



**HAL**  
open science

## Stratégie écologique et histoire de vie du mulot porc (Chelon ramada)

Thibault Dindart, Laurent Beaulaton, Cédric Briand, Eric Rochard

### ► To cite this version:

Thibault Dindart, Laurent Beaulaton, Cédric Briand, Eric Rochard. Stratégie écologique et histoire de vie du mulot porc (Chelon ramada). INRAE; OFB, Office Français de la Biodiversité. 2024. hal-04700461v1

**HAL Id: hal-04700461**

**<https://hal.inrae.fr/hal-04700461v1>**

Submitted on 17 Sep 2024 (v1), last revised 8 Oct 2024 (v2)

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

# Stratégie écologique et histoire de vie du mulet porc (*Chelon ramada*)

Rapport final

Thibault DINDART <sup>1,3</sup>

Laurent BEULATON <sup>2,3</sup>

Cédric BRIAND <sup>4</sup>

Eric ROCHARD <sup>1,3</sup>

1 INRAE, UR Ecosystèmes Aquatiques et Changements  
Globaux (EABX) Cestas, France

2 Service Conservation et gestion durables des espèces  
exploitées, Direction de la recherche et de l'appui  
scientifique, OFB, U3E Rennes, France

3 Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur  
Environnement, OFB, INRAE, Institut Agro, UNIV PAU &  
PAYS ADOUR/E2S UPPA

4 Eaux et Vilaine. La Roche-Bernard, France

Septembre – 2024

- **AUTEURS**

**Thibault DINDART**, ingénieur contractuel, INRAE UR EABX Cestas, France, pôle OFB, INRAE, Institut Agro, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA MIAME [thibault.dindart@inrae.fr](mailto:thibault.dindart@inrae.fr)

**Laurent BEULATON** chef du pôle MIAME, Service Conservation et gestion durables des espèces exploitées, Direction de la recherche et de l'appui scientifique, OFB, U3E Rennes, France

**Cédric BRIAND**, Eaux et Vilaine. La Roche-Bernard, France

**Éric ROCHARD**, directeur de recherches INRAE UR EABX Cestas, France, pôle OFB, INRAE, Institut Agro, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPAMIAME,

**Droits d'usage** : [Accès libre]

**Niveau géographique** : [National]

**Couverture géographique** : [France]

**Niveau de lecture** : [Experts]

- **STRATEGIE ECOLOGIQUE ET HISTOIRE DE VIE DU MULET PORC (*Chelon ramada*), THIBAUT DINDART, LAURENT BEAULATON, CEDRIC BRIAND, ÉRIC ROCHARD,**
- **RESUME**

Le mullet porc, *Chelon ramada* est un mugilidé migrateur thalassotoque abondant dans de nombreux estuaires et fleuves français. Considéré jusqu'alors comme de peu d'intérêt par les pêcheurs amateurs ou commerciaux, il n'est pas pris en compte par les Cogepomis et l'UICN le classe actuellement en « préoccupation mineure ».

Suite à la raréfaction de plusieurs espèces migratrices plus prisées (ex : salmonidés, anguille européenne, grande alose, lamproie marine), des reports d'effort de pêche ont été observés dans certaines régions françaises sur le mullet. Les captures commerciales pouvant localement être très importantes, nos connaissances limitées sur l'écologie de cette espèce et l'absence de visibilité quant à la dynamique de ses populations fait peser un risque sur cette espèce et a motivé ce travail.

Dans une première phase, nous avons effectué une synthèse des connaissances disponibles à partir d'une revue de la littérature scientifique mondiale. Nous l'avons complété par une série d'entretiens auprès des acteurs halieutiques (associations migrateurs, fédérations de pêche) ainsi que par une analyse spatiotemporelle exploratoire des données disponibles (stations de vidéo comptage, statistiques de captures, ...).

Ce travail a mis en évidence : un flou assez général concernant l'identification des quatre espèces de mullets présentes régulièrement sur les côtes et dans les bassins versants français (*Chelon labrosus*, *Chelon ramada*, *Chelon auratus*, *Mugil cephalus*) ; notamment, mais pas uniquement, au stade jeune. Nous préconisons une validation génétique des clés d'identifications existantes. Les informations concernant de nombreux traits de vie du mullet porc (âge à la première reproduction, période de reproduction, phénologie des migrations, régime alimentaire) sont parcellaires, parfois anciennes, et ne proviennent le plus souvent que d'une seule région européenne. La colonisation des bassins-versants par les différentes espèces est également mal connue. Au vu des données de vidéo comptage, des changements importants ont eu lieu depuis les années 2000, nous préconisons de clarifier la distribution spatiale des différentes espèces en ayant recours selon les cas à des analyses génétiques ou à la méthode de l'ADN environnemental. Enfin, en cohérence avec ce qui est déjà mis en œuvre dans plusieurs bassins, il nous semble pertinent de proposer la prise en compte de cette espèce par les Comités de Gestion des Poissons Migrateurs (Cogepomis) des bassins où l'espèce est présente. Ceci permettrait d'harmoniser les tailles réglementaires et de prendre en compte cette espèce migratrice, au même titre que les autres dans les plans de gestion.

- **MOTS CLES (THEMATIQUES ET GEOGRAPHIQUES)**

Mulets, Taxonomie, Écologie, Distribution Géographique, Exploitation, Synthèse, Europe, France.

## • SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>7</b>
<b>LIMITES DE L'ETUDE .....</b>	<b>8</b>
<b>I. MATERIEL ET METHODE .....</b>	<b>10</b>
<b>I.1. ENTRETIENS.....</b>	<b>10</b>
I.1.1. ENTRETIENS AVEC LES FEDERATIONS DEPARTEMENTALES DE PECHE ET DE PROTECTION DES MILIEUX AQUATIQUES.....	10
I.1.2. ENTRETIENS AVEC LES « ASSOCIATIONS MIGRATEURS » .....	10
<b>I.2. STATIONS DE CONTROLE DES MIGRATIONS (STACOMI) .....</b>	<b>11</b>
<b>I.3. PECHE ET AQUACULTURE .....</b>	<b>11</b>
I.3.1. REGLEMENTATION.....	12
I.3.2. DONNEES UTILISEES.....	14
<b>II. SYNTHESE DES ENTRETIENS .....</b>	<b>17</b>
<b>III. CLES D'IDENTIFICATIONS .....</b>	<b>19</b>
<b>IV. BANCARISATION DES DONNEES.....</b>	<b>22</b>
<b>V. STATIONS DE CONTROLE DES MIGRATIONS .....</b>	<b>25</b>
<b>V.1. EFFECTIFS ANNUELS.....</b>	<b>27</b>
<b>V.2. SAISONNALITE DES MIGRATIONS.....</b>	<b>35</b>
<b>VI. DESCRIPTION DE L'ESPECE .....</b>	<b>39</b>
<b>VI.1. MIGRATION DE REPRODUCTION ET PHASE MARINE .....</b>	<b>40</b>
VI.1.1. MATURATION .....	40
VI.1.2. REPRODUCTION.....	41
<b>VI.2. DISTRIBUTION EN MER .....</b>	<b>43</b>
<b>VI.3. STADES LARVAIRE ET JUVENILE .....</b>	<b>45</b>
VI.3.1. MIGRATION ESTUARIEENNE.....	45
VI.3.2. STADE JUVENILE.....	46

VI.3.3. REGIME ALIMENTAIRE DES LARVES ET JUVENILES.....	46
VI.3.4. CROISSANCE .....	47
<b>VI.4. STADE ADULTE .....</b>	<b>50</b>
VI.4.1. MIGRATION TROPHIQUE ET PHASE DULÇAQUICOLE .....	50
VI.4.2. ALIMENTATION.....	51
VI.4.3. CROISSANCE .....	52
<b>VI.5. GENETIQUE .....</b>	<b>53</b>
<b>VI.6. OSMOREGULATION .....</b>	<b>54</b>
<b>VI.7. ESPECE INDICATRICE .....</b>	<b>55</b>
<b><u>VII. PRESSIONS.....</u></b>	<b><u>56</u></b>
<b>VII.1. PÊCHE.....</b>	<b>56</b>
VII.1.1. INTERET GASTRONOMIQUE .....	56
VII.1.2. ACTIVITE DE LOISIR.....	58
VII.1.3. PRODUCTION GLOBALE .....	59
VII.1.4. CAPTURES DANS LES ZONES MARITIMES FRANÇAISE.....	65
<b>VII.2. PREDATION .....</b>	<b>74</b>
<b>VII.3. PARASITISME.....</b>	<b>76</b>
<b>VII.4. EFFETS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE .....</b>	<b>80</b>
<b>VII.5. EFFETS DE LA FRAGMENTATION DES BASSINS-VERSANTS .....</b>	<b>80</b>
<b>VII.6. OXYGENATION .....</b>	<b>80</b>
<b><u>CONCLUSION .....</u></b>	<b><u>82</u></b>

## Introduction

Les bassins-versants européens abritent plusieurs espèces amphihalines, vivant alternativement en eau douce et en eau de mer afin de réaliser leur cycle biologique complet (Béguer et al., 2007). Douze espèces sont recensées en France métropolitaine (Keith, 2020) : *Chelon ramada* (mulet porc), *Anguilla anguilla* (anguille européenne), *Platichthys flesus* (flet européen), *Petromyzon marinus* (lamproie marine), *Lampetra fluviatilis* (lamproie fluviatile), *Acipenser sturio* (esturgeon européen), *Salmo salar* (saumon Atlantique), *Salmo trutta* (truite de mer), *Osmerus eperlanus* (éperlan), *Alosa alosa* (grande alose), *Alosa fallax* (alose feinte Atlantique) et *Alosa agone* (alose feinte Méditerranéenne).

Ces espèces font face à de nombreuses pressions (dégradation et fragmentation des habitats due à la présence de seuils et de barrages, pollution, pêche, prédation et compétition avec des espèces exotiques) auxquelles s'ajoute désormais le changement climatique (Lassalle & Rochard, 2009; Limburg & Waldman, 2009). Par conséquent, leur présence est souvent synonyme de milieux aquatiques fonctionnels et peu fragmentés.

Espèces souvent emblématiques de nos cours d'eau et à forte valeur socio-économique, les poissons amphihalins font l'objet de plans de gestion partout en France métropolitaine. Excepté pour l'esturgeon européen et l'anguille européenne qui bénéficient de plans de gestion européen avec des déclinaisons nationales (Adam, 2020; Friedrich et al., 2018; RÈGLEMENT (CE) No 1100/2007, 2007), la gestion des poissons amphihalins en France est réalisée à l'échelle des bassins-versants. Malgré son caractère a priori amphihalin le mulet porc n'est pas pris en compte par les comités de gestion des poissons migrateurs (COGEPOMs). Cela s'explique par sa relative abondance, ainsi que par le peu d'intérêt des pêcheurs amateurs et commerciaux pour cette espèce. De plus, l'UICN le classe en « préoccupation mineure » à l'échelle globale. Cependant, suite à la raréfaction de plusieurs espèces migratrices plus prisées (ex. salmonidés, anguille européenne, grande alose, lamproie marine), des reports d'effort de pêche ont localement été observés sur le mulet porc (ex. estuaire de la Vilaine).

Dans ce contexte, en absence de tout document de référence concernant les mulets sur le territoire métropolitain, et d'un plan de gestion, il est apparu nécessaire que les gestionnaires disposent rapidement d'éléments permettant de lever les ambiguïtés concernant les espèces en questions, ainsi que d'informations synthétiques et mobilisables sur l'écologie, les traits de vie, la distribution spatiale, le fonctionnement des populations ainsi que les pressions qui pèsent sur le mulet porc.

C'est l'objectif de ce rapport, effectué grâce à de nombreuses collaborations.

## Limites de l'étude

Les mugilidés constituent une famille « récente » de poissons téléostéens présents dans les régions tropicales, subtropicales et tempérées dont 21 genres et 69 espèces ont été décrits (Blaber & Crosetti, 2016; Thomson, 1966). Cependant, malgré leur large distribution géographique et l'importance écologique et économique qu'ils représentent (Blaber & Crosetti, 2016), la taxonomie, l'écologie et les relations évolutives interspécifiques des mugilidés restent à ce jour largement non résolues (Durand et al., 2012).

Ainsi, la définition des différents taxons a été une tâche difficile, jusqu'à 45 genres et 281 espèces ont été proposés pour cette famille (Thomson, 1997). Le nombre d'espèces de mugilidés a probablement été surestimé car la plupart des travaux taxonomiques antérieurs reposaient sur l'étude d'individus collectés localement, sans comparaison de ces spécimens avec des espèces morphologiquement similaires décrites ailleurs (Blaber & Crosetti, 2016).

L'identification des différentes espèces se fait généralement en prenant en compte des critères méristiques (comptages des éléments du corps) et morphométriques (mesures externes d'un organisme). Cependant, cette famille présente une uniformité morphologique et anatomique qui complique les identifications. La distinction des différentes espèces nécessite parfois de prendre en compte : la structure des écailles, la position et la forme de la bouche et des lèvres, la dentition, le nombre et la forme des branchies, la structure de l'organe pharyngobranchial, la forme du préorbitaire, la position des différentes nageoires, les longueurs relatives des nageoires paires et de leurs écailles axillaires, le nombre d'épines dorsales, la présence ou non d'une paupière adipeuse, le nombre de caeca pyloriques ainsi que la longueur relative et la forme de l'intestin (Blaber & Crosetti, 2016; Thomson, 1966). L'identification des juvéniles de moins de 6 cm est considérée comme très délicate voire impossible (Keith et al., 2020).

Différents travaux ont permis d'enrichir les connaissances sur la phylogénie et la diversité des mugilidés et ont induit une révision de la taxonomie générale (Durand et al., 2012; Xia et al., 2016). L'analyse du polymorphisme génétique a débuté par des comparaisons chromosomiques (Cataudella et al., 1974), puis a bénéficié progressivement des développements méthodologiques en génétique et biologie moléculaire avec des méthodes telle que l'hybridation in situ en fluorescence (Sola et al., 2007), l'analyse PCR-RFLP (Papasotiropoulos et al., 2002), le barcoding moléculaire (Blaber & Crosetti, 2016), l'analyse de l'ADN mitochondrial (Durand et al., 2012) ainsi que l'amplification aléatoire de l'ADN polymorphe, ou RAPD (Yehya El Zaeem, 2011).

À ce jour huit espèces sont considérées comme présentes en Europe de l'Ouest : *Chelon ramada*, *Chelon labrosus*, *Chelon auratus*, *Mugil cephalus*, *Chelon saliens*, *Oedalechilus labeo*, *Liza carinata* et *Liza haematocheila* (Blaber & Crosetti, 2016). Ces espèces sont difficiles à distinguer, elles se caractérisent par une tête aplatie avec une petite bouche, une coloration grise, une absence de ligne latérale et deux nageoires dorsales séparées et courtes. Bien qu'elle se reproduisent en mer, elles sont hautement euryhalines et évoluent dans une large gamme de salinités

(McDowall, 1988). Il est ainsi fréquent, que plusieurs espèces soient présentes dans un même milieu tel que les zones littorales, les estuaires et les lagunes (Blaber & Crosetti, 2016; Cardona, 2006). Une attention particulière devra donc être portée à la qualité de l'identification spécifique dans ces habitats afin d'éviter les erreurs. Compte tenu de ces difficultés, les informations spécifiques concernant les jeunes stades ou issues des filières « pêche » devront être considérées avec prudence. Parmi les différentes espèces présentes sur le territoire Européen, le mulot porc (*Chelon ramada*) est celui que l'on rencontre le plus souvent et le plus en amont dans les eaux douces. De par ses capacités d'osmorégulation, qui lui permettent de rester longtemps en eau douce, y compris en période hivernale (Cardona, 2006; Lasserre & Gallis, 1975; Trancart et al., 2011), c'est le seul qui peut être considéré comme un migrateur amphihaline thalassotoque (Fontaine, 1976; Myers, 1949).

## I. Matériel et méthode

### I.1. Entretiens

Nous avons réalisé des entretiens en France, avec les fédérations départementales des associations agréées de pêche et de protection du milieu aquatique (FDAAPPMA) ainsi qu'avec les « associations migrateurs »<sup>1</sup>. Ces échanges ont permis d'obtenir des informations sur l'écologie de l'espèce, la réalité du terrain et ses usages ainsi que de dégager les principales problématiques.

#### I.1.1. Entretiens avec les fédérations départementales de pêche et de protection des milieux aquatiques

La Fédération Nationale de la Pêche en France et de la Protection des milieux aquatiques (FNPF) est l'institution de représentation de la pêche en eau douce et de la protection du milieu aquatique français. Elle coordonne les actions de plus de 3500 Associations agréées de pêche et de protection du milieu aquatique (AAPPMA), réunies au sein de 94 fédérations départementales de pêche et de protection du milieu aquatique (FDAAPPMA).

Les fédérations départementales de pêche et de protection du milieu aquatique ont pour objectif :

- Le développement de la pêche amateur.
- La mise en œuvre des actions de promotion du loisir pêche.
- La protection des milieux aquatiques.
- La mise en valeur et la surveillance du domaine piscicole départemental.
- La collecte de la Redevance Milieu Aquatique et la Cotisation Pêche et Milieu Aquatique (CPMA).

Le mulot étant potentiellement présent au sein de leurs territoires d'action, les 24 fédérations départementales ayant une façade marine ont été contactées, 14 ont répondu.

Des entretiens téléphoniques ont été réalisés avec des représentants de ces fédérations. Ils ont permis de passer en revue différentes thématiques pré-identifiées (gestion, attractivité de l'espèce, technique et calendrier de pêche, écologie).

#### I.1.2. Entretiens avec les « associations migrateurs »

Il existe actuellement 7 « associations migrateurs » sur le territoire français. Elles ont été créées dans les années 1990 sous l'impulsion des politiques de restauration des poissons migrateurs. Ces associations ont pour mission d'assurer un suivi des

---

<sup>1</sup> Un travail similaire a été tenté pour la Belgique, l'Espagne et le Portugal mais sans succès dans les délais impartis.

populations et de mettre en œuvre des mesures visant à restaurer les populations de poissons migrateurs ainsi que leurs milieux. Les « associations migrateurs » ont comme membres des représentants des pêcheurs amateurs, professionnels, d'associations de protection de la nature, d'administrations, d'établissements publics.

Elles participent à l'élaboration des plans d'actions en faveur des poissons migrateurs, qu'elles mettent en œuvre par différents moyens (stations de comptage, études des stocks et des pressions, restauration des milieux, sensibilisation, soutien de population...).

Des mugilidés sont présents sur les territoires d'action de six d'entre elles, à savoir : Seine Normandie Migrateurs (SEINORMIGR), Bretagne Grands Migrateurs (BGM), Loire Grands Migrateurs (LOGRAMI), Migrateurs Garonne Dordogne (MIGADO), Migrateurs Adour (MIGRADOUR) ainsi que Migrateurs Rhône Méditerranée (MRM).

Sur la base d'un questionnaire, des entretiens ont été réalisés avec des représentants de ces associations. Ces entretiens visaient à couvrir différentes thématiques (état des stocks, attractivité du mulot, techniques de pêche et particularités de l'espèce). Les réponses ont fourni des éléments permettant d'une part de mieux appréhender la dynamique de l'espèce, son abondance ainsi que certains traits de son écologie et d'autre part d'appréhender le niveau de connaissance de cette espèce et des pratiques halieutiques associées qu'en possède les associations.

## 1.2. Stations de Contrôle des Migrations (STACOMI)

Installées au niveau d'obstacles, les premières stations de contrôle datent des années 1980 (station de piégeage de Cerisel sur l'Oir, d'Eu sur la Bresle et d'Uxondoa sur la Nivelle). Leurs objectifs initiaux étaient le suivi à long terme et sur l'ensemble des périodes de migrations des populations colonisant un cours d'eau, principalement des salmonidés migrateurs.

Ces stations de contrôle sont le plus souvent implantées au sein des passes à poissons. Leur nombre a évolué au cours du temps principalement pour suivre les populations de poissons migrateurs. Les techniques de suivi sont variées : piégeage, vidéo-comptage, compteur à résistivité, caméra acoustique (Larinier & Travade, 1992; Legrand, 2021).

Le piégeage permet de recueillir des informations précises sur des individus (biométrie, sexage...) ainsi que de prélever des échantillons (âge, génétique, position dans les réseaux trophiques). Par contre, cette méthode est contraignante, en effet, elle ne permet pas de connaître l'heure d'arrivée de l'individu dans le piège et impose surtout des visites fréquentes. Elle est en général utilisée ponctuellement.

Le vidéo-comptage est actuellement la méthode la plus utilisée en routine. Elle permet d'obtenir des données sur la dynamique migratoire de manière relativement automatisée (effectifs, heure de passage, espèce, taille); (Larinier & Travade, 1992; Legrand, 2021).

## 1.3. Pêche et aquaculture

### 1.3.1. Règlementation

#### 1.3.1.1. La pêche en milieu marin

L'Union européenne (UE) a mis en place la politique commune de la pêche (PCP) qui établit des directives pour la gestion des stocks de poissons et des activités de pêche dans les eaux européennes. Cela inclut des quotas annuels fixant les limites de captures autorisées pour certaines espèces, ainsi que des tailles minimales de capture pour protéger les poissons juvéniles et les espèces menacées. Environ 35 espèces de crustacés et de poissons sont actuellement sous quotas dans les zones gérées par l'UE. Des périodes de fermeture saisonnières peuvent être instaurées pour permettre la reproduction des espèces. De plus, les zones de pêche sont définies et réglementées pour éviter la surpêche et protéger les zones sensibles. Des sanctions sont prévues en cas d'infractions.

Les espèces non soumises à des quotas sont souvent régies par d'autres mesures visant à garantir leur exploitation durable. Ces mesures incluent généralement des tailles minimales de capture pour assurer la reproduction et la durabilité de l'exploitation. De plus, des périodes de fermeture saisonnières peuvent être instaurées pour permettre la reproduction sans perturbation. Des limitations sur les engins de pêche peuvent également être mises en place pour éviter les captures excessives. C'est le cas des mugilidés, les différentes espèces de cette famille doivent atteindre une longueur totale minimale de 20 cm pour être pêchés. Pour finir, les pêcheurs professionnels sont soumis à une obligation de déclarer leurs captures. Ces déclarations sont essentielles pour gérer les stocks de poissons de manière durable, ainsi que pour assurer la conformité aux réglementations de pêche en vigueur.

#### 1.3.1.2. La pêche en eau douce

En France, la gestion de la pêche en eau douce distingue la pêche amateur et la pêche professionnelle. Au sein de la pêche amateur, elle différencie : la pêche aux filets et aux engins et la pêche à la ligne.

Les pêcheurs utilisant des engins et des filets, qu'ils soient, amateurs ou professionnels, exerçant sur le domaine public fluvial, doivent obligatoirement déclarer leurs captures.

Le domaine public fluvial est divisé en plus de mille « lots de pêche » (des tronçons de cours d'eau), pour la gestion des ressources piscicoles. Dans le Suivi National de la Pêche aux Engins (SNPE), ils sont rassemblés en 26 « secteurs », permettant l'analyse des captures à une échelle plus large (Figure 1). L'attribution et le renouvellement de ces lots et licences de pêche professionnelle a lieu tous les 5 ans.

Les déclarations effectuées pour le SNPE sont soumises au secret statistique, impliquant notamment la non-diffusion des données brutes, pour garantir l'anonymat des pêcheurs déclarants ainsi que l'agrégation des données lorsqu'elles concernent moins de 3 professionnels ou moins de 5 amateurs.

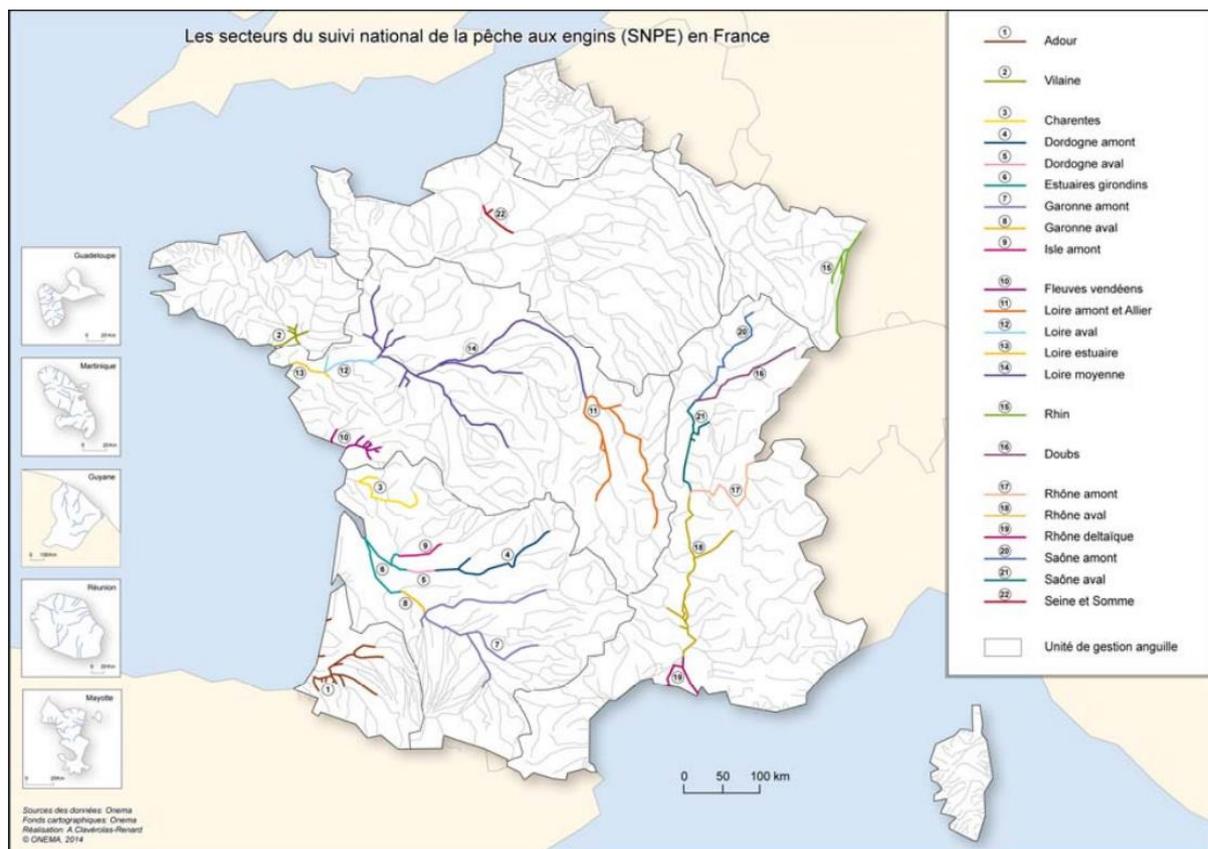


Figure 1 : Secteurs du SNPE (ONEMA, 2014)

Les données déclarées permettent, en théorie : de caractériser les efforts de pêche, c'est-à-dire les moyens mis en œuvre pour effectuer les captures, ainsi que l'importance des captures. Cela permet notamment de calculer un indice, la « capture par unité d'effort » (CPUE), qui rend compte, dans certaines conditions, de l'abondance d'un taxon et de son aptitude à être capturé sur une période donnée.

L'exploitation de ces informations fait cependant apparaître plusieurs limites quant à l'exhaustivité et la qualité des données :

- Les pêcheurs de loisir adhérents des AAPPMA ne déclarent pas au SNPE.
- Bien qu'obligatoires les captures effectuées ne sont pas toujours déclarées et certaines ne sont déclarées que partiellement.
- Les pêcheurs ne déclarent pas tous avec la même précision (par exemple les sorties sans captures ou le détail par lots).
- Les pêcheurs n'ont pas tous une connaissance précise des différentes espèces, ce qui peut entraîner des erreurs de déclaration.

Pour finir, depuis 2003, dans le cadre de la décentralisation des compétences du domaine public fluvial au profit de collectivités ou de groupements, les déclarations doivent être transmises à ces structures décentralisées. Ce transfert de compétences, impliquant une période de rodage, ainsi que cette nouvelle législation, ont ainsi fait diminuer le nombre des déclarations (Magnier & Petit, 2015).

### 1.3.2. Données utilisées

Une analyse des données de pêche a été réalisée, ces données sont de 3 types (Figure 2) :

1. Des données de capture issues de remontées nationales auprès de grands organismes internationaux (FAO/CIEM), disponibles en libre accès sur internet.
2. Des données de pêche continentale issues du suivi national de la pêche aux engins (SNPE) coordonné par l'OFB.
3. Des données de ventes en criées issues de France AGRIMER, disponibles en libre accès sur internet.

Toutes ces sources de données présentent généralement des chiffres par espèce. Afin de pallier à d'éventuels problèmes d'identification et de rendre compte de la pression de pêche exercée sur les Mugilidés, un filtre a été appliqué afin de sélectionner les principaux genres présents à l'échelle Européenne (*Chelon*, *Liza*, *Mugil*). À l'issue de cette sélection, les espèces les plus communes en Europe ont été conservées (*Chelon labrosus*, *Chelon ramada*, *Chelon auratus*, *Mugil cephalus*, *Chelon saliens*). Lorsque l'identification s'arrêtait au rang de la famille ou du genre, les individus ont été classés comme « non identifiés ». Pour finir, certaines espèces peu courantes sur le territoire Européen (ie *Mugil soiyu*, *Liza haematocheilus* et *Oedalechilus labeo*) ont été conservées mais classées dans la catégorie « autres espèces ».

La FAO est une organisation internationale des nations unies qui a pour objectif d'atteindre la sécurité alimentaire pour tous et d'assurer un accès régulier et suffisant à une nourriture de bonne qualité. Cette organisation comporte 197 membres et s'emploie à collecter, analyser, interpréter et diffuser des statistiques sur l'alimentation et l'agriculture utiles pour la prise de décision.

Les données utilisées sont issues de la base de données « Global capture production », elles ont été importées le 10/01/2023. Ces données, transmises de façon volontaire par les pays membres, couvrent les séries annuelles de captures depuis 1950. Elles concernent la production à des fins commerciales, industrielles, récréatives et de subsistance, dans les eaux continentales, saumâtres et marines. Celle-ci est exprimée en poids vif (en t), c'est-à-dire le poids des organismes aquatiques au moment de la récolte.

Afin d'analyser la pression de pêche exercée sur le mulot porc un filtre a été appliqué sur les données FAO afin de ne sélectionner que les pays où selon « Fishbase » cette espèce a été observé. Dans un deuxième temps, un filtre a été appliqué sur les différents taxons afin de sélectionner uniquement des individus présentés comme « mugilidés » ou ayant les genres « *Mugil* », « *Liza* » ou « *chelon* ». Pour finir, la Norvège et la Belgique qui ne présentaient des données de capture que sur moins de 2 ans ont été retirés du jeu de données.

Le Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM/ICES) est un organisme inter-gouvernemental créé en 1902 qui organise la recherche sur les ressources et

l'environnement marin dans l'Atlantique nord-est. Les pays membres de cet organisme doivent régulièrement transmettre leurs données de production.

Les données utilisées sont issues des bases « Historical Nominal Catches 1950-2010 » et « Official Nominal Catches 2006-2020 », elles ont été importées le 10/01/2023. Les statistiques de captures sont exprimées en tonnes de poids vif par pays, par espèce, par zone et par an. Les chiffres des captures couvrent les données de toutes les pêches commerciales, artisanales et de subsistance, et incluent les captures récréatives, lorsqu'elles sont disponibles. Les données sur l'aquaculture et les rejets ne sont pas incluses.

Les 2 bases de données ont été concaténées, pour cela la période 1950-2005 de la base « Historical Nominal Catches 1950-2010 » a été retenue et la période totale de la base « Official Nominal Catches 2006-2020 » a été conservée. Le filtre taxonomique a été effectué sur ces données et les pays présentant des données de capture sur moins de 2 ans ont été retirés (la Norvège, la Suède et la Belgique). Pour finir, il n'est pas précisé dans les métadonnées si les eaux continentales sont incluses.

Les données de déclaration du SNPE ont été utilisées pour la période 2009 - 2020 et permettent de rendre compte de la pression de pêche en milieu continental, elles ont été importées le 18/01/2023. Elles ne distinguent pas les mugilidés au niveau spécifique. Néanmoins le mulot étant le plus eurhalin des mugilidés Européens, cette espèce est sans doute majoritaire dans les captures en eau douce. Ces données de captures permettent de rendre compte de la pression de pêche en eau douce, cependant, au vu des limites précédemment évoquées, ces informations sont à prendre avec précaution.

Les pêcheurs pouvant déclarer le poids et/ou le nombre des taxons pêchés, toutes les captures ne sont pas associées à un poids et à un nombre. Afin néanmoins de disposer d'un poids total, des poids moyens sont calculés par taxon à partir des captures enregistrées en nombre d'individus capturés, permettant d'affecter un poids aux captures non pesées. La même méthode a été mise en place pour obtenir les nombres totaux.

Les données de déclaration mensuelles de ventes en criées sont issues de VISIONet, un site de FranceAgriMer (<https://visionet.franceagrimer.fr/Pages/accueil.aspx>). Ces données ont été importées le 18/10/2022, elles comprennent les quantités vendues ainsi que les montants générés pour chaque criée française. Elles permettent ainsi de rendre compte de la pression de pêche en milieu marin.

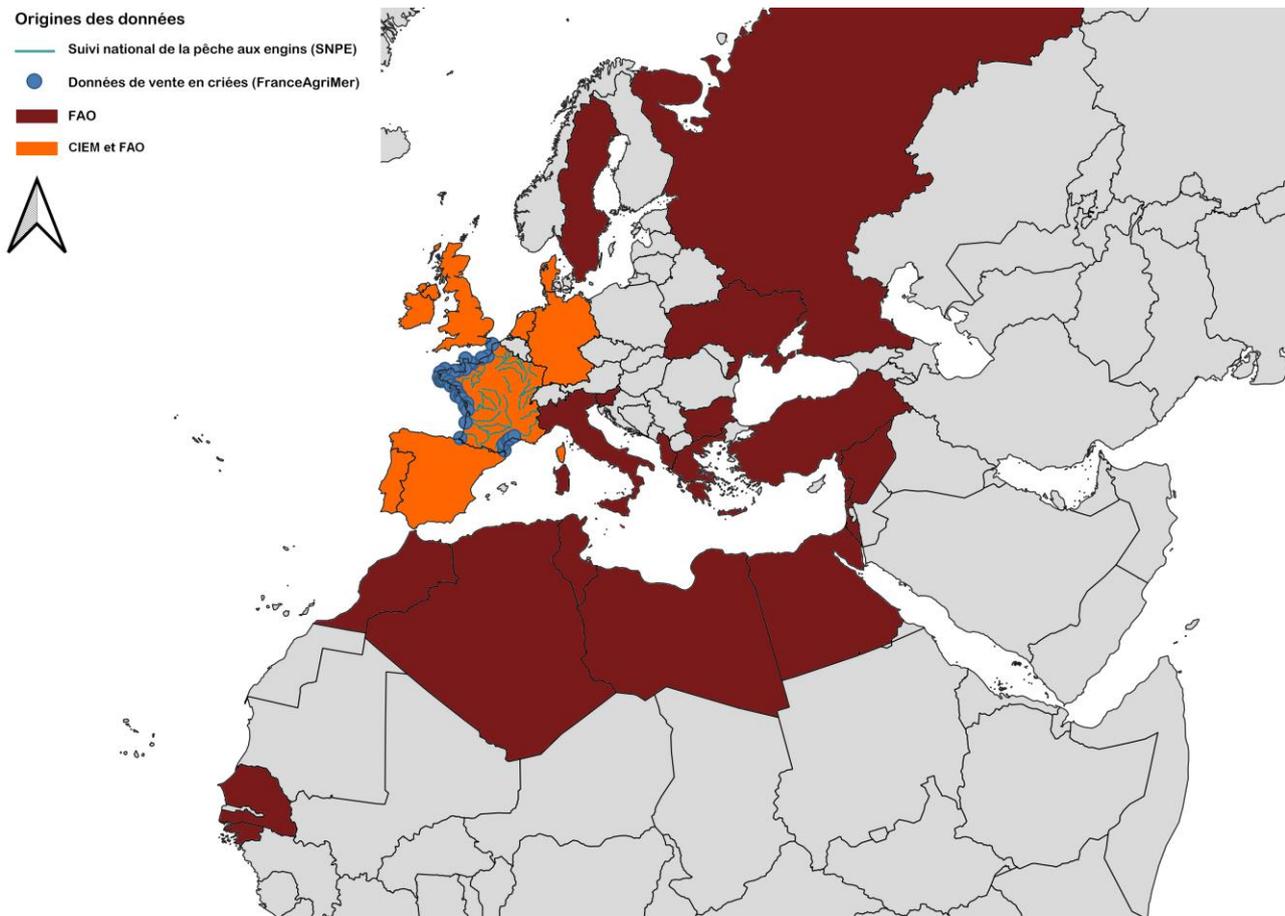


Figure 2 : Carte des zones couvertes par les différentes sources de données utilisées

## II. Synthèse des entretiens

Les entretiens réalisés avec les fédérations de pêche ainsi qu'avec les associations de migrants ont été synthétisés sous forme de graphiques (Figure 3, Figure 4, Figure 5).

Dans les différentes façades maritimes, on note un manque de connaissances ainsi qu'un manque d'intérêt pour les mugilidés. En effet, les différentes structures ne semblent pas toujours connaître la réglementation concernant les tailles minimales. Les pratiques de pêche sont variées, sans pour autant présenter une saisonnalité bien nette.

