

N°Ordre: 3391

# THÈSE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

pour obtenir

Le grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

**Mention BIOLOGIE**

par

**Anthony ACOU**

E.R.T. 52 Biodiversité fonctionnelle et Gestion des territoires  
Campus de Beaulieu  
Ecole Doctorale Vie - Agronomie - Santé  
U.F.R. Sciences de la Vie et de l'Environnement

**Bases biologiques d'un modèle pour estimer la biomasse féconde de l'anguille européenne en fonction des recrues fluviales et du contexte de croissance : approche comparative à l'échelle de petits bassins versants.**

Soutenue le 7 Juillet 2006 devant la commission d'Examen:

Baglinière J.-L.	D.R. INRA, Rennes	<i>Examineur</i>
Feunteun E.	Pr., Université de La Rochelle	<i>Directeur</i>
Marmonier P.	Pr., Université de Rennes 1	<i>Examineur</i>
Prouzet P.	D.R. IFREMER, Bidard	<i>Rapporteur</i>
Rochard E.	D.R. HDR, CEMAGREF, Bordeaux	<i>Rapporteur</i>
Ysnel F.	Dr. HDR, Université de Rennes1	<i>Co-directeur</i>



N°Ordre: 3391

# THÈSE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

pour obtenir

Le grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

**Mention BIOLOGIE**

par

**Anthony ACOU**

E.R.T. 52 Biodiversité fonctionnelle et Gestion des territoires  
Campus de Beaulieu  
Ecole Doctorale Vie - Agronomie - Santé  
U.F.R. Sciences de la Vie et de l'Environnement

**Bases biologiques d'un modèle pour estimer la biomasse féconde de l'anguille européenne en fonction des recrues fluviales et du contexte de croissance : approche comparative à l'échelle de petits bassins versants.**

Soutenue le 7 Juillet 2006 devant la commission d'Examen:

Baglinière J.-L.	D.R. INRA, Rennes	<i>Examineur</i>
Feunteun E.	Pr., Université de La Rochelle	<i>Directeur</i>
Marmonier P.	Pr., Université de Rennes 1	<i>Examineur</i>
Prouzet P.	D.R. IFREMER, Bidard	<i>Rapporteur</i>
Rochard E.	D.R. HDR, CEMAGREF, Bordeaux	<i>Rapporteur</i>
Ysnel F.	Dr. HDR, Université de Rennes1	<i>Co-directeur</i>

## Remerciements

Ce programme de recherche a bénéficié du financement :

de la Fédération des AAPPMA d'Ille et Vilaine (Maître d'Ouvrage)  
du Conseil Régional de Bretagne  
du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement  
de l'Agence de l'Eau Loire Bretagne  
du Conseil Général d'Ille et Vilaine  
du Conseil Général des Côtes d'Armor.

Je tiens à remercier

la CISE, et en particulier Mr Guillo, pour l'aide qu'il a apportée pour la gestion des pièges et des ouvrages sur les barrages

Mr Massard (Président de l'AAPPMA du Moulinet de Dinard) pour la synchronisation entre les opérations de terrain et l'activité halieutique du Frémur, ainsi qu'à tous les responsables de l'AAPPMA de l'Hameçon et Amicale de la Rance.

Le Syndicat de Production d'Eau Potable de la Côte d'Emeraude pour l'accès aux retenues et ouvrages

Le Conseil Supérieur de la Pêche et la Direction Départementale de l'Agriculture et des Forêts pour l'aide technique au dossier

Ouest Grands Migrateurs pour l'organisation du dossier au sein des deux contrats de plan Etat-Région (1995-2000 et 2001-2006).

Je voudrais tout d'abord remercier ceux qui m'ont suivi dans cette belle aventure qu'a été le "programme Frémur".

Eric Feunteun, qui m'a encadré pendant ces années. A son côté, j'ai beaucoup appris, et pas seulement sur les anguilles ! J'espère que l'équipe anguille (Tony, Pauline et moi-même) qu'il a constituée a encore de beaux jours devant elle. Merci Tintin !

Antoine Legault et Jérôme Guillouët pour leur confiance et leur soutien de tous les instants (scientifique, technique, logistique, etc.). J'espère qu'on continuera à collaborer encore longtemps. Merci Fish Pass !

Frédéric Ysnel, qui a accepté de m'encadrer au sein de l'ERT 52. Qu'un arachnologue se penche sur les travaux d'un "anguilleux" n'était pas chose aisée a priori. Je tiens à lui dire qu'il a été d'une aide précieuse pour la rédaction du manuscrit de thèse.

Merci à Pascal Laffaille et Aurore Baisez dont les discussions, suggestions ou correction ont toujours été d'un grand recours.

Un grand merci aux membres du jury qui m'ont fait l'honneur d'évaluer cette thèse : Patrick Prouzet, Eric Rochard, Jean-Luc Baglinière et Pierre Marmonier.

Je terminerais par ce cher "labo" rennais qui est un formidable lieu d'échanges, de ressources et d'entraide. Merci à Alex C., Alex F., Benj, Cassin, Emilien, Fred. F., Gwen, Jérôme, Loïc, Maryline, Oliv. Un grand merci en particulier à mes deux compères Jupette et Cuche avec qui j'ai partagé tant de bons moments (diurnes et nocturnes)... Merci infiniment pour le coup de main dans le rush final !

et que ceux que j'oublie veuillent bien m'excuser ...

***à Augustine et Jean***

***à Marie, Daniel et Adeline***

***à Morgane, Emma et Augustin...***

## **Résumé**

Nous avons examiné sur une période 8 années (1996-2003) la dynamique continentale d'une sous population d'anguilles européennes *Anguilla anguilla* d'un fleuve côtier breton aménagé, le Frémur. Sur cette période, les trois écophases (Recrutement, Stock et Dévalaison) ont été quantifiées et caractérisées (stade, longueur et âge). Le taux de disparition estimé est important (53,2%) probablement en raison des abondances élevées (0,40 anguilles.m<sup>-2</sup>) et des habitats dégradés. Chaque année, une prédiction du nombre potentiel de futurs reproducteurs à entreprendre leur migration à partir de la connaissance de la structure des anguilles sédentaires, est réalisée. Le nombre effectif variant en fonction de la gestion hydraulique du système. Finalement, l'influence du contexte de croissance sur la production du nombre et de la qualité des futurs reproducteurs, et les implications de cette étude en matière de conservation de cette espèce à l'échelle européenne, sont discutées.

## Mots-clés

dynamique de population, migration, biologie de la conservation, modélisation, anthropisation, hydrosystème, succès reproducteur, *Anguilla*.

## **Abstract**

Population dynamics of European eels *Anguilla anguilla* was investigated within a small dammed catchment of Brittany (the Fremur) over a 8-years period (from 1996 to 2003). On this period, the migrant (recruitment and escapement) and sedentary (stock) fractions were quantified and characterized (stage, length and age). The mortality rate observed was important (53.2%) probably because of the high abundance (0.40 eels.m<sup>-2</sup>) and the habitat loss. Each year, the number of potentially emigrant eels, based on an analysis of the sedentary population fraction, was predicted. The observed number was strongly dependent on environmental conditions that were overruled by dam management. Finally, influence of growth site on production of both number and quality of potential breeders, and implications of this study for European eel conservation, were discussed.

## Key-words

population dynamic, migration, conservation biology, modelling, obstructed rivers, spawning success, *Anguilla*.

# SOMMAIRE

<b><u>Introduction générale</u></b> .....	1
<b><u>Matériels et méthodes général</u></b> .....	15
<b><u>Chapitre I. Recrutement fluvial</u></b> .....	33
I.1. Quantification et déterminisme environnemental du recrutement fluvial annuel d'anguilles européennes <i>Anguilla anguilla</i> L. dans le bassin versant du Frémur.	33
I.2. Dynamique spatio-temporelle de la colonisation des juvéniles d'anguilles européennes <i>Anguilla anguilla</i> dans la partie aval d'un bassin versant côtier, le Frémur.	48
<b><u>Chapitre II. Caractérisation du Stock en place</u></b> .....	72
II.1. Analyse et modélisation des variations spatio-temporelles des densités d'une population d'anguilles européennes dans les zones lotiques d'un petit bassin versant côtier.	72
II.2. Caractérisation des candidates à la dévalaison	100
II.2.1. Les limites de la caractérisation quantitative du stade argenté: erreurs associées à la mesure de l'Index Oculaire de Pankhurst.	100
II.2.2. Mise au point d'une méthode standardisée des anguilles argentées candidates à la dévalaison.	116
<b><u>Chapitre III. Dévalaison</u></b> .....	136
III.1. Périodes de migration et déterminisme environnemental de la dévalaison de l'anguille argentée européenne <i>Anguilla anguilla</i> dans un bassin versant côtier aménagé.	136
III.2. Evolution interannuelle du sex-ratio des anguilles argentées migrantes du bassin versant du Frémur.	154
<b><u>Chapitre IV. Production en "quantité" et "qualité" d'anguilles argentées à l'échelle d'un bassin versant</u></b> .....	174

IV.1. Production en quantité à l'échelle d'un bassin versant : le cas du Frémur	174
IV.1.1. Relation Stock/Dévalaison	174
IV.1.2. Relation Recrutement/Dévalaison : approche préliminaire de la dynamique de la sous population d'anguilles du Frémur	199
IV.2. Influence des caractéristiques des hydrosystèmes sur les structures (tailles, âges) et la "qualité" des anguilles argentées.	219
IV.2.1. Influence des caractéristiques des hydrosystèmes sur les caractéristiques des anguilles argentées: exemple de deux écotypes en Camargue.	219
IV.2.2. Un impact possible de l'anthropisation sur le succès reproducteur des anguilles : le cas des Microcystines-LR.	234
IV.3. Variabilité de la production et des conditions des anguilles argentées pré-migrantes dans deux petits (< 90 km <sup>2</sup> ) bassins versants de l'Ouest de la France.	249
<b><u>Conclusion générale et Perspectives</u></b> .....	282
<b><u>Bibliographie générale</u></b> .....	298

# Introduction générale

---

# Introduction Générale

## 1. Contexte de l'étude

### *L'anguille : une espèce à fort enjeu de conservation*

L'anguille est un poisson migrateur amphihalien thalassotoque c'est-à-dire qu'elle croît dans les eaux continentales, saumâtres ou douces avant de rejoindre son lieu de reproduction situé dans la mer des Sargasses (Fontaine, 1975 ; McDowall, 1999). Sur le **plan ichthyologique**, l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) est l'une des espèces occupant la plus grande diversité d'habitats au sein du territoire français (Laffaille *et al.*, 2004). Elle est en effet susceptible de coloniser tous les types d'habitats accessibles depuis la mer et constitue généralement un élément majeur de nombreux hydrosystèmes fluviaux et estuariens. Par exemple elle représentait, encore récemment, plus de 50% de la biomasse piscicole des marais atlantiques littoraux (Feunteun *et al.*, 1999) et des systèmes fluviaux du Sud et de l'Ouest de l'Europe où elle est plus particulièrement présente dans les zones les plus en aval (Moriarty & Dekker, 1997). Sur le **plan écologique**, l'anguille est considérée comme un excellent bioindicateur de l'intégrité du *continuum* fluvial et de la qualité des hydrosystèmes (Feunteun, 2002). Sa présence dans les cours d'eau indique en effet l'existence et l'accessibilité d'habitats diversifiés (marais, plaines d'inondation des vallées fluviales, zones amont des cours d'eau, etc.), mais également une bonne qualité physico-chimique de l'eau ; l'espèce étant particulièrement sensible aux pollutions diffuses (Robinet & Feunteun, 2002). Cette espèce est aussi un *item* alimentaire important pour de nombreux prédateurs aquatiques tels que les ardéidés (Feunteun & Marion, 1994). Elle joue également un rôle important dans le fonctionnement des hydrosystèmes, plus particulièrement dans les flux de matières organiques (Laffaille *et al.*, 2000). Pour toutes ces raisons, l'anguille européenne doit être considérée comme une espèce parapluie (selon la définition de Simberloff, 1998), c'est-à-dire que toute aide à la gestion durable de cette espèce ne peut être que profitable à tous les autres organismes de la biocénose aquatique ainsi qu'au milieu concerné (voir Feunteun, 2002). Elle constitue de plus une **ressource socio-économique importante**. Tous ses stades continentaux (civelle, anguillette, anguille jaune et argentée) sont exploités travers l'Europe pour une production globale annuelle moyenne estimée à environ 20 000 tonnes d'anguilles, correspondant à environ 2 milliards d'individus, prélevés par an sur toute l'Europe (Dekker,

2000a). En France, cette espèce intéresse environ 2 millions de pêcheurs amateurs dont près de 7000 aux engins (Baisez & Laffaille, 2005). Elle est principale ressource de 776 pêcheurs professionnels dont 580 en zone fluviale stricte (Changeux, 2002). Les pêcheries côtières de civelles représentent en terme économiques, 97% de la production des marins pêcheurs en zones estuariennes et 62% de celles des pêcheurs fluviaux (Baisez & Laffaille, 2005). Toutes ces personnes à leur tour, jouent un rôle socio-économique considérable au niveau local *via* les activités qu'ils génèrent (restauration, matériel de pêche, mareyeurs, recherche scientifique, gestionnaires, etc.).

Depuis les années 1980, tous les spécialistes de l'anguille européenne s'accordent à constater une régression des stocks sur l'ensemble de son aire de répartition comprenant tous les cours d'eau, lagunes et autres hydrosystèmes débouchant dans la Baltique, la mer du Nord, la Méditerranée et l'Atlantique, de l'Islande aux côtes marocaines (Moriarty & Dekker, 1997 ; Dekker, 2004). Le groupe de travail sur l'anguille du CIEM (ICES, 1998) considère que la population d'anguilles a été divisée par un facteur 10 depuis 20 ans. Certains considèrent aujourd'hui l'anguille comme une espèce menacée (Bruslé, 1990) ; elle a d'ailleurs été déclarée en France "espèce vulnérable" par le ministère de l'Environnement (Keith *et al.*, 1992). Plus récemment, en 1999, le CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) a reconnu que l'espèce se trouvait désormais "en dehors des limites biologiques de sécurité". Ce déclin est de plus rapide. En effet, cette espèce répandue dans la plupart des eaux continentales européennes était jugée "nuisible" dans certains pays comme la France jusque dans les années 1970...

### *Les causes probables du déclin*

Les hypothèses sur la raréfaction de l'anguille européenne identifient des facteurs « déclenchants » ou « aggravants » limitant la dynamique de l'espèce aussi bien dans sa phase continentale qu'océanique.

Les facteurs continentaux « déclenchants » seraient liés d'une part, à la dégradation des habitats continentaux favorables et d'autre part à la réduction de leur accessibilité par les aménagements hydrauliques. Des facteurs « aggravants » contribueraient à agir négativement sur la dynamique des populations en perturbant la qualité des habitats continentaux (toxicité des polluants). Des interactions biotiques avec des parasites introduits (parasitoses) et les sur-

exploitations locales de l'espèce par les pêcheries constitueraient des facteurs aggravants supplémentaires.

La dégradation des écosystèmes continentaux par une anthropisation croissante est largement reconnue (Maitland, 1995 ; Loh *et al.*, 1998). Cette dégradation (drainage des zones humides, remodelage des lits de rivières, canalisation, etc.) entraîne notamment une régression des habitats continentaux potentiellement colonisables. La destruction mais aussi **la réduction** de l'accessibilité des habitats continentaux en raison de barrières physiques (barrages estuariens ou fluviaux) dans les estuaires et les rivières sembleraient **alors être deux** causes majeures du déclin de l'espèce. Legault (1987) a montré que les aménagements hydrauliques du bassin versant de la Vilaine engendraient une forte réduction de l'aire d'extension des anguilles. Des observations similaires ont été réalisées dans le bassin versant du Frémur (Feunteun *et al.*, 1998) ainsi que dans la rivière Shannon en Irlande (Quigley & O'Brien, 1993) ou pour l'anguille américaine *A. rostrata* dans le Saint Laurent (Verreault *et al.*, 2004). Porcher & Travade (1992) sont d'avis que les obstacles à la circulation constitueraient le principal facteur historique de la régression de toutes les espèces migratrices.

Par ailleurs, lors de leur dévalaison vers la mer, les mortalités induites par le passage dans des turbines ou autres systèmes de pompes hydrauliques et vannes de débit réservé ont été soulignées par Hadderingh (1982) et Legault *et al.* (2003). Les taux de mortalités sont variables selon les types de turbines, estimés à 100% par Legault (1987) et à 5-25% par Hadderingh (1982). Ils sont d'autant plus préjudiciables qu'ils affectent le stock de futurs géniteurs.

Les métaux lourds (Cd, Cr, Pb, Hg,...) et les xénobiotiques tels que les pesticides (Organochlorés, Organophosphorés, PCB,...) présents dans la majorité des milieux aquatiques continentaux pourraient diminuer les capacités reproductrices, migratoires et de résistance aux stress (Bruslé, 1990 ; Hodson *et al.*, 1994 ; Couillard *et al.*, 1997 ; Robinet & Feunteun, 2002 ; Yamaguchi *et al.*, 2003 ; EELREP, 2005).

L'apparition du parasite nématode *Anguillicola crassus* introduit en Europe dans les années 1980, endémique spécifique de l'anguille japonaise *Anguilla japonica*, pourrait compromettre sérieusement l'avenir des populations d'*A. anguilla*. L'aire d'extension géographique de ce parasite, qui détériore la vessie natatoire de ses hôtes, recouvre

actuellement celle de l'anguille européenne avec des taux de prévalence élevés. On observe ainsi en Belgique 90% d'anguilles infectées (Thomas & Ollevier, 1992), tandis que les taux d'infestation observés sont élevés dans l'Europe entière (jusqu'à 73 nématodes adultes par anguille en Hongrie : Molnar *et al.*, 1993). Les conséquences écologiques seraient considérables en raison d'un amoindrissement des capacités de nage en profondeur (diminution des réserves énergétiques et surtout vessie natatoire non fonctionnelle) comme le redoutent de nombreux auteurs (Dekker & van Willigen, 1988 ; Kirk, 2003 ; Lefebvre *et al.*, 2003 ; EELREP, 2005).

L'exploitation de cette espèce à tous les stades de son développement, dont l'intensité est très variable en fonction des bassins versants, peut être également un facteur aggravant de la diminution de l'espèce. Cependant, l'analyse de la situation de la population à l'échelle européenne a montré que cette activité n'a pas été le facteur déclenchant (Prouzet, 2003). Les taux d'exploitations effectués sur les flux de civelles varient entre 0% (cas des régions comme la Méditerranée où la pêche de cet alevin est interdite) à plus de 90% à l'aval de barrage estuarien bloquant toute migration (Briand *et al.*, 2003). Pour l'anguille jaune, la compilation des données montrent également la variabilité de l'intensité de l'exploitation avec 85% d'exploitation pour les mâles et pratiquement 100% des femelles sur le Lac Ijsselmeer en Hollande durant la période 1989-1996 (Dekker, 2000b). Ce taux d'exploitation est plus modéré par exemple sur la côte Ouest de la Suède (échappement de 15% du stock vierge ; Svedäng, 1999) ou bien dans le Lac de Grandlieu en France (entre 45 et 50% ; Adam, 1997). Pour l'anguille argentée, l'intensité de l'exploitation est également très variable. Sur la Loire, un échappement de 80 à 90% des pêcheries au guideau a été montré par marquage-recapture (Boury *et al.*, 2004). Il est plus faible en Irlande sur la rivière Shannon où l'échappement est en moyenne supérieur à 60% (McCarthy & Cullen, 2000).

Les hypothèses concernant les facteurs limitants en phase océanique restent à ce jour assez spéculatives. White & Knights (1994) et Knights *et al.* (1996) pensent que des perturbations océaniques, en rapport avec un probable réchauffement de la planète, pourraient survenir au niveau de la zone nord du Gulf Stream conduisant les leptocéphales à suivre une route septentrionale plus longue avec des conditions thermiques et trophiques moins favorables à leur croissance et leur survie. Dekker (1998) vient appuyer indirectement cette hypothèse en montrant, à partir de l'analyse des captures de civelles effectuées entre 1960 et 1996 à Den Oever (Pays-Bas), que la chute des captures sur cette période est significativement corrélée

avec une diminution de la longueur des individus. Selon lui, cette diminution de la taille serait liée à des conditions trophiques peu favorables rencontrées par les leptocéphales lors de leur migration transocéanique. Cependant, Moriarty & Dekker (1997) rappellent qu'aucune relation claire entre ces changements océaniques et le déclin du recrutement n'a été montrée.

### Une hypothétique relation Stock/Recrutement

**Existe-t-il une relation entre le nombre de futurs géniteurs produits par les bassins versants et le recrutement en civelles arrivant sur les côtes européennes les années suivantes ?** Cette question fondamentale qui pose le problème d'une **hypothétique relation stock de reproducteurs / recrutement de juvéniles** (Myers *et al.* 1995 ; Myers & Barrowman, 1996 ; ICES, 2002) pour l'anguille européenne, a soulevé, et soulève encore, bien des débats au sein de la communauté scientifique. Pour l'instant, et faute de réponse, des arguments sont avancés en faveur des deux hypothèses.

Certains auteurs considèrent qu'il n'existe aucune relation entre l'intensité des dévalaisons d'anguilles argentées et le recrutement ultérieur en civelles (Gascuel & Fontenelle, 1994 ; Dekker, 1998). Pour eux, le recrutement de civelles serait exclusivement dépendant des mortalités occasionnées lors des phases marines (courant, conditions trophiques, températures, etc.) et non pas du nombre initial de larves et donc du nombre de géniteurs impliqués dans la reproduction (Desaunay & Guérault, 1997 ; Moriarty & Dekker, 1997 ; Dekker, 1998 ; Knights, 2003). Sous cette hypothèse, le nombre de géniteurs se reproduisant dans la mer des Sargasses serait largement suffisant pour soutenir la population. Par conséquent, une restauration ou au contraire une exploitation plus intense des stocks continentaux restera sans effet sur le recrutement ultérieur. Cet argument a été utilisé par Moriarty & Dekker (1997) pour plaider en faveur d'un maintien en l'état de la pêche européenne malgré la régression actuelle de la population d'anguilles. Ils ne préconisent d'ailleurs aucune action permettant d'améliorer la production et/ou l'échappement des anguilles argentées (géniteurs) vers la mer des Sargasses. Toutefois, ces auteurs proposent de restaurer les stocks à l'échelle de bassins versants complets pour soutenir les pêcheries puisque des relations de rendement d'anguilles argentées par recrues (jeunes anguilles) seraient envisageables pour cette espèce (Gascuel & Fontenelle, 1994) comme cela a été montré pour bon nombre de poissons pélagiques (Ricker, 1945 et 1958 ; Paulick & Bayliff, 1967).

A l'inverse, d'autres hypothèses soutiennent que la très forte régression du recrutement aux limites de l'aire de répartition, et la diminution des populations d'anguilles jaunes dans les autres cours d'eaux impliquent probablement une diminution du nombre de géniteurs potentiels (Feunteun, 2002). Les travaux de Myers & Barrowman (1996) ont montré que parmi 369 pêcheries et 86 espèces (eau douce et marine) distribuées dans le monde entier, il existait des relations positives significatives entre le stock de reproducteurs et le recrutement ultérieur (*i.e.* une chute du nombre de reproducteurs entraînant une chute de recrutement). Ces auteurs concluent que ces relations ne sont pas démontrées quand l'analyse des données n'est pas conduite à une échelle pertinente par rapport à la biologie de l'espèce étudiée. En l'état actuel des connaissances, la panmixie de l'anguille européenne reste l'hypothèse la plus acceptée par la communauté scientifique en raison du manque d'évidence claire de la scission du stock à l'échelle de son aire de répartition (caractéristiques morphologiques analysées par Schmidt, 1906 ; marqueurs génétiques par Daemen *et al.*, 2001 ; cohérences des patterns de recrutement en Europe par Dekker, 2000a). Il n'existerait donc qu'une seule et même population reproductrice à l'échelle de son aire de répartition. Cela signifie qu'une anguille participe théoriquement au recrutement de l'ensemble de l'aire de distribution de l'espèce.

Par conséquent, la démonstration d'une relation Stock/Recrutement pour l'anguille européenne est hors d'atteinte aujourd'hui compte tenu (i) de l'échelle géographique gigantesque à prendre en considération correspondant à l'aire de répartition de cette espèce et (ii) de la méconnaissance complète du nombre d'anguilles argentées qui sont produits chaque année dans les différents hydrosystèmes à l'échelle européenne et (iii) de la mortalité océanique non connue (larves et reproducteurs).

### Problématique de la thèse

Le déclin général du recrutement amorcé depuis les années 1980 à l'échelle de son aire de répartition (Dekker, 2004) a contraint les gestionnaires à prendre dans l'urgence des mesures de gestion alors même que, comme nous venons de le voir, des pans entiers de la biologie de l'anguille tant en phases marine que continentale sont inconnues. Les programmes de protection de l'espèce et de restauration de certaines populations continentales se sont essentiellement focalisés sur la restauration des voies de migration par l'installation de passes migratoires (Legault, 1994). Ces travaux ont permis de montrer que ces aménagements pouvaient augmenter l'indice de recrutement (Legault, 1994 ; Briand *et al.*, 2005b). D'autres

méthodologies sont appliquées ou envisagées comme par exemple l'alevinage des hydrosystèmes exploités à partir d'anguillettes d'élevage ou directement par des civelles achetées en France ou en Angleterre (Pedersen, 1997) ou encore l'aménagement et la restauration des habitats (Feunteun, 1994 ; 2002). Plus récemment, le « principe de précaution » a été avancé puis adopté (FAO, 1995 ; Russel & Potter, 2003). Selon ce principe, toutes les mesures contribuant à la **réduction des mortalités sur tous les stades biologiques** doivent être prises. Par exemple, la réduction de la mortalité par pêche, l'équipement d'obstacles par des systèmes de franchissement, la restauration de la qualité des milieux aquatiques, etc. sont visés (Groupe National Anguille, 1998). Finalement, ce principe postule l'existence d'une relation Stock/Recrutement jusqu'à preuve scientifique du contraire (ICES, 1997). Autrement dit, l'effondrement du recrutement observé aujourd'hui serait lié à un nombre de reproducteurs efficaces (notion de qualité) insuffisant (Dekker, 2003). Les recommandations faites au niveau européen par différents groupes de travail (Moriarty & Dekker, 1997 ; Feunteun & Vigneux, 1998 ; ICES, 1999) préconisent donc de définir des **cibles d'échappement en anguilles argentées (= futurs géniteurs) pour chaque unité de gestion**, c'est-à-dire du niveau national à celui du bassin versant. La mise en place de suivis standardisés des échappements des géniteurs dans chaque bassin versant, au niveau national et européen, en complément des recherches actuelles (déterminismes du recrutement, flux de civelles, capacité d'accueil, estimation de stock, etc.) permettrait de combler **la quasi absence d'approches quantitatives à l'échelle des bassins versants en Europe**.

Enfin, plus récemment, la communauté scientifique a émis l'hypothèse que la qualité des géniteurs importait tout autant que leur quantité. En effet, en raison de leur phase continentale longue (entre 3 et 20 ans en moyenne), les anguilles sont particulièrement exposées aux parasitoses (*Anguillicola crassus*, Lefebvre *et al.*, 2003 ; Kirk, 2003 ; EELREP, 2005) et xénobiotiques (métaux lourds, HAP, pesticides, PCB, etc., Bruslé, 1990 ; Robinet & Feunteun, 2002 ; EELREP, 2005) susceptibles d'altérer leur succès reproducteur. A ce jour, les études qui prennent en compte la qualité des géniteurs à l'échelle d'un bassin versant sont cependant inexistantes.

En résumé, le principe de précaution actuellement en vigueur vise à **favoriser un échappement des anguilles argentées des hydrosystèmes continentaux tant en quantité qu'en qualité**.

Cependant, l'effet de ces programmes de restauration sur la dynamique des populations n'a fait que de rares fois l'objet d'évaluation à l'échelle de bassins versants complets (Vollestad & Jonsson, 1988). Même si leur capacité à augmenter les biomasses dans les hydrosystèmes continentaux était validée, de tels programmes pourraient se révéler inefficaces pour restaurer durablement l'espèce tant que (i) **une estimation des indicateurs de la survie des populations d'anguilles dans les bassins versants du type rendement par recrues** (Gascuel & Fontenelle, 1994) et (ii) **les relations entre les caractéristiques des sites de croissance (productivité, anthropisation, qualité de l'eau, etc.), la structure (tailles, ages) et qualité des anguilles argentées produites** ne seront pas étudiées. Ces deux points constituent la problématique fondamentale abordée dans cette thèse.

Cette étude s'inscrit donc fondamentalement dans le contexte de la Biologie de la Conservation de l'anguille européenne et particulièrement sur la dynamique des phases continentales, seule fenêtre spatiale où des actions de gestion sont actuellement réalisables. J'ai donc orienté mes recherches de façon à mesurer les relations entre les paramètres de fractions continentales de populations d'anguilles (densité, structure démographique, sex ratio, structuration spatiale) et celles des hydrosystèmes (surface et structure de l'habitat) dans un contexte **spatio-temporel** dynamique : dynamique des paysages aquatiques (variations des habitats, de la qualité de l'eau et de la connectivité du réseau hydrographique), **dynamique des populations et fluctuations inter-annuelles (mortalités, flux migratoires)** sous la double contrainte des **événements naturels** (variables hydrodynamiques) et des **aménagements anthropiques** (construction et gestion des barrages, contrôle des débits, occupation des sols, etc.) ceci **à l'échelle d'un petit bassin versant**.

## **2. Méthodologies potentielles, approches spécifiques et comparatives**

### 2.1. Méthodologies potentielles

Les méthodes de suivi à long-terme des fractions d'anguilles argentées en quantité et en qualité, capitales dans un contexte de déclin drastique de l'espèce, ne sont pas toutes opérationnelles. De plus, les données à long terme pour tester, caler et valider ces méthodes font actuellement défaut.

Le nombre d'anguilles argentées produit chaque année dans l'immense majorité des hydrosystèmes européens n'étant pas connu, il paraît urgent de développer des méthodologies d'estimation des flux de géniteurs. Ces méthodologies doivent prendre en compte l'ensemble des stades de l'espèce en phase continentale. Nous considérons ainsi les trois phases de développement de l'anguille dans un hydrosystème continental.

### **Le recrutement**

L'arrivée des jeunes anguilles dans un hydrosystème continental correspond à la phase de recrutement. La dynamique et l'importance de cette colonisation du milieu continental peuvent être mesurées par trois indices. Tout d'abord, l'analyse des stades et des flux de civelles en migration portée (Gascuel, 1986), très en aval dans l'estuaire, peut renseigner sur le niveau de recrutement estuarien en identifiant les nouveaux individus entrant dans le système. A l'autre extrémité de l'estuaire, l'analyse des civelles en migration nagée (Gascuel, 1986), en amont de la limite de la marée dynamique, fournit une indication du recrutement fluvial (Legault, 1994). Le niveau de cet échappement estuarien résulte du taux d'exploitation exercée par les pêcheurs sur le flux de civelles, du taux de sédentarisation en estuaire et du taux de mortalité naturelle sur ces jeunes stades entre ces zones amont et aval (Briand *et al.*, 2003). Enfin, une partie du recrutement fluvial est assuré par les anguillettes, jeunes anguilles de 8 à 20 cm ayant passé quelques mois en eau douce (Legault, 1994). L'ensemble de ces indices peuvent être issus de suivis de pêcheries (Briand *et al.*, 2003) et/ou de passes-pièges à anguilles (Legault, 1994) ainsi que de la mise en œuvre d'opérations scientifiques, manœuvres d'ouvrage (Legault, 1990) ou pêcheries expérimentales (Briand *et al.*, 2003).

### **Le stock**

La seconde écophase concerne la fraction sédentaire de la sous population dans un hydrosystème (ou **Stock**) constituée principalement d'anguilles jaunes sédentaires en phase de croissance (Laffaille *et al.*, 2005a) mais également de jeunes anguilles fraîchement recrutées et d'anguilles argentées prêtes à partir en mer pour se reproduire. Les caractéristiques de cette phase peuvent être déclinées en termes d'abondance, de structure démographiques et de proportion des sexes. Leur déclinaison fournit un indice tant qualitatif que quantitatif de la population en place dans les différents compartiments du bassin (voir par exemple Feunteun *et al.*, 1998). Les pêches expérimentales, les suivis des captures des pêcheurs professionnels et amateurs et les inventaires piscicoles adaptés ou non à l'anguille constituent les sources de données pouvant permettre d'atteindre cet objectif.

## La dévalaison

La dernière écophase (**Dévalaison**) concerne le flux sortant d'anguilles argentées qui représentent le potentiel reproducteur issu du bassin versant. Les suivis effectués permettent l'analyse des caractéristiques du flux dévalant en terme quantitatif (nombre et poids), proportion des sexes, des tailles, de repérage des stades d'argenture, de qualité des individus (pourcentage de graisse, maturation des gonades, contamination parasitaire, etc.).

Dans l'hypothèse où ces 3 écophases sont accessibles pour l'échantillonnage et quantifiables à l'échelle de l'hydrosystème, l'estimation quantitative du flux annuel d'anguilles argentées peut théoriquement être réalisée selon trois approches différentes :

- **approche directe** : elle consiste à compter directement chaque année toutes les anguilles argentées qui quittent l'hydrosystème au cours de leur migration d'avalaison. Cette approche exhaustive, réalisée à l'aide d'engins fixes de capture qui barrent la totalité de la rivière (piège de dévalaison), n'est applicable que dans les petits cours d'eau (largeurs de rivière et intensité des crues faibles) (par exemple, Vollestad & Jonsson, 1988 ; Feunteun *et al.*, 2000). Dans les grands cours d'eau comme la Loire, des méthodes de marquage/recapture s'inspirant des études menées dans le Saint-Laurent (Caron *et al.*, 2003 pour *A. rostrata*) doivent être envisagées (Boury *et al.*, 2004). Dans les deux cas, ce sont des méthodes lourdes et coûteuses.
- **approche Stock/Dévalaison** basée sur la connaissance des caractéristiques du stock qui est l'écophase la plus aisée à échantillonner. Cette approche requiert (i) la connaissance du nombre total d'anguilles à l'échelle du bassin versant et (ii) de pouvoir caractériser les anguilles argentées prêtes à migrer. Cette approche a été développée par Feunteun *et al.* (2000) mais n'a pas été à ce jour validée sur une durée suffisamment longue. De plus, une caractérisation standardisée des anguilles qui sont prêtes à entamer leur migration d'avalaison dans l'année est nécessaire.
- **approche Recrutement/Dévalaison** qui permet de relier les flux mesurés de recrues (estuariennes ou fluviales) aux flux d'anguilles argentées (modèle de rendement en anguilles argentées par recrues d'anguilles ; Gascuel et Fontenelle,

1994). Cette approche nécessite une connaissance fine de la dynamique de la sous-population (estimation des flux migratoires, abondances, taux de survie, croissance, etc.). Les tentatives de modélisation de la dynamique continentale de l'anguille trouvées dans la littérature sont relativement limitées. Elles ont généralement recours à des simulations en raison des données lacunaires (Vollestad & Jonsson, 1988 ; De Leo & Gatto, 1995 ; Dekker, 2000c) ou issues de la littérature (Lambert, 2005), à des approches conceptuelles (Gascuel & Fontenelle, 1994), ou bien concernent des sous populations soumises à des captures professionnelles (Ardizzone & Corsi, 1985; Adam, 1997). A ce jour, aucun modèle n'a été validé et un constat simple s'impose : les études de "terrain" qui quantifient et caractérisent les trois écophases (**Recrutement**, **Stock** et **Dévalaison**) à l'échelle d'un bassin versant sur une période temporelle importante, étape nécessaire pour estimer les paramètres (flux migratoires, mortalité, etc.) d'un modèle de dynamique de population et le valider, sont inexistantes.

## 2.2. Approche spécifique d'une sous population d'anguilles dans un petit bassin versant fortement aménagé du Nord de la Bretagne : le Frémur

**Etude quantitative** - elle consistera dans un premier temps à analyser les mécanismes qui permettent de prévoir chaque année le nombre d'anguilles argentées migrantes (= futurs reproducteurs) à partir d'une analyse des paramètres du Stock (approche **Stock/Dévalaison**) en relation avec les caractéristiques (présence d'obstacles notamment) du bassin versant. Dans un second temps, une analyse préliminaire de la dynamique de la sous population sera réalisée (approche **Recrutement/Dévalaison**). Ces deux approches ont nécessité (i) la quantification et la caractérisation (taille, âge et sexe) des flux migratoires (Recrutement et Dévalaison) et du Stock sur une échelle pluriannuelle importante (**8 années**) en relation avec les facteurs environnementaux, (ii) l'utilisation de **méthodes classiques** (otolithométrie, marquage de masse à la calcéine des juvéniles, marquage individuel aux PIT-tags) et (iii) mise en place de **méthodologies originales** (caractérisation standardisée des anguilles argentées candidates à la migration ; modélisation des relations densités/habitats pour une estimation de stock à l'échelle du bassin versant).

Ces approches ont été menées pour répondre aux questions suivantes :

→ *Est il possible de prédire le nombre d'anguilles argentées migrantes à partir de la connaissance des caractéristiques du Stock ?*

→ *Combien de recrues sont nécessaires pour produire une anguille argentée dévalante dans le bassin versant du Frémur et en combien de temps ?*

**Etude qualitative** - La configuration particulière du Frémur (présence d'obstacles et eutrophisation) favorise la prolifération de cyanobactéries toxiques (hépatotoxines du type Microcystine-LR) qui s'accumule dans les foies des organismes aquatiques. Les anguilles, en raison de leur phase continentale longue (entre 3 et 20 ans) et de leur caractère migratoire qui peut les amener à franchir ou exploiter ces zones, sont susceptibles d'être exposées à ces blooms toxiques. Cette hypothèse, qui n'a jamais été testée, sera examinée.

#### **Choix du site de référence :**

Pour mener à bien notre étude quantitative et qualitative, notre site de référence devait répondre à quelques critères indispensables : (1) il devait être caractéristique des eaux continentales colonisées par l'anguille, (2) il devait être localisé dans une aire géographique suffisamment fermée pour éviter l'arrivée ou le départ d'individus au stade anguille jaune, (3) l'entrée et la sortie des flux migrants devaient être aisément contrôlées dans le système écologique qui doit également abriter l'ensemble des écophases du cycle continental de l'espèce, (4) sa taille devait être optimale entre une taille minimale, définie par la nécessité d'englober un grand nombre de facteurs de perturbation, et une taille maximale limitée essentiellement par les moyens matériels d'exploitation, (5) enfin, il devait présenter "l'avantage" d'être fortement aménagé. Nous ne détaillerons pas ici toutes les caractéristiques de ce site (voir Matériels et méthodes général pour plus de détails), mais le petit fleuve côtier du Frémur répondait à l'ensemble de ces critères et a par conséquent été retenu pour la réalisation de notre étude.

### 2.3. Approche comparative

Actuellement, aucune méthode ne permet d'évaluer de façon globale la qualité des géniteurs (*i.e.* la capacité d'atteindre la zone de fraie et de se reproduire avec succès). Par conséquent,

nous avons adopté une démarche qui a consisté à comparer les caractéristiques biologiques (effectif, sexe, âge et coefficient de condition) des anguilles argentées produites dans les bassins versants du Frémur (Nord Bretagne) et de l'Oir (Basse Normandie) caractérisés par un gradient décroissant d'anthropisation. Elle permettra d'analyser la **variabilité de la quantité et de la qualité des futurs géniteurs** produits dans ces deux petits bassins versants voisins de taille équivalente (< 90 km<sup>2</sup>). Enfin, une comparaison des caractéristiques (croissance, tailles et âges à l'argenteure) d'anguilles grandissant dans deux habitats distincts (saumâtre vs dulçaquicole) du système lagunaire camarguais (Sud de la France) sera réalisée dans le but d'analyser la **relation entre le site de croissance et les caractéristiques des anguilles argentées produites**.

### **3. Structure du document**

Ce manuscrit de thèse s'articulera de la manière suivante. Après une présentation générale de la biologie de cette espèce et des méthodes utilisées, quatre chapitres de résultats suivront les deux axes de recherche précédemment dégagés. Ces résultats seront présentés sous la forme d'articles publiés, "sous presse", révisés ou en cours de rédaction. Les chapitres I, II et III porteront uniquement sur des résultats issus de la sous population d'anguilles du bassin versant du Frémur. Dans le chapitre IV, l'approche comparative intersite (Frémur vs Oir ; milieux doux vs saumâtre du système lagunaire camarguais) sera privilégiée.

Le **chapitre I** portera sur le **Recrutement fluvial**, c'est-à-dire sur les jeunes anguilles qui viennent chaque année coloniser le bassin versant du Frémur. Dans un premier temps, nous caractériserons ce recrutement fluvial en terme de structure démographique (structures de tailles) et analyserons les variations interannuelles de ce phénomène en relation avec les déterminants environnementaux (**partie I.1.**). Ensuite, nous nous pencherons sur la dynamique de la colonisation spatiale des anguilles recrutées, dans la partie aval du bassin versant (**partie I.2.**).

Le **chapitre II** portera sur le **Stock**, c'est-à-dire les anguilles (des recrues aux anguilles argentées) constituant la fraction sédentaire de la population. Dans la **partie II.1.**, une modélisation de la distribution spatiale et temporelle des abondances d'anguilles constituant le Stock en fonction des paramètres physiques (distance à la mer, obstacles et habitat) à l'échelle

du bassin versant du Frémur sera réalisée sur une période de 8 années. Cette analyse nous permettra d'appréhender l'influence du Recrutement et de la Dévalaison sur la variabilité spatiale et interannuelle du Stock. De plus, le développement d'un modèle mixte de type GLM (modèle linéaire généralisé) sera réalisé dans le but d'estimer à terme le nombre total d'anguilles présentes dans ce bassin. Dans un second temps, une méthode standardisée de la caractérisation de l'argenture sera développée et testée (**parties II.2.1 et II.2.2**). Cette méthode aura pour objectif de caractériser en fonction de critères anatomiques macroscopiques simples et objectifs, quelles sont les anguilles qui sont prêtes à entamer leur migration d'avalaison dans l'année.

Le **chapitre III** portera sur la **Dévalaison** c'est-à-dire sur les anguilles argentées qui quittent chaque année le Frémur. Dans la **partie III.1.**, nous préciserons l'influence des aménagements (présence d'obstacles) sur la dynamique migratoire (périodes de migration et nombre d'anguilles migrantes) des anguilles argentées. Dans un second temps, une analyse de la variabilité interannuelle des caractéristiques (taille, âge et sex-ratio) des anguilles argentées migrantes sera réalisée (**partie 3.2.**).

Le **chapitre IV** sera l'occasion pour nous de présenter les relations de notre approche quantitative dans le bassin versant du Frémur, c'est-à-dire les approches **Stock/Dévalaison** (**partie IV.1.1.**) puis **Recrutement/Dévalaison** dans sa phase préliminaire (**partie IV.1.2.**). Dans les deux parties suivantes (**parties IV.2.1. et IV.2.2.**), nous analyserons l'influence de la productivité et de l'eutrophisation des hydrosystèmes sur les caractéristiques (âges/tailles à l'argenture et qualité des anguilles argentées respectivement). Enfin, une comparaison inter-sites des productions (effectifs) et caractéristiques (taille, sexe et coefficient de condition) d'anguilles argentées dévalantes de deux hydrosystèmes voisins (Frémur et Oir) de superficie équivalente mais qui se distingue par leur degré d'anthropisation sera présentée (**partie IV.3.**). L'objectif de cette partie est de **d'analyser la variabilité de la production d'anguilles argentées en "quantité" et "qualité"**.

Matériel  
et  
Méthodes  
général

---

# Matériel et Méthodes général

## 1. Présentation de l'anguille européenne

### 1.1. Position systématique

Les anguilles font partie de la super-classe des Poissons, de la classe des *Ostéichthyens*, de la sous-classe des Apodes, de l'ordre des *Anguilliformes* et de la famille des *Anguillidés* dont elles constituent le genre unique *Anguilla* (Blache *et al.*, 1973). Leur stade larvaire (i.e. leptocephale) qui présente une morphologie et des adaptations originales est caractéristique du superordre des Elopomorphes (Pfeiler, 1999).

On dénombrerait 2 espèces Atlantiques et entre 16 et 17 espèces Indo-pacifiques selon les auteurs (Tesch, 1977) jusqu'à l'étude de Watanabe *et al.* (2005) qui démontre par des critères morphologiques et génétiques qu'il existe en fait 15 espèces au niveau mondial. Il existe des controverses quant à leur séparation phylogénétique (Bastrop *et al.*, 2000 ; Aoyama *et al.*, 2001 ; Aoyama, 2003) et leurs aires de ponte ne sont pas toutes localisées avec certitude (Tsukamoto *et al.*, 2003 ; Miller, 2003). Les deux espèces Atlantiques occupent l'hémisphère nord. Leur détermination est basée sur le nombre de vertèbres et myomères (Tesch, 1977 ; Lecomte-Finiger, 1985). De plus, elles possèdent des aires de répartition bien distinctes :

L'anguille américaine *Anguilla rostrata* (Lesueur, 1817) colonise le Nord-Est du continent américain (Sud du Groenland au Vénézuéla). Elle posséderait quelques représentants dans le Nord de l'Europe.

L'anguille européenne *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) est essentiellement localisée dans la partie Ouest de l'Europe.

### 1.2. Aire de répartition

L'anguille européenne est une espèce diadrome thalassotoque, dont le cycle de vie comprend deux trajets migratoires importants qui lui confère un titre de "grand migrateur".

- L'aire de ponte se situe dans la mer des Sargasses (Schmidt, 1922), au large des côtes américaines (Figure 1). Elle s'étend entre 22° et 29° Nord, et entre 50° et 70° Ouest (Tesch, 1977). Les larves sont présentes dans une grande partie de l'Atlantique Nord mais aussi en Méditerranée occidentale, avec des tailles d'autant plus grandes qu'on s'approche des côtes européennes.
- La zone de croissance correspond aux zones côtières et aux cours d'eau de l'Europe et de l'Afrique du nord (Tesch, 1977 ; Dekker, 2003), s'étendant de l'Islande au Maroc voire même jusqu'aux côtes mauritaniennes (Laffaille et Baisez, *obs. perso.*). Sur la côte Atlantique, cette aire de répartition coïncide avec la périphérie de la grande circulation anticyclonique des masses d'eaux de l'Atlantique Nord. A l'intérieur de cette vaste aire de répartition, l'anguille occupe des habitats très variés, tant en milieu marin (zones côtières (Sauvaget *et al.*, 2003), estuaires (Laffaille *et al.*, 2000), lagunes (Acou *et al.*, 2003) qu'en milieu dulçaquicole (rivières (Feunteun *et al.*, 1998), marais (Feunteun, 1994)).

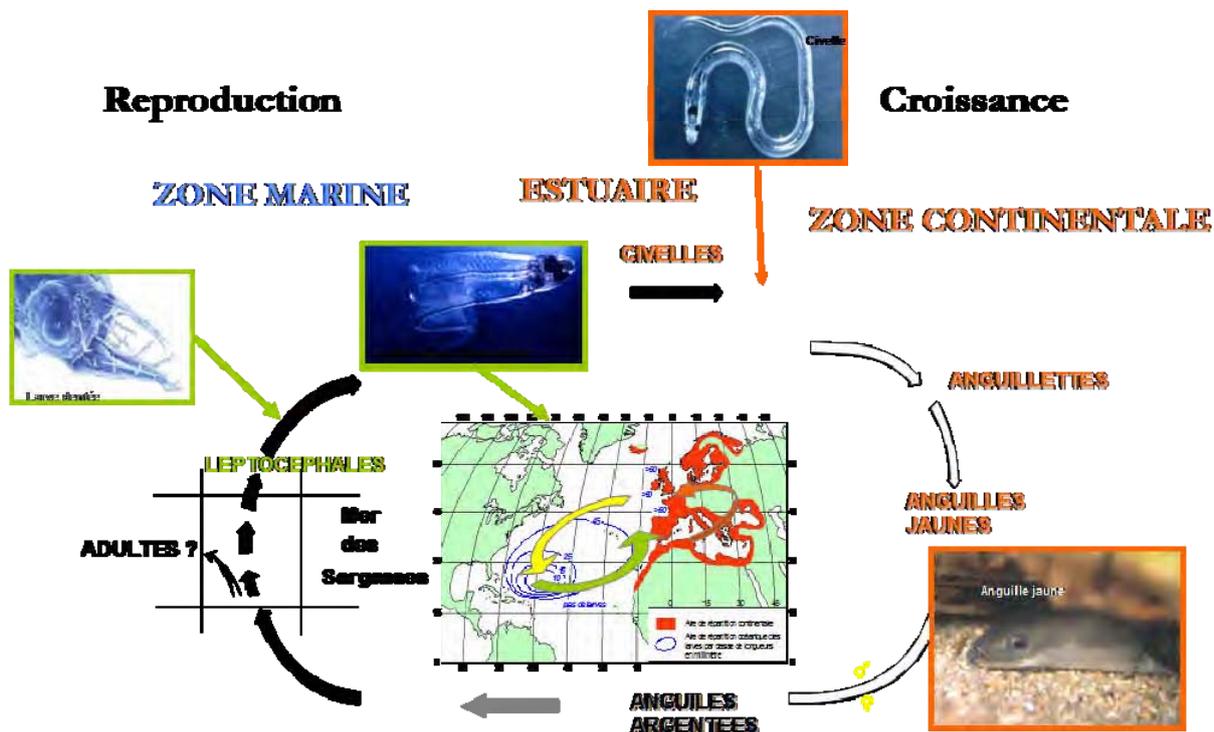


Figure 1. Aire de répartition et cycle biologique de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L. 1758), adaptée de Germain (1927) pour l'aire continentale et Schmidt (1924) pour la répartition océanique des larves. Tiré de Baisez (2001).

### 1.3. Cycle biologique

Son cycle est connu dans son ensemble depuis le début du vingtième siècle grâce aux travaux de Schmidt (1912, *in* Tesch, 1977), mais des travaux plus récents ont permis de préciser certaines étapes (par exemple Lecomte-Finiger & Yayhaoui, 1989). Cependant, de nombreuses inconnues, voire controverses, subsistent encore.

Le cycle de vie de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.) est caractérisé par deux migrations transocéaniques de courte durée par rapport à la phase de croissance continentale, et deux métamorphoses avec, très certainement, une seule et ultime reproduction (Figure 1).

- Phase de reproduction

L'ensemble de la migration de reproduction des anguilles ainsi que les différents aspects de la reproduction restent à ce jour mal connus. Deux photographies attestent de la présence d'une anguille européenne ou américaine à grande profondeur (2045-2085 mètres) au large des îles des Bahamas (Robins *et al.*, 1979). Cette observation unique alimente l'hypothèse d'une reproduction à grande profondeur. On considère que l'anguille européenne, comme toutes les espèces d'anguillidés, est très vraisemblablement semelpare (Fontaine *et al.*, 1982), c'est-à-dire que tous les géniteurs meurent après la reproduction.

La période du frai se situe probablement au printemps (Schmidt, 1922) et plus précisément en mai et juin (Vladykov et March, 1975). L'éclosion engendre des larves aplaties de 5 à 10 mm qu'on nomme leptocéphales (individus en forme de feuille saule), qui à tort ont longtemps été considérées comme une espèce différentes, *Leptocephalus brevirostris* (Grassi, 1896).

- Stades larvaires : phases de migration transocéanique

La migration transocéanique depuis l'aire de ponte vers l'aire de répartition continentale permet de distinguer quatre stades (I à IV) de leptocéphales (Grassi, 1913 ; Strubberg, 1913). Schmidt (1922) établit une description des stades. Depuis les travaux de cet auteur, la migration est jugée classiquement passive, pourtant les études les plus récentes concluent à une migration active caractérisée par une nage à l'encontre du courant nord-équatorial pour une partie des individus (Tesch, 1982). La migration transocéanique varierait alors entre 7 et

11 mois (Lecomte-Finiger, 1992 ; Desaunay et Guerault, 1997) ou 3 ans (Schmidt, 1909 ; McCleave *et al.*, 1998) en fonction des méthodes utilisées pour déterminer l'âge des leptocéphales. Aux abords du talus continental, les larves se métamorphosent en civelles (*i.e.* anguilles non pigmentées), préparant ainsi leur colonisation des eaux continentales.

- Stade civelle : première métamorphose, phase de migration margino-littorale et continentale anadrome

La métamorphose des leptocéphales en civelles intervient en Août-Septembre pour la plupart des individus. Elle s'accompagne d'une forte diminution du poids et de la longueur (Elie, 1979), ainsi que d'importantes modifications morphologiques, physiologiques et comportementales. On assiste entre autres transformations (i) au passage d'une forme aplatie à une forme sub-cylindrique identique à celle de l'adulte, (ii) à un arrêt de la nutrition, avec la perte des dents caractéristiques de la larve planctonique et la régression du tractus digestif, (iii) à une perte d'eau avec une augmentation conséquente de la minéralisation, (iv) à un changement dans le fonctionnement du système endocrinien avec une activité accrue de la thyroïde et de l'hypophyse.

Ces civelles, après une courte phase de stabulation dans la zone littorale, entreprennent la remontée des estuaires d'abord par une "migration portée" (Gascuel, 1985) liée à l'utilisation des courants de marée, puis par une "migration nagée" correspondant à une nage active orientée vers l'amont (Gascuel, 1987). Précisons que la migration des civelles intervient essentiellement entre Octobre et Avril dans les estuaires du littoral Atlantique. Au cours de cette phase de colonisation, les transformations amorcées au cours de la métamorphose se poursuivent : l'alimentation et par conséquent la croissance reprennent (Bardonnnet & Riera, 2005) ; la civelle d'abord transparente devient anguillette (Elie *et al.*, 1982).

- Stade anguillette : phase de colonisation des eaux continentales

L'anguillette présente une pigmentation généralisée et correspond au stade VII décrit par Elie *et al.* (1982). Le stade anguillette est très souvent assimilé au stade plus global d'anguille jaune, or on considère que ce dernier correspond plutôt à une phase de sédentarisation de l'anguille (Laffaille *et al.*, 2005). En fait, les anguillettes poursuivent leur migration vers l'amont comme en témoignent les observations dans les passes à anguilles (Elie & Rigaud,

1984 ; Moriarty, 1986 ; Legault, 1987 ; Baras *et al.*, 1994 ; Laffaille *et al.*, 2000 ; Feunteun *et al.*, 2003). Il est donc nécessaire de distinguer les anguillettes des anguilles jaunes selon ce critère de dynamique migratoire, même si pratiquement la caractérisation du comportement reste difficile. Globalement, on pourra caractériser le stade anguilette comme celui qui correspond à la phase de cycle de vie continentale durant laquelle l'anguille pigmentée poursuit une migration vers l'amont et n'est pas sexuellement différenciée (Adam, 1997).

Dans les milieux continentaux qui ne sont plus sous influence tidale, c'est essentiellement cette écophase qui entreprend la colonisation des hydrosystèmes continentaux (Feunteun *et al.*, 2003). Les mécanismes qui gouvernent ces comportements migratoires sont très peu documentés. La quantification des flux annuels d'anguilles colonisatrices dans un bassin versant est une des clés permettant d'analyser la dynamique de la fraction de la population d'anguilles à l'échelle du bassin versant.

- Stade anguille sédentaire "anguille jaune" : phase de sédentarisation et de croissance

L'anguille jaune qui intervient ensuite correspond à une phase de croissance essentiellement "sédentaire" (Laffaille *et al.*, 2005a). Cependant, il semble exister des déplacements importants entre les différentes zones d'un bassin versant, voire entre les zones dulçaquicoles et les zones marines côtières (Daverat *et al.* 2006). La croissance montre une grande variabilité individuelle et est de plus marquée par un fort dimorphisme sexuel : les femelles croissent plus rapidement et surtout plus longtemps que les mâles (Kushnirov & Degani, 1995). Il en résulte que la longueur des mâles est nettement moindre que celle des femelles pour des âges avancés (Sinha & Jones, 1966 ; Lee, 1979 ; Vollestad & Jonsson, 1988).

La différenciation sexuelle, très labile, apparaît à partir de 15-20 cm et jusqu'à 30 cm. Le déterminisme sexuel est induit par des facteurs écologiques et/ou environnementaux (Wiberg, 1983 ; Colombo, Grandi et Rossi, 1984). Il semble exister une répartition géographique différentielle en fonction des sexes : les plus grandes femelles sont dominantes dans les zones situées dans les zones de tête de bassin versant alors que les mâles sont majoritaires dans les zones aval des hydrosystèmes (Haraldstad *et al.*, 1985 ; Vollestad 1992). Enfin, notons que la détermination de l'âge chez l'anguille est très difficile. Les méthodes utilisées font l'objet de nombreuses controverses engendrant, par conséquent, des incertitudes sur la durée de cette

phase de croissance. Cependant, des études ont pu montrer que cette phase de sédentarisation correspond à une phase de croissance active et d'accumulation de réserves qui peut durer de 5 à 9 ans dans les eaux françaises (Mounaix, 1992 ; Panfili *et al.*, 1992). La deuxième et dernière métamorphose qui permet le passage de l'anguille jaune à l'anguille argentée, met fin à cette étape.

Le stade anguille jaune est l'écophase la mieux connue car facilement accessible et échantillonnable en milieu continental. En dynamique des populations, ce stade présente l'intérêt d'une relative stabilité spatiale dans les cours d'eau (Laffaille *et al.*, 2005a), de sorte que pour un site continental donné, il est possible de suivre l'évolution d'une cohorte entre son arrivée au stade anguillette et son départ au stade anguille argentée. Les effectifs de cette cohorte au stade sédentaire ne diminuent alors que sous l'influence des différents facteurs de mortalité.

- Stade anguille argentée :

L'argenture est l'ultime métamorphose qui prépare l'anguille à la migration de reproduction grâce à tout un ensemble de modifications morphologiques et physiologiques qui marquent la limite entre deux étapes caractérisées par des modes de vie et des environnements très différents. Ces transformations débutent bien avant la migration elle-même et sont à ce titre anticipatrices (Fontaine, 1994). Elles débutent au printemps, sous l'effet de facteurs endogènes bien avant les manifestations externes qui n'apparaissent qu'à la fin de l'été et à l'automne et aboutissent à la dévalaison sous l'effet de facteurs exogènes. A ce jour, aucun facteur interne ou externe n'a à ce jour été clairement désigné comme initiateur de la métamorphose (EELREP, 2005).

- ✓ Transformations morphologiques

L'argenture débute au printemps, largement avant les changements de coloration et de comportement dont Fontaine (1994) estime qu'ils ne deviennent nets qu'en août-septembre. Les anguilles argentées qui sont prêtes à entreprendre leur migration catadrome sont caractérisées par une livrée très contrastée, sombre sur la partie supérieure (brun-noir) et claire sur la partie abdominale (blanc argenté). Pankhurst & Lythgoe (1982) précisent que ce critère seul est insuffisant pour la discrimination des stades jaune et argenté. Ceci est confirmé par de récentes études (Acou *et al.*, 2005 ; Durif, 2003). La peau (Bertin, 1951) et plus

particulièrement le derme (Pankhurst, 1982a) s'épaississent, la longueur des nageoires pectorales augmente (Lee, 1979). On observe aussi un accroissement général des organes des sens, c'est le cas de la ligne latérale qui se différencie (Zacchéi & Tavolaro, 1988 ; Acou *et al.*, 2005), de l'épithélium olfactif (Sorensen & Pankhurst, 1988 chez *Anguilla rostrata*) et surtout de l'œil (Fontaine, 1994). Enfin, chez l'anguille européenne, l'augmentation du diamètre oculaire est associée d'une part à une relative croissance de la pupille (Carlisle & Denton, 1959) et d'autre part à une évolution des pigments rétiniens qui s'appare, chez les anguilles argentées, aux *chrysopsius* photosensibles des poissons abyssaux (Fontaine, 1994).

#### ✓ Transformations physiologiques

De nombreuses hormones interviennent également dans le déterminisme de l'argenture de l'anguille dont l'insuline, le cortisol et les hormones thyroïdiennes (Fontaine, 1994), ce qui suggère une hyperactivité des glandes interrénales et de la thyroïde (Fontaine, 1975). L'argenture donne lieu à une modification des cellules à chlorure ( $\text{Na}^+/\text{K}^+$ ) dans les branchies, comparable à la smoltification des Salmonidés. Prototype du poisson amphihaline, l'anguille semble néanmoins pouvoir maintenir le même équilibre osmotique intérieur qu'elle soit en eau douce ou en mer (Fontaine, 1994).

L'argenture marque la fin de la phase de croissance et s'accompagne d'un basculement de l'allocation énergétique de la croissance vers la reproduction (Fontaine, 1994). Cette métamorphose se traduit également par une augmentation spectaculaire du poids des ovaires chez les femelles, comme en témoigne le rapport gonadosomatique (RGS) qui passe de 0,3 à 1,5 (Fontaine *et al.*, 1976). Le volume folliculaire est multiplié par 125, tandis que le nombre apparent de follicules diminue jusqu'à 96% (atrésie folliculaire). Cette atrésie a pour conséquence, au moment précis de l'argenture, de diminuer la part d'énergie consacrée à la maturation des gonades et de l'allouer presque entièrement à la migration (Fontaine, 1994). En phase continentale, les anguilles argentées n'ont pas la capacité de se reproduire en raison d'un blocage de la production d'hormone gonadotrope (Dufour, 1985). En conséquence, on considère donc que les anguilles argentées sont des sub-adultes (Elie, 1994 ; Marchelidon *et al.*, 1999).

Outre ces transformations anatomiques et physiologiques que connaît l'anguille au moment de l'argenture, un jeûne succède à l'accumulation de graisses pendant la vie sédentaire (Fricke &

Kaese, 1995). Boetius & Boetius (1980) ont analysé la répartition de l'énergie issue de l'utilisation des graisses accumulées (Tableau 1).

Allocation énergétique	% alloué	
Développement des gonades	18	}Reproduction (75)
Métabolisme de routine	27	
Migration	30	
Activités post-reproductrices	25	

Tableau 1. Distribution énergétique du catabolisme des graisses chez l'anguille argentée (d'après Boetius & Boetius, 1980).

La principale réserve énergétique de l'anguille argentée est en effet basée sur les lipides, stockés en triglycérides (80% du total des réserves énergétiques ; Boetius & Boetius, 1985), dans les muscles principalement. Le foie, accumulant les graisses, est la seconde réserve énergétique après les lipides musculaires, mais ne représente que 1 à 2 % du poids du corps (Dave *et al.*, 1974). Les réserves lipidiques tiennent un rôle majeur dans la phase migratoire, puisque l'anguille cesse de s'alimenter lors de l'argenture et lors de sa phase reproductrice. Les lipides disponibles au moment du départ de la mer des Sargasses seraient *a priori* suffisants pour que l'anguille couvre 5 à 6000 km sans se ré-alimenter (van Ginneken & van den Thillart, 2000), même si un voyage de 6000 km lui ferait utiliser de 40 à 60% de ses réserves lipidiques (van den Thillart *et al.*, 2004).

- Phase de migration de reproduction

En phase océanique, les quelques travaux qui ont tenté de suivre le début de la migration (Tesch, 1974, 1979, 1989, 1992 ; Westin, 1990) montrent une orientation axée globalement vers la mer des Sargasses. Les travaux de Dufour (1994) présentent des arguments pour une migration à grande profondeur, la pression hydrostatique jouerait un rôle primordial dans la stimulation de la fonction gonadotrope (Dufour & Fontaine, 1985). Même si la trace des anguilles argentées disparaît aux abords du plateau continental, il est quand même admis que ces dernières regagnent l'océan pour parvenir à terme à l'aire supposée de reproduction (Sinha & Jones, 1975 ; Tesch, 1977). Cette migration de reproduction qui permet de couvrir entre 5000 et 6000 km, est donc encore fort mal connue. Le retour à la mer des Sargasses durerait

120 jours environ à une vitesse de 1,4 km/h (Boetius & Boetius, 1980). Le nombre d'ovules émis par la femelle est compris entre 800 000 et 1 400 000, ce qui confère à l'espèce une capacité de reproduction importante (Elie, 1998). Le pic d'intensité maximale des pontes se situerait entre les mois de mars et avril, en relation avec l'arrivée massive des civelles l'hiver suivant (Guerauld *et al.*, 1991). Les potentialités de survie des géniteurs après la ponte reste inconnues (Lecomte-Finiger, 1990 ; Lecomte-Finiger, 2004). Cependant, il est supposé que l'acte reproducteur conclut le cycle de vie de cette espèce qui serait donc semelpare (Tesch, 1977 ; Westerberg, 1979).

## **2. Description du bassin versant du Frémur**

Les résultats présentés dans cette thèse sont principalement issus de l'analyse de la sous-population d'anguilles du Frémur. Cette partie se focalisera par conséquent essentiellement sur ce petit bassin versant côtier de l'Ouest de la France. Les caractéristiques du bassin versant de l'Oir et du système lagunaire camarguais seront développées dans le chapitre IV.

### **2.1. Caractéristiques physiques**

Le Frémur (48°40' N, 1°40' W) est un petit fleuve du Nord de la Bretagne (Côtes d'Armor) débouchant dans la Manche à Lancieux (10 km à l'Ouest de Saint-Malo) (Figure 2). La superficie de son bassin versant est d'environ 60 km<sup>2</sup> pour un linéaire de cours d'eau atteignant près de 45 km, dont 17 km pour le cours principal. La pente n'est jamais très forte, avec des valeurs qui oscillent entre 0,1 et 2 % pour une pente moyenne de 0,6%. Le Frémur prend sa source à une altitude de 100 m environ. Le chevelu des sources est constitué de ruisseaux lotiques de largeur et profondeur relativement faibles. Le substrat est le plus souvent vaseux ou sablo-vaseux et la vitesse du courant est en moyenne comprise entre 0,1 et 0,2 m.s<sup>-1</sup>. Dans sa partie médiane, une rupture de pente provoque une accélération de la vitesse du courant (0,3 - 0,4 m.s<sup>-1</sup>), une augmentation de la largeur du cours d'eau (2,5 à 4 m) et l'apparition de substrats composés essentiellement de graviers et de galets. Au niveau de la partie aval, la vitesse du courant ralentit de nouveau (0 - 0,1 m.s<sup>-1</sup>) et la profondeur augmente. La largeur est alors comprise entre 3 et 5 m. Un ancien moulin à l'embouchure (Moulin de Roche Good) marque la limite tidale (Figure 2).

Le cours du Frémur est cloisonné par de nombreux barrages et obstacles de diverses natures (buses, station de jaugeage, radiers sous pont, ...) (Figure 2). Au cours de la seconde guerre mondiale, les Allemands ont édifié trois barrages stratégiques pour protéger l'aéroport de Pleurtuit/Dinard d'une éventuelle invasion terrestre. L'un d'entre eux existe toujours : **le barrage du Pont es Omnès**, d'une hauteur de 4 m et qui crée un étang de 4 à 5 ha actuellement utilisé pour l'alimentation en eau potable. Les deux autres ont été détruits et/ou noyés par le **barrage du Bois Joli** mis en eau en 1992. Ce dernier offre une capacité de stockage de 3 millions de mètres cubes sur une superficie de près de 59 ha. La retenue ainsi créée présente une profondeur maximale de 14 m ce qui en fait un milieu tout à fait à part dans le bassin versant du Frémur. De nombreux étangs privatifs ont été créés dans la zone des sources.

## 2.2. Hydrologie et qualité de l'eau

La station de mesure des débits la plus proche du site d'étude est celle de La Crochais (Figure 2). A cet endroit, la superficie du bassin versant est de 42 km<sup>2</sup>. Le Frémur présente une hydrologie similaire à celles des autres rivières de Haute-Bretagne. Le module est faible et les étiages sont marqués. Le régime des eaux se caractérise en général par des hautes eaux en automne et en hiver (respectivement 1,35 et 2,09 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> en moyenne), et des basses eaux de juillet à octobre (0,40 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> en moyenne). La moyenne annuelle de référence du débit sur neuf années (de 1996 à 2004) est 0,22 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>. Le débit classé maximum observé sur l'ensemble de cette période est de 5,75 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> et le débit mensuel maximum est observé en janvier 0,54 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>.

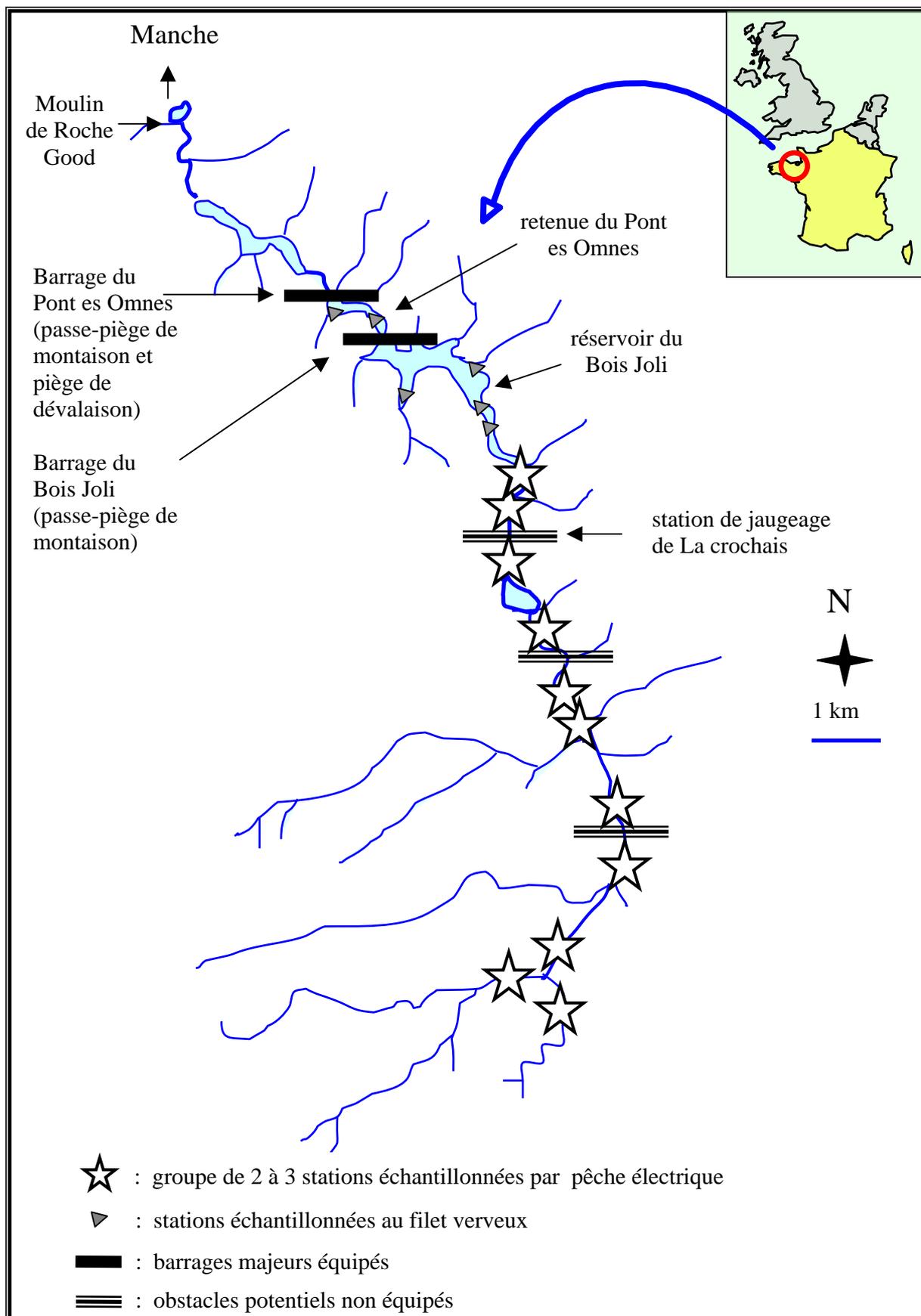


Figure 2. Localisation géographique du bassin versant du Frémur, des principaux aménagements et secteurs d'échantillonnages.

Le Frémur endure une forte pression anthropique, en particulier d'origine agricole (culture intensive de maïs, rectification des cours d'eau, aménagement du bassin versant, ruissellement, pesticides, etc.). Par conséquent, la qualité physico-chimique des eaux du Frémur est médiocre sur l'ensemble du bassin versant et montre des charges en azote et phosphore élevées. Des prélèvements d'eau ont été effectués en 1997 et 1998 au niveau de la station de jaugeage de La Crochais et ont permis de doser les nitrates. Les moyennes annuelles varient entre 14,5 et 24 mg/l. Les valeurs les plus importantes sont observées en hiver (respectivement 35 en février 1997 et 45 mg/l en décembre 1998) et les plus faibles en automne (2 en septembre 1997 et 11 mg/l en octobre 1998). Ces charges élevées se traduisent par une eutrophisation des nombreux plans d'eau situés sur le cours. La portion qui se situe à l'aval du barrage du Pont es Omnes est " Hors Classe " pour la période 1989-1993 avec des fortes charges en azote et phosphore accompagnés de la présence d'ammonium (données fournies par la Direction Régionale de l'Environnement). La qualité biologique de l'eau est mauvaise (niveau B3) dans cette partie du bassin versant tandis qu'elle s'améliore vers l'amont (niveau B2). Un dosage des pesticides effectué (méthode ELISA) à la station de Trigavou le 21 avril 1999 a permis de montrer des teneurs en Diuron de 390 ng/l, Isoproturon de 500 ng/l et Triazines de 195 ng/l (données fournies par le Conseil Général des Côtes d'Armor).

