de nos trois espèces a fait l'objet de modélisation à l'échelle métropolitaine pour le 21^{éme} siècle avec plusieurs modèles de prévision RCP8,5 de réchauffement climatique. Deux principaux modèles ont été utilisés : le modèle SDM par Buisson (2009) et le modèle mécanistique par Comte et al. (2014). Dans cette partie, nous allons comparer les différentes prévisions pour chacune de nos espèces et émettre des hypothèses sur l'évolution possible de leur aire de répartition.

Pour la truite commune, le modèle SDM utilisé par Buisson (2009) prévoit une diminution de son aire de répartition de 33 à 75%. Ce résultat va dans le sens du modèle utilisé par Comte et al. (2014) qui prévoit également une contraction de son aire de répartition actuelle avec une diminution à l'altitude la plus basse et ne prévoit pas d'expansion à une altitude plus haute. Ces deux résultats sont confortés par nos résultats où nous observons, lors d'une augmentation de 4°C, une diminution drastique de la survie des larves (avec un taux de survie de 1,5% de larves bien formée à 12°C). Néanmoins, ce résulat est à relativisé car il est obtenu en milieu protégé (sans prédation) et avec une nourriture distribuée ad-libidum, ce qui pourrait expliquer les différences observées avec les données de survie observé lors d'études précedentes. Ainsi, la population de truite commune française a une forte probabilité de diminuer lors d'une hausse de température de 4°C. Pour notre seconde espèce, le brochet, les modèles français prévoient une augmentation de son aire de répartition de 30 % avec le modèle SDM utilisé par Buisson (2009) ainsi qu'une expansion de son aire de répartition à des altitudes plus élevées pour le modèle mécanistique utilisé par Comte et al. (2014). Nos

résultats qui montrent un taux de survie de 70% à 16°C (larves bien formées) à la première prise alimentaire vont également dans le sens des résultats de cette modélisation. Néanmoins, le brochet est classé comme espèce vulnérable en France (en fonction des données de l'ICUN) en raison de la dégradation de son habitat, ce qui pourrait alors minimiser sa survie. Cette dégradation de son habitat est la cause probable d'une diminution de son l'abondance en Suède et Norvège (Kallasvuo et al., 2010 ; Salonen et Engstrom-Ost, 2013). De plus, le brochet est un pondeur printanier précoce ayant besoin d'une période de froid hivernale pour sa reproduction, une hausse de température pourrait affecter cette période clé de son cycle de vie. Enfin, pour la carpe commune, avec le modèle SDM, Buisson (2009) prévoit une augmentation de 124% de son aire de répartition actuelle. En revanche avec le modèle mécanistique, Comte et al. (2014) ne prévoit ni expansion ni diminution de son aire de répartition. Nos résultats vont de nouveau dans le sens de l'étude de Comte et al. (2014) puisque nous observons un taux de survie de 66% lors de la première prise alimentaire ce qui n'est significativement pas différent du taux relevé avec la température de référence.

En conclusion, les résultats issus des modélisations et de notre expérimentation sont en concordance pour la truite commune et le brochet. Pour la truite commune, son aire de répartition devrait fortement diminuer au cours du 21^{iéme} siècle, à contrario du brochet, pour qui une hausse de température lui semblerait favorable. Néanmoins, pour la carpe commune, nous pouvons émettre l'hypothèse d'un impact faible sur le futur de son aire de répartition.

10.2.2 Possible décalage temporel entre les larves et leurs proies

La transition entre les périodes d'alimentation endogène et exogène est une étape clé pour la vie d'un poisson (Kamler, 1992). Lors de notre étude, nous avons confirmé pour nos trois espèces que le temps de développement lors d'une augmentation de température va être fortement diminué. Or cette diminution du temps de développement en fonction de la température pourrait induire une inadéquation entre le moment où la larve va devoir se nourrir de façon exogène et la présence de ses ressources (proies) qui pourraient ne pas suivre la même dynamique face à ces modifications de température. Si cela se produit, il risque d'y avoir une non adéquation entre la disponibilité de la ressource (proies) et les besoins des prédateurs, phénomène connu sous le nom de match-missmatch (Peck et al., 2012) (Figure 30).

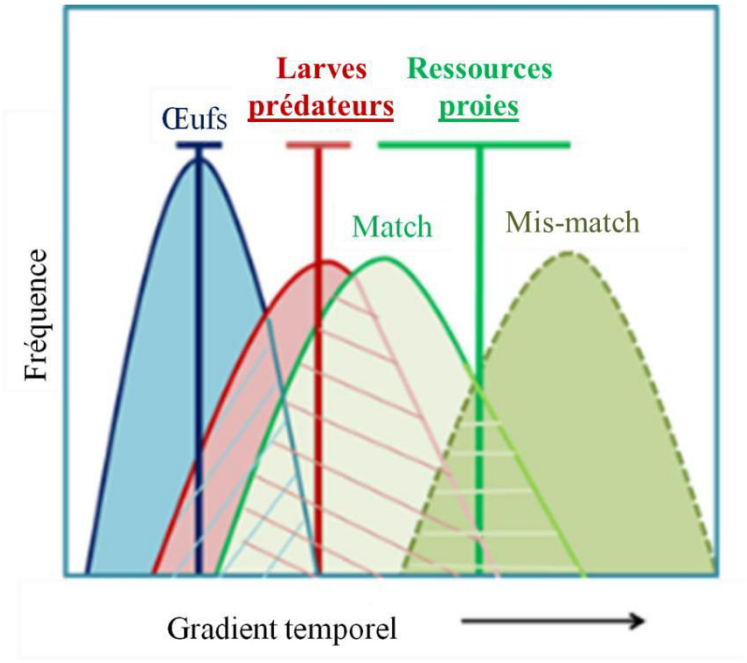


Figure 28: Hypothèse du «Match Mis-match» suggérant que la plupart de la variabilité dans les recrutements des populations de poissons dépend du chevauchement temporel entre la première prise alimentaire des larves et la présence des proies (d'après Peck et al., 2012). Les courbes bleue et rouge représentent l'abondance des œufs (bleue) et larves du prédateur (rouge). Les deux courbes vertes représentent l'abondance de la ressource (proies) en fonction du gradient temporel (axe des abscisses). Les zones hachurées représentent la période où il y a adéquation temporelle entre le prédateur et sa ressource (proies), lorsque la zone hachurée est importante il y a Match. En revanche, lorsque la zone hachurée est peu importante ou inexistante, il y a non adéquation temporelle entre le prédateur et sa ressource, c'est le Mis-match.

