

Revue bibliographique sur la relation entre la température et le poisson : préférendum, optimum, sub-optimum, fièvre et traits de personnalité

Auteur : Lefevre, Jonès

Promoteur(s) : Rougeot, Carole

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master de spécialisation en gestion des ressources aquatiques et aquaculture

Année académique : 2019-2020

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/9804>

Avertissement à l'attention des usagers :

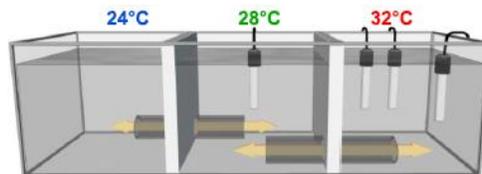
Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



**Master de Spécialisation en Gestion des Ressources Aquatiques et
Aquaculture**

Travail de Fin d'Étude



**Revue bibliographique sur la relation entre la température et le poisson :
préférendum, optimum, sub-optimum, fièvre et traits de personnalité**

Réalisé par

Jonès LEFEVRE

Promotrice

Dr Carole ROUGEOT

Année académique : 2019-2020

REMERCIEMENTS

Je ne saurais réaliser ce travail sans l'aide de bon nombre de personnes. Ainsi, pour leur exprimer toute ma gratitude, mes plus vifs remerciements s'adressent à:

- Dieu de l'univers pour son amour infini qu'il manifeste envers moi depuis dans le sein de ma mère ;
- L'Académie de Recherche et d'Enseignement Scientifique (ARES) pour l'octroi de la bourse ;
- Dr ROUGEOT Carole ma promotrice, pour ses précieuses et pertinentes remarques ainsi que pour la direction de ce travail de fin d'études ;
- Dr MELARD Charles et Dr KESTEMONT Patrick, promoteurs de la formation ;
- Tous les professeurs du Master GERAA, pour cette éminente formation qu'ils m'ont donnée ;
- Ma femme PIERRE ICIANA pour ses mots d'encouragement qu'elle ne manque jamais de me fournir pendant cette aventure ;
- Mon garçon JOHIM LEFEVRE pour son support dans les moments difficiles ;
- Ingénieur-Agronome CHARLES MERCIDIEU pour ses conseils ;
- Tous mes camarades de la promotion du Master de Spécialisation en Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture (GERAA) (2019-2020), plus particulièrement à mes compatriotes haïtiens et AMOUSSOU GILDAS BABATOUNDE

RESUME

Les êtres vivants sont caractérisés par leurs capacités d'adaptation qui assurent leur survie, leur pérennité et leur reproduction. L'écosystème aquatique fait face à de nombreuses variations de leur état écologique. La température est un facteur environnemental qui est sujet à de nombreuses variations et elle affecte plusieurs processus biologiques du cycle de vie des poissons. L'objectif de ce travail consiste à faire une revue de littérature sur la relation qui existe entre les poissons et la température.

Pour y parvenir, nous avons utilisés les résultats des études antérieures sur l'effet de la température sur les différentes phases du cycle de vie des poissons. En effet, dans la gamme de préférence thermique, l'augmentation du métabolisme permet une performance de croissance maximale des poissons se traduisant par une augmentation de la croissance, une meilleure résistance aux maladies ainsi qu'une initiation de la période de reproduction. Une augmentation ou diminution de la température en dehors de l'optimum thermique pendant la différenciation sexuelle peut provoquer un effet masculinisant ou féminisant chez certaines espèces de poissons. Une variation de la température en dehors de la plage de tolérance thermique d'une espèce a pour conséquence une diminution de la croissance, de l'espérance de vie et de la reproduction. D'un autre côté, la modification de la tolérance thermique peut provoquer un stress thermique qui a des propriétés anti-inflammatoires et immunosuppressives permettant une augmentation du risque pathologique. De plus, la température est à la base de la répartition des poissons dans un continuum thermique ou de la personnalité des poissons. La température semble agir aussi sur la plasticité comportementale des poissons. Enfin, La capacité d'acclimatation des espèces de poissons influence grandement leur résilience aux changements thermiques.

Cette revue de littérature montre que la température est l'un des facteurs environnementaux qui joue un rôle clé dans l'ontogenèse des poissons.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	i
RESUME	ii
LISTE DES FIGURES	iv
LISTES DES TABLEAUX.....	v
LISTE DES ABREVIATIONS	vi
1- Introduction	1
1.1- Problématique.....	1
1.2- Comportement des poissons dans un environnement thermique artificiel	3
2- Preferendum, optimum et sub optimum thermique chez les poissons	5
2.1- L'optimum thermique	6
2.2- Preferendum thermique	7
2.3- Sub-optimum thermique.....	7
2.4- Températures critiques et létales.....	8
3- Effet de la température sur le système immunitaire	9
4- Effet de la température sur la croissance.....	11
5- Effet de la température sur la reproduction.....	13
6- Effet de la température sur l'incubation des œufs	17
7- Effet de la température sur le sexe ratio	20
8-Température et bien-être des poissons.....	23
8.1- Réponses physiologiques des poissons face à un stress thermique	23
9-Personnalité des poissons et température	24
10- Fièvre comportementale des poissons.....	27
10.1- Pyrogènes exogènes.....	29
10.2- Pyrogènes endogènes.....	29
11- Endothermie chez les vertébré ectothermes (poissons)	30
12- Conclusion	32
REFERENCES.....	34

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Exemple d'un continuum thermique à trois compartiments différents (Rakus et al., 2017)	3
Figure 2: Répartition moyenne des juvéniles (10 à 40 JPE) de tilapia dans trois compartiments dans un continuum thermique pendant trois périodes d'une journée, Bleu : Compartiment 1(28 °C), Vert : Compartiment 2 (32 °C), Rouge : Compartiment 3 (36 °C) (Nivelle et al., 2019).	4
Figure 3: Représentation d'un polygone de tolérance thermique pour les poissons. a) effet de l'acclimatation, b) intervalle de température tolérée par l'espèce (Tissot et Souchon, 2010).	6
Figure 4: Courbe de performance relative des espèces ectothermes en fonction de leur température corporelle (Huey et Stevenson, 1979).....	7
Figure 5: Relation entre la température, le taux d'ingestion et la croissance en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires (Mélard, 2019).	11
Figure 6: Relation entre la température de l'eau et la durée de la période d'extraction des œufs après la dernière injection hormonale chez le (<i>Clarias gariepinus</i>) (Mélard ,2019)	16
Figure 7: Effet de la température d'incubation sur la taille des larves. En rouge, diminution de la taille avec l'augmentation de la température. En vert, espèces dont la taille reste constante avec l'augmentation de la température. En bleu, espèces dont la taille augmente puis diminue avec l'augmentation de la température (Blaxter, 1992).	17
Figure 8: Effet de la température (4 °C à 12 °C) sur le temps de développement des embryons de <i>Salmo trutta</i> entre la fécondation et la première prise d'aliment. Chaque point représente une valeur de température (Realis-Doyelle et al., 2016).	18
Figure 9: Malformations des larves de <i>Salmo trutta</i> incubées à différentes températures (9 °C, 11, °C, 13 °C). (a et b) : Développement normal des larves incubées à 9 °C, (c et d): Larves avec des malformations de la colonne vertébrale incubées à 11 °C, (e et f): larves à forte courbures vertébrales sur le plan verticale incubées à 13 °C (Lahnsteiner, 2012).	19
Figure 10: Critères utilisées pour décrire les mécanismes de détermination du sexe des poissons en fonction de la température (TSD), du génome (GSD) ainsi que de la combinaison des deux (TDD+GSD) (Ospina et Piferrer, 2008).....	22
Figure 11: Étapes de la réponse fébrile des poissons pour lutter contre un pyrogènes exogène (Rakus et al., 2017a). Ce schéma permet de voir la façon dont la fièvre comportementale se produit chez les poissons lors d'une infection par un pyrogène exogène qui provoque leur déplacement vers une température supérieure à leur preferendum thermique.	28
Figure 12: Schéma récapitulatif de la relation entre la température et les différentes phases du cycle de vie des poissons.	32

LISTES DES TABLEAUX

Tableau 1: Température de tolérances de quelques espèces de poissons en fonction du stade de développement.	8
Tableau 2: Exemples de pathologies observées à des températures qui se trouvent en dehors de la plage thermique optimale des poissons.....	10
Tableau 3: Optimum thermique de croissance de quelques espèces de poissons.	12
Tableau 4: Seuils de température de ponte de quelques espèces de poissons.....	15
Tableau 5: Températures et nombre de degrés jours d'incubations des œufs de quelques espèces de poissons.	20
Tableau 6: Types de personnalités décrites chez les poissons.....	26
Tableau 7: Exemples de quelques espèces de poissons qui présentent une réponse fébrile face à une pathologie.	30
Tableau 8: Exemple de quelques espèces de poissons à endothermie facultatives ou régionales.....	31

LISTE DES ABREVIATIONS

ADN	: Acide désoxyribonucléique
Amh	: Anti-müllerian hormone
°C	: Degré centigrade
dmrt	: Doublesex and mab-3 related transcription factor 1
foxl2	: Forkead box L2
GSD	: Genetic Sex Determination
FAO	: Food and Agriculture Organisation
HPS	: Heat Stock Protein
JPE	: Jours Post- Eclosion
TSD	: Temperature-dependent Sex Determination

1- Introduction

1.1- Problématique

Dans la nature, la survie est une préoccupation pour toutes les espèces animales, car elles doivent pouvoir se reproduire et compter sur des progénitures viables qui pourraient se reproduire à leur tour. Pour assurer leur survie, plusieurs stratégies ont été développées par les êtres vivant au cours de leur évolution. Par exemple, on observe des adaptations anatomiques, physiologiques ou comportementales des individus dans une population leur permettant une adaptation optimale à l'habitat où ils vivent (Hornung, 2001). Cette adaptation permet l'équilibre entre un organisme vivant et les conditions qui lui sont extérieures. Cependant, les animaux n'évoluent pas dans un environnement stable, mais dans un milieu où les paramètres physiques, biologiques et chimiques sont en perpétuels changements. Face à un environnement changeant, l'animal doit s'adapter pour maintenir son homéostasie ou faire face à une diminution de sa survie voire son extinction. De ce fait, un habitat qui ne répond plus aux besoins essentiels d'une espèce qui l'habite peut entraîner sa disparition. L'homéostasie résulte donc d'une capacité pour un organisme à conserver un certain équilibre dans son fonctionnement malgré les changements environnementaux extérieurs.

Les poissons représentent l'embranchement des vertébrés le plus important. Les 36 000 espèces de poissons décrites (Nelson, 2006), représentent la moitié de la diversité des vertébrés. Le déclin des espèces de poissons peut être le résultat de différentes menaces ou combinaisons de différentes menaces, telles que le réchauffement climatique, la destruction et la dégradation des habitats naturels, les prélèvements ou les impacts des espèces envahissantes, dont les conséquences peuvent varier dans l'espace. Selon Jenkins (2003), les poissons d'eau douce sont beaucoup plus menacés d'extinction que les autres espèces terrestres, car leur capacité de répartition au sein des réseaux hydrographiques est limitée (Buisson et al., 2008). Les écosystèmes aquatiques d'eau douce sont les plus fortement dégradés dans le monde (Levin et al., 2009). Ainsi, dans de nombreux cas, leur biodiversité souffre des déclin plus intenses (Darwall et al., 2009) que les milieux marins. D'après Smith et Darwall (2006), 70% des espèces de poissons d'eau douce endémiques au bassin méditerranéen sont actuellement menacées

d'extinction à causes des perturbations de leur écosystème. Par exemple, la répartition biogéographique des poissons d'eau douce a été déjà affectée par le réchauffement climatique au cours de cette dernière décennie (Comte et al., 2013). Par ailleurs, la vulnérabilité d'une espèce à l'extinction dépend de son interaction avec les menaces extérieures et la capacité intrinsèque des individus à répondre aux changements environnementaux (Purvis et al., 2000). La température corporelle est peut-être la variable éco-physiologique affectant le plus la performance des ectothermes. Pratiquement, tous les aspects comportementaux et physiologiques des poissons sont sensibles à la température (Heuy, 1982).

L'ectothermie est définie comme le mode de régulation thermique des animaux, pour lequel leur température corporelle dépend principalement d'un échange de chaleur avec l'environnement où ils vivent. En revanche, l'homéothermie est définie comme le mode de régulation thermique des animaux tachymétaboliques dans lequel la variation de leur température centrale est maintenue dans des limites clairement définies malgré des variations beaucoup plus importantes de la température ambiante (UIPS, 2003). Un animal tachymétabolique est celui dont son métabolisme reste élevé même au repos. Généralement, pour tous les organismes ectothermes comme les poissons, les reptiles et les insectes, leur température corporelle dépend de celle du milieu où ils vivent. Les organismes ectothermes aquatiques réagissent à une perturbation des facteurs environnementaux en initiant des réponses adaptatives. La température influence de manière positive ou négative la reproduction, la croissance, la nage, le comportement alimentaire ainsi que la répartition géographique des poissons.

En aquaculture, les facteurs environnementaux et génétiques influencent le taux de croissance, la survie et la qualité des juvéniles. La connaissance de la relation entre la température et les ectothermes s'avère importante pour une projection dans le futur de la répercussion du réchauffement climatique sur leur cycle vie. D'après Buckley et al., (2012), la diversité des organismes ectothermes est prédite par la température tandis que ceux des endothermes est plus fortement liée à la productivité primaire. Ainsi, la température de l'eau affecte de façon importante plusieurs processus biochimiques, métaboliques et physiologiques des ectothermes aquatiques.

1.2- Comportement des poissons dans un environnement thermique artificiel

En laboratoire, on utilise généralement un continuum thermique artificiel pour étudier la relation entre la température et les poissons car, il permet le passage du poisson d'une température à une autre. Un continuum thermique représente un ensemble de milieux de températures différentes favorables ou simplement utilisables temporairement par un groupe écologique comme les poissons (Fig.1).