### **3. Stratégie d'échantillonnage**

La schématisation du fonctionnement de la sous-population permet de mettre en évidence les sections à étudier pour obtenir une compréhension de la dynamique à l'échelle du bassin versant (Figure 3). La caractérisation (taille, âge, stade et sexe) et quantification (nombre, densités) des trois écophases (Recrutement, Stock et Dévalaison) sont ciblées. Le choix des échelles spatiale et temporelle d'observation veillera à n'exclure aucun segment de la sous-population. Les engins d'échantillonnage devront être adaptés à chacune des écophases étudiées et leur sélectivité déterminée. Toutes ces démarches visent à obtenir un échantillon dont l'image sera la plus fidèle possible par rapport à la sous population évoluant dans le bassin versant. **L'échelle spatiale** d'observation s'intéressera à la **totalité du bassin versant** délimitée à l'aval par le barrage du Pont es Omnes et à l'amont par les stations proches de la source. **L'échelle temporelle** d'observation doit tenir compte des cycles d'activité de l'espèce et de la variabilité d'abondance interannuelle qui caractérisent les sous-populations d'anguilles

(Adam, 1997 ; Verreault, 2002). La fenêtre d'observation a été fixée à **huit années consécutives** (de 1996 à 2004).

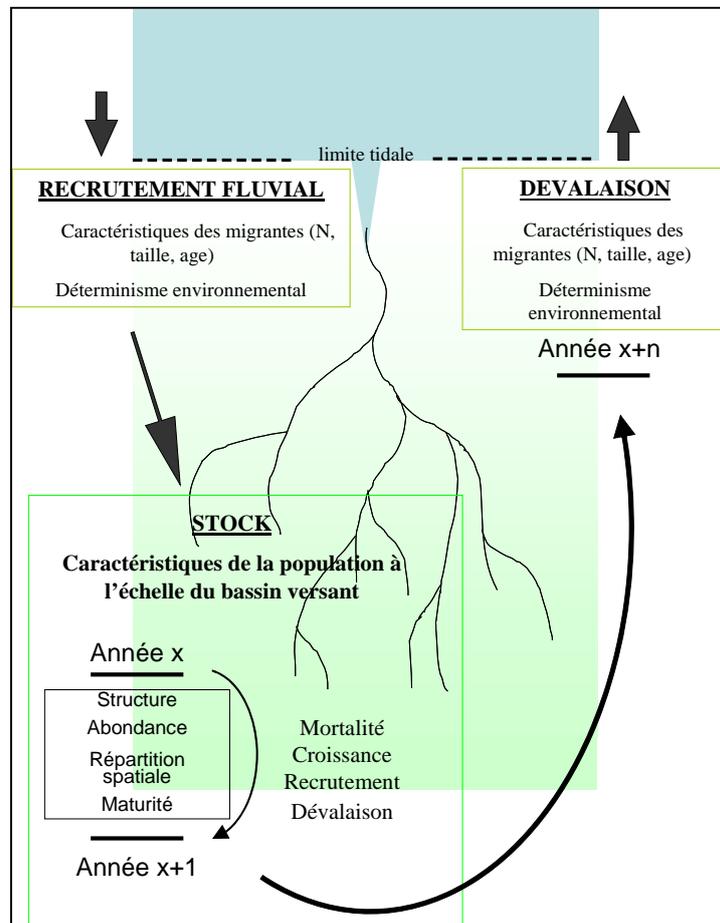


Figure 3. Principe du protocole de suivi de fractions sédentaires de la population d'anguilles à l'échelle d'hydrosystèmes continentaux appliqué au bassin versant du Frémur (tiré de Feunteun, 2002).

### 3.1. Suivi du Recrutement

L'échantillonnage des anguilles en montaison (Recrutement) a été réalisé au niveau des deux barrages du Pont es Omnes (4 m de hauteur) et du Bois Joli (14 m de hauteur), situés respectivement à 4,5 km et 6 km de la limite tidale, qui ont été aménagés de passe-pièges à anguilles (Figures 4 et 5). Elles sont installées à proximité immédiate de la restitution du débit réservé. Elles sont constituées d'une rampe de progression équipée de substrat type "brosse" (Legault, 1992 ; 1994). Au sommet, un kit d'irrigation gravitaire assure le fonctionnement du dispositif et oriente les anguilles dans un vivier de stockage. Une prise d'eau sur la canalisation de débit réservé assure le fonctionnement du dispositif. Une partie de l'eau est

orientée vers la rampe de progression et le vivier de stockage, un autre assure un débit d'attrait au pied de la rampe. Les deux passes pièges fonctionnent donc en continu entre le 1<sup>er</sup> Janvier 1997 et le 31 décembre 2004.

### 3.2. Suivi du Stock

Le suivi du stock vise à obtenir une image de la sous-population d'anguilles en place dans le bassin versant du Frémur. Ce suivi est réalisé en période d'étiage (*i.e.* au mois de Septembre). A cette période, les processus de colonisation du bassin versant par les jeunes recrues touchent à leur fin (Legault, 1992). De plus, cette période est située après la mise en place de l'argenteure et avant la migration effective des anguilles argentées (Fontaine, 1994).

- en milieu lotique

Les inventaires en zones courantes sont réalisés par pêche électrique à l'aide d'un équipement "Héron" dont les caractéristiques ont été décrites par Lamarque *et al.* (1978). Cet appareil délivre un courant continu ; les voltages utilisés varient selon les stations (entre 150 et 365 V), tandis que les ampérages observés oscillent entre 0,8 et 2,5 A. Des stations d'une longueur approximative de 30 m ont été définies. Ces stations sont fermées à l'amont et à l'aval par des filets droits de maille 5 mm de façon à éviter toute émigration ou immigration pendant l'inventaire. Les inventaires sont conduits par passages successifs (dont le nombre est fonction des captures obtenues, c'est-à-dire au moins deux) sans remise des captures, c'est-à-dire par épuisement des stocks. A chaque passage, on réalise un point tous les 3 m sur chaque rive (technique des points-sondage), point sur lequel l'électrode reste immergée pendant 30 secondes. Des points complémentaires sont réalisés en milieu de cours d'eau pour des stations dont la largeur excède les 3 m. C'est une même équipe de pêche qui travaille sur l'ensemble d'une station. Ce protocole, qui permet de standardiser l'effort de pêche entre les stations et au sein d'une même station au cours des passages successifs (Feunteun, 1994 ; Lambert *et al.*, 1994), offre donc la possibilité d'utiliser ultérieurement nos résultats à des fins d'estimation quantitative de l'abondance des anguilles par unité de surface (nombre/m<sup>2</sup> et biomasse/m<sup>2</sup>) grâce aux algorithmes proposés par Carle & Strub (1978). Compte tenu des faibles profondeurs (< 1 m) observées dans ces stations lotiques, la capturabilité est très importante ( $p = 0,70$  en moyenne). Ainsi, l'efficacité de la méthode de pêche semble très bonne au niveau de l'échantillonnage des anguilles (y compris des grandes anguilles). Une moyenne annuelle

de 28 stations a été échantillonnée au mois de Septembre des années 1995 à 2004, ce qui représente environ 2,5% du linéaire total de la rivière. Ces stations lotiques (largeur moyenne =  $2,22 \pm 0,90$  m et profondeur moyenne maximale =  $0,55 \pm 0,22$  m) sont localisées dans le cours principal entre la tête de la retenue du Bois Joli (8,4 km de la limite tidale) et les zones proches de la source (17,0 km de la limite tidale) (Figure 2).

- en milieu lentique

Les captures en zone profonde (retenue du Pont es Omnes et réservoir du Bois Joli ; Figure 2) sont réalisées à l'aide de filets verveux. Le verveux est un engin de pêche passif considéré comme étant très efficace vis à vis de l'anguille (Moriarty, 1975 ; Naismith & Knights, 1994). Ces verveux présentent une maille noeud à noeud de 5 mm. Ils sont constitués de deux ailes, d'une longueur de 21 m, la ralingue supérieure étant équipée de flotteurs de liège, tandis que la ralingue inférieure est plombée. La poche présente une profondeur de 5,50 m et est constituée de 8 cercles. Ils sont immergés à une profondeur qui varie entre 1 et 2 m. Installés dans la journée, ils sont relevés le lendemain matin ou deux jours plus tard. Les poissons capturés sont remis à l'eau à une centaine de mètres de leur lieu de pêche. Chaque année, six stations situées dans les retenues du Pont es Omnes et du Bois Joli sont échantillonnées. Ce suivi a été mené au mois de Septembre des années 1996 à 2004.

### **3.3. Suivi de la Dévalaison**

Les anguilles argentées qui débutent leur migration de reproduction empruntent un piège de dévalaison installé au niveau du barrage du Pont es Omnes situés à environ 6 km de l'estuaire (Figures 2 et 4). Ce piège a été conçu en Septembre 1996 pour capturer les anguilles dévalantes dont la taille est supérieure à 200 mm. Le piège de dévalaison est constitué d'une grille (distance inter-barreaux = 8 mm) de piégeage des anguilles d'avalaison qui permet de réceptionner les anguilles franchissant les batardeaux. Les anguilles se dirigent ensuite dans une goulotte qui les amène dans un vivier de capture. Aménagé sur une potence, ce vivier de capture est relevé à l'aide d'un treuil. L'alimentation hydraulique du piège est assurée gravitairement par une prise d'eau dans le déversoir. Ce piège de dévalaison fonctionne donc en continu entre le 1<sup>er</sup> Janvier 1997 et le 31 décembre 2004.



Figure 4. Barrage du Pont es Omnes (4 m de hauteur) équipé d'une passe-piège de montaison (en rive gauche) et d'un piège de dévalaison (en rive droite).



Figure 5. Barrage du Bois Joli (14 m de hauteur) équipé d'une passe-piège de montaison.

### 3.4. Bilan des suivis dans le Frémur

Le tableau 2 synthétise l'ensemble des suivis réalisés dans le bassin versant du Frémur et utilisés dans ce manuscrit. Le détail des variables environnementales mesurées, abiotiques et biotiques, se trouve dans chaque partie des chapitres I à IV.

Tableau 2. Synthèse des suivis réalisés dans le bassin versant du Frémur.

Ecophase visée	Engin d'échantillonnage	Site	Période d'étude	Effort d'échantillonnage sur la période d'étude	Variables biométriques relevées
Recrutement	Passe-piège	Barrage du Pont es Omnes	du 01/01/97 au 31/12/2004	<b>continu</b> (1 relève du piège tous les 2,5 jours)	Nombre, taille et stade
	Passe-piège	Barrage du Bois Joli	du 01/01/97 au 31/12/2004	<b>continu</b> (1 relève du piège tous les 3,5 jours)	Nombre, taille et stade
Stock	Pêche électrique	Intégralité du bassin versant	tous les mois de Septembre des années 1995 à 2004	<b>saisonnier</b> (15 jours avec 28 stations échantillonnées)	Densités, taille et stade
	Filets verveux	Retenues du Pont es Omnes et Bois Joli	tous les mois de Septembre des années 1995 à 2004	<b>saisonnier</b> (15 jours avec 6 stations échantillonnées)	CPUE, taille et stade
Dévalaison	Piège de dévalaison	Barrage du Pont es Omnes	du 01/01/97 au 31/12/2004	<b>continu</b> (1 relève du piège tous les 2,5 jours)	Nombre, taille et stade

### **3.5. Autres méthodologies ou suivis**

Nous ne présenterons pas ici l'ensemble des suivis réalisés ou méthodes employées au cours de cette étude. Ils seront détaillés le cas échéant dans chacun des chapitre I à IV. Notons néanmoins que de nombreuses méthodes originales ont été utilisées. Par exemple, un marquage de masse des anguilles recrutées à la calcéine selon le protocole d'Alcobendas *et coll.* (1991) a été réalisé afin d'analyser les processus de colonisation dans le bassin versant (cf. partie I.2.). Des clés taille-age ont été réalisées par otolithométrie (Mounaix, 1992) pour suivre les classes d'ages dans le temps et estimer des valeurs de mortalité (cf. partie IV.1.2.). Un marquage individuel par PIT-tags (Passive Integrated Transponder) des anguilles argentées du Stock a été réalisé dans le but de mieux comprendre les relations Stock/Dévalaison (cf. parties II.2.2 et IV.1.). Des Systèmes d'Information Géographique (SIG) ont été développés sur les bassins versants du Frémur et de l'Oir (Gabriel, 2004).

# Chapitre I

# Recrutement fluvial

---

## **I.1. Quantification et déterminisme environnemental du recrutement fluvial annuel d'anguilles européennes *Anguilla anguilla* L. dans le bassin versant du Frémur.**

Cette partie est présentée sous la forme d'un article en cours de rédaction.

### Résumé.

La connaissance du nombre d'anguilles qui colonise les eaux douces (ou **recrutement fluvial**) et sa variabilité interannuelle associée sont un élément clé pour l'analyse de la dynamique continentale d'une sous population d'anguilles. Dans cette étude, nous examinons l'influence des facteurs environnementaux (principalement le débit) sur la variabilité interannuelle du recrutement fluvial dans le bassin versant du Frémur. Un suivi des captures a été réalisé au niveau de deux passes-pièges, situées à 4,5 km (Pont es Omnes) et 6 km (Bois Joli) de la limite tidale respectivement, pendant 8 années consécutives (de 1997 à 2004). Dans les deux passe-pièges, les nombres totaux annuels d'anguilles capturées variaient entre 381 et 26765 individus et les captures maximales étaient observées en Mai-Juin. Au niveau de chaque passe-piège, une relation linéaire positive significative entre les débits moyens du mois qui précèdent l'intensité mensuelle maximale des captures et les effectifs totaux annuels d'anguilles capturées a été observée. Ces relations expliquent 73,1% ( $P = 0,004$ ) et 89,0% ( $P = 0,000$ ) de la variabilité interannuelle du recrutement des anguilles capturées au Pont es Omnes et au Bois Joli respectivement. Une augmentation significative des débits au début du pic de migration inciteraient donc une proportion plus importantes d'anguilles présentes dans l'estuaire ou les parties aval du bassin versant à amorcer la colonisation dulçaquicole du bassin versant. Le rôle physico-chimique du débit (chémoattraction, indice de la capacité d'accueil, etc.) à un moment clé (au début) de la colonisation dulçaquicole des anguilles est discuté. Nous concluons que le recrutement fluvial dans le bassin versant du Frémur est principalement déterminé par les facteurs environnementaux.

## Introduction

Le recrutement, qui correspond à l'arrivée de nouveaux individus issus de la reproduction dans une population, est une question centrale dans la biologie et la dynamique des populations des poissons (Fogarty *et al.*, 1991). Le recrutement et sa variabilité associée, influencent non seulement la taille de la population, mais également sa structure, sa stabilité et sa composition génétique (Cargnelli & Gross, 1996). Pour les espèces catadromes telles que l'anguille européenne *Anguilla anguilla* L., élucider les facteurs qui déterminent les variations interannuelles du recrutement est essentiel pour l'analyse de la dynamique continentale d'une population. En effet, l'abondance des jeunes anguilles dans un cours d'eau est reliée positivement à l'abondance, un certain nombre d'années plus tard, des anguilles jaunes et argentées en dévalaison (Parsons *et al.*, 1977 ; Vollestad & Jonsson, 1988 ; Casselman *et al.*, 1997).

A la fin de leur migration océanique, les leptocéphales se métamorphosent en civelles transparentes et franchissent passivement les milieux estuariens à l'aide des mouvements de la marée dynamique (McCleave & Kleckner, 1982 ; Gascuel, 1986 ; De Casamajor, 1998). Une phase de transition survient ensuite au cours de laquelle les civelles s'adaptent à l'eau douce (Ciccoti *et al.*, 1993 ; Birrel *et al.*, 2000), commencent à se nourrir (Bardonnet & Riera, 2005) deviennent de jeunes anguilles pigmentées (Elie *et al.*, 1982). La durée de cette phase de transition varie entre quelques jours et quelques semaines essentiellement en fonction de la température et de la salinité (Edeline & Elie, 2004 ; Briand *et al.*, 2005a). Si certaines civelles peuvent rester dans les zones côtières et estuaires et accomplir l'intégralité de leur cycle biologique jusqu'au stade argenté dans ce milieu (Tzeng *et al.*, 2000), d'autres migrent activement à contre courant en eau douce dès la première année ou les années suivantes en tant que juvéniles (Edeline *et al.*, 2005). Des anguilles jaunes plus âgées peuvent également migrer vers l'amont à des tailles pour lesquelles la différenciation sexuelle débute (White & Knights, 1997a,b). L'ensemble des individus de cohortes différentes qui franchissent activement chaque année la limite tidale et amorcent la colonisation des habitats dulçaquicoles constitue le recrutement fluvial. La tendance à migrer en eau douce après le stade civelle varie grandement entre les individus et avec le temps (Naismith & Knights, 1988 ; White & Knights, 1997a,b) et tous les stades d'anguilles peuvent montrer des comportements rhéotaxiques (Ibbotson *et al.*, 2002 ; Feunteun *et al.*, 2003). De nombreux suivis de passe-pièges ont cependant montré que la majorité des anguilles en migration de montée présentent

une taille < 300 mm (Naismith & Knights, 1988 ; White & Knights, 1997a,b ; Feunteun *et al.*, 2003).

Le nombre d'anguilles qui colonise chaque année les eaux douces est très variable (Feunteun *et al.*, 2003) et probablement lié à des interactions entre des facteurs densité-dépendants (nombre de civelles dans l'estuaire et d'anguilles plus âgées dans les zones aval des rivières) et densité-indépendants (variables environnementales). Naismith & Knights (1988) suggèrent que les conditions environnementales qui influencent la transition eau saumâtre/eau douce des jeunes anguilles, plutôt que le nombre total de civelles dans l'estuaire, pourrait être à l'origine des différences annuelles de recrutement fluvial. Sur la façade atlantique du Nord Ouest de la France, le recrutement estuarien qui comprend essentiellement des civelles a lieu entre Janvier et Avril (Desaunay *et al.*, 1993 ; Elie & Rochard, 1994). C'est donc au cours de cette période que les variables environnementales sont susceptibles de stimuler la transition eau saumâtre/eau douce et le départ de la colonisation des eaux douces.

Dans cette étude, nous examinons l'influence de l'évolution des facteurs environnementaux au cours de la période de transition sur la variation interannuelle du recrutement fluvial d'une population d'anguilles d'un bassin versant côtier de l'Ouest de la France, le Frémur. L'analyse d'une série chronologique de 8 années de captures (1997 à 2004) et variables environnementales associées souligne l'importance des conditions environnementales au début du pic de migration pour déterminer la variabilité interannuelle du recrutement fluvial.

## **Matériels et méthodes**

### **Site d'étude**

Le Frémur est un petit bassin versant côtier breton (France) qui se jette dans la Manche près de Saint Malo (Figure 1). La superficie de son bassin versant est d'environ 60 km<sup>2</sup> pour un linéaire de cours d'eau de 46 km, dont 17 km pour le cours principal. Sa pente moyenne est 0,6% (min=0,1% et max=2%). La limite tidale se situe au moulin de Roche Good (Figure 1). Deux barrages majeurs (Pont es Omnes et Bois Joli) étaient infranchissables par les anguilles jusqu'à leur aménagement de passes-pièges à anguilles. Le barrage du Pont es Omnes situé à 4,5 km de la limite tidale est un obstacle d'une hauteur de 4-5 mètres qui crée un étang de 4 à 5 ha actuellement utilisé pour l'alimentation en eau potable. Le barrage du Bois Joli, situé à 6 km de la limite tidale, est un barrage de 14 mètres de hauteur qui offre une capacité de

stockage d'eau potable de  $3 \times 10^6 \text{ m}^3$  sur une superficie de 59 ha (Feunteun *et al.*, 1998 ; 2000).

### **Systèmes de piégeage et captures**

Des passe-pièges ont été installées au niveau des deux barrages en 1996. Elles permettent de capturer les individus en migration de montaison lors de leur transit par les passes spécifiques aux anguilles (Legault, 1992). Elles sont constituées de rampes pourvues de substrat de reptation type "brosse", spécifiques à l'anguille. Les anguilles empruntent les rampes pour être piégées dans un vivier de stockage. Pour les deux passe-pièges, des prises d'eau sur la canalisation du débit réservé assure le fonctionnement du dispositif. Une partie de l'eau est orientée vers la rampe de progression et le vivier de stockage, un autre assure un débit d'attrait au pied de la rampe. Les deux passe-pièges fonctionnent en continu.

La période d'étude démarre le 1<sup>er</sup> Janvier 1997 et se termine le 31 Décembre 2004. Sur l'ensemble de cette période, les pièges sont visités en moyenne tous les  $2,5 \pm 1,5$  jours pour la passe-piège du Pont es Omnes et tous les  $3,5 \pm 3,1$  jours pour le Bois Joli et tous les jours pendant les pics de migrations.

Lors de chaque séance de piégeage, toutes les anguilles capturées sont anesthésiées au phenoxy-ethanol et leurs tailles mesurées au millimètre près. Quand les captures sont importantes ( $>2 \text{ kg}$ ), des échantillonnages sont réalisés pour les anguilles  $\leq 200 \text{ mm}$  de manière à reconstituer les nombres totaux et tailles des anguilles capturées. Ces échantillonnages représentent 9% et 11% des séances de piégeage aux barrages du Pont es Omnes et du Bois Joli respectivement. Les anguilles  $> 200 \text{ mm}$  sont toujours dénombrées et mesurées individuellement. Les anguilles sont remises à l'eau à l'amont des deux barrages. Selon des critères externes, les plus petites anguilles capturées sont des anguillettes, i.e. jeunes anguilles pigmentées, qui correspondent au stade VII de la classification d'Elie *et al.* (1982). Aucune civelle (stade de pigmentation  $< \text{VII}$ ) n'a été capturée dans les deux passe-pièges.

### **Données environnementales et analyses**

Une analyse préliminaire de l'influence des variables environnementales (température, pression atmosphérique, phases lunaires, etc.) sur la dynamique migratoire des recrues fluviales nous a amené à nous focaliser sur le débit qui présentait les plus grandes variabilités interannuelles entre les mois de Janvier et Avril, i.e. les mois au cours desquels le nombre de

civelles qui arrivent en estuaire est le plus important (Desaunay *et al.*, 1993; Elie & Rochard, 1994). Les données journalières de débit ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ), enregistrées quotidiennement au niveau d'une station de jaugeage située à l'amont du barrage du Bois Joli (Figure 1), sont disponibles sur l'ensemble de la période d'étude (de Janvier 1997 à Décembre 2004). Un examen des relations entre le recrutement fluvial (nombre annuel d'anguilles capturées) observé au niveau des deux passe-pièges comme variable dépendante *versus* la variable indépendante de débit moyen de la rivière du mois qui précède les captures mensuelles les plus importantes a été réalisé. Ce mois, qui varie entre avril et juin dans les deux passe-pièges, correspond à la fin de l'arrivée massive des civelles dans l'estuaire du Frémur et intègre la transition eau saumâtre/eau douce ainsi que le début de la colonisation des eaux douces. Des régressions linéaires simples ont été utilisées pour tester ces relations.

## Résultats

### Captures totales

Entre Janvier 1997 et Décembre 2004, 151879 captures d'anguilles ont été effectuées (79160 et 72719 anguilles dans les passe-pièges du Pont es Omnes et du Bois Joli respectivement ; Tableau 1). Le nombre total moyen annuel d'anguilles capturées aux barrages du Pont es Omnes ( $9895 \pm 7800$  anguilles) et du Bois Joli ( $9090 \pm 8487$  anguilles) n'est pas significativement différent (Anova:  $F_{(1,14)}$ ;  $p = 0,85$ ) sur l'ensemble de la période d'étude. Le nombre total annuel d'anguilles capturées varient entre 381 et 26765 anguilles dans les deux sites (Tableau 1). Cette variabilité interannuelle des captures apparaît plus importante au site du Bois Joli (coefficient de variation c.v. = 93,4%) qu'au Pont es Omnes (c.v. = 78,8%). Au Pont es Omnes, les captures maximum sont réalisées en 1998 et diminuent jusqu'en 2003 avec une pente de  $-34 \pm 17\%$  (Pearson  $r = -0,974$  ;  $p = 0,001$ ) pour finalement remonter en 2004.

### Variabilité des captures cumulées

Les captures annuelles cumulées d'anguilles effectuées dans les pièges sont présentées dans la Figure 2. Ces captures sont caractérisées par une succession de 3 périodes principales : une période de faible capture à la fin de l'hiver/début du printemps, puis une période d'intense activité et enfin une chute graduelle des captures à la fin de l'été/début de l'automne. Ces périodes varient d'années en années pour un même site et entre les deux sites (Figure 2). Au Pont es Omnes, le pic de migration débute significativement au mois de Mars (6,57%) et Avril (17,25%). Le mois de Mai correspond en moyenne à 57% des captures mensuelles

totales sur l'ensemble de la période d'étude. C'est au mois d'Août qu'on observe une importante chute des captures. Au Bois Joli, les tendances sont similaires avec cependant un décalage d'un mois. C'est en effet au mois de Juin que 58,3% des captures sont réalisées. Cependant, il existe une variabilité des périodes de migration comme en témoigne les écart-types importants et les départs des pics de migration qui peuvent débuter entre Février et Mai pour le Pont es Omnes et Mars et Juillet au Bois Joli (Figure 2).

### **Caractéristiques des anguilles migrantes**

Les tailles des anguilles capturées varient entre 52 mm et 560 mm au Pont es Omnes et 52 mm et 1087 mm au Bois Joli. En fonction des années, les tailles modales varient entre 120 et 150 mm et 100 et 130 mm au Pont es Omnes et au Bois Joli respectivement (Figure 3). Chaque année, les structures de taille des anguilles capturées au Pont es Omnes sont significativement différentes de celles du Bois Joli (Kolmogorov-Smirnov,  $p < 0,01$ ). Toutefois, les anguilles  $\leq 180$  mm représentent 95,0% et 98,5% des captures totales entre Janvier 1997 et Décembre 2004 dans les sites du Pont es Omnes et du Bois Joli respectivement.

### **Influence du débit sur les effectifs recrutés**

Dans les deux passe-pièges, les recrutements annuels observés ont été reliés aux valeurs moyennes de débit du mois qui précède l'intensité mensuelle maximale des captures sur l'ensemble de la période d'étude. Les variations des valeurs moyennes des débits du Frémur expliquent 73,1% ( $P = 0,004$ ) et 89,0% ( $P = 0,000$ ) de la variabilité interannuelle du recrutement des anguilles capturées au Pont es Omnes et au Bois Joli respectivement (Figure 4).

### **Discussion**

L'analyse des fréquences des classes de taille des anguilles capturées dans les passe-pièges du Pont es Omnes et du Bois Joli montre que la quasi-totalité ( $> 95\%$ ) des anguilles impliquées dans le recrutement fluvial présentent des tailles inférieures à 180 mm, qui appartiennent principalement aux classes d'âge continentale douce  $0^+$  et  $1^+$  (B. Mounaix, données non publiées). Ce résultat confirme que les anguilles recrutées chaque année dans la partie aval continentale du bassin versant du Frémur sont des civelles qui ont récemment effectué leur transition estuaire/eau douce et commencées à se pigmenter, mais également par des anguilles

plus âgées présentes dans l'estuaire ou les parties aval du Frémur qui ont attendu une année avant de migrer vers l'amont. Chaque année, les structures de taille des anguilles capturées au Pont es Omnes sont significativement différentes de celles du Bois Joli (Kolmogorov-Smirnov,  $P < 0,001$ ), avec des tailles modales plus importantes au Pont es Omnes qu'au Bois Joli (Figure 3). Un problème d'efficacité de la passe-piège du Pont es Omnes vis-à-vis des plus petites anguilles (des anguilles peuvent escalader la paroi du barrage sans passer par la passe-piège; A. Acou, obs. pers.) et/ou des comportements migratoires taille-dépendants sont probablement à l'origine de ces résultats. Les résultats issus d'un programme de marquage/recapture à la calcéine dont l'objectif est de d'analyser la dynamique migratoire d'une cohorte d'anguilles d'ages 0 et 1 entre les deux barrages, devraient permettre de tester ces deux hypothèses (cf. partie I.2.).

Les passe-pièges sont des méthodes de piégeage qui fournissent de bonnes estimations du nombre relatif d'anguilles migrantes et des échantillons représentatifs des évolutions interannuelles (Legault, 1994 ; White & Knights, 1997a,b ; Naismith & Knights, 1988). Cette étude a permis de préciser les caractéristiques du recrutement fluvial. Les anguilles sont recrutées sur une période de 9 mois qui s'étend de Février à Octobre au cours des 8 années de suivi de 1997 à 2004. Les pics de recrutement ont généralement lieu à la fin du printemps/début de l'été dans les deux passe-pièges (mars à juillet) mais une variabilité interannuelle importante existe comme dans d'autres bassins versants (Naismith & Knights, 1988). Au Pont es Omnes, une tendance à la diminution des captures est observée entre 1998 et 2003 avec une baisse significative de -34% des captures sur cette période. Cependant, une augmentation nette du nombre d'anguilles recrutées en 2004 (équivalent à 5 fois les captures réalisées au Pont es Omnes en 2003) est observée. Cette tendance ne va pas dans le sens de la diminution globale du recrutement estuarien de civelles observée depuis une vingtaine d'années à travers l'Europe (Moriarty & Dekker, 1997). Ce résultat suggère qu'il n'existe pas de relation linéaire entre recrutements estuarien et fluvial ou que des facteurs environnementaux peuvent influencer la migration anadrome des jeunes anguilles.

L'influence des facteurs environnementaux (débit et température notamment) sur le départ de la migration des jeunes anguilles a largement été analysée dans la littérature. Cependant, ces études analysent l'influence à une échelle de temps courte, qui varie entre 1 jour et une semaine, les facteurs environnementaux sur les captures journalières (White & Knights, 1997a,b ; Jessop, 2003). Le débit a généralement une influence fortement négative sur le

départ de la migration de montée (Sloane, 1984 ; Martin, 1995 ; Jessop, 2003), avec une augmentation de la vitesse du courant qui limite la capacité des anguilles à migrer vers l'amont comme cela a été montré expérimentalement (Sorensen, 1951 ; McCleave, 1980 ; Barbin & Krueger, 1994). Cependant, des relations claires sont difficiles à trouver parce qu'ils agissent différemment en fonction des stades d'anguilles, de la saison (Martin, 1995) et des conditions climatiques et hydrauliques locales (White & Knights, 1997a,b). Dans cette étude, l'intensité du débit influence positivement le nombre annuel d'anguilles migrantes capturées dans les deux passe-pièges. Au niveau de la passe du Pont es Omnes, les valeurs moyennes mensuelles des débits utilisées dans l'analyse correspondent aux mois de Mai à Juin en fonction des années, alors même que la migration a débuté dans la zone tidale. Ainsi, des débits importants au cours d'une fenêtre temporelle donnée inciteraient une proportion plus importante d'anguilles présentes dans l'estuaire ou les parties aval du bassin versant à amorcer la colonisation dulçaquicole du bassin versant. Il est probable que l'intensité du débit renseigne sur la surface en eau disponible et l'état du corridor migratoire. En effet, le régime hydraulique est lié à la taille du bassin versant mais également à son degré d'accessibilité. Sorensen (1986) en s'intéressant à l'origine des composés qui attirent les civelles en eau douce pour l'anguille américaine *A. rostrata*, a montré que les jeunes anguilles sont attirées par un bouquet d'odeurs, et plus particulièrement par des microorganismes responsables de la décomposition des matières dissoutes ou en suspension composant le maillon élémentaire de la chaîne alimentaire. Par conséquent, une augmentation du débit et de l'odeur associée (Briand *et al.*, 2002), peut probablement être un indice de la capacité d'accueil du milieu pour les anguilles migrantes (Sorensen, 1986).

Le sens écologique de la migration des juvéniles anguillidés reste encore à explorer et de nombreuses questions restent sans réponses. Est-ce que les caractéristiques de cette migration, qui est saisonnière et très variable en fonction des années, et qui implique seulement une partie de la population, reflète des réponses liées à des déterminants densité-dépendants ou -indépendants ? Et quelle est leur part respective ? Cette question est d'autant plus justifiée que des études récentes ont montré l'existence "d'anguilles de mer" qui n'entrent jamais dans les eaux douces (Tsukamoto & Arai, 2001). Elles suggèrent donc de s'intéresser aux facteurs qui influencent les décisions des civelles et jeunes anguilles pigmentées à migrer dans les habitats dulçaquicoles ou bien de rester dans les environnements marins ou estuariens sans jamais entrer en eau douce. Dans cette étude, le recrutement estuarien, i.e. le nombre de civelles qui arrivent annuellement dans l'estuaire du Frémur, et son évolution dans le temps ne

sont pas connus. Cependant, des échantillonnages réguliers de la population d'anguilles du Frémur réalisés depuis 1996 sur l'ensemble du bassin versant du Frémur nous permette de le caractériser quantitativement. En effet, les densités moyennes estimées sur l'ensemble du bassin versant entre 1996 et 2004 sont très élevées ( $39 \pm 6$  ind.100 m<sup>-2</sup>) et comptent parmi les plus importantes d'Europe (Acou *et al.*, sous presse ; Feunteun *et al.*, 1998 ; 2003). Dans les parties aval du Frémur où les anguilles < 150 mm prédominent (Laffaille *et al.*, 2003), les densités peuvent atteindre ponctuellement des valeurs de  $185 \pm 278$  ind.100 m<sup>-2</sup>. Tous ces éléments suggèrent que le recrutement estuarien est important relativement aux habitats disponibles. La localisation géographique favorable de l'estuaire du Frémur par rapport à l'arrivée des leptocéphales et des civelles, l'absence de pêcheries civelières sont probablement à l'origine de cette situation (Feunteun *et al.*, 2000). Ces résultats tendent à montrer que dans le cas du Frémur, le recrutement fluvial est beaucoup plus dépendant de la variabilité environnementale et plus particulièrement du débit observé au début du pic de migration que du nombre de civelles et d'anguillettes présentes dans l'estuaire ou dans les parties aval du bassin versant.

## **Bibliographie**

Voir la partie « Bibliographie générale ».

## Légendes des tableaux

**Tableau 1.** Captures totales d'anguilles recrutées ( $N_{tot}$ ), mois correspondant à l'intensité maximale des captures ( $M_{max}$ ) et débits ( $Q$  en  $m^3 \cdot s^{-1}$ ) moyens mensuels observés le mois précédant  $M_{max}$ . Pour chaque site, les  $N_{tot}$  annuelles relatives aux captures réalisées sur l'ensemble de la période d'étude 1997-2004 (en %) sont figurées entre parenthèses.

## Légendes des figures

**Figure 1.** Localisation et caractéristiques du bassin versant du Frémur (long.  $2^{\circ}07'W$ , lat  $48^{\circ}35'N$ ). I : passe piège du Pont es Omnes (4,5 km de la limite tidale), II : passe piège du Bois Joli (6 km de la limite tidale). L'étoile représente la limite tidale. Le cercle avec la croix situe la station de jaugeage de la Crochais.

**Figure 2.** Captures cumulées moyennes mensuelles d'anguilles dans la passe-piège du Pont es Omnes (a) et du Bois Joli (b). La moyenne mensuelle et écart-type associé sont présentés. Les valeurs min et max correspondant aux pics de migrations les plus précoces et tardifs sont présentés.

**Figure 3.** Fréquence des classes de taille (intervalle de 10 mm) des jeunes anguilles capturées chaque année dans les passe-pièges du Pont es Omnes et du Bois Joli. La probabilité associée au test de Kolmogorov-Smirnov est mentionnée ; *ns*: non significatif ; \* =  $P < 0,05$  ; \*\* =  $P < 0,01$  ; \*\*\* =  $P < 0,001$ .

**Figure 4.** Relation linéaire positive entre (A) recrutement annuel du Pont es Omnes ( $R_{cp}$ , ind.) *versus* débit ( $Q$ ,  $m^3 \cdot s^{-1}$ ) moyen du Frémur du mois précédent la capture mensuelle maximum de chaque année (régression linéaire :  $R_{cp} = 28357 \times Q + 1117$  ;  $N = 8$  ;  $R^2_{ajusté} = 0,73$  ;  $P = 0,004$ ) et (B) recrutement annuel du Bois Joli ( $R_{cb}$ , ind.) *versus* débit ( $Q$ ,  $m^3 \cdot s^{-1}$ ) moyens du Frémur du mois précédent la capture mensuelle maximum de chaque année (régression linéaire:  $R_{cb} = 37707 \times Q + 762$  ;  $N = 7$  ;  $R^2_{ajusté} = 0,89$ ).

Tableau 1.

Années	Pont es Omnes			Bois Joli		
	$N_{\text{tot}}$	$M_{\text{max}}$	$Q \text{ (m}^3 \cdot \text{s}^{-1}\text{)}$	$N_{\text{tot}}$	$M_{\text{max}}$	$Q \text{ (m}^3 \cdot \text{s}^{-1}\text{)}$
1997	2049 (2,6)	Juin	0,057	3454 (4,7)	Juin	0,057
1998	21825 (27,6)	Mai	0,677	26765 (36,8)	Mai	0,677
1999	19697 (24,9)	Mai	0,477	5995 <sup>1</sup> (8,2)	Juin	0,203
2000	13876 (17,5)	Mai	0,516	7965 (11,0)	Juin	0,297
2001	6037 (7,6)	Mai	0,422	13578 (18,7)	Juin	0,332
2002	3689 (4,7)	Juin	0,063	2457 (3,4)	Juin	0,063
2003	2371 (3,0)	Mai	0,098	381 (0,5)	Juillet	0,034
2004	9616 (12,1)	Mai	0,168	12124 (16,7)	Mai	0,168

<sup>1</sup> Suite à des dysfonctionnements de la passe-piège, les captures de l'année 1999 sont partielles.

Figure 1.

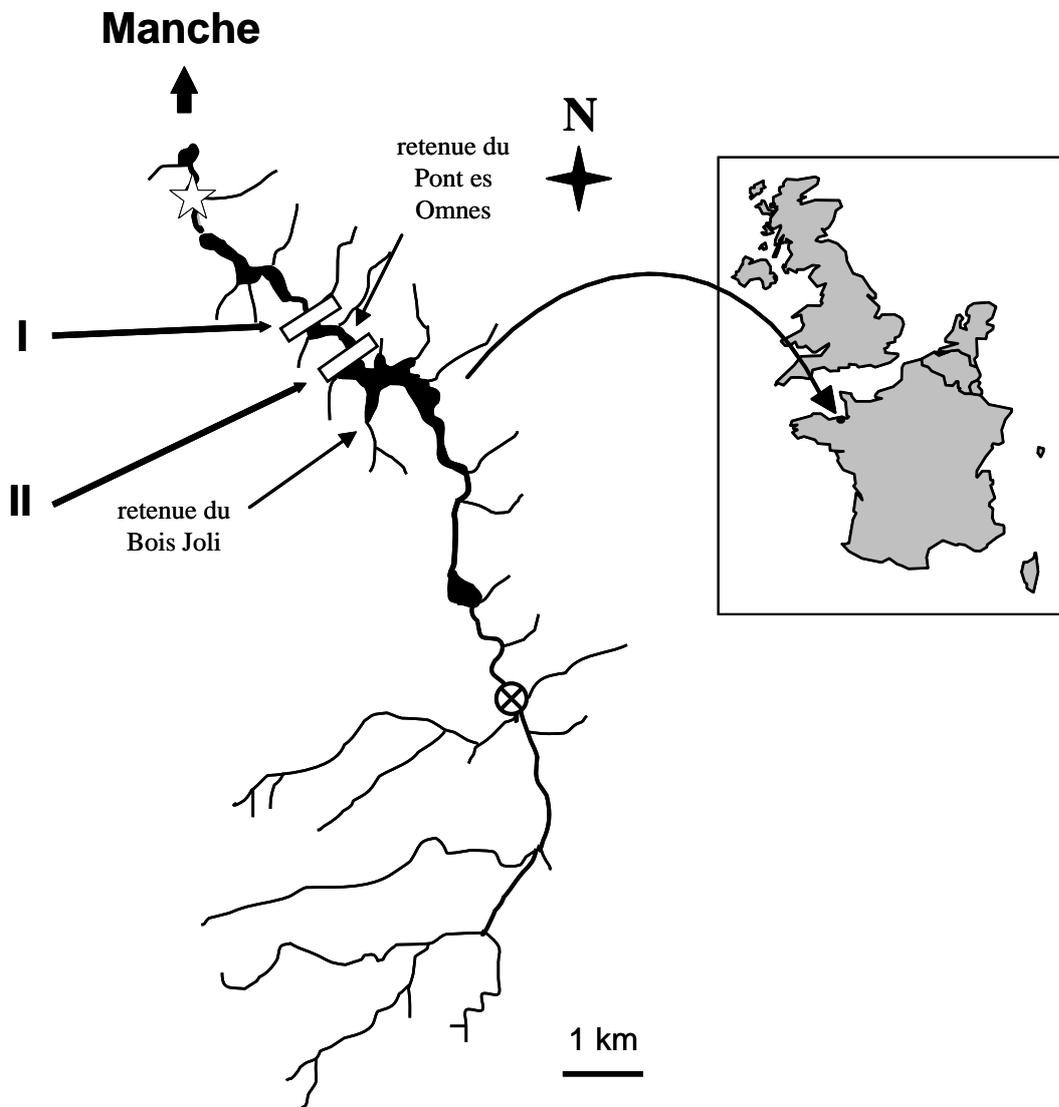


Figure 2.

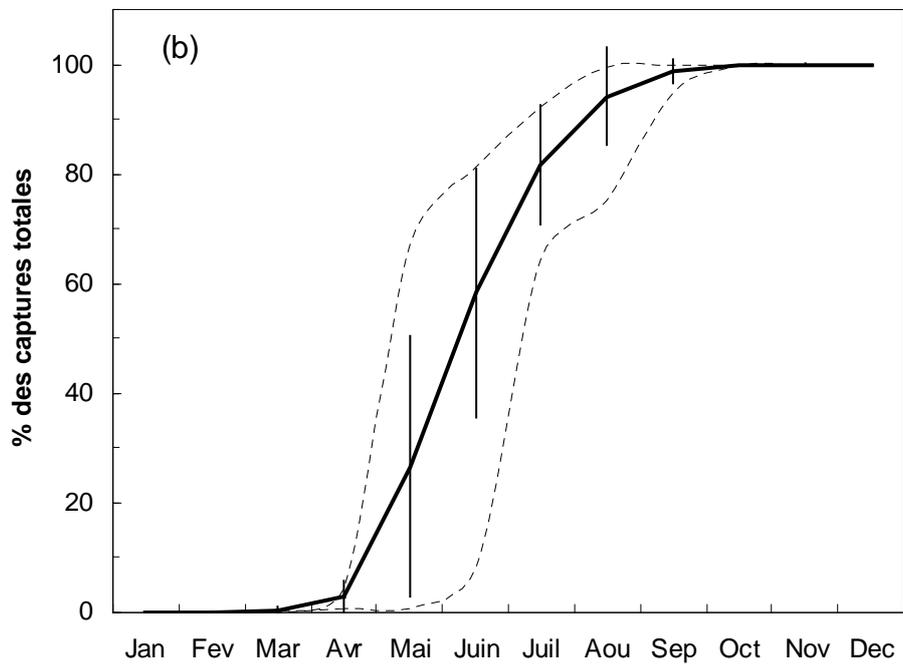
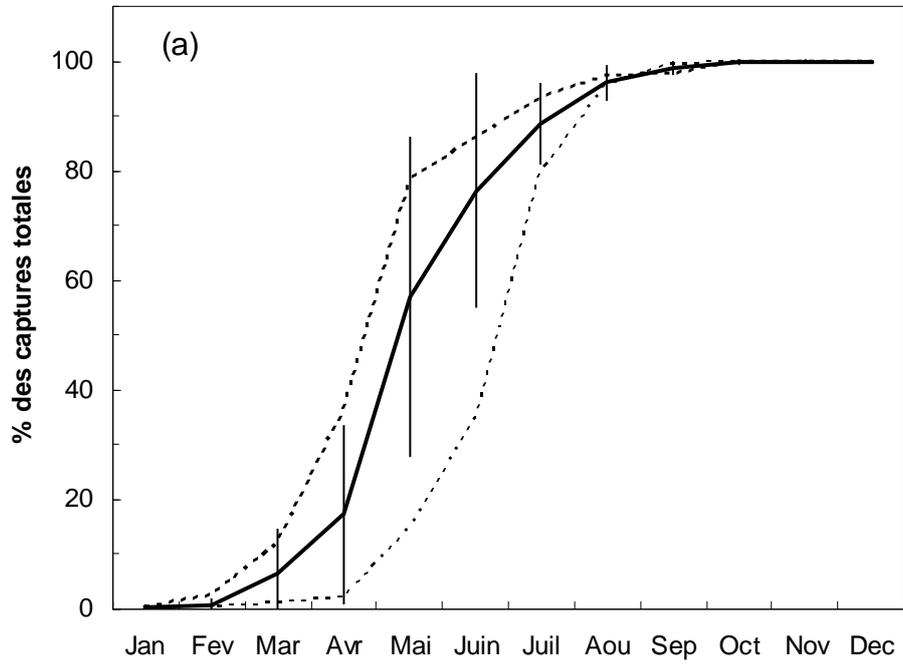


Figure 3.

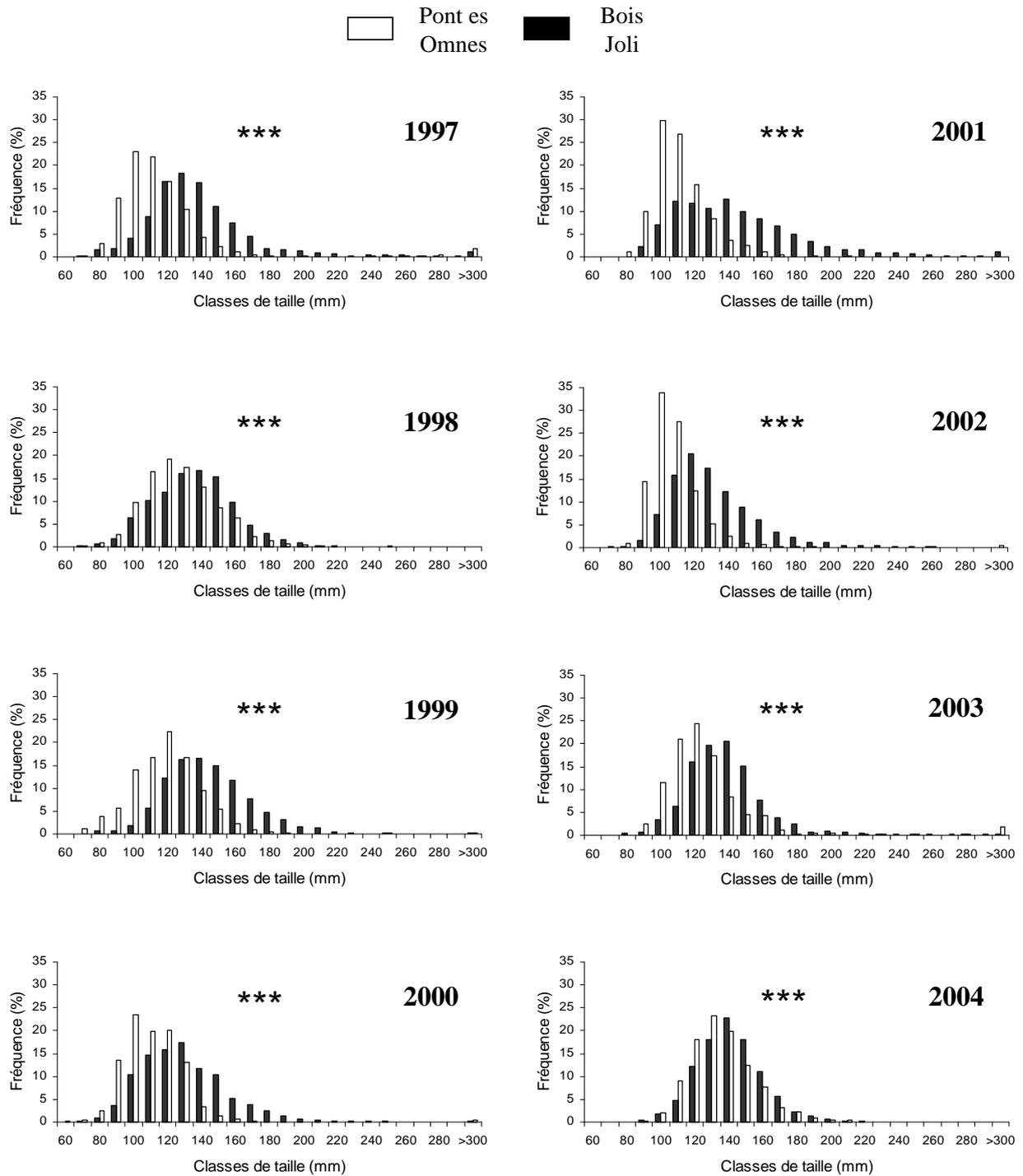
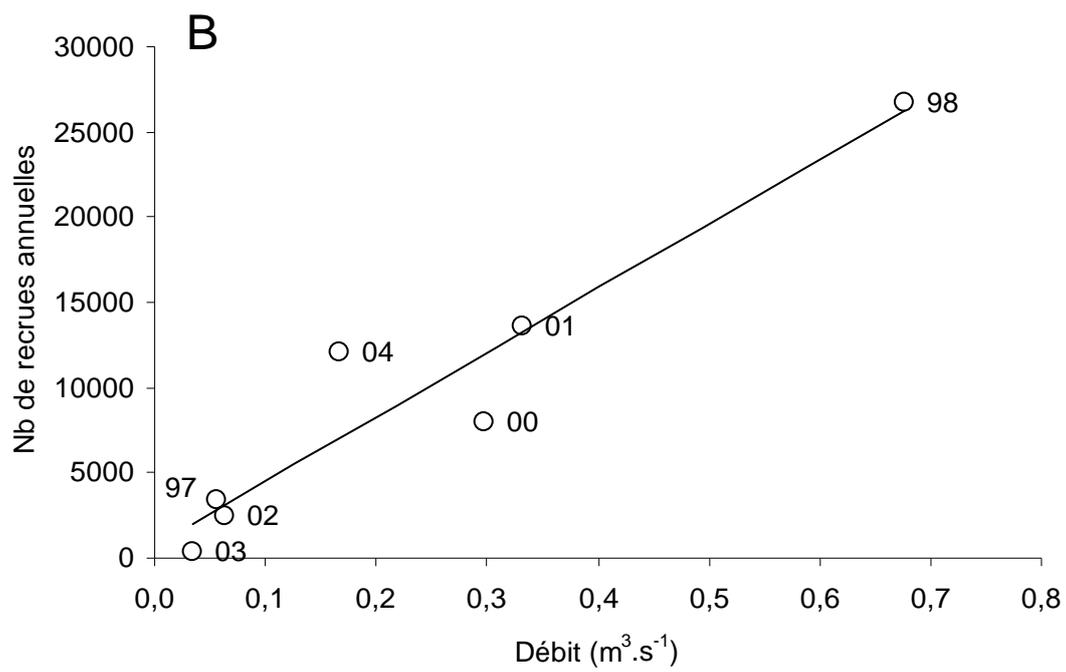
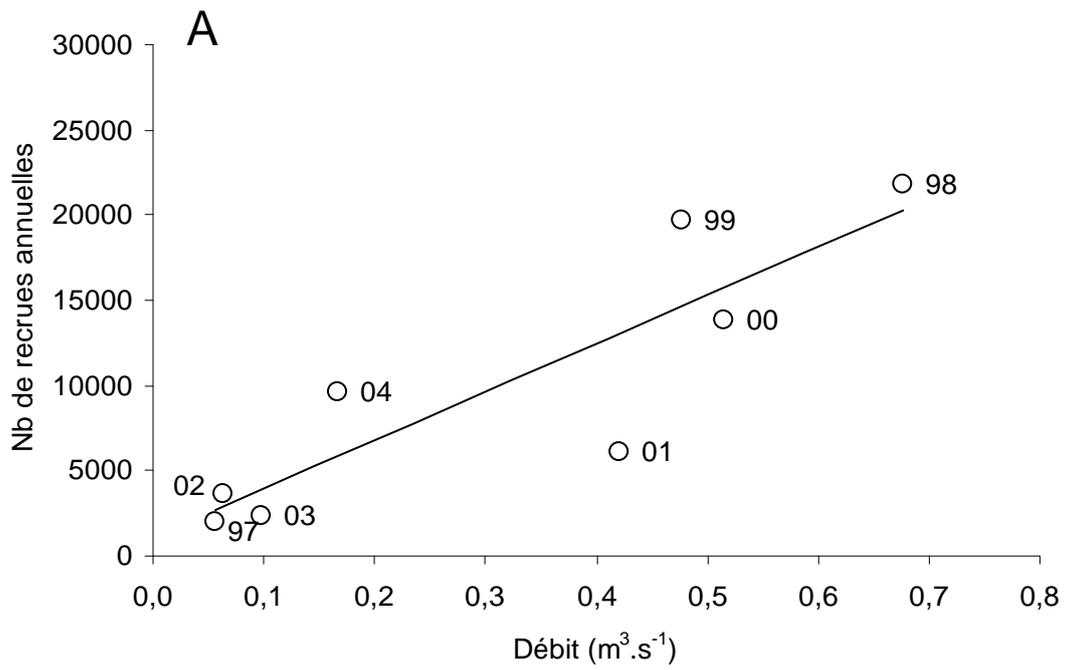


Figure 4.



## **I.2. Dynamique spatio-temporelle de la colonisation des juvéniles d'anguilles européennes *Anguilla anguilla* dans la partie aval d'un bassin versant côtier, le Frémur.**

Cette partie est présentée sous la forme d'un article en cours de rédaction.

### Résumé.

L'objectif de cette étude est d'analyser la progression des flux d'anguilles pigmentées (**Recrutement**) qui débute la colonisation d'un bassin versant côtier de l'Ouest de la France. Deux barrages majeurs distants d'un kilomètre et situés à l'aval du bassin versant ont été aménagés de passes-pièges à anguilles. Les captures annuelles réalisées dans les deux passes-pièges sur une période de 8 années (de 1997 à 2004) ont permis de caractériser les intensités (nombres) et les caractéristiques (fréquence de tailles) des flux migrants (majoritairement des anguilles pigmentées d'âge 0<sup>+</sup>). Les différentes modalités comportementales impliquées dans les processus de colonisation (migrations immédiate, différée ou sédentarisation) ont été quantifiées à l'aide du marquage de masse d'une cohorte entière (0<sup>+</sup> de l'année 1998) et des recaptures dans le cours d'eau pendant 3 années (1998 à 2000). L'hypothèse d'une variabilité interannuelle de ces modalités comportementales, basée sur les estimations obtenues par l'expérience de marquage/recapture, est testée.

## Introduction

Les processus de dispersion des juvéniles sont des phénomènes écologiques fondamentaux influençant fortement le fonctionnement des populations et conditionnant la fitness des individus (Clobert *et al.*, 2001). Cependant, ces processus sont dépendants des histoires de vie de l'espèce. Dans le cas de certaines espèces de poissons thalassotoques telle que l'anguille européenne *Anguilla anguilla* L., la dispersion des juvéniles se déroule en deux phases : une phase passive marine et estuarienne pour les stades leptocephale et civelle transparente suivie d'une phase active continentale et dulçaquicole qui peut démarrer dès le stade anguillette (i.e. anguilles pigmentées d'âge 0<sup>+</sup> correspondant au stade VII selon la classification de Elie *et al.*, 1982).

La dispersion des civelles est la phase la mieux connue chez cette espèce. Elles amorcent en effet la colonisation des systèmes continentaux en franchissant les estuaires à l'aide des mouvements de la marée dynamique (Gascuel, 1986 ; McCleave & Wipperlhauser, 1987 ; Lambert, 2005). Dans les milieux continentaux qui ne sont plus sous influence tidale, la dispersion des anguilles pigmentées est probablement le résultat d'interactions complexes entre leur capacité de nage et d'escalade (Legault, 1992), les caractéristiques locales de la rivière (taille, intégrité du *continuum* spatial et qualité d'habitat), les conditions environnementales (White & Knights, 1997b) et des phénomènes densité-dépendants (Feunteun *et al.*, 2003). L'ensemble de ces paramètres conditionnent le nombre d'individus migrants ainsi que les patrons de colonisation comme la vitesse ou la distance parcourue.

Ibbotson *et al.* (2002) ont émis l'hypothèse que la colonisation des eaux douces par les anguilles résulte d'une dispersion âge-dépendante en 2 phases. Une dispersion initiale rapide des plus jeunes anguilles pigmentées ( $\leq 4$  ans) serait en effet suivie d'une dispersion plus faible pour les individus plus âgés ( $> 4$  ans). Les patrons de migration d'*A. anguilla* observés au niveau des passes-pièges décrits dans de nombreuses études (Moriarty, 1986 ; Naismith & Knights, 1988 ; Vollestad & Jonsson, 1988 ; Legault, 1994 ; White & Knights, 1997a,b) abondent en ce sens. Elles montrent généralement que les anguilles qui migrent vers l'amont sont majoritairement des jeunes anguilles, avec toujours une proportion d'anguilles plus vieilles, et que cette proportion augmente avec la distance à la mer (Ibbotson *et al.*, 2002). Dans une récente étude basée sur des données de capture de quatre hydrosystèmes français,

Feunteun *et al.* (2003) proposent un cadre théorique pour la dispersion des anguilles européennes. Selon eux, les juvéniles présentent deux types de comportements migratoires : les "pionnières" migrent le plus haut possible vers l'amont quels que soient les paramètres de population et les conditions environnementales alors que les "fondatrices" migrent jusqu'à ce qu'elles trouvent des habitats favorables et libres (i.e. faible densité d'anguilles). Ces deux comportements pourraient être observés alternativement au cours de la vie du même individu en fonction de son âge et des conditions environnementales. L'ensemble de ces comportements permettrait une colonisation des systèmes continentaux qui maximiserait l'utilisation des habitats disponibles pour la population. A notre connaissance, aucune étude n'a quantifié les mouvements de colonisation de ces jeunes anguilles pigmentées ainsi que leur variabilité sur une échelle pluriannuelle.

Les techniques de marquage individuel (e.g., marquage par PIT-tags) ne peuvent être employées pour marquer des jeunes anguilles en raison de leur faible taille et du grand nombre d'individus à marquer simultanément (Nielsen, 1992). Dans ces conditions, les marqueurs chimiques fluorescents tels que l'oxytétracycline, l'alizarine ou la calcéine sont donc privilégiés (Unkenholz *et al.*, 1997 ; Simon & Dörner, 2005). Leur utilisation est en effet relativement aisée et la durée du marquage est longue (plusieurs années) par rapport à d'autres techniques disponibles (Nielsen, 1992) et elles n'entraînent pas de mortalités (e.g., Alcobendas *et al.*, 1991 ; Simon & Dörner, 2005). Ces marquages dit "de masse" sont donc des techniques intéressantes pour analyser la progression spatiale et temporelle d'un flux d'anguilles migrantes.

L'objectif de notre étude est d'analyser la progression des flux d'anguilles pigmentées qui débutent la colonisation d'un bassin versant côtier de l'Ouest de la France. Deux barrages majeurs distants d'un kilomètre et situés à l'aval du bassin versant ont été aménagés de passes-pièges à anguilles. Les captures annuelles réalisées dans les deux passes-pièges sur une période de 8 années (de 1997 à 2004) ont permis de caractériser les intensités (nombres) et les caractéristiques (fréquence de tailles) des flux migrants (majoritairement des anguilles pigmentées d'âge 0<sup>+</sup>). Les différentes modalités comportementales impliquées dans les processus de colonisation (migrations immédiate, différée ou sédentarisation) à la lumière des travaux de Feunteun *et al.* (2003) ont été quantifiées à l'aide du marquage d'une cohorte entière (0<sup>+</sup> de l'année 1998) et de leurs recaptures dans le cours d'eau pendant 3 années. Enfin l'hypothèse d'une variabilité interannuelle de ces modalités est testée.

## Matériels et méthodes

### Site d'étude

Le Frémur est un petit bassin versant côtier breton (France) qui se jette dans la Manche près de Saint Malo (Figure 1). La superficie de son bassin versant est d'environ 60 km<sup>2</sup> pour un linéaire de cours d'eau de 46 km, dont 17 km pour le cours principal. La limite tidale se situe au moulin de Roche Good (Figure 1). Deux obstacles majeurs sont présents à l'aval du bassin versant. Le barrage du Pont es Omnes, situé à 4,5 km de la limite tidale, est un barrage de 4,5 m de hauteur qui crée une retenue d'environ 5 ha actuellement utilisé pour l'alimentation en eau potable (Figure 1). Situé à environ un kilomètre à l'amont, le Bois Joli (6 km de la limite tidale) est un barrage de 14 mètres de hauteur qui offre une capacité de stockage d'eau potable de  $3 \times 10^6$  m<sup>3</sup> sur une superficie de 59 ha (Figure 1). Les retenues du Pont es Omnes et du Bois Joli créées par les deux barrages sont des zones à faible courant ( $< 0,5 \text{ cm.s}^{-1}$ ) et profondeur importante ( $> 2$  mètres), largement dominées par un peuplement piscicole de type lentique.

### Systèmes de piégeage et captures

Des passes-pièges à anguilles ont été aménagées au niveau des barrages du Pont es Omnes et du Bois Joli. Elles sont installées à proximité immédiate de la restitution du débit réservé. Elles sont constituées d'une rampe de progression équipée de substrat type "brosse" (Legault, 1992 ; 1994). Les passes-pièges du Pont es Omnes et du Bois Joli ont été visitées en continu, en moyenne tous les 3 jours, entre Janvier 1997 et Décembre 2004. Chaque anguille a été anesthésiée au MS-222 puis mesurée au millimètre près. Des échantillonnages ont été effectués quand les captures étaient importantes ( $> 1$  kg) de manière à estimer le nombre total d'anguilles capturées. Selon des critères externes, la totalité des anguilles capturées était des anguillettes, i.e. jeunes anguilles pigmentées, qui correspondent au stade VII de la classification d'Elie *et al.* (1982).

Au niveau du barrage du Pont es Omnes (Figure 1), les jeunes anguilles pouvaient franchir la paroi du barrage sans passer par la passe-piège (A. Acou, obs. pers.). Par conséquent, une correction des captures a dû être effectuée pour d'obtenir une estimation fiable des effectifs ayant réellement franchi cet obstacle. A l'inverse, les caractéristiques du barrage du Bois Joli (14 mètres de hauteur et une façade cimentée constamment sèche pendant la période de

migration) rendaient l'escalade du barrage par les anguilles impossible. Par conséquent, les anguilles capturées dans la passe-piège du Bois Joli représentaient la totalité des individus qui avait franchi cet obstacle.

### **Marquage de masse à la calcéine**

Les problèmes méthodologiques évoqués juste avant (représentativité des captures au Pont es Omnes) et le manque de connaissance concernant les comportements de migration précis des jeunes anguilles entre les deux barrages (migrations instantanées, différées ou sédentarisation), nous ont conduit à (i) marquer au printemps 1998 une cohorte entière d'anguilles migrantes au niveau du premier barrage (Pont es Omnes) et (ii) estimer les taux d'anguilles marquées à l'amont (Bois Joli) mais également à l'aval du site de marquage pendant 3 années consécutives (de 1998 à 2000).

#### Protocole de marquage par balnéation

Le marquage de masse a été effectué en 1998 au barrage du Pont es Omnes pendant la saison de migration des anguillettes, i.e. de mars à août (cf. partie I.1.). Toutes les anguilles piégées ont été mesurées puis triées en fonction de leur taille. Seules les anguilles  $\leq 140$  mm (i.e. majoritairement d'âge  $0^+$ , cf. partie IV.1.2.) ont été marquées à la calcéine par "balnéation et choc osmotique", les organes cibles étant les otolithes (voir détails techniques dans Alcobendas *et al.*, 1992). Après le marquage, les anguilles marquées sont conservées dans un vivier jusqu'à ce qu'elles retrouvent leur vigueur, puis relâchées à l'amont du barrage.

La mortalité potentielle causée par le marquage a été testée lors du démarrage de l'étude. Deux lots de 30 individus marqués par balnéation ainsi qu'un lot témoin ont été conservés en aquarium durant quatre semaines sans qu'aucune mortalité n'ait été observée.

#### Prélèvements et recaptures

Les prélèvements d'anguilles ont été réalisés à l'aval et à l'amont du site de marquage du Pont es Omnes en 1998, 1999 et 2000 (Figure 1). A l'amont, les anguilles prélevées sont des anguilles capturées dans la passe-piège du Bois Joli au cours des 3 pics de migration. Les pics de migration étant caractérisés par une forte variabilité temporelle des captures liée aux

conditions environnementales (White & Knights, 1997a,b), nous avons effectué des prélèvements hebdomadaires représentatifs de cette variabilité temporelle. A l'aval, les anguilles ont été échantillonnées et prélevées par pêche électrique avec un appareil 'Héron' (100-500 V et 0,8-10 A) au niveau de deux stations. La première (station A) est située juste en dessous du site de marquage du Pont es Omnes et la seconde (station B) 4 km à l'aval (Figure 1). Ces échantillonnages ont été réalisés pendant la période d'étiage (Septembre) des années 1998, 1999 et 2000. A l'amont comme à l'aval, les gammes de tailles des anguilles prélevées ont été définies en tenant compte de la croissance post-marquage des individus.

### Protocole de préparation et observation des otolithes

#### ✓ Diagnostic du marquage à la calcéine

Les otolithes ont été extraits après section longitudinale du crâne. Le diagnostic de marquage à la calcéine se fait par observation directe des otolithes entiers à l'aide d'un microscope à épifluorescence ( $\lambda$  excitation = 450 nm avec filtre d'excitation (Acriline orange) et  $\lambda$  émission = 612 nm). La marque de calcéine apparaît comme un anneau vert situé à la périphérie de l'otolithe. 9,3% (N=84) des otolithes observés présentaient un diagnostic douteux (en particulier en raison de problèmes d'autofluorescence verte du matériel calcifié; Mounaix, 1992) et ont donc été exclus de l'analyse.

#### ✓ Estimation de l'âge

Une estimation de l'âge de 73 individus non marqués (gamme de taille : 77-310 mm et taille moyenne  $133 \pm 48,5$  mm) et 80 individus marqués (gamme de taille : 80-262 mm et taille moyenne  $112 \pm 16,1$  mm) capturés au barrage du Bois Joli en 1998, 1999 et 2000 a été réalisée grâce à l'examen des *sagitta* d'otolithes. Les otolithes ont été inclus dans de la résine dentaire (méthacrylate de méthyle) puis poncés mécaniquement jusqu'au nucléus. La surface sagittale de l'otolithe est alors interprétable par observation directe dans une goutte d'alcool à 70°. Les interprétations ont été réalisées à l'aide d'une loupe binoculaire (grossissement  $\times 64$ ) et l'âge est exprimé en nombre d'années de vie continentale, correspondant au nombre d'*annuli* hyalins postérieurs à la marque de métamorphose (Mounaix, 1992).

### Estimations des modalités comportementales

Les différents comportements migratoires des anguilles  $\leq 140$  mm migrantes au pied du barrage du Pont es Omnes ( $N_{\leq 140,peo}$ ) sont schématisées par la Figure 2. Les anguilles qui franchissent le barrage du Pont es Omnes par la passe-piège sont capturées ( $N_{c,peo}$ ) alors que celles passant par la paroi ne sont pas capturées ( $N_{nc,peo}$ ). Par définition, ces anguilles qui ont échappé à notre échantillonnage ( $N_{nc,peo}$ ) en 1998 ne sont pas marquées, au contraire des  $N_{c,peo}$  (Figure 2). Une fois dans la retenue du Pont es Omnes, ces anguilles peuvent potentiellement repartir vers l'aval, rester dans la retenue temporairement (jusqu'à deux années) ou poursuivre leur colonisation et être capturées dans la passe-piège du Bois Joli. Les anguilles sédentarisées dans la retenue les années précédentes (en 1996 et 1997) et qui reprennent leur migration vers le barrage du Bois Joli en 1998 ( $N_{s,96}$  et  $N_{s,97}$ ) peuvent venir augmenter le nombre d'anguilles non marquées capturées dans la passe-piège du Bois Joli ( $N_{nm,bj}$ ). La totalité des anguilles migrantes  $\leq 140$  mm capturées au Bois Joli ( $N_{\leq 140,bj}$ ) est la somme de  $N_{m,bj}$  et  $N_{nm,bj}$  (Figure 2).

✓ Quantification des modalités comportementales de la cohorte  $0^+$  de l'année 1998

A partir des effectifs mesurés dans les passes-pièges ( $N_{c,peo}$  et  $N_{\leq 140,bj}$ ) et des prélèvements d'anguilles réalisés à l'amont (au Bois Joli) et à l'aval (sites A et B) du site de marquage au cours des années 1998-2000, il est possible de quantifier pour l'année 1998 les différentes modalités de la colonisation:

Les **taux de colonisation** représentent les proportions d'anguilles  $\leq 140$  mm marquées au Pont es Omnes au printemps 1998 qui atteignent la passe-piège du Bois Joli dans l'année (en 1998), après une année (en 1999) ou deux années (en 2000). Ils sont basés sur les échantillons d'anguilles prélevées au cours de ces 3 années dans la passe-piège du Bois Joli. On distinguera,

le taux de colonisation instantanée ( $T_{ci}$ , en %) :

$$T_{ci} = \text{moyenne des rapports} \left( \frac{\text{nb d'anguilles marquées}}{\text{nb d'anguilles prélevées}} \right) \text{ hebdomadaires au Bois Joli en 1998}$$

**Joli en 1998**

le taux de colonisation différée d'un an ( $T_{cd1}$ , en %) :

$$T_{cd1} = \text{moyenne des rapports} \left( \frac{\text{nb d'anguilles marquées}}{\text{nb d'anguilles prélevées}} \right) \text{ hebdomadaires au Bois Joli en 1999}$$

**au Bois Joli en 1999**

le taux de colonisation différée de deux ans ( $T_{cd2}$ , en %) :

$$T_{cd2} = \text{moyenne des rapports} \left( \frac{\text{nb d'anguilles marquées}}{\text{nb d'anguilles prélevées}} \right) \text{ hebdomadaires au}$$

Bois Joli en 2000.

Le **taux de dévalaison** ( $T_{dev}$ , en %) qui représente la proportion d'anguilles  $\leq 140$  mm marquées au Pont es Omnes au printemps 1998 qui atteint des zones situées à l'aval du site de marquage. Ils est basé sur les échantillons d'anguilles prélevées au cours des 3 années dans les sites A et B (Figure 1).

$$T_{dev} = \frac{\text{nb d'anguilles marquées}}{\text{nb d'anguilles prélevées}} \text{ pour chaque site (A et B) et année (de 1998 à}$$

2000). Compte tenu des faibles échantillons prélevés, les  $T_{dev}$  n'auront qu'une valeur qualitative.

Le **taux de capture de la passe-piège du Pont es Omnes en 1998** ( $T_{cpeo}$ , en %) qui représente la proportion d'anguilles  $\leq 140$  mm capturées dans la passe-piège par rapport à l'ensemble des anguilles migrantes  $\leq 140$  mm ( $N_{\leq 140,peo} = N_{c,peo} + N_{nc,peo}$ , Figure 2) :

$$T_{cpeo} = \frac{N_{c,peo}}{N_{c,peo} + N_{nc,peo}}$$

$N_{c,peo}$  est connu, il reste donc à estimer  $N_{nc,peo}$ . Posons

$$N_{nc,peo} = N_{nm,bj} - N_{s,97} \quad (\text{Figure 2})$$

avec  $N_{nm,bj} = N_{\leq 140,bj} \times (1 - T_{ci})$

et  $N_{s,97} = N_{c,peo} \text{ en } 1997 \times T_{cd1}$

✓ Estimation de la variabilité interannuelle de la dynamique migratoire sur la période 2000-2004

Les taux  $T_{ci}$ ,  $T_{cd1}$  et  $T_{cd2}$  caractérisent la dynamique spatiotemporelle de la colonisation des anguilles  $\leq 140$  mm entre les barrages du Pont es Omnes et du Bois Joli. Est-ce que ces taux de colonisation estimés grâce au marquage en 1998 sont variables d'années en années ? Une comparaison des taux de colonisation estimés au cours d'un second marquage réalisé une année différente serait la façon la plus simple pour tester cette hypothèse. Elle n'est cependant pas envisageable compte tenu de l'effort (d'échantillonnage, marquage, ageage, etc.) et des coûts humains et financiers demandés. Une solution alternative a donc été utilisée dans cette étude. Sur la période 2000-2004, nous avons appliqué des taux de colonisation constants ( $T_{ci}$ ,

$T_{cd1}$  et  $T_{cd2}$ ) estimé à l'aide du marquage de masse aux  $N_{\leq 140,peo}$  réalisées chaque année au Pont es Omnes dans le but de simuler le  $N_{\leq 140,bj}$  (Figure 2). Pour une année  $x$ ,

$$N_{\leq 140,bj,x} = N_{\leq 140,peo,x} \times T_{ci} + N_{\leq 140,peo,x-1} \times T_{cd1} + N_{\leq 140,peo,x-2} \times T_{cd2}$$

L'hypothèse de la variabilité de la dynamique migratoire est acceptée si des écarts significatifs, testés par un test du Chi-2, sont observés entre les  $N_{\leq 140,bj}$  observés et simulés sur la période 2000-2004. Le taux de capture de la passe-piège du Pont es Omnes ( $T_{cpe}$ ) peut également varier dans le temps. Dans le but de tester uniquement la variabilité des taux de colonisation, ces simulations ont été réalisées avec les valeurs basse (50%), haute (90%) et estimée par le marquage en 1998 de  $T_{cpe}$ .

## Résultats

### Caractéristiques générales sur la période 1997-2004

Entre Janvier 1997 et Décembre 2004, 151819 anguilles ont été capturées dans les passes pièges du Pont es Omnes et du Bois Joli (Tableau 1). Le nombre total annuel d'anguilles capturées varient entre 370 et 26765 individus. Dans les deux sites, les captures maximales sont réalisées en 1998 puis diminuent jusqu'en 2003. Les effectifs totaux annuels d'anguilles capturées au Pont es Omnes sont significativement corrélés à ceux du Bois Joli (Pearson,  $r = 0,87$  ;  $p < 0,05$ ). Cette relation ne tient pas compte de l'année 1999 puisqu'un problème technique à la passe piège du Bois Joli a fortement compromis les captures cette année là (Tableau 1). En 1997, 1998, 2001 et 2004, les effectifs d'anguillettes capturées à l'ascenseur du Bois Joli sont plus importants que ceux observés à la passe piège du Pont es Omnes.