Ce phénomène a été notamment décrit pour le sandre (*Sander lucioperca*) par Ginter (2012) qui montre qu'un changement des communautés zooplanctoniques et ichtyologiques a affecté la croissance des juvéniles de sandre dans le lac Võrtsjärv ; cette dernière devient plus lente de 1,5 fois quand les proies (grands cladocères et éperlans) sont moins abondantes. De plus, il a été montré que l'effondrement de la population de proies (éperlans) a été déclenché dans les lacs Võrtsjärv et Peipsi (au centre de l'Estonie) par une augmentation de la température de l'eau (Kangur et al., 2002). Ginder (2012) conclut qu'il est très probable que le réchauffement climatique ait influencé le recrutement des juvéniles de sandre en raison d'un impact de celui-ci sur leurs proies potentielles.

En conclusion, la truite commune est l'espèce qui semble la plus vulnérable au match-mis-match en raison de son temps de développement allongé ou fortement raccourci, associé à

un faible taux de réserve énergétique, ce qui réduit d'autant la « fenêtre d'opportunité » qui correspond à la période comprise entre le PNR (Point de Non-Retour, moment où la larve meurt de faim) et la première prise alimentaire (Miller et al., 1988). Ceci pourrait aussi aggraver le problème de « Match Mis-match » et augmenter fortement la mortalité des larves survivantes à 12°C.

10.3. Perspectives de l'étude

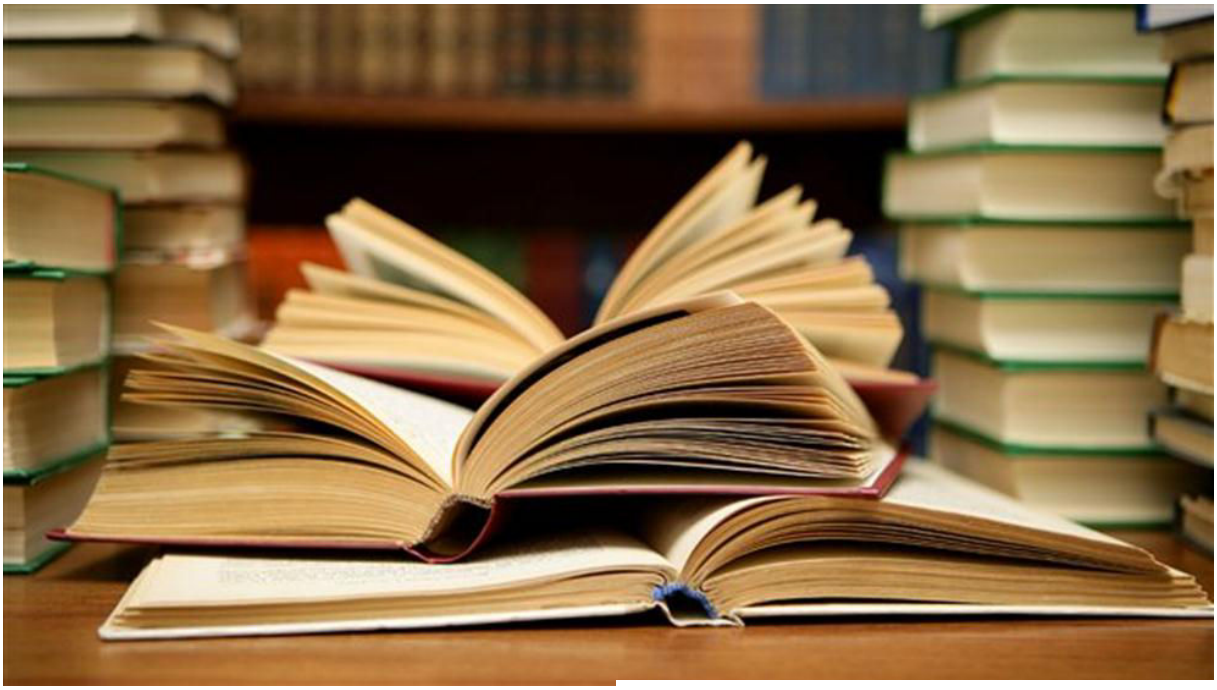
Les modèles de prévision d'aire de répartition sont parfois en contradiction entre eux (exemple de la carpe commune). Ces contradictions pourraient être dues au fait que les modèles SDM utilisent des données issues du milieu naturel ne concernant que les adultes alors que les modèles mécanistiques se basent sur des données issues de la littérature couvrant la totalité du cycle de vie. Ainsi, pour améliorer les modèles mécanistiques qui à l'heure actuelle semblent les plus appropriés, nous pouvons proposer deux pistes de réflexion.

La première serait d'intégrer les données issues d'études de laboratoire réalisées sur les premiers stades de vie avec comme modalité des variations de température, celles prévues par le Giec (comme pour la présente étude). Ainsi, les données de temps de développement, de survie, de longueur totale et de contenu énergétique ainsi que des données biologiques sur les adultes incluant notamment la fonction de reproduction pourraient être intégrées dans ces modèles. Néanmoins, cette intégration de donné semble difficile à l'heure actuelle en raison du peu de connaissances des espèces, et du peu d'interactions entre les outils (phénologie, modélisation...) et les disciplines mises en jeu (physiologie) (Evans et al., 2015). En conclusion, les modèles mécanistiques sont perfectibles et il reste un important travail expérimental et de coopération entre les disciplines à réaliser.

La seconde piste serait de prédire si les animaux seront en capacité de faire face aux changements climatiques par des expérimentations en laboratoire. Par exemple, la littérature, notamment pour la truite commune, suggère une adaptation locale : les populations espagnoles qui seraient plus aptes à résister à une hausse de la température (Ojanguren et Braña, 2003) que les populations de la présente étude. Cependant pour vérifier si cette population serait en mesure de résister à une hausse de température, nous devrions mener des expérimentations sur plusieurs générations pour deux (A et B) populations locales vivant dans

des environnements thermiques différents et mises dans les mêmes conditions thermiques. Cette expérimentation, dite de « Common Garden », nous permettrait d'observer les populations montrant la plus grande variabilité phénotypique (survie, longueur totale et contenu énergétique) lors d'une hausse de température. Par exemple, la population A a un meilleur taux de survie et une croissance supérieure à la B, cela pourrait indiquer une probable adaptation locale. Dans un second temps, afin d'observer si cette adaptabilité est transmisible, nous pourrions faire se reproduire les populations entre elles et incuber leur descandants dans les mêmes conditions thermiques que précédement. Ainsi, si les réponses ne sont pas différentes par rapport à la population initiale (A) cela pourrait montrer un potentiel d'adaptation local et transmissible. Pour confirmer cela, il faudrait faire des analyses génétiques sur les géniteurs.