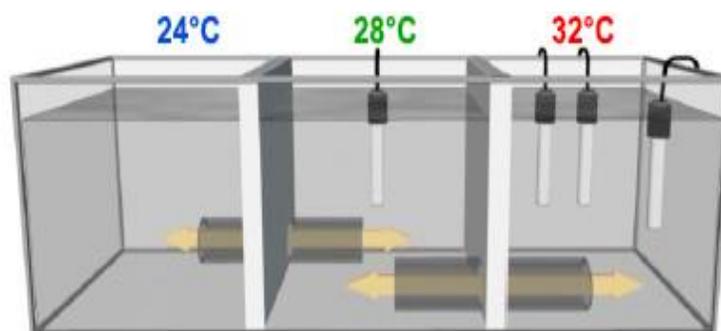


Figure 1: Exemple d'un continuum thermique à trois compartiments différents (Rakus et al., 2017).

Des études antérieures réalisées sur le comportement des poissons dans un continuum thermique chez le tilapia (Cerquiera et al., 2016 ; Nivelle et al., 2019) et chez le *Clarias gariepinus* (Santi et al., 2017) ont montré que les poissons se déplacent en fonction de la température de préférence, des périodes, de la capacité à prendre des risques par les individus (personnalité) et pour lutter contre une infection par des microorganismes (Fig.2). Ces expériences ont permis aussi de déceler que les juvéniles se déplaçaient à hautes température proche de la valeur létale. Ces mêmes auteurs ont montré une répartition uniforme et hétérogène des juvéniles de tilapia et de *Clarias gariepinus* respectivement en fonction de leur optimum thermique et leur preferendum thermique. Ce même constat a été fait dans une étude similaire chez le zebrafish (Rey et al., 2017).

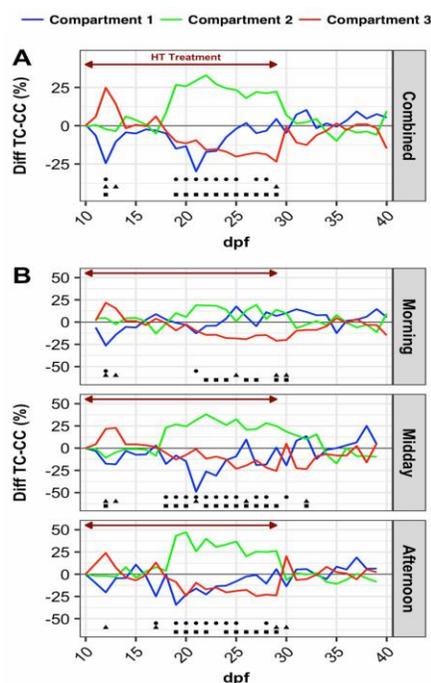


Figure 2: Répartition moyenne des juvéniles (10 à 40 JPE) de tilapia dans trois compartiments dans un continuum thermique pendant trois périodes d'une journée, Bleu : Compartiment 1(28 °C), Vert : Compartiment 2 (32 °C), Rouge : Compartiment 3 (36 °C) (Nivelle et al., 2019).

Il a été déjà suggéré que dans les conditions de continuum thermique, les larves préfèrent des températures proches de la limite thermique supérieure pour maximiser l'efficacité de leur performance de croissance (Ehrlich et Muszynski, 1982). Par conséquent, la préférence thermique innée pour des températures plus élevées chez les espèces de poissons eurythermes pourrait diminuer du stade larvaire au stade juvénile. Sur la base de tous ces constats plusieurs questions se sont posées :

- Se déplacent-ils dans le cadre du changement de sexe ?
- Cherchent-ils un preferendum thermique ?
- Luttent-ils contre une maladie ?
- Suivent-ils un individu dominant ?

Initialement, nous devions étudier le déplacement de juvéniles d'ombres dans un continuum thermique en conditions expérimentales. Malheureusement suite à la crise sanitaire liée à la pandémie de Corona virus (COVID 19), nous n'avons pas pu réaliser le travail en laboratoire. Dès lors, nous avons redéfini notre travail de fin d'étude vers une revue de littérature sur la relation qui existe entre la température et les poissons pour pouvoir répondre à ces interrogations ci-dessus.

2- Preferendum, optimum et sub optimum thermique chez les poissons

La température représente un facteur environnemental important dans le cycle de vie des poissons, car leur température corporelle varie en fonction de celle de l'environnement qui les entoure. Les espèces piscicoles répondent de trois façons différentes face à la température du milieu qui les entoure : la tolérance, la résistance et la préférence. Ces réponses permettent d'identifier trois zones dans un polygone thermique (Fig.3) qui sont : la zone de résistance, la zone de tolérance et la zone de mort instantanée. Ce polygone est réalisé en fonction de la température létale et de celle d'acclimatation et permet de mettre en évidence la zone de tolérance thermique, c'est-à-dire la surface comprise dans le polygone, dans laquelle l'espèce peut survivre et trouver son optimum thermique. En dehors de ce polygone thermique, ce sont les températures létales maximales et minimales pour l'espèce (Fig.3b). Une acclimatation à basse ou haute température d'une espèce provoque une diminution ou une augmentation de sa limite létale (Fig.3a). Au sein de l'enveloppe de tolérance thermique, il existe l'optimum thermique de croissance, de reproduction et du preferendum thermique.

Selon Tissot et Souchon (2010), la thermotolérance est la gamme de température dans laquelle la survie de l'espèce est théoriquement assurée et n'induit aucun comportement de stress sur une période de courte durée. D'après Davies (1973), les poissons peuvent adapter leur tolérance aux températures élevées, c'est-à-dire leur tolérance à la chaleur, beaucoup plus facilement que pour les températures basses. Un poisson qui se trouve dans une température qui est supérieure à son optimum thermique, présente un état de stress, arrête de s'alimenter, augmente ses mouvements respiratoires, ralentit son métabolisme et, cas extrême, cherche à migrer ou peut mourir si certaines valeurs dépassent ses limites vitales. Les températures élevées induisent une activité frénétique

qui aide le poisson à fuir les températures élevées et le froid induit une léthargie qui empêche le poisson de s'échapper des températures basses. La température de tolérance est différente entre les espèces de poissons ainsi que pour leurs différents stades de développement (Tab.1). Cette différence a été démontrée par exemple, entre la truite brune (*Salmo trutta*), le saumon atlantique (*Salmo salar*) et l'ombre chevalier (*Salvelinus alpinus*) (Eliott, 2010).

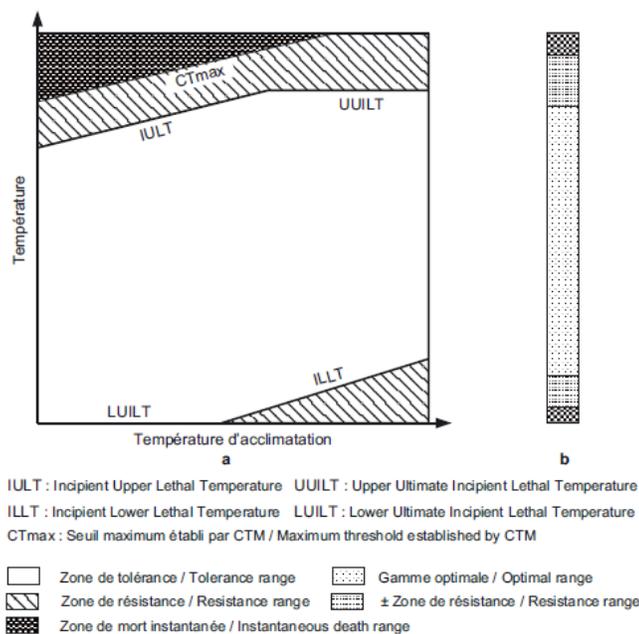


Figure 3: Représentation d'un polygone de tolérance thermique pour les poissons. a) effet de l'acclimatation, b) intervalle de température tolérée par l'espèce (Tissot et Souchon, 2010).

2.1- L'optimum thermique

L'optimum thermique est défini comme le preferendum thermique final qui maximise la performance physiologique des ectothermes pour un trait de caractère ou le point le plus élevé de la courbe de performance pour un trait (Reeve, 2015) (Fig.4). L'optimum thermique de croissance ne correspond pas forcément à celui de reproduction. L'optimum thermique de reproduction est celui qui permet le déclenchement de la maturation finale des ovocytes et de l'ovulation tandis que l'optimum de croissance est celui qui permet

d'avoir le meilleur compromis entre le taux de survie, de conversion alimentaire et le taux spécifique de croissance.

2.2- Preferendum thermique

Le preferendum thermique des poissons pourrait être représenté une gamme de température nécessaire qui permet une optimisation de leur performance de croissance et/ou d'autres fonctions physiologiques (Beitinguer et Fritzpatrick, 1979). Dans la zone de tolérance thermique, des poissons placés dans un gradient thermique, ont tendance à passer la majorité de leur temps dans une gamme de température étroite qui est spécifique à l'espèce, et qui est influencée par les précédents thermiques. Un tel comportement est connu sur le nom de température de préférence (Reynolds et Casterlin, 1979) ou comportement de thermorégulation. Cette gamme de température contient une borne supérieure qui représente l'optimum thermique maximal et une borne inférieure qui est l'optimum thermique minimal (Fig.3). Par exemple, d'après Hutchison et Manes (2015), le preferendum thermique influence les voies de migration de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*).

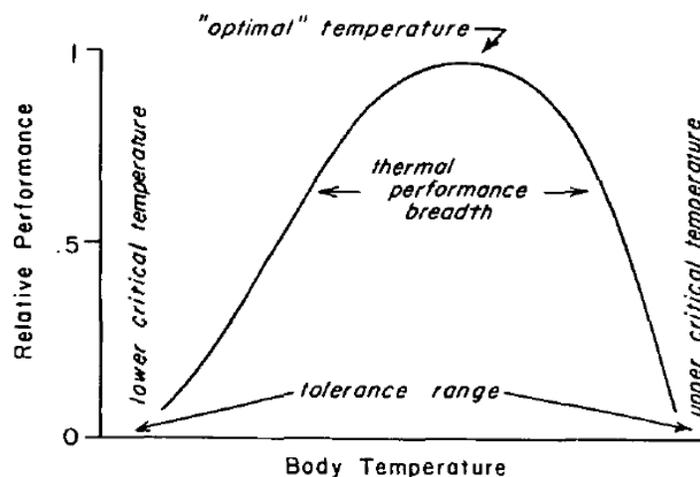


Figure 4: Courbe de performance relative des espèces ectothermes en fonction de leur température corporelle (Huey et Stevenson, 1979).

2.3- Sub-optimum thermique

Le sub-optimum, c'est lorsque la température est inférieure à la plage spécifiée pour l'état actif normal d'une espèce (IUPS, 2003). Le sub-optimum thermique peut entraîner une

diminution de l'activité enzymatique induisant un ralentissement de l'activité nerveuse, trophique, respiratoire et des fonctions métaboliques. Contrairement, une augmentation de la température en dehors de la plage de tolérance maximale peut entraîner un déclin de plusieurs acides aminés (tyrosine, glutamine, phénylalanine) et un changement dans le métabolisme des lipides chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) (Kullgren et al., 2013).

2.4- Températures critiques et létales

Les températures critiques sont considérées comme les températures sublétales, proches de la température létale mais permettant la survie des poissons lors d'un retour de la température de l'eau dans la gamme de tolérance thermique (Beitinger et al., 2000). Les températures minimales et maximales létales ou celles qui se trouvent en dehors du polygone thermique induisent le dysfonctionnement des processus physiologiques du cycle de vie des poissons (Beitinger et al., 2000). Elles sont corrélées positivement à la température d'acclimatation (Ford et Beitinger, 2005).

Tableau 1: Température de tolérances de quelques espèces de poissons en fonction du stade de développement.

Espèces	Stades	Températures de tolérance (°C)	Références
<i>Abramis brama</i>	Adulte	10 à 26	Tissot et Souchon, 2010
<i>Barbus barbus</i>	Juvénile	13 à 24	
<i>Carassuis auratus</i>	Adulte	0,3 à 43,6	Ford et Beitinger, 2005
<i>Clarias gariepinus</i>	Juvénile	22 à 33	Klyszejko et al., 1993
<i>Coregonus artedii</i>	Juvénile	0 à 26	Edsall et Colby, 1970
<i>Cyprinus Carpio</i>	Larve	>32	Korwin-Kossakowski, 2008
<i>Cyprinus Carpio</i>	Embryon	20 à 24	Herzig et Winkler, 1986; Korwin-Kossakowski, 2008
<i>Exox lucius</i>	Larve	18 à 21	Hokanson et al., 1973
<i>Exox lucius</i>	Adulte	18 à 24	Tissot et Souchon, 2010

<i>Gobio gobio</i>	Juvénile	7 à 27	Tissot et Souchon, 2010
<i>Gobio gobio</i>	Embryon	16 à 20	
<i>Ictalurus punctatus</i>	Adulte	30,9 à 42,1	Bennet et al., 2011
<i>Lepomis gibossus</i>	Adulte	12 à 30	Tissot et Souchon, 2010
<i>Lepomis macrochirus</i>	Adulte	0 à 36	Reynolds et Casterlin, 1979
<i>Oncorhynchus keta</i>	Juvénile	0 à 23,7	Brett, 1952
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Juvénile	0 à 24,8	Brett, 1952
<i>Oncorhynchus nerka</i>	Juvénile	0 à 24,9	Brett, 1952
<i>Perca fluviatilis</i>	Embryon	20 à 26	Tissot et Souchon, 2010
<i>Perca fluviatilis</i>	Juvénile	10 à 25	
<i>Salmo trutta</i>	Embryon	8 à 10	Ojanguren et Brana, 2003; Lahnsteiner, 2012
<i>Salmo trutta</i>	Larve	6 à 12	
<i>Salmo trutta</i>	Adulte	7 à 19	Lahnsteiner, 2012
<i>Salmo salar</i>	Alevin	2 à 24	Eliott, 2010
<i>Salvepinus alpinus</i>	Alevin	0 à 21	

3- Effet de la température sur le système immunitaire

La température de l'eau est un facteur important pour l'état sanitaire des poissons, en particulier concernant le développement des pathologies. Un déplacement de la température en dehors de la plage de l'optimum thermique peut avoir des impacts négatifs sur la physiologie des poissons y compris leur santé (Tab.2). Par exemple, le nombre de leucocytes est plus faibles chez juvéniles *Salmo salar* élevés à 18 °C, 14 °C et 10 °C que ceux élevés à 6 °C (Pettersen et al., 2005). Ces effets pourraient entraîner une diminution de la capacité des poissons à réagir aux agents pathogènes pendant une baisse de température ou pendant l'hiver. Des auteurs avancent que les températures supérieures à la température de tolérance d'une espèce de poisson déclenchent une action de stress thermique qui peut avoir un effet négatif sur la fonction immunitaire (Dominguez et al 2004). Selon Abram et al. (2017), une exposition aigue et chronique à des températures sub-optimum produit généralement des effets suppressifs de

l'immunité adaptative des poissons téléostéens à cause d'une baisse de la production d'anticorps. Par exemple, il a été observé chez la carpe (*Cyprinus carpio*) qu'une température sub-optimale de 9 °C entraîne un arrêt ou un ralentissement du mécanisme de réponse immunitaire, qui est réversible lors d'un retour à l'optimum thermique (Englesma et al., 2003).