### Caractéristiques générales l'année du marquage en 1998

Au barrage du Pont es Omnes, 21825 anguilles ont été capturées au cours de l'année 1998 (Tableau 1). 84,6% ( $N = 18437$ ) des captures totales ont été réalisées en 5 semaines (semaines 17 à 21) avec un maximum de capture hebdomadaire observé la semaine 20 (Figure 3). Les tailles des anguilles capturées varient entre 52 et 506 mm pour une taille moyenne de  $131,5 \pm 24,8$  mm (Tableau 1). La taille modale observée est de 140 mm.

Au barrage du Bois Joli, les captures totales ( $N = 26765$ ) réalisées en 1998 sont 1,23 fois plus importantes que celles réalisées au Pont es Omnes ( $N = 21825$ ). Les captures hebdomadaires les plus importantes ont lieu les semaines 20 ( $N = 8706$ ) et 21 ( $N = 6845$ ), suggérant un

passage très rapide en moins d'une semaine, des anguillettes en phase de migration. Les semaines 20 et 21 représentent 58,1% des captures totales effectuées au Bois Joli pour l'année 1998 (Figure 3).

### **Marquage de masse à la calcéine au barrage du Pont es Omnes**

13307 anguilles ont été marquées à la calcéine en 1998 entre les semaines 4 et 43. Elles représentent 61% des captures totales réalisées au Pont es Omnes en 1998. Le nombre hebdomadaire d'anguilles marquées le plus important ( $N = 4727$ ) est réalisé au cours de la semaine 20 qui correspond aux plus grandes captures totales d'anguilles (Figure 3). 80% ( $N=10639$ ) des anguilles ont été marquées en 5 semaines (semaines 17 à 21). Les tailles des anguilles marquées varient entre 52 et 140 mm pour une taille moyenne de  $117 \pm 15,8$  mm. Le nombre d'anguilles marquées à la calcéine représente 95,1% des anguilles  $\leq 140$  mm.

### **Caractérisation des modalités de colonisation des anguilles $\leq 140$ mm marquées en 1998**

Recaptures à l'amont (Bois Joli) sur 3 années

En 1998, 392 anguilles dont les tailles varient entre 66 et 146 mm ont été prélevées au Bois Joli (annexe). 96,9% ( $N = 380$ ) des prélèvements ont été réalisés au cours des semaines 20 et 21, c'est-à-dire au cours de la période la plus intense du pic de migration du Bois Joli (Figure 3). Les 3,1% ( $N = 12$ ) restant ont été réalisés au cours de la semaine 17. Le taux de colonisation instantanée  $T_{ci}$  est  $55,3 \pm 19,0$  %. Extrapolé aux captures totales observées ( $N_{\leq 140,bj}$ ; Figure 2), ce sont 11793 anguilles marquées qui ont franchi le barrage du Bois Joli en 1998. Elles sont composées à 74,3% d'anguilles d'âge  $0^+$  et à 35,7% d'anguilles d'âge  $1^+$  (Figure 4).

Le taux de colonisation différée d'un an  $T_{cd1}$ , calculé sur les 316 individus prélevés en 1999 est de  $16,8 \pm 20,7$ % (Annexe), toutes d'âge  $1^+$  (Figure 4). Ce sont donc 7,5% ( $(1-0,553) \times 0,168$ ) des anguilles marquées en 1998 au Pont es Omnes qui atteignent la retenue du Pont es Omnes à l'âge  $0^+$ , se sédentarisent une année avant de reprendre leur migration en 1999.

Le taux de colonisation différée de deux ans  $T_{cd2}$ , calculé sur les 21 individus prélevés au Bois Joli en 2000 chute à  $7,1 \pm 18,9$ % (Annexe). L'âge observé de cet individu est de 2 ans (Figure 4). Par conséquent, la proportion d'anguilles qui se sédentarisent deux années dans la

retenue du Pont es Omnes avant de reprendre la migration est 2,6%  $((1-0,553) \times (1-0,168) \times 0,071)$ .

#### Recaptures à l'aval (Sites A et B) sur 3 années

En Septembre 1998, seule la station A a été échantillonnée. Le taux de dévalaison ( $T_{dev}$ ) observé est important (25%) mais à relativiser en raison du faible nombre d'anguilles prélevées ( $N = 4$ ) (Tableau 2). L'anguille recapturée est d'âge  $1^+$ . En Septembre 1999, les  $T_{dev}$  s'élèvent à 11,8% et 15,4% dans les sites A et B respectivement. Toutes les anguilles marquées sont d'âge  $1^+$ . Enfin, en Septembre, les  $T_{dev}$  sont nuls dans les deux sites A et B (Tableau 2).

#### Taux de capture de la passe-piège du Pont es Omnes ( $T_{cpe}$ ) en 1998

Rappelons que  $T_{cpeo}$  représente la proportion d'anguilles  $\leq 140$  mm capturées dans la passe-piège par rapport à l'ensemble des anguilles migrantes  $\leq 140$  mm ( $N_{\leq 140,peo} = N_{c,peo} + N_{nc,peo}$ , Figure 2):

$$T_{cpeo} \text{ (en \%)} = \frac{N_{c,peo}}{N_{c,peo} + N_{nc,peo}} \quad \text{(Figure 2)}$$

$$N_{c,peo} = 13991 \text{ ind.} \quad \text{(Tableau 1)}$$

$$N_{nc,peo} = N_{nm,bj} - (N_{s,97} + N_{c,peo} \text{ non marquées à la calcéine en 1998}) \quad \text{(Figure 2)}$$

$$\text{avec} \quad N_{nm,bj} = N_{\leq 140,bj} \times (1 - T_{ci}) = 21326 \times (1 - 0,553) = 9533 \text{ ind.} \quad \text{(Figure 2)}$$

$$\text{et} \quad N_{s,97} = N_{c,peo} \text{ en 1997} \times T_{cd1} = 1386 \times 0,168 = 233 \text{ ind.} \quad \text{(Tableau 1)}$$

$$\text{d'où} \quad N_{nc,peo} = 9533 - (233 + 666) = 8634 \text{ ind.}$$

ainsi  $T_{cpeo} = 62\%$  ce qui signifie que 62% des anguilles  $\leq 140$  mm qui ont franchi le barrage du Pont es Omnes en 1998 ont été capturées dans la passe-piège.

## Variabilité interannuelle de la dynamique migratoire sur la période 2000-2004

Les captures d'anguilles  $\leq 140$  mm ( $N_{\leq 140, bj}$ ) simulées et observées à la passe-piège du Bois Joli sur la période 2000-2004 sont présentées dans la Figure 4. Quelles que soient les valeurs des taux de captures de la passe-piège du Pont es Omnes ( $T_{cpe}$ ) (i.e., 50%, 62% et 90%), des différences importantes statistiquement significatives (test du Chi-2,  $p < 0,001$ ) apparaissent entre chacune des captures annuelles simulées et observées. Pour une majorité d'année (i.e. années 2000, 2002 et 2003), des surestimations des  $N_{\leq 140, bj}$  simulées par rapport à celles observées sont obtenues. Leur rapport varie d'un facteur 1 à 7,3 pour l'ensemble des valeurs de  $T_{cpe}$  utilisées. A l'inverse, les années 2001 et 2004 sont atypiques dans la mesure où même l'utilisation de la plus faible  $T_{cpe}$  de 50% ne permet pas d'atteindre les niveaux d'effectifs observés dans la passe-piège du Bois Joli. En 2001 notamment, les  $N_{\leq 140, bj}$  observés sont de 2,7 à 4,0 fois plus importants que ceux simulés pour les trois valeurs de  $T_{cpe}$ . Pour obtenir le nombre d'anguilles  $\leq 140$  mm observé au barrage du Bois Joli cette année 2001 ( $N = 12969$ ), le taux de capture de la passe-piège du Pont es Omnes doit être de 22% pendant 3 années consécutives.

## Discussion

La colonisation fluviale des anguilles est principalement étudiée au niveau de barrages aménagés de passe-pièges (Legault, 1992 ; Legault, 1994 ; Moriarty, 1986 ; White & Knights, 1997a,b). Les suivis quantitatifs des flux d'anguilles en migration anadrome fournissent généralement des indices de recrutement fluvial (Legault, 1994) qui sont précieux pour une espèce comme l'anguille qui connaît une diminution drastique des captures à l'échelle de son aire de répartition (ICES, 1998). Dans notre étude, la présence de deux passe-pièges à anguilles proche spatialement ( $< 1$  km) et localisées à l'aval du bassin versant nous a donné l'opportunité de caractériser dans le temps et l'espace, le nombre et les caractéristiques (tailles) du flux d'anguilles migrantes sur une période de 8 années (1997-2004). Nos résultats montrent que pour certaines années (1997, 1998, 2001 et 2004), les effectifs d'anguilles capturées au Bois Joli sont plus importants qu'au Pont es Omnes. Une hypothèse avancée pour expliquer ces différences illogiques compte tenu de la localisation des deux barrages, est que le barrage du Pont es Omnes n'est pas complètement infranchissable pour les petites anguilles (mais certainement pour toutes les autres espèces) et/ou qu'il existe des comportements migratoires (notamment phase de stabulation dans la retenue du Pont es Omnes avant une reprise de

migration) variables en fonction des années. L'expérience de marquage-recapture réalisée entre 1998 et 2000 nous a permis de tester ces deux hypothèses.

Le marquage-recapture à la calcéine réalisée au printemps 1998 a précisé les mécanismes comportementaux d'une cohorte d'anguilles d'âge 0<sup>+</sup> impliquée dans la colonisation du bassin versant du Frémur. La distribution des anguilles dans les systèmes continentaux peut être appréhendée comme le résultat d'invasions annuelles successives qui démarrent à partir d'une zone source que représente l'estuaire (Ibbotson *et al.*, 2002). Dans cette étude, le site de marquage du Pont es Omnes est situé à 4 kilomètres de la limite tidale, c'est-à-dire au sein d'une zone où les processus de colonisation sont probablement les plus marqués car très proche de la zone source.

A l'amont, le fort taux de recapture d'anguilles marquées à la calcéine observé au barrage du Bois Joli l'année du marquage en 1998 (55,3%) confirme que la dispersion est importante et rapide et majoritairement entreprise par les anguilles d'âge 0<sup>+</sup> (75%). Les taux de recaptures d'anguilles marquées à la calcéine au Bois Joli observés en 1999 et 2000 sont faibles (respectivement 7,5% et 2,6%) mais indiquent que les jeunes anguilles peuvent différer leur migration d'une ou deux années comme cela a été mentionné par ailleurs (Naismith & Knights, 1988). Toutes les anguilles analysées dans cette étude ont été capturées pendant leur migration de montaison après avoir réalisées leur transition estuaire/eau douce. La manipulation et le marquage par balnéation au barrage du Pont es Omnes au printemps 1998 n'ont probablement pas affectés les comportements migratoires puisque bon nombre d'individus ont été recapturés à l'amont au barrage du Bois Joli quelques jours après le marquage.

Il est généralement admis que la colonisation des jeunes anguilles pigmentées est un processus directionnel orienté uniquement vers l'amont (Tesch, 1977). Nos résultats ont montré que des anguilles marquées à la calcéine ont été recapturées à l'aval du site de marquage en 1998 et 1999. On ne peut invoquer un entraînement passif des anguilles vers l'aval avec le courant puisque le marquage a lieu en période d'étiage (vitesse du courant <0,5 m.s<sup>-1</sup>) et que toutes les anguilles étaient remises à l'eau dans une zone abritée du courant dans la retenue du Pont es Omnes. De plus, la station B est située à près de 3 kilomètres de la station de marquage, rendant peu vraisemblable l'hypothèse de la dérive passive. Cependant, en raison du faible nombre d'anguilles prélevées dans ces stations aval, il est impossible de quantifier le nombre d'anguillettes ayant réellement dévalé. Compte tenu du fort taux d'anguilles recapturés à l'amont, les anguilles qui présentent ce comportement de dévalaison

représentent probablement une faible proportion de l'ensemble des anguilles marquées. En tous les cas, si la majorité des anguilles migrent vers l'amont, les déplacements de certains individus peuvent être plus aléatoires et nos résultats apportent l'évidence que les jeunes anguilles peuvent aussi se déplacer vers l'aval comme cela a été montré pour les anguilles jaunes (Baras *et al.*, 1998 ; Laffaille *et al.*, 2005). Ces résultats vont dans le sens des travaux de Ibbotson *et al.* (2002) qui ont suggéré une dispersion initiale rapide des jeunes anguilles (< 4 ans) dans les systèmes continentaux avec un gradient net de concentration vers l'amont même si les anguilles peuvent bouger dans n'importe quelle direction.

Les estimations quantitatives de l'efficacité et la sélectivité des passes à poissons, incluant les passes à anguilles, font largement défaut dans la littérature (Knights & White, 1998 ; Legault, 1992). Ces données sont nécessaires compte tenu des capacités de franchissement d'obstacles que possèdent les anguilles dans certaines conditions. En effet, les jeunes anguilles ont la capacité d'escalader les parois verticales et humides en utilisant les tensions de surface (Skead, 1959 ; Tesch, 1977 ; Deelder, 1984 ; Legault, 1992). La paroi du barrage du Pont es Omnes, humide et couverte de végétation, présente un substrat favorable au comportement d'escalade (humide et couvert de végétation) et des observations sur le terrain ont confirmé que des anguilles escaladaient la paroi du barrage du Pont es Omnes (A. Acou, observation personnelle). Dans ces conditions, les captures 'brutes' observées au niveau de cette passe-piège pourraient donner une image biaisée du nombre et des caractéristiques (taille notamment) des anguilles migrantes qui ont réellement franchi le barrage du Pont es Omnes. Le taux de capture de la passe-piège du Pont es Omnes ( $T_{cpe}$ ) a pu être estimé grâce à l'expérience de marquage/recapture à la calcéine. Selon nos estimations, 62% des anguilles  $\leq 140$  mm qui ont franchi le barrage du Pont es Omnes en 1998 ont été capturées dans la passe-piège. Aucune différence significative entre les tailles des anguilles franchissant le barrage du Pont es Omnes par la paroi ou la passe-piège n'a été mise en évidence (données non communiquées), suggérant que l'aptitude à escalader la paroi est équivalente pour l'ensemble des anguilles  $\leq 140$  mm.

Les effectifs d'anguilles  $\leq 140$  mm capturées dans la passe-piège du Bois ( $N_{\leq 140, bj}$ ) ont été simulés chaque année sur la période 2000-2004. Ils sont basés sur les effectifs capturés et corrigés au Pont es Omnes auxquels nous avons appliqués les taux de colonisation ( $T_{ci}$ ,  $T_{cd1}$  et  $T_{cd2}$ ) obtenus grâce à l'expérience de marquage/recapture en 1998. Tandis que ces taux de colonisation sont constants d'années en années, trois valeurs différentes de taux de capture de

la passe-piège du Pont es Omnes ( $T_{cpeo}$ ) ont été utilisées: celle observée en 1998 (62%), puis des valeurs hautes et basses (90% et 50% respectivement) choisies arbitrairement mais selon nous représentatives des valeurs extrêmes. Pour toutes les valeurs de  $T_{cpe}$  choisies, des différences importantes sont observées entre les  $N_{\leq 140, bj}$  simulés et réellement observés dans la passe-piège du Bois Joli. En 2001 particulièrement, les  $N_{\leq 140, bj}$  observés au Bois Joli sont de 2,7 à 4,0 fois plus importants que ceux attendus pour les valeurs de  $T_{cpeo}$  variant entre 50% et 90% respectivement. Les variations interannuelles des taux de capture d'une passe-piège sont probablement liées aux variations de l'alimentation hydraulique de la passe, aux conditions environnementales (niveau d'eau notamment) et aux nombres d'anguilles en migration. L'alimentation de la passe du Pont es Omnes est constante, de plus la migration anadrome a toujours lieu au printemps quand les niveaux d'eau sont relativement stables d'années en années. Le nombre d'anguilles  $\leq 140$  mm capturées en 1998 dans la passe-piège du Pont es Omnes est le plus important ( $N = 13991$  ind.) sur la période d'étude 1997-2004. Ainsi, le taux de capture estimée cette année 1998 représente probablement une valeur minimum de  $T_{cpeo}$ . Par conséquent, un taux de capture de la passe-piège du Pont es Omnes de 22% sur 3 années consécutives, nécessaire pour obtenir le nombre d'anguilles escompté dans la passe-piège du Bois Joli en 2001 semble peu vraisemblable. Dans ces conditions, seuls des comportements migratoires différents de ceux observés grâce au marquage-recapture permettent d'expliquer ces différences. En effet, un taux de colonisation massif des anguilles  $\leq 140$  mm capturés au Pont es Omnes en 2001 cumulé avec une reprise de migration importante en 2001 de la cohorte de l'année 2000 permettrait d'obtenir de telles valeurs. Une telle estimation a été réalisée, en considérant une  $T_{cpeo}$  constante de 67,8%. Des  $T_{ci}$  de 80% de la cohorte 2001 et  $T_{cd1}$  de 55% de la cohorte 2000 donnent des valeurs proches de celles observées au Bois Joli (i.e.,  $N_{\leq 140, bj} = 12500$  ind.).

La famille des anguillidés est connue pour sa grande plasticité phénotypique (croissance, âge à maturité, etc.) qui lui permet de croître dans une multitude d'habitats à travers le monde. Cette étude a pu montrer que la variabilité importante des comportements migratoires de jeunes anguilles en phase de colonisation fait désormais partie intégrante de cette plasticité.

## **Bibliographie**

Voir la partie « Bibliographie générale ».

## Légendes des tableaux

**Tableau 1.** Anguilles totales ( $N_{\text{total}}$ ) et  $\leq 140$  mm ( $N_{\text{c,peo}}$  et  $N_{\leq 140,\text{bj}}$ ) capturées et taille moyenne ( $L_t$  moyenne) et écart-type associé ( $\pm$  e.t.) observées aux passes pièges du Pont es Omnes et Bois Joli entre 1997 et 2004.

**Tableau 2.** Nombre d'anguilles marquées à la calcéine parmi les anguilles prélevées au barrage du Bois Joli en 1998, 1999 et 2000 et taux de dévalaison ( $T_{\text{dev}}$ ) estimés.

## Légendes des figures

**Figure 1.** Localisation et représentation schématique du bassin versant du Frémur (long.  $2^{\circ}07'W$ , lat  $48^{\circ}35'N$ ). Les stations A et B échantillonnées à l'électricité sont représentées. Les barres représentent l'emplacement des obstacles majeurs équipés de passes-pièges à anguilles. I : Barrage du Pont es Omnes (4,5 km de la limite tidale). II : Barrage du Bois Joli (6 km de la limite tidale). A : Retenue du Pont es Omnes. B : Retenue du Bois Joli. Le Moulin de Roche Good qui définit la limite tidale est représenté par une étoile.

**Figure 2.** *Scenarii* schématiques des comportements migratoires d'anguilles  $\leq 140$  mm ayant franchi le barrage du Pont es Omnes en 1998 par la passe-piège ou la paroi entre les barrages du Pont es Omnes et du Bois Joli.

**Figure 3.** Nombres hebdomadaires d'anguilles (a) toutes tailles confondues capturées dans les passes-pièges du Pont es Omnes et du Bois Joli et (b) des anguilles  $\leq 140$  mm capturées et marquées à la calcéine dans les passes-pièges du Pont es Omnes et du Bois Joli au cours de l'année 1998.

**Figure 4.** Structures de taille et d'âge des anguilles marquées et non marquées à la calcéine observées au barrage du Bois Joli en 1998, 1999 et 2000. Les structures de taille des anguilles marquées correspondent aux taux d'anguilles marquées à la calcéine par classe de taille observé dans les échantillons de contrôle extrapolés à l'ensemble des captures totales observées. Les structures d'âge (fréquences relatives) concernent uniquement les anguilles issues des échantillons de prélèvement. Les nombres d'anguilles prélevées par classe de taille chaque année au barrage du Bois Joli qui constituent les échantillons de contrôle sont mentionnés par la courbe.

**Figure 5.** Evolution du nombre annuel d'anguilles  $\leq 140$  mm capturées dans la passe-piège du Bois Joli ( $N_{\leq 140, bj}$ ) observé et simulé sur la période 2000-2004. Les  $N_{\leq 140, bj}$  simulés sont obtenus avec 3 valeurs différentes des taux de captures de la passe-piège du Pont es Omnes (valeur basse = 50%, valeur haute = 90% et valeur estimée par le marquage en 1998 = 62%).

Tableau 1.

Années	Pont es Omnes			Bois Joli		
	N <sub>total</sub>	N <sub>c,peo</sub>	Lt moyenne (mm) ± e.t.	N <sub>total</sub>	N <sub>≤140,bj</sub>	Lt moyenne (mm) ± e.t.
1997	2049	1386	136,1 ± 37,2	3454	3185	114,1 ± 43,0
1998	21825	13991	131,5 ± 24,8	26765	21326	122,8 ± 23,7
1999	19697	10582	140,2 ± 27,5	5995 <sup>1</sup>	5374	115,2 ± 26,4
2000	13876	10376	125,6 ± 28,2	7965	7699	107,2 ± 26,4
2001	6037	3417	142,0 ± 43,5	13578	12969	106,0 ± 17,8
2002	3689	2759	128,6 ± 28,0	2457	2379	105,0 ± 26,6
2003	2322	1556	134,8 ± 26,1	370	315	126,8 ± 62,4
2004	9616	5798	136,4 ± 20,7	12124	8795	131,0 ± 20,0
Total	79111	49865	134,1 ± 28,6	72708	62042	118,0 ± 26,1

<sup>1</sup> Suite à des dysfonctionnements de la passe-piège, les captures de l'année 1999 sont partielles.

Tableau 2.

Année	Site A				Site B			
	Gamme de tailles (mm)	Nb anguilles prélevées	Nb anguilles marquées	T <sub>dev</sub> (en %)	Gamme de tailles (mm)	Nb anguilles prélevées	Nb anguilles marquées	T <sub>dev</sub> (en%)
1998	116-163	4	1	25,0	-	-	-	-
1999	149-293	17	2	11,8	143-332	26	4	15,4
2000	191-353	13	0	0	100-363	33	0	0

Figure 1.

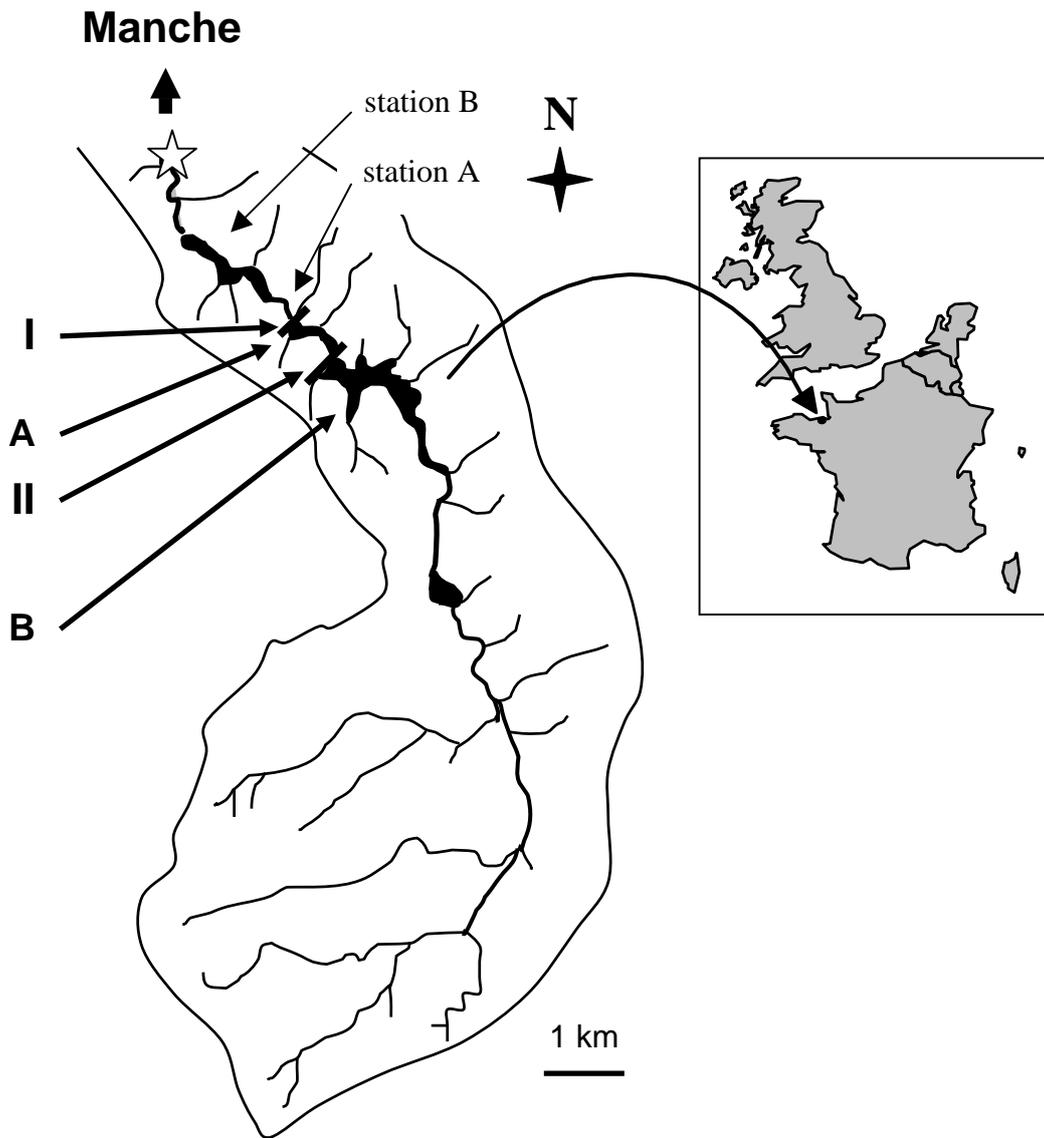


Figure 2.

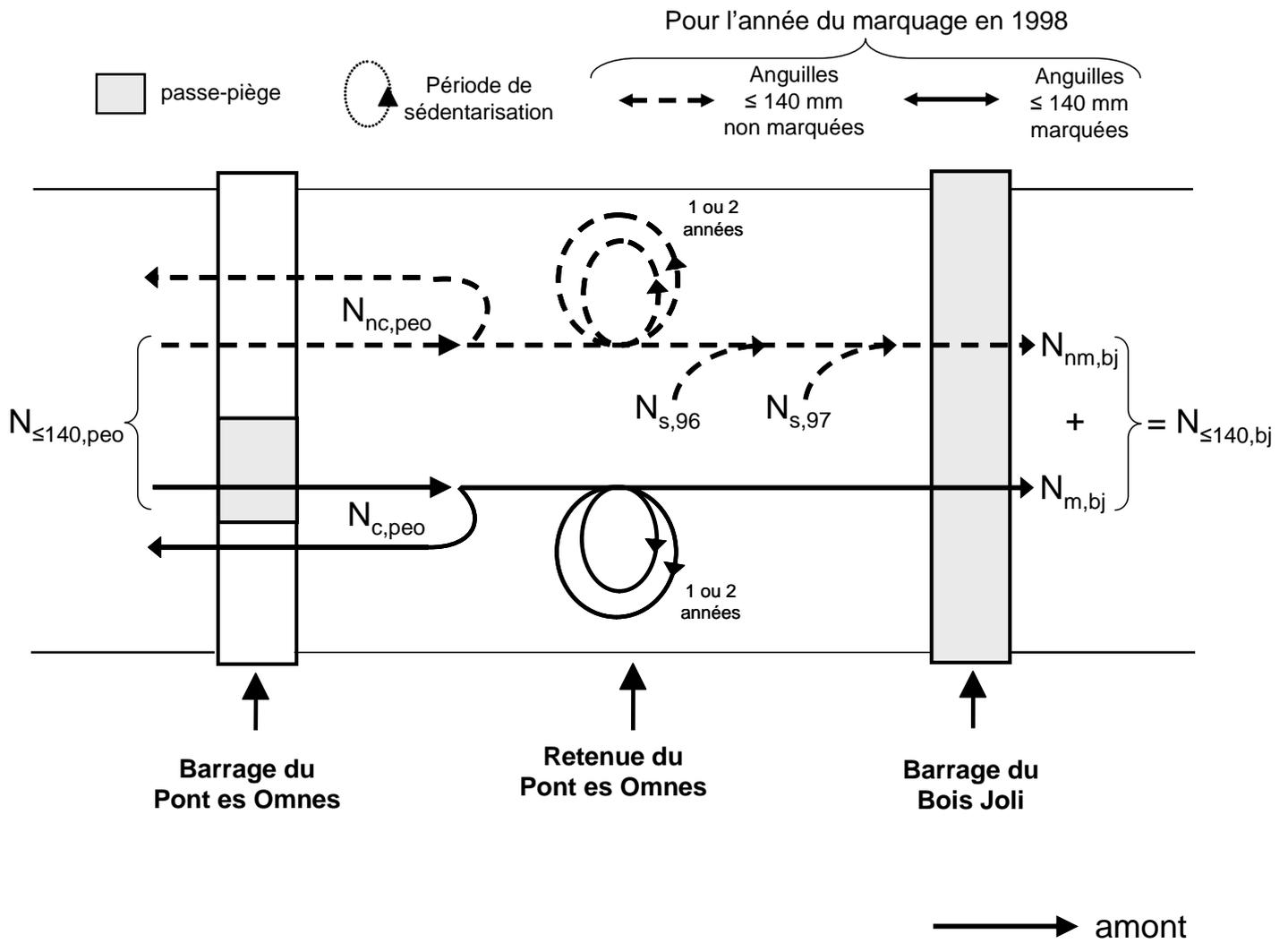


Figure 3.

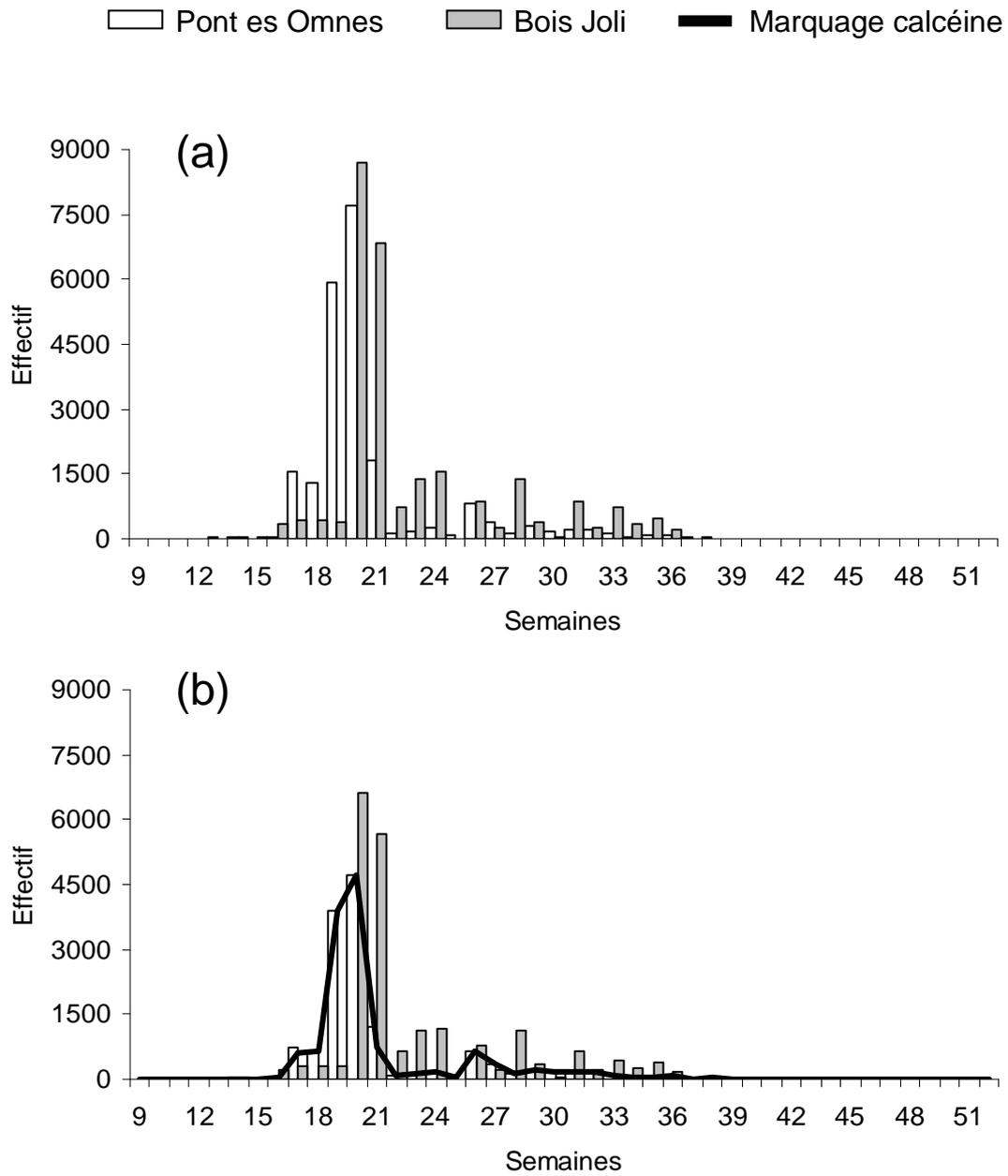


Figure 4.

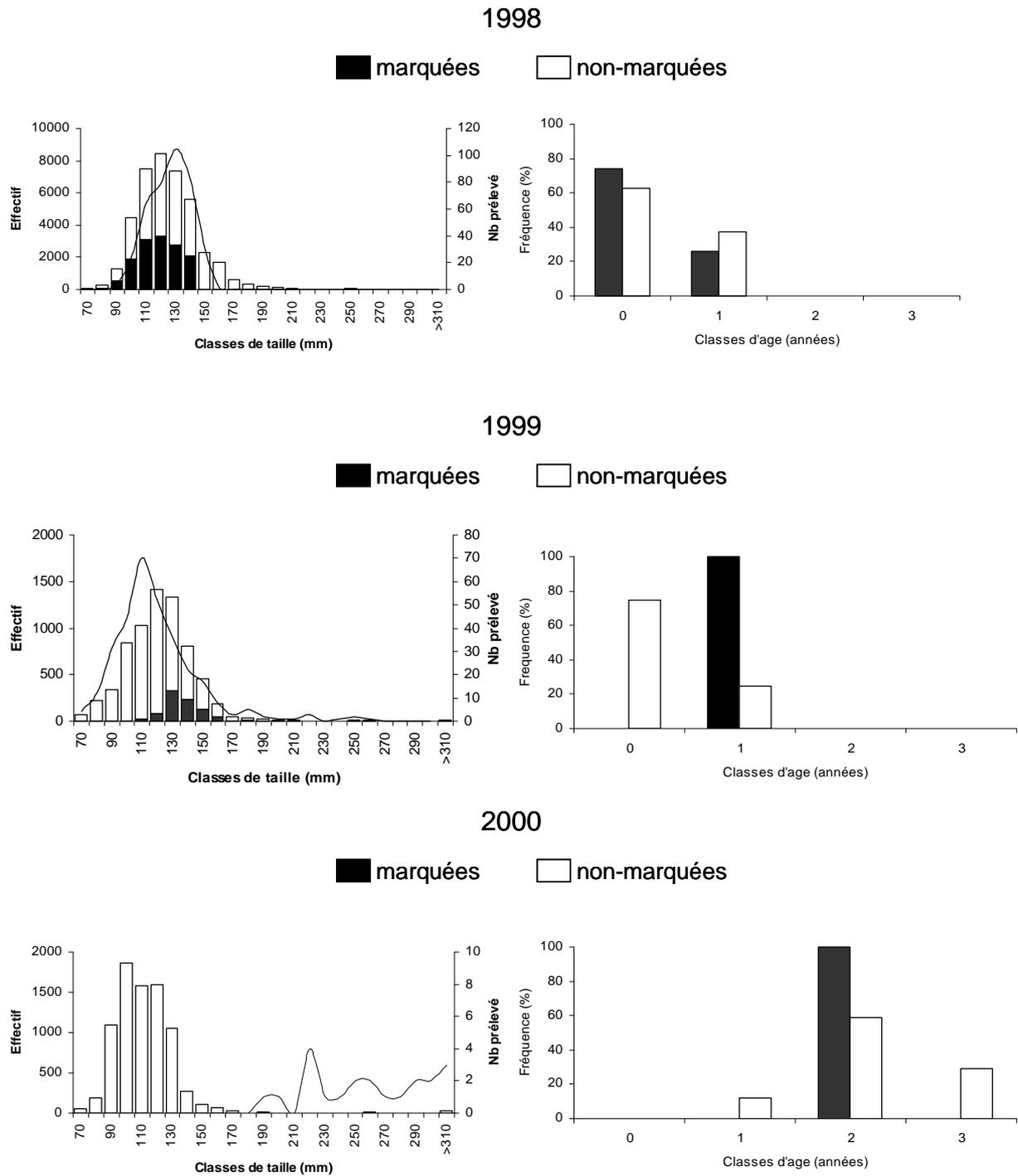
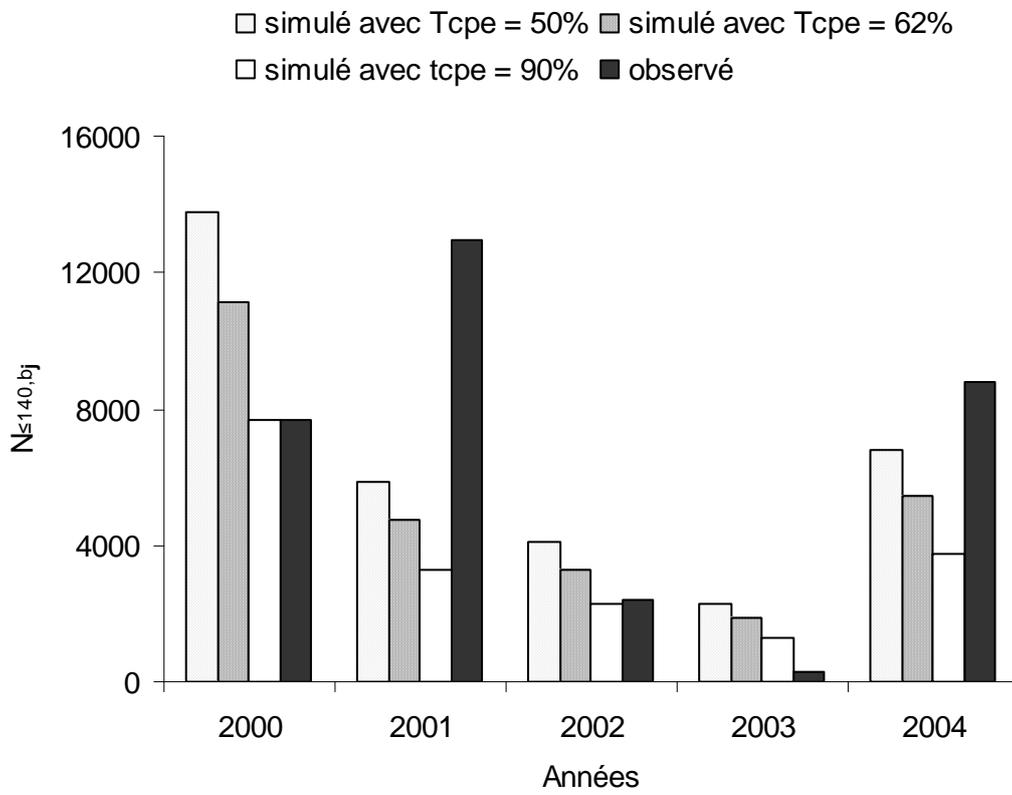


Figure 5.



Annexe: Nombre d'anguilles marquées à la calcéine parmi les anguilles prélevées au barrage du Bois Joli en 1998, 1999 et 2000.

Année	Semaine	Gamme de tailles (mm)		Nombre d'anguilles prélevées	Nombre d'anguilles marquées
1998	17	87	133	12	4
1998	20	75	146	231	154
1998	21	66	138	149	98
1999	9	105	254	6	1
1999	11	123	248	5	3
1999	12	92	247	6	0
1999	13	97	194	3	0
1999	15	89	232	5	0
1999	16	110	175	5	0
1999	17	112	205	6	4
1999	19	96	145	7	3
1999	21	87	167	13	2
1999	22	63	151	136	15
1999	25	85	134	8	1
1999	26	102	147	8	3
1999	27	93	136	18	0
1999	28	89	151	23	2
1999	29	86	151	27	2
1999	31	98	135	6	1
1999	32	78	175	13	3
1999	33	111	162	5	0
1999	34	88	157	16	0
2000	21	274	310	2	1
2000	23	230	356	2	0
2000	24	235	286	3	0
2000	25	181	265	5	0
2000	28	177	203	2	0
2000	30	201	340	5	0
2000	31	208	255	2	0

# Chapitre II

## Caractérisation du stock en place

---

## II.1. Analyse et modélisation des variations spatio-temporelles des densités d'une population d'anguilles européennes dans les zones lotiques d'un petit bassin versant côtier.

Cette partie est présentée sous la forme d'un article en cours de rédaction.

### Résumé.

Dans cette étude, nous analysons et modélisons les variations spatiales et temporelles des densités d'anguilles à l'échelle du bassin versant du Frémur (60 km<sup>2</sup>). Un échantillonnage quantitatif de la fraction sédentaire de la sous-population (ou **Stock**) par pêche électrique dans 30 stations lotiques (< 1 m de profondeur), couvrant en moyenne 2,5% du linéaire total de la rivière, a été réalisé au mois de Septembre pendant 8 années consécutives (de 1995 à 2002). Des analyses statistiques de type Modèles Linéaires Généralisés ont permis de tester simultanément l'influence des facteurs temporel (année), spatial à l'échelle du bassin versant (facteur Compartiment qui combine les effets de la distance à la mer et des obstacles) et de l'habitat (caractéristiques du faciès, substrat et recouvrement de la végétation aquatique) sur les densités. Nos résultats montrent que les facteurs qui expliquent significativement les variations spatiales et temporelles des densités varient selon les classes de tailles ( $\leq 150$  mm ; 151-300 mm ; 301-450 mm et  $\geq 451$  mm) et les stades (jaunes vs argentées) des anguilles considérées. Une comparaison graphique des densités totales d'anguilles prédites et observées a permis de vérifier *a posteriori* l'adéquation entre le modèle final et les observations. En conclusion, l'utilisation potentielle de ce modèle orienté habitat pour l'estimation du nombre total d'anguilles présentes dans les zones lotiques du bassin versant du Frémur est discutée.

## Introduction

L'examen des facteurs qui influencent les variations temporelles et spatiales des abondances de poissons est une étape cruciale pour le développement de modèles qui ont pour objectif d'estimer les tailles des populations dans différents écosystèmes et plus particulièrement pour les anguillidés (Smogor *et al.*, 1995).

Les anguillidés sont capables de coloniser tous les habitats aquatiques accessibles depuis la mer, des habitats côtiers aux zones de source (i.e. Helfman *et al.*, 1987 ; Moriarty & Dekker, 1997) où elles dominent souvent les communautés piscicoles (Moriarty & Dekker, 1997). Par conséquent, la plupart des études conclut au caractère opportuniste de ces poissons faute de relations claires entre abondances et habitats particuliers (Glova *et al.*, 1998 ; Lobon-Cervia *et al.*, 1995 ; Smogor *et al.*, 1995 ; Jellyman & Chisnall, 1999 ; Broad *et al.*, 2001). Parce que les anguillidés sont catadromes, la distribution spatiale de leur densité est fortement influencée par la distribution des jeunes cohortes, dominant les effectifs de la population, et qui débutent leur colonisation continentale à partir des estuaires (Ibbotson *et al.*, 2002). Ainsi, les densités d'anguilles diminuent généralement de la limite tidale aux zones amont tandis que la taille moyenne augmente avec la distance à la mer dans les grands systèmes continentaux (e.g., Lobon-Cervia *et al.*, 1995 ; Knights *et al.*, 2001). Ibbotson *et al.* (2002) ont par exemple montré que cette relation négative expliquait entre 19 et 90% de la variation des densités d'anguilles dans 18 rivières de Grande Bretagne. La disparition progressive des plus petites anguilles < 200 mm (âges 0<sup>+</sup> et 1<sup>+</sup> principalement) à partir de 80 kilomètres de la mer explique principalement ces résultats (Feunteun *et al.*, 2003). Dans les petits systèmes continentaux, les jeunes anguilles recrutées chaque année sont capables de coloniser l'ensemble du système en une saison de migration (Feunteun *et al.*, 2003). Cette caractéristique devrait donc se manifester par une organisation spatiale différente de celles des grands systèmes (Laffaille *et al.*, 2003). A ce jour, aucune étude ne propose d'analyser quantitativement la distribution d'une sous-population d'anguilles européennes dans de tels systèmes, en traitant simultanément les deux dimensions spatiales et temporelles.

L'objectif de cette étude est d'examiner et modéliser les variations spatiotemporelles des densités d'anguilles dans les zones lotiques (< 1 m de profondeur) d'un petit bassin versant côtier aménagé de l'ouest de la France (60 km<sup>2</sup>), le Frémur. Un échantillonnage standardisé de la population dans la zone non tidale pendant 8 années successives sur l'ensemble du linéaire a été réalisé. Des analyses statistiques de type GLM nous ont permis de tester simultanément

l'influence des facteurs temporel (année), spatial à l'échelle du bassin versant (i.e., facteur Compartiment qui combine les effets de la distance à la mer et des obstacles) et de l'habitat (caractéristiques du faciès, substrat et recouvrement de la végétation aquatique) sur les densités.

## **Matériels et méthodes**

### Site d'étude

Le Frémur est un petit fleuve côtier du Nord de la Bretagne (France) débouchant dans la Manche près de Saint Malo (Figure 1). La superficie de son bassin versant est d'environ 60 km<sup>2</sup> pour un linéaire de cours d'eau atteignant près de 45 km, dont 17 km pour le cours principal. Malgré sa petite taille, le Frémur présente une grande variété d'habitats qui varient des zones à truites aux eaux lenticules caractéristiques des zones à brèmes dans les parties aval. La surface en eau totale du Frémur est 75 ha, comprenant 5 ha de zones courantes et 70 ha de retenues. A l'aval du Frémur, les barrages majeurs du Pont es Omnes et du Bois Joli (4 m et 14 m de hauteur respectivement), qui créent des réservoirs pour alimenter la région en eau potable, étaient infranchissables jusqu'à leur aménagement par des passes à anguilles en 1996 et 1992 respectivement (Figure 1). Plus à l'amont, le linéaire du Frémur est cloisonné par de nombreux ouvrages (barrages, buses, seuil de jaugeage, radiers sous ponts, etc.) qui peuvent potentiellement entraver la colonisation des anguilles (Feunteun *et al.*, 1998). En fonction de leurs caractéristiques (hauteur, déclivité, substrat, rugosité, etc.) qui influencent fortement les capacités de franchissement taille-dépendantes des anguilles (Legault, 1992 ; Feunteun *et al.*, 1998), 3 d'entre eux ont été diagnostiqués comme temporairement infranchissables (station de jaugeage, moulin désaffecté et buse sous pont ; Feunteun *et al.*, 1998), c'est-à-dire infranchissables en période d'étiage alors qu'il ne le sont plus quand les niveaux d'eau augmentent (Figure 1).

### Méthodes d'échantillonnage et estimation des densités

La population d'anguilles du Frémur a été échantillonnée en période d'étiage, i.e. au mois de Septembre, pendant 8 années consécutives (de 1995 à 2002). Des pêches électriques ont été réalisées dans des stations de 30 mètres de longueur délimitées par des filets de maille 3 mm. Un engin de type "Héron" (Lamarque *et al.*, 1978), délivrant un courant continu (150-365 V

et 0,8-6 A) a été utilisé. Une méthode standardisée d'épuisement de stock (Lambert *et al.*, 1994 ; Feunteun *et al.*, 1998) basée sur des passages successifs (au minimum 2) a été utilisée. Pour chaque site, une estimation de la taille de la population d'anguilles est obtenue par la méthode de Carle & Strub (1978). L'incertitude autour des estimations de densités dans chaque site est ignorée. Une moyenne annuelle de 28 stations (221 au total) a été échantillonnée entre 1995 et 2002, ce qui représente environ 2,5% du linéaire total de la rivière. Ces stations lotiques (largeur moyenne =  $2,22 \pm 0,90$  m et profondeur moyenne maximale =  $0,55 \pm 0,22$  m) sont localisées dans le cours principal entre la tête de la retenue du Bois Joli (8,4 km de la limite tidale) et les zones proches de la source (17,0 km de la limite tidale) (Figure 1).

Toutes les anguilles capturées sont anesthésiées avec du 2-phénoxyethanol et leur longueur totale (du museau au bout de la queue) mesurées au millimètre près. La caractérisation d'anguilles argentées prêtes à migrer est déterminée selon 3 critères : présence d'un contraste marqué entre le dos et le ventre, présence d'une ligne latérale différenciée et valeur de l'index oculaire de Pankhurst  $\geq 6,5$  (voir Feunteun *et al.*, 2000 et Acou *et al.*, 2005 pour plus de détails). Les anguilles qui ne présentaient pas ces trois critères ont été notées anguilles jaunes. Selon des critères externes, les plus petites anguilles capturées (60 mm) sont de jeunes anguilles pigmentées qui correspondent au stade VII de la classification d'Elie *et al.* (1982). Aucune civelle n'a été capturée. Après manipulation, toutes les anguilles sont remises à l'eau à l'endroit de la capture après avoir retrouvées leur vigueur dans l'eau fraîche et oxygénée pendant au moins 15 minutes. Dans ces stations peu profondes, la probabilité de capture est très importante (70% des anguilles sont capturées au premier passage) et l'efficacité de la méthode de pêche apparaît très bonne incluant les plus grandes anguilles comme cela a été montré dans de précédentes études (e.g., Lambert *et al.*, 1994 ; Feunteun *et al.*, 1998 ; 2000 ; Laffaille *et al.*, 2005b).

Les densités totales d'anguilles ( $D_{tot}$ , exprimée en  $\text{ind.m}^{-2}$ ) dans chaque station sont déterminées en divisant le nombre total d'anguilles estimées par la surface de la station. Afin de déterminer si la variabilité spatio-temporelle des densités évolue en fonction des tailles et/ou stades des anguilles, 5 classes d'anguilles sont distinguées. Les densités de ces 5 classes sont notées  $D_1$ ,  $D_2$ ,  $D_3$ ,  $D_4$ ,  $D_{ag}$ . Ces groupes présentent des caractéristiques écologiques et des comportements différents (Baisez, 2001 ; Laffaille *et al.*, 2003). Le premier groupe (densité  $D_1$ ) est composé d'anguilles de taille  $\leq 150$  mm. Elles représentent les jeunes anguilles recrutées qui ont commencé leur colonisation du système. Le second groupe (densité  $D_2$ ) est composé d'anguilles jaunes de taille 151-300 mm. Les groupe 3 (taille 301-450 mm, densité

D<sub>3</sub>) et 4 (taille  $\geq 451$  mm et densité D<sub>4</sub>) correspondent à des anguilles sédentaires males et femelles (Laffaille *et al.*, 2003). Enfin, le dernier groupe comprend les anguilles argentées (taille moyenne =  $379 \pm 60$  mm, taille minimum = 302 mm et taille maximum = 710 mm ; densité D<sub>ag</sub>) qui sont potentiellement prêtes à dévaler dans l'année. La caractérisation du stade argenté n'a pas été effectuée en Septembre 1995. Par conséquent, les analyses des variations spatio-temporelles des anguilles argentées ont été réalisées sur la période 1996-2002.

5053 anguilles ont été capturées sur la période 1995-2002. Les tailles des anguilles capturées variaient entre 60 et 860 mm pour une taille moyenne de  $246 \pm 94,3$  mm. Les D<sub>2</sub> (entre 150 et 300 mm) représentaient 54,0% des captures totales. 21,2% et 22,5% des anguilles capturées étaient des anguilles appartenant aux classes de taille D<sub>1</sub> ( $\leq 150$  mm) et D<sub>3</sub> (entre 300 et 450 mm) respectivement. Enfin, les D<sub>4</sub> ( $> 450$  mm) et D<sub>ag</sub> (anguilles argentées) représentaient seulement 2,2% et 5,5% des captures totales respectivement. Finalement, les densités totales D<sub>tot</sub> observées dans les stations variaient entre 0,01 et 2,78 ind.m<sup>-2</sup> avec une densité moyenne de  $0,40 \pm 0,48$  ind.m<sup>-2</sup>.

#### Caractéristiques de l'habitat

Plusieurs caractéristiques de l'habitat ont été mesurées pour analyser la distribution spatiale des anguilles. Toutes ces caractéristiques sont transcrites sous la forme de variables catégorielles. Le bassin versant a été divisé en 4 compartiments dont les limites ont été définies en fonction de la présence des obstacles caractérisés comme infranchissables par les anguilles en période d'étiage (voir Feunteun *et al.*, 1998 ; Figure 1). La succession de ces compartiments (de A à D dans le sens aval  $\rightarrow$  amont) est représentative du gradient de distance à la mer et rend également compte de l'accessibilité aux zones de croissance (Figure 1). La vitesse du courant, la granulométrie du substrat, la végétation aquatique sont connues pour influencer l'organisation spatiale de nombreuses espèces de poissons d'eau douce (e.g., Huet, 1959 ; Angermeier & Karr, 1983 ; Oberdorff *et al.*, 2001). Dans toutes les stations échantillonnées, 3 variables ont été mesurées afin d'estimer le microhabitat de l'anguille. Tout d'abord, le faciès principal (3 modalités: Plat courant, Plat ou Profond) de la station a été déterminé en fonction de la profondeur (Prof. en m) et de la vitesse du courant (Vit. en m.s<sup>-1</sup>) selon la méthode définie par Baglinière & Champigneulle (1986) dans les zones lotiques (Tableau 1). Le substrat principal (2 modalités : Soft ou Rocky) a été déterminé en fonction de la granulométrie du substrat dominant observée dans chaque station (Tableau 1). Enfin, la végétation aquatique observée dans le lit de la rivière (Recouvrement en Hélophytes) a été

exprimée en 3 classes de recouvrement (de 0 à 2) (Tableau 1). La majorité (75,5%) des stations est caractérisée par un faciès de type 'Plat' (Tableau 1). Aucun gradient amont-aval n'est observé pour les surfaces d'habitat de type 'Plat courant' et 'Rocky', probablement en raison de la faible taille du bassin versant (17 km) et de sa morphologie (Figure 3). Enfin, les stations de type 'Profond' ne représente que 4,1% des stations échantillonnées (Tableau 1).

#### Modèle linéaires Généralisés pour la variabilité spatio-temporelle des densités

Des Modèles Linéaires Généralisés (GLM) ont été développés pour décrire la distribution des  $D_i$  en fonction des variables années, compartiments et des types d'habitats. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (<http://www.r-project.org/>).

##### Delta-distribution

Les données de densités contiennent de nombreuses valeurs nulles, ce qui rend les modèles classiques inadaptés pour traiter ces données. Les modèles construits dans cette étude sont basés sur des modèles de mélange (distribution Delta, Stefansson, 1996 ; Le Pape *et al.*, 2003 ; Figure 2). En chaque site  $j$ , la densité  $D_{i,j}$  dans la classe d'anguille  $i$  ( $1, \dots, 4$  et ag) est supposée suivre une distribution Delta-LogNormale :

$$D_{i,j} \sim \mathbf{1}_{i,j} \cdot X_{i,j | \mathbf{1}_{i,j}=1}$$

où  $\mathbf{1}_i$  est une variable de Bernouilli (prenant la valeur 0 ou 1) modélisant la présence/absence d'anguilles de la classe de taille  $j$  dans le site  $i$ , et  $X_{i,j | \mathbf{1}_{i,j}=1}$  est une distribution Log-Normale modélisant les densités positives. En d'autres terme, la densité  $D_{i,j}$  est décrite par le modèle suivant :

$D_{i,j} = 0$  avec une probabilité  $1 - p_{i,j}$  (absence)

Si  $D_{i,j} > 0$  (présence, avec une probabilité  $p_{i,j}$ ), alors  $D_{i,j} \sim \text{LogNormale}$

L'ajustement de ce type de modèle sur les données se fait en trois étapes. *i*) dans un premier temps, une régression logistique (modèle  $M_1$ , GLM Binomial) est ajustée sur les données binaires de présence/absence ; *ii*) dans un deuxième temps, un modèle linéaire classique est ajusté sur les données de densités positives log-transformées (modèle  $M_2$ ) ; *iii*) couplage des deux modèles  $M_1$  et  $M_2$ . La prédiction de la densité  $D_{i,j}$  résultant du couplage des deux modèles, notée  $\hat{D}_{i,j}$  s'obtient en couplant les prédictions de la probabilité de présence par le modèle  $M_1$ , notée  $\hat{p}_{i,j}$ , avec la prédiction de la log-densité positive  $\log(\hat{D}_{i,j}^+)$  donnée par le modèle  $M_2$  :

$$\hat{D}_{i,j} = \hat{p}_{i,j} \cdot e^{\log(\hat{D}_{i,j+})} \cdot e^{s^2_{i,j}/2}$$

où  $s^2_{i,j}$  est la variance de prédiction de la log-densité positive  $\log(\hat{D}_{i,j+})$ .

### Modèles de présence/absence

Pour la classe d'anguille  $i$  et le site  $j$ , la structure générale du modèle de régression logistique est la suivante :

$$1_{i,j} \sim \text{Bernoulli}(p_{i,j})$$

avec

$$\text{Logit}(p_{i,j}) = \text{facteur (Compartiment)} + \text{facteur (Helophyte)} + \text{facteur (Substrat)} + \text{facteur (Faciès)} + \text{facteur (Année)}$$

où  $1_{i,j}$  est la variable binaire de présence/absence. Les facteurs constituent les 5 variables indépendantes qualitatives utilisées comme variables explicatives dans le modèle. La sélection des facteurs explicatifs dans le modèle a été réalisée par la méthode de sélection pas-à-pas ascendante et descendante basée sur le critère AIC (Akaike Information Criterion; Burnham & Anderson, 1998), programmée dans la procédure *stepAIC* du logiciel R. L'utilisation du critère AIC permet de sélectionner le modèle qui offre le meilleur compromis entre qualité d'ajustement aux données et parcimonie. Des analyses graphiques des résidus ont été réalisées. Ces analyses n'ont révélé aucune violation importante des hypothèses de modélisation. Une fois le modèle construit à l'aide de cette procédure, la significativité des facteurs sélectionnés dans les modèles finaux a été testée par un test du  $\chi^2$ .

### Modèle pour les densités positives

Pour la classe d'anguille  $i$  et le site  $j$ , la structure générale des modèles linéaires gaussiens développés pour les densités positives (log-transformées) est la suivante :

$$\log(D_{i,j+}) \sim \text{facteur (Compartiment)} + \text{facteur (Helophyte)} + \text{facteur (Substrat)} + \text{facteur (Faciès)} + \text{facteur (Année)} + \varepsilon_{i,j}$$

où  $D_{i+}$  est la valeur de densité (nombre d'anguilles.m<sup>-2</sup>) quand les anguilles sont présentes et  $\varepsilon_{i,j}$  sont les résidus distribués selon une loi Normale.

Dans tous les modèles pour les densités positives, le facteur Année a été introduit *a priori*. En effet, des analyses préliminaires ont montré que ce facteur pouvait expliquer de manière significative les variations des  $D_i$ . De plus, une telle variabilité interannuelle des densités est

attendue en raison (i) du contexte de décroissance des stocks d'anguilles observées depuis 20 ans au niveau européen (ICES, 1998), (ii) de la variabilité interannuelle importante du nombre d'anguilles recrutées (chapitre 1) et dévalantes (chapitre 3) observée au niveau des passe-pièges du bassin versant du Frémur.

Pour tous les autres facteurs, la procédure *stepAIC* de R (voir paragraphe précédent) a été utilisée pour sélectionner les facteurs explicatifs. Des analyses graphiques des résidus ont été réalisées. Ces analyses n'ont révélé aucune violation importante des hypothèses de modélisation. Enfin, une fois les modèles construits, une analyse de variance (test « F ») est réalisée afin d'analyser plus précisément l'effet des facteurs sélectionnés par la procédure *stepAIC* sur les densités positives. Pour déterminer la tendance interannuelle des densités positives, sur la période 1995-2002, des régressions linéaires simples ont été réalisées sur les données positives log-transformées. Enfin, dans le but d'évaluer l'influence des diverses modalités des caractéristiques d'habitats sélectionnées par la procédure *stepAIC*, des post-tests de Tukey ont été réalisés.

## Résultats

### Modèles sur les $D_{i,0/1}$

Toutes tailles comprises, les anguilles sont présentes dans la totalité des stations ( $N = 221$ ) échantillonnées par pêche électrique entre Septembre 1995 et 2002. Les anguilles appartenant aux classes de taille 2 et 3 sont omniprésentes avec des taux de présence avoisinant 95,9% et 86,4% respectivement. Les anguilles de la classe 4 sont les moins présentes avec 32,6% tandis que les anguilles argentées sont présentes dans 40,3% des stations échantillonnées. Les taux de présence des plus petites anguilles ( $D_1$  et  $D_2$ ) dans les stations du compartiment D le plus amont sont de 59,4% et 92,8% respectivement (Figure 4). Cela confirme l'hypothèse que les petites anguilles peuvent coloniser l'ensemble du bassin versant en une saison suivant leur recrutement en début d'année. Les modèles finaux pour les  $D_{i,0/1}$  sont figurés dans le Tableau 2. Pour les  $D_1$ ,  $D_2$  et  $D_4$ , aucun facteur susceptible d'expliquer leur présence n'a été sélectionné. La présence des  $D_3$  semble diminuer avec le recouvrement en hélophytes mais cette relation n'est pas significative. Les anguilles argentées sont significativement plus présentes dans les substrats 'Soft' et les faciès 'Plat' ( $P < 0,05$ ) (Tableau 2) et leurs présences diminuent significativement ( $P < 0,01$ ) entre les compartiments A (51,9%) et D (27,5%) (Figure 4).

## Modèles sur les $D_{tot}$ et $D_{i+}$

### Effet 'Année'

Cet effet est traité séparément car il est introduit *a priori* dans les modèles pour les densités positives. Les densités de la population totale d'anguilles  $D_{tot}$  du Frémur varient significativement avec le facteur 'Année' (Tableau 3). Entre 1995 et 2002, une chute faible mais significative des  $D_{tot}$  a en effet été observée (régression linéaire :  $\log(D_{tot}) = -0,10 \times \text{'Année'} + 191,4$  ;  $r^2 = 0,04$  ; ddl = 219 et  $p < 0,01$ ). Pour les  $D_{2+}$  (Tableau 3) on note également une baisse annuelle significative des densités moyennes sur la période d'étude (régression linéaire :  $\log(D_{2+}) = -0,04 \times \text{'Année'} + 86,7$  ;  $r^2 = 0,03$  ; ddl = 210 et  $p < 0,01$ ) (Figure 5). Pour toutes les autres (i.e.  $D_{1+}$ ,  $D_{3+}$ ,  $D_{4+}$  et  $D_{ag+}$ ), aucune tendance temporelle n'est mise en évidence (Figure 5).

### Effet 'Compartiment'

Dans les modèles finaux des  $D_{tot}$  et de la totalité des  $D_{i+}$  exceptée  $D_{ag+}$ , le 'Compartiment' est le premier facteur sélectionné par la procédure *stepAIC*. L'analyse de variance (tests « F ») confirme que ce facteur explique la part la plus importante de la variabilité des densités des anguilles non-argentées dans le bassin versant du Frémur (Tableau 3). Globalement, les densités les plus importantes sont observées dans les compartiments A et B (Figure 6). Une décroissance significative des densités entre ces deux compartiments a été observée pour les anguilles les plus abondantes (Test de Comparaisons Post-Hoc de Tukey;  $p < 0,05$  pour  $D_{tot}$ ,  $D_{2+}$  et  $D_{3+}$ ). Pour toutes les anguilles non-argentées, une baisse significative des densités a été observée dans le compartiment C (Figure 6). Finalement, une augmentation des densités est observée dans le compartiment D le plus amont (Figure 6) mais elle n'est significative que pour les  $D_{1+}$  (Test de Comparaisons Post-Hoc de Tukey;  $p < 0,01$ ). Le facteur 'Compartiment' n'a pas été sélectionné dans le modèle final des anguilles argentées (Tableau 3). L'examen des distributions des  $D_{ag+}$  en fonction des compartiments (Figure 6) confirme que ce facteur n'explique pas la variation spatiale des  $D_{ag+}$ .

### Effet 'Habitat'

Des tendances homogènes ont été observées entre les densités positives des anguilles jaunes et les 3 facteurs qui caractérisent l'habitat:  $D_{tot}$  et  $D_{i+}$  moyennes plus faibles dans les stations où le recouvrement en Hélophyte est faible (modalité '0' ; Figure 6) et baisses des densités moyennes des Substrats 'Rocky' à 'Soft' (Figure 7), et des Faciès 'Plat courant' à 'Profond'

(Figure 8). Cependant, à l'issue des procédures AIC, les facteurs sélectionnés sont principalement le recouvrement en hélophytes et le substrat (Tableau 3). Le recouvrement en hélophytes contribuait le plus à l'explication des variations de densités de la population totale et des plus petites anguilles (e.g.,  $D_{tot}$ ,  $D_{1+}$ ,  $D_{2+}$  et  $D_{3+}$ ; Tableau 3). Le facteur Substrat a plutôt été sélectionné pour les  $D_{4+}$  et  $D_{ag+}$  (Tableau 3) avec une baisse des densités des substrats 'Rocky' à 'Soft' (Figure 7). Enfin, le Faciès n'a été sélectionné dans la procédure AIC que pour les  $D_{2+}$  et  $D_{ag+}$  avec une baisse dans les habitats 'Profond'.

### Validation du modèle

L'analyse graphique des résidus des modèles de densité positive ne révèle pas de manquement majeur aux hypothèses de modélisation. Enfin, les densités estimées et prédites sont comparées graphiquement dans le but de vérifier *a posteriori* l'adéquation entre le modèle final et les observations (Figure 10). Cette analyse révèle que la comparaison est très satisfaisante pour les anguilles des classes de taille 1, 2, 3, ainsi que pour la densité totale  $D_{tot}$ . En revanche, pour les anguilles les moins présentes et abondantes ( $D_4$  et  $D_{ag}$ ), les écarts entre les observations et les prédictions sont importants. Ces écarts révèlent une tendance des modèles à sur-estimer la probabilité de présence et à sous-estimer l'abondance.

## Discussion

### *Intérêts et limites de la méthode Delta-GLM*

Cette étude montre que la méthode Delta-GLM, déjà mise en œuvre pour d'autres espèces de poissons (Stefansson, 1996 ; Le Pape *et al.*, 2003) permet d'analyser la variabilité spatio-temporelle des densités d'anguilles. Le couplage d'un modèle de présence/absence avec un modèle pour les densités positives permet de traiter des jeux de données contenant des densités nulles. Dans certains cas, le modèle de présence/absence est informatif (Le Pape *et al.*, 2003). Dans le cas de la sous-population d'anguilles du Frémur, la méthode aboutit à des relations entre la probabilité de présence et les variables de l'habitat qui se révèlent difficilement interprétables, notamment car les densités nulles sont rares. Le modèle de présence/absence joue plutôt le rôle d'un "filtre statistique" qui permet de s'affranchir des problèmes statistiques liés à la présence de densités nulles. Cette situation est liée à notre cas d'étude où des densités importantes d'anguilles sont observées. L'interprétation des modèles de présence/absence pourrait être bien plus pertinente et informative dans le cas d'autres

hydrosystèmes, plus grands ou soumis à une plus grande fragmentation (barrages peu franchissables par exemple).

Le modèle révèle une bonne capacité prédictive des densités d'anguilles dans le cas des classes de tailles les plus abondantes ( $D_{tot}$ ,  $D_2$  et  $D_3$ ). Mais cette capacité prédictive est bien moindre dans le cas des classes de tailles moins abondantes. Pour ces classes de taille, on note une tendance du modèle à sur-estimer la probabilité de présence et à sous-estimer les densités positives. Nous n'avons pas pu établir si ce problème était un problème général connu inhérent à la méthode Delta-GLM ou bien s'il résulte d'une configuration particulière de notre jeu de données.

#### *Variation spatiale des densités*

Le 'Compartiment' est le facteur qui explique le plus les variations spatiales des densités totales d'anguilles  $D_{tot}$  du Frémur (Tableau 3), avec une diminution significative des densités des compartiments A à C (Figure 6). Les densités significativement plus élevées des anguilles les plus abondantes (i.e.  $D_{2+}$  et  $D_{3+}$ ) dans le compartiment A le plus aval (Figure 6) et des densités des  $D_{1+}$ ,  $D_{2+}$  et  $D_{3+}$  significativement plus faibles dans le compartiment C (Figure 6) expliquent principalement ce résultat. La distance à la mer peut contribuer à cette tendance comme cela a été montré pour les anguilles européenne *A. anguilla* (Naismith & Knights, 1993 ; Chancerel, 1994 ; Lobon-Cervia *et al.*, 1995), américaine *A. rostrata* (Smogor *et al.*, 1995) ou japonaise *A. japonica* (Tzeng *et al.*, 1995). Cependant, la présence d'anguilles de l'année (i.e., anguilles  $\leq 150$  mm) dans toutes les stations échantillonnées (incluant les stations amont du compartiment D) (Figure 6) montre que certaines sont capables d'atteindre dans l'année les zones amont du bassin versant et cela malgré les obstacles présents sur le Frémur (Figure 1). Compte tenu de la faible longueur du linéaire du Frémur (environ 10 km entre les compartiments A et D) et des capacités importantes de colonisation des plus petites anguilles (Legault, 1992), il est peu probable que la distance à la mer seule explique la chute des densités. D'autres facteurs, comme les caractéristiques du méso-habitat, qui covarie généralement avec la distance à la mer (Glova *et al.*, 1998), doivent probablement aussi influencer cette tendance.

La granulométrie du substrat et la végétation aquatique qui sont des paramètres du microhabitat qui influencent fortement l'organisation spatiale de nombreuses espèces de poissons d'eau douce (Huet, 1959 ; Angermeier & Karr, 1983 ; Oberdorff *et al.*, 2001), expliquent également celles des anguilles jaunes du Frémur (Tableau 3). Les densités (de  $D_1$  à  $D_4$ ) sont significativement plus faibles dans les zones à faible recouvrement en hélophytes

(Figure 7) et dans les substrats de type 'Soft' (Tableau 3). Ces relations densités/habitat sont cohérentes puisque les faibles recouvrements en Hélophytes sont significativement plus importants dans les stations de type 'Soft' vs 'Rocky' (Test exact de Fisher,  $p < 0,05$ ). La végétation aquatique, très importante pour les alevins de poissons (Grenouillet *et al.*, 2000) qui utilisent ces habitats pour se nourrir (Werner *et al.*, 1983 ; Rozas & Odum, 1988), gouverne également fortement la distribution des macroinvertébrés (Clare & Edwards, 1983; Scheffer *et al.*, 1984 ; Painter, 1999). Ainsi, les stations où le recouvrement en végétation aquatique est important offrent vraisemblablement des conditions trophiques favorables aux plus petites anguilles omnivores (insectes, mollusques, etc.) et aux plus grandes anguilles souvent ichthyophages (i.e.,  $D_4$  ; Michel & Oberdorff, 1995 ; Laffaille *et al.*, 2003). Wiley *et al.* (2004) ont récemment confirmé que les densités des poissons autres que l'anguille étaient un bon indice de la densité d'*A. rostrata* dans 5 bassins versant du Maryland (Amérique du Nord). Dans cette étude, un gradient amont/aval des stations favorables a été observé sur le linéaire: 70% des stations favorables (substrat rocheux dominant et recouvrement en hélophytes  $> 25\%$ ) sont situées dans les compartiments A et B tandis que 71% des stations de type vaseux sont localisées dans les compartiments C et D en raison de la présence de station de lagunage et de nombreux étangs privés qui favorisent l'accumulation de sédiments (principalement de la vase) et le colmatage des stations. Ainsi, nos résultats suggèrent que la distribution spatiale des anguilles jaunes du Frémur est principalement liée à la disponibilité des habitats favorables (zones rocheuses avec couvert végétal important) qui diminuent avec la distance à la mer.

Généralement, les stations les plus profondes sont des sites trophiques et des abris privilégiés par les plus grandes anguilles ( $> 400-450$  mm) tropicales (e.g., Glova *et al.*, 1998) et européennes (Lamouroux *et al.*, 1999 ; Laffaille *et al.*, 2003). Nos résultats n'ont pas montré de relations entre les densités des anguilles  $> 450$  mm ( $D_{4+}$ ) et les faciès profond (Tableau 3). Mais le très faible nombre (4%) de stations profondes ( $> 1$  mètre) échantillonnées doit probablement expliquer ce résultat.