Globalement les mugilidés semblent peu ciblés par les pêcheurs de loisirs, hormis toutefois sur la façade méditerranéenne. Ce faible intérêt et certaines contradictions dans les réponses sont certainement liées au manque d'attrait gastronomique comme patrimonial de cette famille perçue comme abondante.

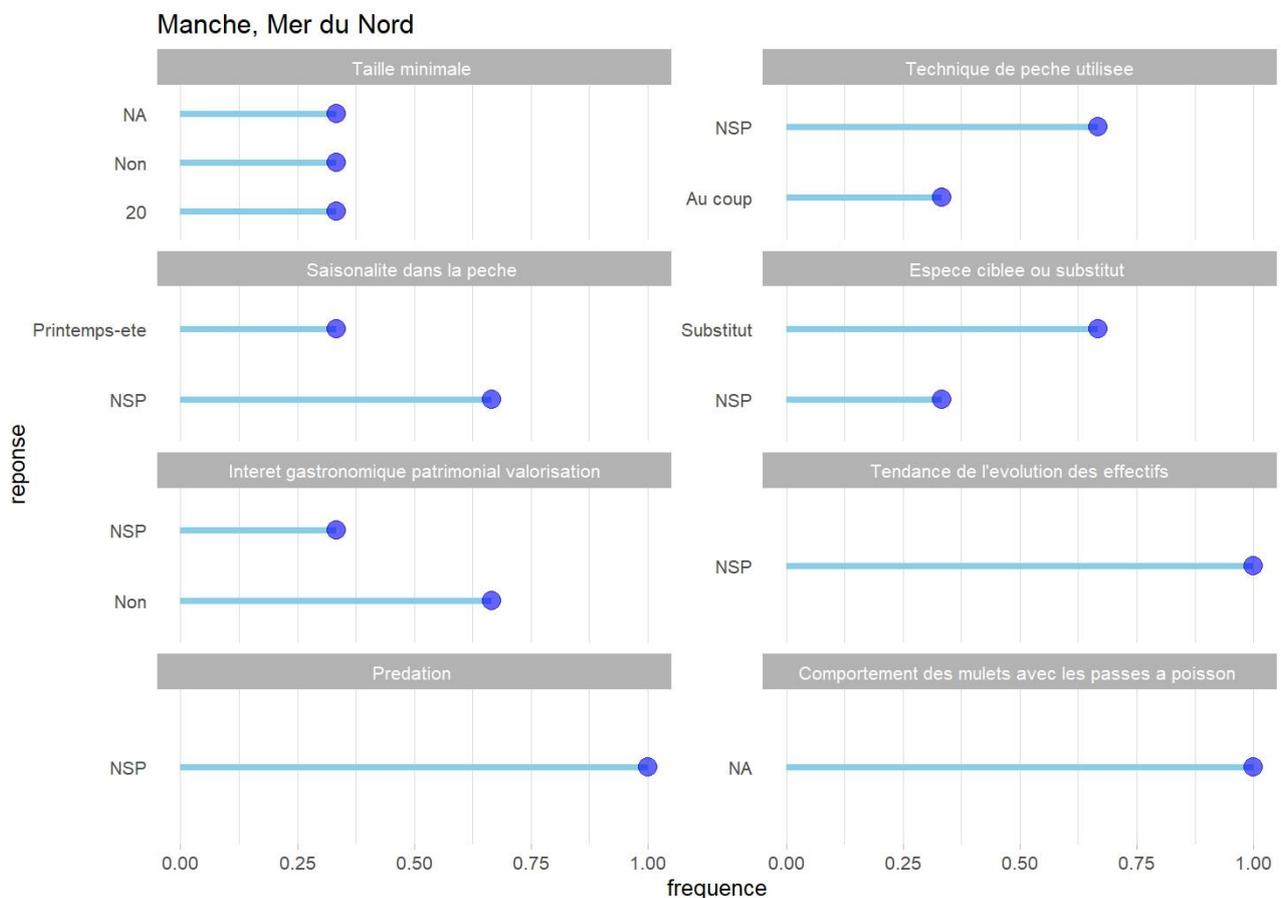


Figure 3 : Connaissance du mulot porc, informations issues des entretiens avec les fédérations de pêche et les associations de migrants de la façade Manche, Mer du Nord (7 fédérations, 1 association), NSP « ne sait pas », NA « pas de réponse »

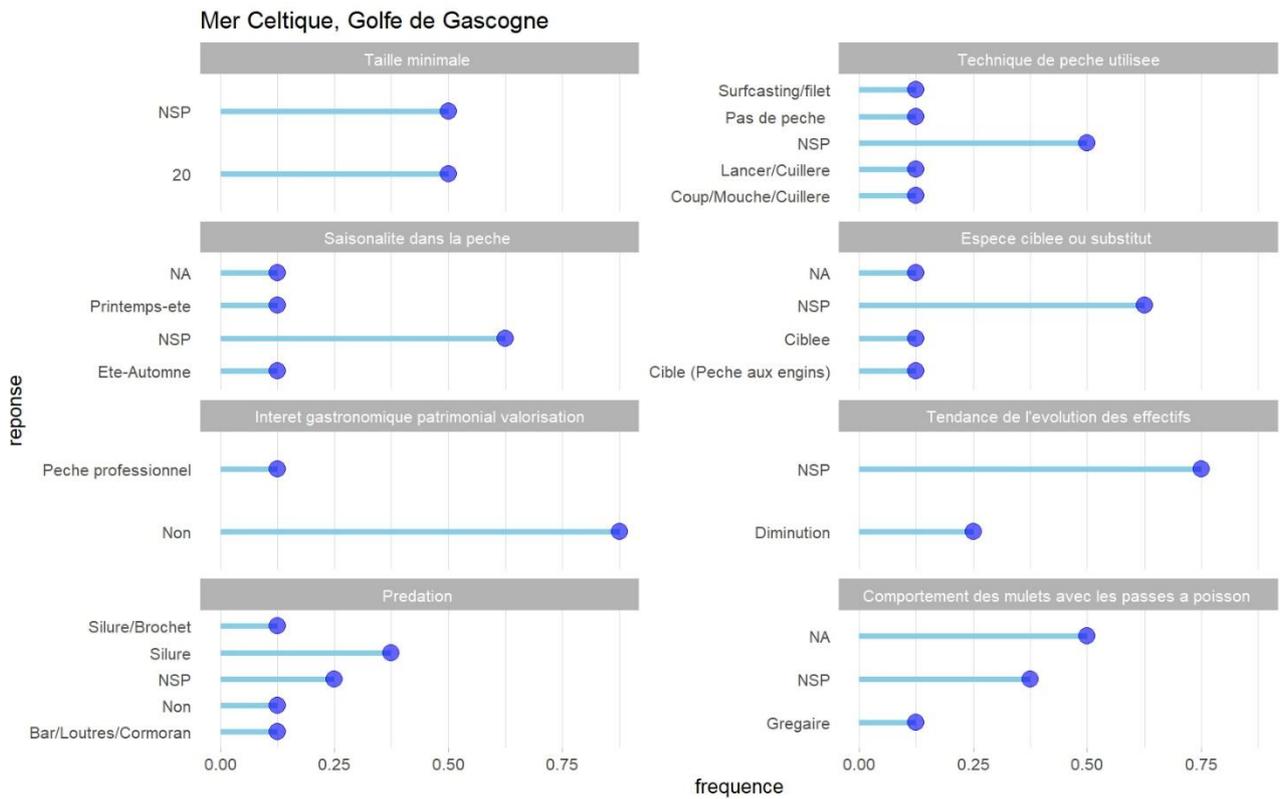


Figure 4 : Entretien avec les fédérations de pêche et les associations de migrants de la façade Mer Celtique, Golfe de Gascogne (4 fédérations, 4 associations)

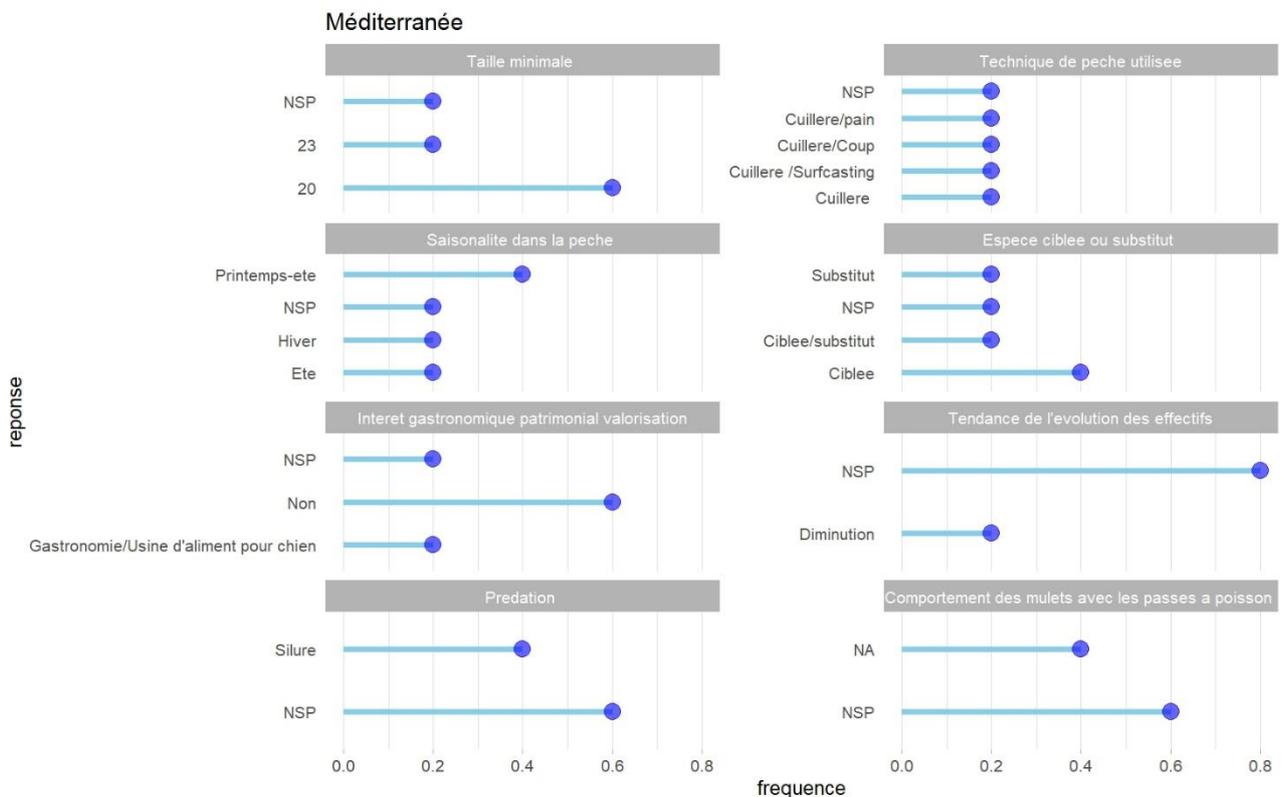


Figure 5 : Entretien avec les fédérations de pêche et les associations de migrants de la façade Méditerranée (4 fédérations, 1 association)

On note que la taille minimale de capture pour la pêche de loisir en zone maritime (30 cm de longueur totale depuis l'arrêté de 2012<sup>2</sup>) n'est pas connue. Les personnes interviewées (FDAAPPMA et associations migrateurs) mentionnant systématiquement la taille minimale de capture pour la pêche de loisir en eau douce (20 cm de longueur totale, article R 436 18 du Code de l'environnement modifié par décret en 2019<sup>3</sup>).

### III. Clés d'identifications

Un recensement des différentes clés d'identifications disponibles (quelques unes en annexes) a été réalisé afin de déterminer si un consensus existe concernant la distinction morphologique des différentes espèces. En effet, les mugilidés présentent de fortes similitudes morphologiques et anatomiques ce qui complique grandement la distinction des différents taxons (Figure 6).

---

<sup>2</sup> <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000026582115>

<sup>3</sup> <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000032376516/>

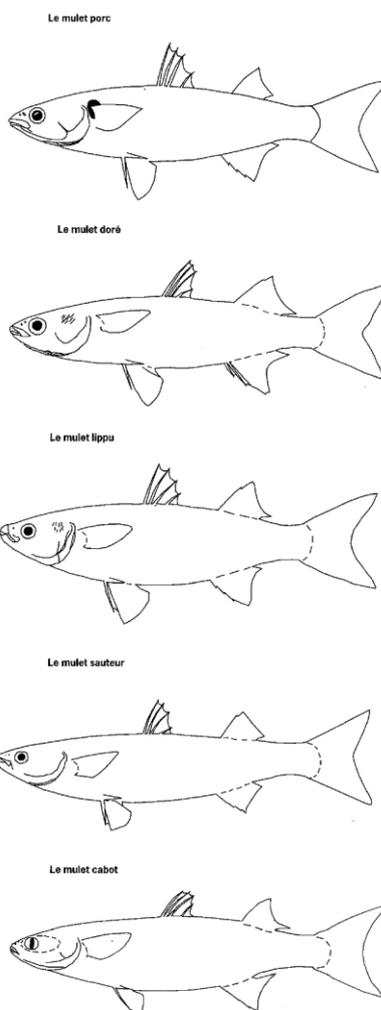


Figure 6 : Les différentes espèces de mugilidé les plus communes en Europe (de haut en bas : *Chelon ramada*, *Chelon auratus*, *Chelon labrosus*, *Chelon saliens*, *Mugil cephalus*) ; illustrations issues de Gautier & Hussenot, 2005

Cette famille se caractérise par une coloration gris plombé, deux nageoires dorsales courtes et nettement séparées, une tête aplatie dorsalement, une petite bouche transversale avec dans certains cas des petites dents (Gautier & Hussenot, 2005).

Les comparaisons des caractéristiques morpho-anatomiques sont utilisées dans la plupart des clés de déterminations disponibles.

L'identification des alevins est particulièrement difficile, en effet, celle-ci se fait dans un premier temps par l'observation de la forme des nageoires, de la pigmentation ainsi que la répartition des mélanophores. Cependant, pour obtenir un diagnostic fiable les poissons doivent être sacrifiés pour comparer le nombre et la forme des caeca pyloriques.

L'identification spécifique des juvéniles et des adultes se fait à l'aide de la forme du préorbitaire et de la membrane adipeuse de l'œil, la longueur des nageoires pectorales et anales, la largeur de l'espace jugulaire, la forme des écailles, la coloration de la tête et de l'opercule et le nombre de caeca pyloriques.

Un travail de validation mêlant taxonomie et génétique serait nécessaire afin de valider ou de réviser ces clés. Ceci permettrait de valider et préciser la distribution

géographique des différentes espèces, en mer comme au sein des bassins-versants.

#### IV. Bancarisation des données

Une base PostgreSQL a été réalisée en prenant en compte les données en libre accès ainsi que celles provenant du pôle MIAME. Cette base est structurée en 3 tables principales (Figure 7) : la table échantillonnage (mulet.sample), les tables pêches (mulet.annual\_fishing et mulet.week\_fishing) ainsi que la table de présence absence par bassin versant (mulet.historical\_bassin). La table échantillonnage présente des données de présence (Eau France) ainsi que des données issues de différents protocoles d'échantillonnages réalisés par des organismes de recherches (INRAE, OFB). La table pêche regroupe les données de captures issues d'organisme français (CRPMEM) ainsi que d'organismes internationaux (FAO, ICES). La table de présence absence par bassin versant présente des données issues du projet Interreg DiadES.

Cette structuration en 3 grandes thématiques permet d'interroger la base via des informations complémentaires.

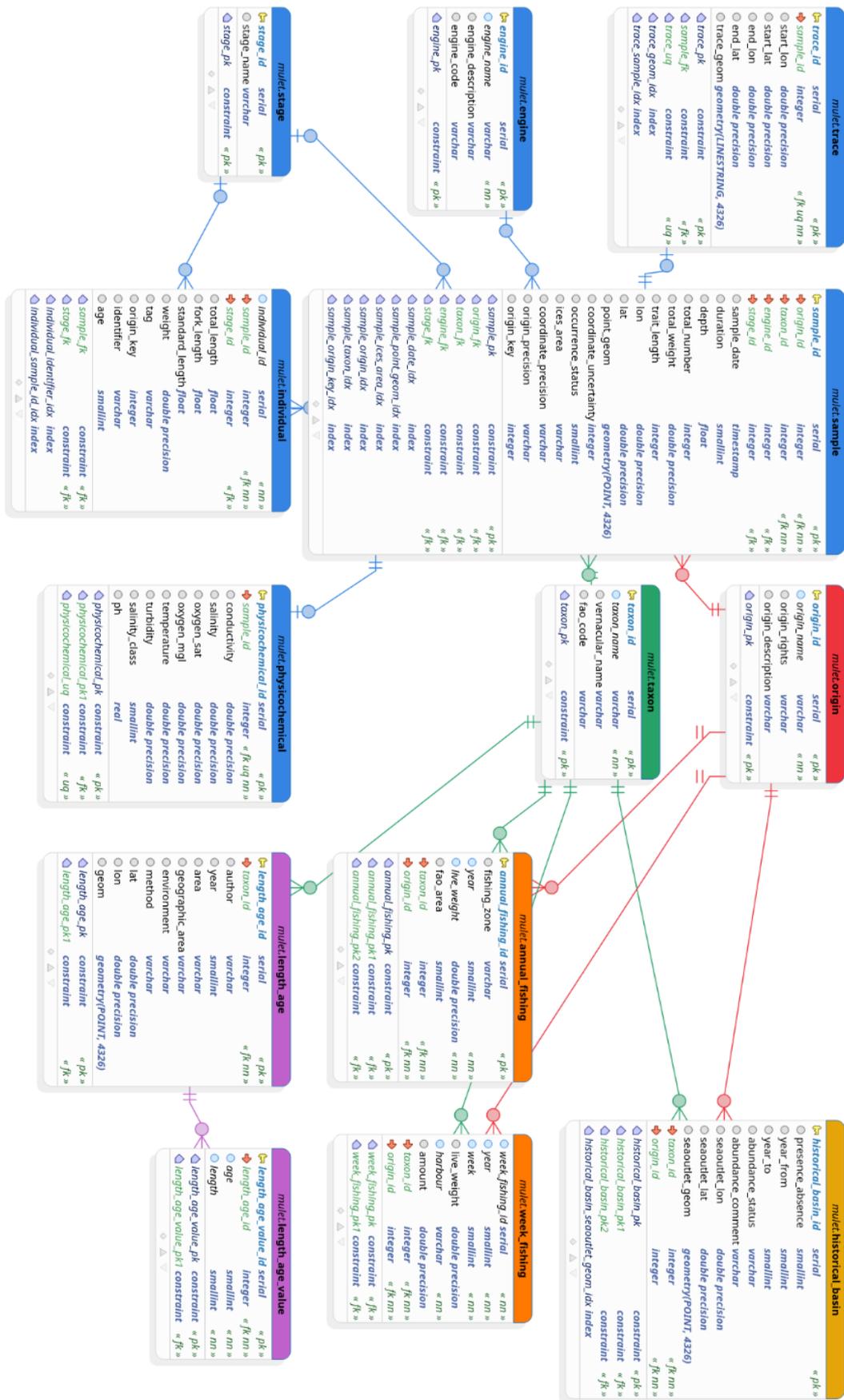


Figure 7 : Schéma de l'architecture de la base de données

Tableau 1 : Caractéristiques des tables Échantillonnage et Pêches

Origine des données	Période	Nombre d'échantillons
Naiades (EAU France)	1981-2021	599
Campagnes Transect (INRAE EABX)	1981-2023	6328
Colisa (IR RARE)	1994-2022	283
Campagnes Pomet (DCE)	1986-2022	1002
Snpe (OFB)	2009-2020	36294
Campagnes Sturat (INRAE, EABX)	2008-2023	1350

Origine des données	Période
CRPMEM Nouvelle Aquitaine	2009-2020
FAO	1950-2020
ICES	1975-2020

## V. Stations de contrôle des migrations

Des informations quant à la présence de *Chelon ramada* en France en milieu continental ont également été obtenues grâce aux Stations de Contrôle des Migrations (STACOMI). Au vu de la grande uniformité morphologique des différentes espèces de mugilidés, il est impossible de les distinguer avec certitude. Nous allons donc utiliser une dénomination plus générale et parler de « mugilidés ».

Des mugilidés ont été observés au niveau de 19 STACOMIs sur les 60 existantes (Figure 8). Ces stations sont localisées dans les bassins des agences de l'eau Seine-Normandie, Bretagne, Loire, Adour-Garonne- et Rhône-Méditerranée. Aucun individu n'a été observé dans les bassins Artois-Picardie et Rhin-Meuse.

Pour finir, sur la Dordogne, des mugilidés ont été observés dans une station localisée en amont (Mauzac) alors qu'aucun individu n'a été identifié à la station située à l'aval (Tuillières). Cette incohérence illustre le fait que cette espèce n'est pas automatiquement comptabilisée à chaque station. Sur une station donnée, en fonction des années, le statut du suivi peut évoluer avec par exemple l'inclusion du taxon dans les comptages ou la modification des périodes de suivi qui dépendent aussi de l'état fonctionnel du dispositif.

Pour finir, il est important de rappeler que les STACOMIs ne comptabilisent que les montées, pas les descentes. De plus, les jeunes individus ne sont pas nécessairement capables d'utiliser certaines des passes à poissons, ils restent donc bloqués à l'aval, sans que nous en ayons connaissance.

Ces différentes stations de contrôles permettent d'avoir des informations sur la présence et les effectifs de mugilidés ainsi que sur la saisonnalité de leurs migrations au droit de la station, et par extrapolation la saisonnalité de leurs migrations dans les eaux douces.

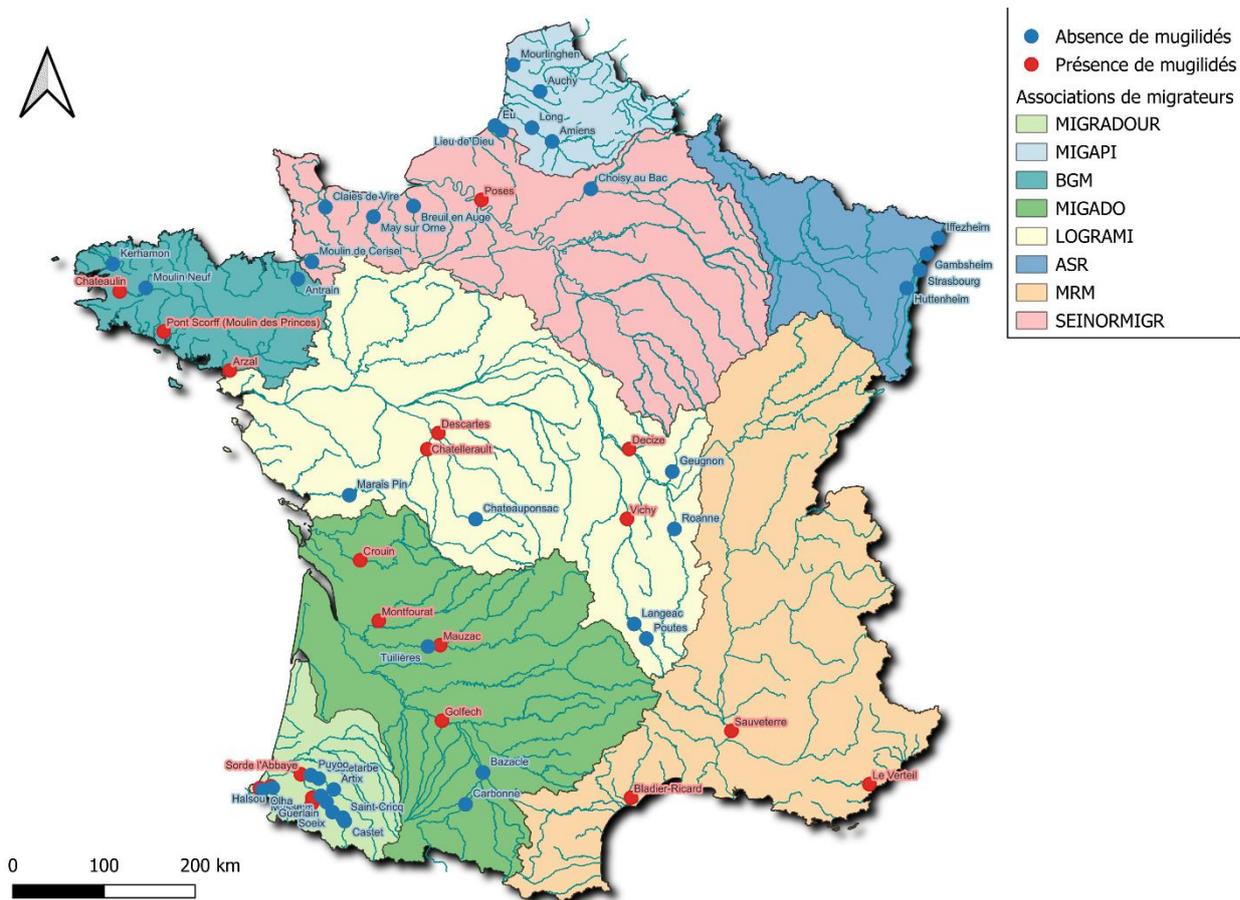


Figure 8 : Territoire d'action des différentes associations de migrateurs et localisation des stations de comptage ayant observé, ou pas, des mugilidés entre 1994 et 2022

## V.1. Effectifs annuels

Les informations concernant les variations annuelles des effectifs de mugilidés dans le bassin de la Seine proviennent des stations de comptage du barrage de Poses-Amfreville. Située sur l'ouvrage le plus en aval sur la Seine, une des stations comptabilise des muets depuis 2008. En raison de la largeur de la Seine, un deuxième dispositif de franchissement piscicole a été construit en rive droite et vient compléter celui présent au niveau de l'usine hydro-électrique. Cet aménagement est fonctionnel depuis 2017. La passe à bassins en rive gauche est munie d'une vitre d'observation tandis que la passe de la rive droite est munie d'un double couloir de visualisation permettant de maintenir des vitesses de courant compatibles au franchissement piscicole. Il y a donc deux systèmes de comptage indépendant en rive droite (Grall et al., 2021).

Sur ce site, une forte diminution des effectifs a été observée depuis 2008 où environ 3100 individus étaient comptabilisés contre seulement 1000 individus en 2022 (Figure 9).

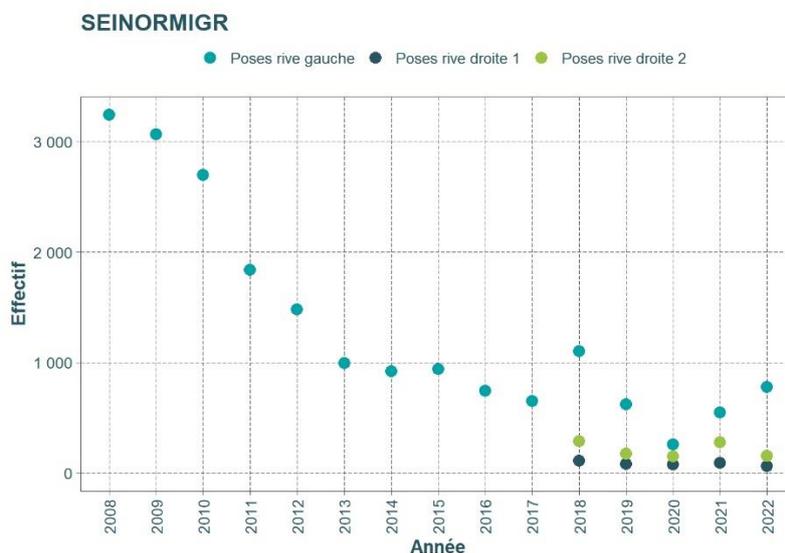


Figure 9 : Nombre de passages de muets comptabilisés annuellement au barrage de Poses (Seine) ; (source : SEINORMIGR)

En Bretagne, les mugilidés ont été observés au niveau de 3 stations de vidéocomptage (Châteaulin sur l'Aulne, le Moulin des princes sur le Scorff et Arzal sur la Vilaine) (Figure 10).

La station d'Arzal, située très en aval de la Vilaine, comptabilise le nombre de passage le plus important de toutes les STACOMIs du territoire français. Les suivis vidéos d'Arzal couvrent une période de 1996 à 2022 avec un arrêt des comptages réguliers entre 1997 et 2013. L'analyse des suivis indique que le nombre d'individus migrants a atteint un pic en 2015 et semble diminuer depuis cette date.

Les stations de Châteaulin et du moulin des princes dénombrent quant à elles peu d'individus (moins d'une centaine chaque année). À Châteaulin, une diminution a été observée depuis 2010. Au Moulin des princes, le maximum a été observé en 2014.

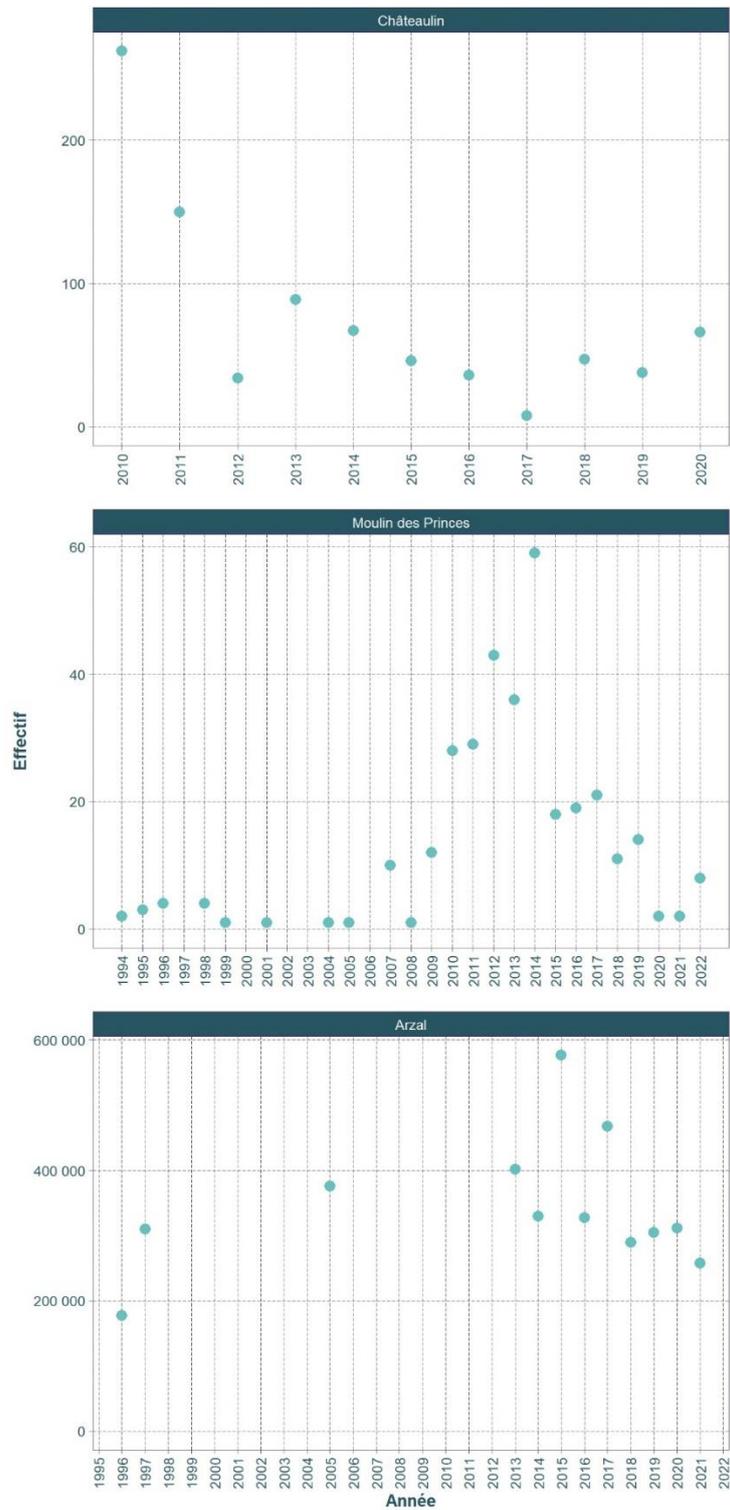


Figure 10 : Nombre de passages de mugilidés comptabilisés annuellement en Bretagne (source : BGM / INRAE / OFB/ EPTB Vilaine)

Les mugilidés du bassin de la Loire ont été comptabilisés au niveau de 4 stations de vidéocomptage (Descartes sur la Creuse, Châtelleraut sur la Vienne, Decize et Vichy sur la Loire) (Figure 11).

Ces stations ont la particularité d'être situées globalement plus en amont que celles des autres bassins hydrographiques. Vichy étant la station française la plus en amont où une observation de mugilidé ait été réalisée, néanmoins aucun individu n'y a été observé depuis 2013. Une diminution est observée depuis 2008 sur la Creuse avec aucun passage en 2022. La station de Châtelleraut sur la Vienne ne montre pas de tendance sur la période. Pour finir, la station de Decize sur la Loire n'a enregistré que très peu d'individus et ne comptabilise plus d'observation depuis 2016.

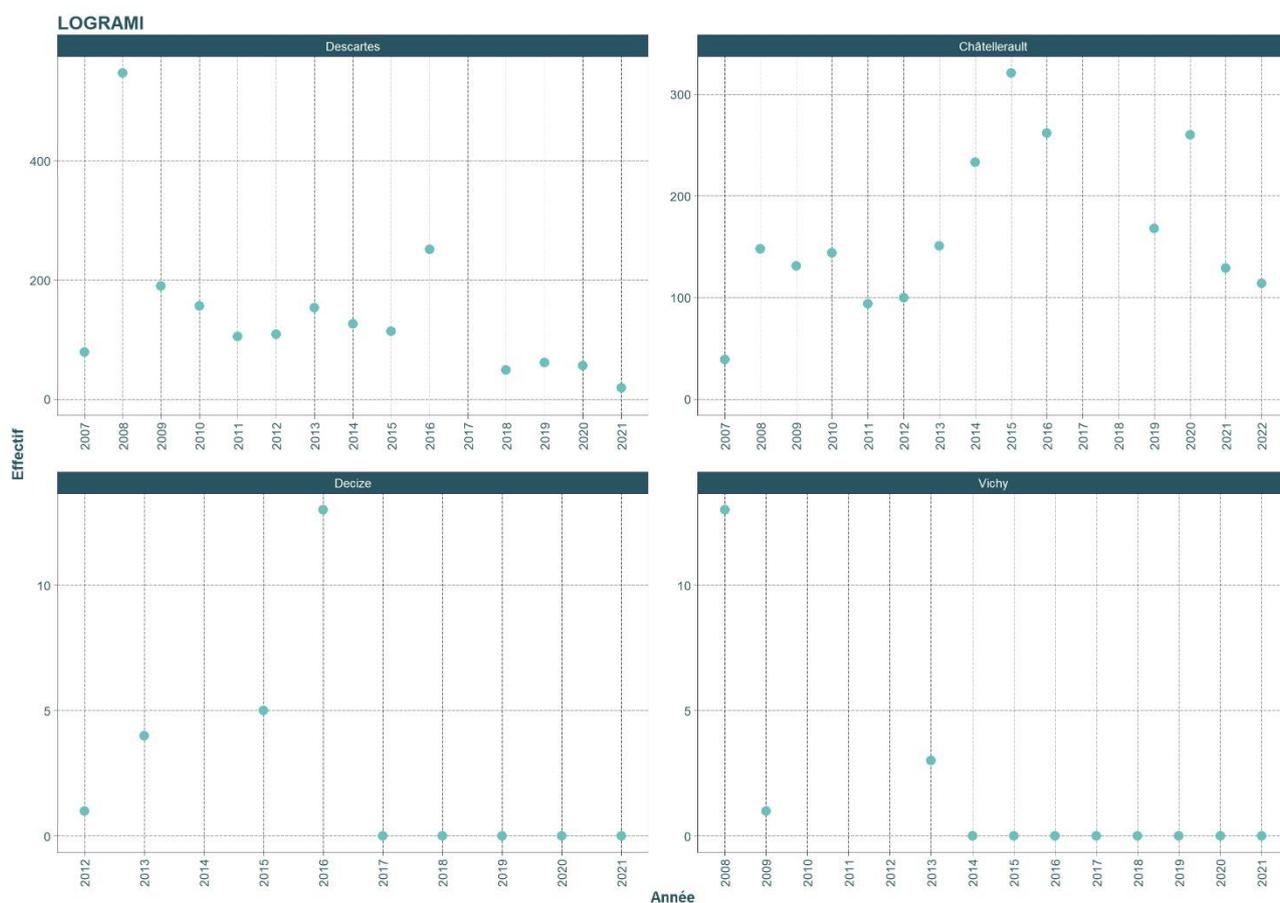


Figure 11 : Nombre de passages de mugilidés comptabilisés annuellement au sein du bassin de la Loire (source : LOGRAMI)

Les individus fréquentant le territoire de l'agence de l'eau Adour-Garonne ont été comptabilisés au niveau de 4 stations de vidéo comptage (Crouin sur la Charente, Montfourat sur la Dronne, Mauzac sur la Dordogne et Golfech sur la Garonne) (Figure 12).

Les effectifs comptabilisés sur la Charente semblent très stables avec peu de variation entre 2013 et 2019, un arrêt des passages est néanmoins observé depuis 2019. Une diminution des passages est observée sur la station de la Dronne entre 2012 et 2014 avec peu d'individus comptabilisés chaque année. Des individus ont été observés sur la Dordogne entre 2006 et 2008, les données n'indiquent aucun passage pour les autres années.