Références bibliographiques



http://www.edilivre.com/communaute/tag/comment-ecrire-un-livre-en-respectant-la-vie-privee/#.VyzUf1iLTDc

Abdele I., Abella E., Lopez-albors O., Valdes P., Norte M.J., Garcia-Alcazar A. (2004) Abnormalities in the juvenile stage of sea bass (*Dicentrarchus labrax L.*) reared at different temperatures: types, prevalence and effect on growth. Aquaculture International 12: 523-538.

Afonso J.M., Montero D., Robaina L., Astorga N., Izquierdo M.S., Gines R. (2000) Association of a lordosis-scoliosis-kyphosis deformity in gilthead seabream (*Sparus aurata*) with family structure. Fish Physiology and Biochemistry 22: 159-163.

Angilletta M., Niewiarowski P. H., Navas C. A. (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. Journal of Thermal Biology 27: 249–268.

Akerman G., Balk L. (1988) Descriptive Studies of Mortality and Morphological Disorders in Early Life Stages of Cod and Salmon Originating from the Baltic Sea. American Fisheries Society Symposium 21: 41-61.

Arendt J.K., Wilson D.S. (2000) Population differences in the onset of cranial ossification in pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), a potential cost of rapid growth. Canadian Journal Fish Aquatic Sciences 57: 351-356.

Arratia G., Schultze H.P. (1992) Reevaluation of the Caudal Skeleton of Certain Actinopterygian Fishes: 111. Salmonidae. Homologization of Caudal Skeletal Structures. Journal of morphology 214: 187-249.

Balian E.V., Segers H., Lévèque C., Martens K. (2008) The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results. Hydrobiologia 595: 627-637.

Balon E.K. (1971) The intervals of early fish development and their terminology. Zoologia 35: 1-8.

Balon E.K. (1975) Terminology of intervals in fish development. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 32: 1663-1670.

Balon E.K. (1981) Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. Environmental Biology of Fishes 314: 377-389.

Balon E.K. (1984) Reflexions on some decisive events in the early life of fishes. Transactions of the American Fisheries Society 113: 178-185.

Balon E.K. (1986) Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. Environmental Biology of Fishes 16: 11-24.

Baptist F., Perceval O., Poulet N., Séon-Massin N. (2015a) Chapitre : Les outils de modélisation pour projeter l'évolution du climat et des ressources en eau. Dans le rapport : Les poissons d'eaux douces à l'heure du changement climatique : état des lieux et pistes pour l'adaptation rédigé par Baptist F., Poulet N., Séon-Massin N. (coordinateurs) p26-39.

Baptist F., Molina Q., Perceval O., Lacour C., Augeard B., Pelte T., Séon-Massin N., Poulet N. (2015b) Anticiper l'impact du changement climatique sur les peuplements de poissons. Dans

le rapport : Les poissons d'eaux douces à l'heure du changement climatique : état des lieux et pistes pour l'adaptation rédigé par Baptist F., Poulet N., Séon-Massin N. (coordinateurs) p63-85.

Baptist F., Guillon M., Poulet N., Séon-Massin N. (2015c) Décrire l'évolution des peuplements de poissons à l'heure du réchauffement climatique dans le rapport : Les poissons d'eaux douces à l'heure du changement climatique : état des lieux et pistes pour l'adaptation rédigé par Baptist F., Poulet N., Séon-Massin N. (coordinateurs) p41-62.

Barron J., Jensen N., Anders P., Egan J., Ireland S., Cain K. (2012) Effects of temperature on the intensive culture performance of larval and juvenile North American burbot (*Lota lota maculosa*). Aquaculture 365: 67-73.

Berggren H., Nordahl O., Tibblin P., Larsson P., Anders Forsman A. (2016) Testing for Local Adaptation to Spawning Habitat in Sympatric Subpopulations of Pike by Reciprocal Translocation of Embryos. PLOS ONE | DOI:10.1371/journal.pone.0154488.

Berry PM., Dawson TP., Harrison PA., Pearson RG. (2002) Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. Global Ecology and Biogeography 11: 453-462.

Billard R. (1976) Sensibilite des oeufs de truite arc-en-ciel aux chocs mecaniques pendant la phase de durcissement. Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture 263: 45-49.

Blaxter J.H.S. (1992) The effect of temperature on larval fishes. Netherlands Journal of Zoology 42: 336-357.

Bliss C.I. (1937) The calculation of time–mortality curve. Annals of Applied Biology 24: 815-852.

Bränäs E. (1987) Influence of photoperiod and temperature on hatching and emergence of Baltic salmon (*Salmo salar* L.). Canadian Journal of Zoology 65: 1503-1508.

Bruslé J., Quingnard JP. (2001) Biologie des poissons d'eau douce européens. Collection aquaculture- pisciculture.

Buisson L. (2009) Des rivières françaises et changement climatique : impacts sur la distribution des espèces et incertitudes des projections. Thèse de doctorat de l'université de Toulouse. 282 p. http://ethesis.inp-toulouse.fr/archive/00000946/01/buisson.pdf.

Buisson L., Grenouillet G. (2009) Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. Diversity and Distributions 15: 613-626.

Burt J.M., Hinch S.G., Patterson D.A. (2011) The importance of parentage in assessing temperature effects on fish early life history: a review of the experimental literature. Reviews in Fish Biology and Fisheries 21: 377-406.

Bustos C.A., Landaeta M.F., Bay-Schmith E., Lewis R., Moraga X. (2007) Effects of temperature and lipid droplet adherence on mortality of hatchery-reared southern hake *Merluccius australis* larvae. Aquaculture 270: 535-540.

Casselman J.M., Lewis C.A. (1996) Habitat requirements of northern pike (*Esox lucius*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 161-174.

Cassie D. (2006) The thermal regime of rivers: a review. Freshwater Biology 51: 1389-1406.

Chambers RC. (1997) Environmental influences on egg and propagule sizes in marine fishes. In: Chambers RC, Trippel EA (eds) Early life history and recruitment in fish populations. Fish and Fisheries 21: 63-102.

Colchen T., Teletchea F., Fontaine P., Pasquet A. (2016) Temperature induced behavioural changes in brown trout fry *Salmo trutta*. http://dx.doi.org/10.1093/cz/zow048.