De nombreux auteurs considèrent que l'anguille européenne ne sélectionne pas d'habitat particulier en raison de son caractère opportuniste et qu'un indice d'habitat ne peut être raisonnablement développé pour cette espèce (Knights *et al.*, 2001). Cependant, la capacité d'accueil du milieu n'est jamais prise en compte. En effet, Smogor *et al.* (1995) en analysant la distribution des abondances de l'anguille américaine *A. rostrata* dans 6 rivières de Virginie (Amérique du Nord), ont observé qu'il existait une relation entre les densités et l'habitat (recouvrement végétal notamment) uniquement dans les sites côtiers où les densités étaient

exceptionnellement élevées (i.e., 0,27 ind.m<sup>-2</sup>). Ils ont émis l'hypothèse suivante : quand les densités sont très importantes, la distribution spatiale est influencée par la disponibilité des habitats favorables, sinon seule la distance à la mer structure la distribution spatiale. Avec une densité moyenne de 0,40 ± 0,48 ind.m<sup>-2</sup> (valeur min = 0,01 et valeur max = 2,78 ind.m<sup>-2</sup>) observée entre 1995 et 2001, qui ne prend pas en compte les parties aval du bassin versant où des densités de 12,37 ind.m<sup>-2</sup> ont pu être observées (Laffaille *et al.*, 2003), les densités d'anguilles du Frémur sont 1,5 fois plus importantes que celles observées par Smogor *et al.* (1995) et comptent parmi les plus élevées publiées en Europe. Carrs *et al.* (1999), en analysant une base de données comprenant 1462 stations échantillonnées dans des rivières anglaises, ont montré que 71% des densités moyennes étaient inférieures à 0,05 ind.m<sup>-2</sup>. Dans la rivière Imsa (Norvège), les densités estimées étaient de 0,12 ind.m<sup>-2</sup> (Vollestad & Jonsson, 1988). Les densités les plus importantes ont été observées dans des rivières danoises (0,05 - 13,00 ind.m<sup>-2</sup>) (Rasmussen, 1983), des gammes de densités similaires à celles du Frémur. En résumé, nos résultats valident pour *A. anguilla* la relation densité/habitat de Smogor *et al.* (1995) dans le cas de populations d'anguilles très abondantes comme celle du bassin versant côtier du Frémur.

Cependant, ces relations ne s'appliquent qu'aux anguilles jaunes. En effet, nos résultats ont montré que la distribution spatiale des anguilles argentées  $D_{ag+}$  était indépendante des facteurs Compartiments et Hélophytes qui structurent fortement celle des anguilles jaunes (Tableau 3 ; Figure 6 et 7). Ce résultat s'explique probablement par une différence de comportement entre les anguilles jaunes en phase de croissance généralement sédentaires (Laffaille *et al.*, 2005b), et les anguilles argentées qui ne se nourrissent plus (Fricke & Kaese, 1995 ; EELREP, 2005) et qui se redistribuent dans l'espace dans l'attente des crues automnales pour débiter leur migration catadrome (Vollestad *et al.*, 1986 ; 1994 ; Behrman-Godel & Eckmann, 2003).

#### *Variation temporelle des densités*

Les densités totales d'anguilles du Frémur varient significativement en fonction des années (Table 3), les  $D_{tot}$  diminuant faiblement mais significativement entre 1995 et 2002 (Figure 5). Ces variations sont liées aux diminutions significatives du recrutement (Tableau 3). Le suivi des passe-pièges situées à l'aval du compartiment A a mis en évidence une diminution de 34% des captures totales d'anguilles migrantes (taille moyenne = 133 mm) entre 1998 et 2003 (cf. partie 1.1.). Les résultats de nos analyses ne mettent pas en évidence de diminution des  $D_{1+}$  sur la période d'étude (Tableau 3) tandis que les  $D_{2+}$ , les plus nombreuses dans le bassin versant (54% des anguilles capturées), diminuent significativement entre 1995 et 2002

(Tableau 3). Ces résultats suggèrent que les anguilles migrantes diffèrent leur migration et/ou qu'elles grandissent suffisamment pour passer des classes de taille  $D_1$  ( $\leq 150$  mm) à  $D_2$  (entre 150 et 300 mm) pendant la période qui sépare leurs captures dans les passes-pièges au début de l'été (i.e. entre avril et Juillet) et nos pêches électriques de Septembre. Briand *et al.* (2005b) ont récemment montré dans la rivière Vilaine, une relation positive entre le recrutement estuarien et les densités des populations d'anguilles, avec une augmentation d'un facteur 6 des densités totales dans les zones amont après la restauration du recrutement fluvial. Les résultats obtenus dans la présente étude sont cohérents puisqu'une chute du recrutement fluvial est suivie d'une baisse des densités totales à l'amont.

En réponse à cette diminution du recrutement, une baisse des densités des plus grandes anguilles ( $D_3$ ,  $D_4$  et  $D_{ag}$ ) était attendue. Nos résultats ont montré à l'inverse que les densités de ces anguilles étaient stables sur la période d'étude (Tableau 3 ; Figure 6). Pour expliquer cette observation, nous formulons l'hypothèse que la capacité d'accueil des zones lotiques du Frémur est atteinte. Les résultats d'une analyse de la dynamique d'une population d'anguilles pendant 13 années dans la rivière Imsa (Norvège) ont montré que les processus densité-dépendants régulent la mortalité des anguilles en eau douce, *via* la compétition pour l'espace et l'exposition aux prédateurs, au moins quand le nombre d'anguilles recrutées excède une valeur seuil (Vollestad & Jonsson, 1988). A ce jour, ces valeurs seuils ne sont pas connues pour l'anguille, contrairement à d'autres espèces comme la truite commune *Salmo trutta* (Nordwall *et al.*, 2001). Compte tenu des densités très importantes (0,40 ind.m<sup>-2</sup> en moyenne) observées dans le Frémur, cette valeur seuil est probablement dépassée (Feunteun *et al.*, 2003).

Ces résultats ont des conséquences importantes en terme de gestion. En effet, l'aménagement des obstacles par des passes à anguilles qui ont pour objectif d'augmenter les biomasses d'anguilles dans les habitats continentaux (Feunteun, 2002) est une mesure efficace si les densités d'anguilles observées à l'amont sont faibles comme cela a été observé dans la Vilaine (Briand *et al.*, 2005b). Dans des systèmes comme le Frémur où la capacité d'accueil est probablement atteinte, l'augmentation du recrutement naturel ne peut entraîner une augmentation des densités à l'amont que si la capacité d'accueil est augmentée via la restauration des habitats.

#### *Intérêt du modèle pour l'estimation du stock*

Le modèle proposé dans cette étude permet d'effectuer une estimation du stock à l'échelle du bassin versant du Frémur. En effet, il est basé sur des covariables caractérisant l'habitat qui

sont disponibles à l'échelle de l'ensemble du linéaire du cours d'eau. L'extrapolation des résultats du modèle à l'ensemble du linéaire du cours d'eau peut se faire par l'intermédiaire d'un Système d'Information Géographique (SIG). Cette extrapolation représente une des perspectives les plus intéressante de ce travail.

Des applications à d'autres bassins versants de taille comparable à celle du Frémur sont envisageables. Ces applications seraient utiles afin de déterminer si nos résultats sont particuliers au cas d'étude traité ou s'ils sont transposables. Dans tous les cas, il est probable que nos résultats ne puissent pas être transposés à des bassins versants de plus grande taille. Néanmoins, les petits bassins versants côtiers tels que le Frémur représentent un enjeu important pour la gestion des stocks d'anguilles, de part leur nombre important sur le littoral et la densités d'anguilles souvent importante dans ces systèmes (Acou *et al.*, 2004).

## **Bibliographie**

Voir la partie « Bibliographie générale ».

## Légendes des tableaux

**Tableau 1.** Caractéristiques des 3 variables utilisées pour définir l'habitat et proportions (%) des stations (221 au total) caractérisées par ces variables entre 1995 et 2002.

**Tableau 2.** Résultats des régressions logistiques sur les  $D_{i,0/1}$ . Les facteurs sélectionnés par la procédure 'pas-à-pas' couplée à l'AIC sont reportés selon leur ordre d'introduction (de 1 à 3) dans le modèle ; les facteurs non sélectionnés sont mentionnés par une croix. La probabilité associée par un test du  $\chi^2$  est figurée ; *ns* = non significatif ; \* =  $P < 0,05$  ; \*\* =  $P < 0,01$ .

**Tableau 3.** Résultats des modèles GLM sur les  $D_{i+}$ . Les facteurs sélectionnés par la procédure 'pas-à-pas' ascendante couplée à l'AIC sont reportés selon leur ordre d'introduction (de 1 à 5) dans le modèle, la facteur année étant toujours sélectionné en premier. Les facteurs non sélectionnés sont mentionnés par une croix. La valeur du F et la probabilité associée au test F sont mentionnées ; *ns*: non significatif ; \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$  ; \*\*\* =  $P < 0,001$ .

## Légendes des figures

**Figure 1.** Localisation et caractéristiques du bassin versant du Frémur (long.  $2^{\circ}07'W$ , lat  $48^{\circ}35'N$ ). Les étoiles représentent des lots de 2 à 3 stations de 30 mètres échantillonnées à l'électricité. Les barres noires représentent l'emplacement d'obstacles majeurs équipés de passes à anguilles : A, barrage du Pont es Omnes (4,5 km de la limite tidale) et B, barrage du Bois Joli (6 km de la limite tidale). Les 3 obstacles temporairement infranchissables qui définissent les limites des 4 compartiments de A à D sont représentés par une barre rouge.

**Figure 2.** Delta-distribution des densités log-transformées des anguilles  $< 150$  mm ( $D_1$ ) capturées dans le bassin versant du Frémur entre 1995 et 2002. (Nombre total de stations = 221).

**Figure 3.** Répartition (en %) des habitats observés dans les stations ( $N = 221$ ) échantillonnées par pêche électrique dans le Frémur entre 1995 et 2002 des compartiments A à D. Le faciès est décrit par 3 modalités : Pc = plat courant, Pl = plat et Pr = profond.

**Figure 4.** Evolution de la présence (en %) des  $D_i$  d'anguilles des stations échantillonnées par pêche électrique des compartiments A, B, C et D entre Septembre 1995 et Septembre 2002.

**Figure 5.** Distributions annuelles des  $D_{tot}$  et  $D_{i+}$  observées au mois de Septembre entre 1995 et 2002.

**Figure 6.** Distributions des  $D_{tot}$  et  $D_{i+}$  observées en Septembre entre 1995 et 2002 par compartiment. Pour une densité particulière, une lettre différente signifie une différence significative des densités moyennes entre les différents compartiments (Post-test de Tukey ; P

< 0,05). Ce test a été réalisé uniquement quand le facteur compartiment a été sélectionné par la procédure AIC.

**Figure 7.** Distributions des  $D_{tot}$  et  $D_{i+}$  observées en Septembre entre 1995 et 2002 en fonction du recouvrement en Hélophytes. Pour une densité particulière, une lettre différente signifie une différence significative des densités moyennes entre les différentes modalités de recouvrement en Hélophytes (Post- test de Tukey ;  $P < 0,05$ ). Ce test a été réalisé uniquement quand le facteur Hélophytes a été sélectionné par la procédure AIC.

**Figure 8.** Distributions des  $D_{tot}$  et  $D_{i+}$  observées en Septembre entre 1995 et 2002 en fonction du substrat. Pour une densité particulière, une lettre différente signifie une différence significative des densités moyennes entre les différentes modalités de recouvrement en Hélophytes (Post-test de Tukey ;  $P < 0,05$ ). Ce test a été réalisé uniquement quand le facteur Substrat a été sélectionné par la procédure AIC.

**Figure 9.** Distributions des  $D_{tot}$  et  $D_{i+}$  observées en Septembre entre 1995 et 2002 en fonction du Faciès. Pour une densité particulière, une lettre différente signifie une différence significative des densités moyennes entre les différentes modalités du Faciès (Post-test de Tukey ;  $P < 0,05$ ). Ce test a été réalisé uniquement quand le facteur Faciès a été sélectionné par la procédure AIC.

**Figure 10.** Densités (en  $\text{ind.m}^{-2}$ ) observées et prédites par la liaison des modèles binomiaux et GLM des  $D_{tot}$  et  $D_{i+}$ . Les médianes sont représentées.

Tableau 1.

Variables	Modalités	Caractéristiques	Proportions (%)
Faciès principal	Plat courant (Pc)	si Prof. < 0,6 m et Vit. $\geq 0,2 \text{ m.s}^{-1}$	20,4
	Plat (Pl)	si Prof. < 0,6 m et Vit. < $0,2 \text{ m.s}^{-1}$	75,5
	Profond (Pr)	si Prof. > 0,6 m et Vit. < $0,2 \text{ m.s}^{-1}$	4,1
Substrat dominant	Soft	granulométrie $\leq 2 \text{ mm}$ (litière, limon, vase ou sable)	56,1
	Rocky	granulométrie > 2 mm (graviers, cailloux, pierres, rochers)	43,9
Recouvrement en Hélophytes	0	$\leq 25\%$	17,6
	1	> 25% et $\leq 50\%$	62,9
	2	> 50%	19,5

Tableau 2.

Facteurs	$D_{i,0/1}^a$				
	$D_{1,0/1}$	$D_{2,0/1}$	$D_{3,0/1}$	$D_{4,0/1}$	$D_{ag,0/1}$
Année $P(\chi)$	×	×	×	×	×
Compartiment $P(\chi)$	×	×	×	×	2 *
Substrat $P(\chi)$	×	×	×	×	1 <i>ns</i>
Faciès $P(\chi)$	×	×	×	×	3 <i>ns</i>
Helophyte $P(\chi)$	×	×	1 <i>ns</i>	×	×

<sup>a</sup> les  $D_{tot,0/1}$  n'ont pas fait l'objet d'une régression logistique car elles étaient présentes dans la totalité des stations échantillonnées.

Tableau 3.

Facteurs	D <sub>i+</sub>					
	D <sub>tot</sub>	D <sub>1+</sub>	D <sub>2+</sub>	D <sub>3+</sub>	D <sub>4+</sub>	D <sub>ag+</sub>
Année	1	1	1	1	1	1
F	3,01	0,98	3,20	1,11	2,02	0,99
P(F)	**	<i>ns</i>	**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
Compartiment	2	2	2	2	2	×
F	21,07	12,08	16,37	8,31	4,70	
P(F)	***	***	***	***	**	
Hélophyte	3	3	3	3	×	×
F	6,30	2,20	6,71	4,03		
P(F)	**	<i>ns</i>	**	*		
Substrat	4	×	4	×	3	3
F	6,31		4,76		3,63	5,64
P(F)	*		*		<i>ns</i>	*
Faciès	×	×	5	×	×	2
F			1,87			6,31
P(F)			<i>ns</i>			**

Figure 1.

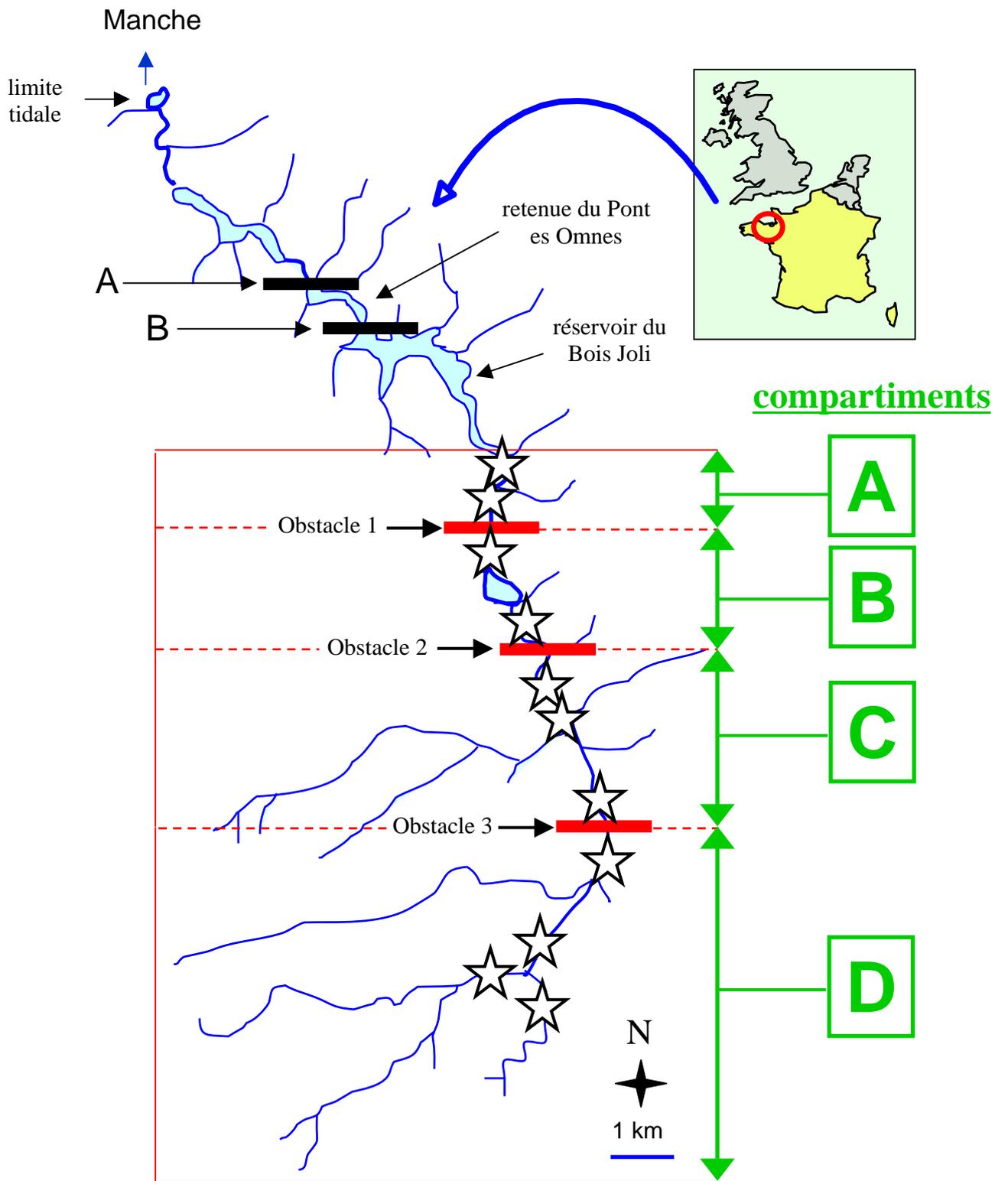


Figure 2.

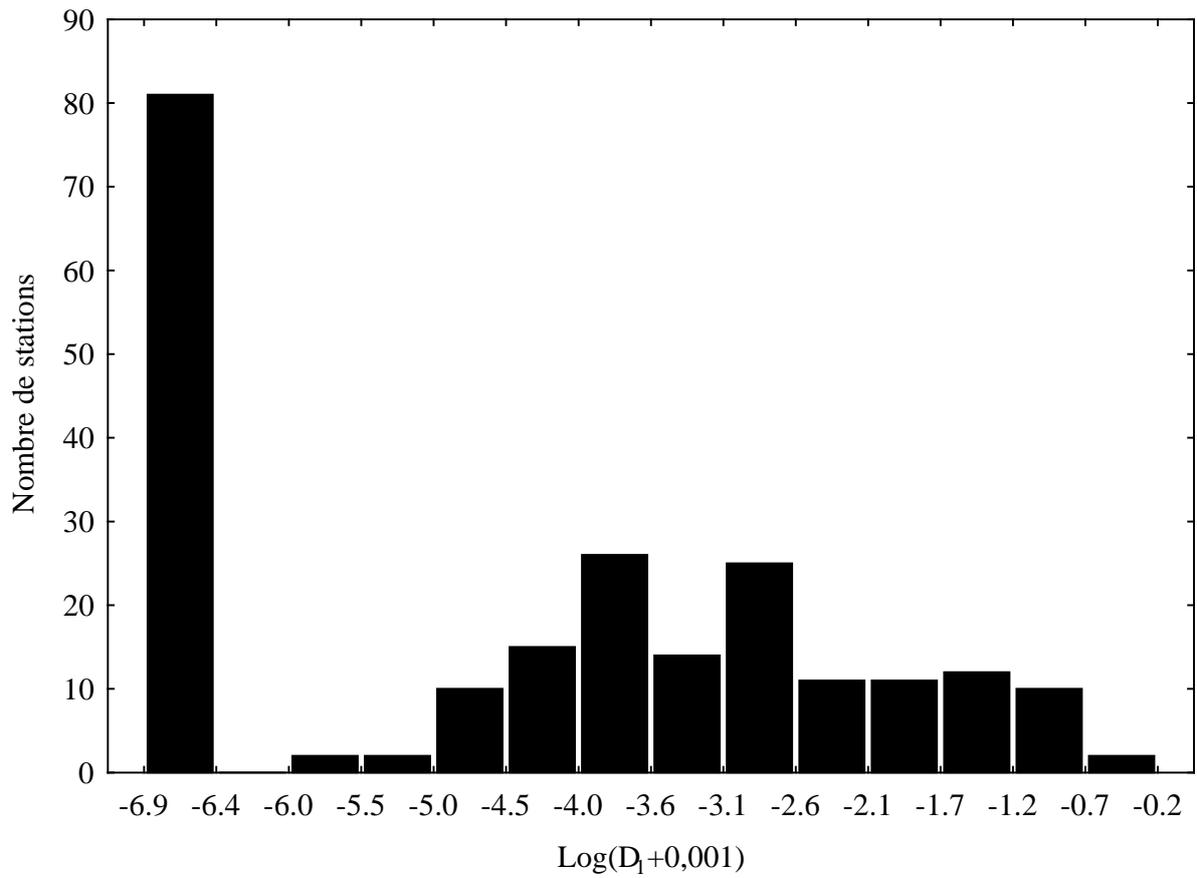


Figure 3.

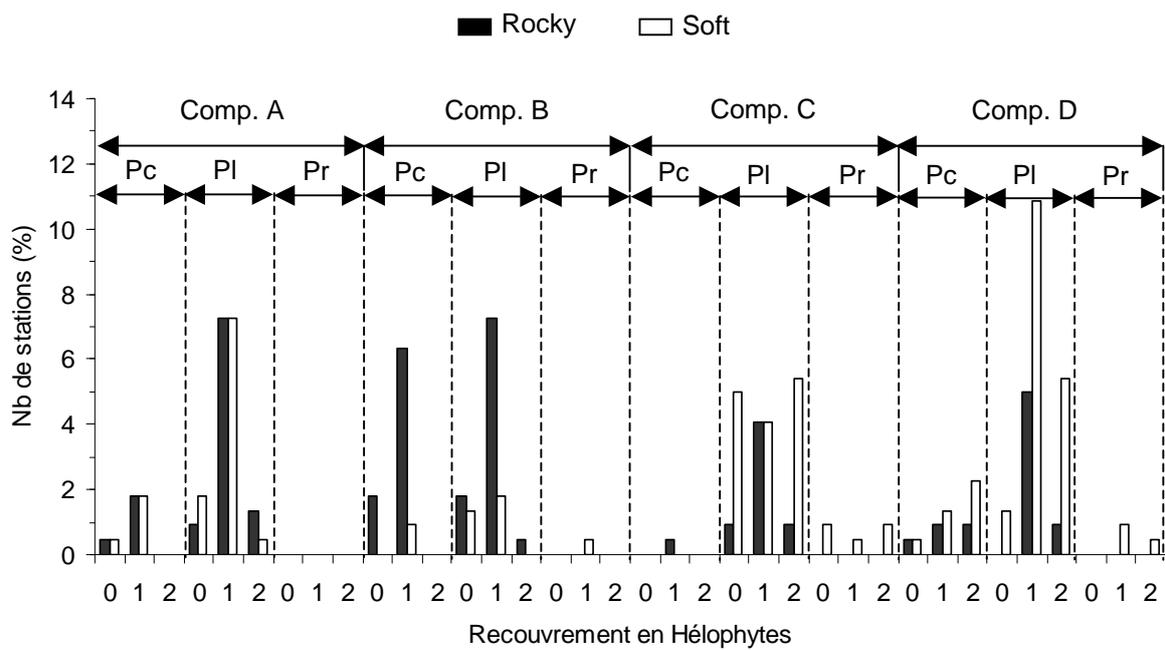


Figure 4.

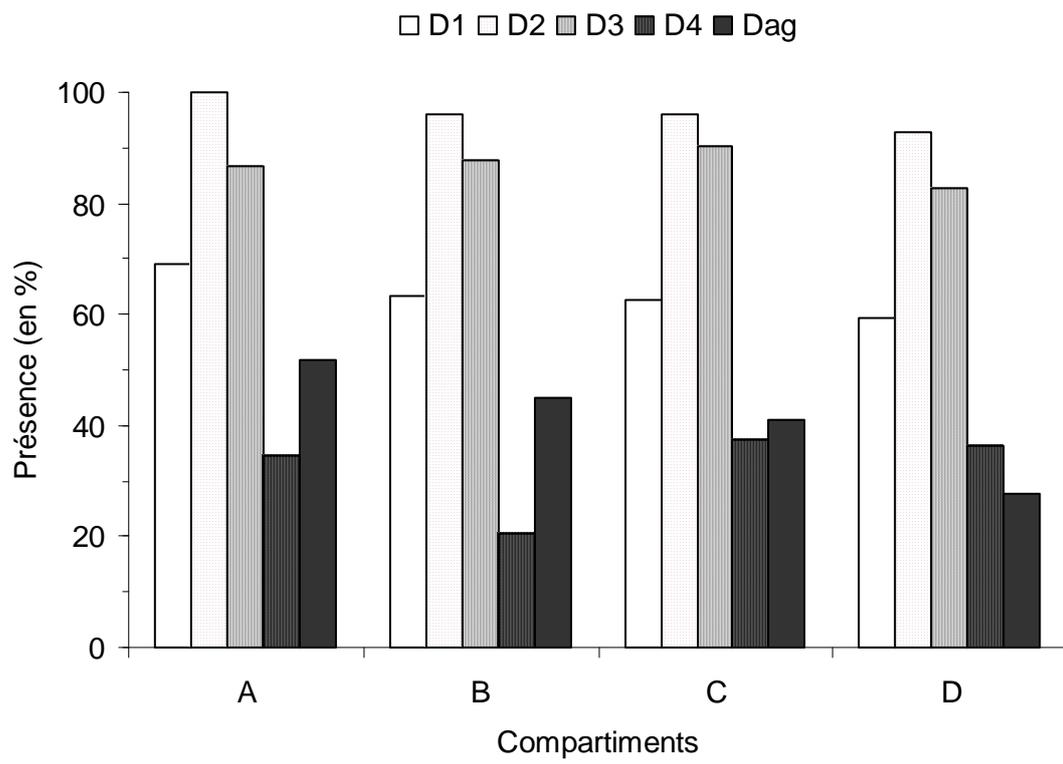


Figure 5.

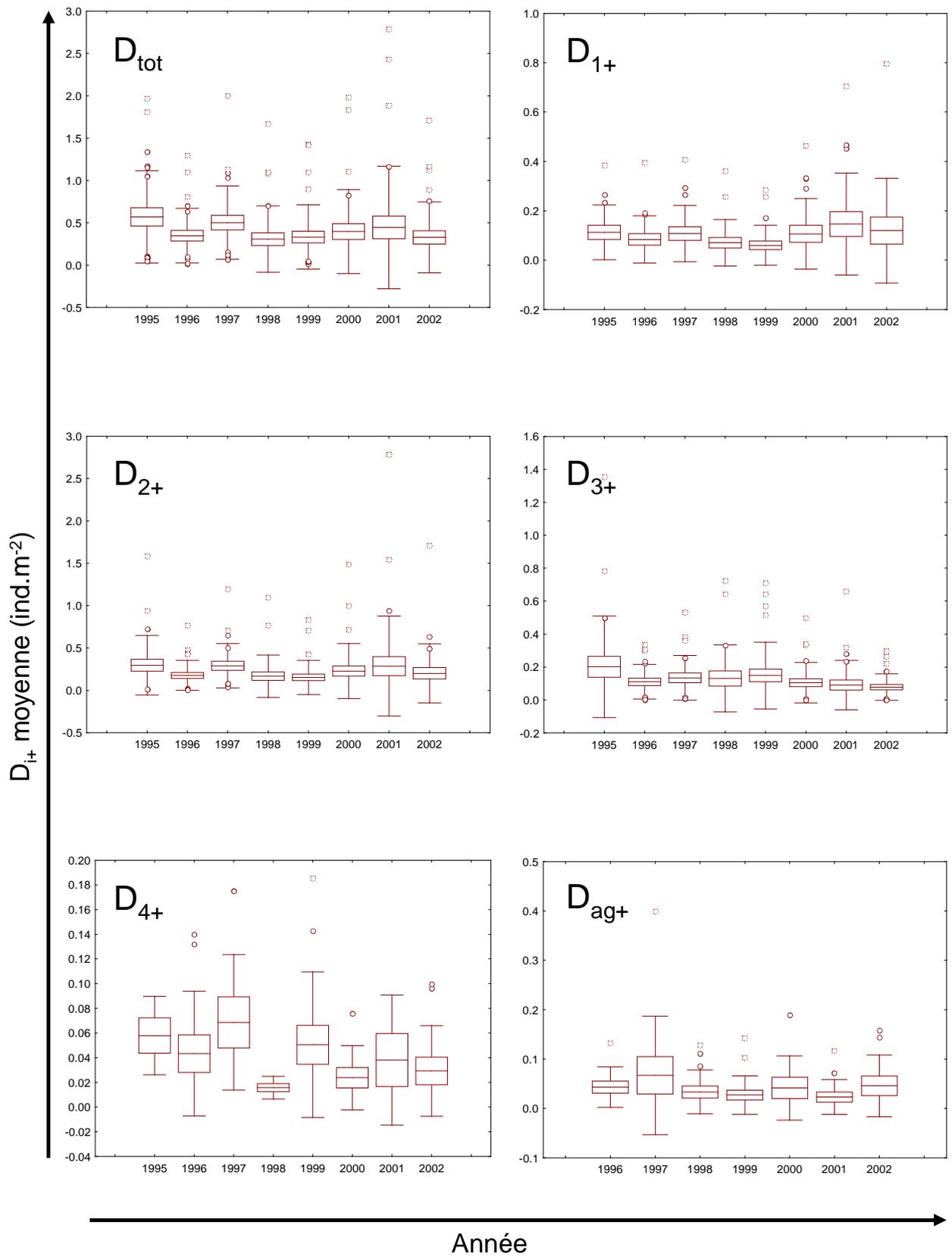


Figure 6.

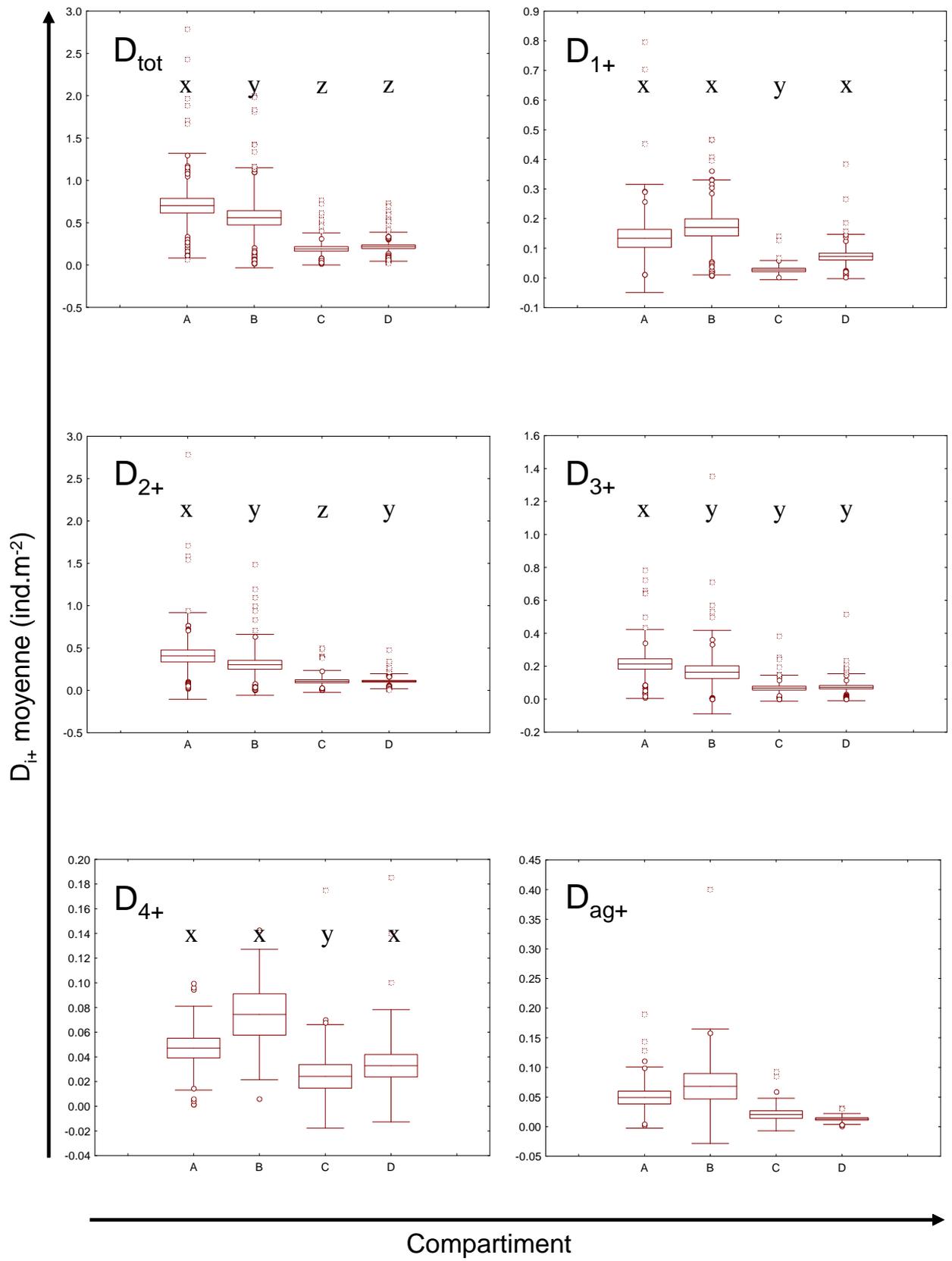


Figure 7.

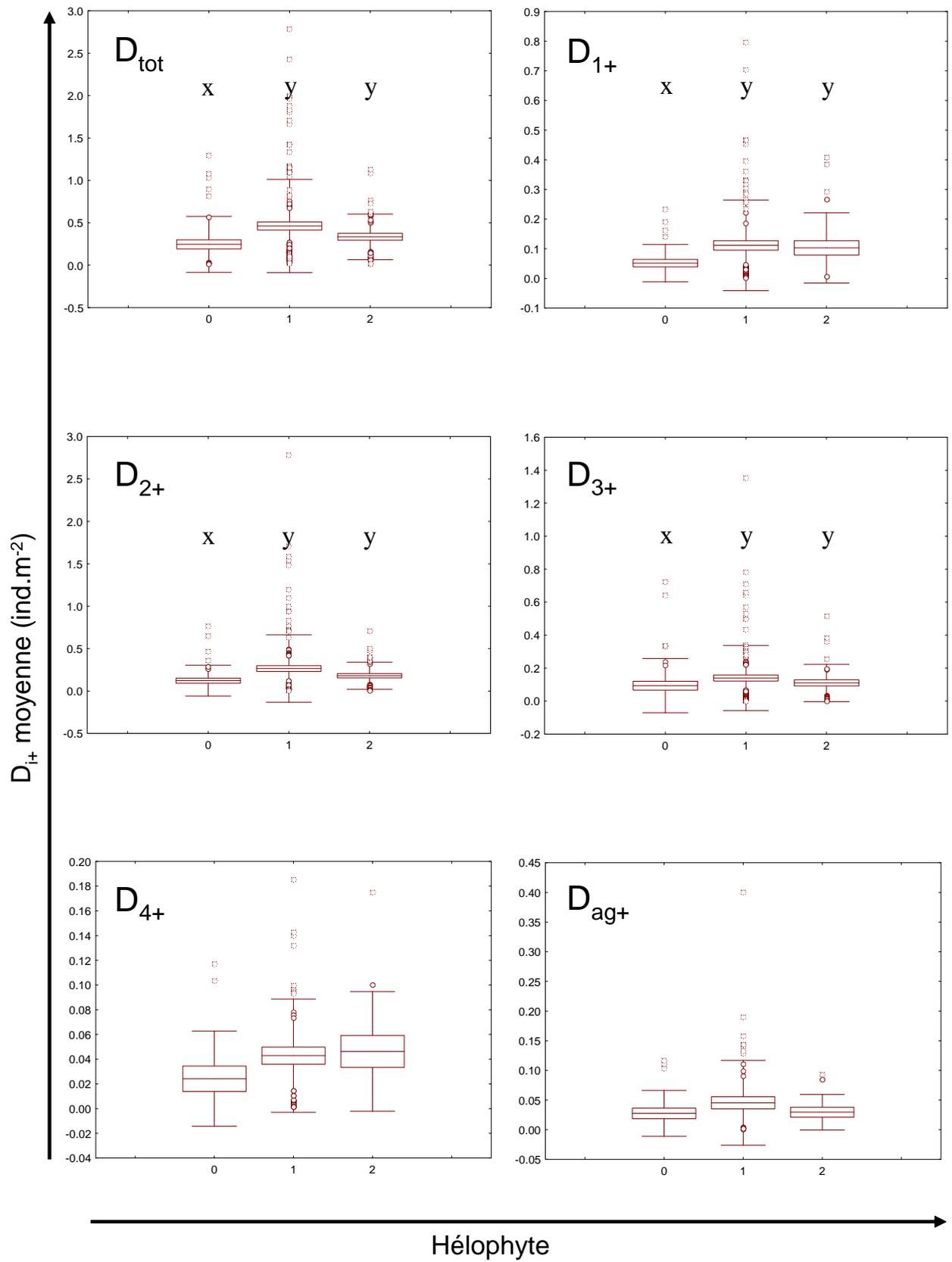


Figure 8.

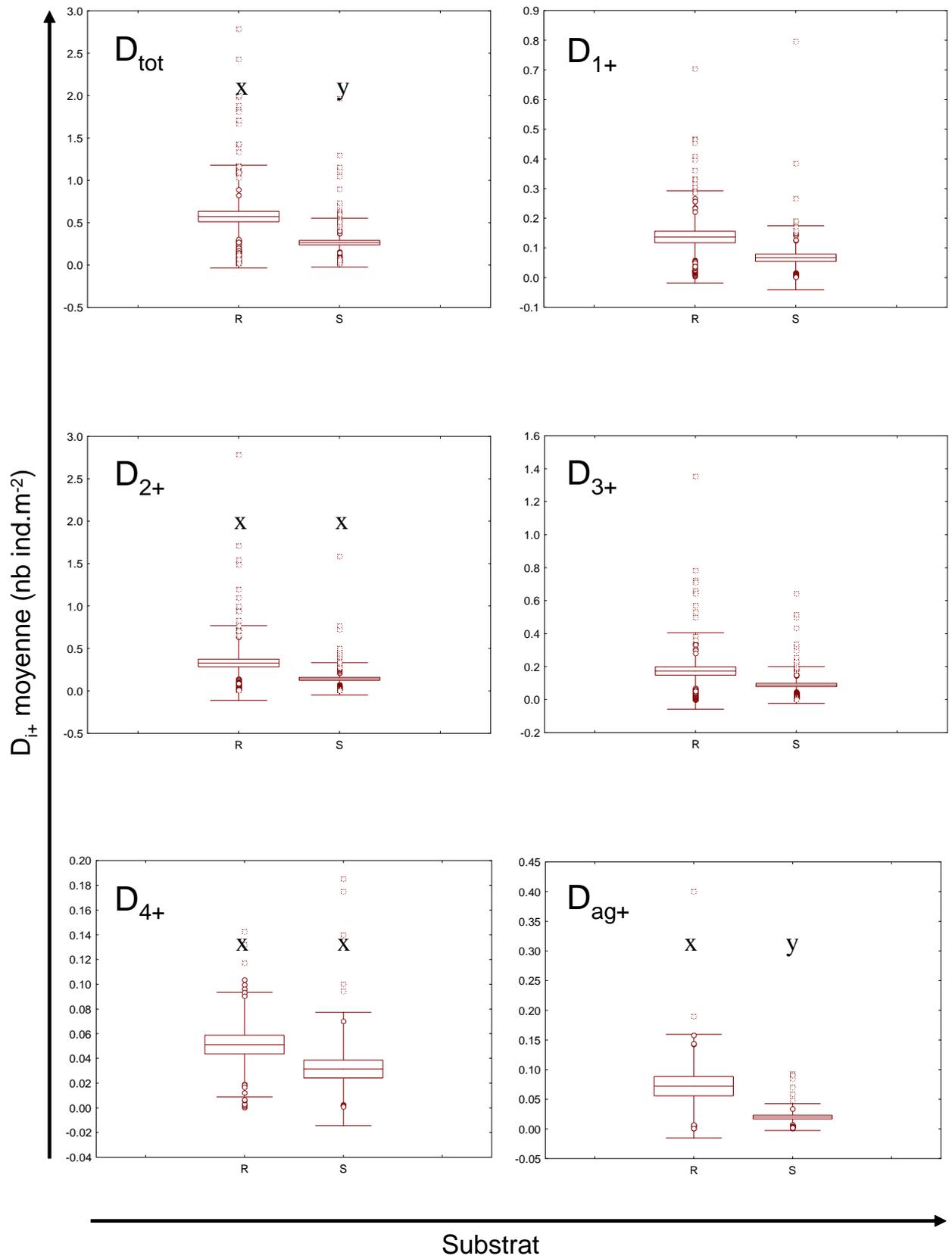


Figure 9.

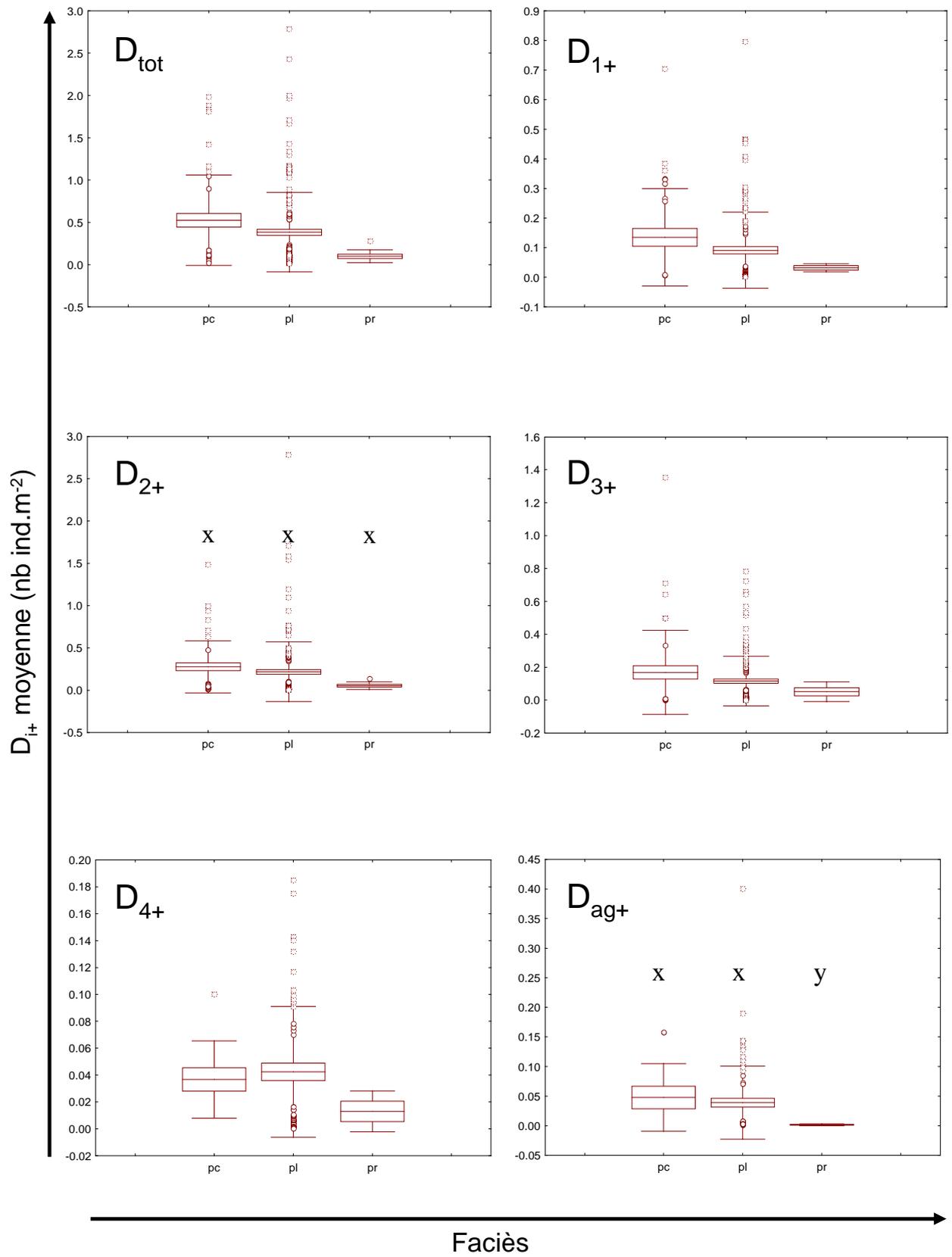
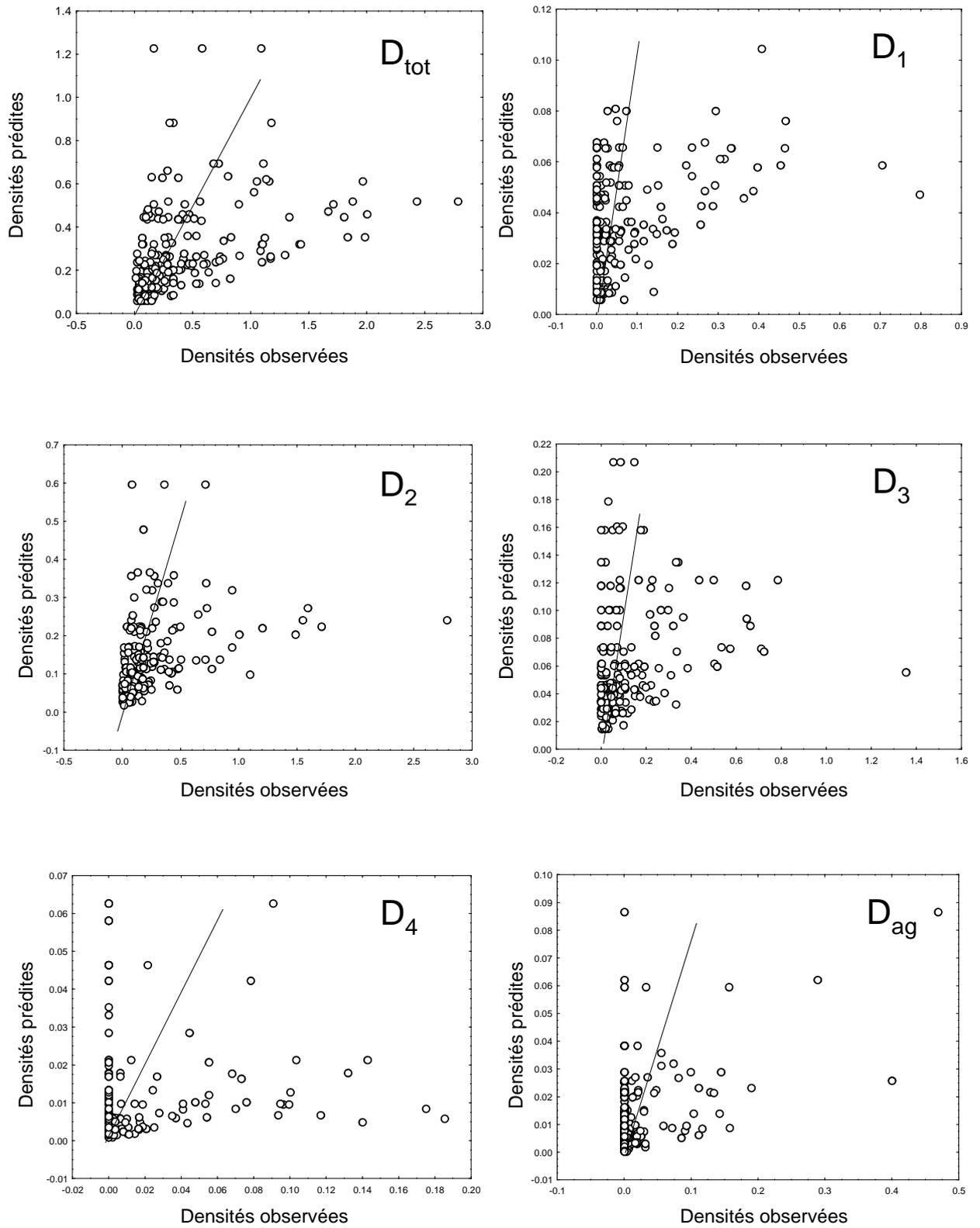


Figure 10.



## II.2. Caractérisation des candidates à la dévalaison

II.2.1. Les limites de la caractérisation quantitative du stade argenté: erreurs associées à la mesure de l'Index Oculaire de Pankhurst.

Cette partie est présentée sous la forme d'un article sous presse dans la revue *Ecology of Freshwater Fish*.

### Résumé.

C'est au cours d'une métamorphose qui implique de nombreuses transformations morphologiques et physiologiques que les anguilles évoluent des stades jaune à argenté. A son terme, une augmentation importante de la surface de l'œil est observée. Pankhurst (1982a) a défini un index oculaire (IO) dans le but de quantifier cette augmentation. La valeur seuil d'IO de 6,5 qu'il propose est le critère le plus communément utilisé dans la littérature pour discriminer quantitativement les stades jaunes et argentés et déterminer quels sont les individus prêts à entamer leur migration d'avalaison. Cependant, l'IO implique la mesure de 5 variables (longueur totale et 4 diamètres oculaires) qui peuvent être sensibles à l'erreur de mesure (biais et imprécision). Pour évaluer cette hypothèse, 3 séances de mesures de 13 anguilles (de 364 mm à 680 mm) échantillonnées en Camargue (delta du Rhône) ont été réalisées par 3 observateurs différents. Nos résultats montrent que l'amplitude de l'imprécision de l'IO est de 1,8 quels que soient la taille de l'anguille et l'observateur. Une telle erreur engendre probablement des problèmes importants de discrimination particulièrement quand les valeurs d'IO sont proches de la valeur seuil utilisée. Au delà des problèmes de mesure, ces résultats révèlent que la mise au point d'une méthode standardisée de la caractérisation de l'argenture est nécessaire.

Letters

**Errors in ocular index measurements in European eel *Anguilla  
anguilla* (L.)**

A. ACOU<sup>1,2</sup>, G. POIZAT<sup>1</sup> AND A.-J. CRIVELLI<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, Arles, France

Running headline: Measurement error in eel ocular index

---

<sup>2</sup> Author to whom correspondence should be addressed. Present address: Equipe de Recherche Technologique 52 'Biodiversité Fonctionnelle et Gestion des Territoires', Campus de Beaulieu, Av. Général Leclerc, Université de Rennes1, 35042 Rennes cedex, France. Tel.: 33 223 23 69 36; fax: 33 223 23 51 38. Email: anthony.acou@univ-rennes1.fr

**Abstract:**

Knowledge of maturation state of eels (*Anguilla anguilla*, L.) based on Ocular Index (OI) serves management and research functions, such as estimating how much silver eel actually could escape from a particular basin or determining more precisely the developmental biology of a particular eels. OI implies the measurements of 5 variables (total length and eyes diameters) in a formula which can be sensitive to measurement error. To investigate this issue, we carried out a comparative study using 13 European eels harvested in Camargue (Rhône delta, France) and 3 replicated measurements by three different observers. The estimated amplitude of OI imprecision at a 95% confidence level was 1.8 whatever eel and observer. Such error may lead to classification problems particularly when OI values are close to the threshold values used to discriminate between yellow and silver stages. This study not only raised the problem of the OI imprecision but also brought up the need to develop standardized protocol for identifying silver eels. To reach this goal, two different ways are proposed in conclusion.

**Key words:** *Anguilla anguilla*, ocular index, measurement error, silvering.

## Introduction

In the context of a drastic decline of eel population *Anguilla anguilla* (L.) throughout its distribution range, from Iceland to Morocco, it seems fundamental to characterize the continental stock of eel and the maturation dynamics (i) with the long-term aim of estimating how much silver eel actually escape from a particular basin (Moriarty & Dekker, 1997) (ii) and the final goal to predict the escapement while looking at the yellow eel population and the silvering fraction (Feunteun et al., 2000; Acou et al., in press). The study of maturation dynamics implies the assessment of maturation state of the eels between the growth phase (yellow eel) and the seaward migration phase (silver eel). Silver eels are characterised by a very contrasting colour pattern with a blackish brown back and a silvery white belly (Fontaine 1994), and there is a general increase in the size of sensory organs like the eyes (Pankhurst 1982; Fontaine 1994). Ocular Index OI which reflects changes in eye diameter during the metamorphosis has proved to be a useful criterion for assessing quantitatively the degree of transformation of the eel (Durif et al. 2000). Furthermore, the relationship between eye size and gonad development in female *Anguilla* provides a reliable method of assessing sexual maturity in female eels (Pankhurst 1982).

To discriminate between yellow and silver states, threshold values of OI have been calculated and varied between 6.5 (Pankhurst 1982) and 8.0 (Marchelidon et al. 1999; Acou et al. 2003). OI implies the measurements of 5 variables (total length, vertical and horizontal ocular diameters of both eyes) in a formula which can be sensitive to measurement errors. Measurement error includes two components: bias and imprecision (Grubbs 1973). Bias corresponds to consistent differences among observers. Imprecision corresponds to variability in repeated measures.

Yet, an underlying assumption of classification methods based on morphological measurements is that such measurements are repeatable. In the present paper, we aim to test this assumption by answering the two following questions: How measurements of one eel vary among different observers (observer bias)? How successive measurements of one eel may vary within one observer (imprecision)?

## **Materials and methods**

### ***Data collection***

The experiment involved three observers having experience with fish measurements and referred to as X, Y and Z. Measures were made on 13 individuals randomly sampled from eels collected in the Fumemorte drainage basin (south France, Rhône delta, Acou et al. 2003) using fyke nets in February 2002. Each eel had been previously individually marked with a PIT-tag (Passive Integrated Transponder). Three rounds of measurements, corresponding to the three replicates, were successively organized. In each round, each observer measured every eel once. For each measurement, the experiment manager randomly chose an eel among the eels to be measured, identified it, and gave it to an observer for measurements. Before each round of measurement, eels were anaesthetized with benzocaine at a concentration of 0.15 g/l. In order to ensure independence of measurements, measurements from the previous sessions were not available to observers during the next one. Moreover, observers did not communicate with each other, and they were visually isolated from each other while taking measurements.

The marked increase of eye size during metamorphosis was expressed using an Ocular Index OI that relates the external surface area of the eye to total body length (Pankhurst 1982). It was calculated using the following formula:

$$OI = 25\pi/8 LT \{(D_{RV}+D_{RH})^2 + (D_{LV}+D_{LH})^2\}$$

Where  $LT$  is the total length,  $D_{RV}$  and  $D_{RH}$  are respectively the vertical and horizontal right eye diameters,  $D_{LV}$  and  $D_{LH}$  are respectively the vertical and horizontal left eye diameters. Measurements of  $LT$  (snout to the tip of tail) were made with the same ichthyometer (i.e. a ruler fixed in the bottom of a gutter), at the nearest mm. Measurement of the eye diameters were made with a standard manual calliper, at the nearest 0.02 mm. Measurement of horizontal and vertical eye diameters are made from the margins formed by the pigmented area adjacent to the unpigmented conjunctiva (see Acou et al., 2005 for more details).

### *Data analysis*

As recommended by Bayley & Byrnes (1990), Model II ANOVA (StatSoft, 2001) was used to partition the variance into three components: among-eel, among-observer and error. The among-eel component corresponds to actual morphological differences among eels. The among-observer component corresponds to observer bias. The error term corresponds to within-observer variance, which estimates the overall imprecision (Rasmussen et al. 2001). Additional tests were needed to determine if the imprecision varied among eels (for instance, imprecision could be related to eel size), and among observers (one observer could be more precise than another). Levene's test of homogeneity of variances was computed on residuals from the ANOVA model to compare residual variance among eels and among observers. If residual variance was neither significantly different among eels nor among observers, imprecision was estimated by residual variance of the ANOVA model with a 95% confidence interval (Sokal & Rohlf 1989). After checking that residual variables had normal distributions (Kolmogorov-Smirnov test), the residual variance estimate was used to estimate the amplitude of fluctuation (at a 95% confidence level) of a measurement value (for a given observer and a given eel) due to imprecision. This amplitude ( $A$ ) was estimated as follows:

$$A = 2 \times 1.96 \times S_r$$

where  $S_r$  is the square root of the estimated residual variance (Sokal & Rohlf 1989). Considering the confidence limits of the residual variance estimate, a confidence interval could be calculated for the estimation of the amplitude of measurement fluctuation.

## Results

Mean eel body length ranged from 364-680 mm. Mean eel OI ranged from 4.4-11.9 (means over the 3 observers  $\times$  3 replicates = 9 measurements). For each morphological variable, the observer and eel effects were significant, revealing both significant observer bias and differences among eels (Table 1). Compared to the others, observer Z systematically over-estimated each morphological variable, while observer Y tended to under-estimate them (Table 2). Among the three observers, the maximum difference in mean OI was 1.6. However, because of the limited number of observers ( $N = 3$ ), the magnitude of observer bias could not be estimated.

Distributions of residual variables were not significantly different from normal distributions (Kolmogorov-Smirnov tests,  $P > 0.05$ ). Residual variance was significantly different neither among eels, nor among observers (Table 3). Therefore, a unique residual variance could be estimated for each morphological variable. The estimated amplitude of imprecision was about 6 mm for body length, about 1.5 mm for horizontal eye diameter, 1.2 mm for vertical eye diameter, and 1.8 for the ocular index (Table 4).

## Discussion

Despite its widespread use, little consideration has been given in the literature to skew caused by the use of quantitative criteria of silvering (OI) in eels. Our study is the first one that aims to estimate overall measurement error (bias and imprecision) linked to the use of Ocular Index OI (Pankhurst 1982), the most commonly used quantitative criterion.

Measurement conditions in this study could be considered as optimal since measures were made in laboratory (not in the field) on fully anaesthetized eels with standard measuring devices. Moreover, the three observers involved in the experiment had a great experience in fish measurements. As a consequence, the measurement error (bias and imprecision) observed could be considered as minimal.

In some research situations, it may be possible to eliminate observer bias if a single investigator makes all measurements (Eason et al. 1996). However, this may not be always possible in large scale studies. In our experiment, observer bias tended to be consistent in rank over morphological variables. We assumed that such consistency does not come from differences in variables definitions according to observers, since they were clearly mentioned before the experimentation, but rather in the way they perform their measurements. For example, observer Z systematically over-estimated each morphological variable (eyes measurements and *LT*) compared to the others. While observers X and Y made their measurements on eels placed on a horizontal surface, observer Z held eels to perform them (calliper in one hand and eel in the other one). Before the study, we expected significant observer effect for ocular measurements since they are time-expensive and rather tedious to make in routine. On the contrary, the observed results concerning the *LT* are slightly puzzling because measurement of body length is simple. Once again, observer Z did not perform length measurements with the ichthyometer set horizontally on the board but held it leaning downwards so as to easily proceed to the measurements. Moreover, observer Z always measured the eyes and *LT* faster than observers X and Y to simulate field conditions (i.e. with

a limited time to handle each individual). Thus, this skew was certainly caused by the short time and the particular manner observer Z performed the measurements. In order to minimize OI bias, we consequently suggest performing measurements (*LT* and eyes diameters) on horizontally-lying eels and taking time to achieve them.

Because of the limited number of observers ( $N=3$ ), the magnitude of observer bias could not be estimated. Amplitude of imprecision at 95% confidence level in OI measurement was estimated about 1.8, whatever the eel and the observer. A similar observer bias and imprecision is expected from unexperienced team. Therefore, the amplitude of OI imprecision estimated in this study could be considered as a low value comparing to others places where this method is used. Such a measurement error may lead to classification problems when OI threshold values, considered as the only quantitative method for identifying silvering, are used for eel stock assessment. Moreover, errors should have more consequences when OI measurements are close to the threshold values used to discriminate between yellow and silver stages. As the increase of OI is a gradual phenomenon that starts at the yellow stage (Marchelidon et al. 1999), important overlaps occur between eels (yellow and silver) around the OI threshold values during sampling of sedentary population fraction in late summer or in autumn (Cottrill et al. 2002).

Finally, our study not only raised the problem of the OI imprecision. It also brought up the need to establish and test a standardized protocol for identifying candidate silver eels that will undergo catadromous migration in the following year, among the sedentary fraction of a sub-population (Feunteun et al. 2000). If the OI criterion is used alone, standardization consists to minimize the OI measurement error particularly around the "sensitive" boundaries of the OI threshold values. For that, further large scale investigations on eel population (i.e. with more numerous observers and eels) must be led in order to precisely assess error measurement according to observer experimentation level and/or characteristics of eels (sex,

size and stage). However, such a study seems from our opinion not very "cost-effective" because it must take into account besides what we mentioned other numerous factors that may influence error measurements too: work places (on the field or in laboratory), field conditions (rainy or cold weather), number of eels for measurements (the imprecision may increase with time), etc...

Another alternative way to proceed is to develop a multicriteria method that aims to reduce the influence of OI measurement and its related error for eel stage classification by the use of additional qualitative criteria of silvering. Of course, basic precautions such as presented in this study (*e.g.* well-anaesthetized and horizontally-held eels, use of standard measurement devices, time for non experimented observers, etc...) must be taken in order to limit OI error measurements. Likewise, additional qualitative criteria of silvering must be clearly defined in order to limit subjectivity between investigators. Such a multicriteria method, that combines one quantitative (OI measurement) and precise description of two qualitative criteria (state of differentiation of the lateral line and colour contrast) variables, was developed and validated (see Acou et al. 2005 for further details).

## **Acknowledgements**

We thank Céline Arzel, Abdelhamid Azeroual and Pascal Contournet for their help and Gaëtan Lefevre for his helpful comments. The manuscript was enhanced through comments by two anonymous reviewers. This research was supported by the Foundation Tour du Valat.

## References

- Acou, A., Lefebvre, F., Contournet, P., Poizat, G., Panfili, J. & Crivelli, A. J. (2003). Silvering of females eels (*Anguilla anguilla*) in two sub-populations of the Rhône Delta. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **368**: 55-68.
- Acou, A., Boury, B., Laffaille, P., Crivelli, A.-J. & Feunteun, E. (2005). Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Archiv für Hydrobiologie*, **164**(2): 237-255.
- Acou, A., Gabriel, G., Laffaille, P. & Feunteun, E. (in press). Differential production and condition indices of premigrant eels (*Anguilla anguilla*) in two small Atlantic coastal catchments of France. American Fisheries Society Symposium.
- Bailey, R. C. & Byrnes, J. (1990). A new old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometrics studies. *Systematic Zoology* **39**, 124-130.
- Cottrill, R. A., McKinley, R.S. & Van Der Kraak, G. (2002). An examination of utilizing external measures to identify sexually maturing female American eels, *Anguilla rostrata*, in the St. Lawrence River. *Environmental Biology of Fishes* **65**: 271-287.
- Durif, C., Elie, P., Dufour, S., Marchelidon, J. & Vidal, B. (2000). Analyse de paramètres morphologiques et physiologiques lors de la préparation à la migration de dévalaison chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) du Lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique). *Cybium*, **24**(3) suppl., 63-74.
- Eason, T. H., Smith, B. H. & Pelton, M. R. (1996). Researcher's variation in collection of morphometrics on black bears. *Wildlife Society Bulletin*, **24**, 485-489.
- Feunteun, E., Acou, A., Laffaille, P. & Legault, A. (2000). European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawners escapement from continental population parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 1627-1635.

- Fontaine, Y. A. (1994). L'argenteure de l'anguille: Métamorphose, Anticipation, Adaptation. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **335**, 171-185.
- Grubbs, F. E. (1973). Errors of measurement, precision, accuracy and the statistical comparison of measuring instruments. *Technometrics*, **15**, 1, 53-66.
- Marchelidon, J., Le Belle, N., Hardy, A., Vidal, B., Sbaihi, M., Burzawa-Gerard, E., Schmitz, M. & Dufour, S. (1999). Etude des variations de paramètres anatomiques et endocriniens chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) femelle, sédentaire et d'avalaison: Application à la caractérisation du stade argenté. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **355**, 349-368.
- Moriarty, C., & Dekker, W. (Eds.) (1997). Management of the European eel. – *Fisheries Bulletin* (Dublin), **15**, 108 pp.
- Pankhurst, N. W. (1982). Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology*, **21**, 127-140.
- Rasmussen, P. W., Wheeler, W. E., Moser, T. J., Vine, L. E., Sullivan, B. D. & Rusch, D. H. (2001). Measurements of Canada goose morphology – Sources of error and effects on classification of subspecies. *Journal of Wildlife Management*, **65**(4), 716-725.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1989). *Biometry*. New York: Freeman and Company.
- Statsoft, INC. (2001). STATISTICA (data analysis software system) version 6.  
[www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).

Table 1. Summary statistics of Model II ANOVA on each morphological variable and OI.

Dependent variable	Source of variation	SS	df	MS	F	P
<i>LT</i>	Observer	401.3	2	200.65	83.5	< 0.001
	Eel	896395.5	12	74699.63	31081.0	< 0.001
	Error	245.2	102	2.40		
<i>D<sub>LH</sub></i>	Observer	15.8	2	7.90	51.3	< 0.001
	Eel	339.1	12	28.26	183.4	< 0.001
	Error	15.7	102	0.15		
<i>D<sub>LV</sub></i>	Observer	11.4	2	5.72	58.6	< 0.001
	Eel	303.2	12	25.27	258.9	< 0.001
	Error	10.0	102	0.10		
<i>D<sub>RH</sub></i>	Observer	23.5	2	11.77	91.6	< 0.001
	Eel	397.1	12	33.09	257.4	< 0.001
	Error	13.1	102	0.13		
<i>D<sub>RV</sub></i>	Observer	11.7	2	5.83	62.8	< 0.001
	Eel	303.7	12	25.31	272.7	< 0.001
	Error	9.5	102	0.09		
<i>OI</i>	Observer	57.5	2	28.73	136.8	< 0.001
	Eel	791.8	12	65.98	314.2	< 0.001
	Error	21.4	102	0.21		

Table 2. Overall means obtained by the three observers for three replicated measurements on the 13 eels.

Observer	<i>LT</i>	<i>D<sub>LH</sub></i>	<i>D<sub>LV</sub></i>	<i>D<sub>RH</sub></i>	<i>D<sub>RV</sub></i>	<i>OI</i>
X	563.1 (a) <sup>a</sup>	7.3 (a)	6.8 (a)	7.2 (a)	6.8 (a)	7.0 (a)
Y	562.3 (a)	7.0 (b)	6.6 (b)	6.9 (b)	6.6 (a)	6.6 (b)
Z	566.6 (b)	7.9 (c)	7.4 (c)	8.0 (c)	7.4 (b)	8.2 (c)
Grand overall means	564.0	7.4	6.9	7.4	6.9	7.3

<sup>a</sup> For each column, means followed by different letters in parentheses are significantly different ( $P < 0.05$ , Tukey's method of multiple comparisons).

Table 3. Levene's tests of homogeneity of residual variance among observer, and among eels.

Residual variables correspond to residuals from the ANOVA model.

Variable	Effect	MS effet	MS error	F <sup>a</sup>	P
Residual <i>LT</i>	Observer	1.149	0.861	1.33	0.269
	Eel	0.983	0.765	1.29	0.248
Residual <i>D<sub>LH</sub></i>	Observer	0.002	0.047	0.05	0.953
	Eel	0.034	0.055	0.63	0.809
Residual <i>D<sub>LV</sub></i>	Observer	0.038	0.031	1.22	0.300
	Eel	0.016	0.025	0.67	0.775
Residual <i>D<sub>RH</sub></i>	Observer	0.100	0.042	2.35	0.102
	Eel	0.043	0.031	1.36	0.206
Residual <i>D<sub>RV</sub></i>	Observer	0.009	0.026	0.32	0.725
	Eel	0.025	0.020	1.27	0.258
Residual <i>OI</i>	Observer	0.006	0.060	0.10	0.903
	Eel	0.061	0.046	1.34	0.217

<sup>a</sup> degrees of freedom are 2, 114 for observer effect tests, and 12, 104 for eel effect tests.

Table 4. Estimates of residual variance (with 95% confidence interval) and amplitude of measurement fluctuation based on residual variance estimate and its confidence limits.

Variable	Residual variance		Amplitude	
<i>LT</i>	2.40	(1.84 - 3.22)	6.1	(5.3 - 7.0)
<i>D<sub>LH</sub></i>	0.15	(0.12 - 0.21)	1.5	(1.3 - 1.8)
<i>D<sub>LV</sub></i>	0.10	(0.07 - 0.13)	1.2	(1.1 - 1.4)
<i>D<sub>RH</sub></i>	0.13	(0.1 - 0.17)	1.4	(1.2 - 1.6)
<i>D<sub>RV</sub></i>	0.09	(0.07 - 0.12)	1.2	(1.0 - 1.4)
<i>OI</i>	0.21	(0.16 - 0.28)	1.8	(1.6 - 2.1)

## II.2. Caractérisation des candidates à la dévalaison

### II.2.2. Mise au point d'une méthode standardisée des anguilles argentées candidates à la dévalaison.

Cette partie est présentée sous la forme d'un article paru dans la revue *Archiv für Hydrobiologie*.

#### Résumé.

Dans cette étude, nous développons une méthode standardisée qui permet de caractériser, parmi la fraction sédentaire d'une sous population (ou **stock**), les anguilles argentées candidates à la migration d'avalaison dans l'année. Une combinaison de deux critères qualitatifs (état de la différenciation de la ligne latérale et contraste de la livrée) et d'un critère quantitatif (index oculaire IO) a permis de préciser l'état d'avancement de l'argenteure. En phase sédentaire, nos résultats montrent qu'il existe un gradient de critères présents entre les anguilles jaunes (0 critère), en cours de métamorphose (1 à 2 critères) et argentées (3 critères). En phase migrante, nous confirmons qu'une anguille argentée est caractérisée à la fois par une ligne latérale différenciée, une livrée contrastée et une valeur d'IO  $\geq 6,5$ . Un suivi de marquage/recapture par PIT-tags a confirmé que seules ces anguilles argentées (3 critères d'argenteure présents) migrent réellement dans l'année. De plus, l'utilisation d'un unique critère d'argenteure parmi les trois engendre des écarts importants de discrimination des stades qui varient entre -22 % et + 63 % par rapport à notre référence argentée car elle (i) ne permet pas de situer un individu dans la séquence des modifications observées pendant l'argenteure et (ii) accentue le biais inhérent à l'utilisation de ce critère unique (erreur de mesure ou subjectivité). Ce résultat confirme qu'une caractérisation standardisée des anguilles argentées prêtes à migrer ne peut être réalisée que par le biais d'une méthode multicritère comme celle développée dans la présente étude.

## Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.)

Anthony Acou<sup>1\*</sup>, Pauline Boury<sup>2</sup>, Pascal Laffaille<sup>1,3</sup>,  
Alain Jean Crivelli<sup>4</sup> and Eric Feunteun<sup>2</sup>

With 3 figures and 4 tables

**Abstract:** We defined a standardized method for discriminating candidate silver eels that may undergo catadromous migration in the following season from the sedentary fraction of a population. A combination of two qualitative criteria (state of differentiation of the lateral line and colour contrast) and one quantitative criterion (Ocular Index OI) was used to determine the development toward silvering. In the non-migratory phase, we found a gradient of the three criteria between yellow (0 criterion), presilver (1 to 2 criteria) and silver (3 criteria) eels. In the migrant phase, silver eels had ended their metamorphosis process and were characterized at the same time by the presence of the 3 silvering criteria. A mark-recapture survey using PIT-tags provided evidence that only identified silver eels (3 silvering criteria present) in the catchment actually emigrated the following season. Moreover, the use of a single criterion of silvering among the three generated large variation in the estimated proportion of candidates for emigration which varied between –22 % and +63 %. Such a result confirmed that a multicriteria approach is needed to characterize in a standard way the potentially migrating silver eel.

**Key words:** yellow eel, silver eel, discrimination, multicriteria approach, silvering process, PIT-tags.

<sup>1</sup> **Authors' addresses:** ERT 52 Biodiversité Fonctionnelle et Gestion des Territoires, Campus de Beaulieu, Université de Rennes 1, 35042 Rennes cedex, France.

<sup>2</sup> Laboratoire de Biologie et de l'Environnement Marin, Université de la Rochelle, Avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle cedex, France.

<sup>3</sup> Fish Pass, Bureau Expert Gestion Piscicole, 8 Allée de Guerlédan, ZA Parc rocade sud, 35135 Chantepie, France.

<sup>4</sup> Station Biologique de la Tour du Valat, 13200 Arles, Le Sambuc, France.

\* Correspondence author; E-mail: anthony.acou@univ-rennes1.fr

## Introduction

In the context of the major decline of Atlantic eel stocks throughout their distribution range observed since the 1980s (e. g. MORIARTY & DEKKER 1997 for European eel *Anguilla anguilla* and CASSELMAN 2003 for American eel *Anguilla rostrata*), restoration programs and local management plans have been conducted in order to restore abundance for all its inland water stages (ICES 1998). The regulation of fisheries for glass eels and/or silver eels (MORIARTY & DEKKER 1997), the management of obstructions (chemical or physical) to migration, in particular fish passes (e. g. LEGAULT 1992, KNIGHTS & WHITE 1998, FEUNTEUN et al. 1998), and restocking (MORIARTY & DEKKER 1997) are the most widely used management options (FEUNTEUN 2002).

Standardized abundance indices, based on monitoring involving many fishery managers and researchers, will be needed to assess the efficiency of such restoration plans on eel stocks. Recently, the monitoring of silver eel escapement has been designated as a major priority at national and European scales (LAMBERT & FEUNTEUN 1998) since it implies an assessment of the inland water dynamics of a sub-population of eels (FEUNTEUN 2002). In this context, it seems essential to identify the number and features of candidate eels ready to undertake their seaward migration in the following year, based on the analysis of a component of the sedentary population (FEUNTEUN et al. 2000).