Tableau 2: Exemples de pathologies observées à des températures qui se trouvent en dehors de la plage thermique optimale des poissons.

Espèces	Températures (°C)	Pathologies	Références
<i>Anguilla anguilla</i>	19	<i>Anguillicola crassus</i>	Knopf et al., 1998
<i>Danio rerio</i>	> 8 °C ou + de l'optimum	Virémie printanière	Sanders et al., 2003
<i>Oncorhynchus gilae</i>	15	Saprolegniose	Recsetar et Bonar, 2013
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	12-18	Tetracapsulose ou maladie rénale proliférative	Clifton-Harley et al., 1986
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	19	<i>Loma salmonae</i>	Becker et al., 2006
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	18,7	<i>Gyrodactylus derjavini</i>	Anderson et Buchmann, 1998
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	15	<i>Loma salmonae</i>	Speare et al., 1999
<i>Oreochromis mossambicus</i>	> 8 °C ou + de l'optimum	<i>Streptococcus Inae</i>	Ndong et al., 2016
<i>Parophrys vetulus</i>	19-20	<i>Glugea stephani</i>	Olson, 1981
<i>Poecilia reticulata</i>	16-17	<i>Tetrahymena sp</i>	Leibowitz et al., 2005
<i>Salmo salar</i>	T >10	<i>Kudoa thyrsites</i>	Moran et al., 1998
<i>Scophthalmus maximus</i>	18	<i>Enteromyxum scophthalmi</i>	Redondo et al., 2002

4- Effet de la température sur la croissance

La croissance des poissons est un processus intégratif qui résulte de la digestion de l'absorption, de l'assimilation, de l'expansion métabolique et de l'excrétion. Toutes ces fonctions sont catalysées par des enzymes qui sont fortement affectées par la température (Pelletier et al., 1995) et le régime thermique semble être à la base de la croissance des poissons. Des auteurs avancent que la température est le facteur environnemental ou abiotique le plus important qui contrôle le métabolisme des espèces ectothermes obligatoires comme les poissons (Betinguer et Fritzpatrick, 1979). En condition d'alimentation illimitée, une augmentation de la température influence simultanément le taux d'ingestion alimentaire, le métabolisme et la croissance. En plus, cette augmentation de la température provoque une augmentation du taux d'ingestion et la croissance jusqu'à un certain seuil (optimum thermique). La croissance maximale est atteinte à une température inférieure à celle pour une ingestion maximale (Fig. 5).

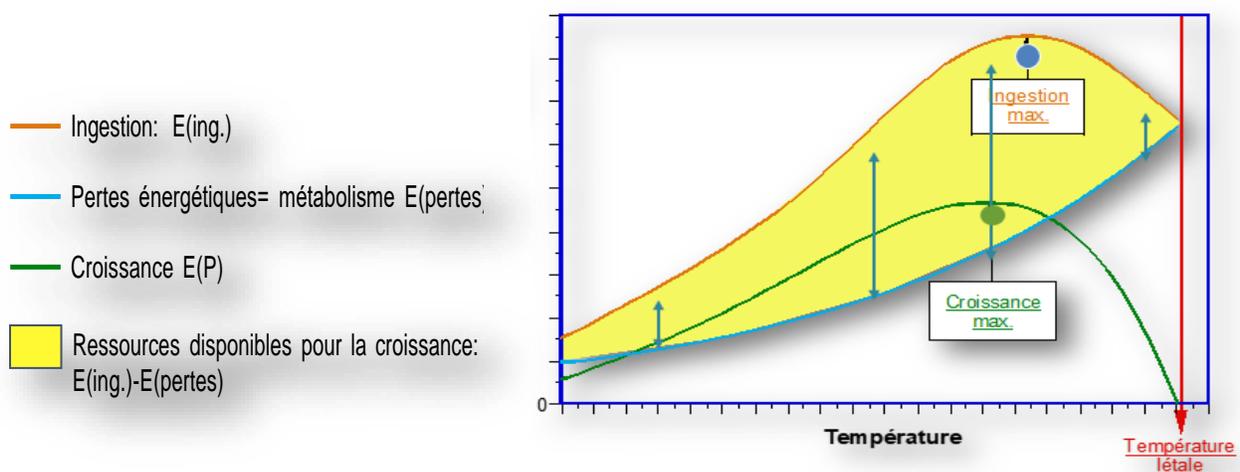


Figure 5: Relation entre la température, le taux d'ingestion et la croissance en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires (Mélard, 2019).

L'optimum thermique de croissance représente chez les ectothermes la température à laquelle un animal ne présente aucun signe de stress et sa performance de croissance est maximale ou la meilleure. La performance augmente avec l'augmentation de la température jusqu'à atteindre la plage de l'optimum thermique, où la croissance est

maximale. Toute augmentation ou diminution de la température en dessous ou au-dessus de l'optimum thermique entraîne une diminution du taux de croissance. L'augmentation de la température induit un taux de croissance beaucoup plus important chez les juvéniles que chez les adultes. Ce phénomène est variable pour chaque espèce et à chaque stade de leur développement ou en fonction de leur poids comme, on peut le voir dans le tableau 3. Ainsi, une augmentation de la température au-delà de l'optimum thermique des poissons engendre une augmentation de leur métabolisme et de leurs besoins physiologiques. Par exemple, il y aura une consommation plus rapide de la réserve vitelline chez les larves (Johnston et McLay, 1997). Cette consommation rapide de la réserve vitelline a pour conséquence une diminution de la croissance des larves, car il y a une augmentation des dépenses énergétiques pour la respiration.

Tableau 3: Optimum thermique de croissance de quelques espèces de poissons.

Espèces	Poids corporels/stades	Optimum thermique (°C)	Références
<i>Carassius auratus</i>	Juvéniles	29	Reynolds et al., 1987
<i>Clarias gariepinus</i>	Larves /post-larves	30	Britz et Hect, 1987
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	547 mg	33	Nguimgo, 2005
	110 mg	29	
<i>Oreochromis aureus</i>	10 mg	32,6	Baras et al., 2002
	2000 mg	30,3	
	3 g	30,1	
<i>Oncorhynchus gobuscha</i>	3 g	15	Brett, 1974
<i>Oncorhynchus nerka</i>	4g	15	
<i>Oreochromis niloticus</i>	4 g et 19 g	28-32	Workagegn, 2012
<i>Pangasianodon hypophthalmus</i>	0,9 mg	31,0	Baras et al., 2001
	8,0 g	32,7	

<i>Salmo trutta</i>	5g	3,8	Eliott, 1975
<i>Salmo trutta</i>	300 g	19,5	
<i>Savelinus alpinus</i>	18g	14	Jobling, 1983
<i>Scophthalmus maxinus</i>	100 g	19,1	Arnason et al., 2019
	1000 g	17,5	
<i>Solea solea</i>	30-40g	22,7	Schram et al., 2013
<i>Thymallus thymallus</i>	25mg et 2 g	14-18	Marc, 2019

D'après Ojanguren et al. (2001), les effets de la température sur la croissance des poissons ont été décrits par une régression polynomiale qui a permis de calculer l'optimum, l'étendue de la performance de croissance et les limites thermique. Chez la plupart des espèces de poissons, la température optimale varie au cours de leur ontogenèse. Par exemple, elle est de 32,6 °C à la fin de l'alimentation exogène (10 mg) et passe à 30,1 °C à 3 g chez *Oreochromis aureus* (Baras et al., 2002). De nombreuses études ont montré que des poissons placés dans un gradient thermique ont tendance à passer la majorité de leur temps dans une gamme de température étroite caractérisée par le *preferendum* thermique (Cerquiera et al., 2016 ; Nivelles et al., 2019). L'optimum thermique de croissance des poissons est affecté par la température d'acclimatation (Schram et al., 2013).

5- Effet de la température sur la reproduction

Sur le plan reproductif, la température joue un rôle primordial dans tous les processus de reproduction : le développement et la maturation des gamètes, de l'ovulation et la spermiation, le frai et l'éclosion des œufs. Elle agit aussi sur les fonctions endocriniennes pour réguler la gamétogenèse et la maturation des ovocytes, mais une élévation au-delà de la normale à des effets délétères sur le processus de reproduction. Par exemple une augmentation de la température de 30 °C inhibe complètement la gamétogenèse et provoque aussi une régression des gonades chez le *Carassius auratus* (Gillet et al., 1977). La température peut affecter l'axe hypothalamus-pituitaire-gonadique (HPG) à

plusieurs niveaux grâce à ses effets déterminants sur l'action des hormones suivants : GTH I et GTH II et leurs effets sur la structure de ces hormones. Une augmentation de la température a un effet inhibiteur qui résulte d'un changement de conformation dans les protéines au niveau des hormones (FSH, LH, enzyme clé de synthèse des stéroïdes) et une tendance à l'augmentation des hormones stéroïdiennes gonadiques (Van der Kraak et Pankhurst 1997). Pankhurst et al., 1996 qui ont travaillé sur l'effet de la température sur la reproduction chez la truite arc-en-ciel ont montré qu'une augmentation de température en automne a un effet néfaste sur l'ovulation ou sur la fécondité, la production d'ovules et la fertilité, mais sans pourtant affecter les stéroïdes plasmatiques qui sont responsables de la vitellogenèse. Cela suppose que la température agit seulement sur la maturation finale et sur l'ovulation plutôt que sur la vitellogenèse chez cette espèce. La ponte, chez la majorité des espèces d'eau froide (marines ou d'eau douces) se réalise quand la température atteint un certain seuil précis, mais elle influence peu la période de ponte en milieu naturel chez les espèces tropicales à cause d'une fluctuation mineure de la température. Chaque espèce a son propre seuil thermique de ponte (Tab. 4), en rapport avec la période de l'année dans laquelle se déroule la reproduction. Pour les poissons matures, la température peut être considérée comme un facteur environnemental secondaire pour les espèces tempérées par rapport à la photopériode (Pankhurst et Porter, 2003) dans le contexte de la saisonnalité de reproduction, mais son rôle est extrêmement important pour la synchronisation de la dernière phase de maturation des ovocytes.

Par exemple Shimizu (2003), a montré que la température influence différemment le cycle thermique annuel ou la fraie de *Fundulus heteroclitus*. Une augmentation de la température printanière est primordiale pour la maturation des géniteurs au printemps et au début de l'été par contre cette même élévation augmente la durée de la maturation et de l'ovulation chez les espèces qui fraient en automne (Pankhurst et King, 2010). Des études qui ont été réalisées sur la qualité du sperme chez les salmonidés, les cyprinidés et les esturgeons ont montré que la motilité, la vitesse de fécondation, la capacité de fécondation ainsi que la durée de la période de motilité est grandement influencées par la température du milieu d'essai (Mohammad et Cosson, 2005). Ce même constat a été observé chez le tilapia de Nil (*Oreochromis niloticus*), la période de motilité des

spermatozoïdes varie de 900 s à 15 °C à 500 s à 45 °C (Dzyuba et al., 2019) et de 5 min à 5 °C à 25 s à 25 °C chez le *Samo trutta* (Lahnsteiner et Mansour, 2012).

Lors de la reproduction artificielle des poissons la température influence la durée de la période entre l'injection de l'hormone maturante et la ponte (Fig.6). La température a des effets aussi sur le développement des ectothermes pendant l'embryogenèse. Des auteurs ont montré que le rythme de développement embryonnaire de *Genus leuciscus* dans une fourchette de température allant de 4.5 °C à 29.0 °C (Kupren et al., 2008), augmente avec l'augmentation de la température. Une autre étude similaire sur le saumon atlantique (Finstad et Jonsson, 2012) a montré ce même résultat. De plus, toute augmentation de la température en dehors de de gamme de tolérance provoque une augmentation du taux de mortalité (Barron et al., 2012) des larves de poissons pendant le sevrage ou pendant la phase d'alimentation exogène.

Tableau 4: Seuils de température de ponte de quelques espèces de poissons.