Comte L., Murienne J., Grenouillet G. (2014) Species traits and phylogenetic conservatism of climate-induced range shifts in stream fishes. Nature communication DOI: 10.1038/ncomms6053.

Cossins A., Bowler K. (1987) Temperature biology of Animals. New York: Chapman and Hall (Methuen). 339 p.

Crisp DT. (1988) A desk study of the relationship between temperature and hatching for eggs of five species salmonid fishes. Freshwater biology 119: 240-53.

Dabrowski K. (1984) The feeding of fish larvae: “present state of art” and perspectives. Reproduction Nutrition Development 24: 807-833.

Darias M. J., Lan Chow Wing O., Cahu C., Zambonino-Infante J. L., Mazurais D. (2010) Short communication Double staining protocol for developing European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae. Journal of Applyed Ichthyology 26: 280-285.

Däuble D.D., Hanrahan T.P., Geist D.R. (2003) Impacts of the Columbia River hydroelectric system on mainstem habitats of fall chinook salmon. North American Journal of Fisheries Management 23: 641-659.

Detlaf T.A., Detlaf A.A. (1960) On dimensionless characteristics of the duration of development in embryology. Dokl. Akad.Nauk SSSR 134: 199-202.

DiMichele L., Powers D.A., DiMichele J.A. (1986) Developmental and physiological consequences of genetic variation at enzyme synthesizing loci in *Fundulus heteroclitus*. American Zoologist 26: 201-208.

Dorier A. (1938) A propos de l'œuf et de l'alevin de brochet. Bulletin français de pisciculture N°110.

Dou S.Z., Masuda R., Tanaka M., Tsukamoto K. (2005) Effects of temperature and delayed initial feeding on the survival and growth of Japanese flounder larvae. Journal of Fish Biology 66: 362-377.

Eldridge MB., Echeverria T., Whipple JA. (1977) Energetics of Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*) embryos and larvae exposed to low concentrations of benzene, a monoaromatic component of crude oil. Transactions of the American Fisheries Society 106:452-461.

El-Hakim A., El-Gamal E. (2009) Effect of temperature on hatching and larval development and mucin secretion in common carp, *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758). Global Veterinaria 3: 80-90.

Elliott J.M., 1981. Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. In Stress and fish. A.D. Pickering Ed., pp. 209-245.

Evans TG., Diamond SE., Kelly MW. (2015) Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. Conservation Physiology 3(1): cov056; doi:10.1093/conphys/cov056.

Field C., Barros V., Stocker T., Dahe Q., Dokken DJ., Elbi K., Mastrandrea M., Mach K., Plattner G.K., Allen S., Tignor M., Midgley P. (2014) Rapport spécial sur la gestion des risques de catastrophes et de phénomènes extrêmes pour les besoins de l'adaptation au changement climatique. Résumé à l'intention des décideurs. Rapport des Groupes de travail I et II du GIEC. Publié pour le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. ISBN 978-92-9169-233-0

Finn R., Fyhn H. (2010) Requirement for amino acids in ontogeny of fish. Aquaculture Research 41: 684-716.

Frost W.E., Brown M.E. (1967) The trout. Collins ed (London). 286p.

Fry F.E.J., Brett J.R., Clawson G.H. (1942) Lethal limits of temperature for young goldfish. Revue Canadienne de Biologie 1: 50-56.

Gallien L., Münkemüller T., Albert CH., Boulangeat I., Thuiller W. (2010) Predicting potential distributions of invasive species : where to go from here? Diversity and Distributions 16: 331-342.

Galloway T., Kjùrsvik E., Kryvi H. (1998) Effect of temperature on viability and axial muscle development in embryos and yolk sac larvae of the Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). Marine Biology 132: 559-567.

Gaudin R., Héland M. (1995) Stratégies d'utilisation de l'habitat par les alevins postémergents de truite commune (*Salmo trutta*) et de saumon atlantique (*Salmo salar*). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 337/338/339.

Geldhauser F. (1995) Some aspects of embryonic and larval development of tench (*Tinca tinca* L.). Polish Archives of Hydrobiology 42: 87-95.

George A., Chapman D. (2013) Aspects of embryonic and larval development in bighead carp *Hypophthalmichthys nobilis* and silver carp *Hypophthalmichthys molitrix*. PLoS ONE 8: 73829.

Gibert P. (2012) Plasticité phénotypique et réponses adaptatives aux changements environnementaux chez les insectes. Habilitation a dirigé des recherches Université Claude Bernard - Lyon1.

GIEC (2013) Working Group I Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report Climate Change 2013: The Physical Science Basis Summary for Policymaker. Alexander L.V., Allen S.K., Bindoff N.L., Bréon F.M., Church J.A.,Cubasch U., Emori S., Forster P., Friedlingstein P., Gillett N., Gregory J.M.,Hartmann D., Jansen E., Kirtman B., Knutti R., Knikicharla K.K., Lemke P., Marotzke J., Masson-Delmotte V., Meehl G., Mokhov I.I., Piao S., Plattner G.K., Dahe Q., Ramaswamy V., Randall D., Rhein M., Rojas M., Sabine C., Shindell D., Stocker T., Talley L., Vaughan D., Ping Xie S.

GIEC (2014a) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.

GIEC (2014b) This Summary for Policymakers should be cited as: IPCC, 2014: Summary for policymakers. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field C.B., V.R. Barros D.J., Dokken K.J., Mach M.D., Mastrandrea T.E., Bilir M., Chatterjee K.L., Ebi Y.O., Estrada R.C., Genova B., Girma E.S., Kissel A.N., Levy S., MacCracken P.R., Mastrandrea L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1-32.

Gilchrist G.W. (1995) Specialists and Generalists in Changing Environments. I. Fitness

Ginot V., Souchon Y., Roger P. (1996) Impact de l'élévation artificielle de température induite par le fonctionnement du Centre Nucléaire de Production Electrique du Bugey (fleuve Rhône) sur les communautés de poissons. Hydroécologie appliquée 8:1-33.

Ginter K. (2012) The diet of juvenile pikeperch sander lucioperca in lakes peipsi and võrtsjärv: relations between long-term changes in the fish communities and food resources in large shallow lakes. These de doctorat: Doctoral Committee for Agricultural and Environmental Sciences of the Estonian University of Life Sciences has accepted the thesis for the defense of the degree of Doctor of Philosophy in Hydrobiology.

Gorodilov Y.N. (1996) Description of the early ontogeny of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, with a novel system of interval (state) identification. Environmental Biology of Fishes 47: 109-127.