The silvering process involves a whole series of morphological and physiological transformations that mark the transition between a sedentary growth phase (yellow eel) and a catadromous migration phase (silver eel). Numerous experiments and studies have investigated the changes that occur during the transformation from a resident yellow eel to actively migrating silver eel. They usually showed that the silvering process is a gradual phenomenon that starts in the yellow stage and that in neuro-endocrine terms consists of a succession of stages that take place from spring to autumn (FONTAINE 1994, DURIF et al. 2000). These changes are generally thought to be related to the onset of migration behaviour and gonadal development (PANKHURST 1984). Some of the metamorphic changes that have been documented in anguillid eels include increased eye diameter (PANKHURST 1982, BEULLENS et al. 1997), changes in integument structure and colour (PANKHURST & LYTHGOE 1983, FONTAINE 1994), a shift in retinal pigment sensitivity (PANKHURST & LYTHGOE 1983, PANKHURST 1984), a differentiation of the lateral line (ZACCHEI & TAVOLARO 1988), etc.

Some of these characteristics can be used to assess the migratory status of individuals eels examining one or more of these parameters (COTTRILL et al. 2002). However, despite the widespread use of morphometric variables to discriminate resident eels from migrating eels, no methodology is yet available to precisely assess the gradual evolution of silvering. Such a method is lacking

since many unclassifiable individuals that are neither completely 'yellow' nor 'silver' can be observed in the field. Thus, the fate of these eels, as candidates to seaward migration, can be questioned and is difficult to determine with a single character of silvering (FEUNTEUN et al. 2000).

The objective of our study was to define a standardized, non-destructive and rapid method adapted to field investigations to (i) specify the state of the silvering process and (ii) identify silver eels that are candidates for the seaward migration in the following season. The state of advance of metamorphosis of eels was described using a combination of three criteria representative of the sequence of observed changes during metamorphosis. Indeed, the increase of the eye diameter correlated with the higher gonad weight was the earliest change, whereas the typical pigmentation of silver eel occurred generally at the end of the process (DURIF et al. 2000, HAN et al. 2003). Thus, a quantitative criterion that expresses the ocular hypertrophy using the Pankurst Ocular Index "OI" (1982) and two qualitative criteria that specify the state of the lateral line (differentiated or not) and the colour contrast (present or not) were used. The identification of candidates to migration was based on the comparison of the combination of these criteria observed between sedentary versus migrating eels in three different sites and was validated by a mark-recapture survey using Passive Integrated Transponder (PIT) tags. Moreover, in order to show that the combination of three silvering criteria was essential for silvering eel identification, consequences of the use of a single criterion (lateral line or colour or OI) on the determination of stages were investigated.

## Material and methods

### Study sites

Eels were sampled in three rivers in western France: the Frémur, the Oir and the Loire. The Frémur (17 km-long) and Oir (21 km-long) are similar to a wide range of small catchments in western France as their drainage areas cover 60 km<sup>2</sup> and 87 km<sup>2</sup> respectively. The other site is located in the downstream area of the Loire (1012 km-long, the largest river in France) catchment (117500 km<sup>2</sup>).

### Sedentary fish sampling

Eels were sampled in the Frémur and Oir drainages in 2002 and 2003 by electrofishing using a 'Heron' apparatus (100–500 V D. C. and 0.8–10 A; LAMARQUE et al. 1978). Sampling was conducted during the low water level period (September in the Frémur and October in the Oir), i. e. after the beginning of the metamorphosis (FONTAINE 1994) and before the effective downstream migrations of silver eels that typically begin from November in both sites with high water discharges (ACOU et al. 2000, FEUNTEUN et al. 2000).

## PIT-Tagging

In Frémur, all eels >200 mm captured by electrofishing in September 2002 were marked individually using Trovan<sup>®</sup> Passive Integrated Transponder (PIT) tags (dimensions: 2.12 × 11.5 mm) injected with a syringe into the abdominal cavity (PRENTICE et al. 1990). Fourteen percent of the tags were rejected one hour after the injection (ACOU 1999). Therefore, eels were kept at least an hour after tagging before they were released in the river.

## Downstream migrant fish sampling

In the Frémur, a Wolf trap (6 km from the estuary) was designed to capture every descending eel >200 mm under all flow conditions. Daily monitoring was conducted between September 2002 and September 2004. In order to identify marked eels, we used a Trovan<sup>®</sup> apparatus (LID500 Portable reader).

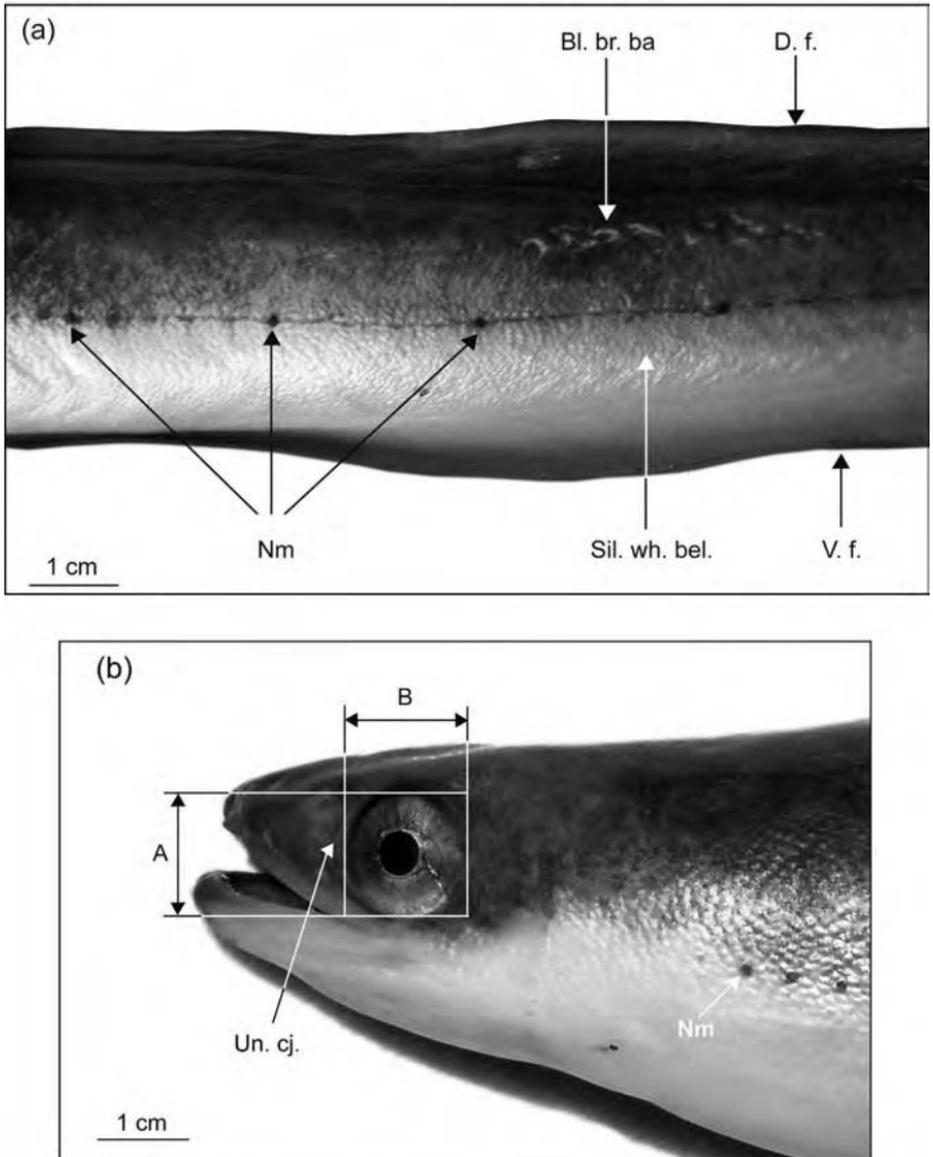
In the Loire, 13 commercial fishermen, located between 100 km and 130 km from the mouth concentrate their fishing on emigrant silver eels during river floods using a boat that supports a specific net called “guideau”. Daily monitoring was conducted during river floods in December 2002 in order to characterize the migrant eels. This net is on average 25 meters long and 8 meters wide. It is supported by two horizontal metal bars, one placed at the bottom and the other one at the surface during the fishing, and ends in a double pocket with meshing of approximately 20 mm compared to 320 mm at the entry. Fishing takes place preferably at night and lasts from 30 minutes to several hours depending on the number of captures and the obstruction of the guideau. No eel sampling was conducted in the Oir during the seaward migration period.

Each fish collected at the three different sites (Frémur, Oir, Loire) was anaesthetized with Benzocaine at a concentration of 0.15 g l<sup>-1</sup>, and the total body length (TL) was measured at the nearest mm with an ichthyometer. Sex was determined by macroscopic observation of gonads, using the criteria described by COLOMBO et al. (1984) on a subsample of 45 silver eels caught in the Frémur's downstream trap. Male lengths ranged between 300 mm and 450 mm whereas all eels >450 mm were only females as shown in other studies (TESCH 1977, ROSSI & COLOMBO 1979).

## Combination of silvering criteria

### Qualitative criteria

For all fish, the lateral line consists of surficial receptors (i. e. neuromasts) highly sensitive to hydrodynamic disturbances (MONTGOMERY et al. 1997). In yellow eels, these neuromasts located on the surface of the skin constitute the lateral line, and are grouped into white points of small diameter (<1 mm)



**Fig. 1.** (a) Body section of *A. anguilla* silver eel, showing the left profile with the differentiated lateral line composed by black corpuscles (i.e. neuromasts) and effective colour contrast between the blackish-brown back and the silvery-white belly. (b) Head section of *A. anguilla* silver eel showing the left eye and 4 differentiated neuromasts. D. f., dorsal fin; V. f., ventral fin; Bl. br. ba., blackish-brown back; Si. wh. bel., silvery white belly; Nm, neuromast; A, horizontal eye diameter; B, vertical eye diameter; Un. cj., unpigmented conjunctiva.

**Table 1.** Characteristics and coding of the criteria used to describe the silvering state of eels.

Criteria	Description	Modalities	Coding
Lateral line	Presence of at least one black corpuscle on the lateral line	True	1
		False	0
Colour contrast	Typical blackish brown back/silvery white belly Or	True	1
	Significant contrast between dorsal and ventral surfaces whatever the colours (except yellow or green)	False	0
Eyes <sup>1</sup>	OI value	OI < 6.5	0
		6.5 ≤ OI < 8.0	1
		OI ≥ 8.0	2

<sup>1</sup> The OI value of 6.5 corresponds to the minimal silvering threshold value of PANKHURST (1982) defined for female eels. The OI value of 8.0 corresponds to silvering threshold value defined by MARCHÉLIDON et al. (1999) and ACOU et al. (2003) resulting from the analysis of female eels.

along the body. During silvering, the lateral line is clearly differentiated (ZACCHEI & TAVOLARO 1988). Visual observations in the field indicate that the white points, which are gradually surrounded by a black circle, increase in diameter to finally become black bodies of a diameter varying from 1 to 2 mm (Fig. 1). They form a distinct and continuous line along the body from the base of the pectoral fin to the tail (VOIGT et al. 2000). They are located 1 to 2 cm apart, and their numbers vary between 5 and 30 according to the size and the maturity of the eel (A. ACOU, personal observation).

The typical silver eel has a dark dorsal surface and a white ventral surface with metallic reflections, both zones being generally delimited by the lateral line (Fig. 1). The evaluation of the colour of an eel is subjective (PANKHURST 1982) and does not constitute a relevant criterion for determining the different stages of eels (PANKHURST & LYTHGOE 1983). The changes in the colour of eel skin are often variable, since they are not only dependent on the degree of maturity but also on growth habitat and adaptation of eel to its habitat (TESCH 1977). The relative contrast observed between ventral and dorsal surface, generally well-marked in silver individuals, is a more objective criterion which disregards colorimetry (Table 1). However, both ventral and dorsal surfaces in silver eels can be quite variable in hue and intensity. We therefore considered in this study that the colour contrast used for our classification could be (i) the typical blackish-brown back/silvery-white belly or (ii) a significant contrast between dorsal and ventral surface whatever the colours (with the exception of yellow and green coloration) (Table 1).

Thus, the clear differentiation of the lateral line, based on the presence of the black corpuscles, and the changes in skin colour, represented by the contrast of colours between the dorsal and ventral surfaces, are two objective qualitative criteria to be tested in our study in order to accurately determine the degree of silvering (Table 1).

### Quantitative criterion

The ocular index (OI), defined as the relation between the total length of the eel and the mean size of the two eyes, was calculated using the following formula (PANKHURST 1982):

$$OI = \{((A_R + B_R)/4) \times ((A_L + B_L)/4) \times \pi/TL\} \times 100$$

where A and B are the horizontal and vertical eye diameters, respectively, TL is the total body length and R and L are the diameters of the right and left eyes. Measurement of horizontal and vertical eye diameters are made from the margins formed by the pigmented area adjacent to the unpigmented conjunctiva (Fig. 1). In this study, vertical and horizontal eye diameters were measured for both eyes in order to limit OI error imprecision. Measurements of total length were made with an ichthyometer (i. e. a ruler fixed in the bottom of a gutter) to the nearest mm. Measurements of eye diameters were made with a standard calliper to the nearest 0.02 mm. Length and OI data presented are means  $\pm$  Standard Deviation (S. D.).

Three classes of OI defined from the threshold values at silvering of 6.5 (PANKHURST 1982) and 8.0 (MARCHELIDON et al. 1999, ACOU et al. 2003) characterize the ocular hypertrophy observed during metamorphosis (Table 1). Thus, each eel was described by the combination of the three categorical criteria in this order: clear differentiation of the lateral line (0 or 1), colour contrast of the skin (0 or 1) and OI class (0, 1 or 2) (Table 1).

## Results

### Sedentary fraction

214 and 149 eels were sampled by electrofishing in the Frémur and in the Oir, respectively. They were ranked according to the presence of the three silvering criteria (lateral line, skin colour, OI class) (Table 2). Eels that did not have any silvering criterion were the most abundant: 72.9 % (N = 156) and 91.3 % (N = 136) of total catches in the Frémur and Oir, respectively. Eels with the three criteria (combinations 1–1–1 and 1–1–2) represented 12.6 % (N = 27) and 6 % (N = 9) of total catches. In the Oir, no eel had a single criterion and eels with two criteria only represented 2.7 % (N = 4) of all individuals, 12.3 % in the Frémur,

**Table 2.** Description of the combinations of silvering criteria observed for (i) sedentary eels caught by electrofishing in the Frémur and the Oir and (ii) migrant eels (descending) caught during downstream migration peaks in the Frémur and in the Loire. The combinations are the qualitative silvering criteria in the following order (1) clearly differentiated lateral line and (2) contrasting colour between dorsal and ventral surfaces, and (3) a quantitative criterion characterizing ocular hypertrophy compared to the OI threshold values (cf. Table 1 for the coding of the 3 criteria).

Number of silvering criteria observed	Combination	Sedentary		Migrant	
		Frémur	Oir	Frémur	Loire
0	0-0-0	156	136	8	0
1	0-0-1	7	0	0	0
	0-0-2	1	0	0	0
	0-1-0	3	0	0	0
	1-0-0	8	0	0	0
	<i>total</i>	<i>19</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>
2	0-1-1	1	0	0	0
	0-1-2	2	0	0	0
	1-0-1	2	0	0	0
	1-0-2	2	0	0	0
	1-1-0	5	4	4	2
	<i>total</i>	<i>12</i>	<i>4</i>	<i>4</i>	<i>2</i>
3	1-1-1	7	2	42	13
	1-1-2	20	7	319	138
	<i>total</i>	<i>27</i>	<i>9</i>	<i>361</i>	<i>151</i>
	<i>Total</i>	<i>214</i>	<i>149</i>	<i>373</i>	<i>153</i>

8.9% (N = 19) and 7.7% (N = 12) of sampled eels had 1 and 2 cumulated criteria, respectively.

## Migrant fraction

### General characteristics

373 and 153 individuals were caught in the Frémur trap and in the Loire, respectively (Table 2). In the Frémur, female silver eels represented 55.7% (N = 208) of the total catch. In the Loire, all eels sampled were females. The mean length of female silver eels in the Frémur ( $589.5 \pm 97$  mm) was significantly lower than in the Loire ( $765.8 \pm 85$  mm) [One-Way ANOVA,  $F(1,349) = 311.2$ ,  $p < 0.001$ ].

### Combination of criteria

96.8% (N = 361) and 98.7% (N = 151) of emigrant eels trapped had a differentiated lateral line, a contrasting colour and an OI value higher than the thresh-

**Table 3.** Number of eels marked by Passive Integrated Transponder (PIT)-tags following electrofishing (EF) in autumn 2002 in the Frémur and subsequent recaptures either in the downstream trap (trap) or in the catchment (EF) in autumn 2003.

Tagging		Recapture				Total
No. of silvering Criteria observed	EF Autumn 2002	Trap 2002 3 silvering criteria	EF Autumn 2003: No. of silvering criteria			
			0	1 or 2	3	
0	55	0	11	1	4	16
1 or 2	12	1	0	0	0	1
3	23	7	0	0	0	7
Total	111	8	11	1	4	24

hold value of 6.5 (combinations 1–1–1 and 1–1–2) in the Frémur and the Loire, respectively (Table 2). Among them, 88.4 % (N = 319) and 91.4 % (N = 138) had an OI  $\geq$  8.0 (combination 1–1–2) in the two sites, respectively. The mean OI of eels with the combinations 1–1–1 and 1–1–2 were  $7.42 \pm 0.39$  and  $10.16 \pm 1.40$  in the Frémur and  $7.35 \pm 0.42$  and  $10.30 \pm 1.27$  in the Loire. The 6.5 OI value appeared to be an accurate threshold value since only 1.1 % and 1.3 % of emigrant eels had only two silvering criteria (combination 1–1–0) in the Frémur and Loire, respectively. No migrant eels at either sampling site had only one silvering criterion. Lastly, 2.1 % (N = 8) of eels trapped in the Frémur were characterized by the combination 0–0–0 with a mean OI of  $4.64 \pm 0.98$ , whereas no eel was found with this combination in the Loire.

### PIT-tagging survey

111 eels sampled by electrofishing in autumn 2002 in the Frémur were individually tagged (Table 3). Among them, 55 individuals were yellow eels (combination 0–0–0). None were recaptured in the following season as emigrant silver eel in the downstream trap, and 29.1 % (N = 16) were recaptured in the catchment in autumn 2003 as yellow eel (N = 11), presilver eel (N = 1) and silver eels (N = 4).

Among the 12 eels tagged in autumn 2002 that showed between 1 and 2 silvering criteria, only 1 eel (combination 1–1–0) was recaptured in the downstream trap in 2002 as silver eel (combination 1–1–2). However, the difference of OI variation (coefficient of variation c. v.: 23.7 %) of this individual between the sedentary (combination 1–1–0) and the migrant phase (1–1–2) compared with the mean variation in silver eels during the same period (mean c. v.: 5 %, N = 7) suggested an error measurement of ocular diameters. This individual was therefore *a posteriori* reclassified as silver eel in the sedentary fraction.

**Table 4.** Differences expressed as percentage between numbers of silver eels defined according to the combination of the 3 silvering criteria present (combination reference 111; see Table 2 for reference number calculation) and those estimated by each criterion taken individually (in %). The number of eels is given in brackets.

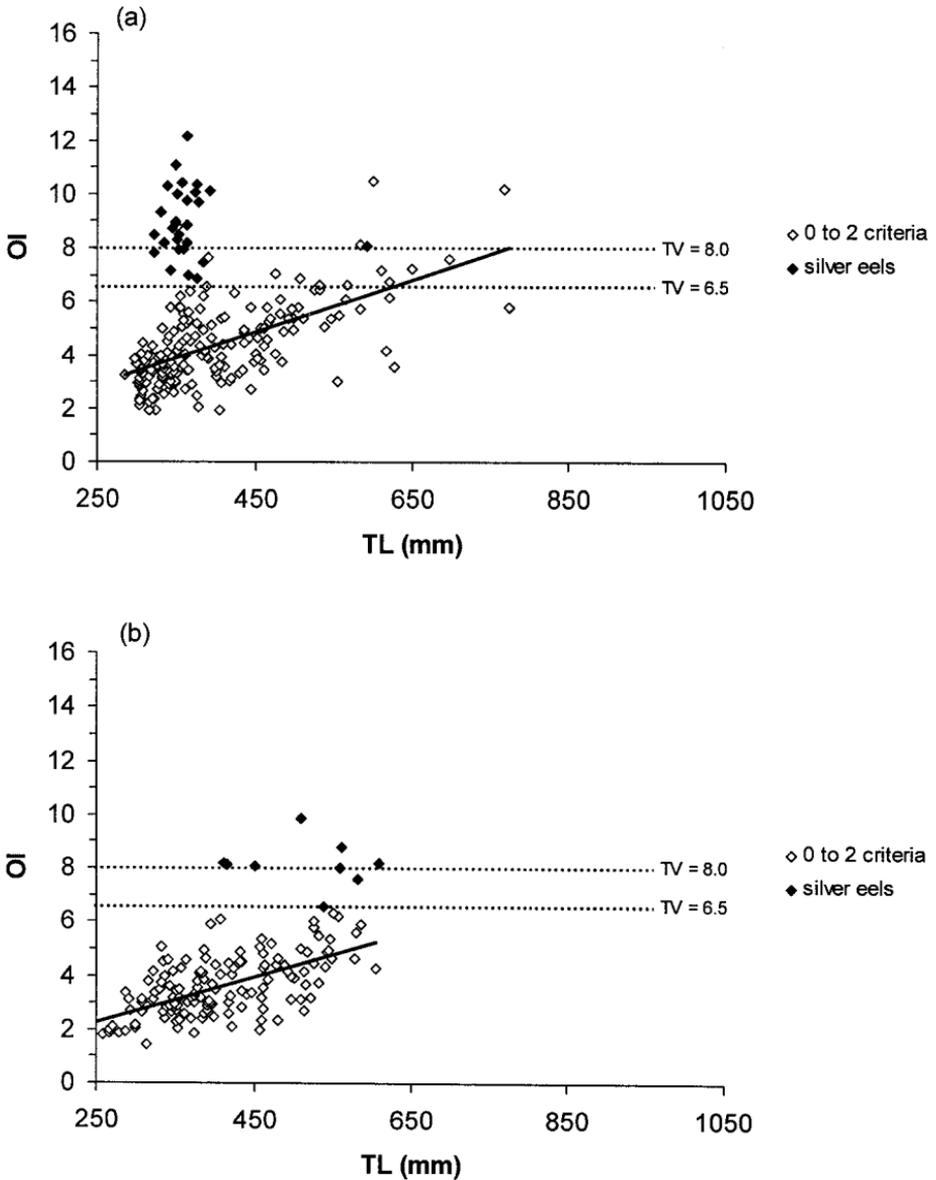
Fractions	Sites	Reference number of silver eels	Differentiated lateral line	Contrasted colour	Ocular Index	
					≥ 6.5	≥ 8.0
Migrant	Frémur	361	+1 (365)	+1 (365)	0 (361)	-12 (319)
	Loire	151	+1 (153)	+1 (153)	0 (151)	-9 (138)
Sedentary	Frémur	27	+63 (44)	+41 (38)	+56 (42)	-7 (25)
	Oir	9	+44 (13)	+44 (13)	0 (9)	-22 (7)

Indeed, among the 23 eels tagged that presented three silvering criteria (combinations 1-1-1 and 1-1-2), 8 were found in the downstream trap in 2002 (Table 3). In other words, 34.8% of the potentially emigrant silver eels present in the catchment actually emigrated during the following migration season. The remaining silver eels were neither recaptured in the catchment in autumn 2003 nor in the trap in 2003.

### Comparisons of silvering criteria within both life stages

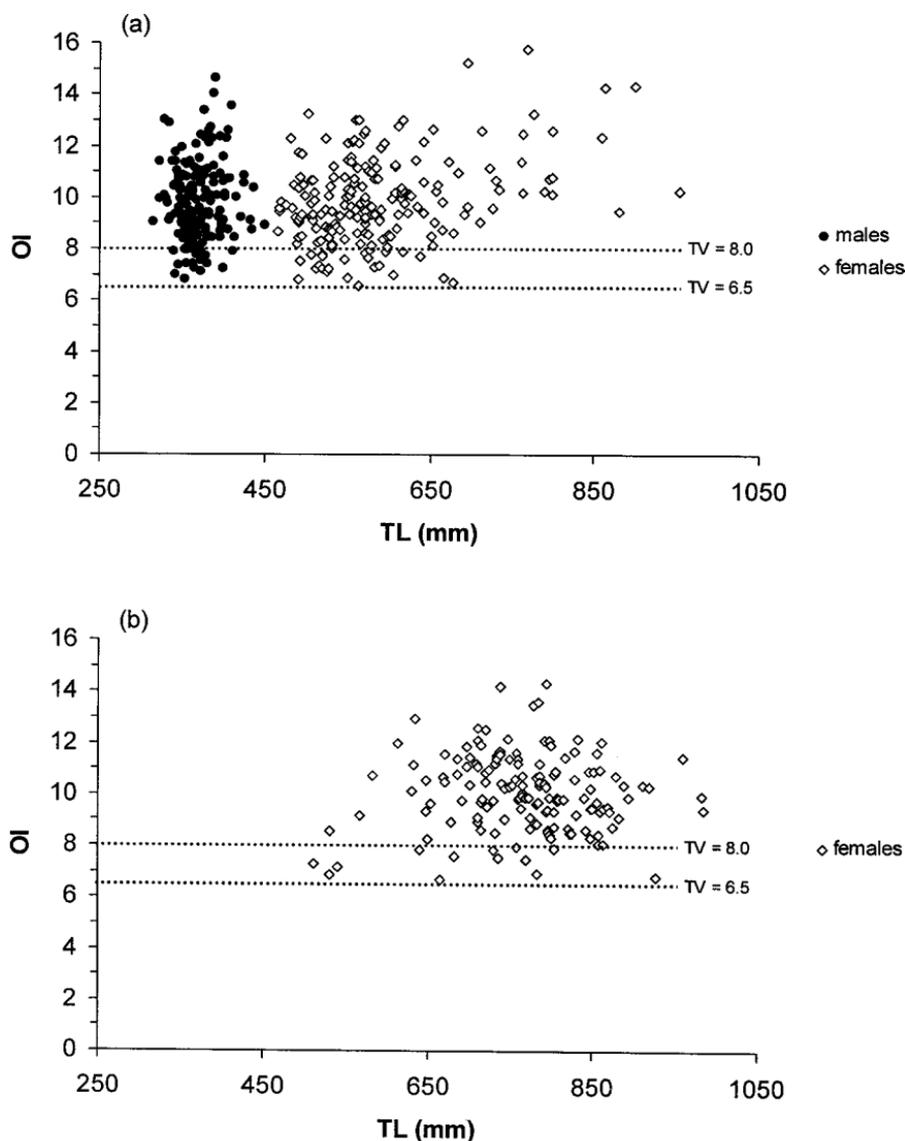
Emigrant silver eels were characterized by a minimum reference combination corresponding to 1-1-1 (Table 2). If the identification of the stages was based on using only one criterion among the three (differentiated lateral line or contrasting colour or OI value higher than the threshold values of 6.5) this led to large variations in the estimated proportion of potentially silver eels compared to our minimum silver eel reference (combination 1-1-1, Table 4). For eels sampled in the sedentary phase, the variations observed were very large since they varied between -7% and +63% in the Frémur and -22% and +44% in the Oir (Table 4). Using the differentiated lateral line or the contrasting colour as a single silvering criterion led to an average overestimation of 50% in the proportion of the potentially silver eels in both sites.

In the Frémur, we observed a positive and significant correlation between OI and TL values of eels having between 0 and 2 criteria of silvering (Pearson  $r = 0.62$ ,  $p < 0.05$ ,  $N = 182$ ; Fig. 2). According to our silver reference, the yellow eels (0 criteria present) and/or eels in the process of silvering (1 to 2 criteria present) were not expected to be "emigration candidates" in the following season. However, among these eels in the process of silvering (1 to 2 criteria present), 48.4% ( $N = 15$ ) and 16.1% ( $N = 5$ ) had an OI higher than the threshold values of 6.5 and 8.0, respectively. As a consequence, the use of OI threshold values as a single criterion for silvering led to poor classification. First, the use of 6.5 threshold value led to overestimation (+56%; Table 4) because



**Fig. 2.** Relation between the Ocular Index (OI) and body length (TL) for eels having between 0 and 2 silvering criteria and silver eels (silver combination reference 111) in catchments of (a) Frémur and (b) Oir. Significant correlations were observed for eels ( $p < 0.001$ ). OI threshold values (TV) are indicated.

all emigration candidates as well as eels in progress of silvering were selected. Second, the use of any other threshold value  $> 6.5$  (7.0, 7.5 for example) lead to underestimation because part of the 'real' emigration candidates were ex-



**Fig. 3.** Relation between Ocular Index (OI) and body length (TL) for emigrant silver eels (silver combination reference 1-1-1), for each sex, sampled in downstream migration in catchments of (a) Frémur and (b) Loire. No significant correlations are observed. OI threshold values (TV) are indicated.

cluded of the classification whereas some eels in the process of silvering could also be selected ( $-7\%$  for OI threshold value 8.0 for example; Table 4) because of the positive linear relation between OI and TL in yellow eels and eels in progress of silvering (Fig. 2).

In the Oir, we also observed a positive and significant correlation between TL and OI values in eels showing 0 to 2 criteria of silvering (Pearson  $r = 0.61$ ,  $p < 0.05$ ,  $N = 136$ ; Fig. 2). However, the low number of eels characterized by the presence of 1 and 2 criteria of silvering ( $N = 4$ ) resulted in there being no difference between silver eels defined by the 1–1–1 combination and the OI threshold value of 6.5. Lastly, the threshold value of 8.0 led to an underestimation in the proportion of silver eels of  $-22\%$  (Table 4).

For eels sampled in the migrant phase, we recorded a negligible variation in the proportions of silver eels defined with the 1–1–1 reference combination and the use of the lateral line, colour or OI threshold value silvering criteria on their own ( $\leq 1\%$  of overestimation) (Table 4; Fig. 3). The use of the OI threshold value of 8.0 led to an underestimation in the proportions of emigrant silver eels of  $-12\%$  and  $-9\%$  in the Frémur and Loire, respectively (Table 4; Fig. 3).

## Discussion

Our method, which aims at quickly identifying in the field a silver eel ready to migrate, in a standard way and without sacrificing fish, is based on the analysis of three standard macroscopic criteria which constitute adaptations to migration in the deep sea. At the term of their continental phase, the silver eel Gonado-Somatic Index does never exceed 2% (FONTAINE 1994, MARCHELIDON et al. 1999, ACOU et al. 2003) whereas it can attain 80% under experimental conditions simulating hydrostatic pressure conditions of the Sargasso Sea spawning site (DUFOUR 1994). Thus, silver eels are not able to reproduce at the end of their life in fresh waters, and they can be said to be “subadult” individuals that have already undergone a series of adaptations. The significant increase of in eye diameter observed during metamorphosis is accompanied with a number of changes in the retina including a decrease in the density of cones (PANKHURST & LYTHGOE 1983) consistent with the condition of the retinae of deep-sea fish in which cones are often absent. The clear differentiation of the lateral line observed during silvering is also a fundamental adaptation for the transoceanic migration. The lateral line is a mechanosensorial organ sensitive to currents permitting eels to perceive their close environment through predator avoidance (BLAXTER & FUIMAN 1989), obstacle avoidance (HASSAN 1989) and rheotaxis (MONTGOMERY et al. 1997, MONTGOMERY et al. 2000). During metamorphosis, this organ becomes well-pigmented and very visible as a result of an increase in the number of neuromasts (ZACCHEI & TAVOLARO 1988). In the same way, the capacity to increase the contrast between dorsal and ventral coloration, typical of pelagic organisms, provide an effi-

cient camouflage, which increases their chance of survival (DENTON & NICOL 1966).

Analyses of eels sampled in the sedentary phase in the Frémur and Oir watersheds have shown that the combination of the presence/absence of the three macroscopic criteria of silvering, provided a discrimination of the state of progress of this metamorphosis. We clearly distinguished a gradient of present criteria between yellow eels (0 criterion observed) and silver eels (3 criteria present), whereas a relatively large number of eels had between 1 and 2 silvering criteria. Almost 14.5 % of eels caught in the Frémur showed between 1 (8.9 %) and 2 (5.6 %) silvering criteria. These eels, which can be assumed to be in the process of metamorphosis, only accounted for 2.7 % of the total catch in the Oir watershed. Acquisition of ocular hypertrophy ( $OI \geq 6.5$ ) as well as the differentiation of the lateral line in the Frémur, were the earliest signs of silvering since they each identified 42 % of eels having a sole silvering criterion, the contrasting colour appearing later. These results confirmed the conclusion of DURIF et al. (2000, 2005) who emphasized a succession of internal and external changes during the metamorphosis. In particular, they showed that the increase of the ocular diameter, correlated with the higher gonad weight, were the earliest changes, whereas the typical pigmentation of silver eel occurred generally at the end of the process. Therefore, our method allows an eel to be placed in a sequence of observed changes during metamorphosis. Nevertheless, the time required for an eel to complete metamorphosis remains unknown (COTTRILL et al. 2002). Such information is fundamental if we want to precisely determine those individuals that will migrate in the following season among eels in the process of silvering. In our study, the sampling was conducted in September/October in both sites, when most silvering eels had already finished their metamorphosis (TESCH 1977, FONTAINE 1994). Moreover, PIT-tagging results confirmed that neither yellow nor presilver eels actually emigrated as silver eels in the following season.

Analyses of migrant eels caught in the Frémur and the Loire during the seaward peak migration confirmed that metamorphosis does not proceed further in freshwater. Our results clearly showed that >97 % of emigrant silver eels were characterized by a differentiated lateral line, a contrasting color and an  $OI \geq 6.5$  as defined by PANKHURST (1982) (combinations 1–1–1 and 1–1–2).

A very low proportion of eels (<1.5 %) observed in the Frémur and Loire samples presented the combination 1–1–0. Considering the sequence of appearance of metamorphic characteristics during silvering, those eels may have an underestimated  $OI$  value. Indeed,  $OI$  implies the measurement of 5 variables (TL and eyes diameters) in a formula which can be sensitive to measurement error. A comparative study using 13 European eels and 3 replicated measurements by three different observers showed that the estimated amplitude of  $OI$  imprecision at 95 % confidence level was 1.8 whatever eel length

and observer (ACOU, unpubl. data). However, we assumed in this study that the combination 1–1–0 did not characterize a potentially silver eel that would migrate in the following season.

PIT-tagging survey provided evidence that only silver eels identified from their external appearance (1–1–1 or 1–1–2) in the catchment actually emigrated the following season. However, the recapture rate observed between the sedentary and the migratory fraction was rather low (34.8%) and, therefore, the fate of the remaining identified silver eels (64.2%) that were not recaptured is unknown. Our sampling effort allowed the recapture of tagged yellow eels (combination 0–0–0) in the following year confirming the sedentary lifestyle of this stage in inland freshwaters (LAFFAILLE et al. 2005). In contrast, no identified silver eels tagged in autumn 2002 were recaptured the following year in the catchment suggesting that they at least moved away from their initial tagging site. Several hypotheses can be postulated. First, eels may escape from the downstream trap during migration. Secondly, natural mortality (about 5–10% year<sup>-1</sup>, e. g., ADAM 1997), fishing pressure (no professional fishery but many anglers) or predation might have reduced the tagged population. Thirdly, a major obstruction located between the stations sampled by electrofishing and the downstream trap may alter downstream migration dynamics of silver eels. It is 14-m high and creates a reservoir to provide the county with drinking water. Most of the time, it is not full and the flow is controlled by pipes. During the period of downstream migration, the influence of classical environmental parameters (e. g., river discharge, rainfall) that triggered emigration intensity was overruled by dam management. Emigration was impossible until the reservoir was full and overflowing water permitted eels to slide down the weir (see FEUNTEUN et al. 2000 for further details) which caused an important delay of migration compared to a non-obstructed river and/or stop of the run (ACOU et al. 2000, VOLLESTAD et al. 1986). Indeed, an eel that has missed the favourable 'environmental windows' can possibly stop its catadromous migration and revert back to the growth phase (DURIF et al. 2003, 2005). An extra sampling campaign in the reservoir should enable us to better understand the fate of these eels.

Our results further showed the need to use a multicriteria approach for estimating potentially silver eels. Indeed, the use of a sole silvering criterion among the three led to great differences in the estimated proportions of silver eels in comparison with our silver eel reference (combination 1–1–1). These variations are related to the fact that the use of a single criterion (i) cannot be used to position an individual in the metamorphic sequence observed during silvering and (ii) emphasizes the inherent skew due to the use of this criterion.

The most meaningful example is indisputably the use of OI the threshold values 6.5 (PANKHURST 1982) and 8.0 (MARCHELIDON et al. 1999, ACOU et al. 2003), which led to an overestimation of 56% and an underestimation of 22%

of the potentially emigrating eels, respectively. Because of the imprecision in the calculation of OI and the fact that ocular hypertrophy appears to be among the first metamorphic changes (DURIF et al. 2000, HAN et al. 2003), identifying silvering solely on the basis of OI threshold values thus poses problems since sampled eels have OI values that are close to these boundaries. Moreover, as the increase in OI is a gradual phenomenon that starts at the yellow eel stage (MARCHELIDON et al. 1999), large overlaps may occur between eels at the OI threshold values during sampling of a “sedentary” population fraction in late summer or in autumn, whatever the eel stages are. This was confirmed by COTTRILL et al. (2002) for female American silver eel *A. rostrata*. The relevance of our method depends on the combination of the three silvering criteria. We therefore recommend the use of the criteria defined in this study in order to precisely assess the proportion of potentially emigrating eels among a sedentary population fraction, i. e. we consider that a silver eel ready to migrate in the following season is characterized by a differentiated lateral line, a contrasting colour and an  $OI \geq 6.5$ .

Silvering dynamics probably vary according to the ecological subunits (catchments, lagoon, etc.), habitat index and geographic situation, since such variables are known to influence the sex ratio, population structure, and population size (FEUNTEUN et al. 2000). Length and age at silvering for European eel are known to vary greatly between and within ecological units (DE LEO & GATTO 1995, VOLLESTAD 1992, ACOU et al. 2003). The standardized identification of potentially silver migrant eels constitutes a fundamental step in order to analyse and model the life history traits of the European eel (age and size at silvering notably) at the scale of its distribution range. Moreover, this method should permit also to better understand the migratory dynamics of silver eels according to the degree of river regulation that may alter the natural flow regimes. This approach is thus required to start reliable management of this pan-mictic species, which is considered outside safe biological limits (ICES 1998).

## Acknowledgements

We are grateful to ‘Kassin’, ‘Cuche’ and ‘Mimile’ for their comments on the MS. Sonia and Lukas helped us for the photos. We would like to acknowledge Frédéric Marchand (Institut National de Recherche Agronomique de Rennes) and Richard Delanoë for their assistance during the field study on the Oir. This study was funded by the ‘Fédération de Pêche d’Ille et Vilaine’, the ‘Contrat de Plan Poissons Migrateurs’, and various regional and local councils. We thank Bob Britton for the English translation throughout the manuscript.

## References

- ACOU, A. (1999): L'anguille européenne, dynamique et déterminisme de la migration catadrome dans un bassin versant anthropisé de Bretagne (Frémur). – Diplôme doctoral de l'Université de Rennes 1, 167 p.
- ACOU, A., FEUNTEUN, E., LAFFAILLE, P. & LEGAULT, A. (2000): Catadromous migration dynamics of European Eel (*Anguilla anguilla* L.) in a dammed catchment. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **27**: 1–4.
- ACOU, A., LEFEBVRE, F., CONTOURNET, P., POIZAT, G., PANFILI, J. & CRIVELLI, A. J. (2003): Silvering of females eels (*Anguilla anguilla*) in two sub-populations of the Rhône Delta. – *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **368**: 55–68.
- ADAM, G. (1997): L'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L. 1758): dynamique de la sous population du lac de Grand-Lieu en relation avec les facteurs environnementaux et anthropiques. – Thèse Univ. de Toulouse 3, 299 p.
- BEULLENS, K., EDING, E. H., OLLEVIER, F., KOMEN, J. & RICHTER, C. J. J. (1997): Sex differentiation, changes in length, weight and eye size before and after metamorphosis of the European eel (*Anguilla anguilla* L.) maintained in captivity. – *Aquaculture* **153**: 151–162.
- BLAXTER, J. H. S. & FUIMAN, L. A. (1989): Function of the free neuromasts of marine teleost larvae. – In: COOMBS, S., GÖRNER, P. & MÜNZ, H. (eds): *The Mechanosensory Lateral Line. Neurobiology and Evolution*. – Springer-Verlag, New York, pp. 481–499.
- CASSELMAN, J. M. (2003): Dynamics of resources of the American eel, *Anguilla rostrata*: Declining abundance in the 1990's. – In: AIDA, K., TSUKAMOTO, K. & YAMAUCHI, K. (eds): *Tokyo Eel Biology*. – Springer-Verlag, New York, pp. 255–274.
- COLOMBO, G., GRANDI, G. & ROSSI, R. (1984): Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla*, L. – *J. Fish Biol.* **24**: 215–228.
- COTTRILL, R. A., MCKINLEY, R. S. & VAN DER KRAAK, G. (2002): An examination of utilizing external measures to identify sexually maturing female American eels, *Anguilla rostrata*, in the St. Lawrence River. – *Envir. Biol. Fishes* **65**: 271–287.
- DE LEO, G. A. & GATTO, M. (1995): A size and age-structured model of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**: 1351–1367.
- DENTON, E. J. & NICOL, J. A. C. (1966): A survey of reflectivity in silvery teleosts. – *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **46**: 685–672.
- DUFOUR, S. (1994): Neuroendocrinologie de la reproduction de l'anguille: de la recherche fondamentale aux problèmes appliqués. – *Bull. Fr. Pêche Pisc.* **335**: 187–211.
- DURIF, C., DUFOUR, S. & ELIE, P. (2005): The silvering process of *Anguilla anguilla*: a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. – *J. Fish Biol.* **66**: 1025–1043.
- DURIF, C., ELIE, P., DUFOUR, S., MARCHELIDON, J. & VIDAL, B. (2000): Analysis of morphological and physiological parameters during the silvering process of the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Lake of Grand-Lieu (France). – *Cybium*, **24**(Suppl. 3): 63–74.
- DURIF, C., GOSSET, C., RIVES, J., TRAVADE, F. & ELIE, P. (2003): Behavioral study of downstream migrating eels by radio-telemetry at a small hydroelectric power plant. – In: DIXON, D. A. (ed.): *Biology, Management and Protection of Catadromous Eels*. – Bethesda, MD: American Fisheries Society, Symposium **33**, pp. 343–356.

- FEUNTEUN, E. (2002): Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): An impossible bargain. – *Ecol. Eng.* **18**: 575–591.
- FEUNTEUN, E., ACOU, A., GUILLOUËT, J., LAFFAILLE, P. & LEGAULT, A. (1998): Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of Northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. – *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **349**: 129–139.
- FEUNTEUN, E., ACOU, A., LAFFAILLE, P. & LEGAULT, A. (2000): European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 1627–1635.
- FONTAINE, Y. A. (1994): L'argenture de l'anguille: métamorphose, anticipation, adaptation. – *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **335**: 171–185.
- HAN, Y.-S., LIAO, I.-C., HUANG, Y.-S., HE, J.-T., CHANG C.-W. & TZENG, W.-N. (2003): Synchronous changes of morphology and gonadal development of silvering Japanese eel *Anguilla japonica*. – *Aquaculture* **219**: 783–796.
- HASSAN, E. S. (1989): Hydrodynamic imaging of the surroundings by the lateral line of the blind cave fish *Anoptichthys jordani*. – In: COOMBS, S., GÖRNER, P. & MÜNZ, H. (eds): *The Mechanosensory Lateral Line. Neurobiology and Evolution*. – Springer-Verlag, New York, pp. 217–228.
- ICES (1998): European eel. – Extract of report of the Advisory Committee on Fishery Management, No. 11. ICES, Copenhagen, Denmark.
- KNIGHTS, B. & WHITE, E. (1998): Enhancing immigration and recruitment of eels: the use of passes and associated trapping systems. – *Fisheries Managem. Ecol.* **5**: 459–471.
- LAFFAILLE, P., ACOU, A. & GUILLOUËT, J. (2005): The yellow European eel (*Anguilla anguilla* L.) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. – *Ecol. Fresh. Fish.* **14**: 191–196.
- LAMARQUE, P. J., ARIGNON, J. & GOSSET, C. (1978): Comparaison des appareils de pêche à l'électricité EPMC et héron. – *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **270**: 223–236.
- LAMBERT, P. & FEUNTEUN, E. (1998): Compte rendu des journées anguilles de Paimpont du 23 au 25 Septembre 1998. – Rapport GRISAM, Cemagref Bordeaux, University Rennes 1, France.
- LEGAULT, A. (1992): Etude de quelques facteurs de sélectivité des passes à anguilles. – *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **325**: 83–91.
- MARCHELIDON, J., LE BELLE, N., HARDY, A., VIDAL, B., SBAlHI, M., BURZAWA-GERARD, E., SCHMITZ, M. & DUFOUR, S. (1999): Etude des variations de paramètres anatomiques et endocriniens chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) femelle, sédentaire et d'avalaison: Application à la caractérisation du stade argenté. – *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **355**: 349–368.
- MONTGOMERY, J. C., BAKER, C. F. & CARTON, A. G. (1997): The lateral line can mediate rheotaxis in fish. – *Nature* **389**: 960–963.
- MONTGOMERY, J. C., CARTON, G., VOIGT, R., BAKER, C. & DIEBEL, C. (2000): Sensory processing of water currents by fishes. – *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B 355**: 1325–1327.
- MORIARTY, C. & DEKKER, W. (Editors) (1997): Management of European eel fisheries. – *Ir. Fish. Bull.* No. 15.
- PANKHURST, N. W. (1982): Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). – *J. Fish Biol.* **21**: 127–140.

- (1984): Artificial maturation as a technique for investigating adaptations for migration in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). – In: MCLEAVE, J. D., ARNOLD, G., DODSON, J. & NEILL, W. (eds): Mechanisms of Migration in Fishes. – NATO Scientific Affairs Division, New York, pp. 143–157.
- PANKHURST, N. W. & LYTGOE, J. N. (1983): Changes in vision and olfaction during sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). – J. Fish Biol. **23**: 229–240.
- PRENTICE, E. F., FLAGGS, T. A. & CUTCHEON, M. C. (1990): Electronic tag. Feasibility of using implantable passive integrated transponder (PIT) tags in salmonids. – Amer. Fish. Soc. Symp. **7**: 317–322.
- ROSSI, R. & COLOMBO, G. (1979): Some observations on age, sex, growth of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in north Adriatic Lagoons. – Rapp. P.-v. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer. **174**: 64–69.
- TESCH, F. W. (1977): The eel. Biology and management of anguillid eels. – Chapman and Hall, London, U. K.
- VOIGT, R., CARTON, A. G. & MONTGOMERY, J. C. (2000): Response of anterior lateral line afferent neurones to water flow. – J. Exp. Biol. **203**: 2495–2502.
- VOLLESTAD, L. A. (1992): Geographical variation in age and length at metamorphosis of maturing European eels: environmental effects and phenotypic plasticity. – J. Anim. Ecol. **61**: 41–48.
- VOLLESTAD, L. A., JONSSON, B., HVIDSTEN, N. A., NAESJE, T. F., HARALDSTAD, O. & RUUD-HANSEN, J. (1986): Environmental factors regulating the seaward migration of silver eels (*Anguilla anguilla*). – Can. J. Fish Aquat. Sci. **43**: 1909–1916.
- ZACCHEI, A. M. & TAVOLARO, P. (1988): Lateral line system during the life cycle of *Anguilla anguilla* L. – Boll. Zool. **3**: 145–153.

Submitted: 14 May 2005; accepted: 29 August 2005.

# Chapitre III

## Dévalaison

---

### **III.1. Périodes de migration et déterminisme environnemental de la dévalaison de l'anguille argentée européenne *Anguilla anguilla* dans un bassin versant côtier aménagé.**

Cette partie est présentée sous la forme d'un article en cours de rédaction.

#### Résumé.

Dans cette étude, nous avons examiné la migration des anguilles argentées dans un bassin versant côtier aménagé de l'Ouest de la France. Un barrage de 14 mètres de hauteur, qui crée une retenue d'eau potable de 3 millions de m<sup>3</sup> est présente à l'aval (6 km de la limite tidale) du cours d'eau. Un suivi de 8 années (de 1996 à 2003) d'un piège de dévalaison (4,5 km de la limite tidale) nous a donné l'opportunité d'analyser l'influence de ce barrage sur les patrons et les déterminismes environnementaux de la migration. Sur l'ensemble de la période d'étude, 91% des anguilles argentées ont été capturées quand la retenue surverse. Ces périodes de surverse sont liées à la durée de remplissage généralement longue de la retenue, elle-même dépendante des conditions météorologiques annuelles très variables. Par conséquent, les périodes de migration ont été observées entre les mois de Novembre et Avril, ce qui est globalement tardif par rapport aux périodes observées dans les systèmes non aménagés. Pendant la surverse de la retenue, seuls les événements pluvieux et l'augmentation de débit influençaient positivement les captures d'anguilles argentées. Ce résultat suggère que les mouvements hydrodynamiques, agissant comme une "chasse d'eau", sont essentiels pour que les anguilles argentées en phase d'attente dans la retenue, soient incitées à poursuivre leur migration d'avalaison. L'hypothèse d'un "effet retenue", qui bloquerait temporairement voire définitivement une partie des anguilles argentées dans le réservoir, est discutée. Enfin, l'influence des délais de migration sur la condition des anguilles argentées qui ont effectivement migré est abordée.

## Introduction

Après une période variable de croissance (de 3 à 80 ans, Dekker *et al.*, 1998) au cours de laquelle elles deviennent sub-adultes, les anguilles argentées européennes (*Anguilla anguilla*) quittent les zones dulçaquicoles et rejoignent la mer. Elles effectuent alors un voyage de plusieurs milliers de kilomètres pour atteindre la zone de fraie de la mer des Sargasses et se reproduire (Schmidt, 1922 ; Tesch, 1977). Le début de cette migration d'avalaison dépend de facteurs endogènes et exogènes. En effet, les anguilles ne migrent que si elles ont préalablement effectué leur métamorphose en anguille argentée (Acou *et al.*, 2005 ; Durif *et al.*, 2005). Cette métamorphose implique de nombreuses transformations morphologiques et physiologiques entre le stade de croissance sédentaire (anguille jaune) et migrant (anguille argentée) et prépare les anguilles argentées à la migration en mer profonde (Fontaine, 1994). Parce que cette métamorphose pré-adapte les poissons aux conditions marines alors qu'ils sont encore en eau douce, elle engendre une instabilité physiologique (déséquilibre osmotique notamment ; Fontaine, 1975) qui prédispose les poissons à migrer. C'est au terme du processus de métamorphose qui intervient à la fin de l'été que les anguilles argentées attendent des fenêtres environnementales favorables pour débiter la migration d'avalaison.

En milieu naturel et pour les espèces tempérées incluant les espèces atlantiques (*A. anguilla* et *A. rostrata*) et néo-zélandaises (*A. australis* et *A. dieffenbachi*), les périodes de migration ont généralement lieu entre Août et Décembre quand la température de l'eau décroît (Todd, 1981 ; Haraldstad *et al.*, 1985 ; Hvidsten, 1985 ; Vollestad *et al.*, 1986 ; Haro, 1991 ; Boubée *et al.*, 2001 ; Cullen & McCarthy, 2003). La périodicité de la lune est aussi un facteur important pour la migration car les anguilles sont plus actives pendant la deuxième moitié du cycle lunaire (Frost, 1950 ; Deelder, 1954, 1984 ; Todd, 1981). La pluie, l'augmentation de débit des rivières et le passage d'une dépression pourraient également influencer le comportement de migration des anguilles argentées puisqu'elles sont souvent capturées au cours de nuits agitées (Todd, 1981 ; Vollestad *et al.*, 1986 ; Boubée *et al.*, 2001). Le départ de la migration a donc lieu au cours de fenêtres environnementales qui sont conditionnées par des facteurs dont la variabilité est perceptible à l'échelle saisonnière (e.g., température), mensuelle (e.g. lune) et journalière (e.g., pression atmosphérique, pluviométrie et débit).

L'aménagement des rivières peut grandement perturber la migration d'avalaison (Travade & Larinier, 1992 ; Boubée *et al.*, 2001). Par exemple, des mortalités d'anguilles après leur passage dans les turbines hydroélectriques ou vannes de débit réservé ont été reportées (Berg, 1986 ; Legault *et al.*, 2003 ; Gosset *et al.*, 2005 ; Watene & Boubée, 2005). Face aux

obstacles, des études de radio-pistage ont par ailleurs montré que le comportement migratoire des anguilles pouvait être très variable (arrêt temporaire et/ou définitif de la migration, retour vers l'amont, etc. ; Haro *et al.*, 2000a ; Durif *et al.*, 2003 ; Behrmann-Godel & Eckman, 2003) en fonction des individus, des caractéristiques physiques des obstacles et des conditions environnementales locales. Cependant, les fenêtres environnementales qui influencent la dynamique migratoire des anguilles argentées dans les rivières aménagées sont rarement abordées dans la littérature. Avec le déclin de la population d'anguille européenne enregistrée depuis les années 1980 (Moriarty & Dekker, 1997), une meilleure compréhension de la dynamique migratoire des anguilles argentées est en effet requise à la fois aux niveaux local et européen afin de favoriser la sortie du maximum d'anguilles argentées des hydrosystèmes (Feunteun, 2002).

Dans cette étude, nous avons examiné la migration des anguilles argentées dans une rivière aménagée, le Frémur, représentative de nombreux hydrosystèmes côtiers de l'Ouest de la France (Feunteun *et al.*, 2000). Un barrage majeur de 14 mètres de hauteur qui crée une retenue d'eau potable de  $3 \cdot 10^6 \text{ m}^3$  est présent sur le cours d'eau. Un piège de dévalaison situé 1 km à l'aval du barrage nous a donné l'opportunité d'analyser l'influence de ce barrage sur la migration. Des études antérieures ont montré que la migration des anguilles argentées était conditionnée par la surverse de la retenue (Acou *et al.*, 2000 ; Feunteun *et al.*, 2000). Les patrons temporels des captures d'anguilles ont été analysés sur une période de 8 années (1996 à 2003) en fonction (i) des périodes de surverse de la retenue et (ii) de la variabilité des facteurs environnementaux (température, pression atmosphérique, pluie et débit) et des phases lunaires.

## **Matériels et méthodes**

### Echantillonnage

L'étude est localisée dans la rivière Frémur (long.  $2^{\circ}07'W$ , lat  $48^{\circ}35'N$ ) (Figure 1), petit bassin versant côtier de l'Ouest de la France. La superficie de son bassin versant est d'environ  $60 \text{ km}^2$  pour un linéaire de cours d'eau atteignant près de 45 km, dont 17 km pour le cours principal. La limite tidale est située au Moulin de Roche Good (Figure 1). Le barrage du Bois Joli crée une retenue pour l'alimentation en eau potable de la région de Dinard et Saint Malo (Figure 1). Elle est alimentée par le bassin versant qui s'étend sur  $50 \text{ km}^2$  en amont du barrage. Elle permet de stocker l'eau pendant la période hivernale afin d'assurer l'alimentation en eau

potable de cette région touristique pendant la période estivale. L'ouvrage comporte une crête déversante à partir de la cote 28,20 m NGF. Lorsque la retenue est pleine, elle s'étend sur 59 ha pour un volume de  $3 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ . La gestion du barrage permet de maintenir un débit réservé de  $0,04 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  sur la portion aval du bassin versant (Legault *et al.*, 2003). Lors de la période de remplissage puis d'utilisation de la retenue, la portion aval de la rivière est uniquement alimentée par le débit réservé. Quand la retenue est pleine, elle est également alimentée par le débit naturel du bassin versant qui transite par la crête déversante. Aucun aménagement spécifique n'a été prévu pour la dévalaison. Un suivi des captures d'anguilles argentées à la sortie de la vanne de débit réservé, réalisé entre Octobre 1998 et Janvier 1999, a montré que cette conduite constituait une voie de passage possible pour une faible proportion d'anguilles migrantes (Legault *et al.*, 2003). En effet, entre 3 et 12% des anguilles argentées utilisent cette conduite au début de la saison de dévalaison quand elle représente la seule voie de transit mais également plus tard, lorsque le barrage surverse et que s'ouvre ainsi la deuxième voie de passage.

Situé à environ 1 km à l'aval, le barrage du Pont es Omnes a été aménagé d'un piège de dévalaison destiné à capturer toutes les anguilles migrantes  $> 270 \text{ mm}$  dans toutes les conditions de débit (Figure 1). Un suivi des captures au niveau du piège de dévalaison du Pont es Omnes a été réalisé entre le 20 Septembre 1996 et le 31 Août 2004 ce qui correspond à 8 années de dévalaison (du 1<sup>er</sup> septembre au 31 août de l'année suivante). Sur cette période, le piège a été visité environ une fois tous les deux jours, et tous les jours pendant les pics de dévalaison. Chaque anguille capturée est anesthésiée avec du 2-phénoxyéthanol et sa longueur totale (du museau au bout de la queue) mesurée au millimètre près. La caractérisation de l'argenteure a été évaluée à l'aide de 3 critères externes (Acou *et al.*, 2005): présence d'un contraste marqué des couleurs du dos et du ventre et d'une ligne latérale différenciée, et valeur de l'index oculaire IO (Pankhurst, 1982)  $\geq 6,5$ . Si un de ces critères (la plupart du temps le contraste de couleur) n'est pas présent, l'anguille est considérée en cours d'argenteure (i.e. stade jaune/argente). Si seulement un (généralement la valeur de l'IO) ou aucun critère n'est présent, l'anguille est notée jaune (Feunteun *et al.*, 2000). Toutes les anguilles sont remises à l'eau à l'aval du piège de dévalaison après avoir retrouvée leur vigueur dans de l'eau fraîche et oxygénée pendant au moins 15 minutes.

Variables environnementales

Le niveau d'eau du barrage du Bois Joli a été relevé tous les deux jours grâce à une échelle limnimétrique située sur le barrage du Bois Joli dans le but de définir les périodes de surverse (cote  $\geq 28,20$  m NGF) de la retenue. Les données moyennes journalières de pression atmosphérique et de pluviométrie ont été mesurées à la station météorologique de l'aéroport de Dinard, située à 2 km du piège de dévalaison du Pont es Omnes. Les données moyennes journalières de la température de l'eau ont été acquises grâce à une sonde thermique située au niveau du piège de dévalaison à 30 cm de la surface de l'eau. Les données moyennes journalières de débit ont été obtenues par une station de jaugeage située à environ 3 km à l'amont du piège de dévalaison. Les phases lunaires et la photopériode ont été calculées par un logiciel disponible sur le site Web de l'Institut de Mécanique Céleste et Calcul des Ephémérides ([www.imcce.fr](http://www.imcce.fr)).

#### Analyses des données et traitements

Les données récoltées pendant les 8 années de dévalaison ont été groupées pour évaluer l'influence de la variabilité des facteurs environnementaux sur les captures d'anguilles argentées. L'analyse des captures d'anguilles argentées a été réalisée sur une période définie de façon standard pour chaque année de dévalaison : le début de cette période correspond au premier jour de surverse de la retenue du Bois Joli (i.e. cote  $\geq 28,20$  m) ; la fin correspond au dernier jour de capture d'une anguille argentée et suivi par 3 jours consécutifs de captures nulles dans le piège de dévalaison. Ces périodes de dévalaison variaient entre 18 et 30 jours pour une durée moyenne de  $23,3 \pm 5,1$  jours. Pour chaque période, les captures journalières d'anguilles argentées ont été exprimées en proportion de la capture journalière maximum observée (CJMO, en %). En fonction des périodes, ces captures journalières maximum variaient entre 82 et 300 individus pour une valeur moyenne de  $162 \pm 96$  anguilles argentées. Cette méthode a permis de standardiser l'évolution temporelle des captures d'anguilles argentées au cours des 8 périodes en s'affranchissant de la variabilité interannuelle importante des captures. La variabilité journalière des facteurs environnementaux a été estimée par la différence des valeurs de température (Temp en °C), pression atmosphérique (Patm en HPa), débit naturel (Qnat en  $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) et pluviométrie (Pluv en mm) entre les jours  $j$  de dévalaison et  $j-1$ . Avant la réalisation des analyses, les 4 variables environnementales quantitatives ont été codées en variables qualitatives, selon les recommandations de Escofier & Pages (1988) consistant à choisir un nombre de modalités raisonnables (entre 3 et 6 en général) et en équilibrant les effectifs de la modalité. Pour chaque variable, 3 classes qui résument

simplement leur variabilité journalière ont été définies (i.e., diminution, stabilisation et augmentation) (Tableau 1). Le mois lunaire a été divisé en 8 modalités qui comprennent les phases lunaires et leurs phases de transition (Tableau 1). Les différences des CJMO moyennes entre les classes de variabilité journalière des 4 facteurs environnementaux et des phases lunaires ont été testées par un test non paramétrique de Kruskal-Wallis, et pour ceux qui étaient significatifs, un test de comparaison de Tukey a été réalisé pour déterminer quelles paires potentielles étaient différentes (Scherrer, 1984).

## Résultats

### Patron annuel des captures

Un total de 5600 anguilles argentées a été capturé dans le piège de dévalaison sur la période d'étude (Figure 2). Le nombre d'anguilles migrantes est stable au cours des trois premières années (moyenne annuelle: 726 anguilles, intervalle: 674-828 anguilles argentées). Une augmentation importante est observée pendant l'année 1999 (1271 anguilles argentées). Entre 1999 et 2002, les captures sont divisées par un facteur 3,4 (moyenne annuelle = 712 anguilles, intervalle: 1271-372 anguilles argentées), pour finalement remonter à 571 anguilles argentées la dernière année. 611 anguilles jaunes et 126 anguilles jaunes/argentées ont été capturées dans le piège de dévalaison représentant respectivement 9,64% et 2% des captures totales d'anguilles réalisées dans le piège de dévalaison. Ces individus ont été exclus de nos analyses.

### Facteurs périodiques à long terme

Sur la période d'étude, des anguilles argentées sont capturées tous les mois de l'année. Cependant, 91% des captures d'anguilles argentées sont réalisées quand la cote de surverse de la retenue du Bois Joli est atteinte (cote  $\geq 28,20$  m NGF ; Figure 3). Les pics de captures ont lieu à des périodes très variables en fonction des années puisqu'elles s'étalent entre la fin de l'automne (i.e. mois de Novembre pour la saison 2000) et le début du printemps (i.e. mois d'Avril de la saison 1997), la majorité des captures étant réalisée au mois de Décembre (saisons de dévalaison 1998, 1999 et 2004). La majorité (57%) des anguilles argentées capturées en dehors des périodes de surverse l'a été entre août et décembre (Figure 3). Sur l'ensemble de la période d'étude (hors et pendant surverse), la température moyenne mensuelle de l'eau explique une très faible part ( $r^2 = 0,06$  ;  $P < 0,05$ ) de la variabilité des captures mensuelles d'anguilles argentées (Figure 3). Près de 76,5% des anguilles migrantes ont été capturées dans des gammes thermiques qui varient entre 6°C et 10°C. Cependant, les

captures d'anguilles argentées sont réalisées pour des gammes de température de l'eau importantes qui varient entre 4°C et 23°C (Figure 4).

#### Influence des facteurs environnementaux pendant les surverses

Des diminutions des captures d'anguilles argentées (CJMO moyennes) aux alentours de la pleine lune (PL) et de la nouvelle lune (NL) ont été observées (Figure 5). Cependant, les variations des CJMO moyennes ne sont pas liées significativement aux phases lunaires (Kruskall Wallis,  $P > 0,05$ ). Par contre, les captures d'anguilles argentées variaient significativement en fonction de la variabilité journalière (diminution, stabilisation ou augmentation) de Patm, Pluv et Qnat (Kruskall Wallis,  $P < 0,05$ ) (Figure 6). Les CJMO moyennes sont plus importantes au cours des dépressions (i.e. diminution de la pression atmosphérique) mais ce résultat n'était pas significatif (Tukey test,  $P > 0,05$ ) (Figure 6). Elles étaient par contre significativement plus faibles quand la pluviométrie était stable, c'est-à-dire quand sa variabilité temporelle était faible (Tukey test,  $P < 0,05$ ) (Figure 6). De plus, une augmentation nette et significative (Tukey test,  $P < 0,001$ ) des CJMO moyennes a été observée quand le débit augmentait (Figure 6). Enfin, les CJMO moyennes n'étaient pas liées aux variations thermiques (test de Kruskall Wallis,  $P > 0,05$ ) (Figure 6).

#### Evolution temporelle des captures pendant la surverse

Sur l'ensemble de la période d'étude, les CJMO moyennes les plus importantes ont été observées entre 6 et 9 jours après le début de la surverse (Figure 7). A partir du premier jour de la surverse, deux semaines suffisaient pour capturer près de 90% des individus migrants.

## **Discussion**

Dans la rivière Frémur, la migration d'avalaison des anguilles argentées est en premier lieu conditionnée par les niveaux d'eau de la retenue du Bois Joli. En effet, 91% des anguilles argentées capturées dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes sont réalisées quand le niveau d'eau de la retenue est supérieure à la cote de surverse (i.e. cote  $\geq 28,20$  m NGF). Un suivi des captures à la sortie de la vanne de débit réservé du Bois Joli a montré que cette conduite constituait une voie de passage possible pour une minorité d'anguilles migrantes (de 3 à 12%) quand elle représente la seule voie de transit (cote  $< 28,20$  m NGF) mais également plus tard, lorsque le barrage surverse et que s'ouvre ainsi la deuxième voie de passage. De plus, le transit dans cette canalisation entraîne la mort de 11% des anguilles à cause des

variations rapides de la vitesse dans les conduites (de  $0,10 \text{ m.s}^{-1}$  à  $9,00 \text{ m.s}^{-1}$ ), de l'abrasion contre les parois et de la structure agressive de la vanne type 'papillon' (Legault *et al.*, 2003). En dehors des périodes de surverse, la majorité des anguilles argentées capturées dans le piège de dévalaison provenait donc de la retenue du Pont es Omnes, localisée entre le barrage du Bois Joli et le piège de dévalaison (Figure 1). En période de surverse, la majorité des anguilles argentées capturées dans le piège de dévalaison a très vraisemblablement franchi le barrage du Bois Joli en suivant la lame d'eau superficielle le long de la crête de surverse de l'obstacle et glissé le long de sa paroi (14 m de hauteur).

Les périodes de surverse sont caractérisées par une grande variabilité temporelle puisqu'elles sont fonction de la durée de la phase de remplissage de la retenue, elle-même dépendante des conditions hydrologiques annuelles (Legault *et al.*, 2003). Par conséquent, les périodes de migration sont observées à des dates très variables entre les années puisqu'elles ont lieu en effet entre les mois de Novembre (saison 2000) et Avril (saison 1997), alors qu'une majorité a lieu au mois de Décembre (saisons 1998, 1999 et 2002). Ces périodes sont globalement tardives par rapport aux périodes de migration décrites dans la littérature puisque la migration d'avalaison de l'anguille européenne se déroule en effet à l'automne entre Août et Décembre dans la plupart des pays d'Europe (Tesch, 1977 ; Behrmann-Godel & Eckmann, 2003). Cependant, des études réalisées dans des systèmes non aménagés ont montré qu'il pouvait y avoir des pics de dévalaison en juillet jusqu'au printemps, en particulier lorsque les conditions climatiques n'ont pas été favorables à l'automne et qu'elles le sont en hiver et au printemps (Frost, 1950 ; Deelder, 1984 ; Hvidsten, 1985 ; Lobon-Cervia et Carrascal, 1992 ; Wickström *et al.*, 1996). Holmgren *et al.* (1997) précisent également que les dévalaisons des anguilles dans le Lac de Fardime träsk en Suède se produisent au printemps et à l'automne. Jusqu'à présent, aucune étude ne s'est penchée sur l'influence des délais de migration sur la condition des anguilles argentées. En effet, au moment de la métamorphose, l'anguille cesse de se nourrir et ce jusqu'à la reproduction (Marchelidon *et al.*, 1999). On peut donc faire l'hypothèse que tout délai de migration entame potentiellement les réserves de l'individu, indispensables pour arriver sur la frayère de la mer des Sargasses et se reproduire. Une analyse des coefficients de condition des anguilles migrantes en fonction des délais de migration observés chaque année dans le Frémur est en cours pour tester cette hypothèse.

Une relation significative ( $P < 0,05$ ) entre la température moyenne de l'eau et les captures mensuelles d'anguilles argentées au piège de dévalaison du Pont es Omnes a été observée. Ce résultat confirme que les anguilles migrent quand les températures de l'eau diminuent (Todd, 1981 ; Haraldstad *et al.*, 1985 ; Hvidsten, 1985 ; Vollestad *et al.*, 1986 ; Haro, 1991 ; Boubée *et al.*, 2001). Cependant, la variabilité expliquée est très faible ( $r^2 = 0,06$ ) en raison des périodes de surverse très variables en fonction des années. Seul un dispositif de captures d'anguilles situé à l'amont de la retenue nous aurait permis d'analyser clairement l'influence de cette variable sur le départ de la migration. Vollestad *et al.* (1986) qui ont effectué 10 années de suivi continu de dévalaison dans une rivière scandinave ont suggéré que la température de l'eau pouvait influencer la migration d'avalaison, avec des températures moyennes basses pendant l'été et l'automne engendrant un départ précoce de la dévalaison. On ne peut évaluer cette hypothèse avec nos données. Cependant, la grande variabilité saisonnière des périodes de migration observée dans le Frémur nous renseigne sur les gammes de température tolérées par les anguilles argentées au cours de leur migration. Dans les pays scandinaves, les seuil minimum et maximum au-delà desquelles la migration des anguilles argentées cessent varient entre 4°C (Vollestad *et al.*, 1994) et 14°C (Hvidsten, 1985). En Espagne, cet intervalle varie entre 10°C et 16°C (Lobon-Cervia et Carrascal, 1992). La gamme de température est similaire pour *A. rostrata* en Amérique du Nord (Virginie), entre 9°C et 13°C selon Euston *et al.* (1997). En Nouvelle-Zélande, la dévalaison de *A. australis* et *A. dieffenbacchi* cesse en dessous de 11°C (Boubée *et al.*, 2001), alors qu'elle est comprise entre 7°C et 19°C pour Todd (1981). Les anguilles argentées migrantes du Frémur ont été capturées dans une gamme de températures comprises entre 4°C et 23°C qui compte parmi les plus étendues de la littérature, avec cependant 76,5% des anguilles capturées entre 6°C et 10°C. Ce résultat ne va pas dans le sens d'une température seuil qui initie la migration d'avalaison, comme cela a été suggéré par Haraldstad *et al.* (1985) et il montre par ailleurs que les anguilles argentées sont capables de migrer dans des gammes de température très étendues. Mais il est possible comme le suggère Vollestad *et al.* (1986) que la température de l'eau puisse agir comme un facteur à long-terme qui contrôle la période de préparation physiologique de la migration telle que la métamorphose entre les anguilles jaunes et argentées.

Différents auteurs indiquent que le maximum de l'activité migratoire a généralement lieu pendant la seconde moitié du cycle lunaire, entre le dernier quartier et la nouvelle lune (Frost, 1950 ; Lowe, 1952 ; Deelder, 1984 ; Todd, 1981). Dans cette étude, les anguilles argentées sont capturées pendant toutes les phases lunaires et les écart-types observés témoignent d'une

grande variabilité des captures en fonction des jours lunaires. La seule tendance claire mais non significative est la diminution des captures aux alentours de la pleine lune. A cette période du mois lunaire, l'intensité lumineuse perceptible par les anguilles dans l'eau est la plus importante, à condition que la couverture nuageuse ou le débit/turbidité soient faibles. Ainsi, l'activité migratoire a probablement lieu au cours de périodes de faibles intensités lumineuses, et non en fonction des phases lunaires comme cela a été avancé par Boetius (1967) en suggérant un rythme endogène calé sur le rythme lunaire. L'importance de l'intensité lumineuse sur l'activité migratoire est supportée par les patrons quotidiens de migration qui sont principalement nocturnes (Deelder, 1984 ; Haraldstad *et al.*, 1985). De plus, dans une récente étude en condition expérimentale, Durif (2003) conclut que l'effet de la lune sur l'activité migratoire des anguilles argentées agit probablement via le facteur luminosité et non en fonction d'un rythme endogène. Ainsi, une forte luminosité (journée ou pleine lune) inhibe clairement la migration tandis que tous les paramètres susceptibles d'entraîner une baisse de luminosité (nuit, couverture nuageuse, nouvelle lune) la favorisent (Durif, 2003). Enfin, l'influence similaire de l'intensité lumineuse sur d'autres grands migrateurs tels que les smolts de saumons Atlantiques *salmo salar* est depuis longtemps démontrée et connue (Hansen & Jonsson, 1985).