Pour finir, la station de Golfech présente la particularité d'être la passe la plus en amont du bassin Garonne ayant comptabilisé du muet. Cette station enregistrait historiquement le plus grand nombre de passages (plus de 10 000 individus comptabilisés chaque année entre 2000 et 2002). Un effondrement de la fréquentation a été observé entre 2002 et 2004 pour ne présenter plus aucune observation depuis 2021.

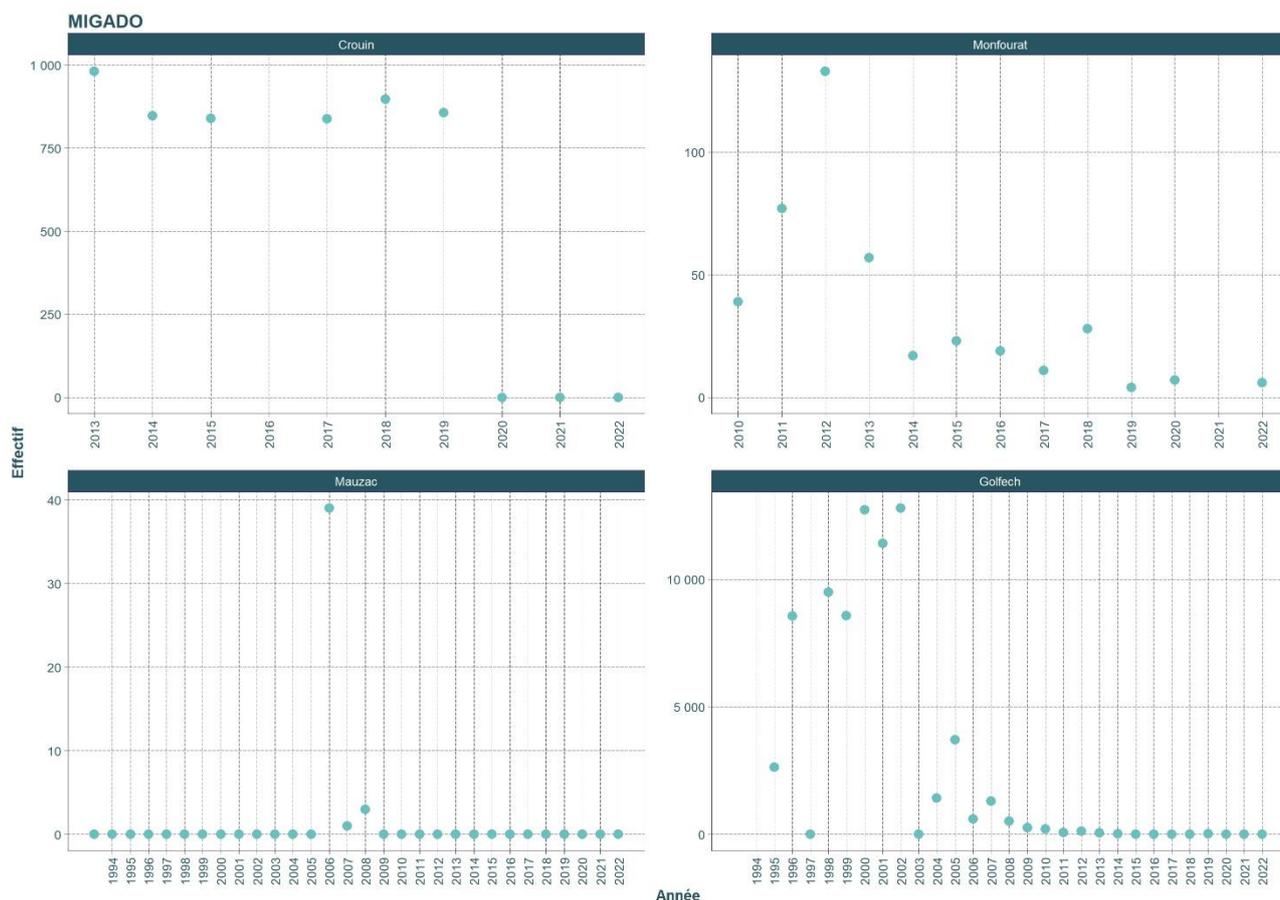


Figure 12 : Nombre de passages de muets comptabilisés annuellement au sein du bassin de la Garonne (source : MIGADO)

Les muets fréquentant le bassin de l'Adour sont observés au niveau de 4 stations (Sorde-l'Abbaye correspondant à un suivi ponctuel de la reproduction de l'alose, les passes piège d'Uxondoa sur la Nivelles et de Chopolo sur la Nive et la passe vidéo de Charitte sur le Saison,) (Figure 13). Ces différentes stations présentent des données de passage sporadiques avec des effectifs très faibles en comparaison aux autres bassins hydrographiques. Cela s'explique en partie par le fait que les passes de Sorde-l'Abbaye, Uxondoa et Chopolo sont des passes pièges et ne peuvent donc pas comptabiliser tous les passages.

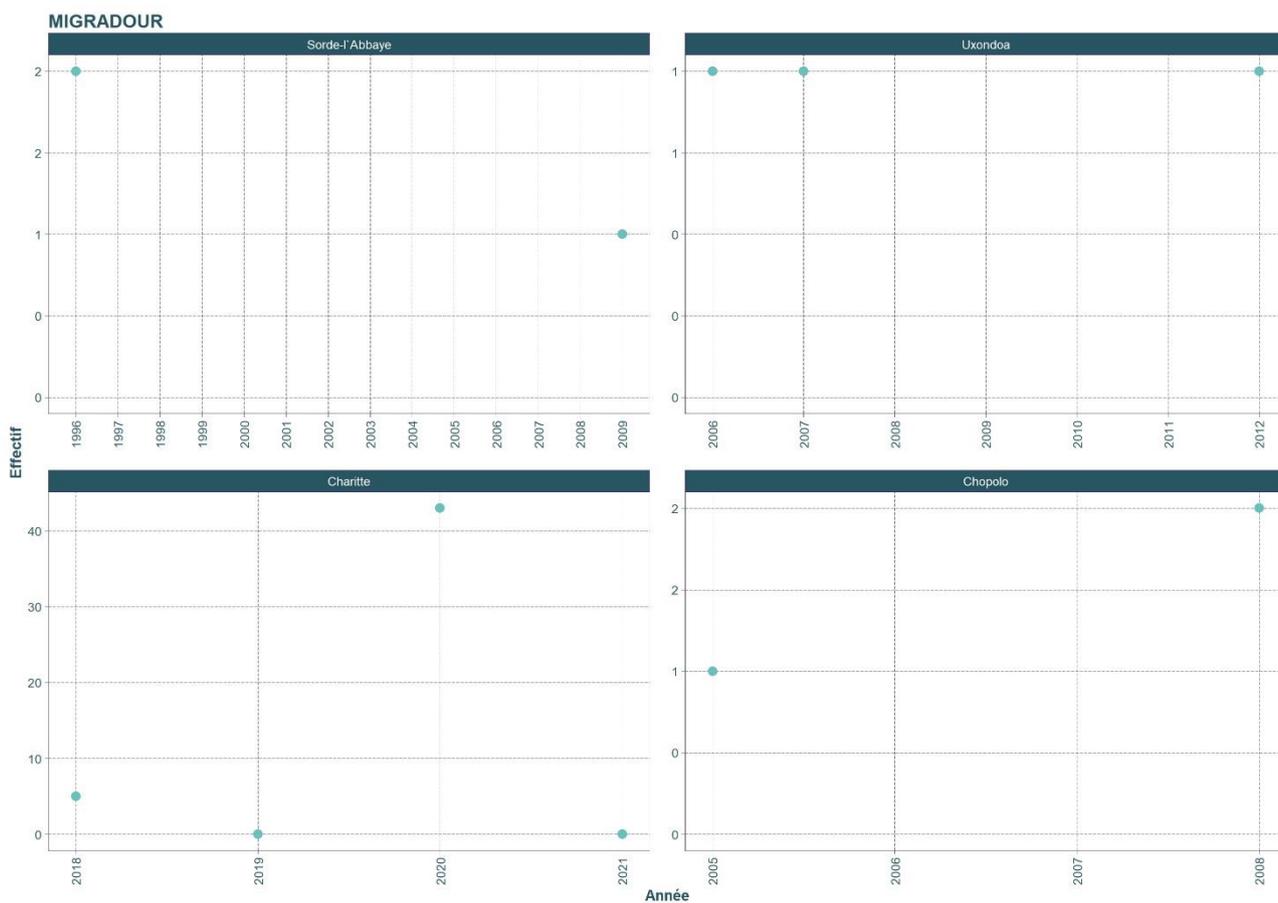


Figure 13 : Nombre de passages de mugilidés comptabilisés annuellement au sein du bassin de l'Adour (source : MIGRADOOR)

Les muets fréquentant le territoire de l'agence de l'eau Rhône-Méditerranée ont été observés au niveau de 3 stations de vidéo comptage (Bladier-Ricard sur l'Hérault, Sauveterre sur le Rhône et le Verteil sur l'Argens) (Figure 14). Ces différentes passes ne fonctionnent que depuis une période récente, elles enregistrent des effectifs importants (ex : plus de 60 000 individus à Sauveterre sur le Rhône) sans que nous puissions pour le moment identifier de tendances.

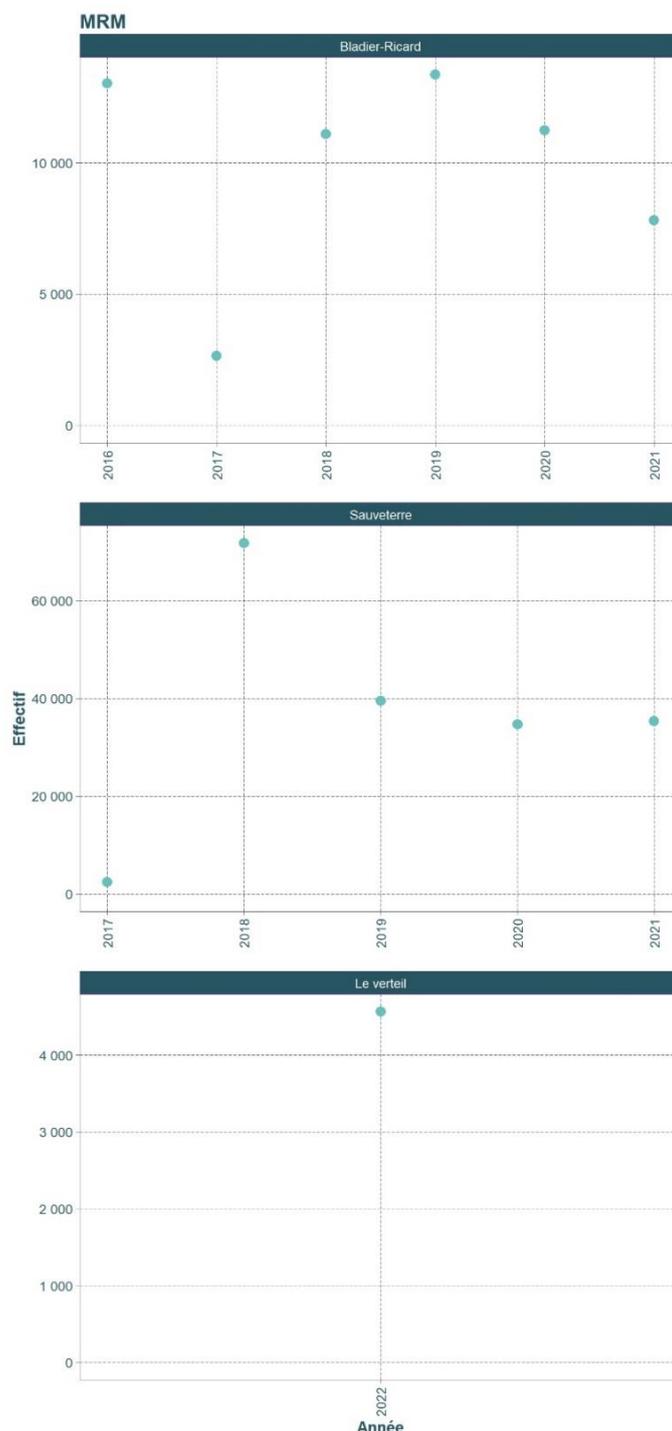


Figure 14 : Nombre de passages de muets comptabilisés annuellement au sein du territoire de l'agence de l'eau Rhône-Méditerranée (source : MRM)

Pour la plupart des stations des façades Manche et Atlantique, on observe une diminution parfois très forte (ex: Poses-Amfreville, Golfech) des effectifs de mugilidés comptabilisés ces dernières années comparativement aux décennies précédentes. Les raisons peuvent être variables d'un site à l'autre mais cela mériteraient des analyses spécifiques. Sur la Méditerranée nous manquons de recul pour pouvoir interpréter une tendance.

## V.2. Saisonnalité des migrations

La saisonnalité des mouvements migratoires en milieu continental a été étudiée en analysant les variations mensuelles des effectifs observés par les stations de comptage. Un filtre a été réalisé afin de ne garder que les stations qui présentent un nombre conséquent d'individus (plus de 100 passages). La saisonnalité dans les migrations n'a donc pas pu être étudiée au sein du bassin de l'Adour. Dans la passe estuarienne d'Arzal, la taille des individus est estimée lors de leur passage, ce qui permet de la prendre en compte dans les analyses.

Les différentes stations de comptage présentent des mouvements migratoires principalement entre avril et juillet. Les passes à poissons situées en aval sont franchies par des effectifs importants entre avril et juin (Figure 15, Figure 16, Figure 17). Par contre, les passes les plus en amont, comme Golfech sur la Garonne (Figure 18) et Sauveterre sur le Rhône (Figure 19) sont franchies plus tardivement, entre juin et juillet.

La saisonnalité des migrations semble dépendante de la taille des individus. En effet sur la passe estuarienne d'Arzal, certains mois sont caractérisés par le passage d'une classe de taille précise (Figure 17). Les individus de plus grande taille (i.e. plus de 40 cm de longueur totale) ont tendance à franchir le barrage en début et en fin d'année. Cette saisonnalité dans les passages pourrait être en lien avec la période de migration entre l'eau douce et la mer pour les individus matures (Gautier & Hussenot, 2005).

Les plus petits individus (moins de 30 cm) ont quant à eux tendance à franchir le barrage durant les mois d'été, entre juillet et août selon les années.

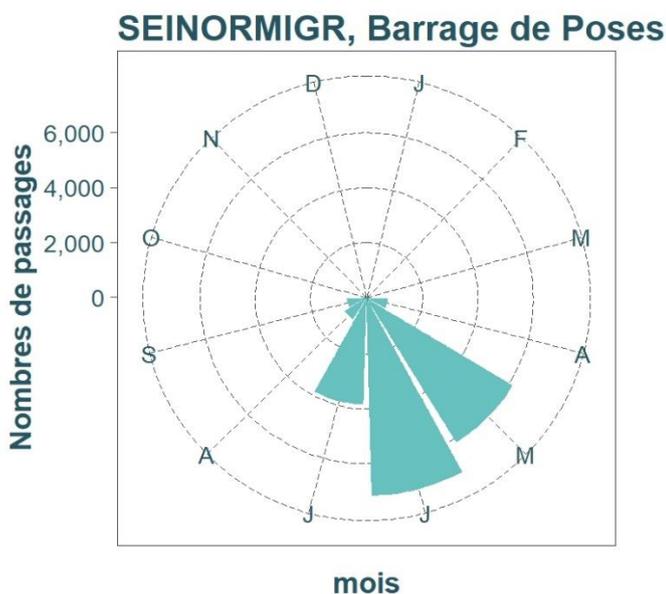


Figure 15 : Variation saisonnière des effectifs totaux de mugilidés aux stations de comptage du barrage de Poses sur le bassin de la Seine sur la période 2008-2022

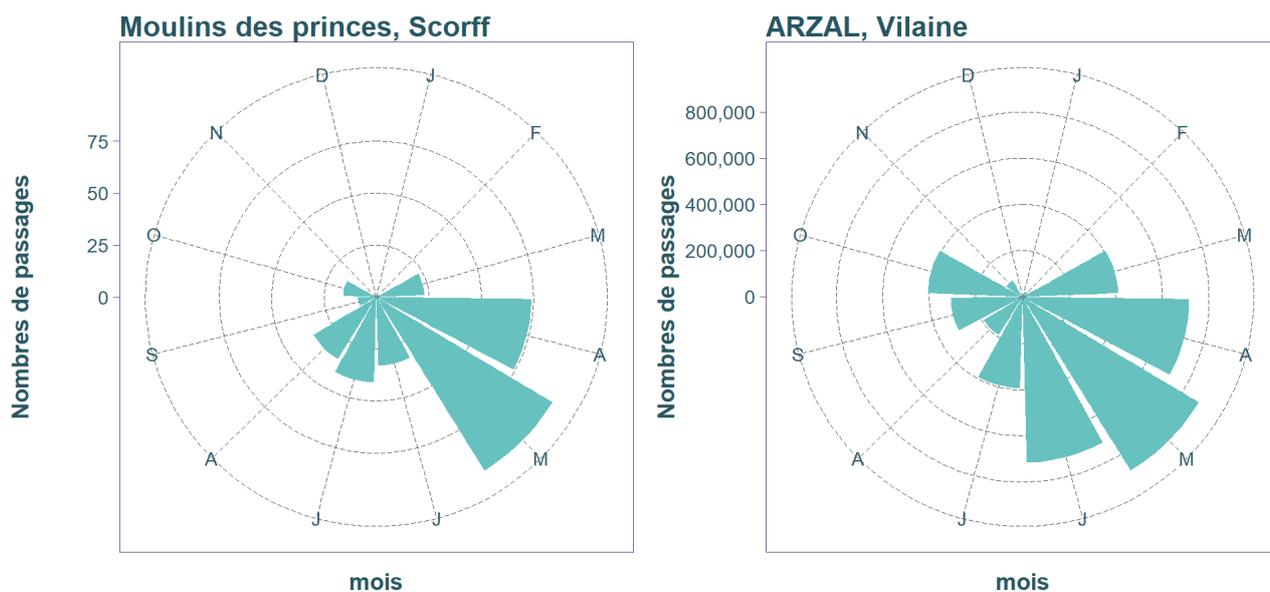


Figure 16 : Variation saisonnière des effectifs totaux de mugilidés aux stations de comptage du Moulin des princes (Scorff, 1994-2022) et Arzal (Vilaine, 1995-2023).

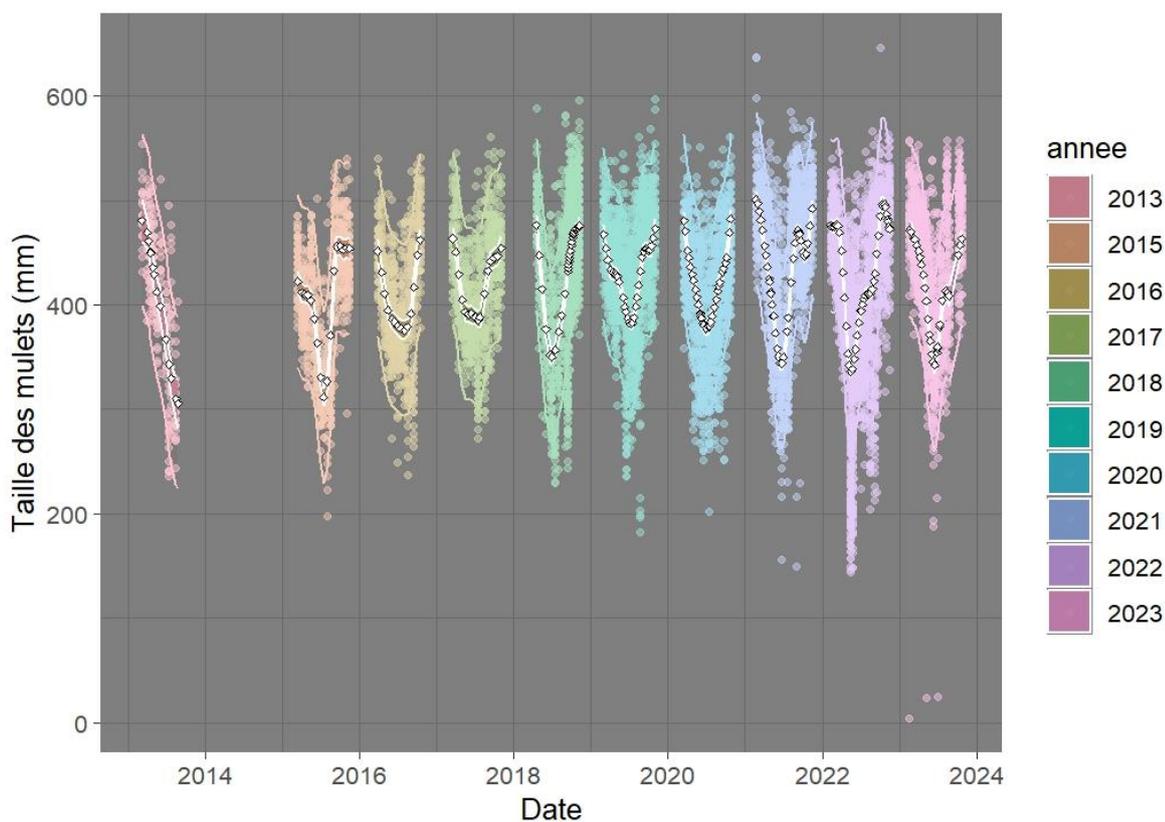


Figure 17 : Distribution entre 2013 et 2023 des longueurs totales des individus franchissant le barrage d'Arzal (Vilaine) et prédictions du GAM de l'évolution saisonnière des tailles

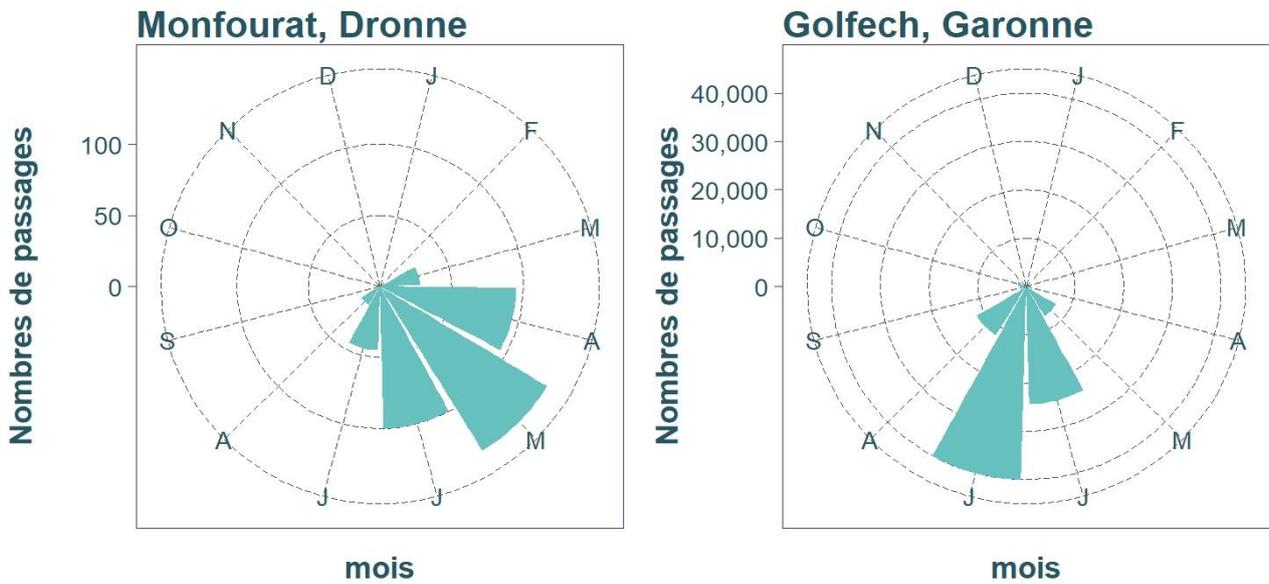


Figure 18 : Variation saisonnière des effectifs totaux de mugilidés aux stations de comptage de Montfourat (2010-2022) et Golfech (1994-2022).

A

B

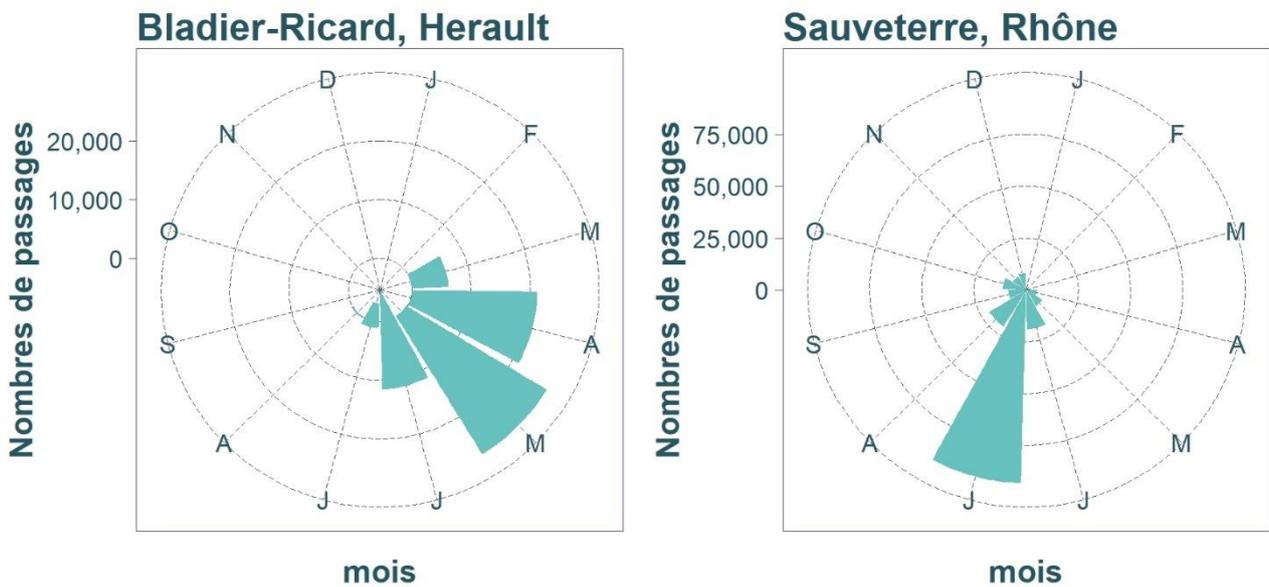


Figure 19 : Variation saisonnière des effectifs totaux de mugilidés aux stations de comptage de Bladier-Ricard (2016-2021) et Sauveterre (2017-2021).

Tel que visualisable à partir des comptages des STACOMIs, le patron de montaison des mugilidés est assez clair, avec une colonisation des bassins à partir d'avril, sur les sites les plus aval et un maximum de passages en mai, juin ou en juillet selon la localisation sur les axes.

## VI. Description de l'espèce

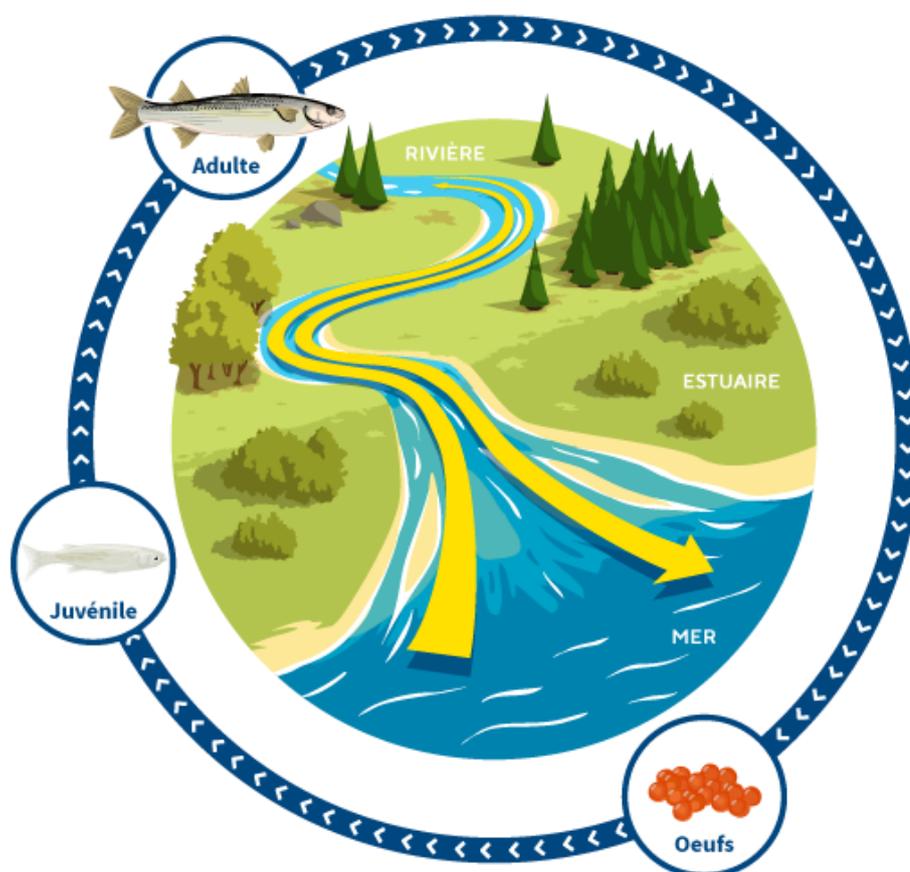


Figure 20 : Cycle de vie schématique du mulot porc *Chelon ramada* © mnivesse.com/Agence française pour la biodiversité

Le cycle de vie du mulot porc commence par une reproduction en mer, qui aurait lieu entre l'automne et l'hiver. Les larves éclosent et se développent d'abord en mer, avant de migrer dans les zones estuariennes, entre l'hiver et le printemps, à l'âge de 2 à 4 mois. Les juvéniles y grandissent jusqu'à atteindre la maturité sexuelle.

Les adultes réalisent des migrations trophiques facultatives en eau douce et des migrations de reproduction vers les eaux marines. La migration trophique anadrome, vers l'eau douce, se déroule du printemps au début de l'été (cf. V.2), tandis que la migration de reproduction catadrome, vers les zones marines, a lieu en automne.

## VI.1. Migration de reproduction et phase marine

### VI.1.1. Maturation

Une fois matures, les muets porcs se reproduisent en mer, complétant ainsi leur cycle de vie. Ce cycle de migration entre les eaux douces et marines permet à l'espèce de se nourrir, de se reproduire et de garantir sa survie. La maturité sexuelle chez *Chelon ramada* serait atteinte entre 2 et 6 ans (Ergene, 2000; Koutrakis, 2011; Sauriau et al., 1994), pour une longueur totale comprise entre 250 et 400 mm (El-Halfawy et al., 2007; Ergene, 2000; Keith et al., 2020). Les mâles arrivent à maturité plus tôt mais auraient une durée de vie plus courte entraînant ainsi un sex ratio biaisé en faveur des femelles dans les classes d'âge plus avancées (El-Halfawy et al., 2007; Ergene, 2000; Farrugio & Quignard, 1974; Kasımoğlu et al., 2011; Koutrakis, 2011).

Après avoir emmagasiné des réserves, les muets porcs vont entamer leur maturation (El-Halfawy et al., 2007; Ergene, 2000). Celle-ci ne peut s'achever naturellement en eau douce, pour cela une migration de reproduction catadrome est nécessaire à travers la partie aval des fleuves et les estuaires (ex. Figure 21) pour rejoindre la mer (Mousa, 2010; Sauriau et al., 1993; Trancart et al., 2011). Cette dévalaison qui reste à ce jour peu documentée se déroulerait de juillet à Novembre (Briand et al., 2023; Sauriau et al., 1993; Trancart et al., 2011).

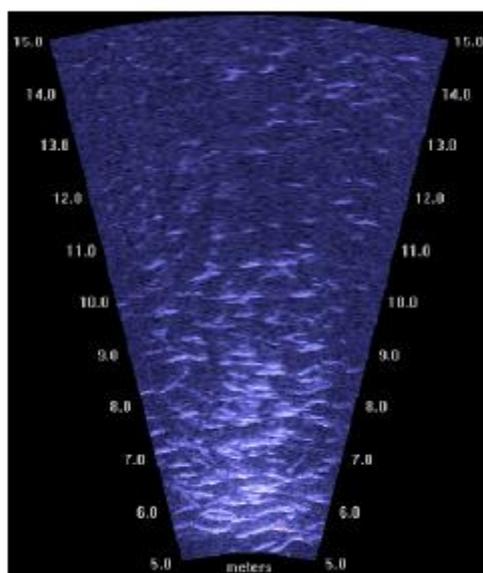


Figure 21 : Dévalaison d'un banc de muets filmée avec une « caméra acoustique » (Briand et al., 2023)

Ce n'est qu'à l'issue de celle-ci, que les muets pourront finaliser leur maturité sexuelle, en effet le développement des gonades semble régi par une combinaison de plusieurs facteurs abiotiques. On évoque notamment une hausse de la salinité (Blaber & Crosetti, 2016; Ould Mohamed Vall, 2004), une température de l'eau inférieure à 18 degrés (Sagi & Abraham, 1984; Sauriau et al., 1993) et une photopériode descendante (Ergene, 2000; Kasımoğlu et al., 2011; Koutrakis, 2011; Sagi & Abraham, 1984; Sauriau et al., 1993) pour un développement gonadique complet.

Chez les muets porcs un seul lot d'ovocytes entre en vitellogénèse chaque année et de façon synchrone entraînant ainsi à une ponte non-intermittente (Bruslé dans Gautier & Hussenot, 2005).

### VI.1.2. Reproduction

Les muets porcs sont itéropares ce qui signifie qu'ils peuvent se reproduire plusieurs fois au cours de leur vie (Daverat et al., 2011). Ils sont gonochoriques, ce qui signifie qu'ils ne changent pas de sexe au cours de leur vie (Gautier & Hussenot, 2005; González-Castro & Minos, 2016).

Les individus matures peuvent se reproduire une fois par an (Gautier & Hussenot, 2005; Kasımoğlu et al., 2011; Koutrakis, 2011). La reproduction s'effectue sur le plateau continental à proximité des estuaires (Blaber & Crosetti, 2016; Gautier & Hussenot, 2005; Sarraj, 2018; Thong, 1968). La période de reproduction varie selon les localisations, elle se situe principalement durant l'automne et le début de l'hiver, voire au printemps/été au Royaume-Uni, limite nord de la distribution actuelle de l'espèce (Figure 22).

Durant ces périodes de reproduction, ils se regroupent en bancs de composés majoritairement de femelles (Gautier & Hussenot, 2005; Koutrakis, 2011; Sauriau et al., 1993). Les individus peuvent provenir de plusieurs estuaires entraînant ainsi un brassage génétique (Blaber & Crosetti, 2016; Gadais, 2012).

Des travaux sur la fécondité ont estimé un nombre d'oocytes compris entre 126 000 et 439 000 pour des longueurs fourches respectives de 225 mm et 345 mm en Turquie (Ergene, 2000) : entre 82 000 et 434 000 pour des tailles standard respectives de 255 mm et 310 mm à Tunis (Farrugio & Quignard, 1973), 581 000 et 1 243 000 pour des tailles standard de 440 mm et 530 mm au Royaume-Uni (Hickling, 1970).

Le diamètre des œufs peut varier entre 0,20 mm et 0,59 mm de diamètre (Ergene, 2000). Ces œufs sont libres et tombent sur le substrat où ils restent durant tout le développement de l'embryon sans protection des géniteurs (Nicolas, 2010). Peu d'information est disponible concernant le développement embryonnaire chez *Chelon ramada*, celui-ci dépendrait principalement de la température et de la salinité (Gautier & Hussenot, 2005). Des manipulations en condition expérimentales ont permis d'observer que les œufs fécondés éclosent environ 48 heures après la ponte, à une température de l'eau comprise entre 20 et 21 °C (Mousa, 2010).

Source	id	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
(Claridge & Potter, 1985)	1												
(Hickling, 1970)	2												
(Trancart, 2011)	3												
(Rochard et Elie, 1994)	4												
(Torricelli et al., 1981)	5												
(Cambrony, 1984)	6												
(Glamuzina et al., 2007)	7												
(Bartulović et al, 2011)	8												
(Koutrakis, 2011)	9												
(Koutrakis et al., 1994)	10												
(Almeida et al., 1995)	11												
(Almeida et al., 2003)	12												
(Pereira et al., 2021)	13												
(Kasimoğlu et al., 2011)	14												
(Farrugio & Quignard, 1973)	15												
(Ergene, 2000)	16												
(Sagi & Abraham, 1984)	17												
(El-Halfawy et al., 2007)	18												
(Mousa, 2010)	19												

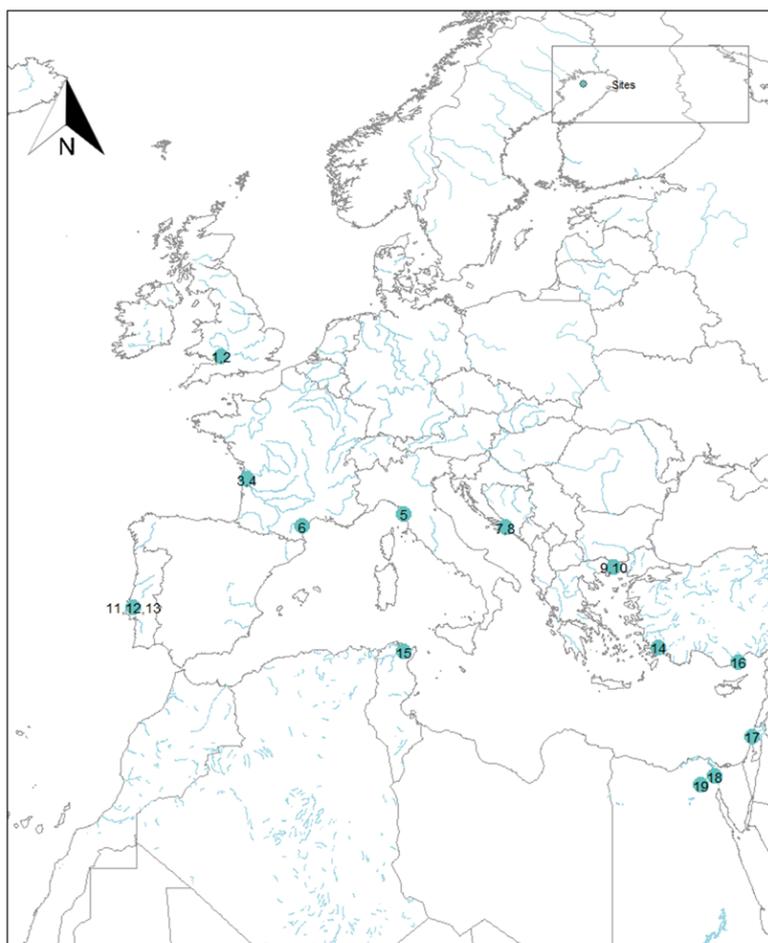


Figure 22 : Périodes de reproduction de *Chelon ramada* issues de la littérature et localisations associées



Figure 23 : *Chelon ramada* male spermiating capturé en septembre 2023 dans la partie aval de l'estuaire de la Gironde (photo : Thibault Dindart, INRAE)

## VI.2. Distribution en mer

Les informations disponibles quant à l'utilisation des habitats marins par *Chelon ramada* sont éparses et de nature très variée. Ceci s'explique particulièrement par le manque d'intérêt pour cette espèce, par son identification difficile, ainsi que par le fait qu'elle n'est pas ciblée par les pêcheries (Sarraj, 2018; Trancart, 2011).