Gray J. (1928) The growth of fish iii. the effect of temperature on the development of the eggs of *Salmo fario*. Journal of Experimental Biology 6: 125-130.

Gruber K., Wiser W. (1983) Energetics of development of the alpine charr, *Salvelinus alpinus*, in relation to temperature and oxygen. Journal of comparative physiology 149: 485-493.

Hassler TJ. (1982) Effect of Temperature on Survival of Northern Pike Embryos and Yolk-sac Larvae. The Progressive Fish-Culturist 44: 174-178.

Hayes R. (1949) The growth, general chemistry, and temperature relations of salmonid egg. The Quarterly Review of Biology 24: 281-308.

Héland M., Gaudin P., Bardonnet A. (1995) Mise en place des premiers comportements et utilisation de l'habitat après l'émergence chez les salmonidés d'eau courante. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 337/338/339: 191-197.

Heming TA., Buddington RK. (1988) Yolk absorption in embryonic and larval fises. IN HOAR WS. Randdall DJ ed Fish Physiology Vol XIA. Academic press , San Diego , pp 407-446.

Herzig A., Winkler H. (1986) The influence of temperature on the embryonic development of three cyprinid fishes, *Abramis brama*, *Chalcalburnus chalcoides mento* and *Virnba virnba*. Journal of Fish Biology 28: 171-181.

Hokanson KEF., Mccormick JH., Jones BR. (1973) Temperature requirements for embryos and larvae of the Northern Pike, *Esox lucius* (Linnaeus). Transactions of the American Fisheries Society 102: 89-100.

Holm J., Palace V., Siwik P., Sterling G., Evans R., Baron C., Werner J., Wautier K. (2005) Developmental effects of bioaccumulated selenium in eggs and fry of two salmonid species. Environmental Toxicology and Chemistry 24: 2373-2381.

Houde E. (1989) A comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. Fishery Bulletin 87: 471-495.

Houston A.H. (1982) Thermal effects upon fishes. National Research Council Canada, p. 200.

Huey RB., Stevenson RD. (1979) Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. Annals of Zoology 19: 357-366.

Humpesch H. (1985) Inter-and intra-specific variation in hatching success and embryonic development of five species of salmonids and *Thymallus thymallus*. Archive für Hydrobiologie 104: 129-144.

IUCN: web resource :http://www.uicn.fr/IMG/pdf/Liste-rouge-France-Poissons-d-eau-douce-de-metropole.pdf.

Jaroszewska M., Dabrowski K. (2010) Utilization of yolk: transition from endogenous to exogenous nutrition in fish. Larval Fish Nutrition 6: 185-218.

Jaworski A., Kamler E. (2002) Development of a bioenergetics model for fish embryos and larvae during the yolk feeding period. Journal of Fish Biology 60: 785-809.

Jensen J.O.T., Alderdice, D.F. (1983) Changes in mechanical shock sensitivity of coho salmon (Oncorhynchus kisutch) eggs during incubation. Aquaculture 32: 303-312.

Jezierska B., Lugowska K., Witeska M. (2000) Malformation of newly hatched common carp larvae. Electronic Journal of Polish Agricultaural University 2000: 3.

Johnston I.A., McLay H.A. (1997) Temperature and family effects on muscle cellularity at hatch and first feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Canadian Journal of Zoology 75: 64-74.

Jordaan A., Hayhurst E., Kling J. (2005) The influence of temperature on the stage at hatch of laboratory reared *Gadus morhua* and implications for comparisons of length and morphology. Journal of Fish Biology 68: 7-24.

Kallasvuo M., Salonen M., Lappalainen A. (2010) Does the zooplankton prey availability limit the larval habitats of pike in the Baltic Sea? Estuarine Coastal and Shelf Science 86: 148-156.

Kamler E., Kato T. (1983) Efficiency of yolk utilization by *Salmo gairdneri* in relation to incubation temperature and egg size. Polskie Archiwum Hydrobiologi 30: 271-306.

Kamler E. (1992). Early Life History of Fish: an Energetics Approach. London: Chapman & Hall 267 p.

Kamler E., Szlaminska M., Hamackova J., Kouril J.,Vachta R., Stibranyiova I., Asenjo C.M. (1995) Growth and metabolism during development of tench, (*Tinca tinca* L.) embryos and larvae at 22°C. Polish Archives of Hydrobiology 42: 97-108.

Kamler E., Keckeis H., Bauer-Nemeschkal E. (1998) Temperature-induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. Journal of Fish Biolology 52: 658-682

Kamler E. (2002) Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. Fish Biology and Fisheries 12: 79-103.

Kamler E. (2008) Ressource allocation in yolk-feeding fish. Review Fish Biolology Fisheries 18: 143-200.

Kangur K., Milius A., Mols T., Laugaste R., Haberman J. (2002) Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade. Journal of the Aquatic Ecosystem Health and Management Society 5:363-377.

Kaushik SJ., Dabrowski K., Luquet P. (1982) Patterns of nitrogen excretion and oxygen consumption during ontogenesis of common carp (*Cyprinus carpio*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39:1095-1105.

Keckeis H., Bauer-Nemeschkal E., Menshutkin V.V., Nemeschkal H.L., Kamler E. (2000) Effects of female attributes and egg properties on offspring viability in a rheophilic cyprinid, *Chondrostoma nasus*. Canadian Journal Fish Aquatic Sciences 57: 789-796.

Kerr S.J., Grant R.E. (2000) Ecological impacts of fish introductions: evaluating the risk. Fish and Wildlife Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Peterborough, Ontario. 473 p.

Kihara M., Ogata S., Kawano N., Kubota I., Yamaguchi R. (2002) Lordosis induction in juvenile red sea bream, *Pagrus major*, by high swimming activity. Aquaculture 212: 149-158.

Kohlmann K., Gross R., Murakaeva A., Kersten P. (2003) Genetic variability and structure of common carp (*Cyprinus carpio*) populations throughout the distribution range inferred from allozyme, microsatellite and mitochondrial DNA markers. Aquatic Living Resources 16: 421-431.

Kokurewicz B. (1969) The influence of temperature on the embryonic development of the perches: *Perca fluviatilis* L. and *Lucioperca lucioperca* (L.). Zoologica Poloniae 19: 47-67.

Korwin-Kossakowski K.M. (2008) The influence of temperature during the embryonic period on larval growth and development in carp, *Cyprinus carpio* L., and grass carp, *Ctenopharyngodon idella*: Theorical and pratical aspect. Archive polish fisheries 16: 231-316.