Espèces	Seuil de température de ponte (°C)	Références
<i>Anguilla anguilla</i>	18,5	Teletchea et al., 2009a
<i>Barbus barbus</i>	15,5	
<i>Carassius auratus</i>	18-20	Mélard, 2019
<i>Carassius carassius</i>	20	Teletchea et al., 2009a
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	22,5	
<i>Exox lucius</i>	8-15	Bruslé et Quingnard, 2001 ; Tissot et Souchon, 2010
<i>Gadus morhua</i>	4-5	Mélard, 2019

<i>Gobio bobio</i>	16,5	Teletchea., 2009a
<i>Lepomis gibbosus</i>	22,5	
<i>Oreochromis niloticus</i>	24	FAO, 2009 ; Mélard, 2019
<i>Perca fluviatilis</i>	12-13	Mélard, 2019
<i>Salmo salar</i>	6,5	Teletchea et al., 2009a
<i>Salmo trutta</i>	7,5	
<i>Sander lucioperca</i>	13,5	Bruslé et Quingnard, 2001 ; Teletchea et al., 2009a
<i>Thymallus Thymallus</i>	6,5	Teletchea et al., 2009a

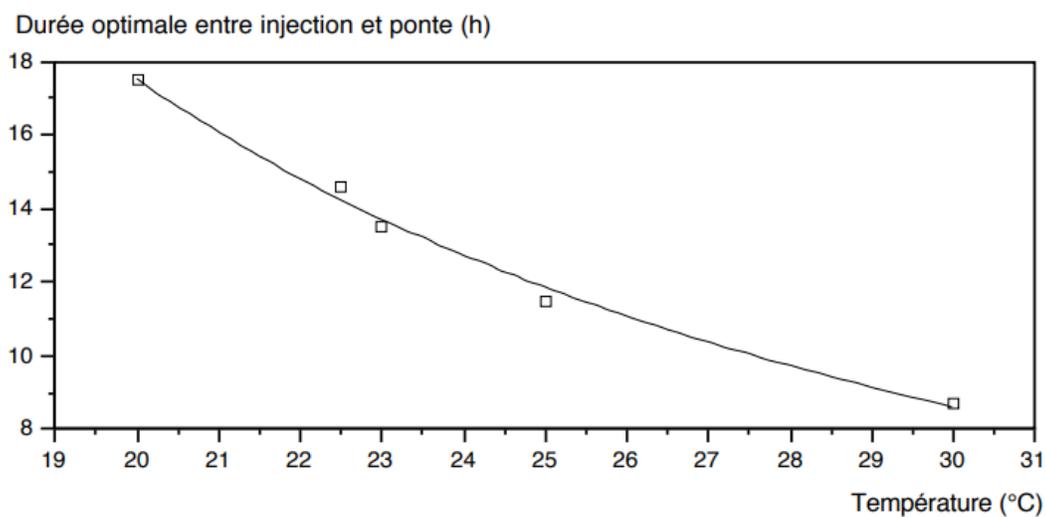


Figure 6: Relation entre la température de l'eau et la durée de la période d'extraction des œufs après la dernière injection hormonale chez le (*Clarias gariepinus*) (Mélard ,2019).

6- Effet de la température sur l'incubation des œufs

La température est l'une des variables environnementales les plus déterminantes pour le développement embryonnaire des œufs de poissons (Kamler, 2002). L'augmentation de la température pendant l'incubation des œufs influence la taille (Fig.7) et la précocité d'éclosion des larves de poissons (Blaxter, 2003). Des études sur l'effet de la température sur la durée d'incubation des œufs de 65 espèces de poissons d'eau douce (Teletchea, 2009b) ont montré qu'il existe une relation de type exponentiel entre la température et la durée d'incubation. Cette même observation a été faite sur des œufs de *Salmo trutta* (Realis-Doyelle et al., 2016) (Fig.8).

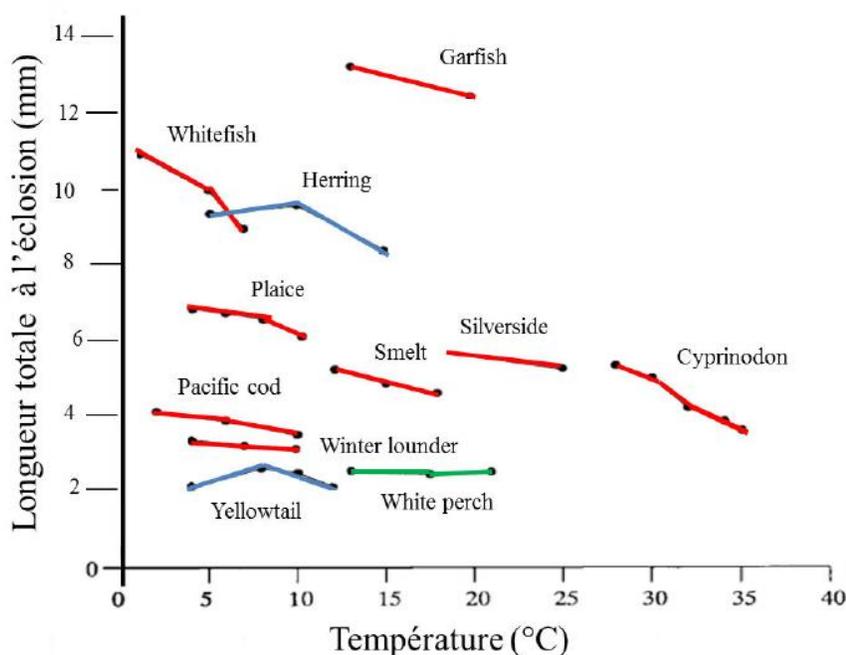


Figure 7: Effet de la température d'incubation sur la taille des larves. En rouge, diminution de la taille avec l'augmentation de la température. En vert, espèces dont la taille reste constante avec l'augmentation de la température. En bleu, espèces dont la taille augmente puis diminue avec l'augmentation de la température (Blaxter, 1992).

Cette précocité d'éclosion des œufs pourrait être liée à l'augmentation de la vitesse de la division cellulaire par la température, tout en réduisant le temps entre chaque stade physiologique de développement de l'embryon. Par exemple, Johnson et Mc Lay (1997),

ont montré cet effet de l'augmentation de la température pendant l'incubation des œufs sur les larves de saumon. Cette précocité d'éclosion des œufs provoque l'apparition d'un système nerveux moins développé chez les larves du colin d'Alaska (*Theragra chalcogramma*) que celles qui éclosent tardivement à cause d'une accélération de la respiration et du métabolisme des embryons (Porter et Bailey, 2007). Ce retard développement aura une conséquence sur la vitesse de nage ou de fuite des larves.

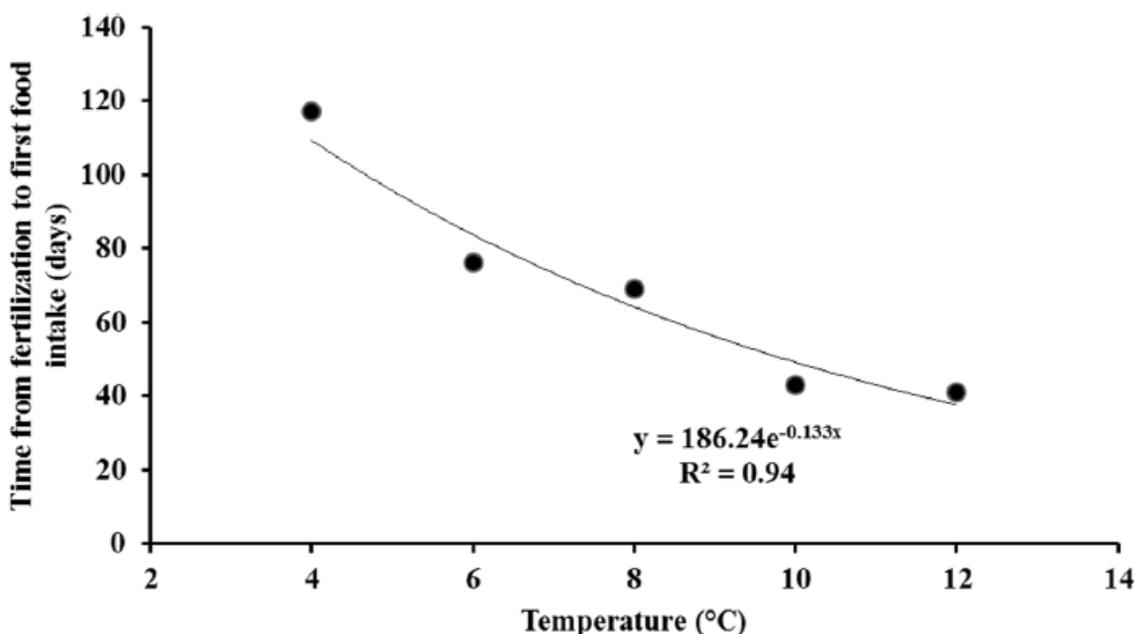


Figure 8: Effet de la température (4 °C à 12 °C) sur le temps de développement des embryons de *Salmo trutta* entre la fécondation et la première prise d'aliment. Chaque point représente une valeur de température (Realis-Doyelle et al., 2016).

Le taux d'éclosion diminue avec l'augmentation de la température en dehors de la gamme optimale. Des malformations larvaires (localisées au niveau de la colonne vertébrale) ou la mort des œufs peuvent survenir suite à une élévation de la température pendant l'incubation. Chez la truite commune, Lahnsteiner et Mansou (2012) ont montré que le taux de survie des larves de *Salmo trutta* diminue de 80% à 7 °C à 21 % à 13 °C. Différents types de malformations ont été observées chez des larves de *Salmo trutta* élevées à des températures élevées et basses (Lahnsteiner, 2012) (Fig. 8). Pour des températures variant de 6 °C à 11 °C pendant l'incubation des œufs de *Gadus morhua*

(Fritzsimmions et Perutz, 2006), quatre types de malformations ont été observées tels que : la cyphose, la lordose, la scoliose et la courbure vertébrale sévère. La température ainsi que le nombre de degrés jours d'incubation des œufs sont différentes (Teletchea et al., 2009b) entre les espèces de poissons comme, on peut le voir dans le tableau 5.

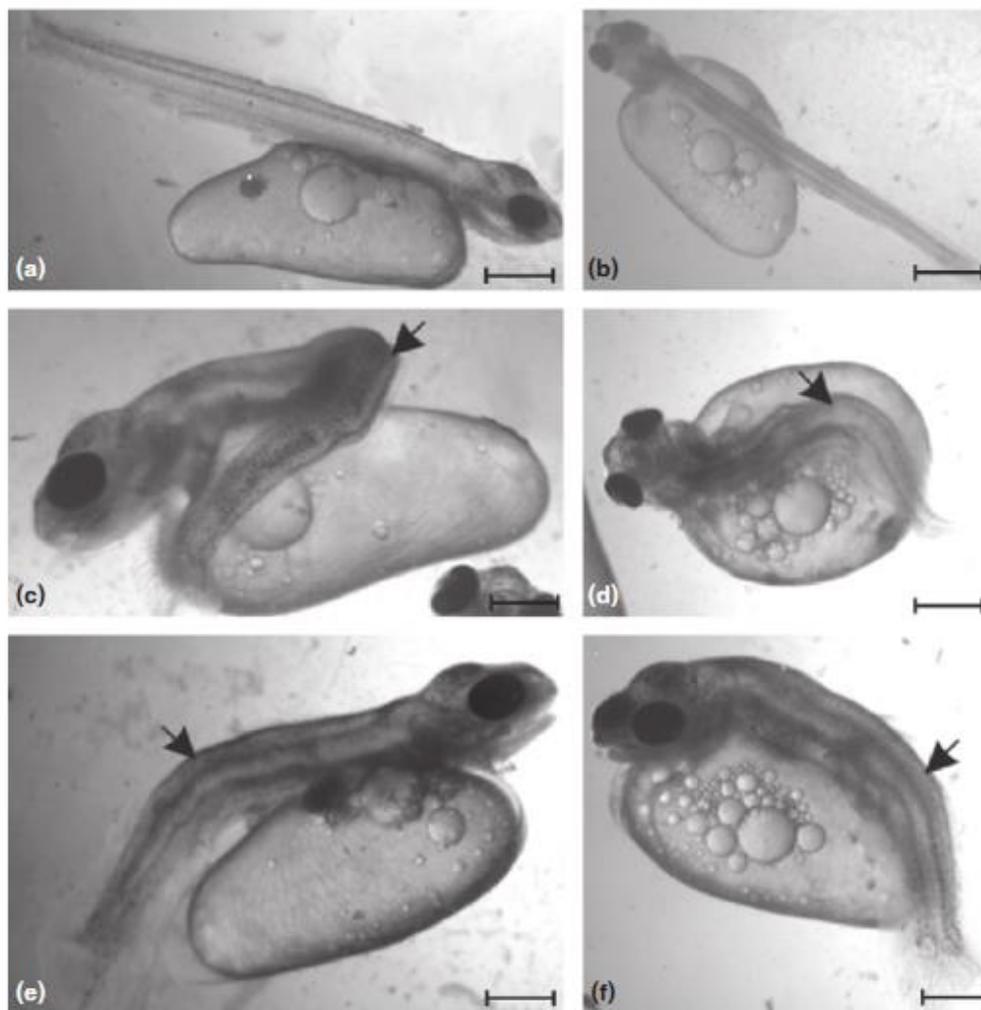


Figure 9: Malformations des larves de *Salmo trutta* incubées à différentes températures (9 °C, 11, °C, 13 °C). (a et b) : Développement normal des larves incubées à 9 °C, (c et d): Larves avec des malformations de la colonne vertébrale incubées à 11 °C, (e et f): larves à forte courbures vertébrales sur le plan verticale incubées à 13 °C (Lahnsteiner, 2012).

Tableau 5: Températures et nombre de degrés jours d'incubations des œufs de quelques espèces de poissons.