La favorabilité de l'habitat marin de *Chelon ramada* a récemment été modélisée à l'aide d'un modèle de distribution d'espèce (Elliott et al., 2023). Ce modèle est basé sur des données d'occurrences issues de suivis des pêcheries (OBSMER), ainsi que de campagnes scientifiques (CIEM DATRAS et IFREMER hors DATRAS). Les covariables utilisées pour expliquer la distribution de l'espèce sont la distance à la côte, la nature du fond ainsi que la salinité.

Les prédictions sur la favorabilité de l'habitat en milieu marin (Figure 24) indiquent que *Chelon ramada* serait essentiellement présent sur le plateau continental à moins de 100 km des côtes. Notons néanmoins que très peu de pêcheries vont au-delà, même si les données de campagne scientifiques permettent de limiter ce biais. Pour finir, ils n'apportent pas d'information sur cette espèce en Méditerranée.

Le papier ne discute pas de l'identification taxonomique des mulets dans ces bases de données, on peut toutefois avoir quelques doutes et considérer qu'il puisse y avoir un mélange d'espèces. Pour autant les occurrences utilisées pour calibrer le modèle indiquent que toute l'année on rencontre des mulets porcs en mer. Outre l'hypothèse d'un probable mélange d'espèces dans le jeu de données, il est vraisemblable, comme pour d'autres thalassotoques catadromes, l'anguille en est un bon exemple, qu'une partie de la population reste en mer, dans un modèle de catadromie facultative.

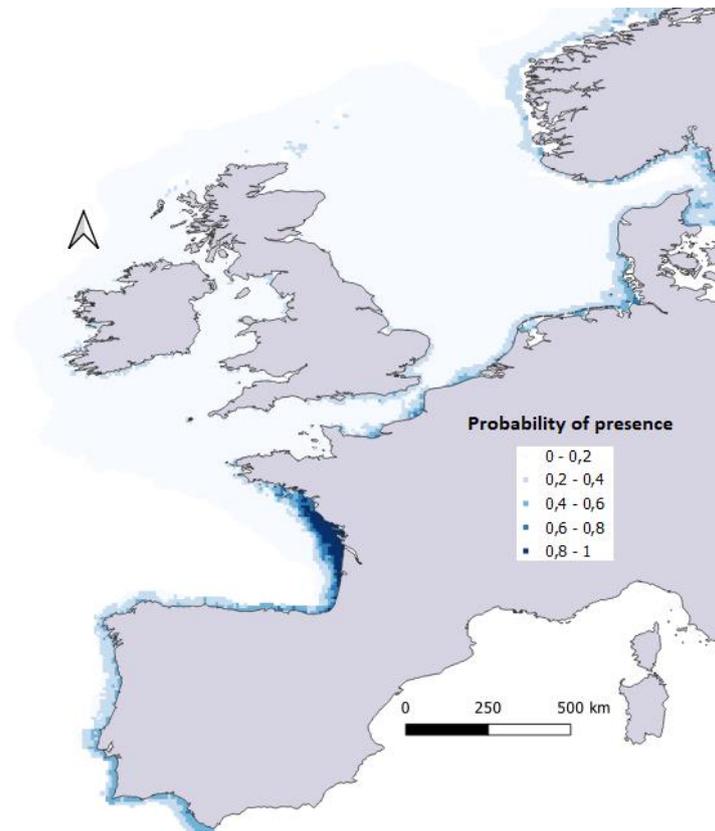


Figure 24 : Cartographie de la favorabilité de l'habitat de *Chelone ramada* dans l'océan Atlantique issue d'un modèle de distribution d'espèce hiérarchique bayésien (Elliott et al, 2023)

### VI.3. Stades larvaire et juvénile

#### VI.3.1. Migration estuarienne

Une étude en condition expérimentale sur le développement larvaire a montré que les larves commencent à s'alimenter à partir du cinquième jour après éclosion, elles se pigmentent progressivement et les nageoires vont commencer à se développer (Mousa, 2020). Les larves de plus de 15 mm de longueur totale vont former des bancs homogènes proche de la surface. A ce stade les larves sont zooplanctonophages et présentent de faibles capacités natatoires (Mickovic et al., 2010; Mousa, 2020; Zismann, 1981).

Les larves vont migrer près des côtes et se diriger progressivement vers les nourriceries estuariennes de janvier à août dans le Golfe de Gascogne et la Méditerranée par rhéotaxie et chémotaxie positive. Ces périodes varient en fonction des localités et suivent les périodes de pontes (Figure 22). Elles sont âgés d'environ 2 mois et mesurent environ 30 mm au moment de leur arrivée en estuaire (Arruda et al., 1991; Blaber & Crosetti, 2016; De Silva, 1980; Torricelli et al., 1981; Trancart et al., 2011).

La migration estuarienne est donc le fruit d'une conjonction de facteurs incluant le succès de la reproduction, la réponse comportementale des larves aux processus hydrodynamiques et la mortalité. De plus, la température, la salinité, la disponibilité de la nourriture et les processus hydrodynamiques dans les eaux estuariennes et côtières vont conditionner à la fois la stratégie de reproduction et la survie des premiers stades de vie (Trape et al., 2009; Vieira & Vieira, 1991). C'est pour cela qu'il a été postulé que des périodes de reproductions prolongées permettraient de compenser l'impact de conditions climatiques défavorables (Blaber & Crosetti, 2016). A ce jour, très peu d'informations sont disponibles sur le développement larvaire et le succès de migration.

Les estuaires représentent généralement une zone d'habitats et de refuges, riche en nutriments. Ils présentent également des conditions physiques favorables, un hydrodynamisme avantageux souvent avec une turbidité élevée, ce qui permet de réduire les risques de prédation (Cyrus & Blaber, 1987). Cela explique pourquoi la phase marine est aussi courte et majoritairement liée à la reproduction et au début de la phase larvaire.

Une fois arrivées en estuaire, les larves forment des bancs se déplaçant sur le fond dans des zones peu profondes en quête de nourriture (Zismann, 1981). Cette classe de taille constitue une phase transitoire vers le stade juvénile qui se caractérise par la formation de tous les rayons des nageoires ainsi que par le début de la squamation (développement des écailles); (Balon, 1985; Crosetti & Blaber, 2016; Mickovic et al., 2010; Zismann, 1981). Pour autant, en estuaire, les jeunes de l'année sont des proies potentielles pour les prédateurs de plus haut niveau trophique (Blaber & Crosetti, 2016).

### VI.3.2. Stade juvénile

Les juvéniles vont présenter de meilleures capacités natatoires (Mickovic et al., 2010). Ils vont coloniser les différentes parties de l'estuaire à l'aide d'une utilisation différentielle des marées (Transport tidal sélectif). En effet, ils utilisent les courants de flot durant la journée et restent stationnaires dans les zones sans courant durant la nuit et le jusant ce qui leur permet de progresser vers les zones amont (Trancart et al., 2012). Cette tactique est principalement utilisée afin de réduire les coûts énergétiques de la migration (Tankersley & Forward, 2001).



Figure 25 : Juvénile échantillonné dans l'estuaire de la Gironde (photo : Éric Rochard, INRAE)

L'activité alimentaire étant principalement diurne, il semblerait que les juvéniles détectent leurs proies visuellement. En effet, les proies zooplanctoniques, sont le plus souvent actives le jour (Gisbert et al., 1997; Torricelli et al., 1988; Trancart et al., 2012). Les individus forment des bancs de petites tailles pour réduire leurs vulnérabilité à la prédation (Mickovic et al., 2010; Trancart et al., 2011).

### VI.3.3. Régime alimentaire des larves et juvéniles

Les larves et les juvéniles de mullets sont des micro-carnivores opportunistes. Leur régime alimentaire est composé de micro zooplancton, d'organismes benthiques ainsi que de microalgues (Ferrari & Chierigato, 1981; Tosi & Torricelli, 1988; Trancart et al., 2011). Jusqu'à l'âge de 6 mois soit 50-60 mm de longueur totale, leurs proies sont généralement des copépodes, des amphipodes et des larves d'insectes planctoniques et benthiques (Gautier & Hussenot, 2005). Les stades juvéniles ont quant à eux une préférence pour les copépodes harpacticoïdes (Farrugio & Quignard, 1974; Gautier & Hussenot, 2005) et pour les larves d'insectes chironomidae (Gautier & Hussenot, 2005).

Les juvéniles se nourrissent de façon active lorsque la température est supérieure à 10 °C. Ils se nourrissent de façon irrégulière pour des températures de 8-9°C et cessent de se nourrir lorsque la température est inférieure à 8 °C (Arruda et al., 1991).

#### VI.3.4. Croissance

Les juvéniles vont rester dans les zones de nurseries présentant des eaux modérément saumâtres (Cardona, 2006; Rochard & Elie, 1994; Trancart et al., 2012) où ils atteindront des tailles comprises entre 120 et 180 mm en fonction des régions (Almeida et al., 1995; Kasimoğlu et al., 2011; Koutrakis & Sinis, 1994; Kraïem et al., 2001; Mili et al., 2015). Pour la plupart, ils resteront en estuaire, à l'aval du front de salinité jusqu'au stade adulte (entre 3 et 5 ans selon les localités soit 200 mm de longueur totale); (Gadais, 2012; Sauriau et al., 1994; Trancart et al., 2011).



Figure 26 : Sub adultes échantillonnés dans l'estuaire de la Gironde (photo : Éric Rochard, INRAE)

La transition entre le stade juvénile et adulte se caractérise par un changement de régime alimentaire passant ainsi de micro carnivore à végétarien (Blaber & Crosetti, 2016; De Silva, 1980). Ce changement de régime va se traduire par une chute de la croissance suggérant un stress causé par une modification de l'apport protéique de ce changement de régime.



Figure 27 : Sub adulte dans le dispositif SCOLA (photo : Charles Roqueplo, INRAE)

Une comparaison à l'aide du test de Wilcoxon des données tailles-âge issues de la littérature indique une différence significative de la croissance entre la Méditerranée et l'océan Atlantique. En effet, elle est plus rapide pour toutes les classes d'âge en Méditerranée que dans l'océan Atlantique (Figure 28). Cette différence pourrait être due à une température du milieu plus élevée ou à une plus longue période avec conditions favorables. Des résultats similaires ont été obtenus par différents auteurs (Arruda et al., 1991; Hickling, 1970). On note également une variabilité très forte au sein des informations issues de chaque zone, ceci pouvant être dû à des spécificités locales ou à une variabilité interannuelle non prise en compte dans la littérature.

Tableau 2 : Données taille/âge issue de la littérature, centralisées dans Ibanez, 2015 et complétées pour cette étude.

ID	Référence	Année	Pays	Zone	Habitat
1	Hickling 1970	1970	Grande Bretagne	Atlantique Nord-Est	Marin
2	Thong 1969	1969	France (Bretagne)	Atlantique Nord-Est	Marin
3	Lemonnier, 2019	2019	France	Atlantique Nord-Est	Eau saumâtre
4	Lemonnier, 2020	2020	France	Atlantique Nord-Est	Eau saumâtre
5	Arné 1938	1938	France (Golfe de Gascogne)	Atlantique Nord-Est	Marin
6	Cassifour 1975	1975	France (Arcachon)	Atlantique Nord-Est	Eau saumâtre
7	Quignard & Authem 1981	1981	France (Rhône)	Méditerranée	Eau saumâtre
8	Glamuzina et al., 2007	2007	Croatie (Mer Adriatique)	Méditerranée	Eau saumâtre
9	Sinovic et al. 1986	1986	Croatie (Mer Adriatique)	Méditerranée	Marin

10	Serbetis 1939	1939	Italie (près de Rome)	Méditerranée	Eau saumâtre
11	Arruda et al. (1991)	1991	Portugal (Lagon Ria de Aveiro)	Atlantique Nord-Est	Eau saumâtre
12	Moura & Searrano Gordo, 2000	2000	Portugal (Lagon Obidos)	Atlantique Nord-Est	Eau saumâtre
13	Oliveira & Ferreira, 1997	1997	Portugal (Rivière Tagus)	Atlantique Nord-Est	Eau douce
14	Koutrakis & Sinis 1994	1994	Grèce (Lac Vistonis)	Méditerranée	Eau saumâtre
15	Drake et al 1984	1984	Espagne (Cádiz)	Atlantique Nord-Est	Eau saumâtre
16	Kraiem et al., 2001	2001	Tunisia (Lac)	Méditerranée	Eau saumâtre
17	Farrugio & Quignard 1974	1974	Tunisie (Lac marin)	Méditerranée	Eau saumâtre
18	Farrugio & Quignard 1975	1975	Tunisie (Lac marin)	Méditerranée	Eau saumâtre
19	Kraiem et al., 2001	2001	Maroc (Lagune)	Atlantique Nord-Est	Eau saumâtre
20	Zaky-Rafail 1968	1968	Égypte	Méditerranée	Marin
21	Kraiem et al., 2001	2001	Égypte (Lagune)	Méditerranée	Eau saumâtre
22	Wimpenny 1932	1932	Égypte (Lagune)	Méditerranée	Eau douce
23	Wimpenny 1932	1932	Égypte (Lagune)	Méditerranée	Eau saumâtre
24	Zaky-Rafail 1968	1968	Égypte	Méditerranée	Marin

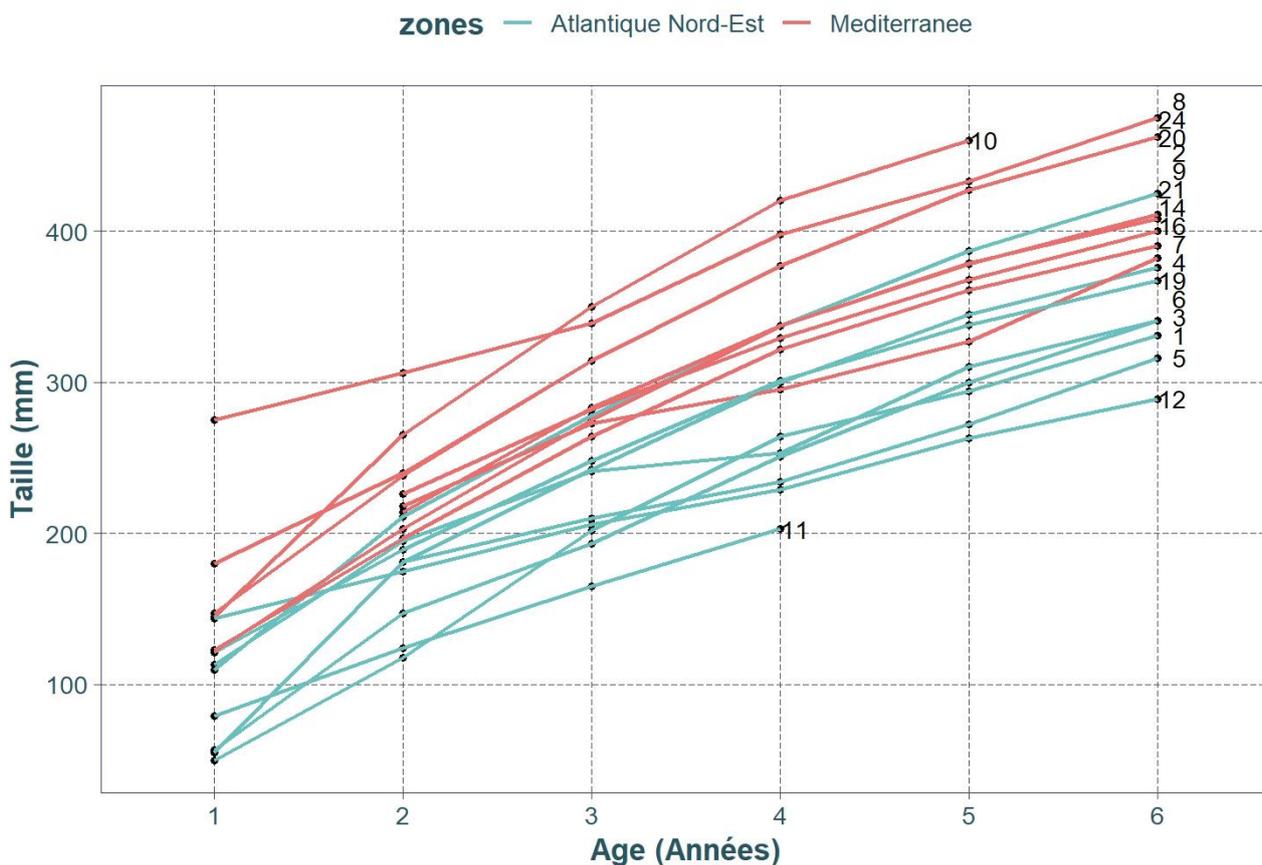


Figure 28 : Courbes de croissances (longueur totale) par classes d'âge en fonction de la zone géographique (Atlantique en bleu et méditerranée en rouge). Données issues de la littérature centralisées dans Ibanez, 2015.

## VI.4. Stade adulte

### VI.4.1. Migration trophique et phase dulçaquicole

En grandissant, les mulets porc acquièrent de meilleures capacités d'osmorégulation ce qui leur permet de fréquenter des eaux de plus en plus douces (Blaber & Crosetti, 2016). Des expérimentations ont permis de montrer que cette espèce peut passer jusqu'à 6 mois en eau douce sans endommager ses cellules (Lasserre & Gallis, 1975).

Des études télémétriques ont démontré que les mulets porc évoluent préférentiellement dans la partie amont de l'estuaire par rapport à la partie aval (Almeida, 1996; Le Pichon et al., 2017; Rochard et al., 2012). Ils peuvent néanmoins effectuer des mouvements rapides et de grande ampleur, mais passent peu de temps en mouvement (Le Pichon et al., 2017; Rochard et al., 2012). Ces déplacements de grande amplitude s'effectuent majoritairement au cours des cycles de marée (Almeida, 1996). En effet, des taxons marins ont été trouvés dans le contenu stomacal de mulets capturés en eau douce ce qui témoigne d'un passage de l'eau salée à l'eau douce en peu de temps (Almeida, 1989; Laffaille et al., 2002).

Grâce à leur grande capacité d'osmorégulation, les adultes peuvent adopter une large gamme de comportements. En effet, certains individus évoluent uniquement

en mer (Daverat et al., 2011; Trancart et al., 2012) d'autres vont effectuer des migrations trophiques en eau douce (Almeida, 2003; Hickling, 1970; Pereira et al., 2021). Ces migrations trophiques se produisent principalement entre le printemps et l'été quand le débit est minimal et les températures plus élevées (Almeida, 1989; Gautier & Hussenot, 2005; Keith, 2020; Sauriau et al., 1993; Trancart, 2011). Elles peuvent s'effectuer sur de grandes distances, certains individus ont été observés jusqu'à Vichy sur l'Allier, à 600km de l'embouchure et jusqu'à 650km sur le Tage en péninsule ibérique (Almeida, 1989, 1996; Blaber & Crosetti, 2016; Sauriau et al., 1994; Trancart, 2011).

Les raisons de ces migrations sont encore peu connues, néanmoins, elles pourraient être dues à la saturation de la capacité d'accueil des compartiments aval. En effet, les estuaires et la partie basse des fleuves représenteraient des habitats idéaux et les individus ne coloniseraient la partie amont que si la capacité d'accueil des habitats aval est insuffisante. D'autres hypothèses ont été avancées concernant ces mouvements migratoires, la photopériode et la température semble pouvoir être des déclencheurs au même titre que pour la migration de reproduction (Blaber & Crosetti, 2016; Ibanez & Gutierrez Benitez, 2004; Sagi & Abraham, 1984; Sauriau et al., 1993). La fréquence de ces migrations trophiques augmente ainsi avec des températures comprises entre 15 et 20 degrés et des durées du jour supérieures à 15h (Ibanez & Gutierrez Benitez, 2004). Ces deux paramètres agissent sur le système nerveux central, régulant l'activité des muets ainsi que leur développement gonadique (Ibanez & Gutierrez Benitez, 2004).

Cette phase trophique en eau douce et en estuaire permet aux muets de poursuivre leur croissance et pour les plus âgés de constituer les réserves énergétiques nécessaires à la maturation ainsi qu'à la reproduction Almeida (2003). Cela se traduit par une augmentation de l'indice gonado-somatique (Blaber & Crosetti, 2016). Néanmoins, la dynamique de la population et la migration vers le milieu marin ne sont pas exclusivement liées à la maturation des gonades. En effet une partie de la population est constituée d'individus présents en milieu dulçaquicole tout au long de l'année, d'individus pas encore matures et d'individus présentant un développement gonadique incomplet (Oliveira & Ferreira, 1997; Pereira et al., 2021, E. Pereira, données non publiées).

#### VI.4.2. Alimentation

A partir de 150-200 mm LT, les muets porc vont devenir exclusivement détritivores, phytophages et benthivores. Ils peuvent néanmoins adopter un comportement de recherche de nourriture en surface, filtrant les matières flottantes (microalgues, détritus divers) (Almeida, 1996). Ce sont des consommateurs de producteurs primaires et de détritus, la microfaune étant minoritaire. La qualité nutritionnelle des aliments d'origine détritique est extrêmement variable et souvent faible. Par conséquent, le microphytobenthos et la microfaune représentent une source d'énergie importante parmi leurs ressources trophiques (Blaber & Crosetti, 2016; Laffaille et al., 2002).

Le mode d'alimentation des mugilidés est le « broutage-suçage » qu'ils effectuent

grâce à leur bouche protractile (Keith et al., 2020). Les muets font partie des rares espèces capables de distinguer les couleurs (Tamura & Niwa, 1967). Ils sélectionnent ainsi les particules les plus riches en matières organiques et en petits organismes (Blaber & Crosetti, 2016).

Leur alimentation est strictement diurne, en estuaire ils profitent des marées hautes pour accéder aux importantes ressources alimentaires des zones intertidales (Almeida, 2003; Blaber & Crosetti, 2016; Le Pichon et al., 2017). Malgré de très courtes périodes d'immersion, les muets broutent et ingèrent de grandes quantités de sédiments riches en matière organique issue de producteurs primaires (Almeida, 2003; Le Pichon et al., 2017). Ils contribuent ainsi au flux énergétiques dans les écosystèmes fluviaux et estuariens (Almeida et al., 1995; Laffaille et al., 2002).

Le tri des aliments est effectué grâce aux structures branchiopharyngiennes qui permettent de conserver les éléments nutritifs et de rejeter les déchets (Gautier & Hussenot, 2005; Sauriau et al., 1994). En estuaire, le mulet porc sélectionne des aliments dont le diamètre est compris entre 55 et 250  $\mu\text{m}$  (Almeida, 2003). Ces aliments sont généralement mélangés à de grandes quantités de sédiments (Gautier & Hussenot, 2005). Selon Bruslé (1981), un mulet de 200 g ingère environ 50 g/jour de sédiments secs. Les éléments minéraux (sable, argile) seraient utilisés dans le processus de digestion mécanique et pourraient être une nécessité physiologique pour cette espèce. Cela expliquerait pourquoi dans les environnements riches en microalgues planctoniques et autres sources de matière organique (par exemple les eaux usées domestiques) la quantité de sédiment ingéré est réduite, comparativement aux zones estuariennes plus en aval (Almeida, 2003; Gautier & Hussenot, 2005).

La recherche de nourriture varie en fonction de différents paramètres environnementaux et biologiques. En effet, comme tous les ectothermes, leur activité est fortement dépendante de la température, par conséquent, elle est réduite pendant la période de ponte (Bruslé, 1981 in Gautier & Hussenot, 2005) et plus faible pendant l'hiver (Almeida, 2003).

#### VI.4.3. Croissance

Une fois la maturité sexuelle atteinte (entre 3 et 5 ans selon les régions), la croissance des muets ralentit (Figure 28); (Farrugio & Quignard, 1974; Koutrakis & Sinis, 1994). La taille maximale mentionnée dans la littérature pour le mulet porc est de 70 cm (longueur totale) pour un âge maximal d'une dizaine d'années (Quéro et Vayne, 1997 dans Gautier & Hussenot, 2005). La croissance dépend de différents paramètres tels que la température, la qualité physico-chimique de l'eau et la richesse en nourriture. Elle ne s'effectue que pour des températures supérieures à 14 °C (Almeida, 2003), donc principalement durant le printemps et l'été.

Les données issues de la littérature indiquent une croissance plus rapide pour toutes les classes d'âge en Méditerranée qu'en Atlantique (Figure 28). En effet, une température assez élevée du milieu donc une période de croissance plus longue représentent des conditions favorables à une plus forte croissance (Blaber & Crosetti, 2016; Koutrakis & Sinis, 1994; Mili et al., 2015).

Même s'il ne semble pas exister de différences significatives dans les données de croissance de la littérature, certains auteurs considèrent que les mulets introduits en milieux clos, tels que les lagunes, présentent une croissance plus importante (Kraïem et al., 2001; Mili et al., 2015). Ils ne se reproduisent pas et stockent des réserves, plutôt que d'utiliser de l'énergie pour leur maturité sexuelle. Pour finir, les ressources alimentaires sont souvent abondantes et la compétition interspécifique y est réduite. Ces conditions de croissances particulières ne sont pas représentatives de ce qui se passe en milieu ouvert.

## VI.5. Génétique

Les différentes espèces de mulets présentent une grande uniformité morphologique, de ce fait, les caractères morpho-anatomiques utilisés dans les clés d'identification des mugilidés peinent à dégager une information suffisante pour permettre une classification robuste des espèces de la famille des mugilidés.

C'est dans ce contexte que Durand et al., (2012) et Xia et al., (2016) ont étudié les relations phylogénétiques à l'aide de polymorphismes de séquences d'ADN. Ces études réalisées sur de grands échantillons ont permis de tester des hypothèses morpho-anatomiques et de réviser la taxonomie. Ils ont ainsi démontré la paraphylie des genres *Liza* et *Chelon* et les ont regroupés sous la taxonomie *Chelon*. Les genres *Gracilimugil* et *Planiliza* ont été réhabilités et trois nouveaux genres ont été créés.

À l'inverse, d'autres unités taxonomiques que l'on pensait bien définies s'avèrent être des complexes d'espèces. Ainsi *Mugil liza* (Valenciennes, 1836) et *Mugil curema* (Valenciennes, 1836) semblent présenter différents degrés de différenciations génétiques au sein du complexe d'espèce. *Mugil cephalus*, autrefois présenté comme une espèce mondialement distribuée serait composé de plusieurs espèces cryptiques (Durand et al., 2012). Ainsi, il est important d'identifier la localisation des discontinuités génétiques ainsi que des zones d'homogénéité génétique. Cette meilleure connaissance de la structure phylogéographique permettrait de déterminer les événements géologiques ou les barrières physiques qui ont pu entraîner des processus de spéciations chez ces espèces (Whitfield et al., 2012).

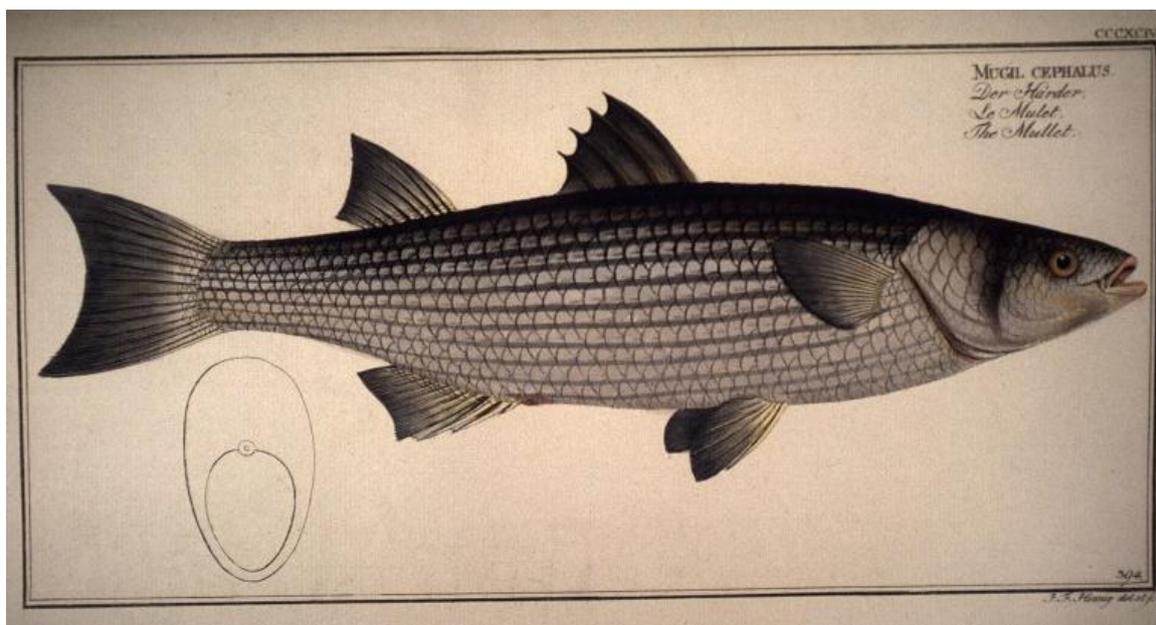


Figure 29 : Illustration de *Mugil cephalus* issue de ichtyologie, ou *Histoire naturelle: générale et particulière des poissons* (1785–1797) Marcus Elieser Bloch

Chez *Chelon ramada* une absence de différenciation génétique significative à l'échelle Européenne a récemment été avancée (Pereira et al., 2023). Les populations portugaises seraient importantes pour le maintien de la connectivité entre les populations de la Méditerranée et de l'Atlantique Nord-Est comme le suggère le degré élevé de flux génétiques observés entre la côte portugaise et les populations de ces deux régions. Le maintien de l'uniformité génétique de ces métapopulations dans une zone étendue (de l'Irlande à la Grèce) pourrait s'expliquer par différents facteurs : la disponibilité continue des habitats ; les effectifs localement importants ; des traits d'histoire de vie qui favorisent une forte capacité de dispersion, des juvéniles ont ainsi été observés en Norvège soit à 900km de la zone de reproduction la plus proche (Jonsson & Jonsson, 2008) ; ainsi que le mélange des pools génétiques qui permettent de réduire l'impact de la dérive génétique.,

De plus, ce fort niveau de mélange est accentué par une dynamique de population variable et complexe. En effet, au moins sur la façade Atlantique, cette espèce met en œuvre différentes tactiques d'utilisation de l'espace (mer, estuaire, fleuve) (Daverat et al., 2011). En outre les mulets porc présentent des périodes de reproduction prolongées et asynchrones entre les différentes régions (Cf. partie VI.1.2 et VI.3.1).

Une étude plus fine des migrations, de la dispersion en mer et de la fréquentation des zones de reproduction seraient nécessaires pour mieux appréhender la dynamique de ces populations et les flux entre elles.

## VI.6. Osmorégulation

La famille des Mugilidés est composée quasiment exclusivement d'espèces euryhalines (Blaber & Crosetti, 2016). Cette capacité à maintenir l'homéostasie

osmotique dans une large gamme de salinités mobilise différents organes (branchies, tube digestif, reins, système circulatoire).

À l'échelle européenne, parmi les mugilidés, le mulot porc est l'espèce présentant les meilleures capacités d'osmorégulation. En effet, des études ont prouvé qu'il pouvait évoluer au sein d'un large spectre de salinité et durant des périodes prolongées sans dommage cellulaire (Cardona, 2006; J.-L. Gallis & Bourdichon, 1976; Lasserre & Gallis, 1975).

Des mulots ont ainsi été observés très en amont en eau douce (cf. VI.4.1) notamment sur l'Allier et sur le Tage. Au contraire, certains individus effectuent toute leur vie en mer (Daverat et al., 2011; Trancart et al., 2012). Un grand nombre d'individus de cette espèce effectuent leur croissance en eau douce et vont se reproduire en mer, ce qui en fait une espèce amphihaline thalassotoque (Béguer et al., 2007).

Les mulots porc rencontrent néanmoins des difficultés d'osmoregulation lorsque la température du milieu devient trop faible (i.e. inférieure à 5°C (Lasserre & Gallis, 1975)). Ces difficultés d'adaptation au milieu pousseraient les individus à migrer en hiver vers les zones estuariennes où la température est plus tempérée. Ces mêmes facteurs ont également été présentés comme pouvant déclencher la migration de reproduction (Lasserre & Gallis, 1975).

#### VI.7. Espèce indicatrice

Le mulot porc est une espèce largement répandue qui peut occuper toute une série d'habitats aquatiques et possède plusieurs des caractéristiques requises pour être une espèce indicatrice: une large tolérance à la salinité, une large distribution géographique, l'utilisation d'habitats variés. Pour autant, peu d'études ont utilisé le mulot dans des approches de bioindication. En effet, en Europe c'est plutôt le flet *Platichthys flesus* qui a été retenu comme espèce indicatrice des milieux estuariens et côtiers, notamment parce qu'il se déplace nettement moins que le mulot et peut donc être relié plus facilement à un site donné.

On relève toutefois que Ferreira et al. (2005) ont montré que la présence de polluants induisait des réponses de stress oxydatif chez *M. cephalus*. Ferreira et al. (2004) ont également évalué l'impact des contaminants organochlorés sur *M. cephalus* dans un estuaire portugais et Pulster et al. (2005) se sont concentrés sur les effets de l'insecticide toxaphène sur la même espèce dans un estuaire des États-Unis. Ces deux études soulignent la pertinence de ce poisson en tant qu'espèce "sentinelle" pour la surveillance de l'environnement. Tsangaris et al. (2011) ont évalué le stress oxydatif et les réponses des biomarqueurs de génotoxicité chez *M. cephalus* du golfe de Saronikos, en Grèce, et ont conclu que cette espèce, généralement plus abondante que le flet, au moins dans le sud de son aire de répartition, pourrait être utile pour évaluer les impacts de la pollution dans les environnements côtiers.

## VII. Pressions

### VII.1. Pêche

#### VII.1.1. Intérêt gastronomique

Au cours des dernières décennies, la demande d'œufs de mullet pour la consommation humaine a considérablement augmenté dans de nombreuses parties du monde, au point que cette préparation d'œufs séchés d'origine méditerranéenne appelée le plus souvent « poutargue » est surnommé "or gris" dans certaines régions (Hung & Shaw, 2006).

La chair du mullet est généralement peu prisée, pour autant, son statut d'espèce de pêche durable, sa chair blanche riche en oméga 3 et en vitamines et son cout raisonnable en fait désormais une « alternative idéale au bar » (Figure 30) que certains chefs étoilés n'hésitent plus désormais à mettre à leur carte et que les supermarchés mettent en avant <sup>4 5 6 7</sup>(Figure 30 et Figure 31).



Figure 30 : Recette : papillotes de mullet au barbecue • © Le goût des rencontres normandes

---

<sup>4</sup> <https://www.aftouch-cuisine.com/recette/mulet-de-ligne-roti-garniture-maraichere-2551.htm>

<sup>5</sup> [https://www.lemonde.fr/m-gastronomie/video/2016/05/17/comment-faire-aimer-le-mulet-avec-christian-le-squer\\_4920961\\_4497540.html](https://www.lemonde.fr/m-gastronomie/video/2016/05/17/comment-faire-aimer-le-mulet-avec-christian-le-squer_4920961_4497540.html)

<sup>6</sup> <https://france3-regions.francetvinfo.fr/normandie/seine-maritime/havre/recette-le-chef-david-gallienne-cuisine-des-papillotes-de-mulet-au-barbecue-au-havre-2336359.html>

<sup>7</sup> <https://www.finedininglovers.fr/recettes/entree/fines-tranches-mulet-huile-olive-poutargue-thibault-sombardier>

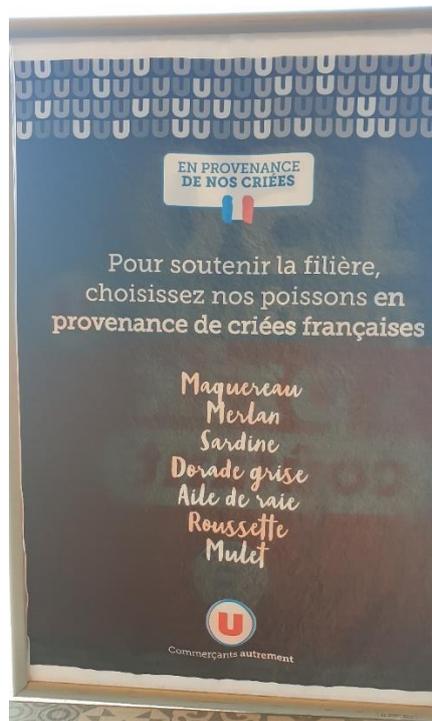


Figure 31 : Affiche promotionnelle de l'enseigne U (photo : Laurent Beaulaton, OFB)

Le guide du WWF sur les produits de la mer

HISTOIRE DE POISSONS RECETTES RECOMMANDATIONS WWF FAQ SUR LE PROJET

## LE MULET

le parfait substitut

Malgré sa mauvaise réputation de « poisson de port », le mullet que vous achetez chez votre poissonnier est bel et bien pêché en mer.