Korwin-Kossakowski M. (2012) Fish hatching strategies: a review. Reviews in Fish Biology and Fisheries 22: 225-240.

Kováč V., Copp G. (1999) Prelude: looking at early development in fishes. Environmental Biology of Fishes 19: 7-14.

Kucharczyk D., Luczynski M., Kujawa R., Czerkies P. (1997) Effect of temperature on embryonic and larval development of bream (*Abramis brama* L.). Aquatic Sciences 59: 214-224.

Kurokawa T., Shibahara H., Gen K., Nomura K., Tanaka H. (2013) Determination of periods of sensitivity to low-salinity and low-temperature conditions during the early development of cultured Japanese eel *Anguilla japonica* larvae with respect to the rate of morphological deformity at completion of yolk resorption. Fisheries Science DOI 10.1007/s12562-013-0636-3.

Lahnsteiner F. (2012) Thermotolerance of brown trout, *Salmo trutta*, gametes and embryos to increased water temperatures. Journal of Applied Ichthyology 28: 745-751.

Lahnsteiner F., Mansour N. (2012) The effect of temperature on sperm motility and enzymatic activity in brown trout Salmo trutta, burbot *Lota lota* and grayling *Thymallus thymallus*. Journal of Fish Biology 81: 197-209.

Laurence GC. (1969) The energy expenditure of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, during yolk absorption. Transactions of the American Fisheries Society 98:398-405.

Lelong A., Bolliet V., Bancel D., Gaudin P. (2008) Detection of elemental composition and caloric value variability at individual level in newly emerged brown trout *Salmo trutta* L. Journal of Fish Biology 72:2695-2699. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.01883.x

Levinsky I., Skov F., Svenning J.C., Rahbek C. (2007) Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. Biodiversity and Conservation 16: 3803-3816.

Lillelund V. K. (1966) Versuche zur erbrutung der Eier vom Hecht, Exos lucius L., in Abhängigkeit von Temperatur und Licht. Archinves Fishereiwiss. 17: 95-113.

Linares-Casenave J., Werner I., Van Eenennaam J. P., Doroshov S. I. (2013) Temperature stress induces notochord abnormalities and heat shock proteins expression in larval green sturgeon (*Acipenser medirostris* Ayres 1854). Journal Applied Ichthyology 29: 958-967.

Loffler J., Ott A., Ahnelt H., Keckeis H. (2008) Early development of the skull of *Sander lucioperca* (L.) (Teleostei: Percidae) relating to growth and mortality. Journal of Fish Biology 72: 233-258.

Matthews W.J., Maness J.D. (1979) Critical thermal maxima, oxygen tolerance and success of cyprinid fishes in a southwestern river. American Midland Naturalist 374-377.

Martell D., Kieffer J., Trippel E. (2005) Effects of temperature during early life history on embryonic and larval development and growth in haddock. Journal of Fish Biology 66: 1558-1575.

Meeuwig I., Bayer J., Seelye J. (2013) Effects of temperature on survival and development of early life stage Pacific and Western brook Lampreys. Transactions of the American Fisheries Society 134: 119-127.

Metcalfe NB., Taylor AC., Thorpe JE. (1995) Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. Animal Behaviour 49: 431-436.

Middaugh D.P., Davis W.R., Yokum R.L. (1975) The response of larval fish, Leiostomus xanthurus, to environmental stress following sublethal cadmium exposure. Contributions in Marine Science 19: 13-19.

Milla S., Sambroni E., Kestemont P., Jalabert B. (2011) Effects of mechanical perturbation at various times during incubation on egg survival, hatching and malformation rates in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*, and the influence of post-ovulatory oocyte ageing. Aquaculture Reserch 42: 1061-1065.

Miller T.J., Crowder L.B., Rice J.A., Marschall E.A. (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45: 1657-1670.

Mills D.H. (1971) Salmons and trout resource, its ecology, conservation and management. New York: St. Martin's Press. 351p.

Moss R., Babiker M., Brinkman S., Calvo E., Carter T., Edmonds J., Elgizouli I., Emori S., Lin E., Hibbard K., Jones R., Kainuma M., Kelleher J., Lamarque J. F., Manning M., Matthews B., Meehl J., Meyer L., Mitchell J., Nakicenovic N., O'Neill B., Pichs R., Riahi K., Rose S., Runci J., Stouffer R., VanVuuren D., Weyant J., Wilbanks T., Van Ypersele P., Zurek M. (2008) Towards New Scenarios for Analysis of Emissions, Climate Change, Impacts, and Response Strategies. Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, 132.

Needham J. (1931) Chemical embryology. New York: The MacMillan Co. 2013 p. Disponible sur : https://archive.org/details/chemicalembryolo01need

Neuman E., Thoresson G., Sandstrom O. (1996) Swimming activity of perch, *Perca fluviatilis*, in relation to temperature, day-length and consumption. Annales Zoologici Fennicii 33: 669-678.

Nikolioudakis N., Koumoundouros G., Kiparissis S., Somarakis S. (2010) Defining length-at-metamorphosis in fishes: a multi-character approach. Marine Biology 157: 991-1001.

Ojanguren A.F., Braña F. (2003) Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. Journal of Fish Biology 62: 580-590.

Osse J.W.M., Van Den Boogaart J.G.M. (1995) Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. ICES marine Science Symposiym 201: 21-34.

Ott A., Loffler J., Ahnelt H., Keckeis H. (2012) Early development of the postcranial skeleton of the pikeperch *Sander lucioperca* (Teleostei: Percidae) relating to developmental stages and growth. Journal of Morphology 273: 894-908.

Parmesan C., Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421: 37-42.

Pauly D., Pullin R. (1998) Hatching time in spherical, pelagic, marine fish eggs in response to temperature and eggs size. Environmental Biology of Fishes 22: 261-271.

Peck M., Kanstinger P., Holste L., Martin M. (2012) Thermal windows supporting survival of the earliest life stages of Baltic herring (*Clupea harengus*). Journal of Marine Science 69: 529-536.

Peňáz M. (1975) Early development of the grayling *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758). Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemicae 9: 1-35.

Peňáz M. (1983) Ecomorphological laws and saltation in the early ontogeny of Salmonoidei. Folia Zoologica 32: 365-373.

Pepin P. (1991) Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 503-518.

Pepin P., Orr D., Anderson J.T. (1997) Time to hatch and larval size in relation to temperature and egg size in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54: 2-10.

Peterson A.T., Ortega-Huerta M., Bartley J., Sanchez-Cordero V., Soberon J., Buddemeier R.H., Stockwell D. (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. Nature 416: 626-629.