Espèces	Température (°C)	Degrés jours d'incubation	Références
<i>Abramis brama</i>	16,5	105	Teletcha et al., 2009a
<i>Anguilla anguilla</i>	20	47,5	
<i>Barbus Barbus</i>	17,5	97,5	
<i>Carassius auratus</i>	21,5	86	
<i>Clarias gariepinus</i>	27	28	Mélard, 2019
<i>Cyprinus carpio</i>	21	80	Teletcha et al., 2009a
<i>Esox lucius</i>	11,5	115	Dorier 1938 ; Teletcha et al., 2009a
<i>Lepomis gibossus</i>	22,5	70	Teletcha et al., 2009a
<i>Lota lota</i>	3	175	
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	9,5	355	
<i>Oreochromis niloticus</i>	25-30	112	Rana, 1990 ; Mélard, 2019
<i>Perca fluviatilis</i>	12,5	165	Teletcha et al., 2009a
<i>Salmo trutta</i>	7,5	455	
<i>Sander lucioperca</i>	14,5	115	
<i>Takifugu obscurus</i>	19-23	78	Yan et Chen, 2005
<i>Thymallus thymallus</i>	8,5	195	Teletcha et al., 2009a
<i>Tinca tinca</i>	2,5	62,5	

7- Effet de la température sur le sexe ratio

La détermination du sexe est le phénomène par lequel les espèces de poissons gonochoriques sont différenciées soit en mâle ou en femelle (XX/XY). Chez ces espèces, les mécanismes de la détermination du sexe peuvent être classés comme génotypique

(GSD), thermique (TSD) ou une combinaison des 2 (GSD+TSD) (Fig.10). Chez les espèces qui présentent un TSD, la température est le principal facteur environnemental affectant le sexe ratio. La température influence la différenciation sexuelle d'une espèce pendant une période relativement courte dite : période sensible. Pendant cette période, l'augmentation du taux de l'androgène au détriment de celui de l'œstrogène et la proportion entre ces deux hormones vont influencer la différenciation ovarienne gonadique soit en ovaires ou en testicules. Selon D'Cotta et al. (2001), la cascade endocrinienne qui est à la base de la différenciation sexuelle chez les tilapias est orientée par la température vers des individus à phénotypes mâles. Pendant cette phase de différenciation sexuelle, l'augmentation la température agit comme un inhibiteur de l'action des gènes (*cyp19 a1*, *foxl2*) de l'aromatase (Navarro-Martin et al., 2011 ; Dominique, 2019), l'enzyme qui catalyse la conversion de l'androgène en œstrogène, et régule l'expression des gènes (*dmrt*, *sox9*, *amh*) qui interviennent dans la voie mâle. Plusieurs études ont démontré une méthylation de l'ADN au niveau des cytosines qui est provoquée par la température lors de l'inversion sexuelle, notamment chez la sole à langue demi-lisse (*Cynoglossus semilaevis*) (Shao, 2014) et chez le tilapia de Nil (Piferrer, 2013).

Plusieurs études ont été réalisées sur l'effet d'une augmentation de la température sur le rapport sexe ratio chez les poissons pendant la phase de différenciation sexuelle chez le tilapia de Nil (*Oreochromis niloticus*) et chez le poisson chat africain (*Clarias gariepinus*). Ces auteurs ont montré un effet masculinisant chez le poisson chat africain exposé à une température élevée de 36 °C (Santi et al., 2017) pendant la phase de différenciation sexuelle avec la participation des facteurs génétiques mineurs. Rougeot et al. (2008) et Nivelles et al. (2019) ont montré ce même effet pendant cette même phase chez le tilapia de Nil (*Oreochromis niloticus*) exposé à des températures élevées de 36,5 °C et 36 °C.

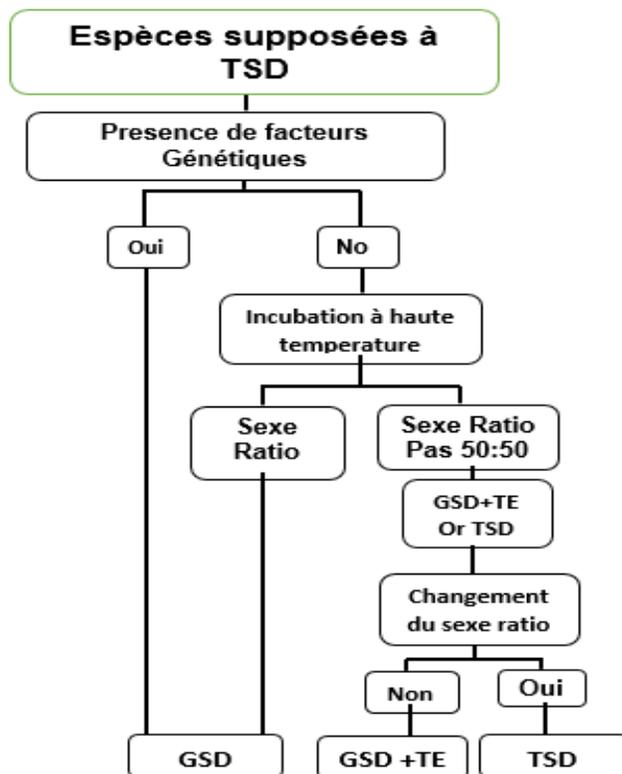


Figure 10: Critères utilisées pour décrire les mécanismes de détermination du sexe des poissons en fonction de la température (TSD), du génome (GSD) ainsi que de la combinaison des deux (TDD+GSD) (Ospina et Piferrer, 2008).

L'influence de la température pendant de la phase de différenciation sexuelle chez les poissons a donné lieu à trois types de réponses (Baroiller et D'cotta, 2001)

- 1- Le sexe-ratio est orienté vers des génotypes mâles (XY) avec l'augmentation de la température chez les espèces thermosensibles. Ex : tilapia bleu (*Oreochromis aureus*) (Desprez et Mélard, 1998). A l'inverse, il est orienté vers des génotypes femelles lorsque la température est faible. Ex : *Menidia menidia* (Conover et Heins, 1987)
- 2- Le sexe ratio est orienté vers des génotypes femelles (XX) seulement chez le bar (*Dicentrarchus labrax*) et le poisson chat américain (*Ictalurus punctatus*) qui ont respectivement des proportions de femelles qui n'ont jamais atteint une valeurs supérieure à 27% dans les conditions normales c'est-à-dire dans une fourchette

de température de 24-25 °C (Blazquez et al., 1998) et 63% de femelles lorsque les alevins sont exposés à une température élevée de 34 °C (Patino et al., 1996). Pour des températures intermédiaires ou faibles, il n'y a pas d'effet sur le sexe ratio qui reste proche de 50 : 50

- 3- Le sexe ratio reste inchangé avec des individus mâles dans les limites du preferendum thermique. Ex. Plie Japonaise (*Paralichthys olivaceus*) (Yamamoto 1999), l'unique espèce connue à date.

8-Température et bien-être des poissons

Le bien-être des espèces de poissons en aquaculture devient une préoccupation croissante et a mis en évidence la nécessité d'une bonne compréhension de l'état cognitif des poissons et leur capacité à éprouver des émotions négatives comme la douleur et la peur. La capacité cognitive et émotionnelle chez les poissons varie non seulement entre les poissons d'une même espèce mais aussi entre les différents groupes de poissons. Le bien-être des poissons est une question d'actualité et qui interpelle l'ensemble de la société que ce soit les consommateurs, les aquaculteurs et la communauté scientifique. Selon Rose (2002), malgré la différence entre le système nerveux des mammifères et celui des poissons, on voit que les poissons réagissent à des stimuli nocifs de manière robuste, inconsciente, neuroendocrine et physiologique. L'uniformité et la complexité des émotions sont moins nombreuses (Panskepp, 2003) chez les animaux non humains, mais il est prouvé que l'émotion fait partie intégrante du comportement des animaux.

8.1- Réponses physiologiques des poissons face à un stress thermique

Un déplacement de la température de l'eau en dehors de la plage de tolérance thermique provoque des réactions non spécifiques ou un stress thermique chez les poissons. D'après Gandar et al. (2015), tous les organismes qui se trouvent en présence d'un agent stressant émettent des réponses adaptatives coordonnées qui sont endocriniennes, cellulaires, moléculaires, physiologiques et comportementales, leur permettant de fuir ou de résister au stress. Selon Selye (1973), le stress est défini comme un mécanisme de réponse de l'organisme à toutes les demandes qui lui seront faites ou une cascade de réponses adaptatives face à un agent stressant (Barton, 2002). Le signal stressant est

décelé par l'animal par ses sens à l'aide de récepteurs périphériques. Il subit une transmission périphérique par le biais du thalamus et du striatum puis est intégré au niveau central dans la partie postéro dorsale du télencéphale : on parle d'axe thalamo-striato-cortical (Delfosse, 2017). Le thalamus et le striatum sont des structures du cerveau qui sont impliqués dans les mouvements volontaires. Si le signal est perçu comme stressant et l'axe hypothalamo-hypophyso-interrenals est activé et provoque la libération de cortisol et de l'adrénaline. Cette réponse neuroendocrinienne représente la réponse primaire. La réponse primaire va engendrer une réponse secondaire qui est à la base de la modification physiologique du poisson. Ensuite, la réponse tertiaire pour lutter contre les effets chroniques du stress qui ont des répercussions sur la croissance, la reproduction et l'immunocompétence du poisson. Ces réponses sont réparties en trois phases qui sont : la phase d'alarme, la phase de résistance et la phase d'épuisement.

Ainsi, chez les poissons, comme pour la plupart des organismes, les HSPs interviennent lors d'un stress thermique (Iwama et al., 2004) lorsqu'ils sont exposés à des températures élevées pour la protection cellulaire contre des effets potentiellement dommageables. Les HSPs sont un groupe de protéines de réponse au choc thermique. Parmi les familles HSPs, celles des HSP90 jouent un rôle clé dans la maturation et la stabilisation des protéines cellulaires face un choc thermique (Whittesell et al., 2003). Une augmentation significative des protéines HSP90 a été observée dans les membranes et les organites du foie (Rendell et al., 2006) des juvéniles d'*Oncorhynchus mykiss*, lors d'une récupération après un choc thermique. Selon Chrousos (1998), lorsque le stress perdure dans le temps ou son intensité augmente, les réponses adaptatives que l'organisme va apporter peuvent être mal adaptées et entraînent des effets délétères pour l'organisme ou une détresse.

9-Personnalité des poissons et température

Dans le temps, la question d'émotion chez l'espèce animale non humaine était considérée comme un sujet tabou pour les scientifiques. En psychologie, on décrit le système émotionnel, comme tous obstacles directs qui agissent collectivement sur la prise de décision et des procédures allant de la perception au comportement. Généralement, les émotions sont des états psychologiques qui prennent naissance à

partir de l'expérience de plusieurs événements soit pour récompenser ou pour punir (Rolls, 2007).

Autrement, lorsqu'on est dans une situation difficile ou dangereuse, la peur peut faire son apparition. Du point de vue psychologique, la récompense c'est quelque chose que nous sommes disposés à faire tandis que la punition, symbolise une chose que nous cherchons à éviter. D'après Darwins (2001), dans le règne animal, les espèces ont la capacité d'identifier les expériences positives et à éviter celles qui sont négatives. C'est une adaptation de base qui permet à un animal de bien connaître son environnement pour qu'il puisse arriver à s'adapter convenablement. Un animal qui n'arrive pas à faire la distinction entre une expérience positive et négative dans son environnement a une durée de vie hypothécaire.

Selon Wilson et al (1993), le concept de personnalité animale ou de tempérament (Réale et al., 2010), est l'ensemble de différences comportementales constantes entre les individus d'une même population. La personnalité d'un individu est en relation avec le choix de son habitat, sa charge microbienne sa répartition dans l'espace, ses stratégies de communication ou ses relations sociales (Botero et al., 2010). Ce concept ne traduit pas un comportement stable, les individus peuvent apporter une modification de leur comportement, mais la différence entre les différents groupes reste stable entre eux au sein d'une population (Réale et al., 2010). Il existe des individus qui expriment une agressivité plus élevée que d'autres pour des contextes différents (alimentaire, reproductifs), même si le niveau de cette agressivité peut varier d'une situation à une autre.

L'existence des traits a été décrite chez un grand nombre d'êtres vivant (les mammifères, les oiseaux, les poissons, les reptiles, les amphibiens et les arthropodes). Au sein d'une population la personnalité d'un groupe d'individus peut influencer leur survie et leur succès reproducteur et peut se transmettre à la génération future (Kortel et al., 2005). La personnalité des poissons, qui sont des ectothermes, se détermine par leur positionnement dans un gradient thermique. Ce positionnement est possible grâce à une migration de l'individu (Bicego et al., 2007), il consomme moins d'énergie qu'une

thermorégulation autonome qui est coûteuse en matière d'énergie. L'élément qui est à la base de la personnalité des poissons est la température. Rey et al. (2015) et Cerquiera et al. (2016) ont travaillé sur la personnalité des poissons dans un gradient thermique ont pu démontrer trois types de personnalités (Tab. 6).

Tableau 6: Types de personnalités décrites chez les poissons.

Personnalités	Caractéristiques	Références
Proactifs	Ils sont généralement plus agressifs, aiment prendre des risques, ont une préférence thermique élevée. Ils sont prédisposés pour la routine comportementale et ils peuvent être plus adaptés pour des environnements stables et prévisibles et ils présentent une faible production de corticostéroïdes face au stress.	Rey et al., 2015 ; Millot et al., 2009 ; Cerquiera et al., 2016 ; Øverli et al., 2007
Réactifs	Ils sont craintifs, très peu prédisposés pour la routine comportementale, ont une préférence thermique moyennement froide, plus flexibles et présentent une forte production de corticostéroïdes face au stress.	
Naïfs	Ils sont l'inverse des proactifs, se positionnent seulement dans leur optimum thermique	

D'après Biro et Dingemanse (2009), les poissons proactifs ou agressifs sont plus faciles à capturer et que les autres personnalités. Ce constat a été observé chez les proactifs

car, ils sont des explorateurs rapides (Milot et al., 2009). En outre, sur le plan physiologique, les proactifs se distinguent des autres par une faible réponse des systèmes monoaminergiques ainsi qu'une faible réponse de l'axe hypothalamo-hypophysaire-interrenal (HHI) (Øverli et al., 2007) face à une situation stressante. Les poissons naïfs réduisent leurs dépenses énergétiques pour l'entretien et allouent beaucoup plus d'énergie pour la croissance. Cette observation chez les naïfs résulte de sa préférence thermique inférieure à celle des autres personnalités ainsi que son comportement non explorateur. En outre, ils dépensent moins d'énergie pour la locomotion, car ils bougent moins dans un gradient thermique. Pour Ashley (2006), les personnalités des individus peuvent être la résultante d'une sélection naturelle.

Les traits de personnalités et de la température influencent le positionnement des poissons dans un continuum thermique. Par exemple, Cerquiera et al. (2016) et Nivelles et al. (2019) ont montrés que, des juvéniles de tilapia (*Oreochromis niloticus*) se positionnent en fonction de leur température de préférence et de leur capacité à prendre des risques (personnalité). Rey et al. (2015) ont montré, qu'il y a des différences significatives de préférence thermique entre des individus de poissons zèbres en fonction de leur personnalité. La personnalité des poissons pourrait influencer le sexe ratio des proactifs, car des juvéniles indifférenciées de tilapia (*Oreochromis niloticus*) et de *Clarias gariepinus* se déplacent vers des zones à hautes température dans un continuum thermique (Santi et al., 2017 ; Nivelles et al., 2019).