**CHELON LABROSUS OR OTHER GREY MULLET SPECIES (MUGIL SPP. OR LIZA SPP.)**



**MON RÉGIME ALIMENTAIRE**

Je me nourris d'algues, de plantes aquatiques et de petits invertébrés.

**MA PROVENANCE**

L'Atlantique Nord-Est, la Manche, la mer du Nord et la mer Méditerranée.

**TAILLE ADULTE**

Au moins 30 cm.



**CE QUE JE VOUS SUGÈRE**

Durable, je suis une alternative idéale au bar, victime de surpêche. Non seulement mon goût est très voisin, mais je suis aussi moins cher à l'achat!

**IDÉES RECETTES**

**FILETS DE MULET LIPPU**  
aux légumes croquants et thé vert

par François Pasteau



VOIR LA RECETTE

Figure 32 : Le mullet, « espèce de pêche durable »

### VII.1.2. Activité de loisir

Nos entretiens avec les associations de pêche ((Figure 3, Figure 4, Figure 5).) montrent que l'espèce souffre d'une mauvaise réputation et les avis qui en ressortent sont souvent clivants.

Les pêcheurs de loisir capturent les mullets à la ligne, que ce soit en zone côtière, dans les ports, en villes (street-fishing) ou dans les eaux continentales. Cette espèce est globalement peu recherchée et moins appréciée que le mullet doré *Chelon auratus*. Cependant certains pêcheurs amateurs la ciblent spécifiquement, notamment pour son côté combatif ainsi que pour la qualité de sa chair.

Les méthodes de pêches sont variées et cette espèce est le plus fréquemment pêché à la cuiller ou au coup<sup>6</sup>. Il existe d'autres méthodes plus originales telle que la pêche

<sup>6</sup> <https://www.consoguidepoisson.fr/fishstories/mullet/>

à la mouche, comme par exemple en Seine<sup>9</sup>, dans le Finistère<sup>10</sup> ou en surfcasting.

À noter qu'au Royaume-Uni, où l'espèce est encore peu abondante, une association de pêcheurs amateurs de mulets s'est créée et met en valeur ces espèces<sup>11</sup>.

### VII.1.3. Production globale

La production mondiale de Mugilidés était d'environ 700 000 tonnes en 2013 (FAO), dont 80 % étaient issus de la pêche commerciale et le reste de l'aquaculture (Blaber & Crosetti, 2016). Cependant les données de production de mulets ont tendance à être rapportées en utilisant des termes génériques, avec peu d'identification spécifique. Les jeunes stades sont aussi ciblés, en effet la capture d'alevins de mulets sauvages, y compris de *Chelon ramada*, reste une pratique courante en Méditerranée pour approvisionner l'aquaculture de grossissement, (Blaber & Crosetti, 2016).

Cette famille est tout aussi sensible à la surpêche que les autres espèces de poissons. En effet Hung & Shaw, (2006) ont mis en évidence l'effondrement récent des populations de *Mugil cephalus* des eaux côtières Taïwanaises. La forte baisse des captures a ainsi été attribuée à l'augmentation de la taille des flottes de pêche ciblant cette espèce, à la création récente d'une pêcherie par la Chine ainsi qu'à l'augmentation de la température de surface de la mer associée au réchauffement de la planète (Hung & Shaw, 2006).

Par ailleurs, Koutrakis, (2004), a indiqué que les captures de mulets dans les lagunes du nord de la Grèce ont diminué, principalement en raison de la pollution. D'après ces auteurs, les tendances sont accentuées par le fait que les pêcheries lagunaires ciblent les géniteurs. Il souligne ainsi la nécessité d'une gestion intégrée des activités de pêche lagunaire.

Une analyse des données de capture a été réalisée, à l'aide informations de la FAO et du CIEM (Figure 33, Figure 34, Figure 35, Figure 36).

Ces informations sont incomplètes, avec un grand nombre de pays compris dans l'aire de répartition du mulot porc ne déclarant aucune capture (Annexe 5). Pour certains pays, les séries chronologiques sont parcellaires avec des années manquantes. Enfin, les informations de ces deux sources de données sont parfois incohérentes.

En effet, les données issues du CIEM présentent des tonnages généralement plus importants alors qu'ils sont censés couvrir une zone géographique moins vaste (essentiellement l'Atlantique Nord Est). La FAO prend en compte le milieu marin et continental alors que le CIEM ne prend en compte que les captures effectuées en milieu marin. Ces dissimilarités s'expliquent notamment par leurs méthodes d'appels à données différentes. Parmi les données disponibles, peu de pays présentent des captures identifiées au rang spécifique avant 2010. De plus, les

---

<sup>9</sup> <https://www.youtube.com/watch?v=tFADMhRKChk>

<sup>10</sup> <https://www.youtube.com/watch?v=tusjZgVrPqU>

<sup>11</sup> <https://www.thenationalmulletclub.org/>

données du CIEM semblent présenter une meilleure précision avec plus d'informations sur l'identification des captures que celle de la FAO.

La sous-estimation des captures est fréquente dans les jeux de données des organismes internationaux et de nombreux pays présentent des séries chronologiques incomplètes. Ces estimations erronées sont dues à la grande hétérogénéité dans la manière dont les données de débarquement sont collectées. Certains pays disposent d'un système officiel, mais d'autres pas. (*Report of the Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eel (WGEEL), 2015*).

Les moyennes annuelles ont été calculées pour la période 2011-2020 pour les deux jeux de données.

Selon la FAO les pays présentant le plus de captures de mugilidés sont l'Égypte, suivie de la Tunisie. Les captures les plus importantes de mulot porc ont été réalisées par l'Italie, la France et les Pays-Bas.

Selon le CIEM, les pays ayant réalisé les captures les plus importantes sont le Portugal, la France et l'Espagne. Concernant le mulot porc, le Portugal domine les captures suivies de la France et des Pays-Bas.

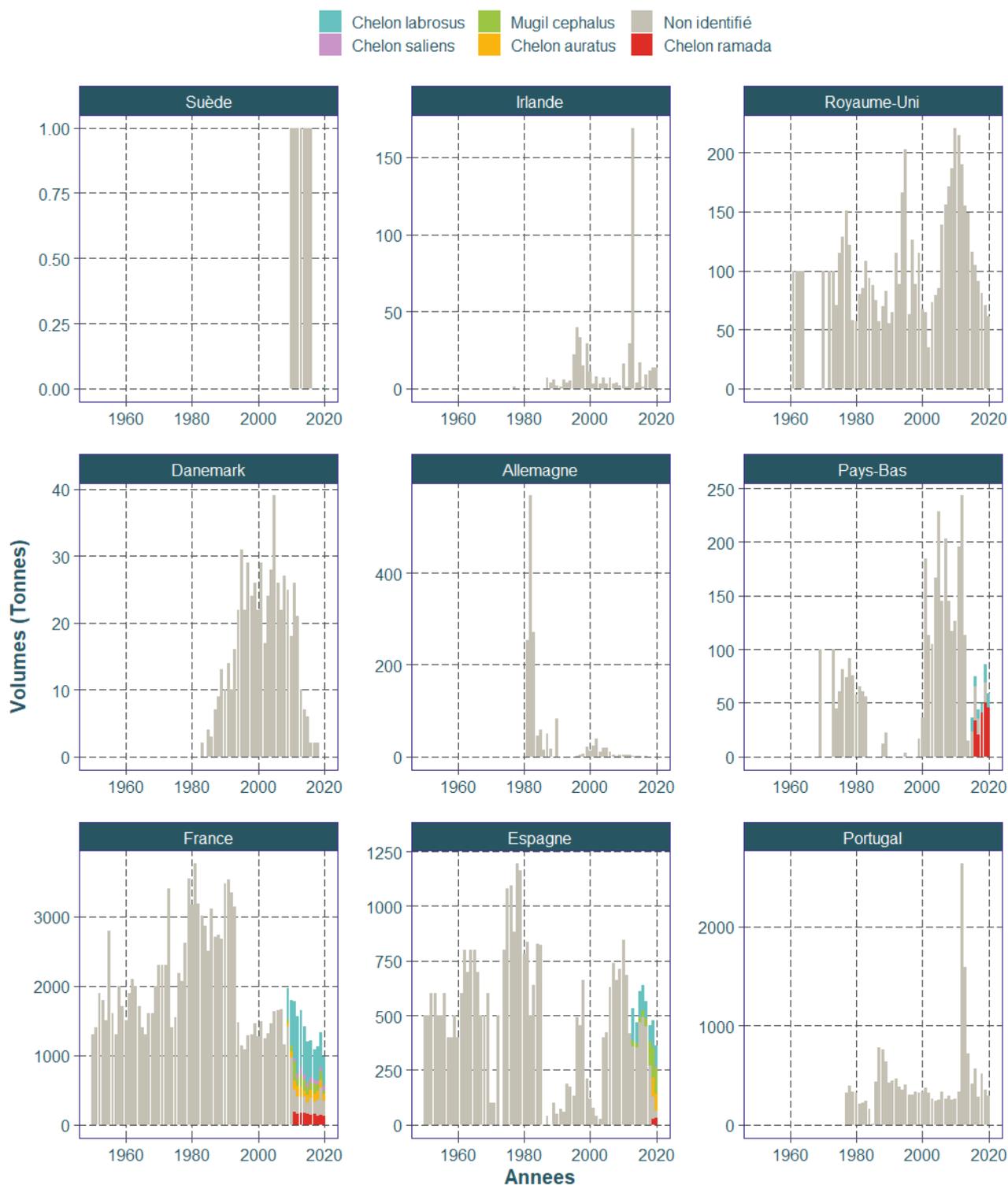


Figure 33 : Données de capture de mugilidés selon la FAO (figure 1/3). Attention, afin de faciliter la lecture des graphiques l'échelle des ordonnées est différente d'un pays à l'autre

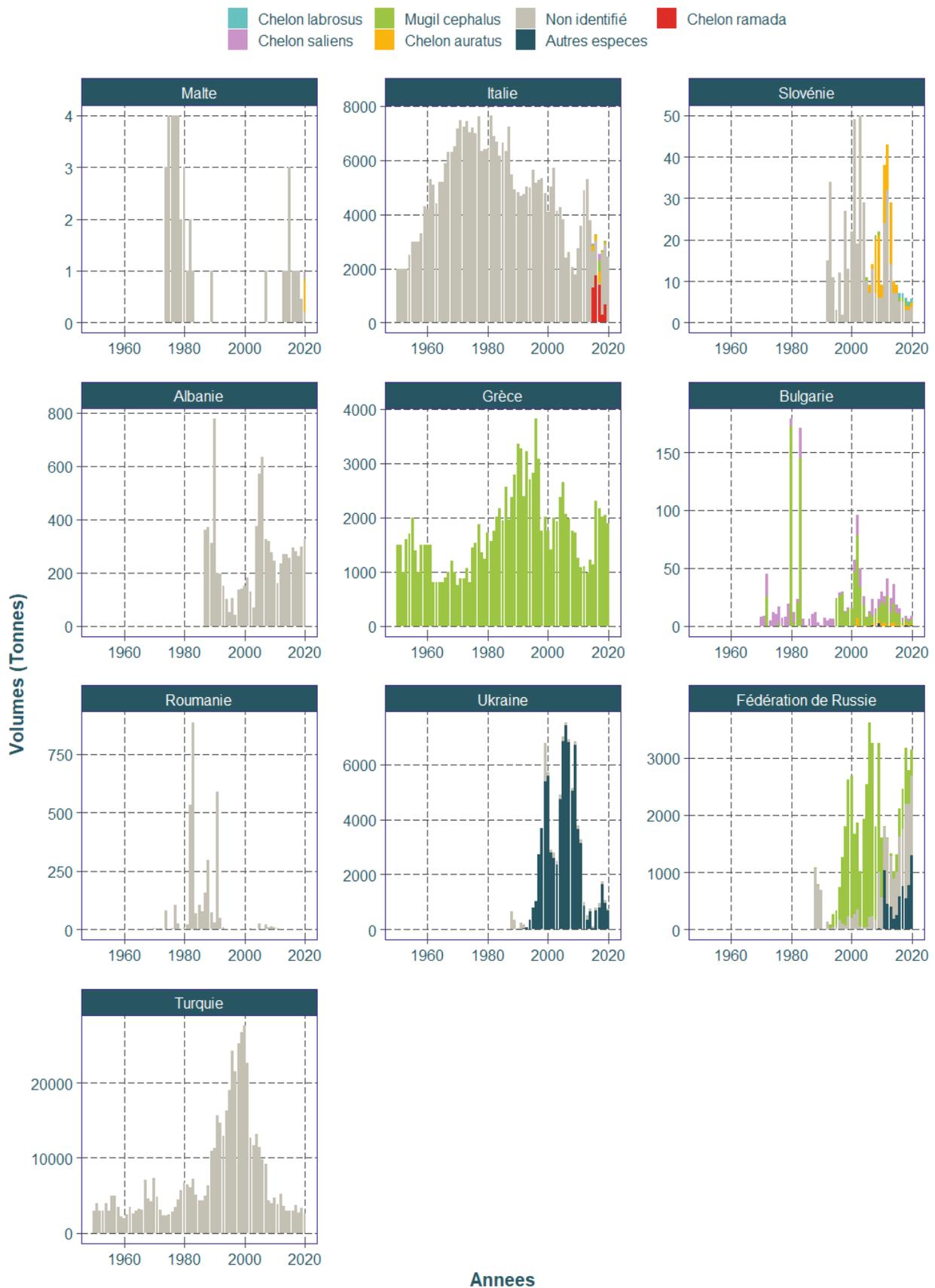


Figure 34 : Données de capture de mugilidés selon la FAO (figure 2/3). Attention, afin de faciliter la lecture des graphiques les échelles sont différentes

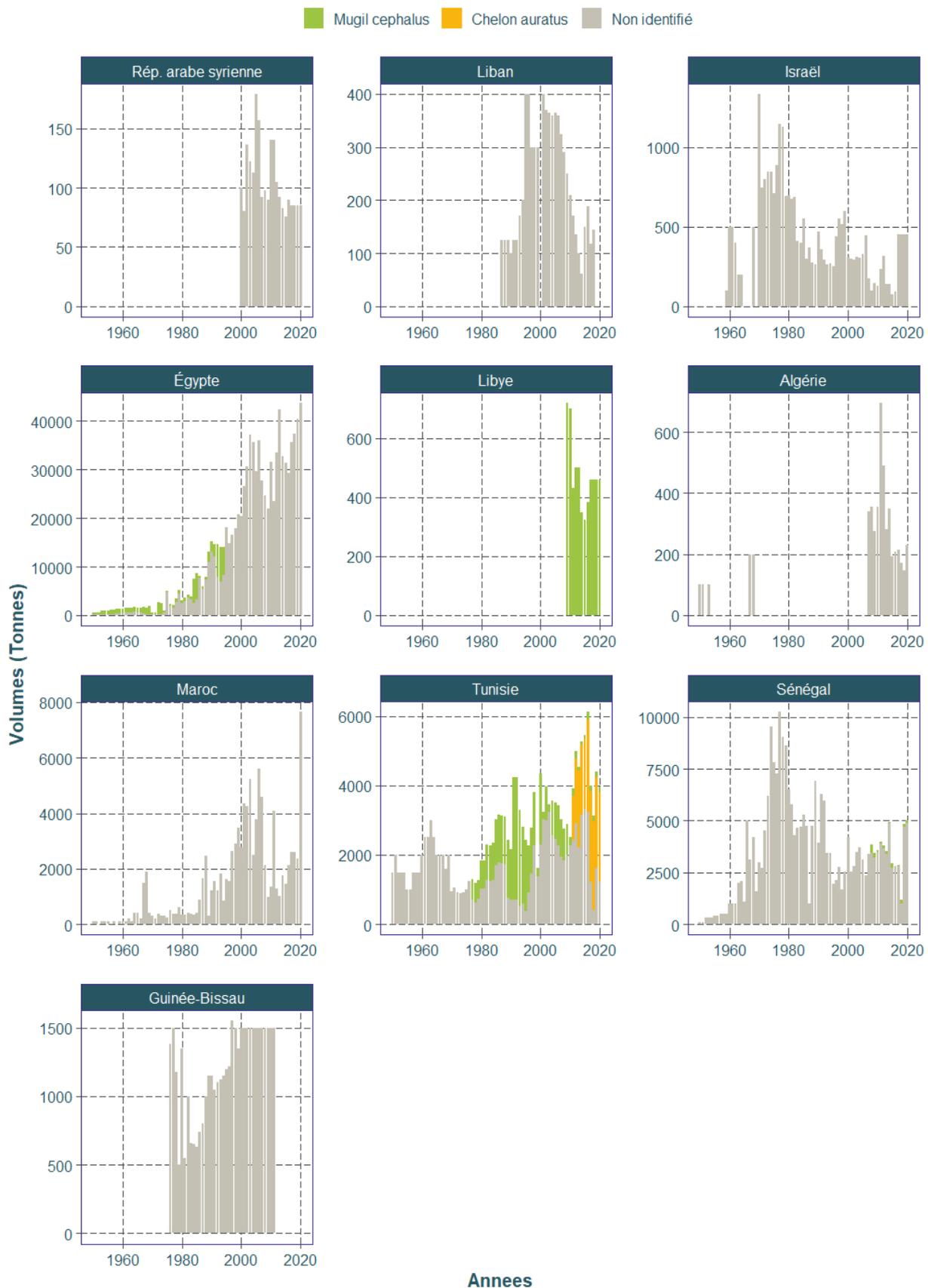


Figure 35 : Données de capture de mugilidés selon la FAO (figure 3/3). Attention, afin de faciliter la lecture des graphiques les échelles sont différentes

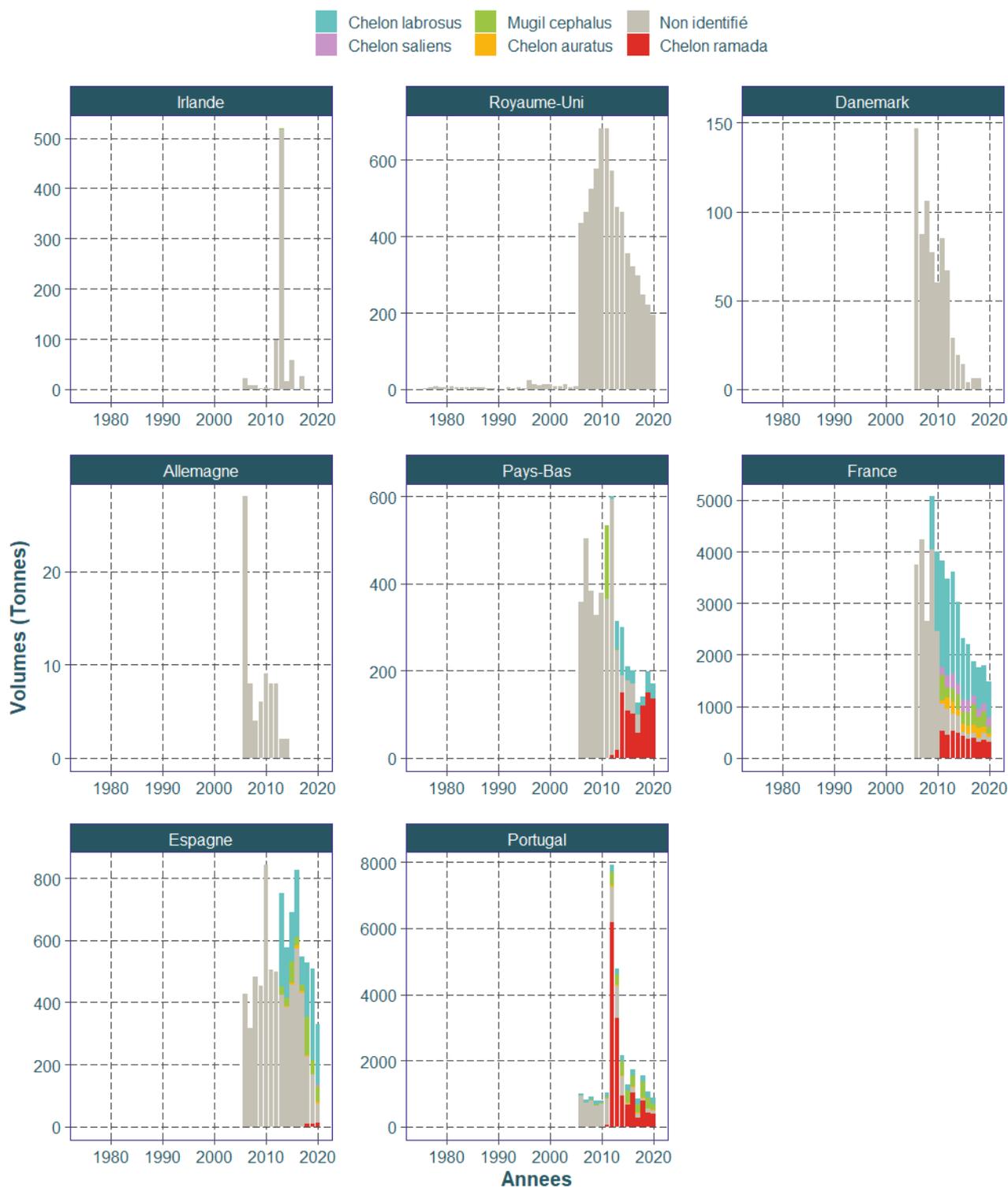


Figure 36 : Données de capture de mugilidés selon le CIEM. Attention, afin de faciliter la lecture des graphiques les échelles sont différentes

#### VII.1.4. Captures dans les zones maritimes française

Pour les professionnels la taille minimale de commercialisation des muets capturés en Manche et Atlantique Nord-Est est de 30 cm de longueur totale depuis l'arrêté de 2013<sup>12</sup>. Il ne semble pas y avoir de taille minimale de commercialisation pour les captures effectuées en méditerranée.

Les données de débarquement sont issues de Visionet, un site de France Agrimer, elles sont disponibles en libre accès sur Internet (<https://visionet.franceagrimer.fr/Pages/accueil.aspx>). Ces données ne semblent pas exhaustives, en effet, sur les 40 criées de métropole française, seulement 36 ont débarqué au moins une espèce de mulet et seules 10 mentionnent le mulet porc (Granville, Lorient, Quiberon, Noirmoutier, Saint-Gilles Croix de vie, Les Sables d'Olonne, La Rochelle, Royan, Arcachon, Saint-Jean-de-Luz). Ces criées sont principalement situées sur le Golfe de Gascogne à l'exception de Granville situé sur la Manche (Figure 37, Figure 38). Aucune criée sur la façade Méditerranée n'a déclaré de capture de mulet porc.

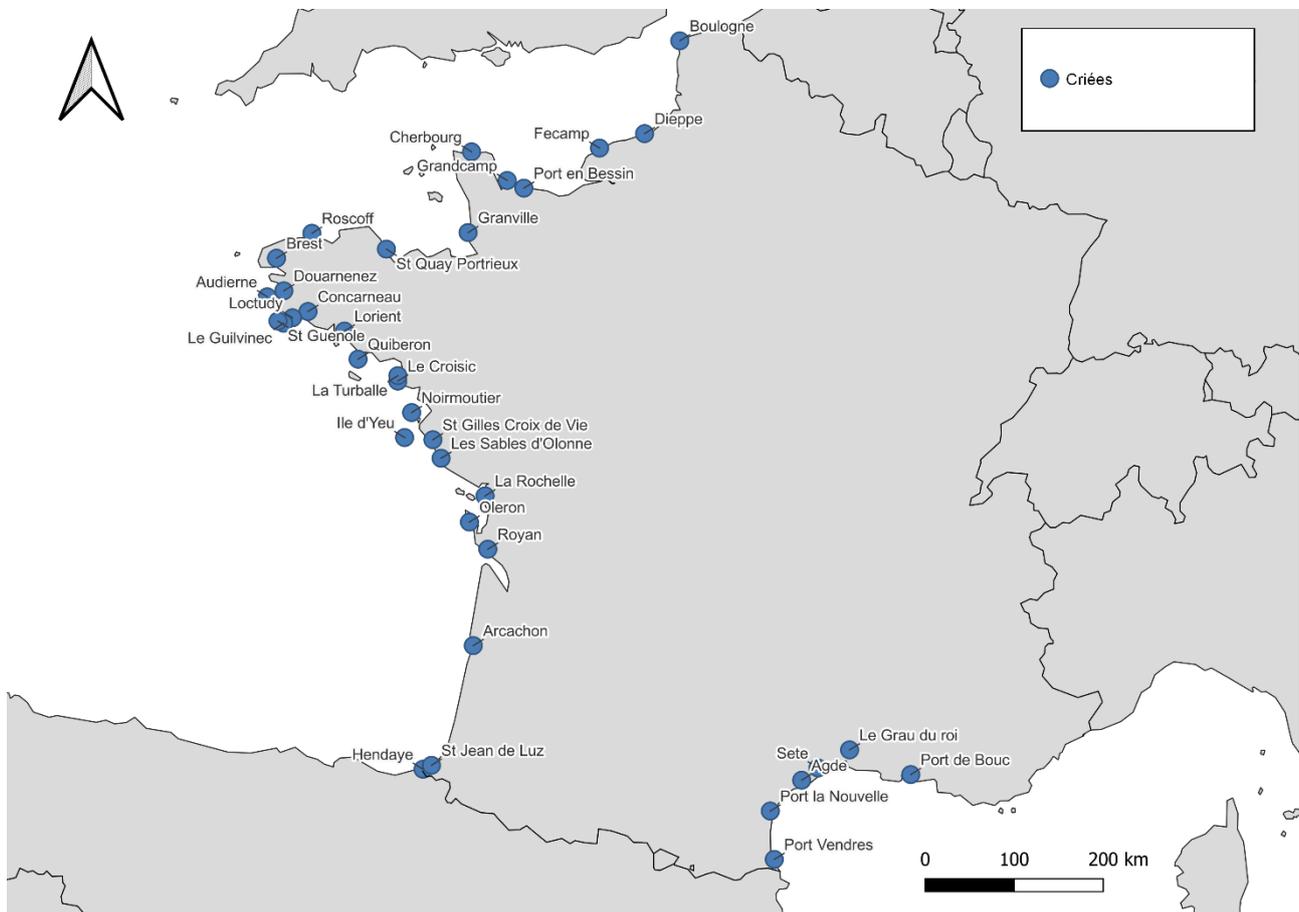


Figure 37 : Localisation des criées ayant débarqué au moins une espèce de mulet (*Chelon ramada*, *Chelon labrosus*, *Chelon auratus*, *Mugil cephalus*, *Chelon saliens*, *Mugil soiyu*, *Liza haematocheilus* et *Oedalechilus labeo*) ; (VISIONET/France Agrimer)

<sup>12</sup> <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000027064021>

Les données de ventes sont disponibles de 1994 jusqu'à nos jours, cette source de données distingue les espèces, dont le mullet porc, depuis 2009 (Figure 38). Avant cette date les mugilidés n'étaient pas identifiés à l'espèce.

#### VII.1.4.1. Captures globales

Les espèces les plus pêchées sont le mullet lippu (*Chelon labrosus*), le mullet porc (*Chelon ramada*) et le mullet doré (*Chelon auratus*) avec respectivement 5 960, 1 604, et 1 180 tonnes débarquées sur l'ensemble de la période (Figure 38). La criée de la Turballe est la criée présentant les débarquements les plus importants suivie de celle du Grau du Roi.

Les criées débarquant le plus de mullet porc sont La Rochelle et Arcachon, suivis des Sables d'Olonne avec respectivement 536, 507 et 308 tonnes.

De fortes différences sont observées entre les criées, dans les volumes et les cortèges d'espèces débarqués (là c'est plus étonnant).

1) On note des différences dans les volumes débarqués entre des zones proches comme pour Quiberon et Royan qui ont vendu des tonnages de mulets nettement plus faibles que les criées environnantes. Ces variations peuvent être dues à des coutumes locales ou à des méthodes de pêches différentes. De plus dans certaines criées le poisson vendu est réputé plus cher qu'ailleurs. Selon la tradition locale, les professionnels du secteur misent sur les espèces nobles.

2) Certaines criées débarquent des espèces qui ne sont pas présentes dans les zones voisines. Par exemple, la criée d'Oléron mentionne débarquer du mullet sauteur (*Chelon saliens*) alors que cette espèce est rarement débarquée dans le Golfe de Gascogne ; et celle de Cherbourg débarque exclusivement du mullet doré alors que les criées environnantes débarquent majoritairement du mullet lippu.

Aucun débarquement de mullet porc n'est mentionné en Méditerranée ce qui semble incohérent avec les données enregistrées dans les campagnes scientifiques Elliott et al., (2023).

Le mullet doré domine quant à lui les débarquements de Port-la-Nouvelle et Agde où il serait la seule espèce pêchée.

Ces fortes variabilités dans les cortèges de mugilidés enregistrés résultent probablement d'une identification incorrecte dans certaines zones. Cette grande incertitude dans l'identification spécifique pose un problème majeur pour bien mesurer l'abondance de ces espèces et mettre en place des mesures de gestion.

A l'échelle nationale, les débarquements de mulets ont chuté de 40% en volume depuis 2006, en effet, ils sont passés de plus de 1000 tonnes à 600 tonnes en 2022 (Figure 38 ; B). Cette diminution résulte d'une diminution des captures de mullet lippu (*Chelon labrosus*) et de mullet a grosse tête (*Mugil cephalus*). Cependant, les montants générés par la vente de ces différentes espèces restent du même ordre de grandeur (1.7M€ en 2010 à 1.5M€ en 2022) (Figure 38 C).



Figure 38 : Volumes de muets vendus par criée (A), par année (B) et montant en euros (C) pour les différentes espèces (VISIONET/France Agrimer)

Le prix au kilo en euro au départ de la criée a été obtenu en divisant les montants rapportés par les tonnages, il a été corrigé avec les chiffres de l'inflation afin de l'obtenir en euros constants (Figure 39). Une augmentation très nette du prix est observée pour toutes les espèces. Sur la période, les prix ont augmenté de 50% pour le mullet doré (*Chelon auratus*), de 59% pour le mullet porc (*Chelon ramada*), de 64% pour le mullet sauteur (*Chelon saliens*), de 74% pour le mullet lippu (*Chelon labrosus*) et de 100% pour le mullet à grosse tête (*Mugil Cephalus*).

Les espèces présentant le prix au kilo le plus élevé sont le mullet lippu, le mullet porc ainsi que le mullet doré. Ces 3 espèces sont aussi les plus pêchées.

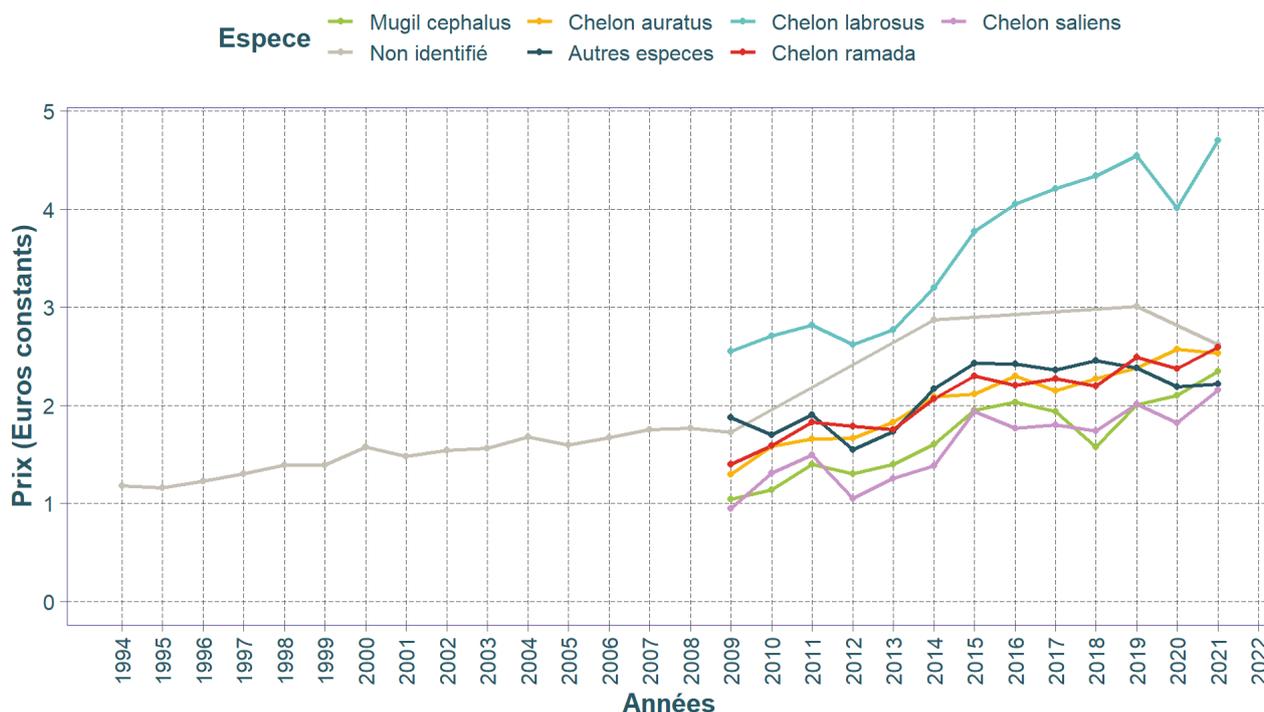


Figure 39 : Evolution des prix au kilos en euro constant, départ criée (VISIONET/France Agrimer)

Les variations des ventes annuelles de chaque façade ont été analysées (Figure 40). Pour chaque zone le maximum des captures a été atteint lorsque les taxons n'étaient pas encore identifiés (avant 2009). La façade débarquant le plus de mugilidés est la façade Atlantique suivi de la Méditerranée puis de la Manche.

On observe une stagnation des captures en Manche avec environ 100 tonnes débarquées par an.

Pour l'océan Atlantique, on observe une augmentation importante des captures entre 1994 et 2006 pour atteindre les 800 tonnes débarquées par an. Les captures ont ensuite chuté et ne représentent plus aujourd'hui que 300 tonnes par an. Cette diminution est principalement due à une baisse des captures de mullet lippu et de mullet à grosse tête. Les débarquements de mullets porc semblent assez stables (environ 120 tonnes par an).

Pour la façade Méditerranéenne, une diminution des captures est observée entre 2006 et 2007 suivie d'une stagnation des captures de mullet lippu et de mullet a grosse tête.

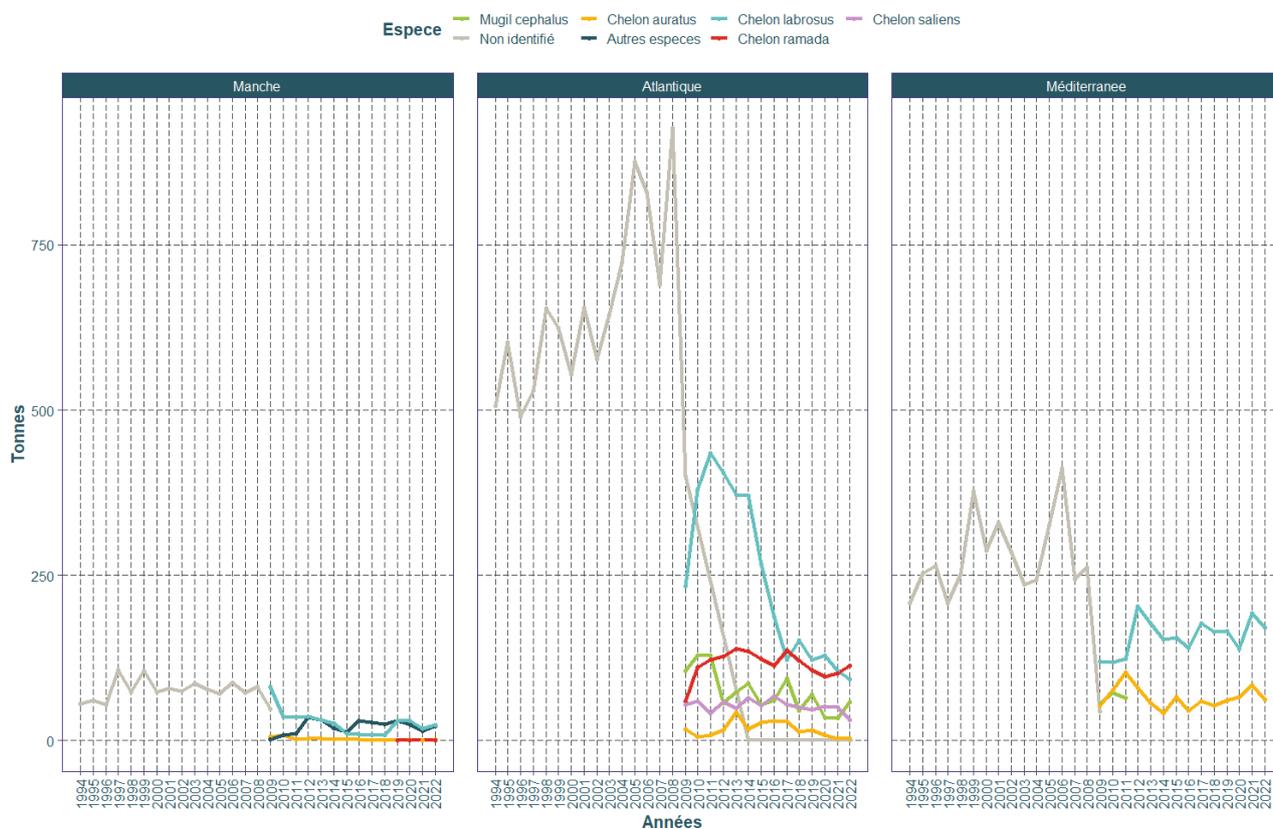


Figure 40 : Volumes vendus sur chaque façade (Méditerranée, Atlantique, Manche) ; (VISIONET/France Agrimer)

Les Figure 41, Figure 42 et Figure 43 représentent les fluctuations des captures annuelles vendues au sein des criées ayant vendu au moins une espèce de mullet.