Peterson RH., Martin-Robichaud D.J (1989) First feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry as influenced by temperature regime. Aquaculture 78: 35-53.

Pigliucci M. (2001) Phenotypic plasticity. Beyond nature and nurture. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Planas M., Cunha I. (1999) Larviculture of marine fish: problems and perspectives. Aquaculture 177: 171-190.

Porter S., Bailey K. (2007) The effect of early and late hatching on the escape response of walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) larvae. Journal of Plankton Research 29: 291-300.

Pörtner H. O., Peck M. A. (2010) Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. Journal of Fish Biology 77: 1745-1779.

Poulet N. (2012) Utilisation des modèles de niche pour l'évaluation des risques d'établissement des espèces exotiques. Sciences Eaux & Territoires 6: 96-99.

Ranson P. (2003) L'alimentation de la carpe (*Cyprinus carpio*) dans son biotope et en élevage. Thèse pour le doctorat vétérinaire présentée et soutenue publiquement devant la faculté de médecine de Créteil école nationale vétérinaire d'Alfort.

Réalis-Doyelle E., Teletchea F. (2016) Impact de la température sur le cycle de vie des poissons dulcicoles tempérés: implications pour l'évolution de leurs aires de répartition. Rapport d'avancement ONEMA. p :77.

Rechulicz, J. (2001) Incubation temperature effects on the development of hatching gland cells in ide *Leuciscus idus* (L.). Electronic Journal of Polish Agricultural Universities 4(2): 12.

Recsetar M.S., Bonar S.A. (2013) Survival of apache trout eggs and alevins under static and fluctuating temperature regimes. Transactions of the American Fisheries Society 142: 373-379.

Reeve Al.J. (2015) Phenotypic plasticity in thermal tolerance: life history strategy of an invasive freshwater fish. Thesis submitted for the degree of PhD at the University of St Andrews.

Regnier T., Bolliet V., Gaudin P., Labonne J. (2012a) Female effects on offspring's energetic status in yolk feeding brown trout (*Salmo trutta*). Journal of Experimental Zoology 317A: 347-358.

Régnier T., Labonne J., Gaudin P., Bolliet V. (2012b) Influence of energetic status on ontogenetic niche shifts: emergence from the red is linked to metabolic rate in brown trout. Oecologia 168: 371-380.

Roessig M., Woodley M., Cech J., Hansen J. (2004) Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. Reviews in Fish Biology and Fisheries 14: 251-275.

Rombough P. (1996) The effects of temperature on embryonic and larval development. Society for experimental biology seminar series 61: Global warming: complication for freshwater and marine biology, ed CM. Wodd & MCDonald . Cambridge press 1996.p 177-223.

Rombough P. (2011) The energetics of embryonic growth. Respiratory Physiology and Neurobiology 178: 22-29.

Rønnestad I., Koven W. M., Tandler A., Harel M., Fyhn H. J. (1994) Energy metabolism during development of eggs and larvae of gilthead sea bream (*Sparus aurata*). Marine Biology 120: 187-196.

Rønnestad I., Koven W., Tandler A., Harel M., Fyhn HJ. (1998) Utilisation of yolk fuels in developing eggs and larvae of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Aquaculture 162: 157-170.

Rothbard S. (1981) Induced reproduction in cultivated cyprinids. The common carp and the group of Chinese carps: 1. The technique of induction, spawning and hatching. Bamidgeh 33: 103-121.

Ryzhkov L.P. (1976) Morpho-physiological peculiarities and transformation of matter and energy in early development of freshwater Salmonid fishes. Kareliya, Petrozavodsk, 288 pp.

Salonen M., Engstrom-Ost J. (2013) Growth of pike larvae: effects of prey, turbidity and food quality. Hydrobiologia 717: 169-175.

Schultz A., Bonar S. (2009) Growth and survival of larval and juvenile Gila chub at different temperatures. North American Journal of Aquaculture 71: 1-5.

Scott W.B., Crossman E.J. (1973) Freshwater fishes of Canada. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 184.

Sfakianakis DG., Georgakopoulou E., Papadakis IE., Divanach P., Kentouri M., Koumoundouros G. (2006) Environmental determinants of haemal lordosis in European sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758). Aquaculture 254: 54-64.

Shelton W.L., Rothbard S. (1993) Determination of the developmental duration (τ0) for ploidy manipulation in carps. Bamidgeh 45: 73-81.

Siefert R.E., Spoor W.A., Syrett R.F. (1973) Effects of reduced oxygen concentrations on northern pike (*Esox lucius*) embryos and larvae. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 30: 849-852.

Sunday J. M., Amanda E., Batesc D., Michael R., Kearneye R. K., Colwellf G., Nicholas K., Dulvy B., John T., Longino H., Hueyil R. (2014) Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. Proceedings of the National Academy of Sciences 111: 5610-5614.

Swift DR. (1965) Effect of Temperature on mortality and rate of development of the eggs of the Pike (*Esox lucius* L.) and the Perch (*Perca fluviatilis* L.). Nature 206: 528.

Teletchea F., Fostier A., Le Bail PY., Jalabert B., Gardeur JN., Fontaine P. (2007) STOREFISH : a new database dedicated to the reproduction of temperate freshwater teleost fishes. Cybium 31: 227-235.

Teletchea F., Gardeur J.-N., Kamler E., Fontaine P. (2009a) The relationship of oocyte diameter and incubation temperature to incubation time in temperate freshwater fish species. Journal of Fish Biology 74: 652-668.

Teletchea F., Alexis E., Fostier E., Kamler E., Gardeur JN., Le Bail PY., Jalabert B., Fontaine P. (2009b) Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: application to the domestication of new fish species. Reviews in Fish Biology and Fisheries 19: 403-430.

Teletchea F., Fontaine P. (2010) Comparison of early life-stage strategies in temperate freshwater fish species: trade-offs are directed towards first feeding of larvae in spring and early summer. Journal of Fish Biology 77: 257-278.

Teletchea F. (2011) Guide des poissons de France, Cours d'eau, lacs et étangs. Livre édition Belin p175.

Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Barend F. N. E., Marinez Ferreira de S., Alan G., Lee H., Lesley H., Brian H., Albert S. van J., Guy F. M., Lera M., Miguel A. O., Townsend P., Oliver L. P., Stephen E. W. (2004) Extinction risk from climate change. Nature 427: 145-148.

Thuiller W., Lavorel S., Araujo M.B., Sykes M.T., Prentice I.C. (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102: 8245-8250.