La pluviométrie et le débit influencent grandement la migration d'avalaison des anguilles argentées (Frost, 1950 ; Lowe, 1952 ; Deelder, 1984 ; Vollestad *et al.*, 1986 ; Jonsson, 1991). Dans le Frémur, les crues automnales contribuent avant tout au remplissage de la retenue du Bois Joli puis à sa surverse généralement tardive (Legault *et al.*, 2003). Dans le même temps, elles provoquent probablement une accumulation d'anguilles migrantes provenant des zones amont dans la retenue, qui restent bloquées jusqu'à l'ouverture des voies de migration. Différentes études ont montré en effet qu'une augmentation rapide de débit en automne stimulait le départ en migration des anguilles argentées (Vollestad *et al.*, 1986 ; 1994 ; Behrmann-Godel & Eckmann, 2003). Nos résultats ont confirmé par ailleurs que la majorité (57%) des captures d'anguilles argentées en dehors des périodes de surverse, qui concernent principalement des individus sédentarisés à l'aval du barrage du Bois Joli, a été réalisée entre août et décembre, la période la plus pluvieuse de l'année (A. Acou, données non publiées). Pendant la surverse de la retenue, nos résultats confirment que les événements pluvieux (augmentation ou diminution de la pluviométrie) et l'augmentation du débit favorisaient significativement (test de Tukey,  $P < 0,05$ ) les captures d'anguilles argentées dans le piège de dévalaison Pont es Omnes. Les CJMO moyennes observées au cours des dépressions (classe 1

de la pression atmosphérique) n'étaient pas significativement différentes (test de Tukey,  $P > 0,05$ ) des deux autres classes, probablement parce qu'elles ne s'accompagnent pas toujours de chute de pluie. Ces résultats suggèrent que des mouvements hydrodynamiques sont essentiels pour que les anguilles argentées en phase d'attente dans la retenue puissent s'orienter et franchir le barrage du Bois Joli. Pendant leur dévalaison, les anguilles argentées nagent généralement dans le lit de la rivière pour bénéficier des courants les plus importants (Tesch, 1977 ; Jonsson, 1991). Dans les zones profondes comme le Bois Joli où les mouvements d'eau sont tamponnés, nous suggérons que seule une augmentation importante de la pluviométrie ou du débit, agissant comme une chasse d'eau, favorise le départ des anguilles argentées. Nos résultats confirment que l'ouverture de la voie de migration seule ne suffit pas au départ des anguilles, puisque les captures moyennes les plus importantes ont eu lieu entre 6 et 9 jours après le début de la surverse.

La présente étude a montré que la migration des anguilles argentées est principalement dépendante de la gestion hydraulique de la retenue du Bois Joli. La présence de cette retenue conduit probablement à une accumulation des anguilles argentées dans les parties aval du Frémur jusqu'à l'ouverture des voies de migration. Nos résultats ont montré que les effectifs annuels d'anguilles argentées variaient fortement dans le temps. Cependant, dans quelle mesure la gestion hydraulique peut influencer le nombre d'anguilles argentées qui dévalent effectivement chaque année ? Des études de radio-pistage ont montré que les obstacles pouvaient engendrer un arrêt temporaire de la dévalaison voire même un retour au stade jaune si l'anguille argentée a raté les fenêtres environnementales favorables (Behrmann-Godel & Eckmann, 2003 ; Durif *et al.*, 2003 ; 2005). Un programme de marquage/recapture avec des PIT-tags réalisé entre les zones amont du Bois Joli et le piège de dévalaison du Pont es Omnes sur deux années, a montré que le sort de 64,2% des anguilles argentées marquées en automne à l'amont du Bois Joli n'était pas connu (Feunteun *et al.*, 2000), probablement sédentarisées dans la retenue du Bois Joli. Une campagne d'échantillonnage dans le réservoir devrait nous permettre de mieux comprendre le devenir de ces anguilles et ainsi évaluer l'impact de la retenue sur la dynamique migratoire globale de cette sous-population d'anguilles.

## **Bibliographie**

Voir la partie « Bibliographie générale ».

## Légendes des tableaux

**Tableau 1.** Liste des variables environnementales, de leurs codes et modalités utilisées pour l'analyse statistique.

## Légendes des figures

**Figure 1.** Localisation et caractéristiques du bassin versant du Frémur (long. 2°07'W, lat 48°35'N). Les rectangles représentent les barrages : I, barrage du Pont es Omnes (4,5 km de la limite tidale) aménagé du piège de dévalaison, II, barrage du Bois Joli (6 km de la limite tidale). L'étoile représente la limite tidale du moulin de Roche Good. Le cercle avec la croix situe la station de jaugeage de la Crochais.

**Figure 2.** Captures annuelles des anguilles argentées dans le piège de dévalaison du Frémur au cours des 8 saisons de dévalaison (entre Septembre 1996 et Août 2004). Une saison de dévalaison débute le 1<sup>er</sup> Septembre d'une année et se termine le 31 août de l'année suivante.

**Figure 3.** Relations entre les captures mensuelles d'anguilles argentées et la température moyenne mensuelle de l'eau du Frémur entre Septembre 1996 et Août 2004. Les aires grises correspondent aux périodes de surverse du barrage du Bois Joli définies par un niveau d'eau  $\geq 28,20$  m NGF.

**Figure 4.** Relations entre la fréquence des captures d'anguilles argentées observées dans le piège de dévalaison du Frémur et les températures de l'eau (°C) entre Septembre 1996 et Août 2004.

**Figure 5.** Evolution des CJMO moyennes en fonction des phases lunaires (voir Tableau 1 pour plus de détails) pendant les périodes de surverse de la retenue du Bois Joli. Les moyennes sont figurées avec leur intervalle de confiance (I.C.) à 95%.

**Figure 6.** Evolution des CJMO moyennes (avec I.C. à 95%) en fonction des 3 classes de variabilité (voir Tableau 1 pour plus de détails) de pression atmosphérique (Patm), pluviométrie (Pluv), débit naturel (Qnat) et température (temp) pendant les périodes de surverse de la retenue du Bois Joli. Pour une variable donnée, une lettre différente exprime une différence significative des CJMO moyennes d'une classe par rapport aux deux autres (Post-test de Tukey;  $P < 0,05$ ).

**Figure 7.** Evolution journalière des CJMO moyennes (avec I.C. à 95%) en fonction du nombre de jours post-surverse de la retenue du Bois Joli.

Tableau 1.

Variables	Codes	Intervalle des valeurs absolues	Modalités	Intervalle des différences journalières de valeurs absolues	Nombre de jours
Température (°C)	Temp	[4,7 ; 16,1]	1: diminution 2: stabilisation 3: augmentation	[-2,009; -0,212] [-0,176; 0,165] [0,187; 3,042]	50 73 63
Pression atmosphérique (HPa)	Patm	[987,2 ; 1033,5]	1: diminution 2: stabilisation 3: augmentation	[-15,900; -5,000] [-4,700; 4,400] [4,700; 22,200]	39 100 47
Pluviométrie (mm)	Pluv	[0 ; 29,4]	1: diminution 2: stabilisation 3: augmentation	[-29,000;-0,200] 0,000 [0,200; 28,000]	87 32 67
Débit naturel (m <sup>3</sup> .s <sup>-1</sup> )	Q <sub>nat</sub>	[0,1; 5,8]	1: diminution 2: stabilisation 3: augmentation	[-2,920; -0,071] [-0,067; 0,000] [0,001; 3,540]	65 55 66
Phases lunaires		1 mois lunaire	NL: nouvelle lune vers PQ: vers le premier quartier PQ: premier quartier vers PL: vers la pleine lune PL: pleine lune vers DQ: vers le dernier quartier DQ: dernier quartier vers NL: vers la nouvelle lune	8 44 4 27 6 43 7 47	

Figure 1.

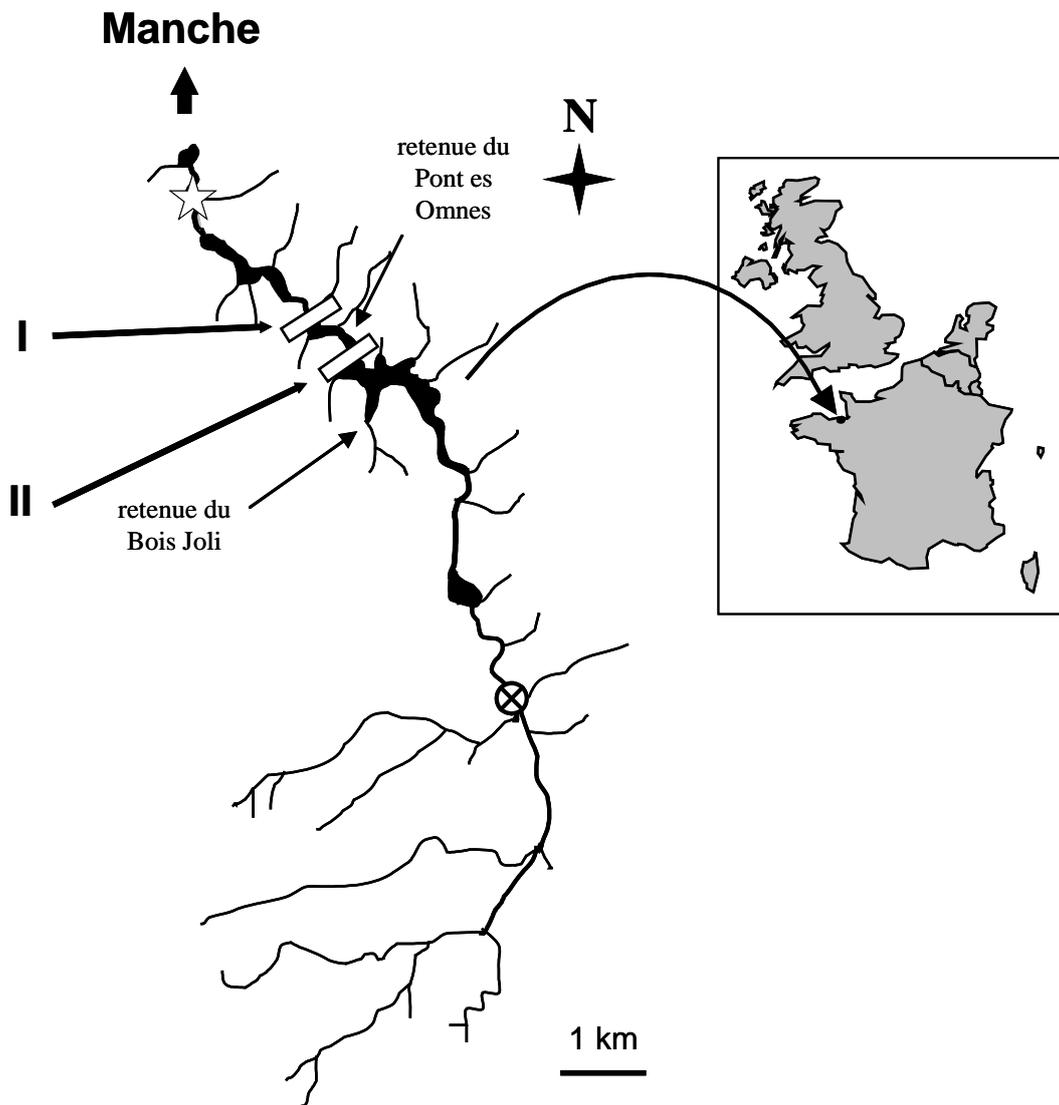


Figure 2.

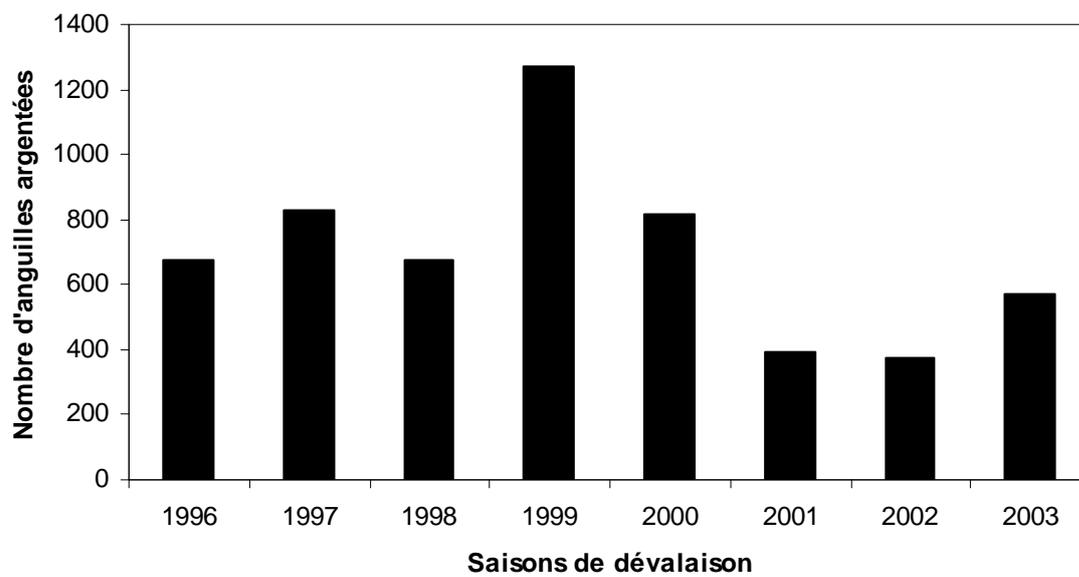


Figure 3.

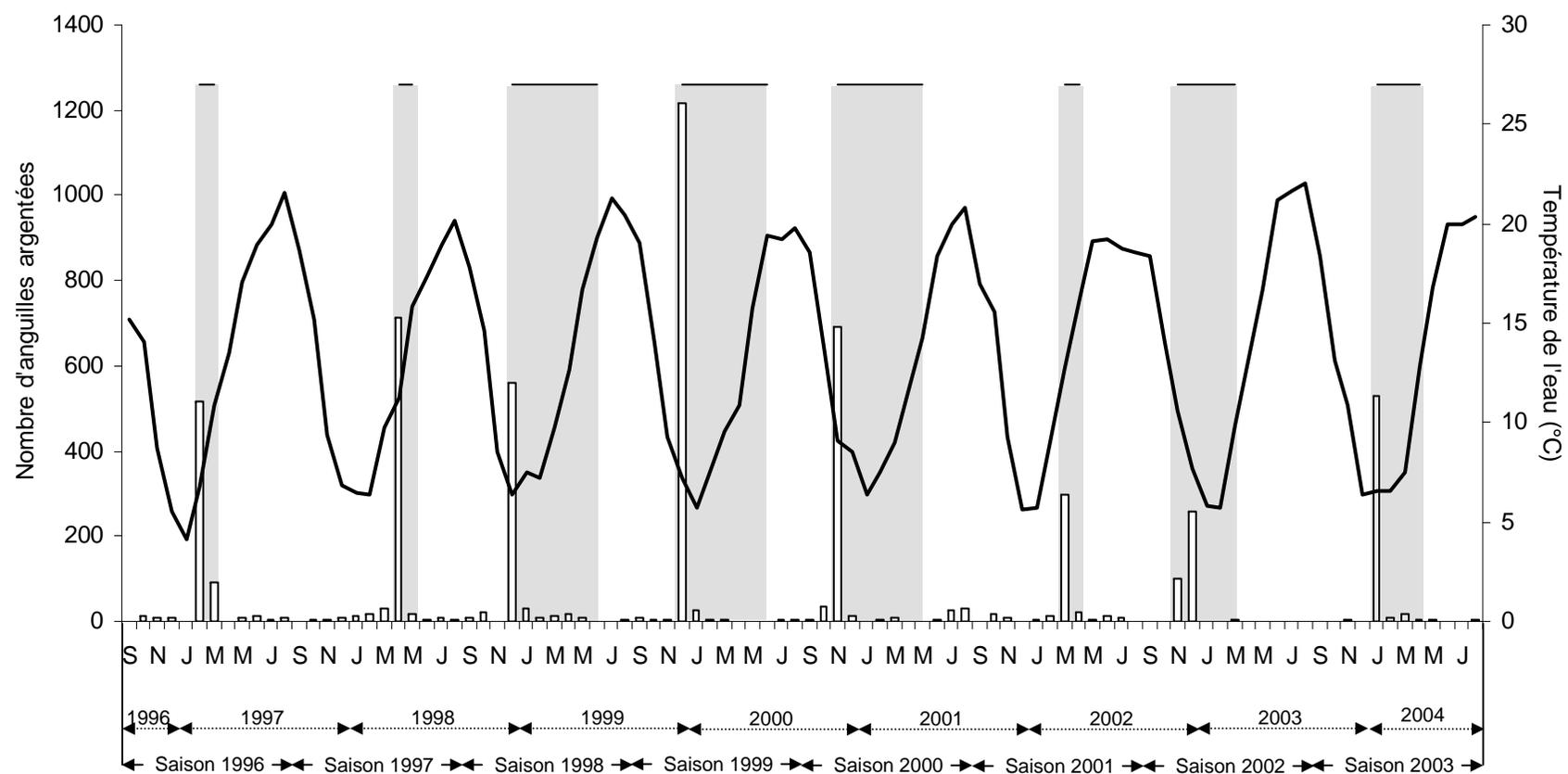


Figure 4.

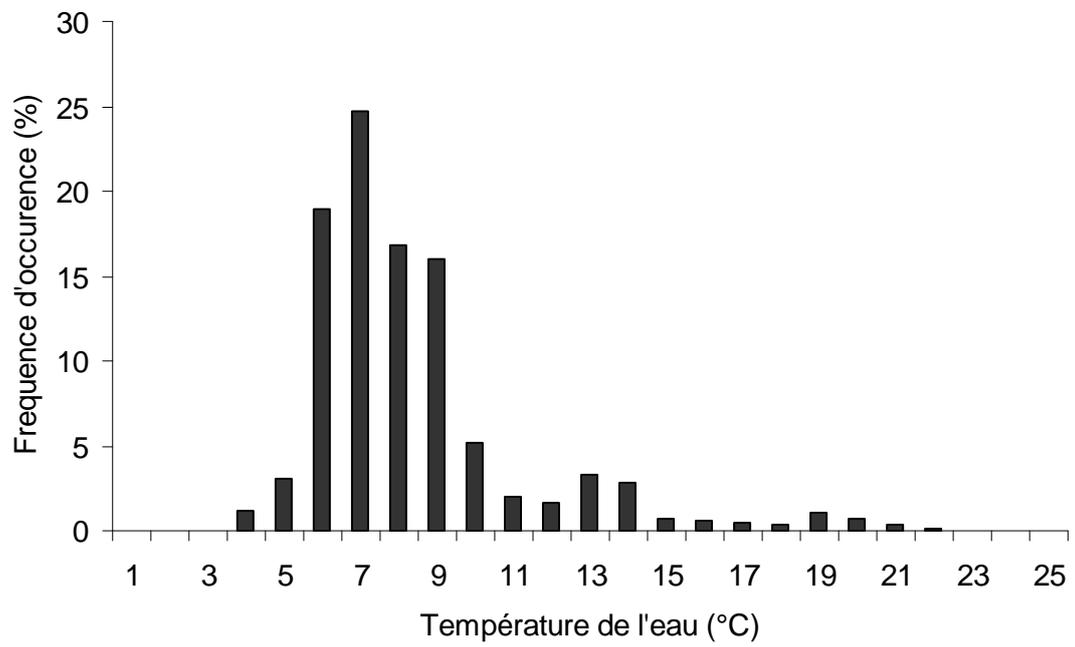


Figure 5.

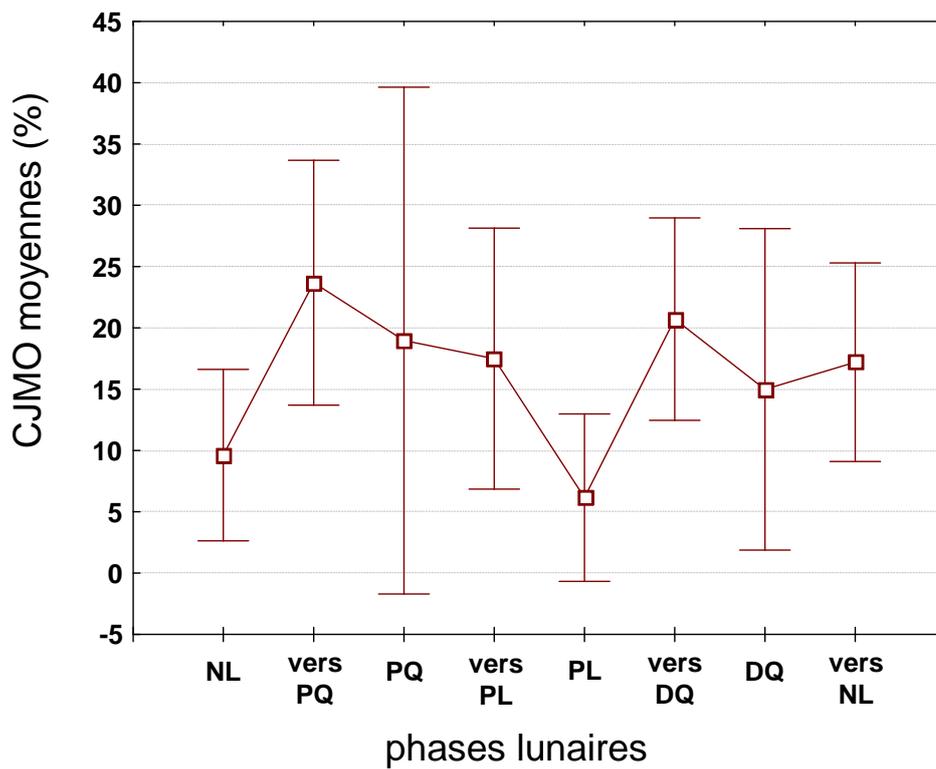


Figure 6.

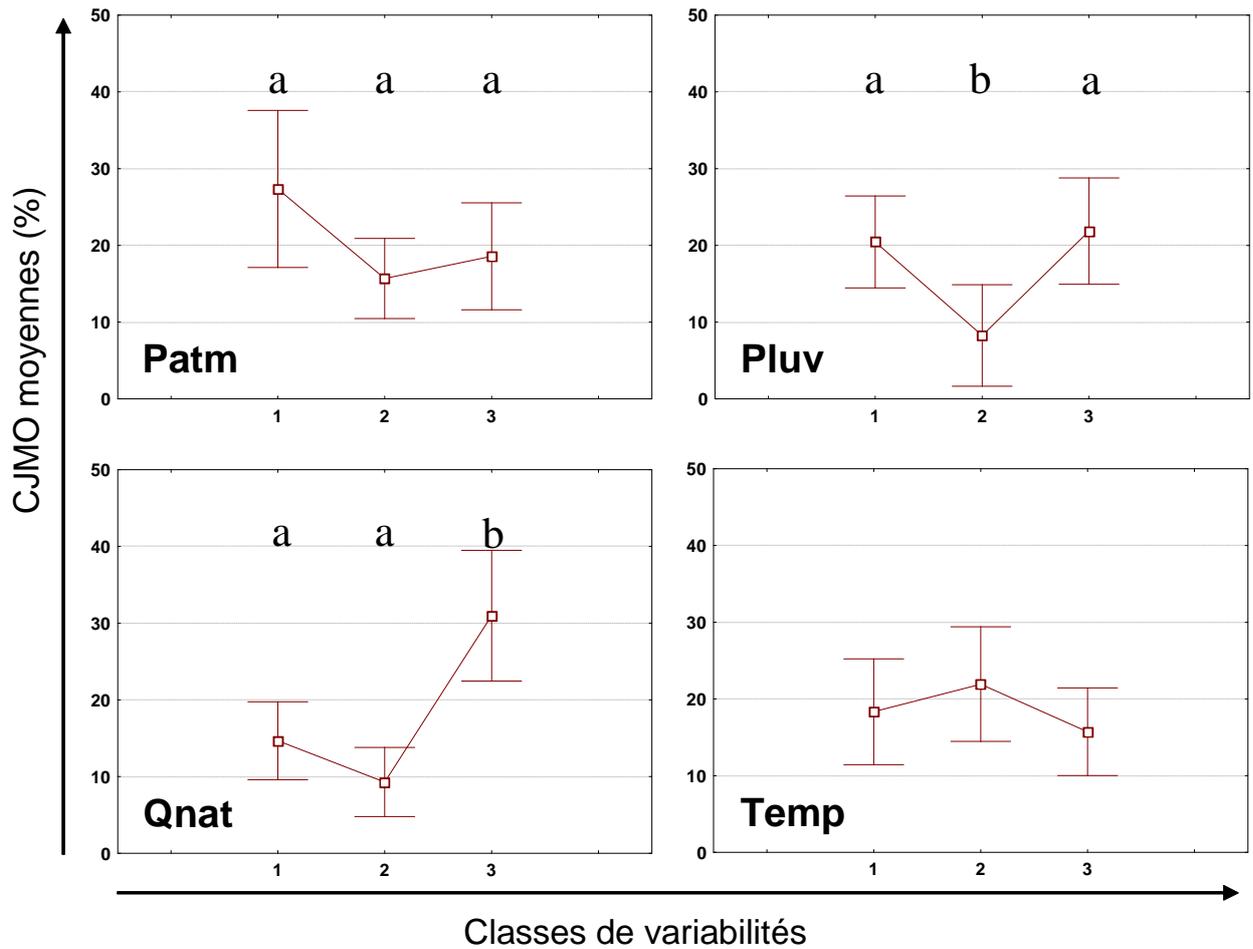
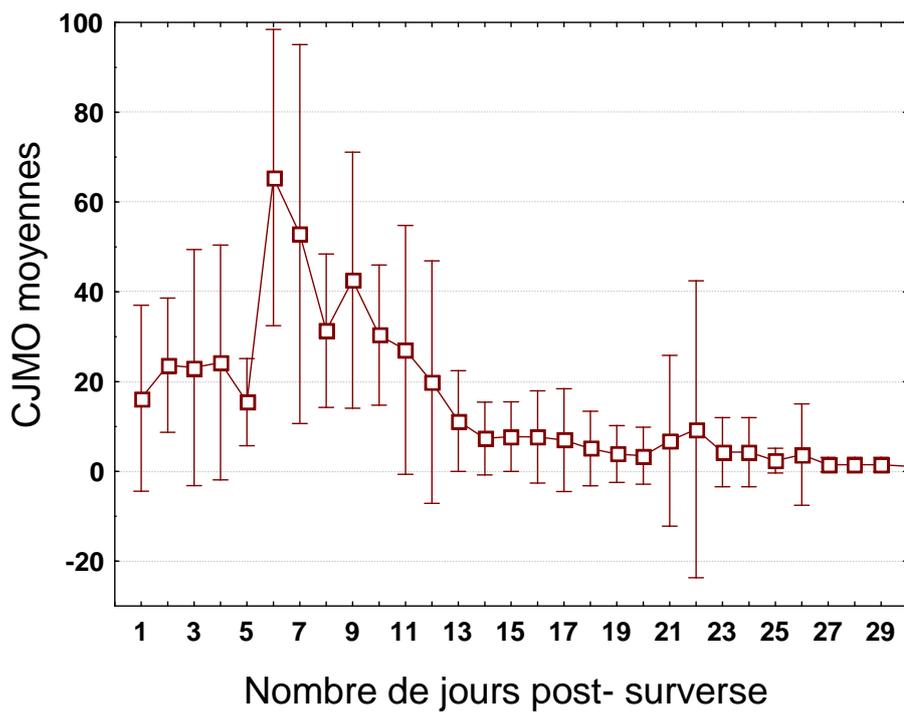


Figure 7.



### **III.2. Evolution interannuelle du sex-ratio des anguilles argentées migrantes du bassin versant du Frémur.**

Cette partie est présentée sous la forme d'un article accepté dans la revue *Ecology of Freshwater Fish*.

#### Résumé.

Dans cette étude, la variabilité des effectifs et caractéristiques (taille et sex-ratio) des anguilles argentées qui quittent un bassin versant côtier de l'Ouest de la France a été examinée sur une période de 9 années (de 1996 à 2004). Nos résultats ont montré une stabilité relative du nombre d'anguilles argentées migrantes entre 1996 et 1998, une augmentation nette en 1999 puis une décroissance importante à partir de 2000. Parallèlement, le sex-ratio principalement dominé par les males (tailles de 270 mm à 442 mm, âges de 3 à 6 ans) au début de la période d'étude a évolué progressivement vers les femelles (tailles de 366 mm à 1112 mm, âges de 4 à 9 ans). L'hypothèse selon laquelle cette tendance est liée à (i) l'augmentation du recrutement par l'installation des passes-pièges et (ii) la détermination sexuelle environnementale de cette espèce, est discutée.

## **Patterns of the silver eels (*Anguilla anguilla* L.) sex ratio in the Frémur catchment**

P. LAFFAILLE <sup>1&2</sup>, A. ACOU <sup>2</sup>, J. GUILLOUËT <sup>1</sup>, B. MOUNAIX <sup>1</sup> and A. LEGAULT <sup>1</sup>

1. Fish Pass, 8 allée de Guerlédan, ZA Parc Rocade Sud, 35135 Chantepie, France.

2. Université de Rennes 1, Equipe de Recherche Technologique 52 « Biodiversité Fonctionnelle et Gestion des Territoires », Bâtiment 25, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes, France

Pascal Laffaille is the author to whom correspondence should be addressed:

Université de Rennes 1, Equipe de Recherche Technologique 52 « Biodiversité Fonctionnelle et Gestion des Territoires », Bâtiment 25, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes, France

Tel: +33 2 23 23 52 42

Fax: + 33 2 99 77 31 96

Email: [plaffaille@hotmail.com](mailto:plaffaille@hotmail.com)

[pascal.laffaille@univ-rennes1.fr](mailto:pascal.laffaille@univ-rennes1.fr)

## **Abstract**

Changes in number and size class structure of European silver eels, *Anguilla anguilla*, in the River Frémur (France) were examined over an 9-years period after installation of downstream eel passes. We showed a relative stability in the number of silver eel migrating downstream from 1996 to 1998, a peak in 1999 and a large decrease since 2000 to relatively small levels. At the same time, we showed a gradual shift of silver eel sex ratio from male (size from 270 to 442 mm, age from 3 to 6 years) to female (size from 366 to 1112 mm, age from 4 to 9 years). Possible explanations for the escapement patterns seen is probably due to the environmental sex determination and installation of eel passes on the main hydraulic works in 1992 and 1996.

## **Key words**

European eel, downstream migration, silver eel, sex ratio, eel passes, environmental sex determination.

## Introduction

The European eel (*Anguilla anguilla* L.) has steadily declined throughout its distribution range (Dekker, 2003a). A general decline in glass eel immigration has been observed since 1980; it then stabilised at about 10% of the former level. The latest observations suggest a further decline. Landings of the yellow and silver eel fisheries show the same trend (Dekker, 2003b). Consequently, the current effective population size is low and the population has undergone severe contractions (Wirth & Bernatchez, 2003). Considering the recent scarcity of this species throughout its distribution range, ICES recently recommended that all means should be taken to restore the depleted stocks, at all biological stages. A stock recovery plan is urgently needed (ICES, 1999), especially for silver eels (Feunteun, 2000), but monitoring methods could be established (Baisez & Laffaille, in press). Monitoring methods already exist and have been used for glass eels and yellow eels in a range of systems throughout Europe (for example in the Frémur, Legault *et al.*, 2004; Laffaille *et al.*, 2005), but little work has been conducted for silver eels (for example in the Frémur, Feunteun *et al.*, 2000).

Whatever the reasons for the decline (over-exploitation, changes in oceanographically condition, pollution, parasitism, degradation of freshwater habitats, reductions in accessible freshwater habitat, see for example Castonguay *et al.*, 1994; Moriarty & Dekker, 1997; Feunteun, 2002; Kirk, 2003), Russell & Potter (2003) suggested that the principles of the precautionary approach are directly relevant to the management of European eel stock. The application to his approach should relate to fisheries and non-fisheries factors such as the management of freshwater, estuarine and coastal habitats. A number of attempts could be conducted to manage freshwater habitats availability such as management of physical migration

obstructions in particular eel passes (Legault, 1988; Knights & White, 1998). Dam construction has been identified as major factors responsible for the severe reduction of freshwater eels stocks (Moriarty & Dekker, 1997; Feunteun, 2002).

The Frémur is a small river of northern Brittany (France). This river appears to be representative of many small coastal catchments of Biscay (see Feunteun *et al.*, 1998; Laffaille *et al.*, 2003). However, the natural connectivity has been disturbed by several hydraulic barriers, especially by three high dams, which inhibit eel migrations and reduce recruitment by elvers and by yellow eels. One of the dams was totally impassable (Bois Joli) because it is a 14 m high totally vertical dam and the dam wall was completely dry during the upstream migration season. In 1992, dam of Bois Joli was equipped with an eel lift to permit elvers to migrate upstream. Two of downstream dams (Pont Avet, 6-m high and Pont es Omnès 4-m high) were partially impassable until they were equipped with eel passes in 1996 (see Feunteun *et al.*, 1998). In fact, smallest eels (< 120 mm) could reach the upstream area without passing through the pass (Legault *et al.*, 2004). A particularity of these small individuals is their ability to crawl out of the water to pass over small downstream obstructions (Legault, 1988). An interesting question rose from this situation: what are the effects of specific equipment such as eel passes on the annual changes in eel downstream migration? Aims of this study were to analyse the temporal evolution of silver European eel using a 9-years monitoring in the Frémur river after the passes were installed.

## **Material and methods**

The Frémur opens into the Channel next to Saint-Malo (Brittany). Its catchment covers about 60 km<sup>2</sup> and the overall length of the river and its tributaries is 45 km,

comprising 17 km for the main stream. The slope varies between 0.1% and 2% with an average of 0.6%. Despite its small size, the Frémur contains a wide range of habitats from high velocity streams typical of the trout zone to lentic waters of the bream zone in downstream areas, man made ponds and reservoirs, wetlands, *etc.* Fishing pressure is quite low on this river with no commercial eel fisheries and anglers mainly focussing on cyprinids, esocids and percids in ponds and reservoirs.

Downstream migration was monitored daily using an eel trap (see Feunteun *et al.*, 2000). Yearly trends in silver eel abundance were analysed using a Pearson correlation. The proportion of eels > 450 mm was compared using a chi-square test and Simultaneous Test Procedure (Sokal & Rohlf, 1981). We collected a subsample of 114 eels (individual size ranged from 311 mm to 794 mm) in the trap between 2001 and 2003 to estimate ages and sex ratio of eels migrating upstream. We removed and embedded one otolith per fish in methacrylate resin. This was ground and polished until the nucleus was exposed. Then we etched the sagittal surface with 5% EDTA (Mounaix, 1993). We interpreted otoliths and defined the age of each eel using scanning electron microscopy (SEM JSM-6301F). The gonads of this subsample were examined macroscopically to determine the sex ratio of eels migrating upstream according to Colombo *et al.* (1984).

## **Results**

A total of 6650 silver eels were caught in the downstream migration trap. The mean length of descending eels was 441 mm  $\pm$  115 (min: 270 and max: 1112 mm) (Figure 1). Each year, the size structure of silver eel appears to be bimodal: < 450 mm and > 450 mm. The gonads examination confirmed that the first mode represents males and females (mainly males) and the second exclusively female (Figure 2). The age of

male ranged from 3 to 6 years (mean: 4.3 years  $\pm$  0.9; but 74% ranged from 4 to 5 years) and the size from 270 to 442 mm (mean: 372 mm  $\pm$  25). The age of female ranged from 4 to 9 years (mean: 5.5 years  $\pm$  1.1; but 83% ranged from 4 to 6 years) and the size from 366 to 1112 mm (mean: 590 mm  $\pm$  97).

The total number of descending eels (Figure 3) was relatively stable from 1996 to 1998 (annual mean: 811 eels, range: 729-885 silver eels). A peak appeared in 1999 (1362 silver eels). Between 2001 and 2004, the total number was 2.5-fold smallest (annual mean: 461, range: 314-585 silver eels). The decrease from 1999 to 2004 was significantly (Pearson  $r = -0.88$ ;  $p=0.02$ ).

The emigrating eel population appeared to be dominated by eels  $< 450$  mm (mainly males) in the Frémur catchment during the study period; on average 69% of eels  $< 450$  mm and 31% eels  $> 450$  mm (exclusively females). However, the proportion of eels  $> 450$  mm increased significantly (Chi-square test, Chi-square = 212.78,  $p<0.001$ ) over the years (Figure 3). The Simultaneous Test Procedure showed three year groups: 1996 when eels  $> 450$  mm represented 17% of the total silver eels, from 1997 to 2000 when eels  $> 450$  mm represented 28%, and from 2001 to 2004 with 42% of eels  $> 450$  mm. In 2002, silver eels  $> 450$  mm were dominant (54% of the total silver eels).

## **Discussion**

The European eel has a complex life history and many aspects on the biology of the species remain unknown or poorly understood. Eels have enormous phenotypic plasticity in variables such as growth, sex differentiation, maturation size and habitat shifts. For example, sex ratios have been related to latitude, catchment characteristics and eel densities for *Anguilla rostrata* as well as *Anguilla anguilla*

(Krueger & Oliveira, 1999; Oliveira *et al.*, 2001; Acou *et al.*, 2003). Even if some studies showed that sex ratio of yellow eels differ from silver eels migrating from the same locations (Krueger & Oliveira, 1999; Oliveira & McCleave, 2000), generally male silver eels are more abundant at high densities and in downstream areas of the catchment, whereas females predominate at low densities and in upstream areas. The Frémur is a small river with high yellow eel densities (mean density 50 eels. 100 m<sup>-2</sup>) in the whole river system (Laffaille *et al.*, 2005). The gonads examination confirmed that < 450 mm silver eels were mainly male and > 450 mm silver eels were exclusively female (Dekker *et al.*, 1998). Males predominated in the downstream trap, on average 69% during the whole study period. Estimated silver eel density was 4.5-fold higher in the Frémur than in the Oir river (Normandy, France), a similar small neighbouring catchment (Acou *et al.*, in press). Silver eels were dominated by females in the Oir (79%), where mean density of eel was 16-fold smaller (3 eels.100 m<sup>-2</sup>). The Frémur eel densities are very high compared to other French catchments (Chancerel 1994; Conseil Supérieur de la Pêche, personal communication) and west European catchments (Moriarty & Dekker 1997). For example, Carrs *et al.* (1999) reported that 71% of density estimates at 1462 sites in English rivers and streams were < 5 ind.100 m<sup>-2</sup>. According to the sex ratio – eel densities relationships, female silver eels were certainly dominant in some European catchment.

There is some evidences suggesting that habitat characteristics may have an indirect role on sex ratio within a catchment. It has some possible explanations, such as eels may choose a habitat that best fits their life history strategy (Helfmann *et al.*, 1987). Apparently the proportion of lacustrine habitat influences the distribution of the sexe and plays a role in sex determination. For example, Oliveira *et al.* (2001) have showed that the proportion of male eels was inversely related to the amount of

lacustrine habitat in five drainage areas of Maine (USA) Rivers. Moreover, the sex ratio from North Norway lakes showed a strong preponderance of females (Bergersen & Klemetsen, 1988). The environmental sex determination would require that eels migrate to a preferred habitat, supported by some evidence suggesting eel size – habitat relationships. Generally, large eels (that represent the future females) were absent or at low densities in shallow habitat. Large eels tend to be found in high depth in stream (Laffaille *et al.*, 2003) and in marsh systems (Laffaille *et al.*, 2004). The total extent of the Frémur water is roughly 75 ha among which 5 ha of running waters and 70 ha of still waters (ponds and reservoirs). The size frequency distribution showed that female yellow eels dominate in still waters and male yellow eels dominate in stream (Feunteun *et al.*, 1998). Still waters of the Frémur are certainly the principal reservoir of potential females and running water of potential male.

We showed a relative stability in the number of silver eel migrating downstream from 1996 to 1998 and a peak in 1999 and 2000 in the Frémur catchment. One possible explanation for this escapement patterns seen is due to the provision of the eel-lift on the Bois Joli reservoir dam in 1992 and then passes on the Pont Avet and Pont es Omnes reservoir dams further downstream in 1996. These would have allowed eels that had accumulated below the dams to pass upriver, leading to a rapid but short-lived increase in densities upstream (Feunteun *et al.*, 1998 ; Feunteun *et al.*, 2003). High densities would favour production of males and the silver males predominated from 83% to 70% in the downstream trap during this period. In the Frémur, the turn over was rapid; males remained among 4-5 years and females among 4-6 years in the catchment area. If the majority of silver males

migrate at 4-5 years of age, then high silver eel trap catches would be expected, with peaks in 1999 and 2000 as observed.

During the period 1999-2004, the number of silver eels has decreased; the males 2-fold more rapidly than females. Consequently, the proportion of male silver eels has rapidly decreased to 65-46% and inversely females represented among 42% of total silver eels. One possible explanation is due to the decline in recruitment. As a result of the general decline in recruitment (Dekker, 2003a), the number of ascending eels has decreased in the Frémur since 1998-1999 with a significant annual decrease of -34% (Legault *et al.*, 2004). Changes in recruitment have been implicated indirectly in affecting sex ratios. For example, the stocking of Lough Neagh (Northern Ireland) has increased the proportion of male silver eels (Parsons *et al.*, 1977; Evans D.W., University of Belfast, personal communication). Inversely, decreased recruitment has been implicated in the increase of proportion of female silver eels in Italian Lagoons (Rossi *et al.*, 1988), in one river system of Ireland (Poole *et al.*, 1990). However, the Frémur is the case of high density river populations, these do not appear to have declined significantly over 1995-2002 except at the most upstream site (Laffaille *et al.*, 2005). This may be because the 5 ha of river habitats are saturated at carrying capacity (Feunteun *et al.*, 2003), forcing relatively more eels to utilized 70 ha of reservoirs (especially Bois Joli). Because, females yellow eels are mainly produced in lower density upstream and in parts of the reservoirs and according to the relationships between sex ratio and eel densities (Krueger & Oliveira, 1999; Oliveira *et al.*, 2001; Acou *et al.*, 2003), the numbers of female silver eels emigrating may have remained relatively more stable than male, thus causing certainly the apparent shift in sex ratios of silver eels.

Possible explanation for declines in trap catches in 2000-2004 is variation in rainfall and river flow. Feunteun *et al.* (2000) found that few eels were caught unless Bois Joli reservoir was full and they were able to pass in the flow over the dam, whilst mortalities occurred amongst eels passing through the compensation flow discharge pipe (Legault *et al.*, 2003). They also found 9-67% of eels could escape from the trap when river flow exceeded  $1500 \text{ l}\cdot\text{sec}^{-1}$  (Feunteun *et al.*, 2000). However, rainfall and river flow do not explained the shift in the sex ratio. However, other factors such as trophic composition of the aquatic ecosystem may also influence sex determination. The observations on European eel suggest a causal relationship between feeding conditions and/or temperature and sex differentiation (Lammens & Wissler, 1990; Holmgren, 1996; Beullens *et al.*, 1997). In the Frémur, there has been an increase in the size of silver eels and change in the sex ratio, possibly related to growth conditions resulting from increase of the trophic capacity and water temperature. But any observation can confirmed the increase of the growth conditions in the study site (Guillouët *et al.*, 2004). Another problem in the shift of the sex ratio is the potential feminisation resulting from pollution by oestrogen-like substances that has been reported in freshwater fish in some European rivers (see for example Jobling *et al.*, 1998). However the chemical water quality have no changed in the Frémur (Guillouët *et al.*, 2004).

Given the life cycle and relative longevity of the eel, declining recruitment will have a delayed effect on eel densities in freshwater systems and the resulting spawning escapement (Dekker, 2003a). Thus recent declines in recruitment could lead to a continuing reduction in the number of potential spawners such as in the Frémur River. The problem is the compensatory processes that operate at low stock levels (Liermann & Hilborn, 1997), if for example silver eels find it difficult to find

mates at low spawner densities in the Sargasso Sea. Dekker (2003a) suggested that both freshwater and spawning stocks must have declined in parallel, and insufficient spawning stock biomass might have caused the recruitment collapse currently observed. Consequently, the observed decrease of the silver eel stocks and gradual shift of silver eel sex ratio from male to female could continue in the next years. This trend is certainly general throughout the European eel distribution range. These consequences should be taken into account in the global and local management plan. This species is outside safe biological limits, and therefore, application of the precautionary principal approach for the management of the European eel is necessary (Russel & Potter, 2003). This study contributes to the establishment of relevant silver eel indicators for use with the local eel reporting card (Baisez & Laffaille, in press), which in turn will lead to a comprehensive management plan.

### **Acknowledgements**

This study was funded by the “Fédération de Pêche et de Protection des Milieux Aquatiques d’Ille et Vilaine”, the "Contrat de Plan Poissons Migrateurs", and various regional and local councils. We thank the anonymous reviewers for many helpful suggestions.

### **References**

Acou, A., Gabriel, G., Laffaille, P. & Feunteun, E. (in press). Differential production and condition indices of premigrant eels (*Anguilla anguilla*) in two Atlantic coastal catchments of France. *American Fisheries Society Symposium*.

- Acou, A., Lefebvre, F., Contournet, P., Poizat, G., Panfili, J. & Crivelli, A.J. (2003). Silvering of female eels (*Anguilla anguilla*) in two sub-populations of the Rhône Delta. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **368**, 55-68.
- Baisez, A. & Laffaille, P. (in press). Un outil d'aide à la gestion de l'anguille : le tableau de bord anguille du bassin Loire. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*.
- Bergersen, R. & Klemetsen, A. (1988). Freshwater eel *Anguilla anguilla* (L.) from north Norway with emphasis on occurrence, food, age and downstream migration. *Nordic Journal of Freshwater Research* **64**, 54-66.
- Beullens, K., Eding, E.H., Gilson, P., Ollevier, F., Komen, J. & Richter, C.J.J. (1997). Gonadal differentiation, intersexuality and sex ratios of European eel (*Anguilla anguilla* L.) maintained in captivity. *Aquaculture* **153**, 135-150.
- Carss, D.N., Elston, D.A., Nelson, K.C., & Kruuk, H. (1999). Spatial and temporal trends in unexploited yellow eel stocks in two shallow lakes and associated streams. *Journal of Fish Biology* **55**, 636-654.
- Castonguay, M., Hodson, P.V., Moriarty, C., Drinkwater, K.F. & Jessop, B.M. (1994). Is there a role of ocean environment in American and European eel decline? *Fisheries Oceanography* **3**, 197-203.
- Chancerel, F. (1994). La répartition de l'anguille en France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **335**, 289-294.
- Colombo, G., Grandi, G. & Rossi, R. (1984). Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla*, L. *Journal of Fish Biology* **24**, 215-228.
- Dekker, W. (2003a). Did lack of spawners cause the collapse of the European eel, *Anguilla anguilla*? *Fisheries Management and Ecology* **10**, 365-376.

- Dekker, W. (2003b). Status of the European eel stock and fisheries. In: K., Aida, K., Tsukamoto & K., Yamauchi (eds). *Eel Biology*. Tokyo: Springer-Verlag, pp 237-254.
- Dekker, W., Van Os, B. & Van Willigen, J. (1998). Minimal and maximal size of eel. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **349**, 195-1978.
- Jobling, S., Nolan, M., Tyler, C.R. & Sumpter, J.P. (1998). Widespread sexual disruption in wild fish. *Environmental Science and Technology* **32**, 2498-2506.
- Feunteun, E., 2000. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): an impossible bargain. *Ecological Engineering* **18**, 575-591.
- Feunteun, E., Acou, A., Guillouët, J., Laffaille, P. & Legault, A. (1998). Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of Northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **349**, 129-139.
- Feunteun, E., Acou, A., Laffaille, P., & Legault, A. (2000). European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 1627-1635.
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J.M. & Acou, A. (2003). A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels : toward a general theory. In: K. Aida, K. Tsukamoto & K. Yamauchi (eds) *Eel Biology*. Springer-Verlag Tokyo, pp 191-213.
- Guillouët, J., Acou, A., Laffaille, P., Mounaix, B., Legault, A. & Feunteun, E. (2004). Etude de la restauration de la population d'anguille sur le Frémur: suivi post-aménagement, année 2004. *Rapport Fish-Pass, Université Rennes 1*,

*Fédération de Pêche et de Protection des Milieux Aquatiques d'Ille et Vilaine*,  
83 pp.

- Helfman, G.S., Facey, D.E., Hales, L.S. Jr. & Bozeman, E.L. Jr. (1987). Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium* **1**, 42-56.
- Holmgren, K. (1996). Effect of water temperature and growth variation on the sex ratio of experimentally reared eels. *Ecology of Freshwater Fish* **5**, 203-212.
- ICES (1999). Report of the ICES Advisory Committee on Fisheries Management, 1998. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen. ICES Cooperative Research Report 229, 819-828.
- Kirk, R.S. (2003). The impact of *Anguillicola crassus* on European eels. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 385-394.
- Knights, B. & White, E. (1998). Enhancing immigration and recruitment of eels: the use of passes and associated trapping system. *Fisheries Management and Ecology* **5**, 459-471.
- Krueger, W.H. & Oliveira, K. (1999). Evidence for environmental sex determination in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environmental Biology of Fishes* **55**, 381-389.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Baisez, A., Robinet, T., Acou, T., Legault, A. & Lek, S. (2003). Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 254-264.
- Laffaille, P., Baisez, A., Rigaud, C. & Feunteun, E. (2004). Habitat preferences of different European eel size classes in a reclaimed marsh: a contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands* **24**, 642-651.

- Laffaille, P., Acou, G., Guillouët, J. & Legault, A. (2005). Temporal changes in European eel, *Anguilla anguilla*, stocks in a small catchment after installation of fish passes. *Fisheries Management and Ecology* **12**, 123-129.
- Lammens, E.H.R.R. & Visser, J.T. (1990). Variability in mouth width in European eel, *Anguilla anguilla*, in relation to varying feeding conditions in three Dutch lakes. *Environmental Biology of Fishes* **6**, 63-75.
- Legault A., (1988). Le franchissement des barrages par l'escalade de l'anguille: etude en Sèvre Niortaise. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **308**, 1-10.
- Legault, A., Acou, A., Guillouët, G. & Feunteun, E. (2003). Survey of downstream migration of silver eels through discharge pipe on a reservoir dam. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **368**, 43-54.
- Legault, A., Laffaille, P., Guillouët, J. & Acou, A. (2004). Importance of specific fish passes for European eel (*Anguilla anguilla* L.) recruitment. In: *Proceedings of the Fifth International Symposium on Ecohydraulics, Madrid. Aquatic Habitat: Analysis & Restoration*. De Jalon Lastra, D.G., Martinez P.V. (eds.). IAHR, Madrid, pp. 937-941.
- Liermann, M., Hilborn, R. (1997). Dependence in fish stocks: a hierarchic Bayesian meta-analysis. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences* **54**, 1976-1984.
- Moriarty, C. & Dekker, W. (Editors) (1997). Management of European eel fisheries. *Fishery Bulletin* **15**, 1-110.
- Mounaix, B. (1993). Intercalibration and validation of methods to estimate age of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). Application in the catchment area of the river Vilaine, Brittany. *Cybium* **17**, 259-260.

- Oliveira, K. & McCleave, J.D. (2000). Variation in population and life history traits of the American eel, *Anguilla rostrata*, in four rivers in Maine. *Environmental Biology of Fishes* **59**, 141-151.
- Oliveira, K., McCleave, J.D. & Wippelhauser, G.S. (2001). Regional variation and the effect of lake: river area on sex distribution of American eels. *Journal of Fish Biology* **58**, 943-952.
- Parsons, J., Vickers, K. & Warden, Y. (1977). Relationship between elver recruitment and changes in the sex ratio of silver eels *Anguilla anguilla* L. migrating from Lough Neagh, Northern Ireland. *Journal of Fish Biology* **10**, 211-229.
- Poole, W.R., Reynolds, J.D. & Moriarty, C. (1990). Observations on the silver eel migrations of the Burrishoole River system, Ireland, 1959 to 1988. *International Revue des Gesamten Hydrobiologie* **75**, 807-815.
- Rossi, R., Carrieri, A., Franzoi, P., Cavallini, G. & Gnes, A. (1988). A study of eel (*Anguilla anguilla* L.) population dynamics in the Comacchio lagoons (Italy) by mark-recapture method. *Oebalia* **14**, 87-106.
- Russell, I.C. & Potter, E.C.E. (2003). Implications of the precautionary approach for the management of the European eel, *Anguilla anguilla*. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 395-401.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1981). *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research, 2<sup>nd</sup> Edition*. W.H. Freeman and Compagny, New York.
- Wirth, T. & Bernatchez, L. (2003). Decline of North Atlantic eels: a fatal synergy? *Proceeding of the Royal Society, London B* **270**, 681-688.

Figure 1. Silver eel population structure caught in the downstream trap during the 9- years study.

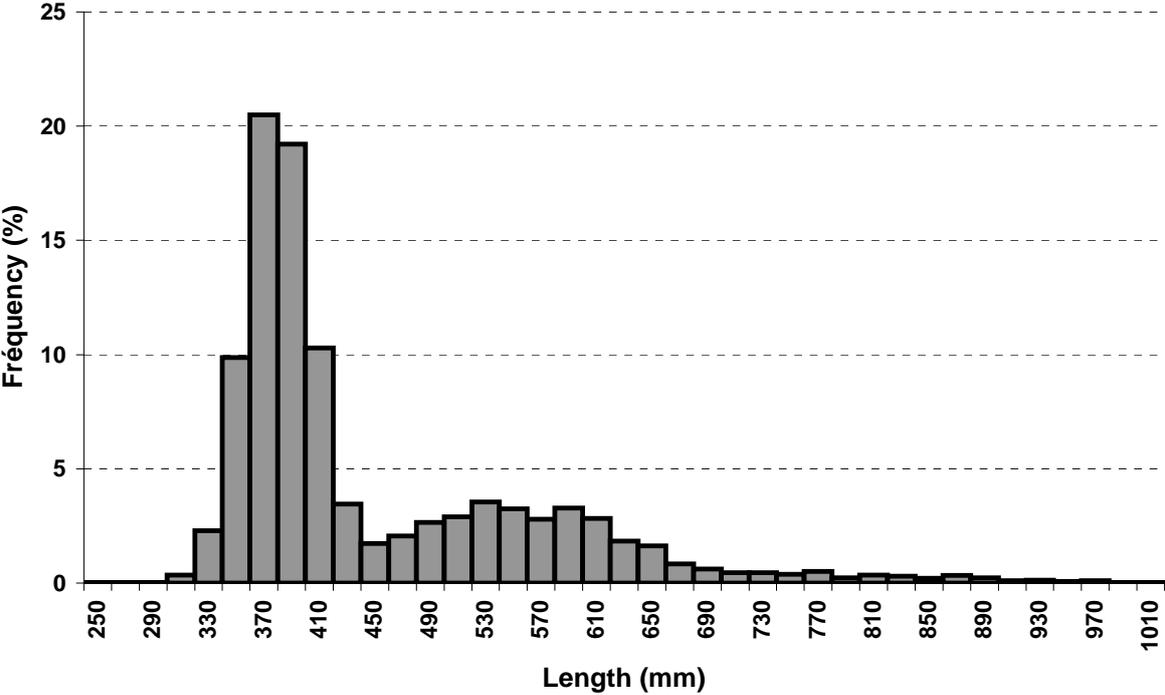


Figure 2. Sex ratio of silver eel population caught in the downstream trap according to different size classes.

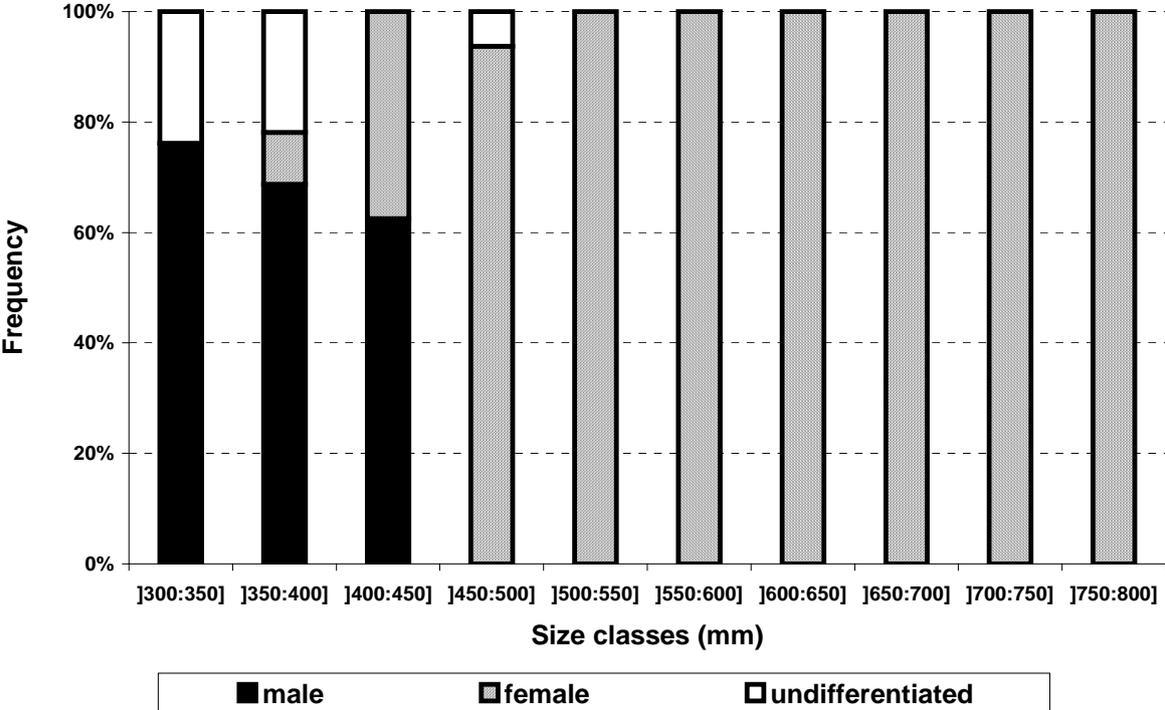
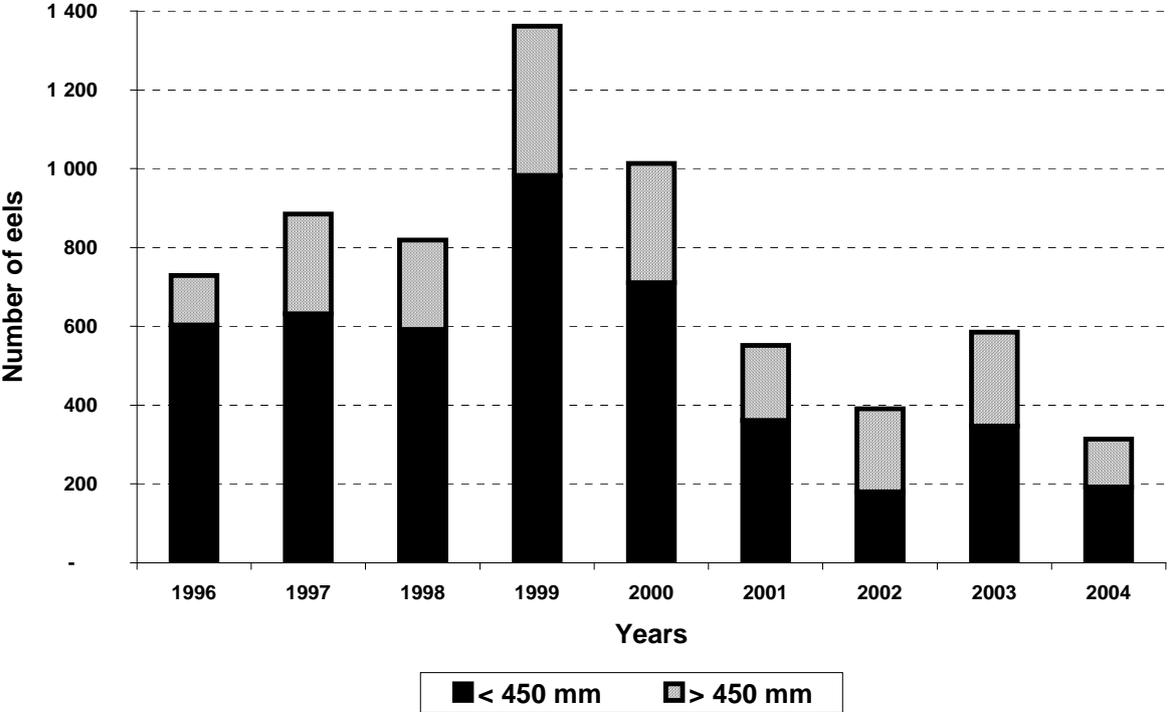


Figure 3. Number of silver eels caught in the downstream trap during the 9-years study according to the length structure.



## Chapitre IV

# Production en "quantité" et "qualité" d'anguilles argentées à l'échelle d'un bassin versant

---

## IV.1. Production en quantité à l'échelle d'un bassin versant: le cas du Frémur

### IV.1.1. Relation Stock/Dévalaison.

Cette partie est présentée sous la forme d'un article publié dans la revue *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Les données traitées dans cet article ne concernent que les années 1996 et 1997. Dans le but de confirmer ou non les principaux résultats obtenus sur cette période de 2 années, une analyse succincte des années 1996 à 2004 est réalisée en guise de mise à jour de l'article. Ainsi, une discussion intégrant l'ensemble des résultats sur la période 1996 à 2004 figure à la suite de l'article dans un *addenda*<sup>1</sup>. Cette discussion fait référence aux résultats présentés dans l'article et ceux mentionnés dans l'*addenda*.

#### Résumé:

Feunteun *et al.* (2000) ont proposé une approche destinée aux petits bassins versants qui a pour but de prédire le nombre et la structure (taille et sexe) des anguilles argentées à partir d'une analyse de la population en place (ou stock) à la fin de l'été. Cette approche, basée sur un échantillonnage des fractions sédentaires et migrantes et un programme de marquage/recapture par PIT-tags, a été testée sur une période de 8 années dans le Frémur, bassin versant aménagé de 60 km<sup>2</sup> de l'Ouest de la France. Les flux annuels d'anguilles argentées migrantes ont été observés entre 1996 et 2004 grâce à un piège de dévalaison à anguilles. Des campagnes de pêche électrique et de verveux, réalisées entre 1996 et 2004 au mois de Septembre, ont permis d'estimer les densités et structures de populations d'anguilles. 1096 anguilles, incluant 186 anguilles argentées, ont été marquées individuellement par PIT-tags. Une estimation du nombre d'anguilles argentées présent dans le bassin versant chaque année a été réalisée selon deux méthodes indépendantes (i.e. extrapolation des densités moyennes et marquage/recapture des anguilles argentées). Le nombre moyen d'anguilles argentées estimé à l'échelle du bassin versant est  $2050 \pm 880$  ind. Les effectifs d'anguilles argentées obtenus chaque année selon les deux méthodes sont corrélés significativement (Spearman  $r = -0,77$ ,  $p < 0,05$ ) ce qui suggère que nos estimations sont fiables. Le taux de

<sup>1</sup> *addenda*: n.m. inv. (mot lat., choses à ajouter). Ensemble de notes additionnelles à la fin d'un ouvrage qui viennent le compléter. (Le Nouveau Petit Robert, Dictionnaire Le Robert, Paris, 1996).

dévalaison annuel, c'est-à-dire la proportion d'anguilles argentées de la fraction sédentaire marquées en Septembre qui migrent dans l'année, est en moyenne  $29,2 \pm 21,9\%$  et montrent une grande variabilité selon les années (valeurs min = 0% en 2001 et max = 100% en 1999). La prédiction du nombre annuel d'anguilles argentées migrantes a été réalisée en multipliant les effectifs d'anguilles argentées estimés chaque année dans le bassin versant par le taux de dévalaison annuel. Les effectifs prédits et observés d'anguilles argentées migrantes sont corrélés significativement (Spearman  $r = 0,76$  ;  $P < 0,05$ ) ce qui valide notre approche. Cependant, des écarts significatifs de la structure (taille et sexe) des anguilles argentées sédentaires vs migrantes ont été observées. La proportion moyenne d'anguilles mâles est en effet plus importante dans la fraction sédentaire ( $86,2 \pm 8,6\%$ ) que dans la fraction migrante ( $61,9 \pm 9,7\%$ ) en raison d'un effort de pêche limité dans les zones profondes du Frémur où les anguilles femelles prédominent. Finalement, l'influence de l'aménagement du Frémur (barrages et retenues) sur la structure de la population sédentaire et sur la variabilité et valeur des taux de dévalaison annuels des anguilles argentées observées est discutée.

# European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters

Eric Feunteun, Anthony Acou, Pascal Laffaille, and Antoine Legault

**Abstract:** This paper describes the assessment of silver European eel (*Anguilla anguilla*) escapement based on a “sedentary” population fraction analysis in a 60-km<sup>2</sup> watershed of northern Brittany (France). Downstream migration fluxes were monitored using eel traps and related to environmental factors. Intensive electrofishing and fyke-net fishing were conducted to assess eel biomass, densities, and population structure. A total of 564 eels, including 81 silver eels, were PIT tagged. In 1996, 616 eels were caught in the catchment including 68 silver eels (11%). During the following downstream migration period, 12 of the PIT-tagged silver eels, among a total of 678, were recaptured in the downstream traps. Seven were recaptured in the catchment in 1997. It was shown that (i) only about 20% of the silver eels present in the catchment emigrated during the following year, (ii) 12% stayed in the catchment including two (3.4%) that recovered yellow eel characteristics, and (iii) the other eels either died or settled in the catchment but were not recaptured. It was also estimated that 2% (650 eels) of the population (34 000 eels) among 3000 silver eels considered “emigration candidates” emigrated each year.

**Résumé :** Le but de cette note est de proposer une approche permettant d’estimer l’échappement des anguilles européenne argentées (*Anguilla anguilla*) basée sur une analyse de la fraction de la population sédentaire dans un bassin versant de 60 km<sup>2</sup> de l’ouest de la France. Les flux de migration catadrome ont été observés en utilisant des pièges à anguilles et ont été mis en relation avec les facteurs environnementaux. Des campagnes de pêche électrique et de verveux ont permis d’estimer les biomasses, densités et structures de la population d’anguilles. Cinq cents soixante-quatre anguilles, incluant 81 anguilles argentées, ont été marquées par PIT tag. En 1996, 616 anguilles comprenant 68 argentées ont été capturées dans le bassin versant. Lors du pic de migration, parmi les 678 argentées capturées dans le piège de dévalaison, 12 anguilles argentées marquées ont été recapturées. Sept anguilles argentées ont été recapturées dans le bassin versant en 1997. Ces résultats montrent que (i) seulement 20% des anguilles argentées présentes dans le bassin versant migrent dans l’année, (ii) 12% restent dans le bassin versant, dont 2 (3.4%) qui régressent au stade jaune et (iii) les autres anguilles meurent où se sédentarisent dans le bassin versant. Le stock total d’anguille du bassin versant est de 34 000 anguilles, parmi celles-ci, on estime à environ 3 000 individus le stock d’anguilles argentées considérées comme « candidates à l’émigration ». Mais seules 650 anguilles argentées dévalent réellement, soit environ 2% du stock.

## Introduction

Since the 1980s, the European eel (*Anguilla anguilla*) stock has declined throughout its distribution range, including all accessible continental and coastal hydrosystems that link with the Baltic Sea, the North Sea, the Channel, and the

Atlantic and Mediterranean coasts between Iceland and Morocco (Moriarty and Dekker 1997). The eel is one of the major components of many estuarine and fluvial aquatic systems. It has an important commercial value throughout Europe (about Euro 180 million-year<sup>-1</sup>), and its biological cycle is long (5–18 years) and remains insufficiently known to develop reliable sustainable management policies.

The European eel dominates fish communities of many inland aquatic systems. For instance, it represents more than 50% of the fish biomass in estuarine systems such as lagoons (Feunteun 1994; Feunteun and Marion 1994) and in rivers of the Mediterranean or Atlantic coast, at least in their downstream reaches (Chancerel 1994; Feunteun et al. 1998). The species is found in practically every type of adequate habitat, and it is quite often the only species that occurs in shallow waters unsuitable for any other species.

All species of eels (*Anguilla* spp.) are highly migratory amphihaline species. Since Schmidt’s (1922) work, spawning in European eel is thought to take place somewhere in the Sargasso Sea. At their arrival on the continental shelf, leptocephali larvae metamorphose into glass eels, which

Received August 19, 1999. Accepted February 29, 2000.  
J15326

**E. Feunteun<sup>1</sup> and P. Laffaille.** Université de Rennes I, UMR 6553 “Ecobio,” Laboratoire d’Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France.

**A. Acou.** Université de Rennes I, UMR 6553 “Ecobio,” Laboratoire d’Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France, and Fish-Pass, 91 rue de Saint-Brieuc, 35000 Rennes, France.

**A. Legault.** Fish-Pass, 91 rue de Saint-Brieuc, 35000 Rennes, France.

<sup>1</sup>Author to whom all correspondence should be addressed.  
e-mail: eric.feunteun@univ-rennes1.fr

start colonising continental waters. The growth stage lasts 3–8 years in males and 5–15 years in females. After this growth stage, yellow eels lose their yellow pigments, their back becomes dark brown or black and their belly becomes white, the eye volume increases, and the pectoral fins grow longer. All these changes are characteristic of a second metamorphosis into silver eels adapted to live in deep marine waters. After a few months, silver eels start their downstream migration towards marine waters and eventually return to the spawning grounds in the Sargasso Sea. Silver eels leaving continental waters are considered to be maturing fish, gonad maturation occurring in oceanic waters (Fontaine 1994).

Therefore, little is known about what happens between maturing silver eel stages and subsequent return of glass eels to the Northeast Atlantic and Mediterranean coasts. This lack of knowledge is at the origin of a controversy about the existence of a stock–recruitment relationship (Gascuel and Fontenelle 1994). ICES (1998) considers that the species is outside safe biological limits, and therefore, application of the precautionary principal is necessary. In particular, the ICES/EIFAC working group on eels recommended the enhancement of escapement for glass eels, yellow eels, and silver eels and the fixing of standard escapement objectives at the international level (ICES 1998).

This recommendation is weakened by the fact that the status of the stock is poorly assessed by a number of national or regional surveys of fluvial recruitment and that nothing is known about the minimal number of glass eels needed to sustain sufficient eel population and subsequent silver eel emigration (Feunteun and Vigneux 1998). Even weaker is the knowledge about silver eel escapement and related fisheries. Monitoring methods already exist and have been used for glass eels in a range of systems throughout Europe (e.g., Gascuel et al. 1994; Legault 1994; Moriarty and Dekker 1997), but no such approach has been conducted for silver eels.

The aim of our paper is to propose an approach to assess, at the scale of a whole river system, relationships between silver eel migration dynamics, structure of the “sedentary fraction” of eel populations, and environmental factors.

## Material and methods

### Study site

The Frémur (Fig. 1) is a small river of northern Brittany (France) that opens into the British Channel next to Saint Malo. Its catchment covers about 60 km<sup>2</sup>, and the overall length of the river and its tributaries is 45 km, comprising 17 km for the main stream. The slope varies between 0.1 and 2% with an average of 0.6%. Despite its small size, the Frémur provides for a wide range of habitats from high-velocity streams of the trout zone to lentic waters of the bream zone in downstream areas, human-made ponds and reservoirs, wetlands, etc. The total extent of water is 75 ha including 5 ha of running waters (streams) and 70 ha of still waters (ponds and reservoirs). Therefore, this river appears to be representative of small coastal catchments of western France.

A total of six dams and weirs are present on the catchment. Three of them were totally impassable until they were equipped with eel passes (Feunteun et al. 1998). The most important one, Bois Joli, was built in 1991. It is 14 m high and creates a 3 × 10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> reservoir to provide the county with drinking water. Most of the time, it is not full and the flow is controlled by pipes. When

it is full, the water flows over a discharge weir. It has been equipped with an eel lift to restore upstream migration, but no equipment has been provided for downstream migration (Fig. 1).

### Sedentary stock assessment

Electrofishing was conducted in 30-m-long stream sections delimited by 3-mm-mesh stop nets. A “heron” (Lamarque et al. 1978) apparatus was used. It delivered direct current (150–365 V and 0.8–6 A). According to the width and the depth of river sections, fishing was conducted either wading in the water or from a boat (0.09% of the stations). A standardised depletion method (Feunteun 1994; Lambert et al. 1994; Feunteun et al. 1998) was used to assess fish abundance (number and grams per square metre) using a Carle and Strub (1978) estimator. In September 1996, a total of 34 river sections were sampled between the estuary and streams located 15 km upstream, covering 2.4% of the available river length. In September 1997, 32 stations were sampled, covering a total of 2.1% of the river length. In the deepest habitats (ponds and reservoirs), we also used unbaited fyke nets (3-mm mesh). Fyke-net results were used to describe the population structure but were not used for stock assessment. A total of five sites were sampled with fyke nets in 1996 and six in 1997, all located in the Bois Joli reservoir. In spring 1997, a limited campaign using electricity was conducted to test marking efficiency and also permitted the recapture of a few fish marked in 1996.

Eels were measured (length and weight) and released directly outside the sampled river section immediately after their capture. Silver eels were identified using three criteria: colour of the back and belly, presence of a well-marked lateral line, and eye diameter according to Pankhurst (1982). If one of the three criteria (most often colour) did not occur, the eel was identified as yellow/silver. If only one (generally eye diameter) or none occurred, the eel was noted as yellow. Considering the shallowness of the stream, catchability was very high (on average, 70% of the standing stock was caught at the first removal). Therefore, the efficiency of the method appeared to be very good for eel sampling (including large eels), as has been stressed in previous studies (e.g., Feunteun 1994; Lambert et al. 1994; Feunteun et al. 1998).