Parmi ces halles à marée, celles du Grau-du-Roi, de la Turballe et d'Oléron ont débarqué les volumes les plus importants. On note une forte diminution des débarquements à la Turballe où les volumes pêchés sont passés de plus de 200 tonnes à moins de 50 tonnes par an.

Un arrêt des ventes est observé pour les criées de Douarnenez, Hendaye et Port-de-Bouc, ces interruptions sont dues à la fermeture des halles. Un arrêt des ventes est également observé pour les criées de l'île d'Yeu depuis 2015 et depuis 2014 pour et Boulogne. On observe également une forte diminution dans les débarquements de Granville, Roscoff, Le Guilvinec ainsi que St Guérolé.

Le mullet lippu est l'espèce la plus débarquée, elle domine le cortège spécifique dans plus de la moitié des criées. Le mullet doré domine quant à lui les débarquements de Port-la-Nouvelle et Agde où il a été la seule espèce vendue sur toute la période.

Parmi les différentes localisations, Arcachon, la Rochelle, Les Sables d'Olonne, St Gilles Croix de Vie et Noirmoutier présentent des volumes de mullet porc plus

importants que ceux des autres espèces. Une diminution des volumes est observée depuis 2014 pour Arcachon et une augmentation des volumes est observée depuis 2015 pour La Rochelle. Granville semble être la criée débarquant le moins de mullet porc avec de faibles volumes débarqués en 2019.

Le mullet doré domine les captures de St-Jean de Luz jusqu'à 2017, puis est remplacé par le mullet porc. Une inversion des captures en faveur du mullet porc est également observée en 2020 à Royan.

Comme évoqués précédemment, tous ces résultats sont tributaires de l'identification correcte des espèces, ce qui n'est probablement pas le cas.

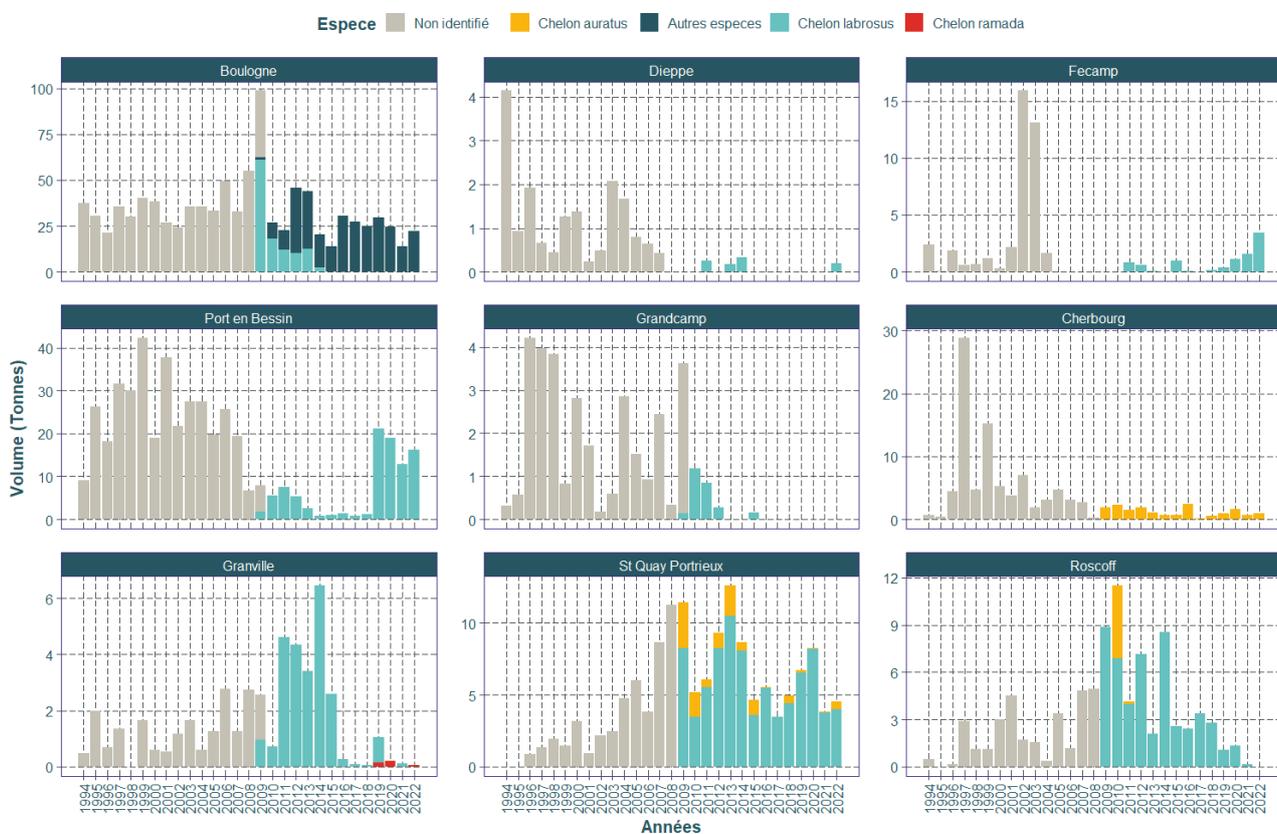


Figure 41 : Volumes vendus sur la façade Manche par année, par espèce et par criée (VISIONET/France Agrimer)

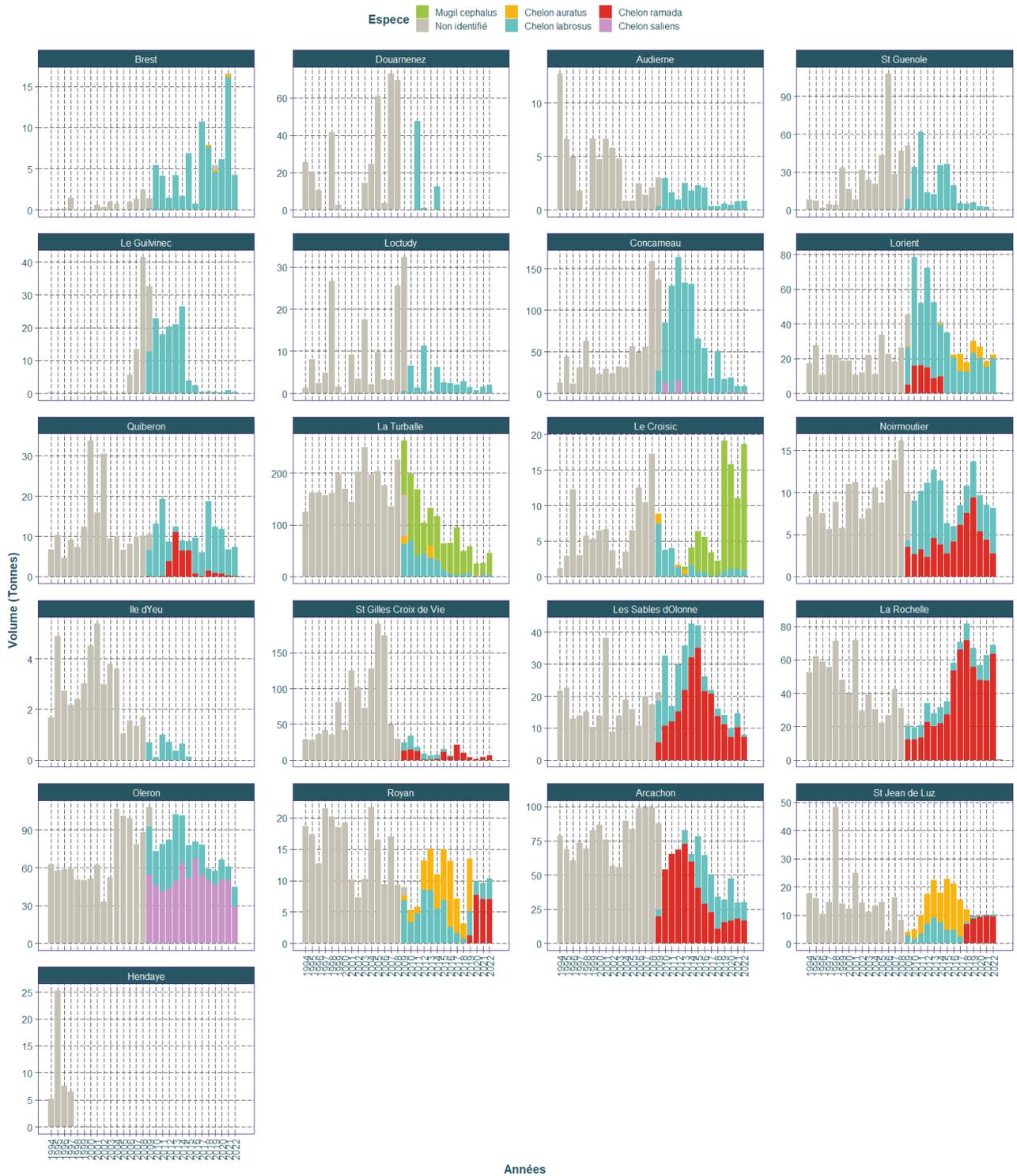


Figure 42 : Volumes vendus sur la façade Atlantique par année, par espèce et par criée (VISIONET/France Agrimer)

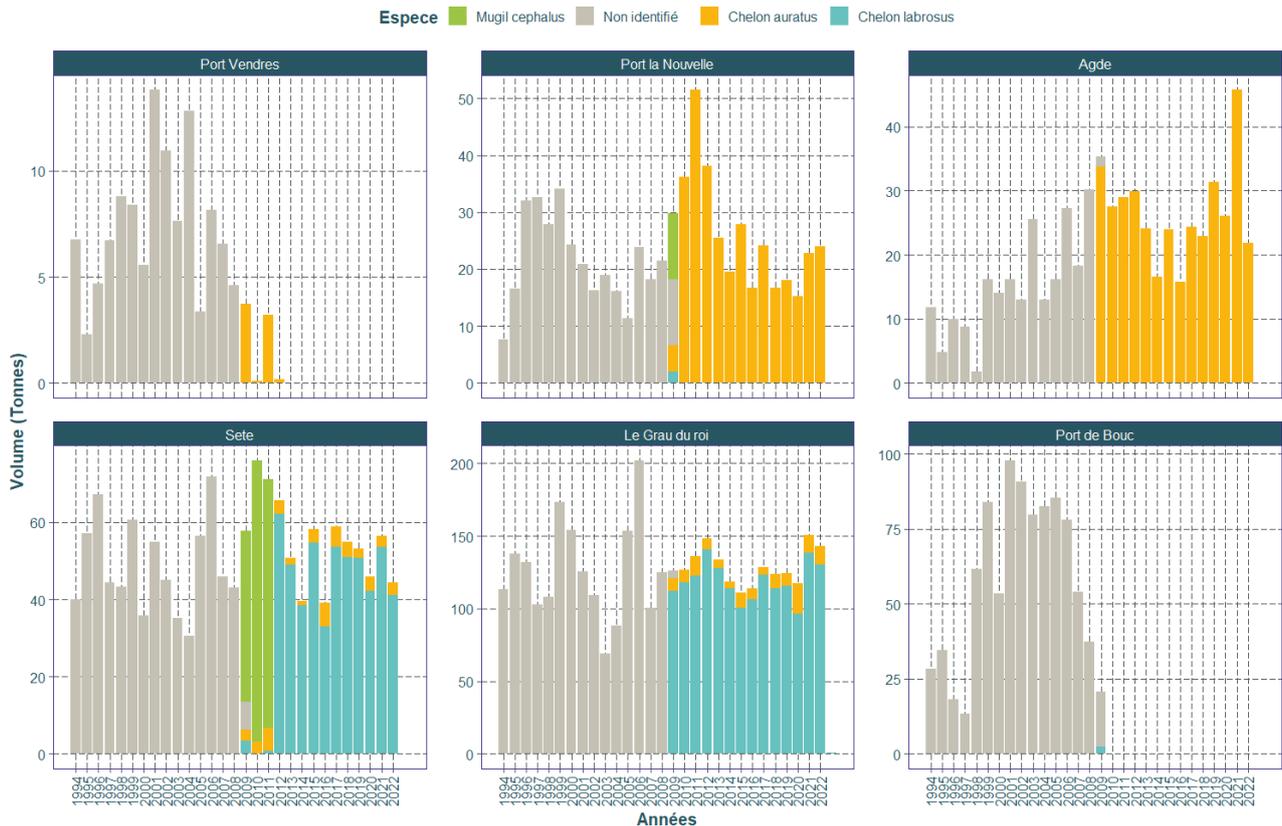


Figure 43 : Volumes vendus sur la façade Méditerranéenne par année, par espèce et par criée (VISIONET/France Agrimer)

Les interprétations au niveau spécifique dépendent d'une identification correcte des espèces débarquées, ce qui n'est visiblement pas toujours le cas. Globalement on observe tout de même une diminution des débarquements de mugilidés, mais un chiffre d'affaire qui se maintient grâce à un prix de vente en hausse.

#### VII.1.4.2. Saisonnalité

La saisonnalité des ventes en fonction de la façade a été analysée (Figure 44).

Sur la Manche, les ventes les plus importantes surviennent de juillet à octobre avec un pic en octobre. Ces ventes se déroulent durant la période où l'activité des fileyeurs est la plus importante (IFREMER, 2021b). De plus cette augmentation des captures survient au moment de la reproduction de *Chelon auratus* (juin et octobre entre la Bretagne et le Royaume Uni) ainsi qu'au début de celle de *Chelon ramada* (Gautier & Hussenot, 2005; Rochard & Elie, 1994; Trancart, 2011). Pour finir ces ventes surviennent en dehors de la période de reproduction de *Chelon labrosus* alors que c'est l'espèce la plus pêchée de cette façade.

Sur la façade Atlantique, les ventes surviennent entre janvier et avril avec un pic en mars. Ces ventes se déroulent durant une période dominée par l'utilisation de filets (IFREMER, 2021a). De plus elles surviennent durant la période de reproduction du mullet lippu ainsi que durant la fin de celle du mullet porc (Gautier & Hussenot, 2005; Rochard & Elie, 1994).

En Méditerranée, un pic très marqué est observé en octobre, durant cette période, les pêches sont dominées par l'utilisation de filet et de lignes (IFREMER, 2021c). De plus ce pic survient au moment de l'automne qui correspond à la période de reproduction du mullet porc, du mullet à grosse tête ainsi que du mullet doré (Gautier & Hussenot, 2005; Rochard & Elie, 1994). Pour finir ces ventes importantes surviennent en dehors de la période de reproduction du mullet lippu qui se déroulent entre l'hiver et le printemps (Gautier & Hussenot, 2005). Cependant le mullet lippu est principalement vendu dans des criées avoisinant des lagunes méditerranéennes ce qui peut confirmer la pêche de cette espèce durant cette période. Une autre hypothèse pourrait être la migration des lagunes vers la mer quand l'eau demeure plus chaude en mer que dans les étangs (Lasserre & Gallis, 1975).

Il serait complémentaire de connaître les zones de pêche ainsi que les classes de tailles afin de savoir si ces résultats confirment la capture de mugilidés durant leurs périodes respectives de reproduction.

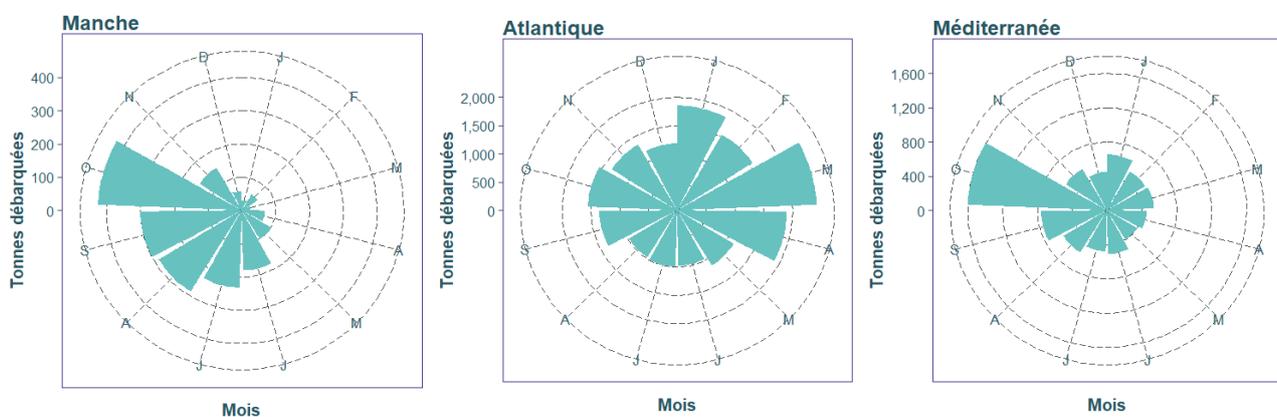


Figure 44 : Saisonnalité des ventes de mugilidés pour les différentes façades maritimes



Figure 45 : Mulets en vente à l'étal de poissonneries (photos : Éric Rochard, Marie Lamour, Thibault Dindart, INRAE)

## VII.2. Prédation

La prédation des œufs et des premiers stades larvaires de mugilidés en milieu marin est très peu documentée (Blaber 1987 dans Whitfield, 2016). Les prédateurs de ces premiers stades sont très probablement des invertébrés et des poissons planctoniques. Une fois proche des côtes la prédation par des isopodes et d'autres invertébrés a également été observée (Whitfield, 1989).

À leur arrivée en estuaire, la survie des juvéniles va dépendre d'un compromis entre leur position longitudinale et horizontale dans ces écosystèmes. En effet, afin d'éviter les poissons piscivores tels que les bars, *Dicentrarchus labrax*, (Bouquet et al., 2022), présents sur les bords des chenaux estuariens, les juvéniles vont occuper les zones peu profondes (Paterson & Whitfield, 2000). Néanmoins ces zones les rendent vulnérables à la prédation par des oiseaux piscivores (Whitfield & Blaber, 1979). Cette avifaune comprend le grand Cormoran, *Phalacrocorax carbo* et dans une moindre mesure le Héron cendré, *Ardea cinerea* ainsi que les Harles, *Mergus sp* (Gadais, 2012).

En grandissant les mullets vont progressivement s'éloigner des zones peu profondes et devenir la cible de poissons prédateurs tels que les bars (*Dicentrarchus labrax*) et les maigres, *Argyrosomus regius*, (Lobry et al., 2008; Pasquaud, 2006; Quéro & Vayne, 1985).

Une fois dans la partie amont de l'estuaire et lors de leurs migrations trophiques en eau douce, les mullets vont être ciblé par le Silure glane, *silurus glanis*<sup>13</sup>, (Gadais, 2012; Guillerault et al., 2017). Ce prédateur ainsi que le brochet, *Esox lucius* ont ainsi souvent été évoqués lors de nos entretiens avec les fédérations de pêche (notamment celles de l'Aude, de la Somme, de la Gironde et des Landes).

En mer, certains mammifères tels que le grand Dauphin, *Tursiops truncatus* et le Phoque veau-marin, *Phoca vitulina* sont des prédateurs du mullet porc. La prédation est aussi effectuée par certains oiseaux tels que le grand cormoran, *Phalacrocorax carbo*, (Spitz, 2011; entretien avec la fédération de pêche du Calvados).

Pour finir, le grégairisme est la principale stratégie de défense contre les prédateurs, elle est mis en place par tous les stades observés (Trancart et al., 2011). La forme du banc peut changer rapidement, passant d'une masse ovale compacte à une longue bande étroite, sa direction changeant également continuellement (Thomson 1966 dans Whitfield, 2016).

---

<sup>13</sup> <https://youtu.be/QZ6hefFuNNg>

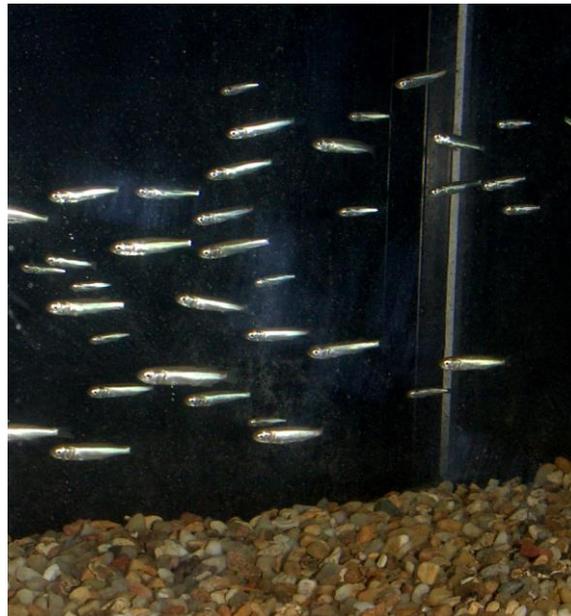


Figure 46 : Banc de jeunes mulets porc dans le dispositif expérimental SCOLA (photos : Thomas Trancart, INRAE)

Contrairement à la plupart des autres espèces de poissons, les yeux de la plupart des mugilidés sont légèrement inclinés vers le bas par rapport à la verticale, ce qui suggère que leur principale menace prédatrice vient d'en bas s'ils nagent dans des eaux de surface (Whitfield, 2016).

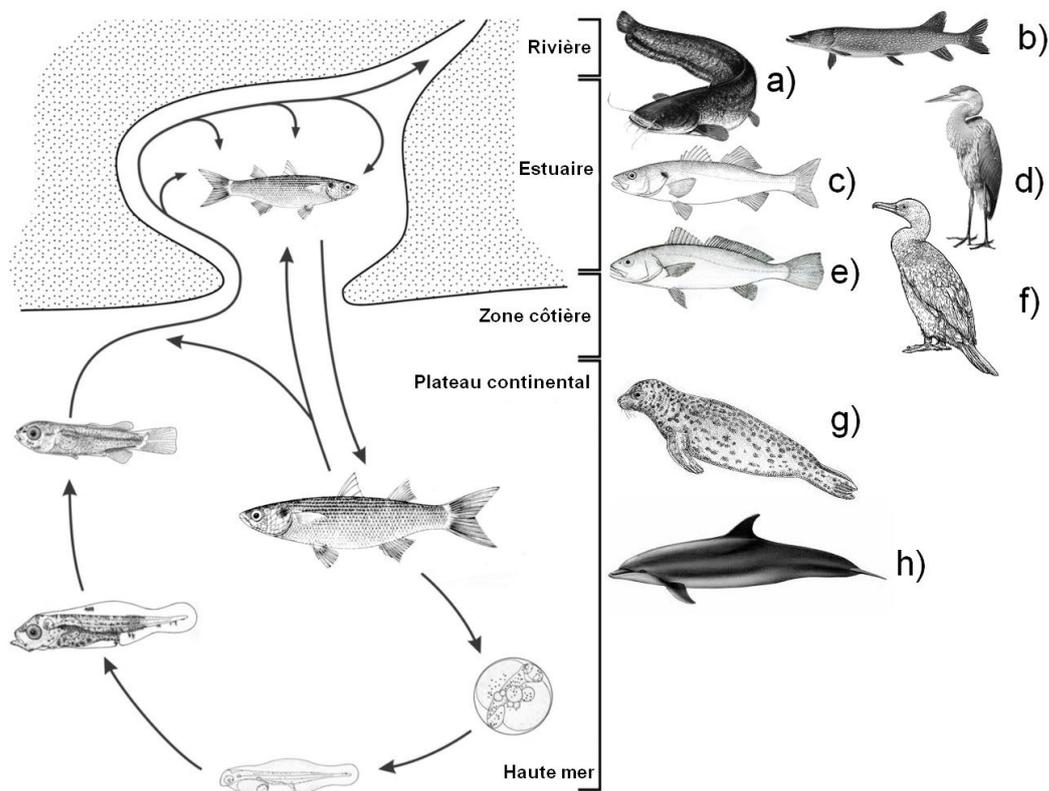


Figure 47: Principaux prédateurs du mullet porc en fonction du stade de vie, figure adapté de Whitfield, 2016 avec a) : *Silurus glanis* ; b) : *Esox lucius* ; c) : *Dicentrarchus labrax* ; d) : *Ardea cinerea* ; e) : *Argyrosomus regius* ; f) : *Phalacrocorax carbo* ; g) : *Phoca vitulina* ; g) : *Tursiops truncatus*

### VII.3. Parasitisme

Peu d'études concernent les parasites des mugilidés en milieu naturel, les données proviennent généralement de l'aquaculture ; les sources suivantes ont constitué le point de départ de la rédaction de ce chapitre : Gautier & Hussenot (2005) ; Paperna, (1975) ; Paperna & Overstreet (1981).

En raison de la très grande aire de répartition des mugilidés, il existe potentiellement un nombre considérable d'espèces parasites de différents groupes. Paperna (1980) a ainsi identifié 34 espèces, fréquemment observées dans des régions très éloignées les unes des autres (Paperna, 1975; Paperna & Overstreet, 1981). Les muets peuvent aussi être infectés par des parasites non-spécifiques, mais semblent moins sensibles que d'autres espèces (Crosetti & Cataudella, 1994; Paperna, 1975).

Les parasites internes ciblent principalement le tube digestif, et les parasites externes sont localisés sur les branchies, la peau et les nageoires (Gautier & Hussenot, 2005). Les symptômes de ces infections parasitaires sont généralement des anémies et des amaigrissement (Radujkovic et al, 1984 dans Gautier & Hussenot, 2005).

En milieu naturel, les muets sont capables de s'adapter à une large gamme de salinité. Concernant leurs parasites, la dynamique et la distribution des ectoparasites semble être influencée par la salinité, tandis que celle des endoparasites, protégés du milieu extérieur par leur hôte, semble moins claire (Merella & Garippa, 2001). Certains ectoparasites tels que les lamproies vont profiter de la plasticité d'habitat des mugilidés en les utilisant comme hôtes, mais aussi comme vecteurs pour se déplacer (Silva et al., 2013). Pour finir, les parasites ayant des cycles de vie complexes vont dépendre des conditions abiotiques du milieu ainsi que de la présence d'hôtes intermédiaires (Paperna & Overstreet, 1981).

Une variable souvent prise en compte est l'âge de l'hôte, celui-ci va entraîner une modification du comportement de l'individu et de l'habitat utilisé avec une faune parasitaire correspondant à ces nouveaux régimes alimentaires et habitats (Gautier & Hussenot, 2005). Le changement le plus important se produit lorsque les jeunes poissons, en mer, cessent de se nourrir de plancton. Les larves sont principalement touchées par des endoparasites nécessitant un hôte intermédiaire (ciliés, sporozoaires, cestodes, nématodes et larves de trématodes) (Tomson 1966 dans Gautier & Hussenot, 2005).

Lorsqu'elles migrent vers les zones côtières et pénètrent progressivement dans les eaux intérieures, les larves perdent progressivement leurs parasites larvaires. Les juvéniles vont alors s'alimenter sur le fond et vont présenter d'autres parasites dont ils seront les hôtes définitifs (myxosporidés, ciliés, champignons, trématodes, larves de trématodes et néochinorhynchidés) (Eissa et al., 2020; Gupta et al., 2022; Thomson, 1966).

Une fois dans les zones estuariennes et intérieures les jeunes vont être en contact avec des muets plus âgés et seront progressivement touchés par divers monogènes et crustacés parasites (Paperna & Overstreet, 1981).

Tableau 3 : Caractéristiques des parasites des mugilidés synthétisé de Gautier & Hussenot (2005); Paperna (1975); Paperna & Overstreet (1981)

Type de parasites	Espèces cités	Localisation	Milieu	Stade touché	Cause de l'infection	Symptômes	Sources
Champignons microscopiques	<i>Saprolenia sp</i>	Peau, Branchies, Yeux	Dulçaquicole	Juveniles, Adultes	surcharge en matière organique	Infection de la peau et mort	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Péridinien où Algues dinoflagellés	<i>Amyloodinium</i>	Branchie, tégument interne	Saumâtre, Marin	Juveniles, Adultes	faible concentration d'oxygène, développement de microalgues	Perte d'appétit, nage erratique	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Park et al., 2006)
Flagellés	<i>Cryptobia sp</i>	Branchie	Saumâtre, Marin	Juveniles, Adultes			(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Strout, 1965)
	<i>Hexamita sp</i>	Épithélium intestinal	Saumâtre, Marin	Juveniles, Adultes	Mauvaise qualité de l'eau	Erosion de la tête et des lignes latérales, ou trou dans la tête	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Ciliés	<i>Cryptocaryon irritans</i>	Peau, Branchies, Nageoire	Marin	Juveniles, Adultes		Points blanc, nage erratique	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Burgess & Matthews, 1995)
	<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	Peau, Branchies, Nageoire	Dulçaquicole	Juveniles, Adultes		Points blanc, nage erratique	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
	<i>Scyphidia sp / Trichodina sp</i>	Branchies, Nageoire	Marin	Larves, Juveniles		Nage erratique	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Yemmen et al., 2011)
Sporozoaire	<i>haemogregarina mugili</i>	Cellules sanguines		Juveniles, Adultes			(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
	<i>haemogregarina bigemina</i>	Globules blancs		Juveniles, Adultes			(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
	<i>Eismeria sp</i>	Tube digestif	Marin	Larves		Infection puis mort	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Microsporidés et myxosporidés	<i>Pleistophora sp et kudoa sp</i>	Paroi intestinale				hémorragie des branchies et des viscères	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
	<i>Myxidium sp / Zschokkella sp/ Ceratomyxa sp</i>	Vessie urinaire	Saumâtre, Marin	larve, Juveniles		hémorragie des branchies et des viscères	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005), (Eissa et al., 2020),(Gupta et al., 2022)
	<i>Myxobolus exiguus</i>	Viscère, muscles craniaux	Saumâtre, Marin	larve, Juveniles		Hémorragie puis mort	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005), (Eissa et al., 2020),(Gupta et al., 2022)
Copépodes	<i>Ergasilus lizae</i>	Branchies	Saumâtre, Dulçaquicole	Juveniles, Adultes		hyperplasie de l'épithélium et mort	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Louati et al., 2012),(Caltran & Silan, 2012)
	<i>Ergasilus versicolor</i>	Branchies	Saumâtre, Dulçaquicole	Juveniles, Adultes		hyperplasie de l'épithélium et mort	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Santos et al., 2017),(Caltran & Silan, 2012)
	<i>Bromolochus spp</i>	Branchies	Marin	Adultes		hyperplasie de l'épithélium	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Caltran & Silan, 2012)
	<i>Lernaea cyprinacea</i>	Queue, nageoire	Dulçaquicole	Juveniles, Adultes		Lésions cutanées	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Caltran & Silan, 2012)

	<i>Caligus pageti</i>	Peau, bouche	Saumâtre, Marin	Juveniles, Adultes		Lésions cutanées, mort en élevage	(Paperna, 1975),(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Bran-chiours	<i>Argulus spp</i>	Peau, Branchies	Saumâtre, Dulçaquicole	Juveniles, Adultes		Lésions cutanées	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Isopodes	<i>Nerocila spp/Aegathoa spp</i>	Peau, Branchies	Dulçaquicole, Marin	Juveniles, Adultes		Lésions cutanées graves	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Trématodes monogénétiques	<i>Ancyrocephalus vanbedenii/ Metamicrocotyla spp/Microtyle spp</i>	Peau, Branchies	Saumâtre	Juveniles, Adultes		Lésions cutanées, mort	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Baker et al., 2008)
	<i>Benedenia Monticelli</i>	Muqueuse buccale				Lésions cutanées, mort	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Trématodes digénétiques	<i>Saccocoelium tenuis/Hemiurus appendiculatus</i>	Intestin, muscles	Saumâtre	Juveniles, Adultes		Anémie	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005),(Saad-Fares & Maillard, 1985)
Cestodes	<i>Scolex pleuronectis</i>		Marin	Larves		Pas de pathologie grave	(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Né-mathodes	<i>Contracaecums</i>	Foie, reins		Larves			(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
	<i>Thynnascaris spp, Cucullunus spp, Philometra spp</i>						(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Acanthocephales	<i>Pararhadinorhynchus, Neoechinorhynchus, Floridonsentis</i>	Intestins		Juveniles, Adultes			(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Hirudinés	<i>Myzobdella lugubris</i>	Sang	Saumâtre	Juveniles, Adultes			(Paperna & Overstreet, 1981), (Gautier & Hussenot, 2005)
Vertébrés	<i>Petromyzon marinus</i>	Peau, Branchies	Marin	Adultes			Eric Rochard comm pers 2022
	<i>Lampetra fluviatilis</i>	Peau, Branchies	Marin	Adultes			Eric Rochard comm pers 2022



Figure 48 : Blessures liées à des traces de lamproies (photo : Éric Rochard, INRAE)



Figure 49 : Isopode ectoparasite sur la nageoire anale d'un mullet (photo : Éric Rochard, INRAE)

## VII.4. Effets du changement climatique

Le mulot porc est une des espèces les plus fréquemment rencontrées dans les bassins-versants européens (occurrence >50%) ; la modélisation de sa distribution historique indique une réponse positive à l'augmentation de la température (Lassalle et al 2009). Ceci pourrait se traduire, selon les scénarios, par une extension plus ou moins marquée vers le nord de son aire de distribution actuelle (Figure 50).

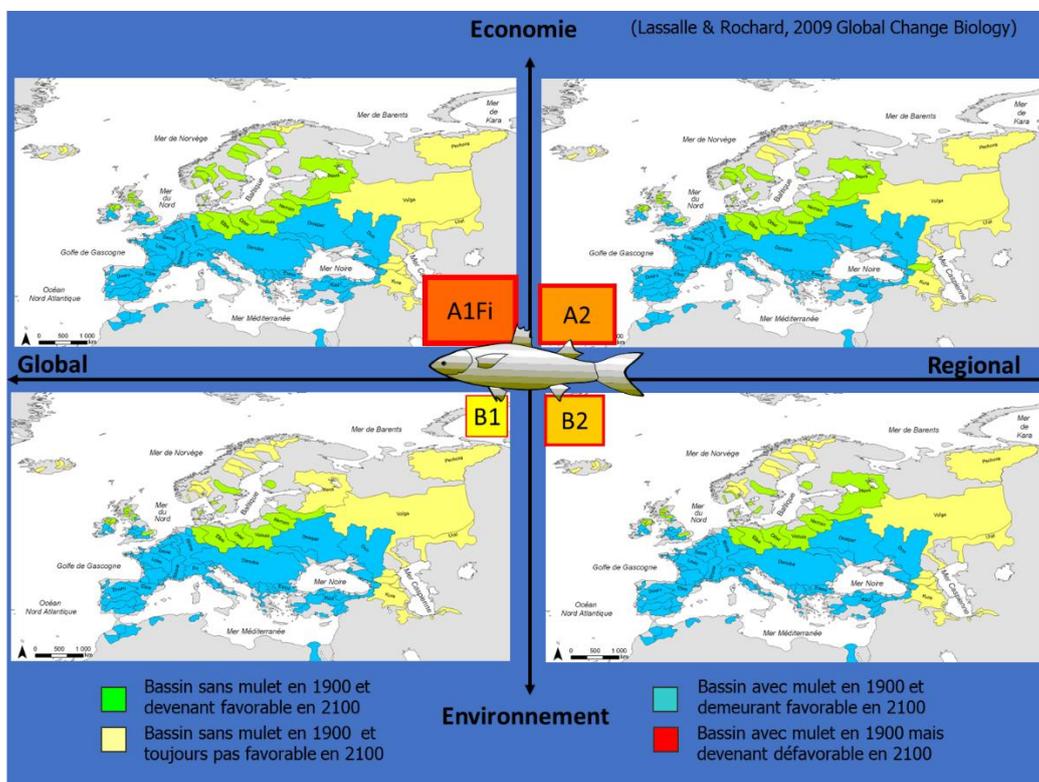


Figure 50 : Effets attendus du changement climatique sur la favorabilité des bassins versants pour le mulot porc, en fonction de scénarios du changement climatique (Lassalle, Béguer, et al., 2009)

## VII.5. Effets de la fragmentation des bassins-versants

Nous avons vu que le mulot porc est capable d'utiliser massivement certaines des passes à poissons (Pereira et al., 2021). Par modélisation (Lassalle, Crouzet. (2009) ont montré que c'était la seule des espèces de poissons migrateurs européens à répondre positivement à la fragmentation des milieux (Burgun et al., 2015).