10- Fièvre comportementale des poissons

La fièvre est un mécanisme de défense caractérisé par une élévation de la température corporelle supérieure à la normale dans le but de produire une réaction de défense contre les infections par des microorganismes pathogènes (IUPS, 2003). Selon Evans et al. (2015), les maladies infectieuses et inflammatoires sont à la base de ce symptôme cardinal. Cette augmentation de la température corporelle, a un effet positif, en augmentant l'efficacité des mécanismes immunitaires innés et permet une limitation de la réplication des agents infectieux envahissants. Cet effet positif est possible chez des animaux infectés par une bactérie grâce à l'activation et à l'activité bactériolytique des

neutrophiles (Takada et al., 2000 ; Ostberg et al., 2005) et l'augmentation de son nombre dans le sang (Capitano et al., 2012).

Chez certaines espèces de poissons, on constate une augmentation de leur température corporelle au-delà de leur préférence thermique suite à une réaction contre une infection ou une pyrogène exogène. Les pyrogènes exogènes sont des micro-organismes pathogènes qui lorsqu'ils pénètrent à l'intérieur d'un organisme pluricellulaire, provoquent de la fièvre (UIPS, 2003). Ce phénomène est possible chez les poissons grâce à une migration transitoire de l'animal vers un endroit plus chaud que leur préférence thermique (Rakus et al., 2017). D'après Boltana et al. (2013), les poissons qui n'ont pas de choix thermique ne peuvent pas exprimer une réponse fébrile et ont une diminution de leur taux survie en cas d'infection virale. Chez les ectothermes comme les poissons, la fièvre comportementale est stimulée par des signalisations qui proviennent du cerveau périphérique par des médiateurs tels que : la prostaglandine et les cytokines qui visent la zone préoptique (POA) du système nerveux central (fig.11).

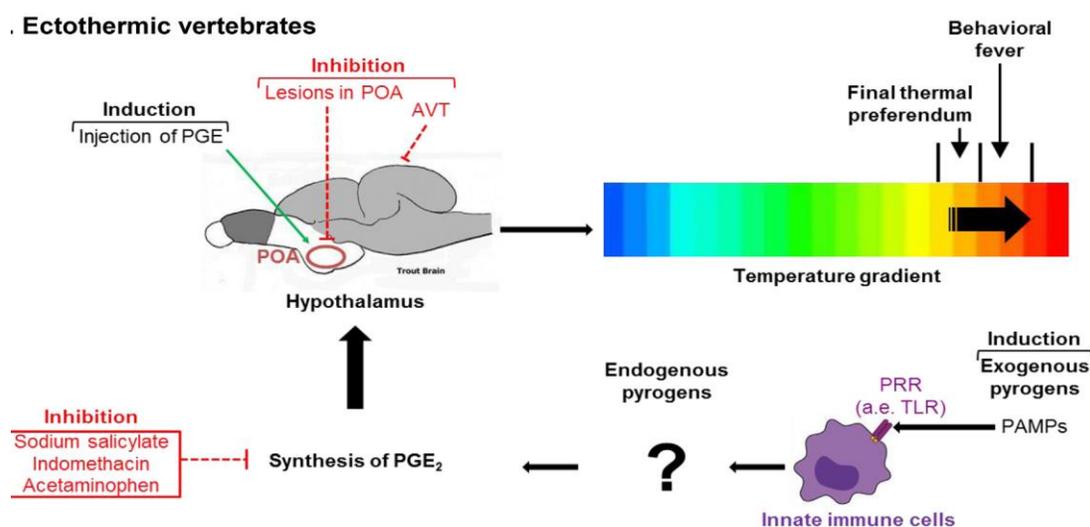


Figure 11: Étapes de la réponse fébrile des poissons pour lutter contre un pyrogènes exogène (Rakus et al., 2017a). Ce schéma permet de voir la façon dont la fièvre comportementale se produit chez les poissons lors d'une infection par un pyrogène

exogène qui provoque leur déplacement vers une température supérieure à leur *preferendum* thermique.

10.1- Pyrogènes exogènes

La fièvre émotionnelle ou comportementale est généralement induite par un pyrogène exogène chez les poissons. Il existe une panoplie de pyrogènes exogènes qui sont à la base de cette fièvre tels que les catégories bactéries gram négatif et positif les champignons (Murphy et al., 2011), des ectoparasites (Mahommed et al., 2016), les ARN viraux ou les virus (Boltana et al., 2013) et lipopolysaccharides bactériens (Grans et al., 2012), qui vont mobiliser un ensemble de pyrogènes endogènes. Ces pyrogènes endogènes vont migrer vers le cerveau pour atteindre le système préoptique hypothalamique, soit par transport actif ou par diffusion. Leur présence au niveau du cerveau, induit la synthèse de prostaglandines (Netea et al., 2000), qui sont des médiateurs centraux des agents infectieux conduisant à la fièvre comportementale ou émotionnelle des poissons.

10.2- Pyrogènes endogènes

Ils sont des polypeptides thermolabiles qui induisent la fièvre comportementale chez les organismes pluricellulaires. Leur production est assurée par des pyrogènes exogènes ainsi que par une gamme d'agents pathogènes endogènes. (UIPS, 2003). Plusieurs études ont démontré que les cytokines comme l'interleukine 1β (IL- 1β), IL6, le facteur de nécrose tumorale α (TNF- α) et les interférons (Diranello, 1999 ; Netea et al., 2000) agissent comme des pyrogènes endogènes. On constate une suppression de la fièvre comportementale suite à une injection des anti-TNF- α (Rakus et al., 2017b), en neutralisant les anticorps, provoque une diminution de la survie chez des carpes qui ont été infectées par l'herpesvirus 3 de la carpe. Ce qui implique que les pyrogènes endogènes sont indispensables pour la synthèse des médiateurs des agents infectieux, conduisant à la fièvre comportementale des poissons.

La fièvre comportementale ou émotionnelle est une réaction contre les microorganismes pathogènes caractérisée par une augmentation de la température corporelle. La réponse immunitaire chez les ectothermes peut subir une variation (Zimmerman et al., 2010) sous

l'effet de plusieurs facteurs abiotiques et biotiques comme l'âge. Plusieurs auteurs ont pu démontrer la réponse fébrile de plusieurs espèces de poissons (Tab.7) pour combattre un agent pathogène. Il a été démontré chez le tilapia de Nil que tous les individus proactifs et réactifs présentaient une réponse fébrile pour lutter contre une infection au *Streptococcus inae* après 24 h post-infection (Cerqueira et al., 2016).

Tableau 7: Exemples de quelques espèces de poissons qui présentent une réponse fébrile face à une pathologie.

Espèces	Pathologies	Températures (°C)	Références
<i>Carassuis auratus</i>	<i>Salmonella typhosa</i>	37	Cabanac et Laberge, 1998
<i>Cyprinus carpio</i>	Herpèsvirus 3 des cyprinidés	32	Rakus et al., 2017b
<i>Danio rerio</i>	ARN viraux (synthétiques)	29,4	Boltana et al., 2013
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Lypopolysaccharide bactériens	14,9	Grans et al., 2012
<i>Oreochromis niloticus</i>	<i>Streptococcus inae</i>	32,9	Cerqueira et al., 2016
<i>Poecilia reticulata</i>	<i>Gyrodactylus turnbulli</i>	32	Mohammed et al., 2016

11- Endothermie chez les vertébré ectothermes (poissons)

L'endothermie, se définit comme la capacité que possèdent les animaux à sang chaud à maintenir leur température corporelle grâce à une production d'énergie interne. Pourtant les ectothermes (les poissons, les reptiles, etc), ce sont des organismes qui ont une température proche de celle de l'environnement dans lequel ils vivent. De ce fait, Ils

régulent leur température interne par thermorégulation, c'est -à- dire, ils possèdent des caractéristiques qui contribuent à réduire les pertes de chaleur par la conduction (Neil et al., 1976). En effet, il existe des espèces de poissons marines qui arrivent à faire la thermogenèse endogène (Tab. 8). Ces espèces conservent de l'énergie métabolique à contre-courant au niveau des muscles rouges ce qui provoque une élévation de la température de ces muscles. Cette réduction du taux de perte de la chaleur dans l'environnement par conduction thermique représente un processus important pour la rétention ou la conservation de l'énergie métabolique (Neil et al., 1976). Ce phénomène permet aux espèces qui font de l'endothermie, de migrer dans des eaux ayant une température inférieure à leur preferendum thermique, grâce à une élévation de la température au niveau des organes critiques tels que : le cerveau et les yeux ainsi que une stabilisation de la température des tissus face à une évolution de la température ambiante (Neil et al., 1996 ; Weng et Block, 2004). De plus, ce phénomène leur confère des avantages en tant que prédateurs pélagiques car il leur permet de faire des migrations à longue distance verticalement et de chasser en dehors de leur plage de tolérance thermique. Brill et al. (1996), ont dit que l'endothermie permet aussi une augmentation des taux de croissance somatique et gonadique.

Tableau 8: Exemple de quelques espèces de poissons à endothermie facultatives ou régionales.

Espèces	Nom Scientifiques	Familles	Références
Maquereau	<i>Scomber Scombrus</i>	Scombridae	Dickson et Gaham, 2004
Marlins	<i>Tetrapterus belone</i>	Istiophoridae	
Oprah	<i>Lampris guttaris</i>	Lamprididae	Wegner et al., 2015
Requins lamnides	<i>Alopias spp</i>	Lamnidae	Bernal et al., 2005
Thon	<i>Thunnus sp</i>	Scombridae	Block et Finnety 1994

12- Conclusion

Compte tenu de l'importance de la température pour les espèces ectothermes comme les poissons, cette revue bibliographique a pour but de faire une synthèse des effets de la température sur les poissons. Ainsi, l'ensemble des travaux ici résumés sur l'effet de la température sur le cycle de vie des poissons ont montré qu'elle affecte plusieurs fonctions biologiques au cours de leur cycle de vie (Fig. 12). Toute variation de la température en dehors de la gamme de tolérance d'une espèce de poisson va affecter plusieurs processus biologiques importants de son cycle de vie : la croissance et la reproduction, le sexe ratio chez les espèces sensibles, le système immunitaire ainsi que la personnalité des poissons est déterminée en fonction de leur capacité à prendre des risques dans un gradient thermique.

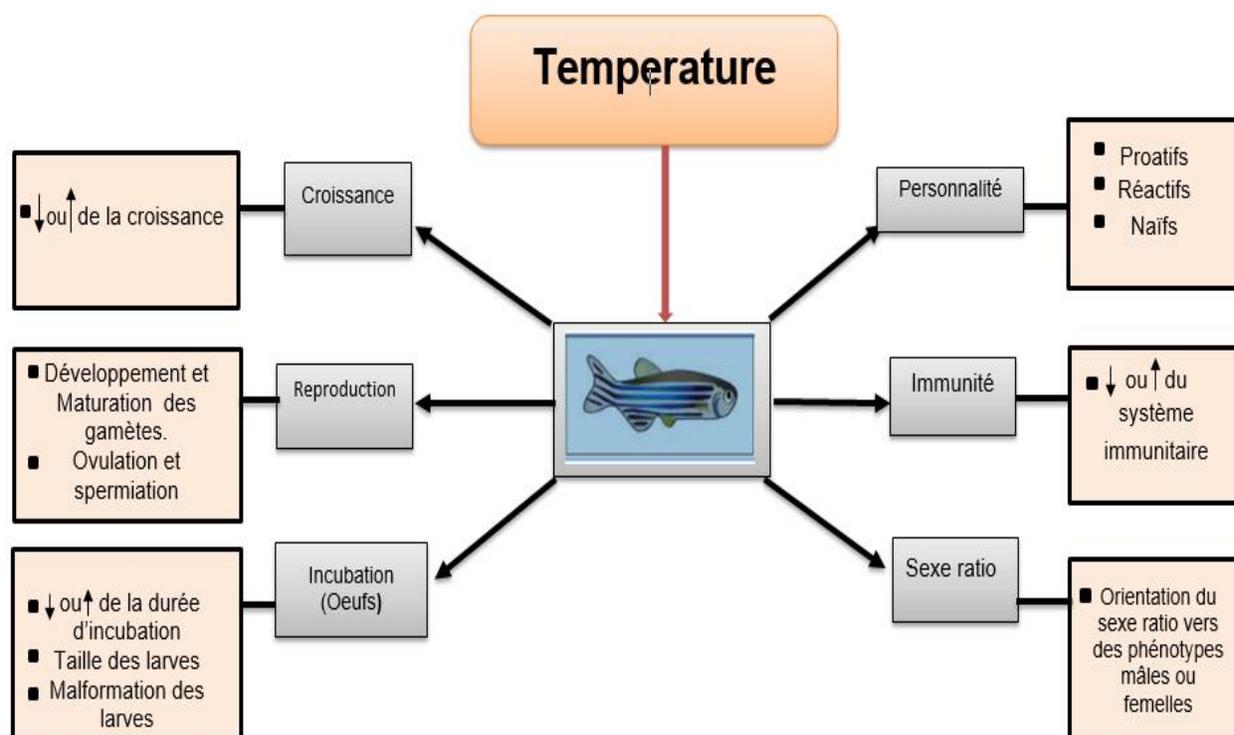


Figure 12: Schéma récapitulatif de la relation entre la température et les différentes phases du cycle de vie des poissons.

Le réchauffement climatique qui est l'augmentation de la température moyenne à l'échelle du globe terrestre pourrait avoir des effets directs et indirects sur le cycle de vie des espèces ectothermes comme les poissons. Les dernières prévisions concernant le réchauffement climatique montrent que l'augmentation de la température à la surface du globe terrestre devrait se poursuivre au cours des prochaines décennies. Cette augmentation pourrait varier en moyenne de 0,3 °C à 4,8 °C et représente une menace pour le régime thermique des écosystèmes aquatiques marins et d'eau douce, ce qui implique que les poissons pourraient se trouver dans une gamme de température différente de leur tolérance thermique. Les résultats de ce travail pourraient contribuer à la compréhension des impacts hypothétiques du réchauffement climatique sur la faune piscicole d'eau douce et marine et ses effets potentiels sur le comportement thermorégulateur des poissons.