### PIT tags

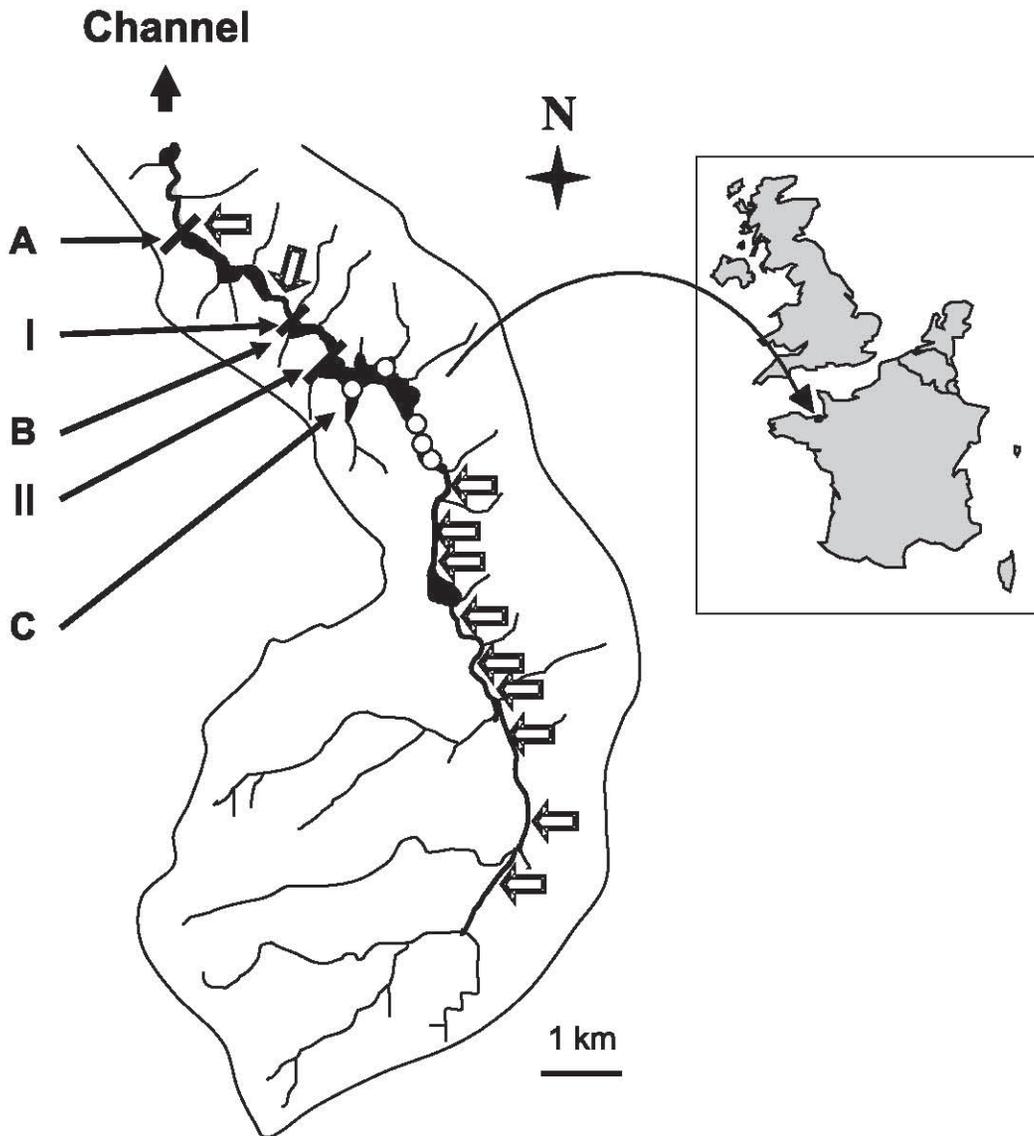
All eels >200 mm, including silver eels, were marked individually using PIT tags (Prentice et al. 1990). The PIT tags were injected with a syringe into the general cavity. Induced mortality and PIT tag rejection were tested according to Prentice et al. (1990), Haines and Modde (1996), and Baisez (1997). Fourteen percent of the tags were rejected within an hour after the injection (Parker 1995; Baisez 1997). After this period, tag losses were very low. Therefore, the eels were kept for at least an hour after tagging before they were released in the river.

### Downstream migration dynamics

A trap was installed on the Pont es Omnès dam; it was designed to capture every descending eel >200 mm under practically every flow condition. Daily monitoring was conducted between September 1996 and June 1998 in order to count the number of descending eels. Each fish was measured, weighed, and the presence of PIT tags detected using a magnetic detector. Environmental parameters (temperature, flow, rainfall, etc.) were measured.

A total of 19 escapement tests were regularly conducted by releasing eel batches (19–57 fish) at the top of the downstream trap of Pont es Omnès. The escapements were about 0% except during a very short period (5 days) when the river flow exceeded 1500 L·s<sup>-1</sup>. The water overflowed the collecting gutter, permitting eels to escape. Then the average escapement amounted to 37% (9–67%). The daily eel catches were corrected for the daily escapement rates.

**Fig. 1.** Location and characteristics of the Frémur’s catchment. Open arrows represent batches of two or three river sections sampled by electrofishing. Circles represent the locations of fyke-net fishing. Bars indicate the locations of major dams. A, Pont Avet reservoir (2 km from the river mouth); B, Pont es Omnès reservoir (4.5 km from the sea); C, Bois Joli reservoir (6 km from the sea); I, silver eel trap; II, Bois Joli dam.



**Population size estimates**

Population size was estimated by two means: extrapolation from Carle and Strub (1978) estimates and the mark–recapture method. The average density and biomass estimated in sampled river sections by electrofishing were extrapolated to the whole stream surface using the Carle and Strub (1978) estimation. The size of the silver eel stock in the basin was calculated from the size of the total silver eel run (trap data) and the fraction of the tagged population recaptured in the run (recapture data) using

$$S = N_{se} \times n_{se}/m$$

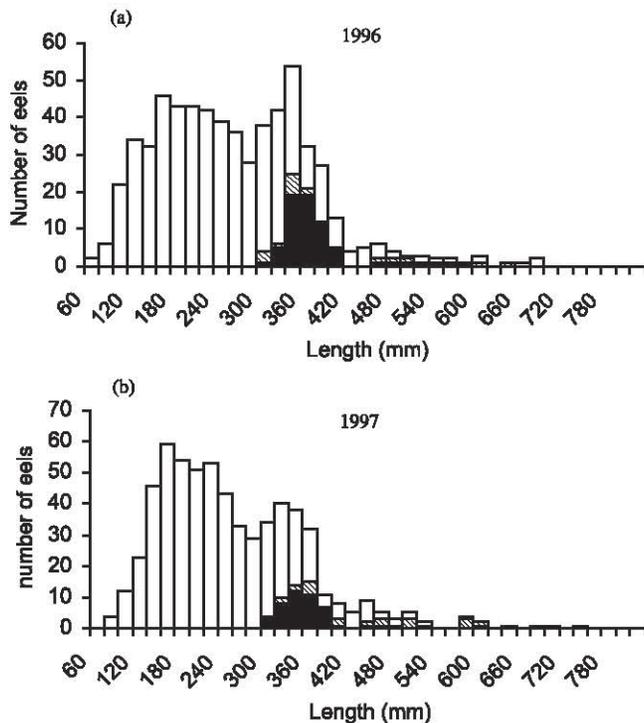
where *S* is the size of the silver eel stock, *N<sub>se</sub>* is the number of silver eels tagged, *n<sub>se</sub>* is the number of silver eels caught in the trap, and *m* is the number of marked silver eels recaptured in the trap.

**Results**

**Sedentary fraction of the population**

The population comprised eels between 60 and 780 mm (Fig. 2). In both years, a low proportion of elvers (young recently pigmented eels) was observed, confirming the low recruitment of glass eels due to physical obstruction of the river by major dams (Feunteun et al. 1998). In 1996, the strength of the 300- to 420-mm size-class seemed to be higher than in 1997 with, respectively, 40% and only 25% of the sample. Silver and yellow/silver eel population structure is dominated by the 300- to 420-mm size-class, which represents 89% of this category in both years. This size-class is dominated by males (Tesch 1977; Rossi and Colombo 1979; Adam 1997). The proportion of males was 88.9% in 1996

**Fig. 2.** Length histogram of eels sampled in the Frémur catchment in (a) September 1996 and (b) September 1997. Open bars, yellow eels ( $N = 531$  in 1996 and  $N = 538$  in 1997); solid bars, silver eels ( $N = 68$  in 1996 and  $N = 47$  in 1997); hatched bars, yellow/silver eels ( $N = 17$  in 1996 and  $N = 24$  in 1997).



and 89.3% in 1997. Silver and yellow/silver eels represented 13.9% of the sample in 1996 and 11.6% in 1997. There seems to be a decrease in the silver eel proportion in the samples during the study period. However, this phenomenon may be biased by the sampling methodology and needs to be verified by other means (see Population size estimates section above).

During the study period, the densities of all stages remained stable (Table 1), with an average of  $0.45 \text{ eel}\cdot\text{m}^{-2}$ . The proportion of silver eels remains stable, with 8.7% in 1996 and 8.9% in 1997. The proportion of yellow/silver eels did not vary significantly either (2.2% in 1996 and 1997). Therefore, the proportion of potential breeders (silver and yellow/silver eels) amounts to roughly 11% of the stock in both 1996 and 1997.

The average biomass decreased from  $21 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  in 1996 to  $17 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  in 1997. This decrease was mainly due to yellow eels dropping from  $15 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  in 1996 to  $11 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  in 1997. None of these changes were statistically significant (Student  $t$  test,  $p = 0.30$ ). Silver eel biomass represented  $5 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (23.1% of the stock) in 1996 and  $4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (23.5% of the stock) in 1997, these differences being statistically insignificant (Student's  $t$  test,  $p = 0.31$ ).

In 1996, a total of 59 silver eels, 17 yellow/silver eels, and 328 yellow eels were PIT tagged (Table 2). In 1997, 22 silver eels were caught (eight had already been PIT tagged as yellow or silver eels in 1996 and the remaining 14 were PIT tagged), 14 yellow/silver eels were tagged (one had been

tagged the year before), and 106 yellow eels (19.7%) were tagged (48 had been tagged the year before).

### Catadromous migrations

#### General characteristics

A total of 1333 eels (204 kg) were caught in the downstream migration trap (Fig. 3). The number of emigrants was stable during both seasons: 678 (85 kg) in 1996 and 655 (119 kg) in 1997. The biomass appeared to be 40% higher in 1997 despite a reduced number of eels, indicating an increase in the sizes in 1997 (see below). A very large majority of individuals were silver eels (99%), and only about 1% were yellow/silver eels. During the 1996 season, 2.2% of the population were yellow/silver eels and none were yellow/silver eels in 1997.

The population structures were very similar in the 1996 and 1997 seasons, with size ranges from 290 to 991 mm. The length–frequency appears to be bimodal (Fig. 3): 300–420 and  $>420$  mm in both years. The first mode represents 73.4% of the population in 1997 versus 80.0% in 1996. All eels in this size-class are assumed to be males and those  $>420$  mm to be females (Tesch 1977; Rossi and Colombo 1979; Adam 1997). Therefore, the emigrating eel population appeared to be dominated by males in the Frémur catchment during the study period.

#### Migration dynamics

Downstream migrations occurred during the whole study period (Fig. 4), but 84.9% of the migration fluxes occurred within 7 weeks. Two peaks were observed: the first lasted 4 weeks starting in February 1997, comprising 88.3% of “1996 season” migrants, and the second lasted 3 weeks starting in April 1998, representing 81.4% of “1997 season” migrants. Both migration peaks occurred very late in the season compared with usual migration periods occurring in the region and were triggered mainly by high water discharges.

Most downstream migration only occurred when the Bois Joli reservoir was full, allowing water to flow over the dam (Fig. 4). Acou et al. (2000) showed that once the water flowed over the dam, other environmental factors such as flow, atmospheric pressure, rainfall, and lunar phase (Fig. 5) influenced migration intensity. However, no significant relationship was found between temperature and migration intensity during the peak, which lasted a too short a time for this parameter to play a role (Acou 1999). A general model was developed to predict escapement of silver eels based on population parameters and environmental conditions (Acou 1999; Acou et al. 2000).

### Stock – downstream migration relationship

#### Stock estimates from electrofishing

During the study period, electrofishing was used to assess the resident stock of eels, including silver and yellow/silver eels (Table 1). These eels were assumed to be “candidates for emigration” during the next season. According to stock estimates based on electrofishing, a total of 3000 silver eels and 750 yellow/silver eels were expected in the downstream trap during the 1996 and 1997 seasons (Table 1). But in fact, the emigrant silver eel run amounted to 678 silver and

**Table 1.** Characteristics of the sedentary fraction of the eel population in 1996 and 1997 estimated by electrofishing.

	All stages	Silver eels	Yellow eels	Yellow/silver eels
1996 ( <i>N</i> = 30)				
Density (no.m <sup>-2</sup> )				
Mean	0.46	0.04	0.41	0.01
SD	0.85	0.08	0.81	0.02
Stock (no.)	34 500	3000	30 700	750
Biomass (g.m <sup>-2</sup> )				
Mean	21	5	15	1
SD	46	9	42	3
Stock (kg)	1 575	375	1 125	75
1997 ( <i>N</i> = 29)				
Density (no.m <sup>-2</sup> )				
Mean	0.45	0.04	0.4	0.01
SD	0.43	0.07	0.41	0.02
Stock (no.)	33 750	3000	30 000	750
Biomass (g.m <sup>-2</sup> )				
Mean	17	4	11	2
SD	17	8	10	4
Stock (kg)	1 275	300	825	150

**Note:** Stock is the estimation of the population size in the whole catchment in numbers and in kilograms (mean × water surface of the catchment) and *N* is the number of sampled stations.

**Table 2.** Number of PIT-tagged and recaptured eels marked in 1996 and 1997 using electrofishing and fyke nets.

Tagging			Recapture								Total
			Silver eels		Yellow silver eels		Yellow eels				
Eel stage	Electrofishing period	No.	Trap 1996	Trap 1997	EF spring 1997	EF autumn 1997	EF spring 1997	EF autumn 1997	EF spring 1997	EF autumn 1997	
Silver	Autumn 1996	59	12	5		2			1		20
	Spring 1997										0
	Autumn 1997	22		5							5
Yellow/silver	Autumn 1996	17				1				1	2
	Spring 1997										0
	Autumn 1997	14									0
Yellow	Autumn 1996	328	1	2		3			6	33	45
	Spring 1997					1		1		14	16
	Autumn 1997	106				1					1
	Total	546	13	12	0	8	0	1	7	48	89

**Note:** The eels were recaptured either in the catchment (EF) or in the traps (Trap).

yellow/silver eels during the 1996 season and 655 silver eels during the 1997 season.

*Comparison of population structures*

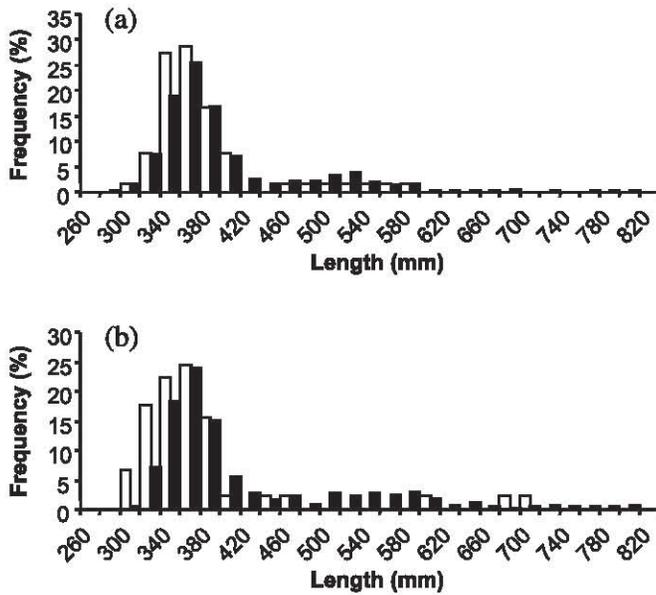
Population structures of silver eels sampled in the catchment (electrofishing and fyke nets) were very similar to those of migrant eels captured in the downstream trap (Fig. 3). A very slight difference in the size of males occurred, with those of the catchment being 15 mm smaller on average than those caught in the trap. Also, females were slightly less represented in the catchment than in the trap. However, none of the observed differences were statistically significant, according to Student's *t* and Kolmogorov–Smirnov tests (*p* > 0.95), respectively. Therefore, both approaches gave a very similar representation of silver eels

population in the catchment, and since the traps constitute an exhaustive method, we assume that the sampling plan that we used provides for reliable information on silver eel populations at the scale of the river system.

*Stock estimates using PIT tags*

Among the 59 silver eels tagged in 1996, 12 in 1996 and five in 1997 were found in the downstream trap (Table 2). In other words, 20.3 % of the candidates for emigration (silver eels) present in the catchment actually emigrated during the following migration season. The stock of silver eels in the total catchment is estimated (Petersen estimate) at 3340 in 1996 and 2885 in 1997. These results are very similar to those obtained by electrofishing (see Table 1), suggesting that probably both stock assessment methods are efficient.

**Fig. 3.** Comparison of silver eel population structure caught in the catchment (river) by electrofishing and fyke nets in (a) September 1996 and (b) September 1997 and the emigrating silver eel population (descending) caught in the downstream trap during the subsequent 1996 season (October 1, 1996, to September 9, 1997) and 1997 season (October 1, 1997, to June 1, 1998). Open bars, silver eels caught in the river (68 and 47 eels in 1996 and 1997, respectively); solid bars, silver eels caught in the downstream trap (678 and 655 in 1996 and 1997, respectively).



#### *Migrating behaviour and mortality*

Among the 59 silver eels tagged in 1996, 12 (20.3%) were found in the downstream trap during the 1996 season (Table 2). A total of three were recaptured in the river in 1997; among them, two were still silver eels and one had lost silver eel characteristics. During the 1997 season, five of the eels tagged in 1996 were caught in the downstream trap. Combined with the two caught in the river at silver eel stages, at least seven eels (11.9%) remained silver during more than a year and five (8.5%) emigrated more than 18 months after metamorphosis into silver eels. This means that 20 eels (33.9%) were recaptured, from which 17 (28.8%) were recaptured in the downstream trap. At the end of the experiment, the remaining eels were still in the catchment, died, or escaped during floods. Among the 22 silver eels tagged in 1997, only five (22.7%) were recaptured during the following migration season.

Among the 17 yellow/silver eels tagged in 1996, two were recaptured in the catchment during autumn 1997, one as a silver eel and the other as a yellow eel. None of the yellow/silver eels marked in 1996 and in 1997 were recaptured in the downstream trap the following year. This suggests that they are in a maturing stage (or regression, since one had been found as a yellow/silver eel). Therefore, they do not appear to be real candidates for emigration.

A total of 328 yellow eels were tagged in 1996. One was captured the same year as a silver eel in the downstream trap, suggesting a rapid metamorphosis. Two were caught in the downstream trap during the following season. In the

catchment, 42 eels were recaptured, including 39 yellow eels (93%) and three silver eels (7%). In autumn 1997, 106 yellow eels were tagged. One was recaptured a few days later.

## Discussion

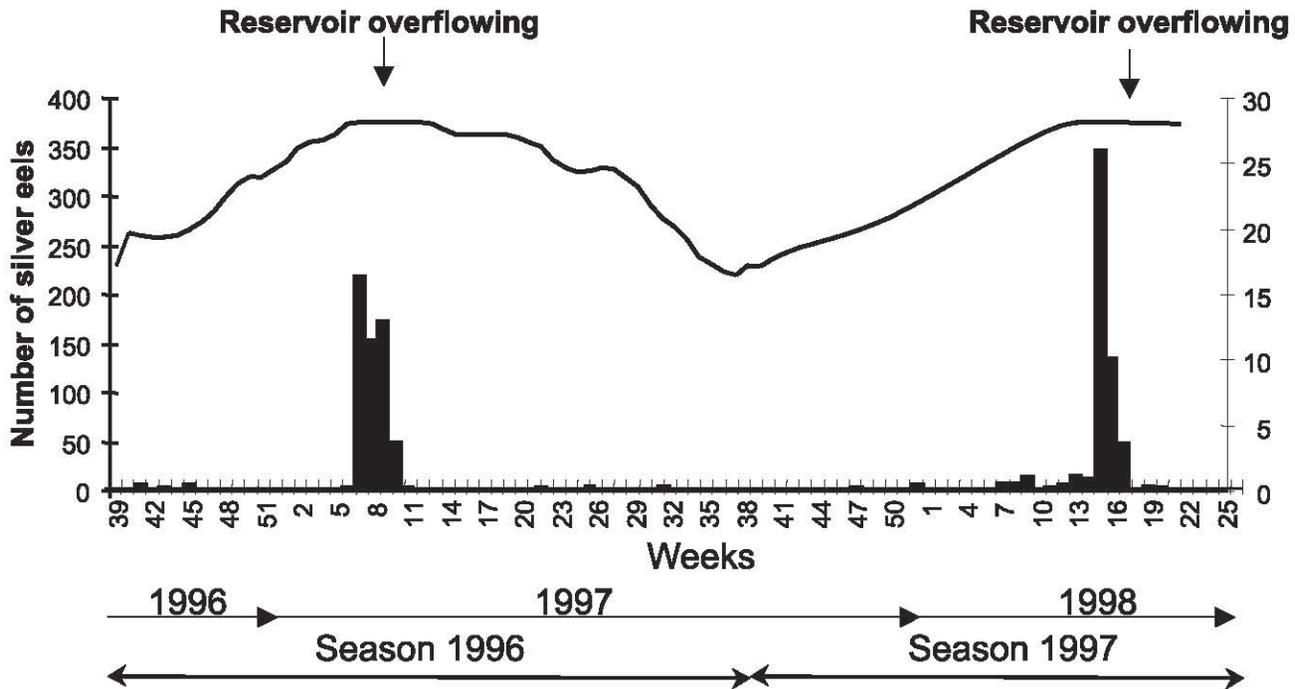
The present study permitted the characterisation of the eel stock in the Frémur catchment, showing that silver eels represented almost 10% of the sedentary population. We assume that this percentage is representative of short and obstructed rivers, but extrapolation to other systems should be considered carefully according to local environmental conditions and population parameters.

The sampling was conducted in September in both years, when most silvering eels have already started or finished their metamorphosis (Tesch 1977; Fontaine 1994). Therefore, it was possible to obtain reliable information on the size (3000 silver eels), length ratio, and sex ratio (85% males) of the silver eel population in the whole river system. The silver eel stock present in the river before emigration was estimated at 3340 in 1996 and 2885 in 1997. Results were similar to those obtained by electrofishing (3000 silver eels in both years), suggesting that both methods are reliable.

The characteristics of the resident stock were compared with downstream migration data collected at the trap. The basic question was "is it possible to predict the downstream migration fluxes from quantitative data about the sedentary fraction of an eel population and from environmental parameters?"

Around 20% of the eels identified as silver eels migrated during the following year, as soon as favourable environmental conditions occurred. The quite stable ratio that was observed in both years is probably due to stable population parameters and to favourable migration conditions that occurred sometime in both years. At least 5% stayed in the river where they were found the next year during electrofishing and 1.5% recovered yellow eel characteristics. Recovery of yellow eel characteristics has previously been described (Lee 1979). Almost 9% of the eels stayed an extra year in the catchment and finally emigrated. Therefore, the fate of the 66% of the silver eels that were not recaptured is unknown. Several hypotheses can be postulated. Firstly, our sampling effort failed to recapture the marked eels (only 2.5% of the river length sampled), suggesting that they were still dwelling somewhere in the river; subsequent sampling campaigns should enable us to understand the fate of these eels. Secondly, eels may escape from the downstream trap during the migration peak. Roughly 37% of escapement occurred when the flow exceeded 1500 L·s<sup>-1</sup>; some of the tagged eels may have escaped then, but this only concerns at most 2% of the silver eels. Thirdly, the silver eel stage was not defined correctly by macroscopic criteria, suggesting that migration behaviour is acquired at the end of the silvering metamorphosis, which itself probably lasts several months. This is confirmed by the fact that none of the yellow/silver eels were found in the downstream traps. It also indicates that a silver eel index is needed to correctly assess the size of the "migration candidate" population. Fourthly, natural mortality might have reduced the tagged population. Usually, high eel mortality is rather low in "natural populations," about 5–10%·year<sup>-1</sup> (e.g., Adam 1997). In

**Fig. 4.** Weekly trends of silver eel emigration intensity between October 1996 and June 1998 and corresponding water levels in Bois Joli Lake located 6 km from the sea. Bars, weekly catch in the trap; lines, water level in the reservoir.



the Frémur, fishing pressure is low (no professional fishery, while anglers mainly focus on cyprinids, esocids, or percids), predation mortality is low because there are few cormorants or herons, and no massive mortality related to eutrophication has been observed (E. Feunteun, unpublished data). Lastly, anthropogenic mortality due to the management of Bois Joli dam has to be considered. Emigration is only possible once the reservoir is full and the water spills over the discharge weirs. The rest of the time, a minimal water flow is controlled by pipes. Emigrant silver eels are probably forced to go through them, but they are killed by pressure at the outlet. A study has just begun to determine this mortality factor. Preliminary results show that about 12% of the descending silver eels are probably killed because of the pipes (E. Feunteun et al., unpublished data). This is consistent with mortality caused by passage through turbines, which ranges between 5 and 100% according to Berg (1987) and Langon and Dartidelongue (unpublished).<sup>2</sup>

The current study confirmed the influence of various environmental parameters (river discharge, rainfall, atmospheric pressure, temperature, moon phase, etc.) on the emigration dynamics (e.g., Tesch 1977; Haraldstad et al. 1985; Vollestad et al. 1986). However, the influence of dam management overruled environmental factors: emigration was impossible until the reservoir was full and water overflowing permitted eels to slide down the 14-m-high weir. The reservoir overflowed quite late in both seasons (February 1997 and April 1998), provoking important delays in the migration peaks compared with nonobstructed rivers (Tesch 1977; Vollestad et al. 1986). Although silver eels are known to delay emigration by up to a whole year until favourable condi-

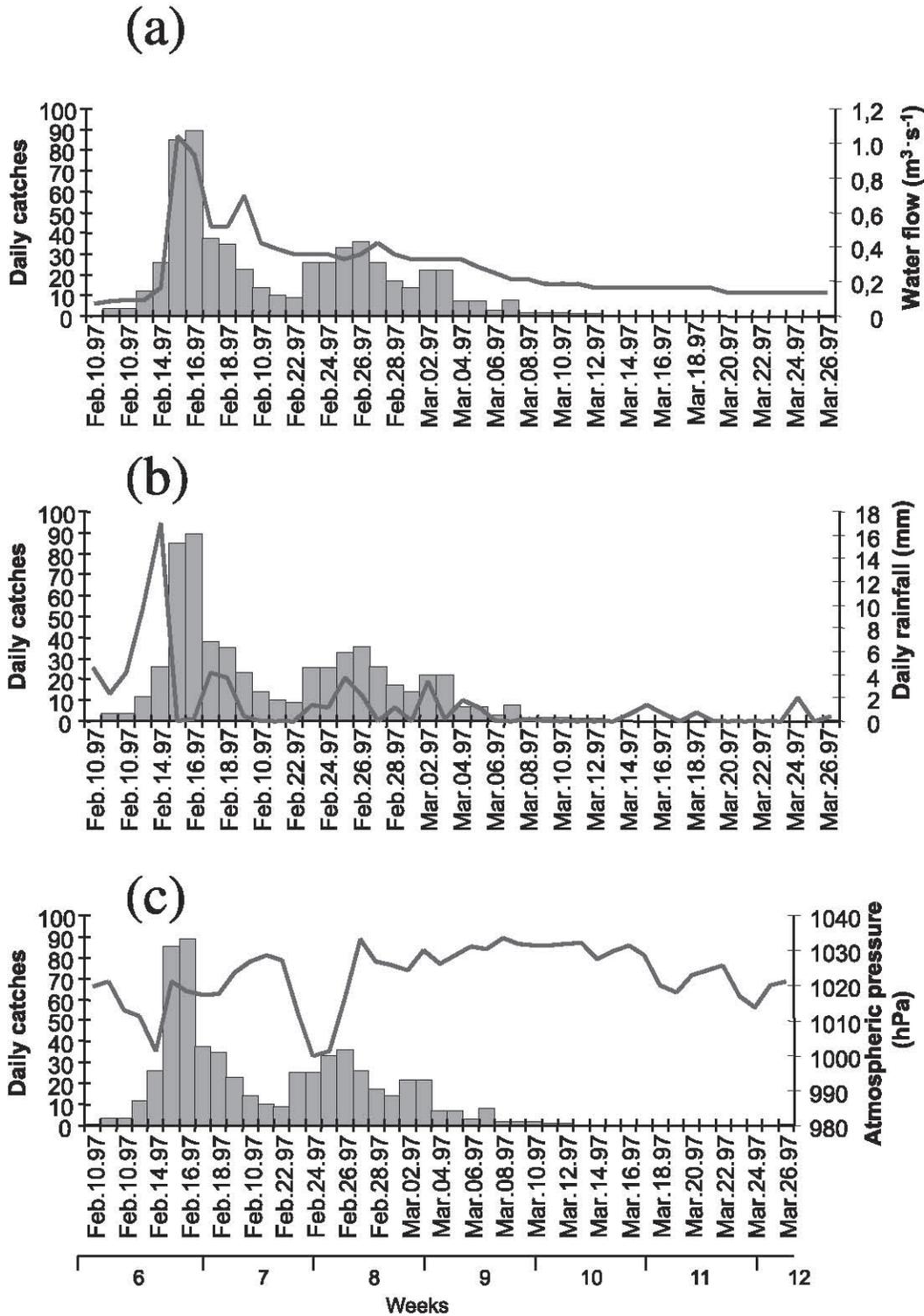
tions occur (Vollestad et al. 1994), the consequences of such a delay on breeding success remain unknown. We assume that if the silver eels do not feed during that period, their fat content will obviously diminish, compromising migration and breeding success. The obstructions due to hydraulic works on downstream migration have rarely been looked at, despite the probably important damage that they cause to the eel stocks by reducing breeder escapement from continental waters (Fontenelle et al. 1997). Once the dam was full, downstream migration was triggered by flow increases. After the flow peak, rainfall and (or) low atmospheric pressure may have influenced the migration intensity.

In conclusion, the results of our study were obtained during a period that was too short to provide for a reliable model of the stock-emigration relationships. However, this approach needs to be conducted at least on the mean term to see the effects of unfavourable environmental conditions on migration dynamics. Indeed, during the study period, the conditions permitted emigration, even if a delay in the migration peaks was observed. But how would the silver eel population react to dry weather conditions as observed between 1989 and 1991?

The Frémur is very much like a wide range of small catchments of western France, and therefore, the results could eventually be extended to define a regional escapement index without actually measuring escapement everywhere. However, downstream migration dynamics probably vary according to the catchment's size, habitat index, geographic situation, etc., since such parameters are known to influence sex ratio, population structure, and size. Thus, such an approach needs to be conducted at the European and

<sup>2</sup>Langon, M., and Dartidelongue, J. 1997. La dévalaison des anguilles (*Anguilla anguilla* L.) argentées — test de deux dispositifs de dévalaison à la centrale hydroélectrique EDF d'Halsou (Nive, Pyrénées Atlantiques), 1996. Revue bibliographique.

**Fig. 5.** Emigration intensity and water flow during the migration peak in the 1997 season (N = 599 silver eels). Bars, daily catches; lines, environmental measures: (a) water flow, (b) rainfall, and (c) atmospheric pressure.



North African level to choose a range of representative aquatic continental systems and to define a European silver eel breeder escapement index based on stock characteristics and extrinsic environmental parameters. Such a methodology is required to start reliable monitoring of the species, as

recommended by ICES/EIFAC working group on eels (Moriarty and Dekker 1997). This is the first step in defining a stock (breeder escapement) – recruitment (subsequent glass eel immigration) relationship, which is needed to develop a reliable sustainable management policy for the spe-

cies. Moreover, this kind of approach is important in understanding the implementation of management measures to mitigate impact of dams on silver eel escapement from riverine systems.

## Acknowledgements

This study was funded by the Fédération de Pêche d'Ille et Vilaine, the Contrat de Plan "Poissons Migrateurs," and various regional and local councils. We thank two reviewers, M. Castonguay and W. Dekker, for valuable comments on the manuscript and special thanks to Calou for his help.

## References

- Acou, A. 1999. L'anguille européenne, dynamique et déterminisme de la migration catadrome dans un bassin versant anthropisé de Bretagne (Frémur). Diplôme doctoral, l'Université de Rennes I, Rennes, France.
- Acou, A., Feunteun, E., Laffaille, P., and Legault, A. 2000. Catadromous migration dynamics of European eel, *Anguilla anguilla*, in anthropic catchments. Verh. Int. Ver. Limnol. In press.
- Adam, G. 1997. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L. 1758): dynamique de la sous-population du lac de Grand-Lieu en relation avec les facteurs environnementaux et anthropiques. Thesis, University of Toulouse, Toulouse, France.
- Baisez, A. 1997. Outils et méthode d'échantillonnage d'une fraction de la population d'anguille (*Anguilla anguilla* L. 1758), dans un marais littoral (Domaine de Certes, Bassin d'Arcachon). DESS University of Caen, Caen, France.
- Berg, R. 1987. Fishereischäden durch turbinen. Arb. Dtsch. Fisch. Verband., Hamburg, pp. 41–47.
- Carle, F.L., and Strub, M.R. 1978. A new method for estimating population size from removal data. Biometrics, **34**: 621–630.
- Chancerel, F. 1994. La répartition de l'Anguille en France. Bull. Fr. Pêche Piscic. **335**: 289–294.
- Feunteun, E. 1994. Le peuplement piscicole du marais littoral endigué de Bourgneuf-Machecoul (France, Loire-Atlantique). Approche méthodologique pour une analyse quantitative de la distribution spatiale du peuplement piscicole et de la dynamique de certaines de ses populations. Thesis, University of Rennes, Rennes, France.
- Feunteun, E., and Marion, L. 1994. Assessment of grey heron predation on fish communities: the case of the largest European colony. Hydrobiologia, **279/280**: 327–344.
- Feunteun, E., and Vigneux, E. (Editors). 1998. Numéro spécial anguilles. Bull. Fr. Pêche Piscic. **349**: 97–233.
- Feunteun, E., Acou, A., Guillouët, J., Laffaille, P., and Legault, A. 1998. Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. Bull. Fr. Pêche Piscic. **349**: 129–139.
- Fontaine, Y.A. 1994. L'argenture de l'anguille: métamorphose, anticipation, adaptation. Bull. Fr. Pêche Piscic. **335**: 171–185.
- Fontenelle, G., Feunteun, E., and Briand, C. 1997. French report. In Management of European eel fisheries. Edited by C. Moriarty and W. Dekker. Ir. Fish. Bull. No. 15, pp. 75–81.
- Gascuel, D., and Fontenelle, G. 1994. Approche conceptuelle de la modélisation de la dynamique du stock d'anguille dans un bassin versant: intérêt et adaptation du modèle de rendement par recrue. Bull. Fr. Pêche Piscic. **332**: 43–56.
- Gascuel, D., Feunteun, E., and Fontenelle, G. 1994. Seasonal dynamics of estuarine migration in glass eels (*Anguilla anguilla*). Aquat. Living Resour. **8**: 123–133.
- Haines, G.B., and Modde, T. 1996. Evaluation of marking techniques to estimate population size and first year survival of Colorado squawfish. Am. Fish. Soc. Symp. **16**: 905–912.
- Haraldstad, O., Vollestad, L.A., and Jonsson, B. 1985. Descent of European silver eels, *Anguilla anguilla* L., in a Norwegian watercourse. J. Fish Biol. **26**: 37–41.
- ICES. 1998. European eel. Extract of report of the Advisory Committee on Fishery Management No. 11. ICES, Copenhagen, Denmark.
- Lamarque, P.J., Arignon, J., and Gosset, C. 1978. Comparaison des appareils de pêche à l'électricité EPMC et héron. Bull. Fr. Pêche Piscic. **270**: 223–236.
- Lambert, P., Feunteun, E., and Rigaud, C. 1994. Eel study in freshwater marshes. First analysis of catch probability observed during electric fishing operations. Bull. Fr. Pêche Piscic. **335**: 111–122.
- Lee, T.W. 1979. Dynamique des populations d'anguilles *Anguilla anguilla* (L.) des lagunes du bassin d'Arcachon. Thesis, University of Montpellier, Montpellier, France.
- Legault, A. 1994. Étude préliminaire du recrutement fluvial de l'anguille. Bull. Fr. Pêche Piscic. **335**: 33–42.
- Moriarty, C., and Dekker, W. (Editors). 1997. Management of the European eel. Ir. Fish. Bull. No. 15.
- Pankhurst, N.W. 1982. Changes in the skin-scale complex with sexual maturation in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). J. Fish Biol. **21**: 549–561.
- Parker, S.J. 1995. Homing ability and home range of yellow phase American eels in a tidally dominated estuary. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. **75**: 127–140.
- Prentice, E.F., Flaggs, T.A., and Cutcheon, M.C. 1990. Electronic tag. Feasibility of using implantable passive integrated transponder (PIT) tags in salmonids. Am. Fish. Soc. Symp. **7**: 317–322.
- Rossi, R., and Colombo, G. 1979. Some observations on age, sex, growth of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in north Adriatic lagoons. Rapp. P.-v. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer, **174**: 64–69.
- Schmidt, J. 1922. The breeding places of the eel. Philos. Trans. R. Soc. Lond. **211**: 179–208.
- Tesch, F.W. 1977. The eel. Biology and management of anguillid eels. Chapman and Hall, London, U.K.
- Vollestad, L.A., Jonsson, B., Hvidsten, N.A., Naesje, T.F., Haraldstad, O., and Ruud-Hansen, J. 1986. Environmental factors regulating the seaward migration of European silver eels (*Anguilla anguilla*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. **43**: 1909–1916.
- Vollestad, L.A., Jonsson, B., Hvidsten, N.A., and Naesje, T.F. 1994. Experimental test of environmental factors influencing the seaward migration of European eels. J. Fish Biol. **45**: 641–651.

## **Addenda : Discussion de la partie IV.1.1.**

### **Caractérisation de la fraction sédentaire**

Dans la présente partie, la caractérisation du stock d'anguilles du Frémur a permis de montrer que les anguilles argentées représentent en moyenne sur la période 1996-2004,  $5,89 \pm 3,57$  % de la population sédentaire (Tableau 1). La variabilité interannuelle de la proportion d'anguilles argentées est importante (min = 1,32% en 2001 et max = 13,17% en 1996) probablement en raison de la variabilité des conditions environnementales locales et des paramètres de populations. Vollestad *et al.* (1986) ont suggéré que la température de l'eau pouvait agir sur le phénomène d'argenture. Cette hypothèse sera testée en analysant l'influence des régimes thermiques du printemps et de l'été sur le taux d'anguilles argentées observés chaque année dans la population au cours de nos échantillonnages.

### **Estimation du nombre d'anguilles argentées à l'échelle du bassin versant**

Sur la période 1996-2003, notre échantillonnage a été mené en Septembre quand les anguilles arrivent au terme du phénomène d'argenture (Tesch, 1977 ; Fontaine, 1994). Ainsi, notre approche permet d'obtenir des informations sur le nombre d'anguilles argentées en place dans le bassin versant. Dans ce but, deux méthodes indépendantes ont été utilisées. La première consiste à extrapoler les densités moyennes annuelles d'anguilles argentées à l'ensemble du bassin versant, tandis que la seconde (méthode de Petersen) est basée sur les taux de recaptures obtenus par le marquage PIT-tags d'anguilles argentées marquées en Septembre et recapturées dans l'année en dévalaison (voir Feunteun *et al.*, 2000 pour plus de détails). Avec la première méthode, le nombre d'anguilles argentées estimé à l'échelle du bassin versant du Frémur est en moyenne  $1620 \pm 930$  ind. avec une chute significative du nombre annuel d'anguilles argentées observées en Septembre 1996 et 2003 (max = 3310 ind. en 1996 et min = 800 ind. en 2003; Pearson  $r = -0,73$  ;  $p < 0,05$ ). Les estimations annuelles d'anguilles argentées obtenues selon les deux méthodes indépendantes sont corrélées significativement (Pearson  $r = 0,88$  ;  $p < 0,01$ ), suggérant que nos estimations d'anguilles argentées à l'échelle du bassin versant du Frémur sont fiables (Figure 1).

### **Comparaison des fractions d'anguilles argentées sédentaires et migrantes**

L'examen des structures de taille montre qu'il existe pour une majorité d'années (66,7%) des différences significatives des structures de tailles des anguilles argentées capturées en

automne (pêche électrique et verveux) et dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes (Figure 2). La figure 3 montre que les anguilles argentées mâles sont largement dominantes dans la fraction sédentaire ( $86,2 \pm 8,6\%$  en moyenne sur la période 1996-2004, min = 67,7% en 2003 et max = 97,7% en 2001) comparativement à la fraction migrante ( $61,9 \pm 9,7\%$  en moyenne sur la même période, min = 43,9% en 2002 et max = 76,7% en 1996). Le piège de dévalaison est une méthode exhaustive dans le sens où il capture toutes les anguilles argentées quelques soient leur zone de croissance. Ainsi, il semble que l'échantillonnage des anguilles sédentaires, principalement axé sur les zones lotiques (< 1 m de profondeur), sous estime la proportion d'anguilles femelles, prédominantes dans les zones profondes (Laffaille *et al.*, 2003).

### **Taux de dévalaison annuel entre fractions sédentaire et migrante**

Le marquage individuel par PIT-tags nous permet d'estimer chaque année le taux de dévalaison, c'est-à-dire la proportion d'anguilles de la fraction sédentaire marquées en Septembre qui migrent dans l'année. Nos résultats montrent que sur les 59 anguilles argentées recapturées dans l'année en dévalaison sur la période 1996-2004, une majorité a été marquée au stade argenté dans la fraction sédentaire (89,8%, N = 53 ind.), tandis que 8,5% (N = 5 ind.) et 1,7% (N = 1 ind.) ont été marquées aux stades jaune/argenté (i.e. j/ag ou en cours d'argenteure) et jaunes respectivement (Tableau 2).

Une variabilité importante du taux de dévalaison annuel des anguilles argentées est observée puisqu'il varie entre 0% en 2001 et 100% en 1999 (Figure 4). En moyenne sur la période 1996-2004,  $29,2 \pm 21,9\%$  des anguilles caractérisées argentées dans la fraction sédentaire migrent dans l'année. Cette estimation ne tient pas compte de l'année 1999 en raison des effectifs faibles observés (N = 1) (Tableau 2).  $3,1 \pm 5,4\%$  diffèrent leur migration d'une année avant d'être capturés dans le piège de Pont es Omnes (Tableau 2) et  $1,7 \pm 3,6\%$  est recapturé l'année suivante dans la rivière au stade argenté (Tableau 3). Ainsi, le devenir de 66% des anguilles argentées marquées n'est pas connu. Les hypothèses avancées dans l'article de Feunteun *et al.* (2000) seront reprises ici et étayées ou non à la lumière des résultats obtenus sur la période 1996-2004.

✓ Feunteun *et al.* (2000) suggèrent que les critères macroscopiques qu'ils ont utilisés (couleur de la livrée et index oculaire) ne définissent pas correctement le stade argenté. Cette méthode (cf. Feunteun *et al.*, 2000 pour plus de détails) peut en effet être subjective dans le

sens où elle laisse une part importante à l'expérience de l'observateur. A partir de Septembre 2002, la caractérisation de l'argenteure a été réalisée selon la méthode standardisée de Acou *et al.* (2005) (cf. partie II.2.1.). Les taux de dévalaison d'anguilles argentées obtenus selon les deux méthodes en 2002 et 2003 ne sont pas significativement différents (Figure 4 ; Test du  $\chi^2$  ;  $p > 0,05$ ). Ce résultat suggère que la variabilité ainsi que la valeur des taux de dévalaison observés entre 1996 et 2004 ne sont pas imputables à des problèmes de caractérisation de l'argenteure.

✓ Il est probable que notre effort d'échantillonnage limité, puisque les 30 stations lotiques (< 1 m de profondeur) échantillonnées chaque année ne représentent que 2,5% du linéaire total du Frémur, ne nous a pas permis de recapturer les anguilles argentées marquées. Comme nous l'avons mentionné auparavant,  $1,7 \pm 3,6\%$  des anguilles argentées marquées sont recapturées l'année suivante dans la rivière. Ce taux de recapture est nul après deux années et plus (Tableau 3). Ce résultat suggère ainsi que les anguilles argentées marquées ont quitté les zones lotiques et/ou qu'elles sont mortes.

✓ Les différents types de mortalité ont pu réduire le nombre d'anguilles argentées marquées. Dans les populations non exploitées, les mortalités naturelles sont relativement faibles puisqu'elles varient entre 5 et 20% par an selon Adam (1997). Une estimation de ce taux de mortalité naturelle dans le bassin versant du Frémur confirmera ou non cette hypothèse (cf. partie IV.1.b). De même, les mortalités par pêche des anguilles sont faibles puisqu'il n'existe pas de pêcherie professionnelle dans le Frémur et les pêcheurs amateurs ciblent principalement les cyprinidés, brochets, sandres et percidés. La mortalité par prédation est probablement faible puisque les cormorans et hérons, prédateurs potentiels de l'anguille (Adam, 1997), sont peu nombreux dans la zone du Frémur. Enfin, les mortalités anthropiques liées à la gestion du barrage du Bois Joli doivent être considérées. En effet, la migration d'avalaison n'est possible que si la retenue du Bois Joli est pleine et que l'eau surverse au dessus du barrage (cf. partie III.1.). Le reste du temps, un débit minimal est contrôlé par une vanne de débit réservé. Une étude réalisée en 1998 et 1999 a montré que les anguilles argentées qui empruntaient cette voie de passage, représentant entre 3 et 12% du flux d'anguilles migrants, subissaient un taux de mortalité de 11% en raison des variations rapides de la vitesse dans les conduites (de  $0,10 \text{ m.s}^{-1}$  à  $9,00 \text{ m.s}^{-1}$ ), de l'abrasion contre les parois et de la structure agressive de la vanne type "papillon" (Legault *et al.*, 2003). Ainsi, les

mortalités liées au passage dans la vanne de débit réservé ne concerneraient au maximum que 1% anguilles argentées marquées sur la période 1996-2004.

✓ Les anguilles argentées marquées ont pu échapper du piège du Pont es Omnes, c'est-à-dire qu'elles ont franchi le piège sans être capturées pendant les pics de migration. Cependant, des tests réalisés au piège de dévalaison du Pont es Omnes ont montré qu'environ 37% des échappement avaient lieu quand le débit était supérieur à  $1500 \text{ l.s}^{-1}$ , ce qui ne concerne que 2% des anguilles argentées.

✓ Une dernière hypothèse concernant l'influence de l'aménagement du Frémur sur la dynamique migratoire des anguilles argentées peut être avancée. Dans les rivières non aménagées, la migration des anguilles argentées démarre généralement avec les premières crues automnales (Frost, 1950 ; Lowe, 1952 ; Deelder, 1984 ; Vollestad *et al.*, 1986 ; Jonsson, 1991). Dans le Frémur, ces premières crues automnales contribuent avant tout au remplissage de la retenue du Bois Joli et à sa surverse (cf. partie III.1.). Dans le même temps, elles provoquent probablement une accumulation d'anguilles migrantes issues des zones amont du Frémur qui restent bloquées dans la retenue jusqu'à l'ouverture des voies de migration. Une relation linéaire négative entre le taux de dévalaison des anguilles argentées et le temps qui sépare la première crue automnale du pic de captures maximales hebdomadaire d'anguilles argentées au piège de dévalaison a été observée (Figure 5). Cette tendance n'est pas significative, probablement en raison du faible nombre d'années dont nous disposons, mais reste cependant très proche du seuil de significativité ( $p = 0,07$ ). Ce résultat qui reste à confirmer dans l'avenir, suggérerait que la synchronisation des crues automnales avec l'ouverture des voies de migration par la surverse de la retenue du Bois Joli favorisent la migration d'avalaison des anguilles argentées. A l'inverse, quand la phase de remplissage de la retenue est lente, la retenue du Bois Joli agirait comme un 'cul-de-sac' qui bloquerait une proportion importante d'anguilles argentées (cf. partie III.1.). Plusieurs travaux ont confirmé que les obstacles pouvaient engendrer des sédentarisation temporaires ou des arrêts de migration des anguilles argentées (Behrmann-Godel & Eckmann, 2003 ; Durif *et al.*, 2003). La vidange décennale de la retenue du Bois Joli qui doit avoir lieu prochainement sera l'occasion pour nous de mettre en place un protocole d'échantillonnage spécifique dans le but de tester cette hypothèse.

### ***Prédiction du nombre d'anguilles argentées migrantes***

Une prédiction du nombre d'anguilles argentées attendues dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes a été réalisée en multipliant les effectifs d'anguilles argentées estimés chaque année dans le bassin versant par le taux de dévalaison annuel observés grâce au marquage/recapture (Figure 6). Une corrélation significative est observée entre les effectifs prédits et observés chaque année dans le piège de dévalaison (Pearson  $r = 0,88$  ;  $N = 8$  ;  $P < 0,01$ ) suggérant que notre méthode permet de prédire le nombre d'anguilles argentées qui va migrer chaque année à partir de l'examen de la population en place à la fin de l'été.

## **Conclusion**

Nous avons testé dans cette partie l'approche développée initialement par Feunteun *et al.* (2000) pour les petits bassins versants qui a pour but de prédire le nombre d'anguilles argentées qui va migrer chaque année à partir de l'examen de la population en place à la fin de l'été. Les résultats obtenus sur une période de 8 années valident clairement cette approche, notamment pour la prédiction des effectifs d'anguilles argentées migrants chaque année. Néanmoins, des écarts sensibles de la structure (taille et sex-ratio) des anguilles argentées sédentaires *versus* migrantes ont été observées en raison de la difficulté d'obtenir une image fiable de la population dans les zones profondes où les anguilles femelles prédominent (Laffaille *et al.*, 2003). Dans le contexte de bassin versant aménagé comme le Frémur, nous préconisons donc d'augmenter de manière significative l'effort de pêche dans les retenues en utilisant la technique des E.P.A. (Echantillonnages Ponctuels d'Abondance) particulièrement adaptée à l'échantillonnage dans ce type d'habitat (Nelva *et al.*, 1979 ; Lucas & Baras, 2000). De plus, la variabilité des taux de dévalaison annuels d'anguilles argentées observée sur la période 1996-2003 rend difficile leurs extrapolations dans d'autres sites puisqu'ils sont probablement dépendant des conditions hydrologiques annuelles et du degré d'aménagement des sites étudiés. Nous avons débuté un programme de marquage/recapture dans le bassin versant de l'Oir (Affluent de la Sélune, Basse-Normandie). Le *continuum* fluvial de cet affluent dont la superficie avoisine les 90 km<sup>2</sup> est vierge de tout barrage. Ainsi, l'hypothèse de l'influence du degré d'anthropisation des rivières sur la dynamique de la migration d'avalaison et particulièrement du taux de dévalaison annuel des anguilles argentées pourra être testée.

## **Bibliographie**

[Voir la Bibliographie générale](#)

**Addenda : Résultats sur la période 1996-2004 - (Figures)**

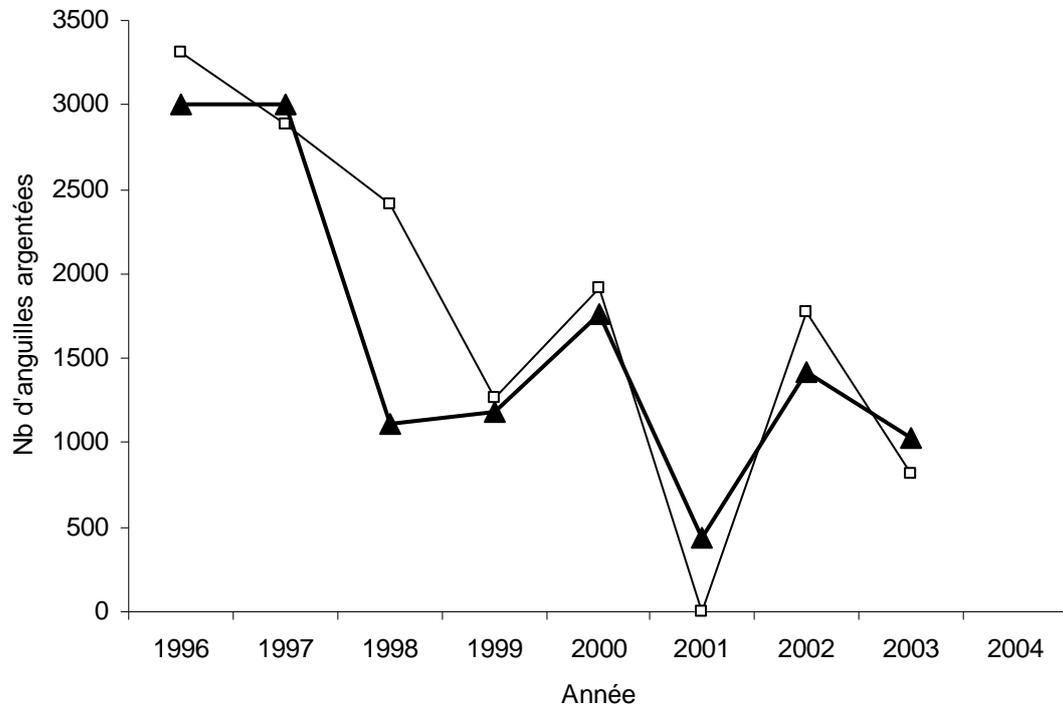


Figure 1. Estimation du nombre d'anguilles argentées sédentaires à l'échelle du bassin versant du Frémur. Les courbes avec triangle plein et carré vide représentent les estimations d'anguilles argentées selon les méthodes d'extrapolation des densités et Petersen (marquage/recapture) respectivement.

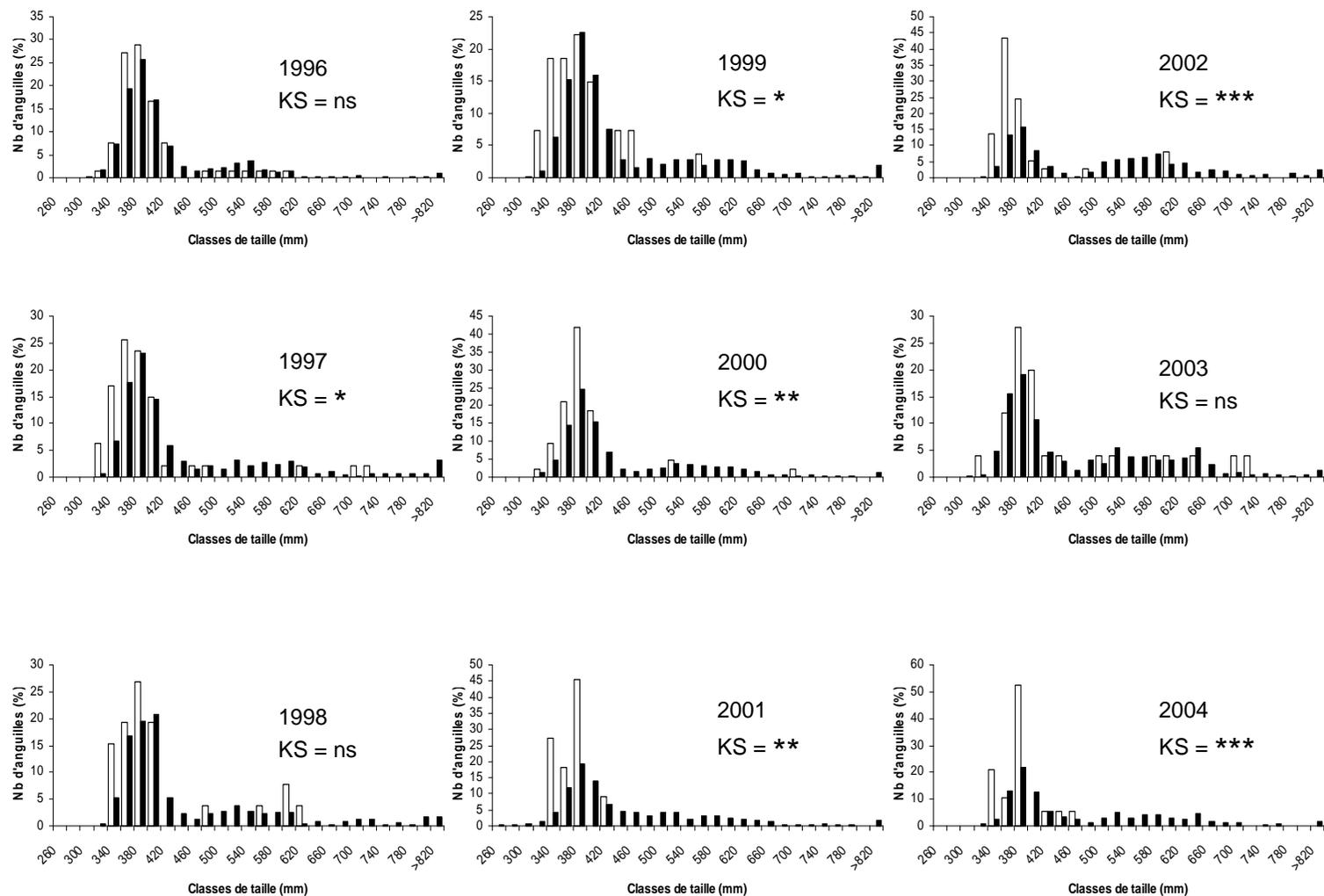


Figure 2. Structures de taille des anguilles argentées capturées dans la fraction sédentaire en automne (pêche électrique et verveux) et en migration d'avalaison dans le piège du Pont es Omnes. Histogrammes blancs = Stock ; histogrammes noirs = Dévalaison. Niveaux de significativité du test de Kolmogorov-Smirnov (KS) : ns = non significatif ; \* :  $p < 0,05$  ; \*\* :  $p < 0,01$  et \*\*\* :  $p < 0,001$ .

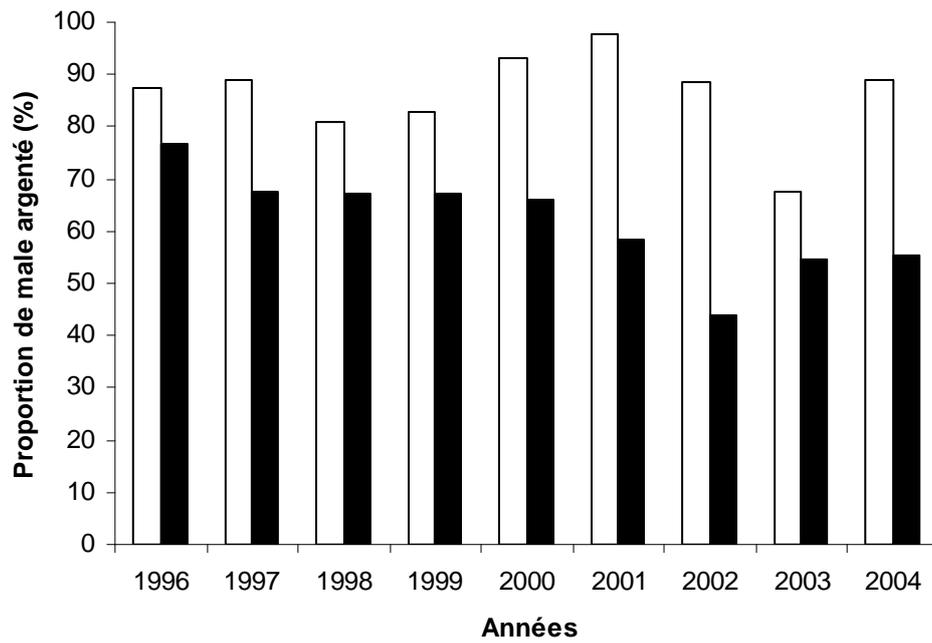


Figure 3: Proportion d'anguilles argentées mâles observée dans la fraction sédentaire (pêche électrique et verveux) et en migration d'avalaison dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes. Histogrammes blancs = Stock ; histogrammes noirs = Dévalaison.

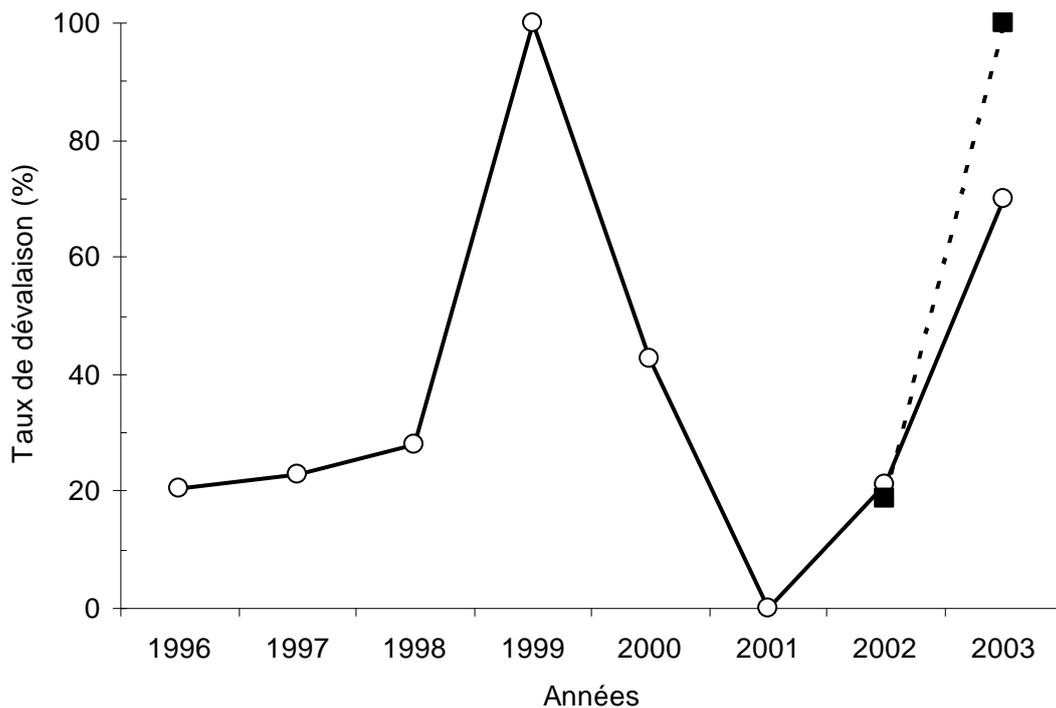


Figure 4: Taux de dévalaison des anguilles caractérisées argentées marquées en automne et recapturées en dévalaison dans l'année. La courbe avec points vides correspond à la méthode de caractérisation de l'argenture de Feunteun *et al.* (2000) ; celle avec les carrés pleins fait référence à celle de Acou *et al.* (2005). Le taux de dévalaison obtenu en 1999 n'est basé que sur une seule anguille marquée.

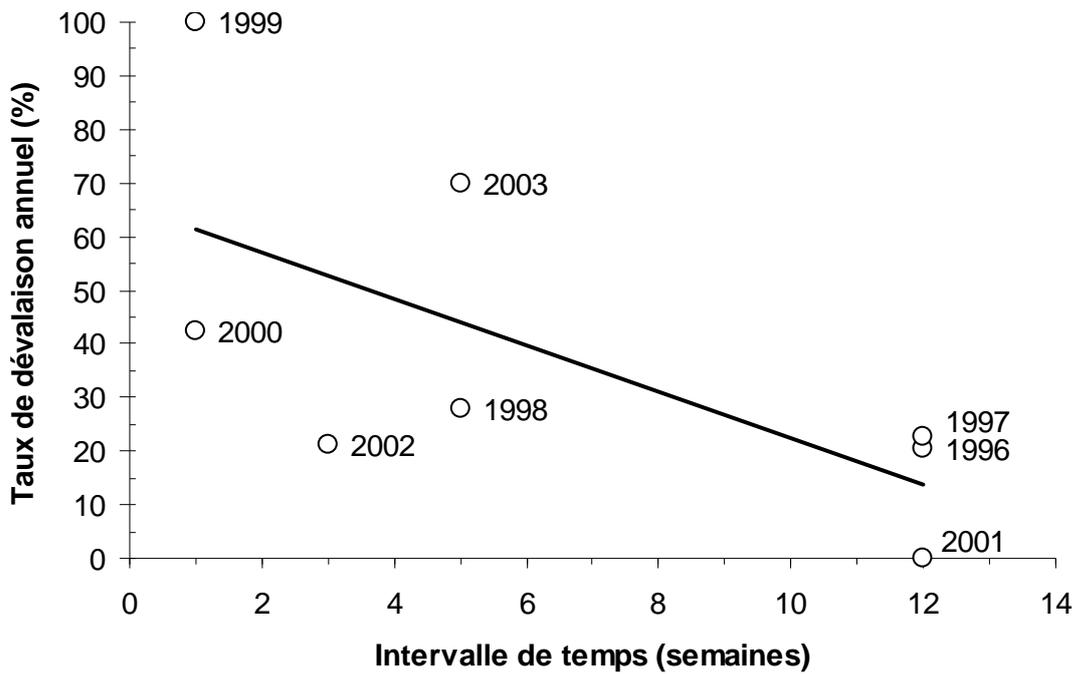


Figure 5: Relation entre le taux de dévalaison annuel des anguilles caractérisées argentées marquées en automne et recapturées argentées en dévalaison dans l'année ( $T_{dev}$ , en %) et intervalle de temps (en semaines) entre la première crue automnale (débit moyen hebdomadaire  $> 0,21 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) et les captures maximales hebdomadaires d'anguilles argentées observées au piège de dévalaison du Pont es Omnes sur la période 1996-2003 (régression linéaire :  $T_{dev} = -4,3 \times \text{Temps} + 65,8$  ;  $R^2_{ajusté} = 0,34$  ;  $P = 0,07$  ;  $N = 8$ ).

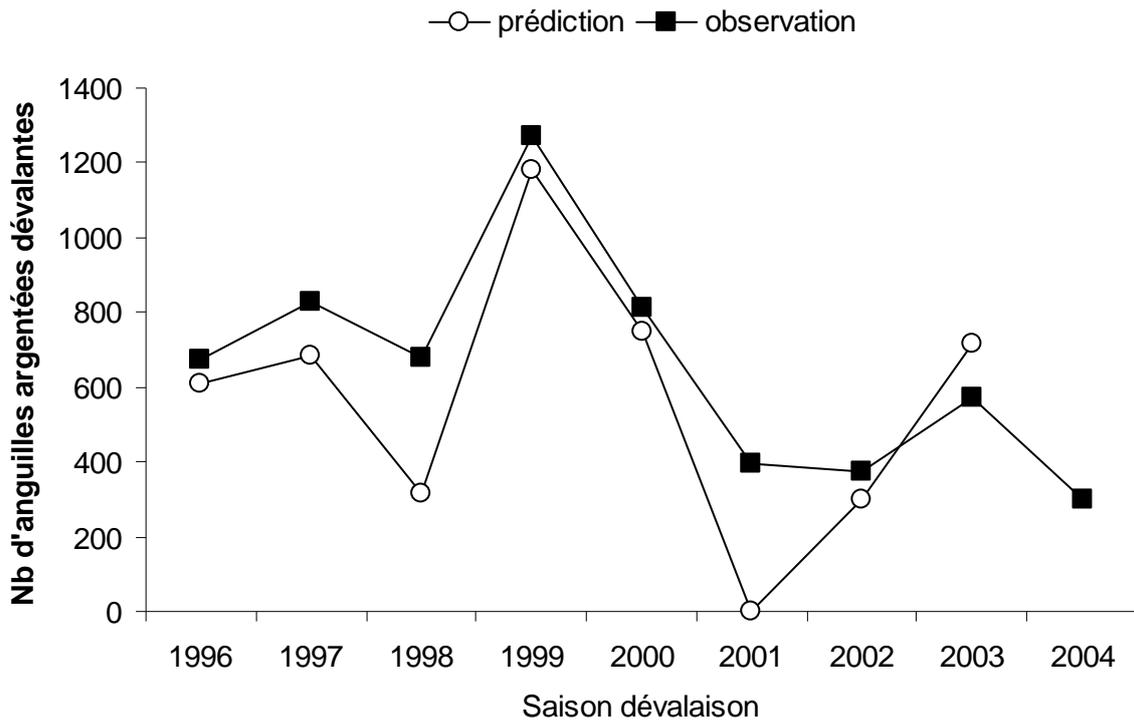


Figure 6: Evolution annuelle des effectifs prédits et observés d'anguilles argentées migrantes sur la période 1996-2004.

## Addenda : Résultats sur la période 1996-2004 - (Tables)

	Tout stade	Argenté	Jaune	Jaune/argenté
1996 (N = 26)				
Densité (nb.m <sup>2</sup> )				
Moyenne	0,35	0,05	0,29	0,01
Ecart-Type	0,32	0,08	0,28	0,02
Stock (nb)	26097	3438	21889	771
1997 (N = 26)				
Densité (nb.m <sup>2</sup> )				
Moyenne	0,48	0,04	0,43	0,01
Ecart-Type	0,43	0,07	0,42	0,02
Stock (nb)	36374	2990	32481	904
1998 (N = 27)				
Densité (nb.m <sup>2</sup> )				
Moyenne	0,31	0,01	0,28	0,01
Ecart-Type	0,39	0,02	0,39	0,02
Stock (nb)	23030	1117	20984	929
1999 (N = 31)				
Densité (nb.m <sup>2</sup> )				
Moyenne	0,33	0,02	0,31	0,01
Ecart-Type	0,38	0,03	0,35	0,02
Stock (nb)	24851	1181	22904	766
2000 (N = 29)				
Densité (nb.m <sup>2</sup> )				
Moyenne	0,40	0,02	0,36	0,01
Ecart-Type	0,49	0,04	0,47	0,01
Stock (nb)	29783	1758	27309	716
2001 (N = 30)				
Densité (nb.m <sup>2</sup> )				
Moyenne	0,45	0,01	0,43	0,01
Ecart-Type	0,72	0,02	0,70	0,02
Stock (nb)	33407	439	31910	1058
2002 (N = 29)				
Densité (nb.m <sup>2</sup> )				
Moyenne	0,33	0,02	0,31	0,00
Ecart-Type	0,42	0,04	0,40	0,00
Stock (nb)	24652	1417	23204	31
2003 (N = 29)				
Densité (nb.m <sup>2</sup> )				
Moyenne	0,44	0,01	0,42	0,00
Ecart-Type	0,70	0,03	0,68	0,01
Stock (nb)	32789	1026	31552	212

Tableau 1: Caractéristiques de la fraction sédentaire d'anguilles de Septembre 1996 à Septembre 2003 estimées par pêche électrique. Le nombre de stations échantillonnées pour chaque campagne est indiqué entre parenthèses.

MARQUAGE			RECAPTURE																	Total	
Période	Maturité	Nb MP	Dev 1996 j/ag	1996 ag	Dev 1997 j/ag	1997 ag	Dev 1998 j/ag	1998 ag	Dev 1999 j/ag	1999 ag	Dev 2000 j/ag	2000 ag	Dev 2001 j/ag	2001 ag	Dev 2002 j/ag	2002 ag	Dev 2003 j/ag	2003 ag	Dev 2004 j/ag		2004 ag
Automne 1996	j	328	0	1	0	2	1	10	0	11	1	5	0	0	0	3	0	6	0	4	44
	j/ag	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	ag	59	0	12	0	5	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19
Automne 1997	j	106			0	0	0	1	0	3	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	8
	j/ag	14			0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
	ag	22			0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Automne 1998	j	71					0	0	0	3	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	5
	j/ag	36					0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	ag	25					0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Automne 1999	j	0							0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	j/ag	1							0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	ag	1							0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Automne 2000	j	100									0	0	1	3	0	6	0	3	0	4	17
	j/ag	13									0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2
	ag	40									1	17	0	0	0	0	0	0	0	0	18
Automne 2001	j	69											0	0	0	0	0	2	0	0	2
	j/ag	27											0	0	0	0	0	0	0	0	0
	ag	10											0	0	0	1	0	0	0	0	1
Automne 2002	j	59													0	0	0	3	0	2	5
	j/ag	0													0	0	0	0	0	0	0
	ag	19													0	4	0	0	0	0	4
Automne 2003	j	66															0	0	0	2	2
	j/ag	3															0	3	0	0	3
	ag	10															0	7	0	0	7
Automne 2004	j	0																	0	0	0
	j/ag	0																	0	0	0
	ag	0																	0	0	0
Total			0	13	0	12	1	21	0	20	2	28	1	5	0	16	0	24	0	12	155

Tableau 2: Nombre d'anguilles marquées et recapturées aux PIT-tags entre 1996 et 2004 (méthode de caractérisation Feunteun *et al.*, 2000).

Rq: aucune anguille jaune n'a été capturé dans le piège de dévalaison.

Marquage		Recapture								
Année	Nb	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	total
1996	59	1	0	0	0	0	0	0	0	1
1997	22		0	0	0	0	0	0	0	0
1998	25			0	0	0	0	0	0	0
1999	1				0	0	0	0	0	0
2000	40					0	0	0	0	0
2001	10						1	0	0	1
2002	19							0	0	0
2003	10								0	0
	total	1	0	0	0	0	1	0	0	2

Tableau 3: Nombre d'anguilles argentées marquées et recapturées par PIT-tags en Septembre 1996-2004 en pêche électrique et filets verveux.

## IV.1. Production en quantité à l'échelle d'un bassin versant: le cas du Frémur

IV.1.2. Relation Recrutement/Dévalaison : approche préliminaire de la dynamique de la sous population d'anguilles du Frémur.

### Introduction

La dynamique d'une population vise à décrire l'évolution temporelle de son abondance. Elle doit donc tenir compte de l'arrivée et du départ des individus, ainsi que de la mortalité. Cette dynamique peut se définir selon deux axes principaux : son état et son évolution. Trois paramètres servent à décrire l'état d'une population: son abondance, sa distribution et sa composition en cohortes (Beverton & Holt, 1957). Ces trois éléments permettent d'acquérir des connaissances sur l'âge des individus ainsi que sur leurs migration à l'intérieur d'un hydrosystème. Ils permettent alors de décrire l'évolution de la sous population. Dans le cas de l'anguille, le choix du type de modèle est restreint, la plupart nécessitant de l'information sur la phase reproductrice de l'espèce. Des modèles de type rendement par recrues adaptées à l'anguille (Gascuel & Fontenelle, 1994), qui visent à exprimer le rendement d'anguilles argentées par recrues de juvéniles d'anguilles dans un hydrosystème donné, peuvent alors être envisagés. Ils permettent à terme de comprendre la dynamique de la sous population à l'échelle d'un bassin versant.