## VII.6. Oxygenation

Le mulot porc est une espèce peu exigeante en ce qui concerne la concentration en oxygène dissous dans l'eau. Les stades juvéniles sont naturellement plus sensibles à l'hypoxie, et classiquement leur consommation en oxygène augmente avec la température (Taverny et al., 2009). Il existe quatre grandes catégories de réponse comportementale à l'hypoxie chez les poissons : (1) changement au niveau de l'activité, (2) augmentation de la respiration aérienne, (3) Augmentation de la respiration proche de la surface et (4) migration verticale ou horizontale et donc changement d'habitats (Kramer, 1987).

(Sauriau et al., 1993) ont ainsi identifié 2 seuils physiologiques concernant l'oxygénation :

- Le seuil critique correspondant à la souffrance physiologique des mulets (entre 2 et 3 mg/l).
- Le seuil létal correspondant à la mort de la plupart des individus (entre 0.3 et 0.4 mg/l).

Des mortalités ont été observées, dans l'estuaire de la Loire, à partir de 0,8-0,9 mg/l (Sauriau et al., 1993). Des épisodes similaires ont été observés en 1989, 1990, 1991, 2003, 2005 (Taverny et al., 2009)<sup>14</sup>. Ils sont dus au synchronisme de deux phénomènes : la migration catadrome massive des mulets au même moment que des périodes d'étiage ou des crises dystrophiques (Sauriau et al., 1993).

Ces événements ont aussi été évoqués comme une cause de migration catadrome obligatoire pour les individus en estuaire. En effet, les crises dystrophiques ou anoxiques poussent les mulets à quitter ces milieux devenus défavorables et à retourner en mer (Taverny et al., 2009). Ces migrations obligatoires d'individus non-mature et ces mortalités de masse vont ainsi impacter ainsi le recrutement comme évoqué dans le Golfe de Gascogne et en Méditerranée (Murenu et al., 2004; Sauriau et al., 1993).

Ces épisodes anoxiques peuvent avoir des conséquences critiques sur l'état des stocks. En effet Murenu et al (2004) ont observé que pour un effort de pêche constant, les débarquements de mullet porc avaient diminué de moitié l'année suivant un épisode hypoxique.

---

<sup>14</sup> Cela semble s'être reproduit en 2020 <https://www.ouest-france.fr/pays-de-la-loire/nantes-44000/autour-de-nantes-des-milliers-de-poissons-morts-dans-la-loire-le-coup-de-gueule-d-un-pecheur-e12ac444-fcf2-11ea-95d0-8e4751c95e19>

## Conclusion

Bien que peu appréciée des pêcheurs comme des consommateurs, le mulot porc est comme les autres mugilidés une espèce encore abondante et exploitée par la pêche commerciale. On constate que le mulot porc utilise les bassins versants jusque très en amont lorsque ces secteurs sont accessibles. Cependant, les informations fournies par les stations de comptage situées dans les bassins versants Manche et Atlantique montrent ces dernières années une tendance à la diminution de leur présence.

Le mulot porc est à ce jour une espèce dont l'écologie est peu documentée. Ce travail a permis d'éclaircir certains aspects et de caractériser les principales pressions qui pèsent sur cette espèce. Ce faisant, certains manques de connaissance nécessaires pour une gestion durable de cette espèce ont pu être mis en lumière.

Premièrement, on constate un certain flou concernant l'identification des espèces de mulets. En effet, cette famille présente de fortes similitudes morphologiques et anatomiques et l'identification des juvéniles est particulièrement difficile. Cela rejait sur les données, de captures notamment, dont on peut douter du statut taxonomique. Il devient donc essentiel de savoir de quelle espèce on parle. Comme expliqué précédemment les critères morphologiques d'identification rendent l'identification plus ou moins complexe. En effet, ils sont délicats à observer pour les jeunes stades et il semble nécessaire de mettre en place une validation génétique des clés de détermination morphologiques proposées pour les stades adultes.

Nous avons identifié un manque de connaissances concernant de nombreux traits de vie du mulot porc et leur variabilité spatiale. La maturité sexuelle est mal connue avec des questionnements quant aux conditions abiotiques nécessaires ainsi qu'aux différences entre les sexes.

Pour la reproduction, des interrogations subsistent concernant le niveau d'itéroparité, l'hybridation interspécifique mais aussi les lieux et les périodes de reproduction. Les données issues de la littérature sont éparses et méthodologiquement peu solide.

Des questions demeurent également, sur les modalités et la dynamique des différentes migrations (trophique ou de reproduction). Il est clair que le mulot porc présente tous les critères d'un poisson migrateur amphihalien thalassotoque. Comme pour l'anguille européenne, la fraction de la population qui demeure en mer est inconnue et la manière d'utiliser les habitats estuariens et d'eau douce demeure à préciser, rares sont les travaux qui ont abordés ces aspects.

La variabilité génétique intraspécifique de *Chelon ramada*, semblent indiquer une structure en métapopulation avec des échanges de proche en proche le long d'un gradient nord sud. Cette spécificité est due à la forte capacité de dispersion combinée à la disponibilité continue de l'habitat ainsi qu'à des populations encore importantes. Cependant, cette structuration est différente d'autres espèces de mulets et il serait important d'éclaircir les particularités de la dynamique de ces « populations ».

Compte tenu des incertitudes concernant l'identification des espèces et de l'absence de données d'effort de pêche, il est délicat de dégager une tendance évolutive de l'abondance du mullet porc à partir des débarquements commerciaux. Néanmoins, une diminution localement marquée de son abondance a été observée via les stations de contrôle des migrations. Elle est possiblement à interpréter localement, d'autres espèces ayant montré des diminutions assez synchrones.

Par ailleurs, comme nous le présentions, une attractivité croissante pour les mullets, notamment dans la restauration a entraîné une augmentation du prix de vente du mullet porc.

De façon plus générale, la distribution du mullet porc comme celles des autres espèces de mullets également potentiellement présentes dans les fleuves et estuaires des différentes façades nécessite d'être revue et précisée.

Pour finir, nous savons que les populations de mullets sont sensibles à leur exploitation par la pêche, aussi, avant que des efforts de pêche plus conséquents ne ciblent cette espèce sans que des mesures de gestion ne soient mises en place, il est nécessaire de disposer de plus d'éléments concernant la dynamique de ces « populations » et d'estimer leur abondance.

Compte tenu de l'exploitation commerciale de cette espèce, principalement en mer, mais également en estuaire et en eau douce, de sa tendance à la diminution observée en Manche-Atlantique et du peu de connaissances dont nous disposons, certains Plan de Gestion des Poissons Migrateurs Plagepomis (Loire, Sèvre niortaise et Côtiers vendéens, Cours d'eau bretons) prennent en compte le mullet porc et proposent des actions de connaissance et de suivi de son exploitation. Cela pourrait être généralisé à tous les bassins de son aire de distribution. Il serait également judicieux que les Cogepomis des bassins concernés se saisissent de cette espèce<sup>15</sup>, au moins pour harmoniser les tailles minimales de captures entre eau douce et marine, mais également identifier les pressions spécifiques sur cette espèce à l'échelle de leur bassin et proposer des mesures d'amélioration.

---

<sup>15</sup> En cohérence avec l'orientation 11 de la STRANAPOMI, [https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/documents/Les\\_grandes\\_orientations\\_de\\_la\\_SNG\\_des\\_poissons\\_migrateurs.pdf](https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/documents/Les_grandes_orientations_de_la_SNG_des_poissons_migrateurs.pdf)

## Bibliographie

- Adam, G. (2020). *Plan national d'actions 2020-2029 en faveur de l'esturgeon européen Acipenser sturio*. <https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/PNA-Esturgeon%202020-2029-250520.pdf>
- Almeida, P. R. (1989). *Macrofauna acompanhante de zosteráceas importância na conservação do meio marinho*.
- Almeida, P. R. (1996). Estuarine movement patterns of adult thin-lipped grey mullet, *Liza ramada* (Risso) (Pisces, Mugilidae), observed by ultrasonic tracking. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 202(2), 137-150. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00162-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00162-X)
- Almeida, P. R. (2003). Feeding ecology of *Liza ramada* (Risso, 1810) (Pisces, Mugilidae) in a southwestern estuary of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57(1-2), 313-323. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00357-8](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00357-8)
- Almeida, P. R., Moreira, F. M., Domingos, I. M., Costa, J. L., Assis, C. A., & Costa, M. J. (1995). Age and growth of *Liza ramada* (Risso, 1826) in the River Tagus, Portugal. *Scientia Marina (Barcelona)*, 59(2), 143-147.
- Arruda, L. M., Azevedo, J., & Neto, A. I. (1991). *Age and growth of the grey mullets (Pisces, Mugilidae) in the Ria de Aveiro (Portugal)*. <https://doi.org/10.1201/b19927-11>
- Balon, E. K. (1985). *Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model*. 14. <https://doi.org/10.1007/BF00005156>
- Béguer, M., Beaulaton, L., & Rochard, E. (2007). Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe : Large-scale explanatory factors. *Ecology of Freshwater Fish*, 16(2), 221-237. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00214.x>
- Blaber, S. J. M., & Crosetti, D. (2016). *Biology, Ecology and Culture of Grey Mullet (Mugilidae)*.
- Bouquet, A., Perdrau, M. A., Laabir, M., Foucault, E., Chomérat, N., Rolland, J. L., & Abadie, E. (2022). *Liza ramada* Juveniles after Exposure to the Toxic Dinoflagellate *Vulcanodinium rugosum* : Effects on Fish Viability, Tissue Contamination and Microalgae Survival after Gut Passage. *Toxins*, 14(6), 401. <https://doi.org/10.3390/toxins14060401>
- Briand, C., Sauvaget, B., & Eriau, G. (2023). *Suivi de la dévalaison d'anguilles argentées en 2021 - 2022 (dixième année) sur la Vilaine à l'aide d'un DIDSON*. (p. 42). EPTB Vilaine.
- Burgun, V., Chanseau, M., Kreutzenberger, K., Marty, V., Pénil, C., Tual, M., & Voegtlié, B. (2015). *ICE Informations sur la continuité écologique*.
- Cardona, L. (2006). Habitat selection by grey mullets (Osteichthyes : Mugilidae) in Mediterranean estuaries: the role of salinity. *Scientia Marina*, 70(3), 443-455. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70n3443>
- Cataudella, S., Civitelli, M. V., & Capanna, E. (1974). Chromosome Complements of the Mediterranean Mulletts (Pisces Perciformes). *Caryologia*, 27(1), 93-105. <https://doi.org/10.1080/00087114.1974.10796565>

Crosetti, D., & Blaber, S. (2016). *Biology, Ecology and Culture of Grey Mulletts (Mugilidae)*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b19927>

Crosetti, D., & Cataudella, S. (1994). *Production of Aquatic Animals : Fishes—1st Edition*. <https://www.elsevier.com/books/production-of-aquatic-animals-fishes/nash/978-0-444-81950-5>

Cyrus, D. P., & Blaber, S. J. M. (1987). The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 2. Laboratory studies, comparisons with field data and conclusions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 109(1), 71-91. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90186-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90186-9)

Daverat, F., Martin, J., Fablet, R., & Pécheyran, C. (2011). Colonisation tactics of three temperate catadromous species, eel *Anguilla anguilla*, mullet *Liza ramada* and flounder *Plathychtys flesus*, revealed by Bayesian multielemental otolith microchemistry approach : Colonisation tactics of juvenile catadromous species. *Ecology of Freshwater Fish*, 20(1), 42-51. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00454.x>

De Silva, S. S. (1980). Biology of juvenile grey mullet : A short review. *Aquaculture*, 19(1), 21-36. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(80\)90004-6](https://doi.org/10.1016/0044-8486(80)90004-6)

Durand, J.-D., Shen, K.-N., Chen, W.-J., Jamandre, B. W., Blel, H., Diop, K., Nirchio, M., Garcia de León, F. J., Whitfield, A. K., Chang, C.-W., & Borsa, P. (2012). Systematics of the grey mullets (Teleostei : Mugiliformes: Mugilidae): Molecular phylogenetic evidence challenges two centuries of morphology-based taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64(1), 73-92. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.03.006>

Eissa, A. E., Abolghait, S. K., Younis, N. A., Dessouki, A. A., El-Lamie, M. M., Abu Mhara, A. A., & Abdelsalam, M. (2020). Myxobolus episquamalis infection in farmed flathead grey mullet *Mugil cephalus* L. and thin-lipped mullet *Liza ramada*. *Aquaculture International*, 28(1), 363-376. <https://doi.org/10.1007/s10499-019-00467-2>

El-Halfawy, M. M., Ramadan, A. M., & Mahmoud, W. F. (2007). *Reproductive biology and histological studies of the gray mullet, Liza ramada, (Risso, 1826) in Lake Timsah, Suez Canal*. 21.

Elliott, S. A. M., Acou, A., Beaulaton, L., Guitton, J., Réveillac, E., & Rivot, E. (2023). Modelling the distribution of rare and data-poor diadromous fish at sea for protected area management. *Progress in Oceanography*, 210, 102924. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102924>

Ergene, S. (2000). Reproduction Characteristics of Thinlip Grey Mullet, *Liza ramada* (Risso 1826) Inhabiting Akgöl-Paradeniz Lagoons (Göksu Delta). *TURKISH JOURNAL OF ZOOLOGY*, 24(2), 159-164.

Farrugio, H., & Quignard, J.-P. (1974a). Biologie de *Mugil (Liza) ramada* Risso 1826 et de *Mugil (Chelon) labrosus* Risso, 1826 (Poissons, Teleosteens, Mugilides) du Lac de Tunis. Age et croissance. *Bull. Inst. Nrl. Scient. Tech. Oceang. Peche. Salammbô-3 (1-4)*, 139-152.

Farrugio, H., & Quignard, J.-P. (1974b). *Biologie de Mugil (Liza) ramada* Risso, 1826 et de *Mugil (Chelon) labrosus* Risso.pdf.

Farrugio & Quignard. (1973). *Biologie de Mugil (Liza) ramada* Risso, 1826 et de *Mugil (Chelon) labrosus* Risso, 1826 (Poissons, Téléostéens, Mugilidés) du lac de Tunis : Taille de première maturité sexuelle, cycle de fécondité.

- Ferrari, I., & Chierigato, A. R. (1981). Feeding habits of juvenile stages of *Sparus auratus* L., *Dicentrarchus labrax* L. and *Mugilidae* in a brackish embayment of the Po River Delta. *Aquaculture*, 25(2), 243-257. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(81\)90186-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(81)90186-1)
- Ferreira, M., Moradas-Ferreira, P., & Reis-Henriques, M. A. (2005). Oxidative stress biomarkers in two resident species, mullet (*Mugil cephalus*) and flounder (*Platichthys flesus*), from a polluted site in River Douro Estuary, Portugal. *Aquatic Toxicology*, 71(1), 39-48. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2004.10.009>
- Fontaine, M. (1976). Physiological Mechanisms in the Migration of Marine and Amphihaline Fish. In *Advances in Marine Biology* (Vol. 13, p. 241-355). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60282-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60282-5)
- Friedrich, T., Reinartz, R., & Striebel-Greiter, B. (2018). *Pan European action plan for sturgeons*. <https://rm.coe.int/pan-european-action-plan-for-sturgeons/16808e84f3>
- Gadais, R. (2012). *Biologie et écologie du mullet porc (Liza ramada risso, 1827) en domaine continental : Exemple du bassin de la Loire* (p. 75).
- Gallis, J.-L., & Bourdichon, M. (1976). Changes of (Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>) dependent ATPase activity in gills and kidneys of two mullets *Chelon labrosus* (Risso) and *Liza ramada* (Risso) during fresh water adaptation. *Biochimie*, 58(5), 625-627. [https://doi.org/10.1016/S0300-9084\(76\)80234-9](https://doi.org/10.1016/S0300-9084(76)80234-9)
- Garren, F., Verin, Y., Dufour, J.-L., Mahe, K., Le Roy, D., & Emilie, R. (2003). *Fiches d'aide à l'identification. Poissons et céphalopodes de Manche et de mer du Nord*.
- Gautier, D., & Hussenot, J. (2005). *Les Mulets Des Mers D'Europe : Synthèse Des Connaissances Sur Les Bases Biologiques Et Les Techniques D'aquaculture*. Editions Quae.
- Gisbert, E., Cardona, L., & Castello, F. (1997). Diel feeding rhythm of grey mullet fry in northeastern Spain. *Oceanographic Literature Review*, 10(44), 1172.
- González-Castro, M., & Minos, G. (2016). *Sexuality and Reproduction of Mugilidae* (p. 227-263). <https://doi.org/10.1201/b19927-12>
- Grall, S., Garot, G., Lemonnier, A., Deshayes, F., Barault, A., & Potier, M. (2021). *Contrôle des migrations des poissons grands migrateurs sur la Seine au barrage de Poses-Amfreville-sous-les-Monts*.
- Guillerault, N., Bouletreau, S., Iribar, A., Valentini, A., & Santoul, F. (2017). Application of DNA metabarcoding on faeces to identify European catfish *Silurus glanis* diet : Dna metabarcoding of *s. glanis* faeces. *Journal of Fish Biology*, 90(5), 2214-2219. <https://doi.org/10.1111/jfb.13294>
- Gupta, A., Haddas-Sasson, M., Gayer, K., & Huchon, D. (2022). Myxozoan infection in thinlip mullet *Chelon ramada* (Mugiliformes : Mugilidae) in the Sea of Galilee. *Scientific Reports*, 12(1), 10049. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-13215-z>
- Hickling, C. F. (1970a). A Contribution to the Natural History of the English Grey Mulletts [Pisces, Mugilidae]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 50(03), 609. <https://doi.org/10.1017/S0025315400004914>

Hickling, C. F. (1970b). A Contribution to the Natural History of the English Grey Mulletts [Pisces, Mugilidae]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 50(3), 609-633. <https://doi.org/10.1017/S0025315400004914>

Hung, C.-M., & Shaw, D. (2006). The Impact of Upstream Catch and Global Warming on the Grey Mullet Fishery in Taiwan : A Non-cooperative Game Analysis. *Marine Resource Economics*, 21(3), 285-300. <https://doi.org/10.1086/mre.21.3.42629512>

Ibanez, A. L. (2015). Age and Growth of Mugilidae. In D. Crosetti & S. J. M. Blaber (Éds.), *Biology, Ecology and Culture of Grey Mulletts (Mugilidae)* (0 éd., p. 138-174). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b19927-11>

Ibanez, A. L., & Gutierrez Benitez, O. (2004). Climate variables and spawning migrations of the striped mullet and white mullet in the north-western area of the Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology*, 65(3), 822-831. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00488.x>

IFREMER. (2021a). *Activité des navires de pêche, Façade Atlantique*.

IFREMER. (2021b). *Activité des navires de pêche, Façade Manche*.

IFREMER. (2021c). *Activité des navires de pêche, Façade MÉDITERRANÉE*.

Iglesias, S. P., Porche, P., Vayne, J.-J., Martin, J., Cheret, I., Garren, F., Verin, Y., Dufour, J.-L., Le Roy, D., & Rostiaux, E. (2015). *Fiches pratiques d'aide à l'identification des espèces marines de Méditerranée occidentale*.

Jonsson, B., & Jonsson, N. (2008). *Thinlip grey mullet Liza ramada (Mugilidae) caught in a small Norwegian stream*.

Kasımoğlu, C., Yılmaz, F., & Koç, H. T. (2011). Growth and Reproductive Characteristics of the Thinlipped Grey Mullet, *Liza ramada* (Risso, 1826) Inhabiting in Gökova Bay (Muğla), the Southern Aegean Sea, Turkey. *Balikesir Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi*, 13(2), 35-49.

Keith, Nicolas POULET, & Gaël DENYS. (2020). *Les Poissons d'eau douce de France—Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*. <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/inventaires-biodiversite/les-poissons-d-eau-douce-de-france-2e-edition>

Keith, P. (avec Poulet, N., Denys, G., Changeux, T., Feunteun, E., & Persat, H.). (2020). *Les Poissons d'eau douce de France*. Biotope edition-Museum National d'histoire naturelle. <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/inventaires-biodiversite/les-poissons-d-eau-douce-de-france-2e-edition>

Koutrakis, E. T. (2004). Temporal occurrence and size distribution of grey mullet juveniles (Pisces, Mugilidae) in the estuarine systems of the Strymonikos Gulf (Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, 20(1), 76-78. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2004.00501.x>

Koutrakis, E. T. (2011). Reproductive biology of two grey mullet species (Actinopterygii : Mugiliformes: Mugilidae) in a northern Aegean Sea estuarine system. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*, 41(1), 37-46. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.41.1.06>

- Koutrakis, E. T., & Sinis, A. I. (1994). Growth analysis of grey mullets (Pisces, Mugilidae) as related to age and site. *Israel Journal of Zoology*, 40(1), 37-53. <https://doi.org/10.1080/00212210.1994.10688733>
- Kraïem, M. M., Hamza, C. B., Ramdani, M., Fathi, A. A., Abdelzaher, H. M. A., & Flower, R. J. (2001). Some observations on the age and growth of thin-lipped grey mullet, *Liza ramada* Risso, 1826 (Pisces, Mugilidae) in three North African wetland lakes : Merja Zerga (Morocco), Garâat Ichkeul (Tunisia) and Edku Lake (Egypt). 11. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1011900631096>
- Kramer, D. L. (1987). Dissolved oxygen and fish behavior. *Environmental Biology of Fishes*, 18(2), 81-92. <https://doi.org/10.1007/BF00002597>
- Laffaille, P., Feunteun, E., Lefebvre, C., Radureau, A., Sagan, G., & Lefeuvre, J.-C. (2002). Can Thin-lipped Mullet Directly Exploit the Primary and Detritic Production of European Macrotidal Salt Marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 54(4), 729-736. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0855>
- Larinier, M., & Travade, F. (1992). La conception des dispositifs de franchissement pour les aloses. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 326-327, 125-133. <https://doi.org/10.1051/kmae:1992009>
- Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L., & Rochard, É. (2009). *Learning from the Past to Predict the Future : Responses of European Diadromous Fish to Climate Change*. 20.
- Lassalle, G., Crouzet, P., & Rochard, E. (2009). Modelling the current distribution of European diadromous fishes : An approach integrating regional anthropogenic pressures. *Freshwater Biology*, 54(3), 587-606. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02135.x>
- Lassalle, G., & Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, 15(5), 1072-1089. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01794.x>
- Lasserre, P., & Gallis, J.-L. (1975a). Osmoregulation and differential penetration of two grey mullets, *Chelon labrosus* (Risso) and *Liza ramada* (Risso) in estuarine fish ponds. *Aquaculture*, 5(4), 323-344. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(75\)90053-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(75)90053-8)
- Lasserre, P., & Gallis, J.-L. (1975b). Osmoregulation and differential penetration of two grey mullets, *Chelon labrosus* (Risso) and *Liza ramada* (Risso) in estuarine fish ponds. *Aquaculture*, 5(4), 323-344. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(75\)90053-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(75)90053-8)
- Le Pichon, C., Coustillas, J., Zahm, A., Bunel, M., Gazeau-Nadin, C., & Rochard, E. (2017a). Summer use of the tidal freshwaters of the River Seine by three estuarine fish : Coupling telemetry and GIS spatial analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 196, 83-96. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.06.028>
- Le Pichon, C., Coustillas, J., Zahm, A., Bunel, M., Gazeau-Nadin, C., & Rochard, E. (2017b). Summer use of the tidal freshwaters of the River Seine by three estuarine fish : Coupling telemetry and GIS spatial analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 196, 83-96. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.06.028>

Legrand, M. H. (2021). *Les poissons amphihalins de France face au changement climatique : Évolution des effectifs et modification de la phénologie migratoire.*

Limburg, K. E., & Waldman, J. R. (2009). Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience*, 59(11), 955-965. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.7>

Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B., & Rochard, E. (2008). Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series*, 358, 13-25. <https://doi.org/10.3354/meps07294>

Magnier, J., & Petit, K. (2015). *Le suivi national de la pêche aux engins (SNPE).*

McDowall, R. M. (1988). *Diadromy in fishes: Migrations between freshwater and marine environments.* Croom Helm ; Timber Press.

Merella, P., & Garippa, G. (2001). Metazoan parasites of grey mullets (Teleostea : Mugilidae) from the Mistras Lagoon (Sardinia - western Mediterranean). *Scientia Marina*, 65(3), 201-206. <https://doi.org/10.3989/scimar.2001.65n3201>

Mickovic, B., Nikcevic, M., Hegedis, A., Regner, S., Gacic, Z., & Krpo-Cetkovic, J. (2010). Mullet fry (Mugilidae) in coastal waters of Montenegro, their spatial distribution and migration phenology. *Archives of Biological Sciences*, 62(1), 107-114. <https://doi.org/10.2298/ABS1001107M>

Mili, S., Ennouri, R., Laouar, H., & Missaoui, H. (2015). *Etude de l'âge et de la croissance chez deux espèces de Mugilidae (Mugil cephalus et Liza ramada) dans trois retenues de barrages en Tunisie (p. 181-197).*

Mousa, M. A. (2010). Induced spawning and embryonic development of *Liza ramada* reared in freshwater ponds. *Animal Reproduction Science*, 119(1-2), 115-122. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2009.12.014>

Mousa, M. A. (2020). Morphological study of larval development and the transition to juvenile stage in thin-lipped mullet, *Liza ramada*. *Egyptian Journal of Histology*, 0(0), 0-0. <https://doi.org/10.21608/ejh.2020.22769.1236>

Murenu, M., Olita, A., Sabatini, A., Follesa, M. C., & Cau, A. (2004). Dystrophy effects on the LIZA RAMADA (Risso, 1826) (Pisces, Mugilidae) population in the Cabras lagoon (Central-Western Sardinia). *Chemistry and Ecology*, 20(sup1), 425-433. <https://doi.org/10.1080/02757540410001665933>

Myers, G. S. (1949). Usage of Anadromous, Catadromous and Allied Terms for Migratory Fishes. *Copeia*, 1949(2), 89. <https://doi.org/10.2307/1438482>

Nicolas, D. (2010). *Des poissons sous influence ? Une analyse à large échelle des relations entre les gradients abiotiques et l'ichtyofaune des estuaires tidaux européens.*

Oliveira, J. M., & Ferreira, M. T. (1997). *Abundance, size composition and growth of a thin-lipped grey mullet, Liza ramada (Pisces : Mugilidae) population in an Iberian River.pdf.*

Ould Mohamed Vall, M. (2004). *Etude de la dynamique des systèmes d'exploitations et de l'éco biologie de la reproduction, de trois Mugilidés : Mugil cephalus (Linnaeus, 1758), Liza aurata*

(Perugia, 1892) et *Mugil capurrii* (Risso, 1810), analyse de leurs stratégies d'occupations des secteurs littoraux mauritaniens et de leurs possibilités d'aménagement. <https://aquadocs.org/handle/1834/1226>

Papasotiropoulos, V., Klossa-Kilia, E., Kiliyas, G., & Alahiotis, S. (2002). Genetic Divergence and Phylogenetic Relationships in Grey Mulletts (Teleostei : Mugilidae) Based on PCR-RFLP Analysis of mtDNA Segments. *Biochemical Genetics*, 40(3), 71-86. <https://doi.org/10.1023/A:1015162304934>

Paperna, I. (1975). Parasites and diseases of the grey mullet (Mugilidae) with special reference to the seas of the Near East. *Aquaculture*, 5(1), 65-80. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(75\)90018-6](https://doi.org/10.1016/0044-8486(75)90018-6)

Paperna, I., & Overstreet, R. M. (1981). *Parasites and Diseases of Mulletts (Mugilidae)* (p. 84).

Pasquaud, S. (2006). *Les relations trophiques : Éléments de structuration des peuplements ichtyologiques en milieu estuarien. Application à l'estuaire de la Gironde.*

Paterson, A. W., & Whitfield, A. K. (2000). Do Shallow-water Habitats Function as Refugia for Juvenile Fishes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(3), 359-364. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0640>

Pereira, E., Mateus, C. S., Alves, M. J., Almeida, R., Pereira, J., Quintella, B. R., & Almeida, P. R. (2023). Connectivity patterns and gene flow among *Chelon ramada* populations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 281, 108209. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108209>

Pereira, E., Quintella, B. R., Lança, M. J., Alexandre, C. M., Mateus, C. S., Pedro, S., Belo, A. F., Rato, A. S., Quadrado, M. F., Telhado, A., Batista, C., & Almeida, P. R. (2021). Temporal patterns of the catadromous thinlip grey mullet migration in freshwater. *Ecohydrology*, 14(8). <https://doi.org/10.1002/eco.2345>

Pulster, E. L., Smalling, K. L., & Maruya, K. A. (2005). Polychlorinated biphenyls and toxaphene in preferred prey fish of coastal southeastern u.s. Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 24(12), 3128. <https://doi.org/10.1897/05-156R.1>

Quéro, J.-C., & Vayne, J.-J. (1985). *Le Maigre, Argyrosomus regius (Asso, 1801) (Pisces, Perciformes, Sciaenidae) du Golfe de Gascogne et des eaux plus septentrionales.* 23.

RÈGLEMENT (CE) No 1100/2007 (2007). <https://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=OJ:L:2007:248:0017:0023:FR:PDF>

*Report of the Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eel (WGEEL).* (2015). 132.

Rochard, Coustillas, J., Cachot, J., Le Pichon, C., Budzinski, H., Lambert, P., Bunel, M., Daverat, C., Roqueplo, C., Clérandeau, C., Baudrimont, M., Gonzalez, P., Larrieu, S., Trancart, T., Zahm, A., Chevre, P., Duhamel, S., Le Barh, R., Gazeau-Nadin, C., ... Pichon, A. (2012). *Colonisation et utilisation des habitats estuariens par les poissons migrants thalassotoques : Approche comparative Seine-Gironde (projet « Thalassotok »).* 119.

Rochard, É., & Elie, P. (1994). *La macrofaune aquatique de l'estuaire de la Gironde. Contribution au livre blanc de l'Agence de l'Eau Adour Garonne.*

Sagi, G., & Abraham, M. (1984). Photoperiod and ovarian activity in the Grey mullet *Liza ramada* (Pisces : Mugilidae). *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 33(1-2), 1-9. <https://doi.org/10.1080/00212210.1984.10688550>

Sarraj, K. (2018). *Étude de faisabilité d'un observatoire des migrateurs amphihalins en mer (France métropolitaine)*. 76.

Sauriau, P.-G., Robin, J.-P., & Marchand, J. (1993). *Les mortalités estivales du mullet *Liza ramada* en Loire : Dysfonctionnement cyclique du rôle de voie de migration d'un estuaire*.

Sauriau, Robin, & Marchand. (1994). *Effects of the excessive organic enrichment of the Loire Estuary on the downstream migratory patterns of the amphihaline grey mullet *Liza ramada* (Pisces : Mugilidae)*. Olsen & Olsen.

Silva, S., Servia, M., Vieira-Lanero, R., Barca, S., & Cobo, F. (2013). Life cycle of the sea lamprey *Petromyzon marinus* : Duration of and growth in the marine life stage. *Aquatic Biology*, 18(1), 59-62. <https://doi.org/10.3354/ab00488>

Sola, L., Ekaterina Gornung, Maria Elena Mannarelli, & Anna Rita Rossi. (2007). Chromosomal Evolution in Mugilidae, Mugilomorpha : An Overview. In *Fish Cytogenetics* (p. 165-194). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b10746-6>

Spitz, J. (2011). *Stratégies alimentaires et énergétiques de la prédation chez les mammifères marins*. 239.

Tamura, T., & Niwa, H. (1967). Spectral sensitivity and color vision of fish as indicated by S-potential. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 22(3), 745-754. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(67\)90767-0](https://doi.org/10.1016/0010-406X(67)90767-0)

Tankersley & Forward. (2001). Selective tidal-stream transport of marine animals. In *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review, Volume 39*. CRC Press.

Taverny, C., Elie, P., & Boët, P. (2009). *La vie piscicole dans les masse d'eau de transition : Proposition d'une grille qualité pour la température, l'oxygène dissous, la salinité et la transparence*.

Thomson. (1966). The grey mullets. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev*, 4, 301-335.

Thomson. (1997). *Memoirs of the Queensland Museum*. 110.

Thong, L. H. (1968). *Contribution à l'étude de la biologie des mugilidés (poissons téléostéens) des côtes du Massif Armoricaïn*.

Torricelli, P., Tongiorgi, P., & Almansi, P. (1981). Migration of grey mullet fry into the Arno river : Seasonal appearance, daily activity, and feeding rhythms. *Fisheries Research*, 1, 219-234.

Torricelli, P., Tongiorgi, P., & Gandolfi, G. (1988). Feeding habits of mullet fry in the Arno River (Tyrrhenian coast). I. Daily feeding cycle. *Bolletino Di Zoologia*, 55(1-4), 161-169. <https://doi.org/10.1080/11250008809386613>

Tosi, L., & Torricelli, P. (1988). Feeding habits of mullet fry in the Arno River (Tyrrhenian coast). II. The diet. *Bolletino Di Zoologia*, 55(1-4), 171-177. <https://doi.org/10.1080/11250008809386614>

Trancart, T. (2011). *Analyse comparative des tactiques déployées lors de la migration de colonisation des bassins versants par les poissons migrateurs amphihalins thalassotoques* [PhD Thesis]. Bordeaux 1.

Trancart, T., Lambert, P., Rochard, E., Daverat, F., Coustillas, J., & Roqueplo, C. (2012). Alternative flood tide transport tactics in catadromous species : *Anguilla anguilla*, *Liza ramada* and *Platichthys flesus*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 99, 191-198. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.12.032>

Trancart, T., Lambert, P., Rochard, E., Daverat, F., Roqueplo, C., & Coustillas, J. (2011). Swimming activity responses to water current reversal support selective tidal-stream transport hypothesis in juvenile thinlip mullet *Liza ramada*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 399(2), 120-129. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.015>

Trape, S., Durand, J.-D., Guilhaumon, F., Vigliola, L., & Panfili, J. (2009). Recruitment patterns of young-of-the-year mugilid fishes in a West African estuary impacted by climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(3), 357-367. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.08.018>

Tsangaris, C., Vergolyas, M., Fountoulaki, E., & Nizheradze, K. (2011). Oxidative Stress and Genotoxicity Biomarker Responses in Grey Mullet (*Mugil cephalus*) From a Polluted Environment in Saronikos Gulf, Greece. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 61(3), 482-490. <https://doi.org/10.1007/s00244-010-9629-8>

Vieira, J. P., & Vieira, J. P. (1991). Juvenile Mulletts (Pisces : Mugilidae) in the Estuary of Lagoa dos Patos, RS, Brazil. *Copeia*, 1991(2), 409. <https://doi.org/10.2307/1446590>

Whitfield, A. K. (1989). Ichthyoplankton in a southern african surf zone : Nursery area for the postlarvae of estuarine associated fish species? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 29(6), 533-547. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(89\)90009-7](https://doi.org/10.1016/0272-7714(89)90009-7)

Whitfield, A. K. (2016). *Ecological Role of Mugilidae in the Coastal Zone*. 25.

Whitfield, A. K., & Blaber, S. J. M. (1979). Feeding ecology of piscivorous birds at lake st lucia, part 2 : Wading birds. *Ostrich*, 50(1), 1-9. <https://doi.org/10.1080/00306525.1979.9633524>

Whitfield, A. K., Panfili, J., & Durand, J.-D. (2012). A global review of the cosmopolitan flathead mullet *Mugil cephalus* Linnaeus 1758 (Teleostei : Mugilidae), with emphasis on the biology, genetics, ecology and fisheries aspects of this apparent species complex. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(3), 641-681. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9263-9>

Xia, R., Durand, J.-D., & Fu, C. (2016a). Multilocus resolution of Mugilidae phylogeny (Teleostei : Mugiliformes): Implications for the family's taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 96, 161-177. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.12.010>

Xia, R., Durand, J.-D., & Fu, C. (2016b). Multilocus resolution of Mugilidae phylogeny (Teleostei : Mugiliformes): Implications for the family's taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 96, 161-177. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.12.010>

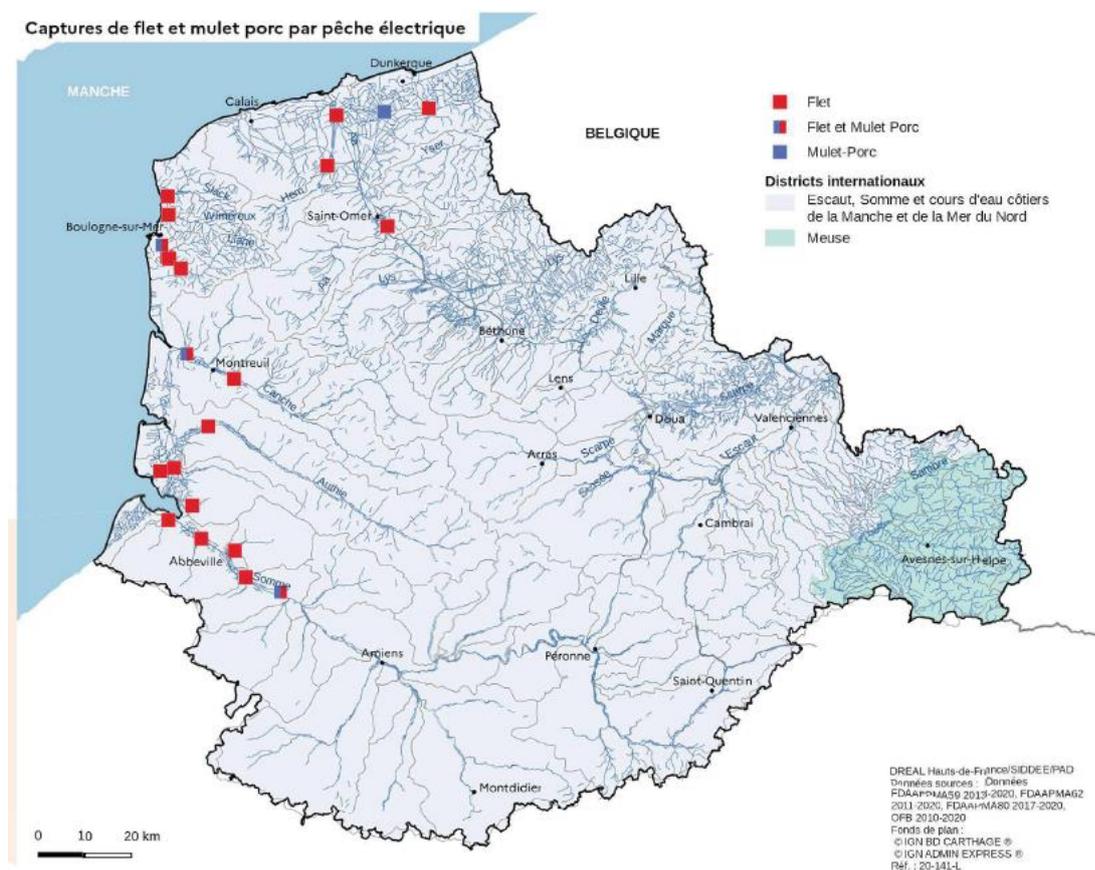
Yehya El Zaeem. (2011). Phenotype and genotype differentiation between flathead grey mullet [*Mugil cephalus*] and thinlip grey mullet [*Liza ramada* (Pisces : Mugilidae)]. *African Journal of Biotechnology*, 10(46), 9455-9492. <https://doi.org/10.5897/AJB10.1894>

Zismann, L. (1981). *Aquaculture of Grey Mulletts*. CUP Archive.