REFERENCES

- Abram Q.H., Dixon B., Katzenback B.A., 2007. Impacts of low temperature in the teleost. *Immun. System. Biol.*, 6: 1-15.
- Anderson P.S., Buchmann K., 1998. Temperature dependent population growth of *gyrodactylus derjavni* on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Helmint.*, 72: 9-14.
- Arnason T., Björnsson B., Steinarsson A., Oddgeirsson M., 2009. Effects of temperature and body weight on growth rate and feed conversion ratio in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquacult.*, 295. No 4: 218-225.
- Ashley Paul J., 2006. Fish welfare: Current issues in aquaculture, applied animal. *Behav. Sc.*, 104: 199-235.
- Baras E., Mpo'n'tcha A., Driouch H., Prignon C., Mélard C., 2002. Ontogenetic variations of thermal optimum for growth and its implication on thermolabile sex determination in blue tilapia. *J. Fish Biol.*, 61. No 3: 645-660.
- Baras E., Raynaud T., Slembrouck J., Caruso D., Cochet C., Legendre M., 2001. 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). *Aquacut. Res.*, 42: 260-276.
- Baroiller J-F., D'Cotta H., 2001. Environment and sex determination in farmed fish. *Comp. Biochem. Physiol. Part C.*, 130: 399-409.
- Barron J., Jensen N., Anders P., Egan J., Irelan S., Cain K., 2012. Effect of temperature on the intensive culture performance of larval and juvenile north American burbot (*Lota lota maculosa*). *Aquacult.*, 365: 65-73.
- Barton B.A., 2002. Stress in fishes: a diversity of response with particular reference to change in circulating corticosteroids. *Integ. Comp. Biol.*, 42: 517-525.
- Becker J.A., Speare D.J., Dohoo I.R., 2006. Interaction of water temperature and challenge model on xenoma development rates for *Loma salmonae* (Microspora) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Fish Dis.*, 29:139-145.
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W., 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. *Envir. Biol. Fish*, 58: 237-275.

Beitinger T.L., Fritzpatrick C.L., 1979. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *Amer. Zool.*, 19: 319-327.

Bennet W.A., McCauley R.W., Beitinger T., 2011. Rates of Gain and loss of heat tolerance in channel catfish. *Transact. Amer. Fish. Societ.*, 127: 1051-1058.

Bernal D., Donley J.M., Shadwick R.E., Syme D.A., 2005. Mammal-like muscles power swimming in a cold- water shark. *Nat.*, 437: 1349-1352.

Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S., 2007. Physiology of temperature regulation: comparative aspects. *Comp. Biochem. Physiol.*, 147:616-639.

Biro P.A., and Dingemanse N.J., 2009. Sampling bias resulting from animal personality. *T. Ecol. Evol.*, 24: 66-67.

Blazquez M., Zanuy S., Carillo M., Piferrer F., 1998. Effects of rearing temperature on sex differentiation in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *J. Exp. Zool.*, 281: 207-216.

Blaxter J.H.S., 1992. The effect of temperature on larval fishes. *Neth. J. Zool.*, 42: 346-357.

Block B.A., Finnerty J.R., 1994. Endothermy in fishes: a phylogenetic analysis of constraint, predispositions, and selection pressures. *Envir. Biol. Fishes*, 40: 283-302.

Boltana S., Rey S., Roher N., Vargas R., Huerta M., Huntingford F.A., Goetz F.W., Moore J., Garcia-Valtanen P., Estepa A., Mackenzie S., 2013. Behavioural fever in is synergic signal amplifying the innate immune response. *Proc. R. Soc. B.*, 280: 1-10. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1381>.

Botero C.A., Pen I., Komdeur J., Weissing F.J., 2010. The evolution of individual variation communication strategies. *Evol.*, 64: 3123-3133. doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.01065x.

Brett J.R., 1952. Temperature tolerance in young pacific, *genus Oncorhynchus*. *J. fish. Res. Board Can.*, 9: 265-323.

Brett J.R., 1974. Tank experiments on the culture of pan-size sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) using environmental control. *Aquacult.*, 4: 341-352.

Brill R.W., 1996. Selective advantages conferred by high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 113: 3-15.

Britz P.J., Hecth T., 1987. Temperature preference and optimum temperature for growth of African sharptooth catfish (*Clarias gariepinus*) larvae and post-larvae. *Aquacult.*, 63: 205-214.

Bruslé J., Quingnard J.P., 2001. *Biologie des poissons d'eau douce européens*. Éditions Tec et Doc. Paris. Pp 14, 37.

Buckley L.B., Hurlbert A.H., Jetz W., 2012. Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. *Glob. Ecol. Biogeog.*, 21: 873-885.

Buisson L., Thuiller W., Lek S., Lim P., Grenouillet G., 2008. Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Glob. Chang. Biol.*, 14: 2232-2248.

Cabanac M., Laberge F., 1998. Fever in goldfish is induced by pyrogens but not by handling. *Physiol. Behav.*, 63: 377-379. doi:10.1016/S0031-9384(97)00444-7.

Capitano M.L., Nemeth M.J., Mace T.A., Salisbury-Ruf C., Segal B.H., McCarthy P.L., Repasky E.A., 2012. Elevating body temperature enhances hematopoiesis and neutrophil recovery after total body irradiation in IL-1-, IL-17-, and G-CSF-dependent manner. *Blood*, 120: 2600-2609.

Cerquiera M., Rey S., Silva T., Featherstone Z., Crumlish M., Mackenzie S., 2016. Thermal preference predicts animal personality in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *J. Anim. Ecol.*, 85: 1389-1400.

Chrousos G.P., 1998. Stressors, stress, and neuroendocrine integration of the adaptive response. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 851:311-335.

Clifton-Hardley R.S., Richards R.S., Buke D., 1986. Proliferative kidney disease (PKD) in rainbow (*Salmo gairdneri*): further observations on the effects of water temperature. *Aquacult.*, 55: 165-171.

Comte L., Buisson L., Daufresne M., Grenouillet G., 2012. Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: observed and predicted trends. *Freshw. Biol.*, 58: 625-639.

Conover D.O., Heins S.W., 1987. The environmental and genetic component of sex- ratio in *Medinia medinia*. *Copeia* 3: 732-743.

Davies W.D., 1973. Rates of temperature acclimation for hatchery reared striped bass fry and fingerlings. *Prog. Fish-Cult.*, 35: 214- 217.

Darwall W.R.T., Smith K., Allen D., Seddon M., McGregor Reid G., Clausnitzer V., Kalkman V., 2009. Freshwater biodiversity: a hidden resource under threat. *Wildlife in the Changing World (An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened species)*. Pp 35-53.

Darwins M.S., 2001. Who needs consciousness? *Anim. Welf.*, 10: 19- 29.

D'Cotta H., Fostier A., Guigen Y., Govoroun M., Baroiller J-F., 2001. Aromatase plays a key role during normal and temperature induced-sex differentiation of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Mol. Reprod. Dev.*, 59.No 3: 265-276.

Delfosse M.C., 2017. Méthode d'évaluation et de contrôlé du stress chez les salmonidés d'élevage : implication sanitaire, zootechniques et environnementales. Doctorat Université de Toulouse. Chapitre 2. Pp 55.

Desprez D., Mélard C., 1998. Effect of ambient water temperature on sex determinism in the blue tilapia (*Oreochromis aureus*). *Aquacult.*, 162: 79-84.

Dickson K.A., Gaham B.J., 2004. Evolution and Consequences of Endothermy in Fishes. *Physiol. Biochem. Zool.*, 77. No 6: 998-1018.

Dinarello C.A., 1999. Cytokines as endogenous pyrogens. *J. Infect. Dis.*, 179: 294-304.

Dominguez R., Takemura A., Tsuchiya M., Nakamura S., 2004. Impact of different environmental factors on the circulating immunoglobulin levels in the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquacult.*, 241: 491-500.

Dominique G., 2019. Étude de l'expression des gènes durant la différenciation sexuelle chez le tilapia de Nil (*Oreochromis niloticus*). Mémoire de fin d'études du Master de Spécialisation en Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture, Université de Liège. Pp 32.

Donier A., 1938. À propos de l'œuf et l'alevin de brochet. Bulletin français de pisciculture. No 110. Pp 64.

Dzyuba B., Legendre M., Baroiller J-F., Cosson J. 2019. Sperm motility of the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): Effects of temperature on the swimming characteristics. Anim. reprod. Sc., 202: 65-72.

Edsall T.A., Colby P.J., 1970. Temperature tolerance of young-of-the-year cisco (*Coregonus artedii*). Trans. Amer. Fish Soc., 99: 526-531.

Ehrlich K.F., Muszynski G., 1982. Effect of temperature on interactions of physiological and behavioural capacities of larval californian grunion: adaptations to the planktonic environment. J. Experim. Mar. Biol. Ecol., 60: 223-244.

Elliott J.M., 1975. The growth rate of brown trout (*Salmo trutta*) fed and maximum rations. Brit. Ecol., Soc., 44. No 3: 805-821.

Elliott J. M., Elliott J. A., 2010. Temperature requirement of atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): predicting the effects of climate change. J. Fish Biol., 77: 1797- 1817.

Engelsma M.Y., Hougee S., Hofenk M., Nap D., Rombont J.H.W.M., Muiswinkel W.B., Kemenade B.M.L.V., 2003. Multiple acute temperature stress affects leucocyte populations and antibody responses in common carp (*Cyprinus carpio*). Fish Shellf. Immunol., 15: 397-410.

Evans S.S., Repasky E.A., Fisher D.T., 2015. Fever and thermal regulation of immunity: the immune system feels the heat. Nat. Rev. Immunol., 15: 35-49. doi:10.1038/nri3843.

FAO, 2009. *Oreochromis niloticus*. In culture aquatic species fact sheets. Text by Rakocy J.E. Edited and compiled by Valerio Crespi and Michael New.

Finstad G., Jonsson B., 2012. Effect of incubation on growth performance in atlantic Salmon. Mar. Ecol. Prog. Ser., 454: 75-82. doi:10.3354/meps09643.

Fitzsimmons D., Perutz M., 2006. Effects of egg incubation temperature on survival prevalence, and types of malformation in vertebral column of Atlantic Cod (*Gadus morhua*) larvae. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., 26. No 2: 80-86.

Ford T., Beitinger T.L., 2005. Temperature tolerance in the goldfish (*Carassius auratus*). J. Therm. Biol., 30: 147-152.

Gandar, A., Jean S., Marty-Gasset N., Gilbert F., Laffaille P., 2015. Multi-stress effects on goldfish (*Carrassius auratus*) behavior and metabolism. Env. Sc. Poll. Res., 3: 3323-3321.

Grans A., Rosengren M., Niklasson I., Axelsson M., 2012. Behavioural fever boots the inflammatory response in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). J. Fish Biol., 81: 1111-1117.

Gillet C., Billard R., Breton B., 1997. Influence de la température sur la reproduction du poisson rouge (*Carassius auratus*). Cah. Laborat. Hydrolog. Mont., 5: 22- 42.

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*. J. Fish Biol., 28:171-181.

Hokanson K.E.F., McCormick J.H., Jones B.R., 1973. Temperature requirements for embryos and larvae of the Northern pike (*Esox Lucius*). Transact. Amer. Fisheries Societ., 102: 89-100.

Hornung E., 2001. Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: structure, physiology and behavior. Terrest. Arthrop. Rev., 4: 95-130.

Huey R.B., Stevenson R.D., 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion and approaches. Amer. Zool., 19: 357-366.

Huey R.B., 1982. Temperature physiology and the ecology of reptiles. Acad. Press N.Y., 12: 25-74.

Hutchinson V.H., Manes J.D., 2015. The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms. Integr. Comp. Biol., 19: 363-384.

IUPS, 2003. Glossary of terms for thermal physiology. J. of Therm. Biol., 28: 75-106.

Iwama G.K., Afonso L.O.B., Todgham A., Akerman P., Nakano K., 2004. Are hsp90 suitable for indicating stressed states in fish. J. Exp. Biol., 207: 15-19.

Jenkis M., 2003. Prospects for Biodiversity. Sc. Vol., 302: 1175-1177.

Jobling M., 1983. Influence of body weight and temperature on growth rates of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). J. Fish Biol., 22: 471-475.

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

Kamler E., 2002. Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. Rev. Fish Biol. Fisheries. 12: 79-103.

Klyszejko B., Glebocka G., Skucinska E., 1993. Thermic tolerance of *Clarias gariepinus* (African Catfish) to rapid change in water. Act. Ichthyol. Piscat., 23: 119-124.

Knopf K., Wurtz J., Sures B., Taraschewski H., 1998. Impact of low water temperature on the development *Anguillicola crassus* in the final host *Anguilla Anguilla*. Dis. Aquat. Organ., 33: 149- 149.

Kortel S.M., Khoolaas J.M., Wingfield J.C., McEwen B.S., 2005. The Darwinian concept of stress: benefits of allostasis and costs of allostatic load and trade-offs in health and disease. Neurosci. Biobehav. Rev., 29: 3-38.

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

Kullgren A., Jutfelt F., Fontonillas R., Sundell K., Samuelsson L., Wilkländer K., Kling P., Koppe W., Larsson D.G.J., Björnsson B.T., Jonsson E., 2013. The impact of temperature on the metabolome and endocrine metabolic signals in atlantic salmon (*Salmo salar*). Comp. Biochem. Physiol., 164: 44-53.

Kupren K., Mamcarz A., Kucharczyk D., Prusinka M., Krejszeff S., 2008. Influence of water temperature on egg incubation time and embryonic development of fish from *Genus leuciscus*. Pol. J. Natur, Sc., 23. No 2: 481- 481.

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

Lahnsteiner F., Mansou N., 2012. The effect of temperature of sperm mobility and enzymatic activity in brown trout (*Salmo trutta*), burbot (*Lota lota*) and grayling (*Thymallus thymallus*). J. Fish Biol., 81: 197-209.

Leibowitz M.P., Ariav R., Zilberg D., 2005. Environmental and physiological conditions affecting *Tetrahymena* sp. Infection in guppies (*Poecilia reticulata*) peters. J. Fish Dis., 28: 539-546.