Tissot L., Souchon Y. (2010) Synthèse des tolérances thermiques des principales espèces de poissons des rivières et fleuves de plaine de l'ouest européen. Hydroécologie Appliquée 17: 17-76.

Trabelsi-Zouari A. (2011) Effet intra-ponte du moment d'éclosion sur la morphologie, la croissance et l'efficience métabolique des larves de brochet *Esox lucius* et de carpe commune *Cyprinus carpio*. Thèse de doctorat de l'Université de Henri Poincaré. 190 p.

Trabelsi A., Gardeur J.N., Teletchea F., Brun-Bellut J., Fontaine P. (2012) Hatching time effect on the intra-spawning larval morphology and growth in Northern pike (*Esox lucius*). Aquaculture research 44: 657-666.

Treasurer J.W. (1983) Estimates of egg and viable embryo in a lacustrine perch, *Perca fluviatilis*. Environmental Biology of Fishes 8: 3-16.

Urho L. (2002) Characters of larvae – what are they? Folia Zoologica 51: 161-186.

Vernier M. (1969) Chronological Table of the embryonic development of rainbow trout *Salmo garderii* (Rich 1836) Fish and marine service N° 3913.

Villamizar N., Ribas L., Piferrer F., Vera L., Sanchez-Vázquez F. (2006) Impact of daily thermocycles on hatching rhythms, larval performance and sex differentiation of zebrafish. PLOS ONE 7: e52153.

Walker M.B., Kimmel C.B. (2007) A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae. Biotechnic and Histochemistry 82: 1-28.

Wanzenböck J., Schiemer F. (1989) Prey detection in cyprinids during early development. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46: 995-1001.

Watenpaugh D.E., Beitinger T.L., Huey D.W. (1985) Temperature tolerance of nitrite-exposed channel catfish. Transactions of the American Fisheries Society. 114: 274–278.

Welcomme R.L., Cowx I., Coates D., Béné C., Funge-Smith S., Halls A., Lorenzen K. (2010) Inland capture fisheries. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological 365: 2881-2896.

Wes R., Stonecypher JR., Hubert W. (1994) Effect of reduced incubation temperatures on survival of trout embryos. The progressive fish culturist 56: 180-184.

Wood H. (1932) The effect of temperature on the growth and respiration of fish embryos (*Salmo fario*). The Journal of Experimental Biology 9: 271-275.

Wood C.M., McDonald D.G. (1997) Global warming implication for freshwater and marine fish. Society for experimental biology, Cambridge press.

Wootton R.J. (1999) Ecology of Teleost Fishes, 2nd edn. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Yamagami K. (1988) Mechanisms of hatching in fish. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) Fish physiology, volume11. Part A. Academic Press, London, pp 447-499.

Yúfera M., Darias M.J. (2007) The onset of exogenous feeding in marine fish larvae. Aquaculture 268: 53-63.

Valorisation scientifique

Publications

Internationales

PLOS ONE
2016
Réalis-Doyelle E., Pasquet A., De Charleroy D., Fontaine P., Teletchea F.
Effect of temperatures on the survival, the development and the body condition of a cold stenothermal fish, brown trout (*Salmo trutta*). PLoS ONE 11(5): e0155487. doi:10.1371/journal.pone.0155487

Hydrobiologia
Soumis 2016
Réalis-Doyelle E., Pasquet A., Fontaine P., Teletchea F.
Effects of temperature on the survival rate and development during the endogenous feeding period in the common carp (*Cyprinus carpio*).

Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.
Soumis 2017
Réalis-Doyelle E., Gisbert E., Alcaraz C., Teletchea F., Pasquet A.
Temperature affects growth allometry and developmental patterns of in the brown trout (*Salmo trutta*) fry: a multi trait approach

En préparation
Réalis-Doyelle E., Pasquet A., Fontaine P., Teletchea F.
Effects of temperature on the survival and development of the early life stages of Northern pike (*Esox lucius*)

Nationale

Ecole doctorale Rp2e
2015
Réalis-Doyelle E., Pasquet A., Fontaine P., Teletchea F.
Etude de l'ossification durant la phase de nutrition endogène chez la truite *Salmo trutta*

Communication orales

Internationales

EcoFil | **République tchèque**
Septembre 2014
Réalis-Doyelle E., Fontaine P., De Charleroy D., Pasquet A., Teletchea F.

Effect of five temperatures on survival rate and developmental during early five stage of a cold stenothermal fish: *Salmo trutta*.

Larval fish conference| **Autriche**
Juillet 2015
Réalis-Doyelle E., Hamani V., Fontaine P., Pasquet A., Teletchea F.
Effect of five temperatures on survival rate and developmental during early five stage of a mesothermal fish: *Esox lucius*.

Francophones
RIF conférence| **France**
Mars 2015
Réalis-Doyelle E., Pasquet A., Fontaine P., Teletchea F.
Temperature effects on allometric growth of early life stages of brown trout (*Salmo trutta*)

Communications affichées

Internationale

Larval fish conference| **Autriche**
Juillet 2015
Colchen T., Réalis-Doyelle E., Teletchea F., Fontaine P., Pasquet A.
Effects of temperature on behavioral and physiological characteristics of stenothermal fish larvae (*Salmo trutta*).

Nationale

Mars 2016
Réalis-Doyelle E., Pasquet A., Fontaine P., Teletchea F.
Tolérance thermique et plasticité phénotypique des premiers stades de vie de trois espèces de poissons dulcicoles : la truite commune, le brochet et la carpe commune
Séminaire Recherche et adaptation au changement climatique. Magny le Hongre.

Séminaire de l'école doctorale RP2E

Réalis-Doyelle E., Pasquet A., Fontaine P., Teletchea F.
Effet de la température sur le développement larvaire d'un poisson sténotherme froid, la truite commune (Salmo trutta) : typologie des malformations

Rapport technique

ONEMA| **France**
Mai 2015
Réalis-Doyelle E., Teletchea F.

Impact of global warming on reproduction and early development stages of fish freshwater and implications on the evolution of their ranges. p57

ONEMA| **France**
En cours de preparation
Réalis-Doyelle E., Pasquet A., Fontaine P., Teletchea F.
Effets de cinq températures sur la survie et le développement des premiers stades de vie d'un poisson sténotherme froid, la truite commune Salmo trutta.]

Workshop

Work shop | **Suéde**
29 Septembre – 01 Octobre 2015
PhD-course Fish & Fisheries Evolutionary Ecology, sous la direction de Jörgen Johnsson.