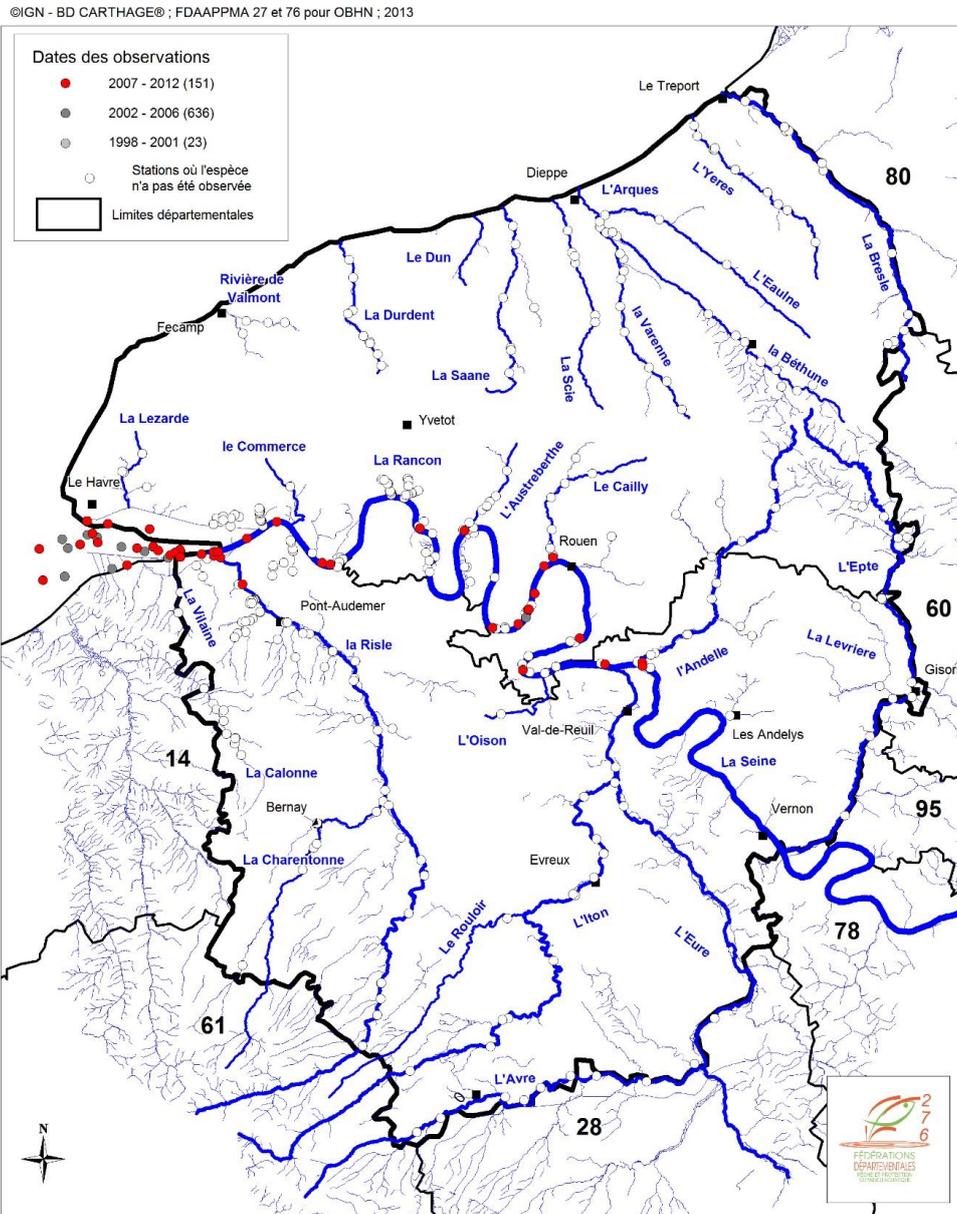
# ANNEXES

## Annexes 1 à 4 : Distribution géographique

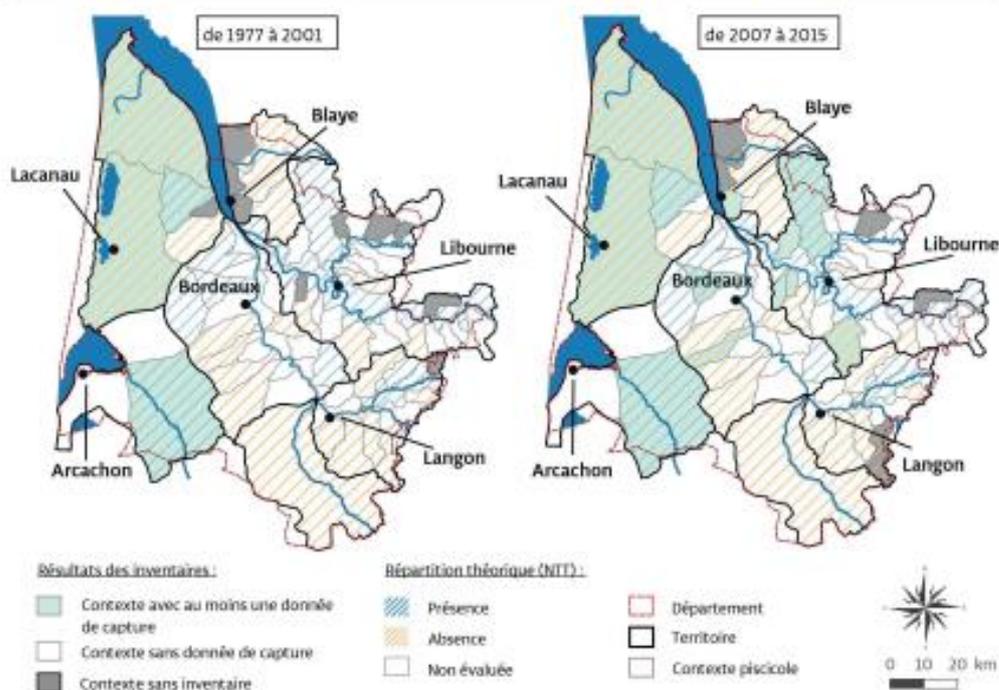
Annexe 1 : Front de colonisation du mulet porc (source : Fédération de pêche du Nord-Pas-de-Calais)



Répartition des observations du Mulet porc (*Liza ramada*)  
sur le réseau hydrographique haut-normand



## ÉVOLUTION ET RÉPARTITION DÉPARTEMENTALE DES POPULATIONS



Compte tenu de sa biologie, le mulot est un poisson généralement rencontré sur les parties aval des cours d'eau. Sur ces inventaires, la Fédération a identifié de manière certaine des mulots porcs au stade adulte mais n'a pas pu statuer sur l'espèce pour les juvéniles (mulot spp.). Sur les affluents de la Garonne et de la Dordogne, où la salinité est faible, il paraît très probable que les juvéniles observés soient du mulot porc (compte tenu de la biologie des 2 autres espèces de mulots).

Les mulots sont recensés entre 1977 et 2001 dans l'Ouest Gironde sur les contextes de la Leyre, et dans le Médoc sur les contextes des Lacs médocains, des Marais du Médoc et de la Jalle du Nord et du Sud. Suite aux inventaires récents, le mulot est observé sur le contexte des cours d'eau du Blayais (affluents de l'estuaire). A noter que la présence du mulot est confirmée dans les marais du Nord Gironde (hors inventaires pris en compte dans cet atlas). Il est également présent plus haut sur les axes de la Garonne et de la Dordogne, respectivement sur les contextes de la Jalle de Blanquefort (Jallière notamment) et de l'Eau Blanche et sur les contextes de la Laurence, de la Canteranne, de la Virvée, de l'Engranne et de la Saye.

Enfin, il n'est pas observé avant 2001 et après 2007 sur les territoires de l'Entre-deux-mers et du Sud Gironde (Ciron). Sur ces secteurs, l'absence d'inventaires par la Fédération en zone soumise à marée et/ou la réalisation des pêches à marée basse pour raison logistique (faible lame d'eau limitant la présence des mulots) peuvent expliquer l'absence d'observation du mulot.

### MÉTHODES

Le mulot est une espèce très farouche et peut se pêcher de deux manières différentes :

- À la mouche (sèche, noyée ou nympho) avec des montages discrets et des mouches d'un coloris blanc pur. Des leurres artificiels imitant un morceau de pain peuvent être également utilisés.

- À l'aide d'appâts (vers, crustacés, pain) avec un flotteur et une plombée légère.

### RÉGLEMENTATION

Application de la réglementation générale (Cf. page Réglementation)

- Taille minimale de capture : 20 cm





Annexe 4 : Liste des pays où le mulot porc a été observé (Fishbase)

Continent	Pays	UN_CODE	Occurrence
Africa	Algeria	DZA	native
Africa	Cape Verde	CPV	native
Africa	Egypt	EGY	native
Africa	Guinea-Bissau	GNB	questionable
Africa	Libya	LBY	native
Africa	Madeira Is.	MRA	questionable
Africa	Morocco	MAR	native
Africa	Senegal	SEN	native
Africa	Tunisia	TUN	native
Asia	Israel	ISR	native
Asia	Lebanon	LBN	native
Asia	Syria	SYR	native
Asia	Turkey	TUR	native
Europe	Albania	ALB	native
Europe	Azores Is.	AZZ	native
Europe	Belgium	BEL	native
Europe	Bulgaria	BGR	native
Europe	Denmark	DNK	stray
Europe	Finland	FIN	native
Europe	France	FRA	native
Europe	Germany	DEU	native
Europe	Gibraltar	GIB	native
Europe	Greece	GRC	native
Europe	Ireland	IRL	native
Europe	Italy	ITA	native
Europe	Malta	MLT	native
Europe	Netherlands	NLD	native
Europe	Norway	NOR	native
Europe	Poland	POL	stray
Europe	Portugal	PRT	native
Europe	Romania	ROU	native
Europe	Russia	RUS	native
Europe	Serbia	SRB	native
Europe	Slovenia	SVN	native
Europe	Spain	ESP	native
Europe	Sweden	SWE	native
Europe	UK	GBR	native
Europe	UK Engd V	GBE	native
Europe	Ukraine	UKR	native

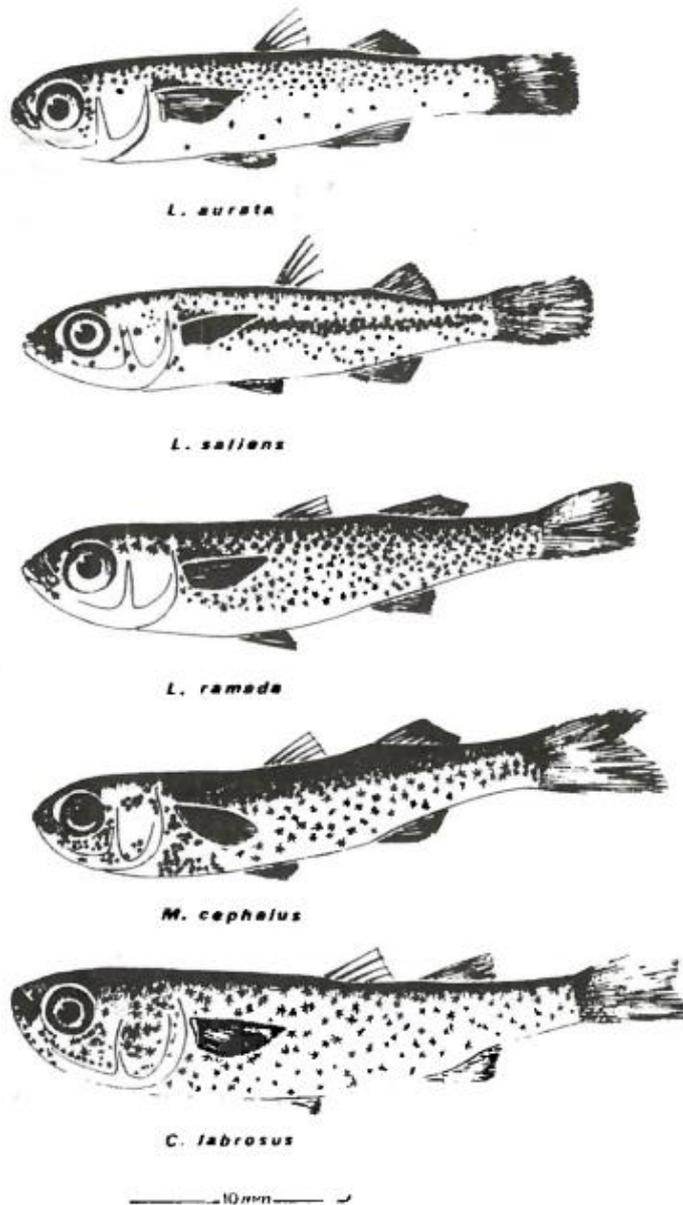
## Annexe 5 : Production halieutique

Annexe 5 : Moyenne annuelle de la production halieutique de Mulet par pays sur la période 2011-2020, les \* correspondent à une période incomplète (FAO/CIEM)

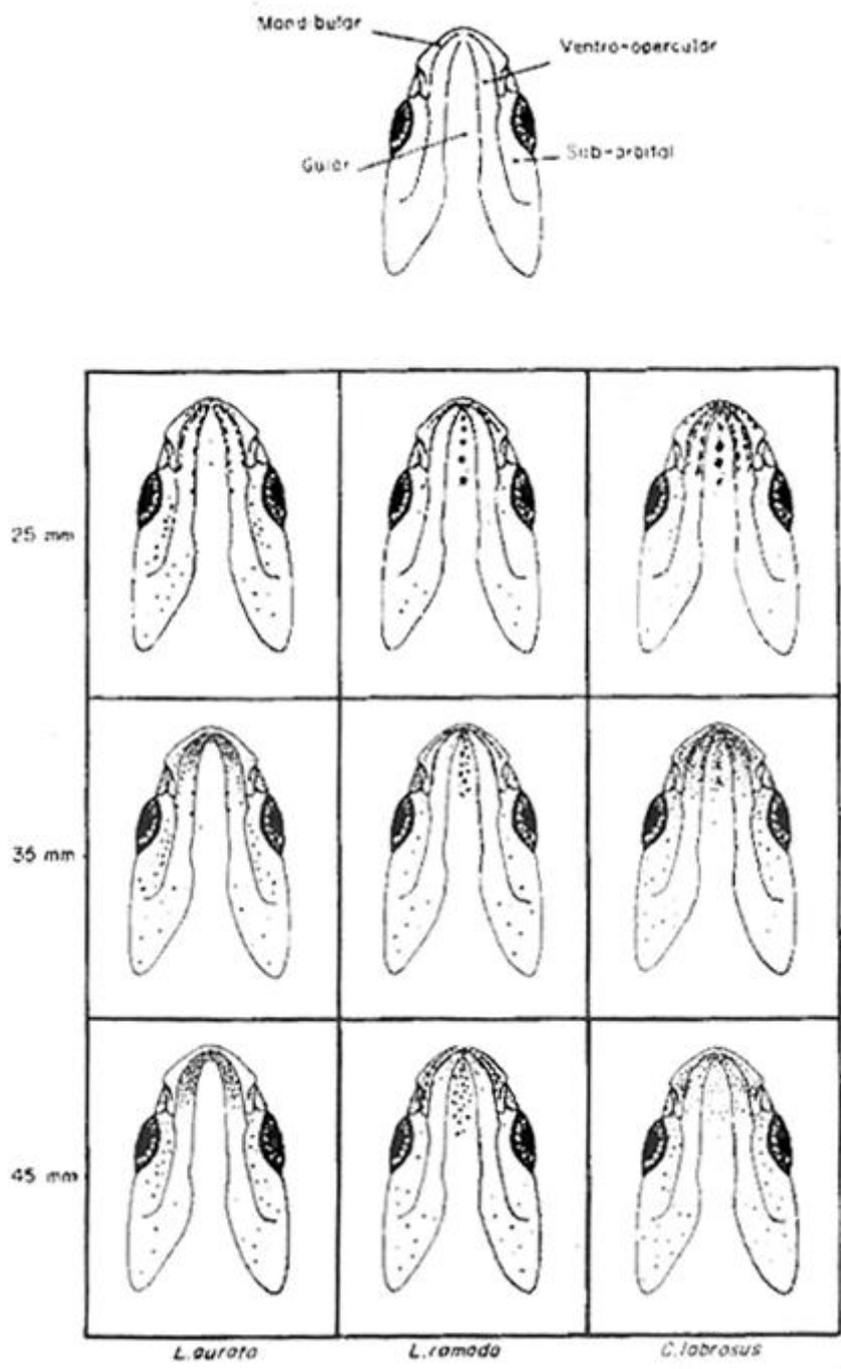
FAO			CIEM		
Pays	Taxon	Tonnes	Pays	Taxon	Tonnes
Irlande	Non identifié	15,03	Irlande*	Autres especes	0,33
			Irlande	Non identifié	89,88
Royaume-Uni	Non identifié	69,29	Royaume-Uni	Non identifié	136,97
Danemark*	Non identifié	9,40	Danemark*	Non identifié	26,36
Allemagne*	Non identifié	0,90	Allemagne*	Non identifié	2,64
Pays-Bas*	Autres especes	11,67	Pays-Bas	Autres especes	24,95
Pays-Bas*	Chelon ramada	38,20	Pays-Bas	Chelon ramada	76,91
Pays-Bas*	Non identifié	41,11	Pays-Bas*	Non identifié	161,73
France	Autres especes	137,88	France	Autres especes	466,30
France	Chelon ramada	71,75	France	Chelon ramada	375,18
France	Non identifié	148,39	France	Non identifié	430,36
Espagne*	Autres especes	44,83	Espagne	Autres especes	46,05
Espagne*	Chelon ramada	18,88	Espagne	Chelon ramada	2,64
Espagne*	Non identifié	101,57	Espagne	Non identifié	414,09
Portugal	Non identifié	256,25	Portugal	Non identifié	430,36
Malte*	Autres especes	0,26	Portugal	Autres especes	160,64
Malte	Non identifié	0,79	Portugal	Chelon ramada	1266,82
Italie	Autres especes	54,40			
Italie	Chelon ramada	490,58			
Italie	Non identifié	2302,84			
Slovénie	Autres especes	2,19			
Slovénie	Non identifié	9,97			
Albanie	Non identifié	131,68			
Grèce	Autres especes	521,87			
Bulgarie	Autres especes	4,09			
Roumanie*	Non identifié	0,85			
Ukraine	Autres especes	709,76			
Ukraine	Non identifié	39,84			
Fédération de Russie	Autres especes	250,57			
Fédération de Russie	Non identifié	342,94			
Turquie	Non identifié	1741,02			
Rép. arabe syrienne	Non identifié	96,91			
Liban	Non identifié	116,00			
Israël	Non identifié	88,76			
Égypte	Non identifié	11566,21			
Libye	Autres especes	457,27			
Algérie	Non identifié	303,38			
Maroc	Non identifié	1283,30			
Tunisie	Autres especes	1158,14			
Tunisie	Non identifié	2183,82			
Sénégal	Autres especes	119,79			
Sénégal	Non identifié	1736,53			
Guinée-Bissau*	Non identifié	1500,00			

## Annexe 6 à 11 : quelques-unes des nombreuses clés de détermination

Annexe 6 : Différence entre les jeunes stades de mugilidés (Zismann, 1981)

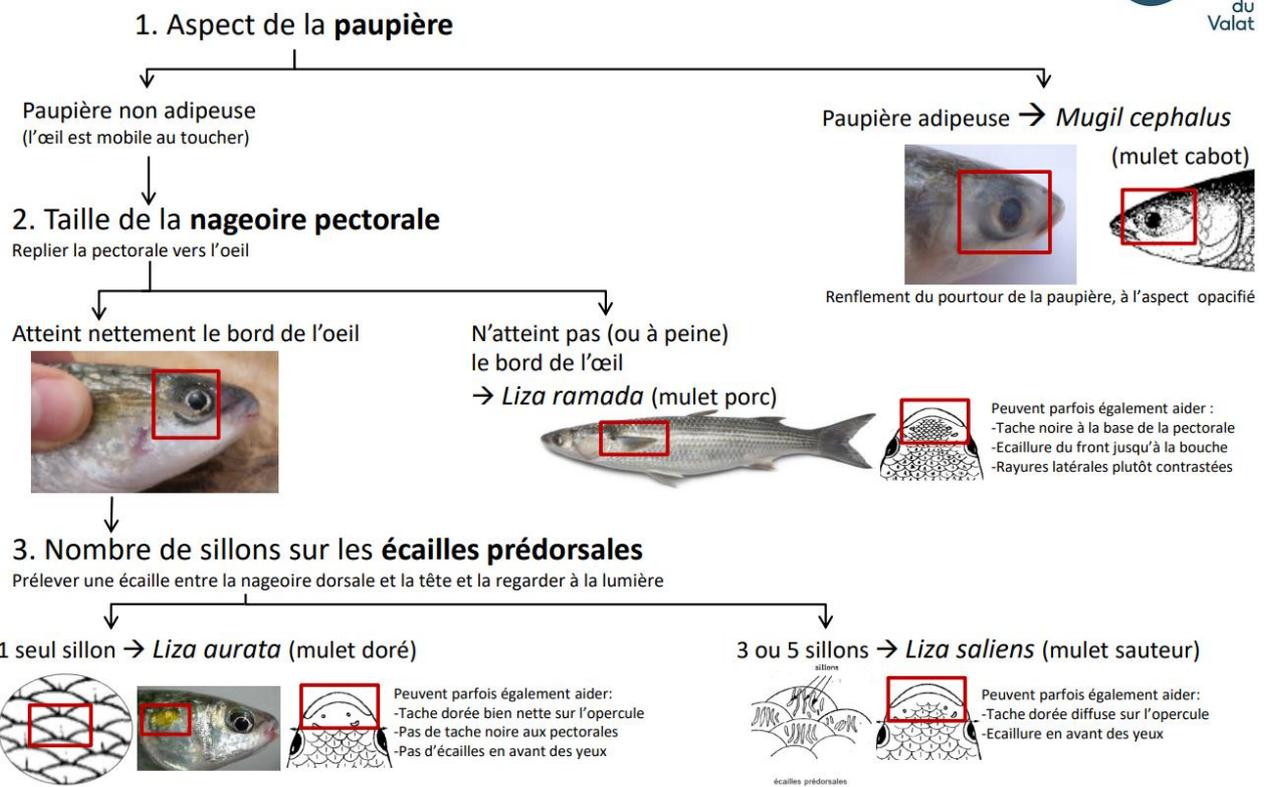


Annexe 7 : Différence dans les mélanophores ventraux entre les jeunes stades de mugilidés (Zismann, 1981)



## Guide d'identification des muges

### 4 espèces les plus communes en Camargue\*



\* Les espèces de muges à lèvres supérieures épaisses (mulet lippu *Chelon labrosus* et mulet labéon *Oedalechilus labeo*) ne sont pas décrites ici

## Mulets

***Chelon labrosus***  
(mulet lippu)

Taille maximale : 60 cm  
Code FAO : MLR

Lèvre supérieure épaisse avec 2 à 3 rangées de papilles

Espace jugulaire étroit

Tissu adipeux sur l'iris

***Liza aurata***  
(mulet doré)

Taille maximale : 50 cm  
Code FAO : MGA

Lèvre supérieure mince

Tache dorée sur l'opercule

Pectorale rabattue recouvre l'œil

Pas d'écaillés sur le museau

***Liza ramada***  
(mulet porc)

Taille maximale : 50 cm  
Code FAO : MGC

Lèvre supérieure mince

Tache dorée operculaire diffuse

Espace jugulaire large et ovale

Tache noire à l'aisselle des pectorales

Pectorale rabattue ne recouvre pas l'œil

Écaillés sur le museau

***Mugil cephalus***  
(mulet cabot)

Taille maximale : 100 cm  
Code FAO : MUF

Lèvre supérieure mince

Tissu adipeux sur la pupille

Œil avec une fente elliptique

Nageoire jaune

Longueur Totale (LT) au cm

© Photos Samuel IGLESIAS (MNHN) – Dessins Jean-Jacques VAYNE (IFREMER) et FAO Réalisation F.Garren et al. - 2015

67

Fiche d'aide à l'identification des espèces de Méditerranée occidentale

## Bar et Mulets

### 1) Le Bar (Moronidae)

 côte-100m

*Dicentrarchus labrax* (Bar/Loup) **DICE LAB**

**BSS**

tache operculaire noire diffuse



ligne latérale bien visible

### 2) Les Mulets (Mugilidae)

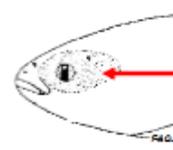
 pélagique côtier

*Mugil cephalus* (Mulet cabot) **MUGI CEP**

**MUF**



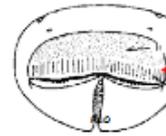
annale jaune



tissu adipeux autour de l'œil  
œil avec une fente elliptique

*Oedalechilus labeo* (Mulet labéon) **OEDA LAB**

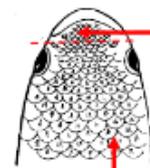
**ODL**



lèvre supérieure épaisse avec de fins replis labiaux

*Liza saliens* (Mulet sauteur) **LIZA SAL**

**LZS**



écailles sur le museau  
mais de taille plus petites

écailles prédorsales avec 2 à 8 sillons  
(1 seule pour les autres espèces)



IFREMER | Fiche Bar et Mulets\_V4  
Luiza METRAL & Blandine BRISSET

 Critères distinctifs  Critères relatifs  
 Espèce Méditerranéenne à saumon  
**GENR ESP** Code Méditerranéen **BSS** Code FAO

Principales sources :

- Fiche FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche.
- Guide des poissons de l'Atlantique européen, J.C. Quérois et al.
- Actinopterygians from the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, S.P. Iglesias.
- Fiche d'aide à l'identification. Poissons et Céphalopodes de Manche et Mer du Nord, F. Garron et al.

1/2

p.16

Fiche d'aide à l'identification des espèces de Méditerranée occidentale

### *Liza aurata* (Mulet doré) **LIZA AUR**

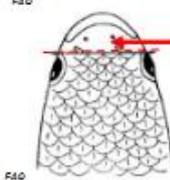
**MGA**

absence de tache

tache dorée et nette sur l'opercule

rabattue vers l'avant, la pectorale recouvre l'œil





absence d'écaillles sur le museau

### *Liza ramada* (Mulet porc) **LIZA RAM**

**MGC**

tache noire à l'origine de la pectorale

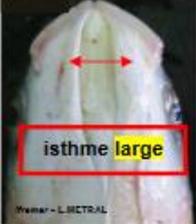
tache operculaire diffuse

rabattue vers l'avant, la pectorale n'atteint pas l'œil





écailles sur le museau



isthme large

### *Chelon labrosus* (Mulet lippu) **CHEO LAB**

**MLR**

lèvre supérieure épaisse avec 3 rangées de papilles




isthme étroit

IFREMER | Fiche Bar et Mulets\_V4  
Luiza METRAL & Blandine BRISSET

  Critères observables   
   Critères relatifs  
\* Coordonnées MGS et codes  
**GENR ESP** Code MGS      Code FAO

Citations sources :  
 - Fiche FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche  
 - Guide des poissons de l'Adriatique méditerranéenne, J.C. Quenec'h et al.  
 - Actinopterygians from the North-western Atlantic and the Mediterranean, S.P. Ogilby.  
 - Fiche d'aide à l'identification, Poissons et Capitalespoisses de la Manche et Mer du Nord, F. Guitou et al.

3/3  
p.17

### 3. FAO identification sheets

FAO

**MUGIL**  
1974

FAO SPECIES IDENTIFICATION SHEETS

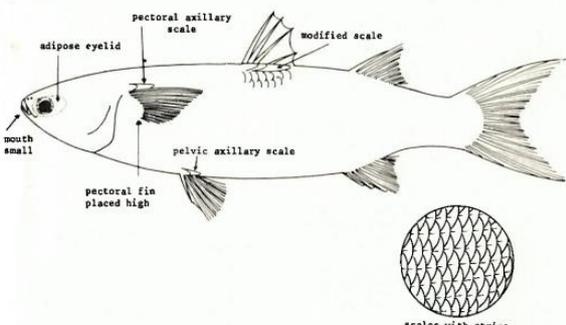
FAMILY: **MUGILIDAE** FISHING AREAS 57,71  
(E Ind. Ocean)  
(W Cent. Pacific)

**MUGILIDAE**

Grey mullets

Elongate fishes, usually with broad, flattened head, blunt snout and cylindrical or little compressed body. Mouth rather small, terminal or inferior; premaxillae protractile; teeth small, feeble, hidden or absent. Eyes often partly covered by fatty tissue (adipose eyelid). No lateral line. 2 short dorsal fins, the first with 4 slender spines; pectoral fins set rather high on body; pelvic fin base about equidistant between pectoral fin base and origin of first dorsal fin; 3 spines in anal fin; caudal fin moderately forked, emarginate or truncate. Scales large or moderate, often with one or more striae to give appearance of longitudinal streaks down sides; modified scales may be present below first dorsal fin and above pectoral and pelvic fins (axillary scales).

Colour: in life, blue/green, green or olive on back, silvery on sides and belly, often with 3 to 9 longitudinal streaks on back, sides and belly; fins hyaline or dusky.



SIMILAR FAMILIES OCCURRING IN THE AREA:

Atherinidae: have silvery stripe along sides, larger eyes and soft anal fin rays usually more

FAO Sheets MUGILIDAE Fishing Areas 57,71

**Key to Genera**

1 a. Fleshy lobes between arms of lower jaw (Fig. 1) ..... *Cetraeus*

1 b. No such fleshy lobes (Fig. 2)

2 a. Spine on gill cover above pectoral fin base ..... *Stenomugil*

2 b. No spine on gill cover

3 a. Head concave between eyes, the latter projecting above this level; anterior nostril at level of eye centre or lower ..... *Rhinomugil*

3 b. Head concave between eyes, the latter not projecting above this level; anterior nostril above level of eye centre

4 a. Lower third of upper lip bearing enlarged papillae or crenellations

5 a. Preorbital deeply notched (Fig. 3); lips with a single row of horny projections ..... *Oedalechilus*

5 b. Preorbital not or but little notched (Fig. 4); lips with a multiserial row of papillae

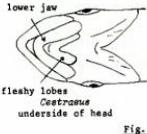
6 a. Scales cycloid but hind margin with denticulations; large pectoral axillary scale ..... *Chromis*

6 b. Scales either ctenoid or cycloid but without denticulations on hind margin; pectoral axillary scale rudimentary or absent ..... *Chelon*

4 b. Lower third of upper lip without enlarged papillae or crenellations

7 a. Lower lip thick; small symphyseal knob at front of lower jaw ..... *Adriaohetta*

7 b. Lower lip thin; large symphyseal knob at front of lower jaw






FAO Sheets MUGILIDAE Fishing Areas 57,71

8 a. Hind tip of maxilla not curved down below tip of premaxilla (Fig. 5); adipose eyelid to pupil in adults ..... *Mugil*

8 b. Hind tip of maxilla curved down below tip of premaxilla (Fig. 6); adipose eyelid absent or to iris only

9 a. Teeth present on vomer and palatines (roof of mouth); maxilla tip not greatly curved downward ..... *Myzus*

9 b. Teeth absent on vomer and palatines (roof of mouth); maxilla tip strongly curved down at corner of mouth (Fig. 6)

10 a. Scales ctenoid or cycloid but with no denticulations on hind margin; tip of maxilla apparent when mouth closed ..... *Liza*

10 b. Scales cycloid, hind margin with denticulations; maxilla tip hidden beneath endom ..... *Valamugil*




Annexe 12 : Données brutes Taille-Age issue de la bibliographie (Ibanez, 2015)

ID	Species	Authority	Year	Area	Geographi	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	L9	Environ	Method	Habitat
1	L. ramada	Zaky-Rafail 1968	1968	Egypt	Mediterrai	180	240	314	377	427	462				Sea	Lfr	Marin
2	L. ramada	Serbetsis 1939	1939	Italy (near Rome)	Mediterrai	145	265	350	420	460					Brackish w	Scl	Eau saumatre
3	L. ramada	Kraiem et al., 2001	2001	Tunisia (wetland lake)	Mediterrai	123	197	264	322	361	390				Brackish w	Scl	Eau saumatre
4	L. ramada	Kraiem et al., 2001	2001	Egypt (wetland lake)	Mediterrai	122	203	275	337	379	408				Brackish w	Scl	Eau saumatre
5	L. ramada	Glamuzina et al., 2007	2007	Croatia (Adriatic Sea)	Mediterrai	275	306	339	398	433	475				Brackish w	Scl	Eau saumatre
6	L. ramada	Farrugio & Quignard 1974	1974	Tunisia (Salt lake)	Mediterrai	159	242	292	325						Saline lake	Scl	Lagune
7	L. ramada	Farrugio & Quignard 1975	1975	Tunisia (Salt lake)	Mediterrai	178	242	332	369						Saline lake	Scl	Lagune
8	L. ramada	Zaky-Rafail 1968	1968	Egypt	Mediterrai	147	238	314	377	427	462				Sea	Scl	Marin
9	L. ramada	Koutrakis & Sinis 1994	1994	Greece (Lake Vistonis)	Mediterranee		226	282	329	368	400				Brackish w	?	Eau saumatre
10	L. ramada	Quignard & Authem 1981	1981	France (River Rhone area)	Mediterranee		218	273	295	327	382				Brackish w	?	Eau saumatre
11	L. ramada	Sinovic et al. 1986	1986	Croatia (Adriatic Sea)	Mediterranee		214	283	337	378	411				Sea	?	Marin
12	L. ramada	Moura & Searrano Gordo, 2000	2000	Portugal (Obidos lagoon)	Atlantique	144	175	206	229	263	289	311	337	357	Brackish w	Lfr	Eau saumatre
13	L. ramada	Cassifour 1975	1975	France (Arcachon)	Atlantique	113	195	241	253	310	341	363	382	402	Brackish w	Scl	Eau saumatre
14	L. ramada	Arruda et al. (1991)	1991	Portugal (Ria de Aveiro lagoon)	Atlantique	79	124	165	203						Brackish w	Scl	Eau saumatre
15	L. ramada	Kraiem et al., 2001	2001	Morocco (wetland lake)	Atlantique	121	189	248	301	338	367				Brackish w	Scl	Eau saumatre
16	L. ramada	Oliveira & Ferreira, 1997	1997	Portugal (Ria Tagus)	Atlantique Nord-Est	271	303	332	357	378					Freshwate	Scl	Eau douce
17	L. ramada	Hickling 1970	1970	Great Britain	Atlantique	50	118	202	264	294	331				Sea	Scl	Marin
18	L. ramada	Thong 1969	1969	France (Brittany)	Atlantique	110	211	278	337	387	425	448			Sea	Scl	Marin
19	L. ramada	Arné 1938	1938	France (Gulf of Gascony)	Atlantique Nord-Est	181	210	234	272	316					Sea	?	Marin
20	L. ramada	Lemonnier, 2019	2019	France	Atlantique	57	147	193	251	300	341	373	396	418	Brackish w	Scl	Eau saumatre
21	L. ramada	Lemonnier, 2020	2020	France	Atlantique	55	181	242	300	345	376	401	418	431	Brackish water	Scl	Eau saumatre



**RÉPUBLIQUE  
FRANÇAISE**

*Liberté  
Égalité  
Fraternité*

Avec le soutien financier de :



**OFB**  
OFFICE FRANÇAIS  
DE LA BIODIVERSITÉ



la science pour la vie, l'humain, la terre



agriculture • alimentation • environnement



**IVERSITÉ**  
DE PAU ET DES  
PAYS DE L'ADOUR

[www.afbiodiversite.fr](http://www.afbiodiversite.fr)

<http://www.inrae.fr/>

[www.agrocampus-ouest.fr](http://www.agrocampus-ouest.fr)

[www.univ-pau.fr](http://www.univ-pau.fr)