Levin N., Elron E., Gasith A., 2009. Decline of wetland ecosystem in the coastal plain of Israel during the 20th century: implication for wetland conservation and management. Landsc. Urb. Plann., 92: 220- 232.

Marc J-J., 2019. Détermination de l'optimum thermique de croissance de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*). Mémoire de fin d'études du Master de Spécialisation en Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture, Université de Liège. Pp 33.

Mahommed R.S., Reynolds M., James J., Williams C., Mahommed A., Ramsubhag A., Van Oosterhout C., Cable J., 2016. Getting into hot water: sick guppies frequent warmer thermal conditions. Oecol., 181: 911-917.

Mélard C., 2019. Cours Bases biologiques de l'aquaculture et des sciences halieutiques. Université de Liège (ULG), Belgique. Master de Spécialisation en Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture.

Millot S., Bégout M. L., Chatain B., 2009. Exploration behavior and flight response toward a stimulus in three sea bass strains (*Dicentrarchus labrax*). Appl. Anim. Behav. Sc., 119: 108-114.

Mohammad S., Cosson J., 2005. Sperm and motility in fishes. Effects of temperature and pH: a review. Cell. Biol. Internat., 29: 101-110.

Moran J.D.W., Kent M.L, Whitaker D.J., 1998. Kudoa thyrsites (*Myxozoa: Myxosporea*) infection in pen-reared atlantic salmon in the northeast Pacific Ocean with a survey potential non salmonid reservoir hosts. J. Aquat. Anim. Health 11: 101-109.

Murphy P.J., St-Hilaire S., Corn P.S., 2011. Temperature hydric environment and prior pathogen exposure alter the experimental severity of chytridiomycosis in boreal toads. Dis. Aqua.Org., 31: 31-52. doi : 10.3354/dao02336.

Navarro-Martin L., Vinas J., Diaz N., Gutierrez A., Di Croce L., Piferrer F., 2011. DNA methylation of the gonadal aromatase (*cyp19a*) promoter is involved in temperature-dependent sex ratio shifts in the european sea bass. *Plos Genet.*, 7. No 12: 1002446-1002447.

Ndong D., Chen Y.Y., Lin Y.H., Vaseeharan B., Chen J.C., 2007. The immune response of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) and its susceptibility to *streptococcus inae* under stress in low and high temperatures. *Fish and Shellf. Immunol.*, 22: 686-694.

Neil W.H., Chang R.K., Dizon A.E., 1976. Magnitude and ecological importance of thermal inertia in skipjack tuna (*Katsuwonnu spelamis*). *Env. Biol. Fish.*, 1: 61-80.

Nelson J.S., 2006. *Fishes of the world*. *Rev. Fish Biol. Fishes*, 16: 227-228.
doi: 10.1007/s11160-006-9004-z.

Netea M.G., Kullberg B.J., Van der Meer J.W.M., 2000. Circulating cytokines as mediators of fever. *Clin. Infect. Dis.*, 31: 178-184.

Nguimgo A.C., 2005. Détermination de l'optimum thermique de croissance chez le carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idella*) en fonction de l'ontogenèse. Mémoire de fin d'études du Master Complémentaire en Aquaculture, Université de Liège. Pp 40.

Nivelle R., Gennotte V., Kalala E., Ngoc N.B., Muller M., Mélard C., Rougeot C., 2019. Temperature the preference on Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) juveniles induces spontaneous sex resersal. *PloS One*, 14. No 1: 1-19.

Ojanguren A.F., Brana F., 2003. Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. *J. Fish Biol.*, 62: 580-590.

Ojanguren A.F., Reyes-Gavilan F.G., Brana F., 2001. Thermal sensitivity of growth food intake and activity of juvenile brown trout. *J. Them. Biol.*, 26: 165-170.

Olson R.E., 1981. Effect of low temperature on the development of the microsporidan (*Glugea stephani*) in English sole (*parophrys vetulus*). *J. Wild. Dis.*, 17: 559-562.

Ospina-Alvarez N., Piferrer F., 2008. Temperature dependent sex determination in fish revisited: prevalence, a single sex ratio response pattern, and possible effects of climate change. *Plos One*, 3. No 7: 1-11. doi:10.1371/journal.pone.0002837.

Ostberg J.R., Ertel B.R., Lanphere J.A., 2005. An important role for granulocytes in the thermal regulation of colon tumor growth. *Immunol. Invest.*, 34: 259-272.

Øverli Ø., Sorensen C., Pulman K.G., Pottinger T.G., Kozan W., Summer C.H., Nilsson G.E., 2007. Evolutionary background for stress-cop in styles: relationship between physiological, behavioral and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neurosc. Biobehav. Rev.*, 31: 396- 412.

Pankhurst N.W., King H.R., 2010. Temperature and salmonid reproduction: implication for aquaculture. *J. Fish Biol.*, 76: 69-85. Doi:10.1111/J.1095-8649.2009.02484.X.

Pankhurst N.W., Porter M.J.R., 2003. Cold and dark or warm and light: variation on the theme of environmental control of reproduction. *Fish Physiol. Biochem.*, 29: 385- 389. doi: 10.1023/B.FISH.0000030602.51939.50.

Pankhurst N.W., Purse G.J., Van der kraak G., Thomas P.M., Forteach G.N.R., 1996. Effects and holding temperature on ovulation, egg fertility, plasma levels of reproductive hormones and in vitro ovarian steroidogenesis in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquacult.*, 146: 787-290. doi: 10.1016/S0044-8486(96)1372-9.

Panskepp J., 2003. At the interface of the affective, behavioral and cognitive neurosciences: Decoding the emotional feelings of the brain. *Brain and cognit.*, 52: 4-15.

Patino R., Davis K.B., Schoore J.B., Uguz C., Strussmann C.A., Parker N.C., Simco B.A., Goudie C.A., 1996. Sex differentiation of Channel catfish gonads: normal development and effects of temperature. *J. Exp. Zool.*, 276: 209-218.

Pelletier D., Blier P.U., Dutil J.D., Guder ley H., 1995. How should enzyme activities be used in fish growth studies? *J. Exp. Biol.*, 198: 1493-1497.

Pettersen E.F., Bjorlow I., Hagland T.J., Wergeland H.I., 2005. Effect of seawater temperature on leucocyte population in atlantic salmon post-smolts. *Vet. Immunol. Immunopat.*, 106: 65-76.

Piferrer F., 2013. Epigenetic of sex determination and gonadogenesis. *Dev. Dyn.*, 242. No 4: 360-370.

Porter S., Bailey K., 2007. The effect of early and late hatching of the escape response of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) larvae. *J. Plankt. Res.*, 29: 291-300.

Purvis A., Gittleman J.L., Cowlshaw G., Mace J.M., 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceeding of the Royal Society B: Biol. Sc.*, 267: 1947-1952.

Rakus K., Ronsmans M., Vanderplasschen A., 2017a. Behavioral fever in ectothermic vertebrates. *Dev. Comp. Immunol.*, 66: 84-89.

Rakus K., Ronsmans M., Florlenza M., Boutier M., Piazzon M.C., Rakus J.J., Gatherer D., Athanasiadis A., Fanir F., Davison A.J., Boutinot P., Michiels T., Wiegertjes G.F., Vanderplasschen A., 2017b. Conserved fever across vertebrates: a Herpesvirus expressed decoy TNF- α receptor delays behavioral in fish. *Cell. Microb.*, 21: 243-253.

Rana K.J., 1990. Influence of incubation temperature on *Oreochromis niloticus* eggs and fry: I gross embryology temperature de tolerance and rates of embryonic development. *Aquacult.*, 87: 165-181.

Reale D., Dingemanse N.J., Kazem A.J.N., Wright J., 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philos. Trans. R. Soc. Secr. B.*, 365: 3937-3946.

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 of species, brown trout (*Salmo trutta*). *PloS One*, 11. No 5:1-17.

Reeve A.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 Andrews.

Recsear M.S., Bonar S.A., 2013. Survival of apache trout eggs and alevins under static and fluctuating temperature regimes. *J. Transact. Amer. Fish. Soc.*, 142: 373-379.

Redondo M.S., Palenzuela O., Riaza A., Macias A., Alvarez-Pelliitero P., 2002. Experimental transmission of *Enteromyxum Scophthalmi* (myxozoa), an enteric parasite of tubot (*Scophthalmus maximus*). *J. Parasit.*, 88: 482-488.

Rendell J.L., Fowler S., Cockshutt A., Currie S., 2006. Development-dependent differences in intracellular localization of stress proteins (hsps) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), following heat shock. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1. No 2: 238-252.

Rey S., Digka S., Mackenzie S., 2015. Animal personality relates to thermal preference in wild-type zebrafish (*Danio rerio*). *Aquacult.*, 12: 243-249. doi: 10.1089/zeb.2014.1076.

Rey S., Huntingford F.A., Knowles T.G., Mackenzie S., 2017. Stress induced hyperthermia in zebrafish (*Danio rerio*): a reply to Key et al. Proc. R. Soc., 284: 1-3.

Reynolds W.W., Casterlin M.E., 1979. Behavioral thermoregulation and “the final preferendum” paradigm. Amer. Zool., 19: 211-224.

Reynolds W.W., Casterlin M.E., Matthey J.K., Millington S.T., Ostrowski A.C., 1978. Diel patterns of preferred temperature and the locomotor activity in the goldfish (*Carassius auratus*). Comp. Biochem. Physiol., 59. No 2: 225-227.

Rolls E., 2007. Emotions explained. Oxford: Oxford University Press.

Rougeot C., Prignon C., Kengne C.V.N., Mélard C., 2008. Effect of high temperature during embryogenesis on the sex differentiation process in the Nile tilapia. Aquacult., 276: 205-208.

Rose J., 2002. The neurobehavioral nature of fishes and the question of awareness and pain. Rev. Fish., 10: 1-38.

Sanders G.E., Batts W.N., Winton J.R., 2003. Susceptibility of zebrafish (*Danio rerio*) to model pathogen, spring viremia of cap virus. Comp. Med., 53: 514-521.

Santi S., Gennotte V., Toguyeni A., Mélard C., Antoine N., Rougeot C., 2016. Thermosensitivity of the sex differentiation process in the African catfish (*Clarias gariepinus*): Determination of the thermosensitive period. J. Expo. Zool. Part- A Ecol. Integr. Physiol., 455. No 1: 73-80.

Schram E., Bierman S., Teal L.R., Haemem O., Van de Vis H., Rijnsdorp A.D., 2013. Thermal preference of juvenile dover sole (*Solea solea*) in relation to thermal acclimation and optimal growth temperature. PloS one, 8. No 4:1-15.

Selye H., 1973. The evolution of the stress concept. Am. Sci., 61: 692-699.

Shoa C., Li Q., Chen S., Zhang P., Lian J., Hu Q., Sun B., Jin L., Liu S., Wang Z., Zhao H., Jin Z., Li Y., Zheng Q., Zhang Y., Wang J., Zhang G., 2014. Epigenetic modification and inheritance in sexual reversal of fish. Genom. Res., 24: 604-6015.

Shimizu A., 2003. Effect on photoperiod and temperature on gonadal activity and plasma steroid levels in a reared strain the mummichog (*Fundulus heteroclitus*) during different phases of its annual reproductive cycle. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 131: 310-324.

Smith K.G., Darwall W.R.T., 2006. The status and distribution of freshwater fish endemic to the Mediterranean basin. *IUCN*. PP: 17-19.

Speare D.J., Beaman H.J., Daley J., 1999. Effect of water temperature manipulation on a thermal unit predictive model for *Loma salmonae*. *J. Fish Dis.*, 22: 277-283.

Takada Y., Sato E.F., Nakajima T., Hosomo M., Tsumura M., Inoue R., Yamada M., 2000. Granulocyte-colony stimulating factor enhances anti-tumour effect of hyperthermia. *Int. J. Hyperth.*, 16: 275-286.

Télétchea F., Fostier A., Kamler E., Gardeur J.N., Le Bail P.Y., Jalabert B., Fontaine P., 2009a. Comparative analysis of reproduction traits in 65 freshwater fish species: application to the domestication of new fish species. *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 19: 403-430.

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

Tissot L., Souchon Y., 2010. Synthèse des tolérances thermiques des principales espèces de poissons des rivières et fleuve de plaine de l'ouest européen. *Hydroecol. Appl.*, 17: 17-76. doi: 10.1051/hydro/2010004.

Van der Kraak G., Pankhurst G.W., 1997. Temperature effects on the reproduction performance of fish in global warming: Implication for freshwater and marine fish. *Camb. Univ. press*. Pp 159-176.

Wegner N, C., Snodgrass O.E., Dewar H., Hyde J.R. 2015. Whole body endothermy in a mesopelagic fish opah, (*Lampris guttatus*). *Sc.*, 348: 786-789.

Weng K.C., Block B.A., 2004. Diel vertical migration of the bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*), a species possessing orbital retia mirabilia. *Fish Bull.*, 102: 221-229.

Whitesell L., Bagatell R., False R., 2003. The stress response: implications for the clinical development of HSP90 inhibitors. *Benth. Sc. Publish.*, 3. No 5: 349-358.

Wilson D.S., Coleman K., Clark A.B., Biederman L., 1993. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) an ecological study of a psychological trait. J. Comp. Psychol., 107: 250-260.

Workagegn K.B., 2012. Evaluation of growth performance, feed utilization efficiency and survival rate juvenile Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) reared at different water temperature. Internat. J. Aquacult., 2: No 9: 59-64.

Yamamoto E., 1999. Studies sex-manipulation and production of cloned population in hirame Flounder (*Paralichthys olivaceus*), (Temminck et Schlegel). Aquacult., 173: 235-246.

Yan Z., Chen Y., 2005. Effect of temperature on incubation period and hatching success of obscure puffer (*Takifugu obscurus*) eggs. Aquacult. 246: 1- 4.

Zimmerman L.M., Paitz R.T., Vogel L. A., Bowden R.M., 2010. Variatio in the seasonal patterns of innate and adaptive immunity in the red- eared slider (*Trachemys scripta*) J. exp. Biol., 213: 1477-1483.