Dans cette étude, nous analyserons les caractéristiques (effectifs, tailles et âges) des flux migratoires (**Recrutement** et **Dévalaison**). Une évaluation du "taux de disparition" de la sous population d'anguilles du Frémur sera réalisée à partir de l'analyse des anguilles sédentarisées (i.e. totalement recrutées), constituant le **Stock** du bassin versant. L'intégration de ces paramètres (immigration, émigration puis mortalité) nous permettra une modélisation préliminaire de la dynamique de la sous population d'anguilles à l'échelle du bassin versant du Frémur. L'échelle spatiale considérée est bornée à l'aval par le piège de dévalaison du Pont es Omnes et à l'amont par les zones proches de la source. L'échelle temporelle qui doit tenir compte du cycle continental de l'espèce, a été fixée à 7 années (de 1997 à 2003). Au cours de cette période, les caractéristiques des anguilles (effectifs, tailles et âges) sont en effet disponibles pour les trois écophases étudiées (**Recrutement**, **Stock** et **Dévalaison**). Notre

objectif final est de tenter de répondre à la question suivante : dans le bassin versant du Frémur, N recrues fluviales produisent combien d'anguilles argentées et en combien de temps ?

## **Matériels et méthodes**

### Captures des anguilles migrantes

#### Recrues

L'échantillonnage des anguilles en montaison a été réalisé au niveau des deux barrages du Pont es Omnes et du Bois Joli, situés respectivement à 4,5 km et 6 km de la limite tidale, qui ont été aménagés de passe-pièges à anguilles. L'échantillonnage est réalisé de manière à caractériser chaque année les effectifs totaux et structures (taille et âge) des anguilles migrantes. Comme nous l'avons vu dans la partie I.2, les captures d'anguilles réalisées dans la passe-piège du Pont es Omnes ne renseignent que partiellement sur le nombre et la taille des individus qui ont réellement franchi cet obstacle. De plus, une proportion d'anguilles se sédentarise dans la retenue du Pont es Omnes sans jamais atteindre les zones situées à l'amont du Bois Joli. Ces éléments nous ont conduit à ne considérer que les captures d'anguilles réalisées au niveau de la passe-piège du Bois Joli, dont l'efficacité est totale (cf. partie I.2). Ainsi, les captures totales observées au niveau de cette passe-piège nous permettent de caractériser ce qui est réellement recruté chaque année dans le système.

La période d'étude a débuté le 1<sup>er</sup> Janvier 1997 et s'est terminée le 31 Décembre 2004. Au cours de la période d'étude, 824 séances de piégeage ont été réalisées avec une durée de piégeage qui varie de 1 à plus de 15 jours (Figure 1). Au bilan, la durée moyenne entre deux piégeages est de  $3,5 \pm 3,1$  jours. Pendant les pics de migration (qui débutent généralement en avril et se termine en août, cf. partie I.1.), la passe-piège est généralement relevée tous les jours. Lors de chaque séance de piégeage, toutes les anguilles capturées sont anesthésiées à l'Eugénol et leurs tailles mesurées au millimètre près. Quand les captures sont importantes ( $> 2$  kg), des échantillonnages sont réalisés pour les anguilles  $\leq 200$  mm de manière à reconstituer les nombres totaux et tailles des anguilles capturées. Ces échantillonnages représentent environ 11% des séances de piégeage. Les anguilles  $> 200$  mm sont toujours dénombrées et mesurées individuellement. Les anguilles sont remises à l'eau à l'amont du barrage.

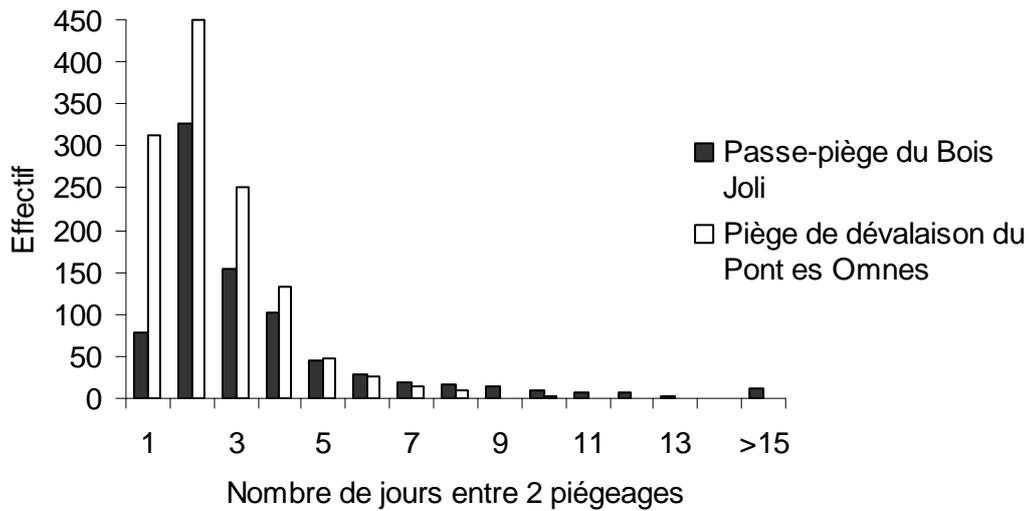


Figure 1. Fréquence des intervalles (en jours) entre deux séances de piégeage des passes-pièges du Bois Joli (Recrutement) et du Pont es Omnes (Dévalaison) entre le 1<sup>er</sup> Janvier 1997 et le 31 Décembre 2004.

#### Dévalaison

Le suivi du piège de dévalaison du Pont es es Omnes (cf. matériel et méthodes général pour plus de précisions sur les caractéristiques de ce piège) a pour but d'obtenir chaque année la structure (âge et taille) des anguilles argentées partant du système et d'en déterminer l'abondance. La période d'étude a démarré le 1<sup>er</sup> Janvier 1997 et s'est terminé le 31 Décembre 2004. Au cours de la cette période, 1246 séances de piégeage ont été réalisées avec une durée de piégeage qui varie entre 1 et 10 jours (Figure 1). La durée moyenne entre deux piégeages est de  $2,5 \pm 1,4$  jours. Pendant les pics de migration qui ont lieu entre les mois de Novembre et Avril (cf. partie III.1. pour plus de détails), le piège de dévalaison est relevé tous les jours. Toutes les anguilles capturées ont été anesthésiées à l'Eugénol et leurs tailles mesurées au millimètre près. Les anguilles sont remises à l'eau à l'aval du barrage.

#### Captures des anguilles sédentaires dans les zones lotiques (Stock)

Dans les zones peu profondes, la sous-population d'anguilles du Frémur a été échantillonnée par pêche électrique au mois de Septembre des années 1997 à 2004 (voir partie II.1. pour plus de détails sur la localisation des stations). Sur cette période, environ 28 stations de 30 mètres

(227 au total) ont été échantillonnées chaque année, ce qui représente de 2,0 à 2,5% du linéaire total de la rivière. Le nombre de stations échantillonnées ainsi que le protocole (voir Matériel et méthodes général pour plus de détails sur le protocole de pêche électrique utilisé) qui sont les mêmes sur la période d'étude, assurent un effort d'échantillonnage constant. Ces stations lotiques (largeur moyenne =  $2,2 \pm 0,9$  m et profondeur moyenne maximale =  $0,5 \pm 0,2$  m) sont localisées dans le cours principal entre la tête de la retenue du Bois Joli (8,4 km de la limite tidale) et les zones proches de la source (17,0 km de la limite tidale).

#### Détermination du sexe des anguilles argentées

La détermination du sexe d'un échantillon de 130 anguilles argentées (tailles min/max : 319-794 mm) capturées dans le piège de dévalaison entre 2002 et 2004, a été réalisée. Le sexe est déterminé par observation macroscopique des gonades paires, selon les critères décrits par Syrski (1976) pour les mâles, par Colombo *et al.* (1984) pour les femelles, bien que cette méthode soit encore soumise à controverses (Van De Wijdeven, 1990). En effet, l'utilisation des méthodes histologiques fines met en évidence l'existence de stades intermédiaires, comportant des cellules caractéristiques des deux sexes, à différents stades de maturation; ces cas d'hermaphrodisme ponctuel semblent rendre réversible la différenciation sexuelle. Cependant, dans notre cas, l'observation macroscopique apparaît fiable puisqu'elle s'applique à des anguilles adultes (argentées mâles et femelles) qui présentent des gonades différenciées (Colombo *et al.*, 1984). Les femelles présentent une gonade rubanée se développant au fur et à mesure de la croissance. La gonade mâle se présente comme un filament aplati comportant des structures lobulées. Dans le but de faciliter la "révélation" des gonades par "coagulation" de leur albumen, nous avons imbibé la surface des tissus d'alcool à 90°.

#### Estimation de l'âge

Pour chaque écophase, l'estimation de l'âge a été réalisée par otolithométrie grâce à l'examen des sagitta d'otolithes. Elle est basée sur le dénombrement et l'interprétation des annuli hyalins postérieurs au nucleus (Mounaix, 1992). L'âge est exprimé en nombre d'années de vie continentale, correspondant au nombre d'annuli observé sur l'otolithe (Mounaix, 1992). Ces estimations de l'âge ont été validées par le croisement des informations obtenues par le marquage de masse à la calcéine et le marquage individuel par PIT-tags (Guillouët *et al.*, 2005). L'estimation de l'âge des anguilles en montaison a été réalisée sur 75 individus

(intervalle de taille : 77 mm - 310 mm) capturés en 1998 dans la passe-piège du Bois Joli. Les otolithes de 681 anguilles sédentaires (intervalle de tailles : 69 mm et 434 mm) ont été analysés. 29,5% des anguilles sédentaires ont été capturés en Septembre 1999, 34,1% en Septembre 2000, 24,2% en Septembre 2001 et 12,2% en Septembre 2002. L'estimation de l'âge des anguilles en dévalaison a été réalisée sur 88 anguilles argentées (intervalle de tailles : 320 mm - 794 mm) capturées dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes en 2001 (18,2%), 2002 (27,3%) et 2003 (54,5%).

### Elaboration des clés âge-longueur

Les clés âge-longueur ont été élaborées pour chacune des écophases (Recrutement, Stock et Dévalaison) à partir de l'ensemble des individus d'âge connu. Elles ont pour but de convertir les effectifs totaux capturés chaque année dans le Frémur en effectif par classe d'âge. La clé âge-longueur repose sur une hypothèse de distribution gaussienne des tailles aux différents âges (Adam, 1997). Trois étapes sont nécessaires pour construire cette clé :

- Calcul à chaque âge  $a$  de la taille moyenne ( $\mu_a$ ) et l'écart type ( $\sigma_a$ ) qui s'y rapporte
- Calcul des valeurs de loi normale ( $N_a(\mu_a; \sigma_a)$ ) par âge pour chaque centre de classe de longueur
- Elaboration de la clé âge-longueur : calcul du pourcentage de présence d'anguille d'âge  $a$  pour chaque classe de taille  $l$  de 30 mm d'intervalle.

Le pourcentage s'écrit 
$$P_{l,a} = 100 \times \frac{N_a(\mu_a; \sigma_a)}{\sum N_a(\mu_a; \sigma_a)}$$

La clé âge-longueur des anguilles sédentaires et dévalantes a été réalisée sur la totalité des individus analysés par otolithométrie quelles que soient les années de prélèvement. Ce regroupement a pu être réalisé puisque pour ces deux écophases, les tailles moyennes aux différents âges des anguilles analysées n'étaient pas différentes en fonction des années de prélèvement des échantillons (Ancova,  $P > 0,05$ ; Tableaux 1 et 2). Ce regroupement présentait le double avantage d'augmenter sensiblement les gammes de tailles étudiées et d'intégrer la variabilité de croissance interannuelle.

Tableau 1. Résultats de l'Ancova pour l'effet de la variable indépendante (Age) et de la covariable (Année de prélèvement: 1999, 2000, 2001 et 2002) sur la taille des anguilles sédentaires prélevées pour l'otolithométrie.

Source	Somme des carrés	Degré de liberté	Carré moyen	F-ratio	<i>P</i>
Age	2048363,443	6	341393,907	234,029	0,000
Année	850,336	1	850,336	0,583	0,445
Erreur	981750,102	673	1458,767		

Tableau 2: Résultats de l'Ancova pour l'effet de la variable indépendante (Age) et de la covariable (Année de prélèvement: 2001, 2002 et 2003) sur la taille des anguilles argentées dévalantes prélevées pour l'otolithométrie.

	Somme des carrés	Degré de liberté	Carré moyen	F-ratio	<i>P</i>
Age	491463,603	6	81910,601	15,661	0,000
Année	4031,629	1	4031,629	0,771	0,383
Erreur	418412,272	80	5230,153		

#### Taux de disparition

L'expression "taux de disparition" est privilégiée par rapport aux "taux de mortalités" dans le cas de l'anguille (Verreault, 2002). Ce taux de disparition intègre les valeurs de mortalités totales et d'émigration, la contribution individuelle de ces deux phénomènes étant difficilement identifiable au sein des différentes cohortes (Verreault, 2002). Dans le bassin versant du Frémur, aucune pêcherie d'anguille n'est présente. Si quelques captures sportives accidentelles ont été rapportées, l'impact de la pêche sur la dynamique de la sous-population du Frémur est considérée comme négligeable (Feunteun *et al.*, 2000). Le "taux de disparition" fait donc référence à la mortalité naturelle et à l'émigration du système via la dévalaison. La méthode privilégiée pour estimer ce taux de disparition a été l'approche classique de la courbe de captures aux différents âges (Beverton & Holt, 1957; Robson & Chapman, 1961; Ricker, 1975; Brêthes & O'Boyle, 1990). Elle est obtenue par le graphique du logarithme des nombres d'anguilles capturées en fonction de leur âge. La partie ascendante et le dôme de la courbe représentent des classes d'âge incomplètement recrutées dans le système. La partie descendante de la courbe représente les individus recrutés (i.e. sédentaires) tandis que la pente

de cette droite descendante donne une estimation du "taux de disparition". Pour que cette estimation soit non-biaisée, quatre conditions sont requises (Sparre, 1985) :

- L'échantillon a été pris au hasard et les âges sont bien identifiés
- L'effort de pêche est le même au cours de l'échantillonnage
- Le recrutement est stable
- le taux de disparition est demeuré constant pour toute la période étude

Si les deux premières sont clairement respectées, des aménagements et des arguments doivent être apportés en faveur des deux dernières. Nous avons en effet précédemment vu que le recrutement était caractérisé par une variabilité interannuelle importante sur la période d'étude (cf. chapitre I). Pour pallier ce problème, nous avons effectué comme le suggère Ricker (1980), la moyenne des effectifs par classe d'âge sur l'ensemble de la période d'étude 1997-2004. Cette opération permet d'analyser les données sur les bases du recrutement moyen observé dans le Frémur pendant la période d'étude. Enfin, la saturation du système dans les zones lotiques illustrée par une sélection des habitats favorables des anguilles jaunes sur la période d'étude (cf. partie II.1.), milite en faveur d'une stabilité relative du taux de disparition dans ces zones lotiques. Compte tenu de ces éléments, nous considérons que toutes les conditions d'applications requises pour estimer le taux de disparition dans les zones lotiques du Frémur sont respectées.

## Résultats

### Sommaire de l'échantillonnage

L'échantillonnage réalisé entre 1997 et 2004 a permis la capture et la prise de données sur 82298 individus répartis entre les trois écophases (Tableau 3).

Tableau 3. Nombre d'anguilles échantillonnées dans le bassin versant du Frémur.

Ecophases	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	Total
Recrutement	3454	26765	5995	7965	13578	2457	369	12124	72707
Stock	579	508	558	666	766	582	460	866	4985
Dévalaison	550	676	1101	705	392	366	517	299	4606

## Age et taille des anguilles

Parce que notre échantillonnage est réalisé dans les zones lotiques où les anguilles mâles prédominent (Feunteun *et al.*, 2000), nous n'avons pas stratifié l'échantillon selon les sexes. Ces résultats seront donc représentatifs des anguilles mâles du Frémur.

Des estimations de l'âge ont été réalisées chez 844 individus couvrant un spectre de 10 ans. L'âge a été déterminé pour 75 anguilles capturées en montaison, 681 capturées en phase de sédentarisation et 88 en avalaison. On retrouve au Tableau 4, les caractéristiques de taille selon l'âge des anguilles traitées. On observe que, pour une même cohorte, les individus faisant partie de l'écophase Recrutement ont une taille moyenne proche de celles des anguilles Stock. A l'inverse, les individus faisant partie de l'écophase Stock ont systématiquement une taille moyenne plus petite que les anguilles argentées dévalantes. Ces différences observées militent en faveur de la création des trois clés âge-longueur, soit une pour chacune des écophases étudiées. Une illustration des chevauchements de taille pour chaque anguille dont l'âge a été déterminé se trouve à la Figure 2.

Tableau 4. Caractéristiques des anguilles de la sous population du Frémur. Effectif ( $n$ ), taille moyenne en mm ( $\mu$ ) et écart-type ( $\sigma$ ) par cohorte et par écophase.

Classe d'âge →		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Recrutement	$n$	37	23	10	5						
	$\mu$	107,6	132,3	235,5	251,8						
	$\sigma$	16,0	27,8	35,5	23,3						
Stock	$n$	21	115	169	240	105	24	7			
	$\mu$	102,2	161,3	232,5	281,2	322,8	352,2	377,4			
	$\sigma$	23,4	28,7	34,7	43,2	41,0	45,4	36,8			
Dévalaison	$n$				8	26	29	17	5	2	1
	$\mu$				372,9	381,9	457,9	512,6	570,6	746,0	547
	$\sigma$				12,3	47,6	75,6	109,0	49,6	67,9	-

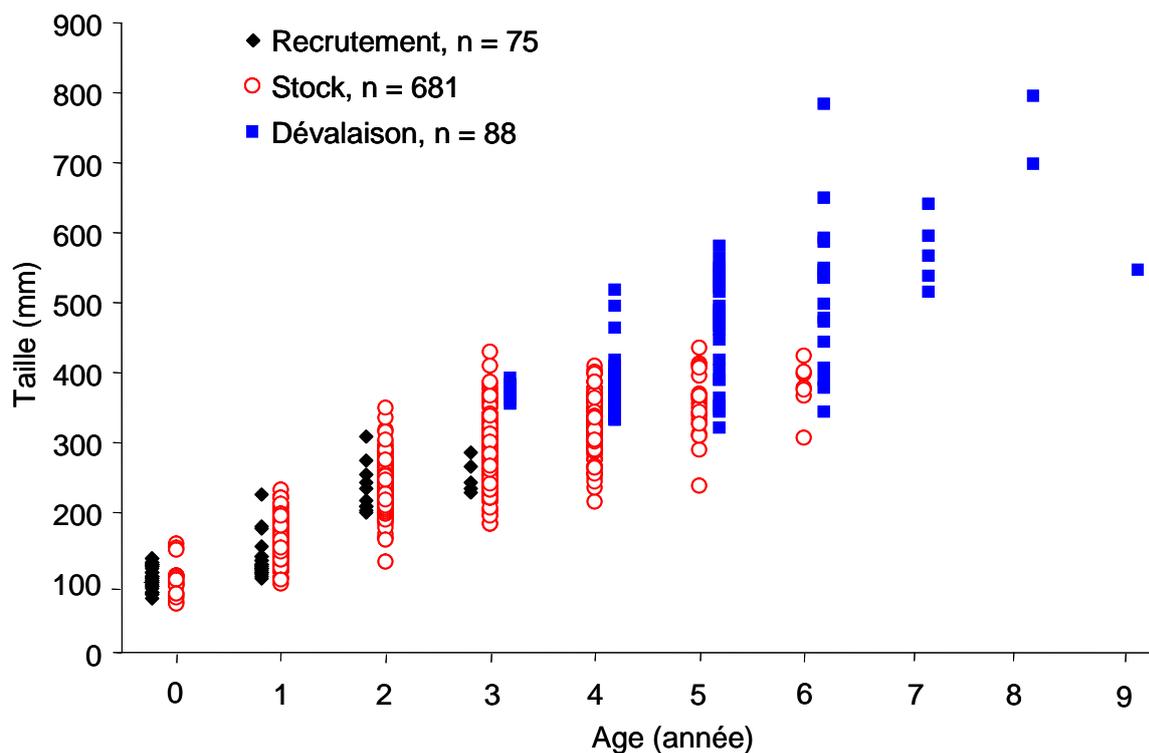


Figure 2. Distribution des tailles à l'âge pour les anguilles dont l'âge a été estimé par otolithométrie.

#### Description de la structure en âge des trois écophases

Les clés âge-longueur pour chaque écophase permettent de calculer la proportion d'individus d'un âge donné dans chaque classe de taille. Cette proportion est appliquée à l'ensemble des captures de chaque écophase pour estimer les effectifs de chaque cohorte à l'intérieur des classes de tailles. Les trois clés âge-longueur sont présentées en annexe de cette partie.

#### Recrutement

La très grande majorité des recrues fluviales capturées dans la passe-piège du Bois Joli (98,5%) a une taille comprise entre 89 mm et 209 mm. La classe modale se situe à 120 - 149 mm (Figure 3). Les individus d'âge 1 dominent les effectifs puisqu'ils représentent 62,5% des captures totales. Les individus d'âge 0 représentent 30,1% des captures totales tandis que les individus d'âge  $\geq 2$  ans représentent seulement 7,5% des captures totales (Figure 4).

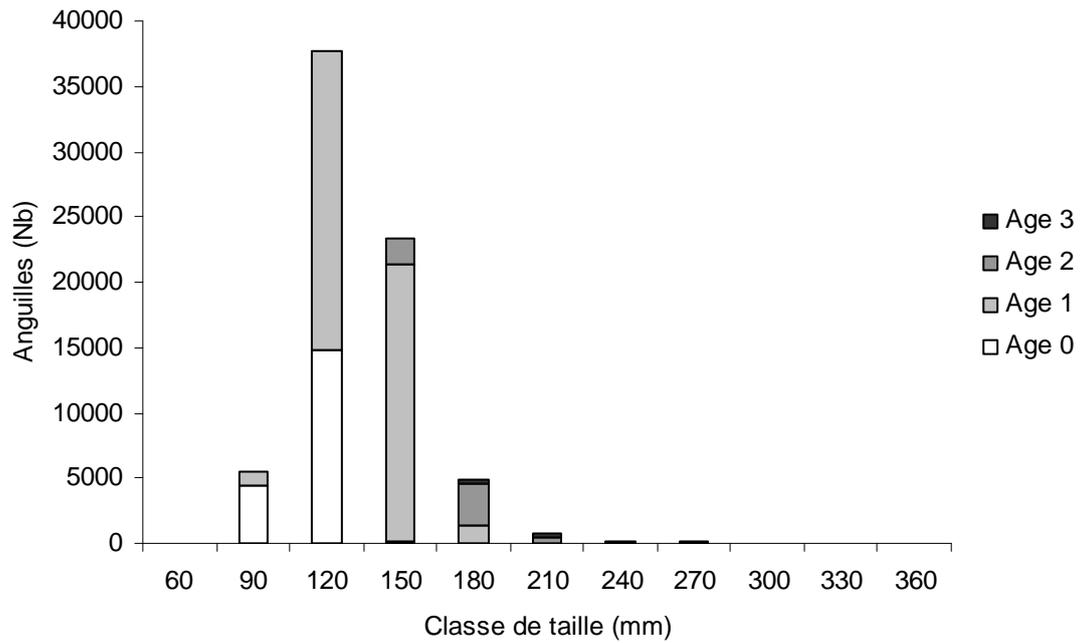


Figure 3. Structure en taille stratifiée selon l'âge pour les anguilles capturées en migration de montaison dans la passe piège du Bois Joli.

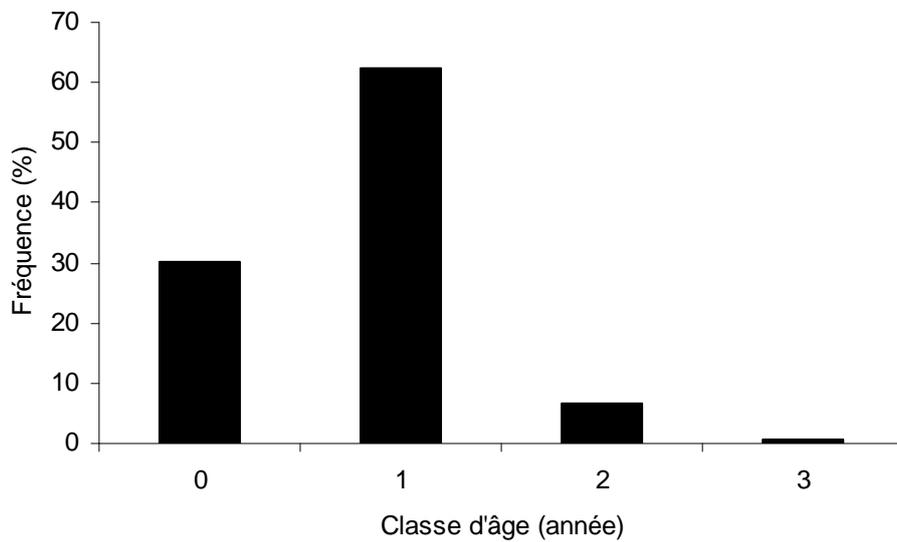


Figure 4. Distribution des fréquences des classes d'âges des anguilles capturées en migration de montaison dans la passe-piège du Bois Joli.

## Stock

L'échantillonnage au mois de Septembre dans les stations du Frémur a permis la capture de 4985 anguilles entre les années 1997 et 2004. La clé âge-longueur (cf. annexe) permet de dresser la structure en taille stratifiée à l'âge (Figure 5). Les tailles échantillonnées varient entre un minimum de 56 mm et un maximum de 854 mm. Les individus dont la taille varie entre 120 mm et 270 mm dominent les effectifs, tandis que les anguilles  $\geq 450$  mm (dominées par les femelles) représentent moins de 5% des captures totales sur la période d'étude. Globalement, l'échantillonnage a permis la capture de 7 cohortes (âges 0 à 6) sur l'ensemble des stations du Frémur. L'analyse de la distribution des fréquences de classe d'âges pour cette écophase montre que les plus jeunes individus (âge 0) sont très peu nombreux puisqu'ils représentent 3,6% des captures totales. Les anguilles envahissent le Frémur dès l'âge 0 mais préférentiellement à l'âge 1 et 2. Les anguilles appartenant aux classes d'âges 1 à 4 sont les plus nombreuses puisqu'elles représentent près de 90,0% des captures totales (Figure 6). Etant donné que la sélectivité des engins de pêche n'affecte pas les structures de taille et d'âge observées (Lambert *et al.*, 1994), nous assumons que celles-ci sont représentatives des anguilles sédentarisées dans les stations lotiques.

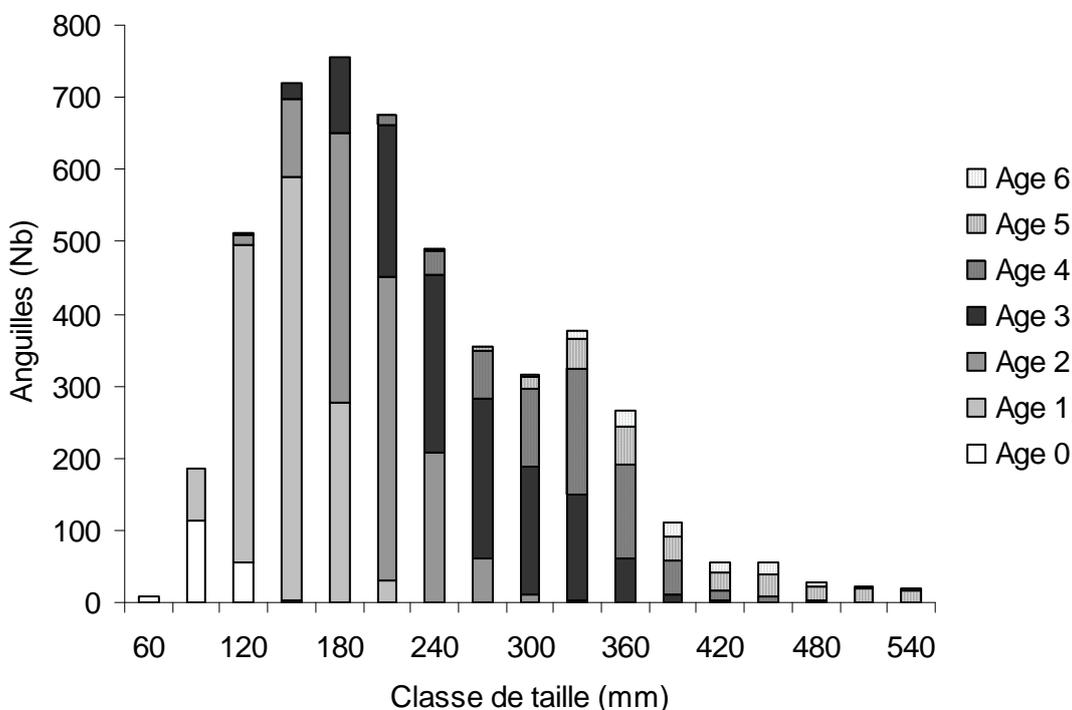


Figure 5. Structure en taille stratifiée selon l'âge pour les anguilles sédentarisées (stock) dans les zones lotiques du Frémur.

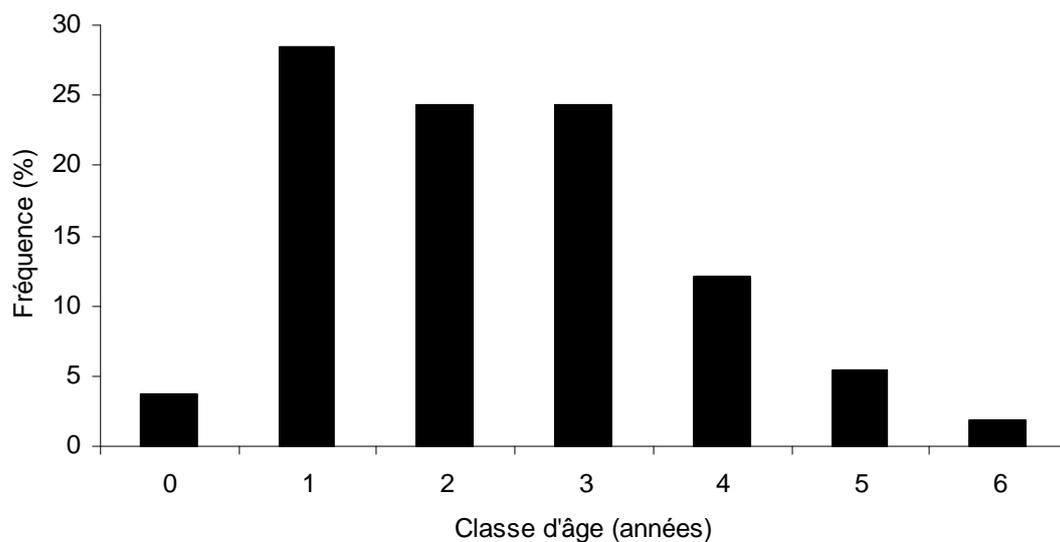


Figure 6. Distribution des fréquences de classes d'âges pour les anguilles sédentarisées (stock) dans les zones lotiques du Frémur.

#### Écophase des anguilles en dévalaison

4606 anguilles argentées en migration d'avalaison ont été capturées dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes sur la période d'étude. Les mesures de la taille et la clé âge-longueur élaborée pour cette écophase (cf. annexe) permettent de dresser la distribution des fréquences de taille stratifiées selon l'âge (Figure 7). Cette distribution est bimodale avec un premier mode qui varie entre les classes de taille 360 mm et 420 mm, puis un second mode entre 510 mm 600 mm. Le premier mode correspond aux mâles et le second aux femelles (Figure 8). L'analyse des distributions de fréquences des cohortes permet d'évaluer leur représentation au sein de cette écophase. Les individus les plus jeunes à entreprendre leur migration d'avalaison ont 3 ans tandis que les plus âgés ont au moins 9 ans (Figure 9). L'âge maximum observé des anguilles mâles argentés étant de 6 ans, nous considérons que l'âge à l'argenture des anguilles mâles du Frémur varie entre 3 et 6 ans.

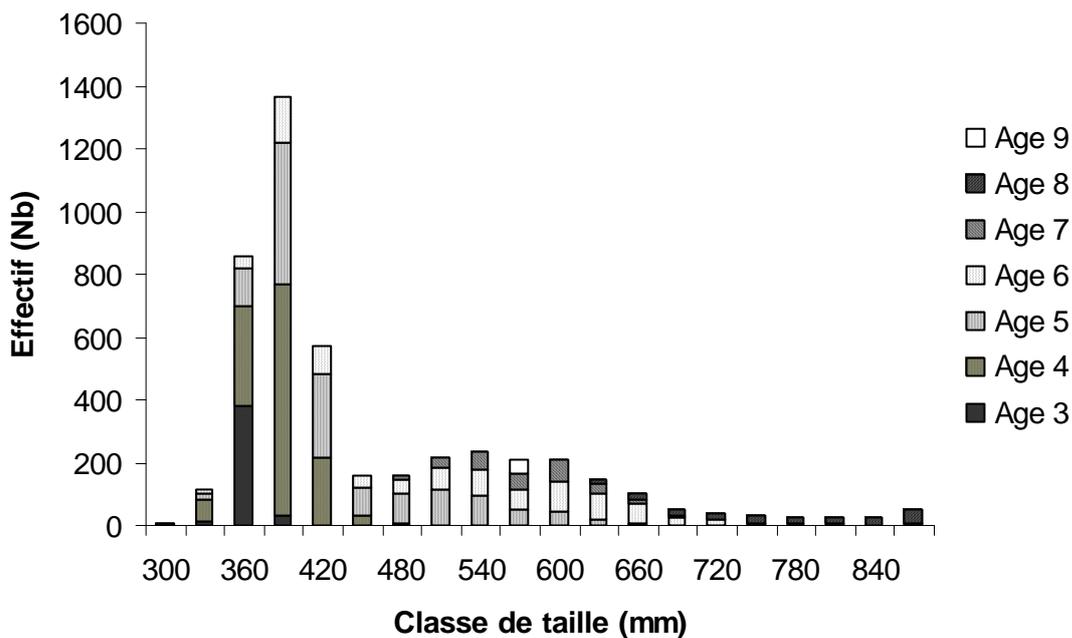


Figure 7. Structure en taille stratifiée selon l'âge pour les anguilles argentées capturées en migration dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes.

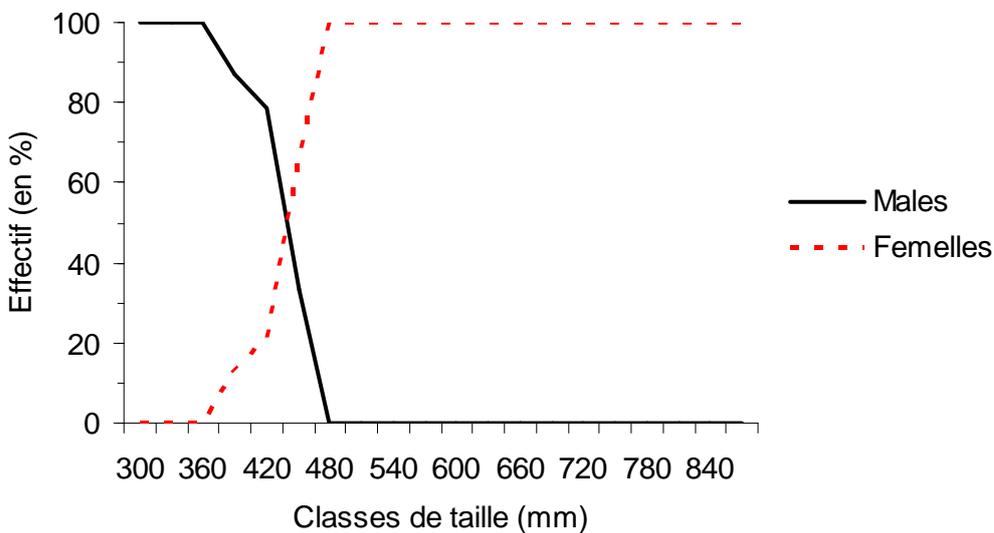


Figure 8. Evolution du sexe ratio des anguilles argentées par classe de tailles capturées dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes ( $\sigma = 63$  ;  $\rho = 67$ ).

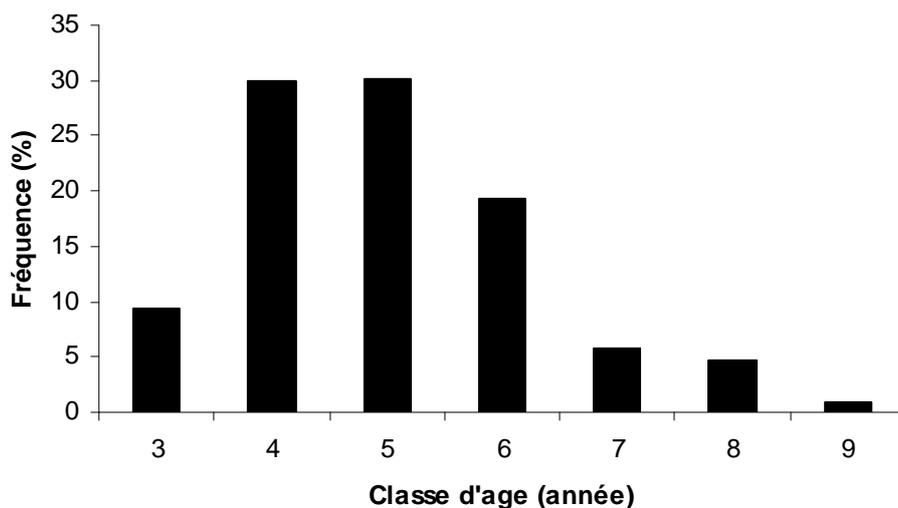


Figure 9. Distribution des fréquences de classes d'âges pour les anguilles argentées capturées en migration dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes.

#### Résultat sur les taux de disparition

Les résultats des taux de disparition sont consignés dans le tableau ci-dessous.

Tableau 5. Effectif annuel et moyen sur la période 1997-2004 par classe d'âge des anguilles échantillonnées dans les zones lotiques du Frémur et taux de disparition.

Année	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	Moyenne 1997 - 2004
Age									
0	3	3	3	4	11	4	3	4	4
1	83	124	86	113	210	107	111	176	126
2	143	149	133	136	216	135	109	295	164
3	173	127	174	186	187	160	111	236	169
4	104	63	99	121	84	99	63	87	90
5	47	28	45	72	40	46	40	46	45
6	18	11	16	26	14	18	15	16	17
Taux de disparition	0,755	0,808	0,793	0,648	0,857	0,723	0,650	0,865	0,761

La courbe des captures présente une diminution des effectifs à partir de 3 ans jusqu'à 6 ans (Figure 9). La droite de régression affiche un taux de disparition de 0,761. Ce taux signifie une diminution annuelle moyenne de 53,2 % ( $1 - e^{-Z}$ ) avec un intervalle de confiance à 95% qui varie entre 39,3% et 64,0%. Ce résultat signifie que chaque année, environ 53,2% des anguilles d'une cohorte disparaissent de la sous-population sous l'effet combiné de la mortalité et de l'émigration entre 3 et 6 ans.

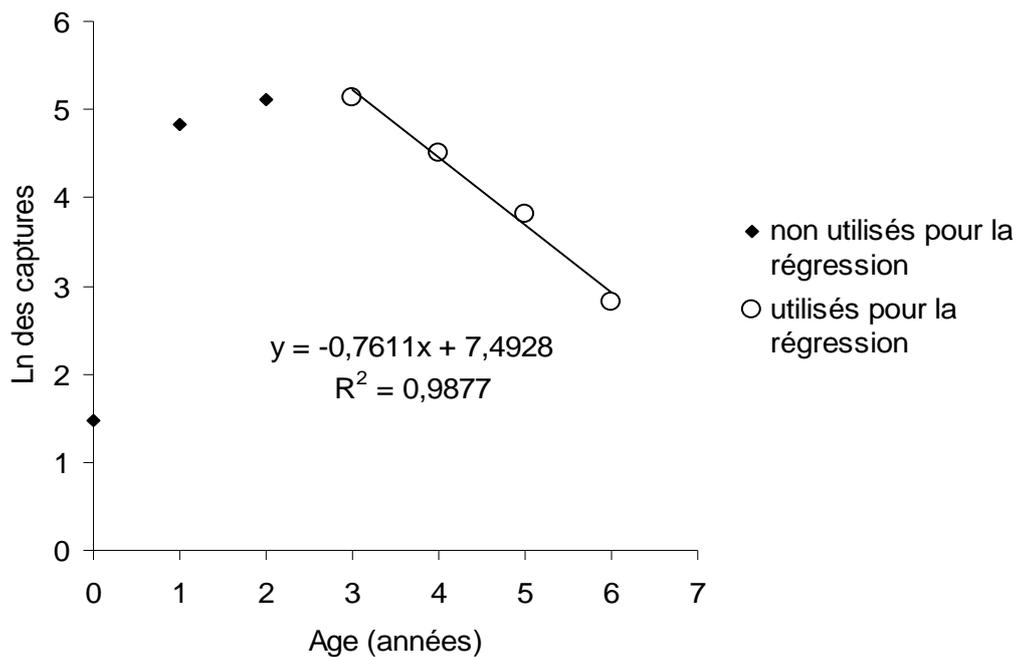


Figure 9. Courbe de captures et droite de régression pour les anguilles des stations lotiques du bassin versant du Frémur.

La détermination du taux de disparition permet de modéliser la dynamique des effectifs de la sous population au cours de sa vie dans le bassin versant du Frémur. La Figure 10 illustre l'évolution d'une cohorte théorique de 1000 individus recrutés à l'âge 1 dans le bassin versant du Frémur et en ressortant en tant qu'anguille argentée de sexe mâle à des âges qui varient entre 4 et 6 ans. Selon scénario, et sous l'hypothèse d'un taux de disparition (53,2%) constant entre toutes les cohortes, l'entrée de 1000 anguilles d'âge 1 pourrait générer 103 anguilles argentées d'âge 4, 48 d'âge 5 ou 22 d'âge 6.

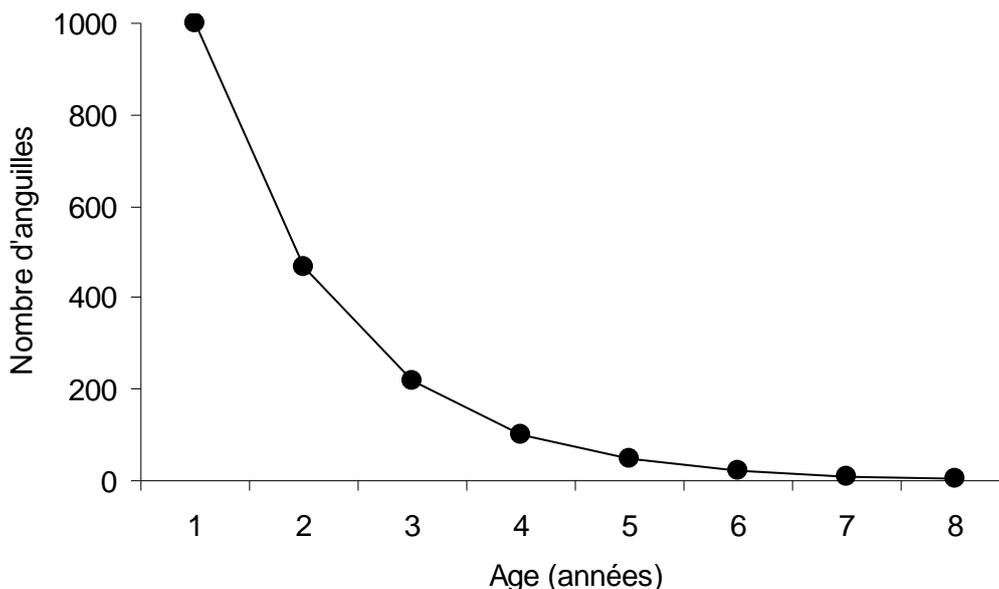


Figure 10: Evolution théorique des effectifs d'une cohorte de 1000 anguilles dans le bassin versant du Frémur.

## Discussion

A notre connaissance, la présente étude est la première pour l'anguille européenne *A. anguilla* qui s'intéresse à la dynamique d'une sous population d'anguilles à l'échelle d'un bassin versant, en intégrant une analyse des trois écophases (Recrutement, Stock et Dévalaison) et sur une échelle temporelle (7 années) si importante.

La structuration en âge globale de la sous population d'anguilles du Frémur telle que nous l'avons présenté dans ce chapitre est intéressante selon nous pour deux raisons principales. Tout d'abord, elle constitue la base de calcul de paramètres de la dynamique de la sous-population, comme la mortalité naturelle (ou "taux de disparition" ; Verreault, 2002). De plus, elle doit permettre de situer la sous-population d'anguilles du Frémur par rapport à d'autres.

Les études qui présentent des structures en âge de sous-populations d'anguilles sont peu nombreuses. De plus, la comparaison des résultats obtenus entre les sites est rarement aisée à en raison de deux types de problèmes. Premièrement, la diversité des techniques d'échantillonnage utilisées (engins passifs, pêches électriques, vidanges d'étang, etc.) engendre des biais sur la représentation de la sous-population. Deuxièmement, la diversité de méthodes permettant la décomposition en âge des sous-populations (otolithométrie,

décomposition polymodale graphique ou statistique, etc.) peut entraîner des erreurs importantes et influencer la représentation structurale des sous-populations (Adam, 1997).

La détermination du taux de disparition de la sous-population du bassin versant du Frémur intègre les valeurs de mortalité totale et d'émigration des anguilles argentées (Verreault, 2002). Il n'est pas possible de segmenter ce taux pour évaluer la part de chacun des phénomènes au sein de chaque cohorte. Même lorsque les individus possèdent les caractéristiques des anguilles argentées, ils n'entreprennent pas automatiquement leur migration d'avalaison la même année (Vollestad *et al.*, 1994 ; Feunteun *et al.*, 2000 ; Acou *et al.*, 2005). Nos résultats montrent qu'environ 53,2% des anguilles d'une cohorte disparaissent de la sous-population sous l'effet de la mortalité et de l'émigration entre 3 et 6 ans. Verreault (2002), qui a analysé la dynamique d'une sous population d'anguilles américaines *A. rostrata* du Bas-Saint-Laurent, rapporte des taux de disparition de 0,22 ce qui correspond à une diminution annuelle moyenne de 23,2%, similaire à ce que Cairns *et al.* (2000) ont estimé dans un autre site du Saint-Laurent (rivière Pinette ; taux de disparition = 0,26). Ces deux sous populations nord-américaines sont caractérisées par une absence de mâles ce qui est communément le cas des sous populations d'anguilles évoluant à latitude élevée où les densités sont faibles (Helfman *et al.*, 1987 ; Verreault, 2002). La sous population du Frémur qui présente un sex ratio plutôt en faveur des mâles sur la période d'étude, même si celui est variable (cf. partie III.2.), présente un taux de disparition plus de deux fois plus importants. Il est probable qu'une analyse intégrant les anguilles sédentaires femelles (avec un échantillonnage important dans les zones profondes du Frémur où elles dominent ; Laffaille *et al.*, 2003) permettrait d'obtenir une estimation plus faible. Enfin, d'autres méthodes d'estimation de ce taux de disparition à partir des données biologiques (voir Adam, 1997 pour revue) ou de marquage/recapture par PIT-tags (avec le logiciel Mark) sont en cours d'analyse. Il paraît important d'estimer ces taux de disparition à l'aide de méthodes indépendantes dans le but d'appréhender leur variabilité (Adam, 1997).

Dans notre étude, les causes responsables de la diminution des effectifs par la mortalité n'ont pas été identifiées. Adam (1997), en analysant la dynamique de la sous population d'anguilles du lac de Grand Lieu (Ouest de la France), avait estimé que l'exploitation par la pêche commerciale puis la prédation par des oiseaux piscivores (e.g., le héron cendré *Ardea cinerea* et le grand cormoran *Phalacrocorax carbo*) étaient dans cet ordre les causes plus importantes de mortalité des anguilles de ce site. Comme nous l'avons déjà mentionné, aucune pêcherie d'anguilles n'est présente dans le Frémur. De plus, le prélèvement d'anguilles par la pêche sportive n'est qu'accidentelle dans ce bassin versant dans la mesure où la majorité des

pêcheurs privilégie la capture d'espèces (carpes, sandres, brochets, truite commune et surtout arc-en-ciel) plus "intéressantes" (sic). De même, aucune colonie de cormorans ou de hérons n'a été recensée aux alentours de ce bassin versant. L'explosion démographique des cyanobactéries (Microcystine-LR, cf. partie IV.2.2.) et les périodes d'anoxie qui les accompagnent ne peuvent également être tenues responsables de ces taux de disparition élevés. En effet, notre estimation concerne les zones lotiques courantes où ces phénomènes ne sont pas observés. Les pathologies liées par exemple à la présence du parasite *Anguillicola crassus* dans la vessie natatoire des anguilles (voir Kirk, 2003 pour revue) peuvent représenter une cause potentielle de mortalité dans la sous population d'anguilles du Frémur. Un examen de la vessie natatoire de 51 anguilles argentées migrantes capturées dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes entre 2000 et 2003, a montré que *A. crassus* était en effet présent dans environ 75% des cas examinés, avec des abondances moyennes de 8 individus par vessie (Acou *et al.*, 2004). Ces taux apparaissent élevés par rapport à des anguilles issues de la Loire (prévalence = 67% et abondance moyenne = 6,7 *A. crassus*) ou de la rivière Oir en Basse Normandie (56% et 3,7 ind.) (Acou *et al.*, 2004). Cependant, l'impact de ce parasite sur la physiologie, la condition somatique et la survie de son hôte au cours de sa phase continentale reste peu connu et fait encore largement débat (Kelly *et al.*, 2000; Kirk, 2003; Lefebvre *et al.*, 2003). Une dernière hypothèse qui peut être avancée concerne la saturation des zones lotiques du Frémur. Comme nous l'avons vu dans la partie II.1., les densités d'anguilles observées dans les zones lotiques du Frémur sont parmi les plus élevées publiées en Europe (en moyenne  $0,40 \pm 0,48$  ind.m<sup>-2</sup> entre 1995 et 2001). La capacité d'accueil du Frémur, définie par la qualité de ses habitats et son accessibilité, n'est probablement pas assez importante par rapport à l'arrivée importante de recrues fluviales chaque année dans ces zones lotiques (Feunteun *et al.*, 2003). Dans ce contexte, il est probable que des mortalités densité-dépendantes permettent de réguler et stabiliser, via des phénomènes de compétition intraspécifique (voire même intracohorte), les abondances des anguilles  $\geq 300$  mm (cf. partie II.1.) dans ces zones. Un tel phénomène a précédemment été décrit par Vollestad & Jonsson (1986) dans la rivière norvégienne Imsa.

## **Bibliographie**

Voir la partie « Bibliographie générale ».

## ANNEXE

### Clés âge-longueur des trois écophases de la sous-population d'anguilles du Frémur

1. Clé âge-longueur des recrues fluviales capturées dans la passe-piège du Bois Joli.

Classe de taille (mm)	Age 0	Age 1	Age 2	Age 3
60 - 89	0,74	0,26		
90 - 119	0,82	0,18		
120 - 149	0,39	0,61		
150 - 179	0,01	0,91	0,09	
180 - 209		0,29	0,66	0,05
210 - 239		0,01	0,70	0,29
240 - 269			0,53	0,47
270 - 299			0,58	0,42
300 - 329			0,81	0,19
330 - 359			0,97	0,03

2. Clé âge-longueur des anguilles sédentaires (Stock) capturées dans les stations lotiques du Frémur.

Classe de taille (mm)	Age 0	Age 1	Age 2	Age 3	Age 4	Age 5	Age 6
60 - 89	0,91	0,09					
90 - 119	0,60	0,39					
120 - 149	0,11	0,85	0,03	0,01			
150 - 179	0,01	0,81	0,15	0,03			
180 - 209		0,36	0,49	0,14			
210 - 239		0,04	0,62	0,31	0,02		
240 - 269			0,42	0,50	0,07	0,01	
270 - 299			0,17	0,62	0,19	0,02	
300 - 329			0,04	0,56	0,34	0,05	0,01
330 - 359			0,01	0,39	0,47	0,11	0,03
360 - 389				0,23	0,49	0,20	0,08
390 - 419				0,11	0,41	0,32	0,17
420 - 449				0,04	0,27	0,44	0,25
450 - 479				0,02	0,15	0,57	0,27
480 - 509					0,07	0,71	0,22
510 - 539					0,03	0,83	0,14
540 - 569					0,01	0,93	0,06

3. Clé âge-longueur des anguilles argentées dévalantes capturées dans le piège de dévalaison du Pont es Omnes.

Classe de taille (mm)	Age 3	Age 4	Age 5	Age 6	Age 7	Age 8	Age 9
300 - 329		0,68	0,22	0,10			
330 - 359	0,10	0,63	0,19	0,07			
360 - 389	0,45	0,36	0,14	0,05			
390 - 419	0,02	0,54	0,33	0,11			
420 - 449		0,37	0,47	0,15			
450 - 479		0,18	0,58	0,22	0,02		
480 - 509		0,06	0,61	0,28	0,06		
510 - 539		0,01	0,53	0,32	0,14		
540 - 569			0,41	0,35	0,23		
570 - 599			0,23	0,31	0,24		0,21
600 - 629			0,20	0,46	0,31	0,02	
630 - 659			0,13	0,55	0,24	0,07	
660 - 689			0,07	0,60	0,13	0,20	
690 - 719			0,03	0,53	0,04	0,40	
720 - 749			0,01	0,39	0,01	0,59	
750 - 779				0,27		0,72	
780 - 809				0,19		0,81	
810 - 839				0,15		0,85	
840 - 869				0,12		0,88	
870 - 900				0,11		0,89	

## **IV.2. Influence des caractéristiques des hydrosystèmes sur les structures (tailles, âges) et la "qualité" des anguilles argentées.**

### IV.2.1. Influence des caractéristiques hydrosystèmes sur les caractéristiques des anguilles argentées : exemple de deux écotypes en Camargue.

Cette partie est présentée sous la forme d'un article publié dans la revue *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*.

#### Résumé.

Dans le système lagunaire camarguais (sud de la France), les civelles recrutées peuvent coloniser et grandir dans des milieux saumâtres très productifs (étang du Vaccarès) ou dulçaquicoles (canal du Fumemorte). Dans cette étude, nous comparons les caractéristiques (croissance, tailles et âges à l'argenture) des anguilles capturées pendant 4 années (1997-2000) dans ces deux milieux distincts (saumâtre vs dulçaquicole) dans le but d'analyser la relation entre le site de croissance et les caractéristiques des anguilles argentées produites. La sous population du Fumemorte (salinité : 0,9 g/l en moyenne) s'apparente à une population de type "eau douce" (81,6% de femelles, âges maximum observés = 9 - 11 ans, croissance faible (gain annuel de 46 mm)) tandis que celle de l'étang du Vaccarès (salinité : 9,7 g/l en moyenne sur la même période) est caractéristique d'une lagune (45,6% de femelles, âges maximum 5 - 6 ans, forte croissance (gain annuel de 90 mm)). Les âges à la métamorphose des anguilles femelles de l'étang du Vaccarès sont très précoces (83,3 % des femelles s'argentent entre 4 et 5 ans) par rapport à ceux du canal du Fumemorte (94 % des femelles s'argentent entre 7 et 9 ans). Les potentialités de croissance qu'offre la lagune du Vaccarès induisent probablement un tel résultat. Cependant, ce turnover seul ne peut expliquer les différentes proportions d'anguilles femelles argentées observées dans le canal de drainage du Fumemorte (23 %) et de l'étang du Vaccarès (2,4 %). L'influence des paramètres de population (sex-ratio, structure de population et abondance) sur l'acquisition de l'argenture dans les deux biotopes est discutée.

## SILVERING OF FEMALE EELS (*ANGUILLA ANGUILLA*) IN TWO SUB-POPULATIONS OF THE RHÔNE DELTA.

A. ACOU, F. LEFEBVRE, P. CONTOURNET, G. POIZAT, J. PANFILI, A. J. CRIVELLI

---

Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

Correspondence : Acou A. Tel : (33) 02-23-23-69-36 ; Fax : (33) 02-23-23-51-38 ;

E-Mail : [anthony.acou@univ-rennes1.fr](mailto:anthony.acou@univ-rennes1.fr)

### SUMMARY

The eel population of the Camargue lagoon system can be divided into two sub-units living in two distinct biotopes (freshwater and brackish water) and characterised by different population structures and especially growth patterns. The sub-population living in the Fumemorte canal (average salinity: 0.9 g/l) is a freshwater population type (81.6% females, maximum ages observed = 9 - 11 years, slow growth (annual gain 46 mm)) whereas that of the Vaccarès lagoon (average salinity: 9.7 g/l over the same period) is typical of a lagoon (45.6% females, maximum ages 5 – 6 years, fast growth (annual gain 90 mm)).

In each sub-population, Gonadosomatic Index (GSI) and OI (Ocular Index) were measured on female eels over a sampling period that started in January 1997 and ended in December 2000.

In both types of habitat, and in agreement with previous studies, we observed a threshold value of  $GSI \geq 1.4$  % characterising the silver stage (MARCHELIDON *et al.*, 1999). The increase in eye area was a progressive phenomenon, initiated in the yellow stage and was significantly correlated ( $p < 0.001$ ) with the GSI. As with the GSI, OI increased in silver eels, the threshold value of  $\geq 8.0$  discriminating silver eels.

We will show that silvering follows different patterns between the two habitats. Age at metamorphosis in female eels take place very early in the Vaccarès lagoon (83.3% of females metamorphose between 4 and 5 years) compared to those in the Fumemorte drainage canal (94% of females metamorphose between 7 and 9 years). We suggest that the growth potential provided by Vaccarès lagoon accounts for this difference in age at metamorphosis. Although, such a turnover cannot explain alone the different proportions of female silver eels observed in the Fumemorte drainage canal (23%) and Vaccarès lagoon (2.4%). Influence of population's parameters like sex-ratio, population structure and abundance on silvering process, is discussed.

**Key-words:** European eel, *Anguilla anguilla*, silvering, ocular index, gonadosomatic index, growth pattern, age at metamorphosis, freshwater, brackish water.

## L'ARGENTURE CHEZ DES ANGUILLES FEMELLES (*ANGUILLA ANGUILLA*) DE DEUX SOUS-POPULATIONS DU DELTA DU RHÔNE.

### RÉSUMÉ

Le peuplement anguillicole du système lagunaire camarguais peut être scindé en deux sous unités caractérisées par des structures de population et notamment des patrons de croissance différents en rapport avec deux biotopes distincts (eau douce et eau saumâtre). La sous population du Fumemorte (salinité : 0,9 g/l en moyenne) s'apparente à une population de type « eau douce » (81,6 % de femelles, âges maximum observés = 9 - 11 ans, croissance faible (gain annuel de 46 mm)) tandis que celle de l'étang du Vaccarès (salinité : 9,7 g/l en moyenne sur la même période) est caractéristique d'une lagune (45,6 % de femelles, âges maximum 5 - 6 ans, forte croissance (gain annuel de 90 mm)).

Pour chaque sous-population, nous avons mesuré le Rapport Gonadosomatique (RGS) et l'Index Oculaire (IO) des anguilles femelles sur une période d'échantillonnage qui débute en janvier 1997 et se termine en décembre 2000.

Dans les deux types de milieu, et en accord avec les études précédentes, nous observons une valeur seuil de RGS  $\geq 1,4$  % caractérisant le stade argenté (MARCHELIDON *et al.*, 1999). L'augmentation de la surface oculaire est également un phénomène progressif, initié dès le stade jaune et corrélé significativement au RGS ( $p < 0.001$ ). Comme le RGS, l'accroissement de l'IO s'accroît chez les anguilles argentées, la valeur seuil  $\geq 8,0$  discriminant les anguilles argentées.

Nous montrons que l'acquisition de l'argenture répond à des modalités différentes entre les deux milieux. Les âges à la métamorphose des anguilles femelles de l'étang du Vaccarès sont très précoces (83,3 % des femelles s'argentent entre 4 et 5 ans) par rapport à ceux du canal de drainage du Fumemorte (94 % des femelles s'argentent entre 7 et 9 ans). Nous pensons que les potentialités de croissance qu'offre la lagune du Vaccarès induisent un tel résultat. Cependant, ce turnover seul ne peut expliquer les différentes proportions d'anguilles femelles argentées observées dans le canal de drainage du Fumemorte (23 %) et de l'étang du Vaccarès (2,4 %). L'influence des paramètres de population (sex ratio, structure de population et abondance) sur l'acquisition de l'argenture dans les deux biotopes est discutée.

**Mots-clés** : Anguille européenne, *Anguilla anguilla*, argenture, index oculaire, rapport gonadosomatique, croissance, âge à l'argenture, eau douce, lagune.

### INTRODUCTION

The change from yellow eel to silver eel is a metamorphosis. It precedes the gamodromous migration in the life cycle of the eel. This metamorphosis involves a whole series of morphological and physiological transformations that mark the limit between two stages characterised by different life styles and environments. This "smoltification" is a transitional period between a growth stage (yellow eels) and a seaward migration stage (silver eels).

In a context of a major decline in eel stocks throughout its distribution range, it seems to be fundamental to characterise the yellow and silver ecophases with the long-term aim of "defining how many future spawning silver eels should be allowed to escape, both in terms of quantity and quality" (LAMBERT and FEUNTEUN, 1998).

Silver eels are characterised by a very contrasting colour pattern with a blackish brown back and a silvery white belly (FONTAINE, 1994). But this criterion, on its own, is insufficient to discriminate between the two stages (PANKHURST and LYTHGOE, 1982). The length of the fins also increases (LEE, 1979) and there is a general increase in the size of sensory organs, including the lateral line (ZACCHEI and TAVOLARO, 1988), the olfactory epithelium (SORENSEN and PANKHURST, 1988 in *Anguilla rostrata*) and especially the eye (PANKHURST, 1982; FONTAINE, 1994).

Metamorphosis is a gradual phenomenon that starts in the yellow stage, and that in neuro-endocrine terms consists of several stages that succeed one another from spring to autumn (FONTAINE, 1994). As a result, the discrimination of individuals during metamorphosis is subjective and varies between observers. It therefore seems to be important to find macroscopic criteria that can be measured in the field to give an objective status to eels being examined.

The ocular index (OI), that reflects changes in eye diameter (PANKHURST, 1982), has proved to be a useful criterion for assessing the degree of transformation of the eel (DURIF *et al.*, 2000). Several authors have compared the OI of groups of female eels that were in principle either already silver and in their migration phase (reference group) or sedentary and in principle still yellow, with the aim of finding threshold values for metamorphosis that could be used to discriminate the two ecophases.

The threshold values of OI that characterise silver eels vary between 6.5 (PANKHURST, 1982) and 8.0 (MARCHELIDON *et al.*, 1999), the division in individual values of the ocular indices between the two stages explaining these differences in threshold values.

Metamorphosis matches with an increase in ovary weight in female fish, as measured by the gonadosomatic index (GSI), which increases from 0.3 to 1.5% (FONTAINE *et al.*, 1976). Furthermore in sedentary female eels there is a correlation between OI and the GSI, reflecting the state of ovarian development. MARCHELIDON *et al.* (1999) showed that a threshold value of GSI of 1.4% of body weight characterised the silver stage.

Since four years, we have monitored the eel population in the Camargue lagoon system. This system can be divided into two sub-units characterised by different population structures and especially different growth patterns in two distinct biotopes (freshwater and brackish water lagoons), and identified by means of structures within their otoliths (PANFILI *et al.*, 1990).

The aim of this study is to characterise these two sub-populations by analysing internal and external criteria of metamorphosis (respectively GSI and OI) in females eels belonging to “freshwater” and “brackish water” ecotypes, according to the terminology used by MOUNAIX (1992) and PANFILI and XIMENES (1994). Then, we will compare the proportion of silver eels between the two sub-populations. Results are discussed in regard to the characteristics of the distinct populations (growth, age, length frequencies, abundance).

## MATERIALS AND METHODS

The Ile de Camargue (southern France) has been completely embanked since 1869. It is bounded to east and west by the two existing distributaries of the Rhône (Grand and Petit Rhône) and to the south by a seawall. The aim of these works was to prevent, in one hand, flooding from the Rhône, and in the other hand, incursions of salt water from the sea. The hydraulic connections between the Ile de Camargue and the exterior are therefore restricted. Connections with the sea are restricted to sluices in the seawall at the Grau de la Fourcade, and the main connection with the Rhône is via the irrigation pumps used to flood ricefields (POIZAT *et al.*, 1999).

The first sampling site chosen was the Fumemorte drainage basin (68 km<sup>2</sup>), which collects drainage water from a complex network of ditches and canals nearly 400 km long (CHAUVELON, 1998). Its hydrology therefore depends upstream on pumping from the Grand Rhône for irrigation, and downstream on the Vaccarès lagoon, the lower lagoons nearer the sea and exchanges with the sea. The Fumemorte flows by gravity into the Vaccarès and the "Lower Lagoons".

The Vaccarès lagoon, which was the second sampling site, is a permanently flooded lagoon with a mean depth of 1.5 m and an area of 64 km<sup>2</sup>. The average salinity of the Vaccarès recorded between 1997 and 2000 was 9.7 g.l<sup>-1</sup>. In the Rhône and the Fumemorte canal, the average salinities are less than 1 g.l<sup>-1</sup> (CHAUVELON, 1996). The average seasonal changes in temperature of the water in the Fumemorte and Vaccarès are similar. For example, in 1996, the mean water temperatures of Fumemorte and Vaccarès were 7.4 and 7.6°C in winter (November to February), and 21.1 and 22.0°C in summer (June to September).

Regular monthly sampling was conducted at these two sampling sites over a period of 4 years (January 1997 to December 2000). Each site was sampled using passive fishing in the form of fyke nets (known locally as ganguis) of 6 mm mesh. The nets were set for 4 days per month and were controlled every 24 hours. All the eels captured were measured and weighed (to the nearest mm and g).

For fish  $\geq 300$  mm, the sex was determined by macroscopic observation of gonads, using the criteria described by COLOMBO *et al.* (1984). The horizontal and vertical diameters of the right and left eyes were measured to the nearest tenth of a millimetre using a slide calliper. The ocular index (OI), based on a relation between the total length of the eel and the mean size of the two eyes, was calculated using the following formula (PANKHURST, 1982) :

$$OI = 25\pi/8TL\{(A+B)^2_R+(A+B)^2_L\}$$

Where A and B are respectively the horizontal and vertical eye diameters, TL the total length and R and L are right and left eyes. In this study, the silver eel stage is considered as corresponding to the onset of sexual maturation, since the metamorphosis of the yellow eel into the silver eel stage is the first step in the irreversible process leading to complete maturity (DEELDER, 1984).

The state of sexual development was estimated by the gonadosomatic index (GSI), calculated using the following formula :

$$GSI = \text{weight of gonads} * 100 / \text{carcass weight}$$

The individual age of the eels was determined by measurements on otoliths on a sample of 401 eels from the Fumemorte (140 - 820 mm) in 1989 and 243 eels from the Vaccarès (66 - 668 mm) in 1997-1998. A right otolith (sagitta) was extracted from each eel and examined in reflected light against a dark background.

The age at capture was estimated by counting the number of opaque lines corresponding to periods of active growth (PANFILI and XIMENES, 1994). The last opaque line was not counted if the eel was captured before the month of May. The age is given in months with a date of birth that is fixed for the 1 June, the date by which all elvers have colonised the Vaccarès (CRIVELLI, unpublished data). The corresponding formula is: Age = 12 \* N + (M - 5), where N is the number of opaque lines, M the rank of the month of capture (M = 1 in January, etc.).

Different models (linear, exponential, logarithmic and Verhulst) were tested to determine the best relation between Age and the Length. The Length-Age relations

obtained from the two samples from the Fumemorte and Vaccarès were then used to estimate the age of all the eels captured throughout the sampling period.

**RESULTS**

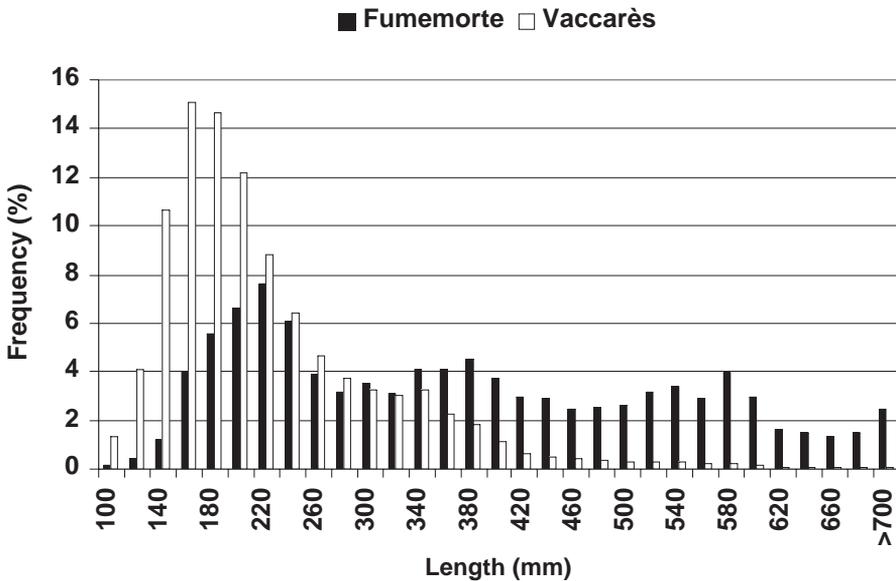
**Structures of the populations sampled**

For the entire sampling period (from January 1997 to December 2000), the two sub-populations consisted of eels whose length varied between 100 and 825 mm for the Fumemorte (N = 1350) and 60 and 717 mm for the Vaccarès (N = 8423) (Figure 1). The size structures of the eels from the two sites differed significantly (Kolmogorov-Smirnov test, df = 9758, p < 0.001).

In the Vaccarès lagoon there was a distinct peak corresponding to recently recruited young eels (160 – 200 mm). In the Fumemorte drainage canal, this peak was shifted toward larger sizes (200 – 240 mm).

Eels of ≥ 300 mm accounted for 58.0% (N = 782) of fish in the drainage canal and 15.4 % (N = 1295) in the Vaccarès lagoon. If the selectivity of the fishing gear (6 mm mesh) played a major role on the length distribution of the eels that were captured, this bias would have been the same in both sites and could not therefore have explained these different proportions.

The gonads were examined in eels ≥ 300 mm. The sex ratios of eels captured in the Fumemorte canal and Vaccarès lagoon differed significantly ( $\chi^2 = 5.26$ , df = 1, p < 0.05). In the Fumemorte, the sex ratio was dominated by females (81.6%, 532 females and 120 males) but was slightly dominated by males in the Vaccarès (54.4%, 617 males and 517 females).



**Figure 1**  
Size distribution of eels captured during four years sampling in the Fumemorte drainage canal (N = 1350) and in Vaccarès lagoon (N = 8423).

**Figure 1**  
Distribution des tailles d’anguilles capturées pendant les quatre années d’échantillonnage dans le canal de drainage du Fumemorte (N = 1350) et dans l’étang du Vaccarès (N = 8423)

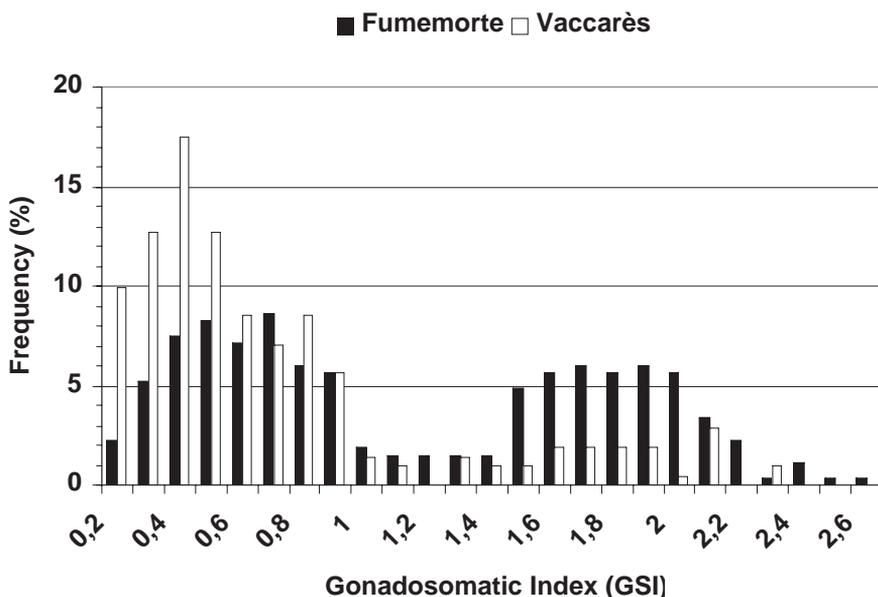
### Characterisation of the ecophases

#### Gonadosomatic index

The gonadosomatic indices of female eels varied from 0.08 to 2.53% in the Fumemorte and from 0.11 to 2.27% in the Vaccarès. The distributions of GSI of eels captured in the two sites were bimodal and were significantly different one from another (Figure 2) (Kolmogorov Smirnov test,  $df = 478$ ,  $p < 0.001$ ).

The GSI distribution of female eels captured in the Fumemorte drainage canal was characterised by two modes peaking at 0.6 and 1.8%, respectively. In the eels from Vaccarès, there was a distinct first peak at 0.4%, but it was difficult to distinguish the second peak of higher values of GSI because of the small numbers of fish.

In any case, the number of eels with GSI values of between 1.0 and 1.4% was low in both types of environment, being only 7.8% of the eels captured in the Fumemorte and 4.7% of those from the Vaccarès (Figure 2). It therefore seems that the values of GSI can be used to differentiate between female eels with low ( $< 1.4\%$ ) and high ( $\geq 1.4\%$ ) gonadosomatic indices.



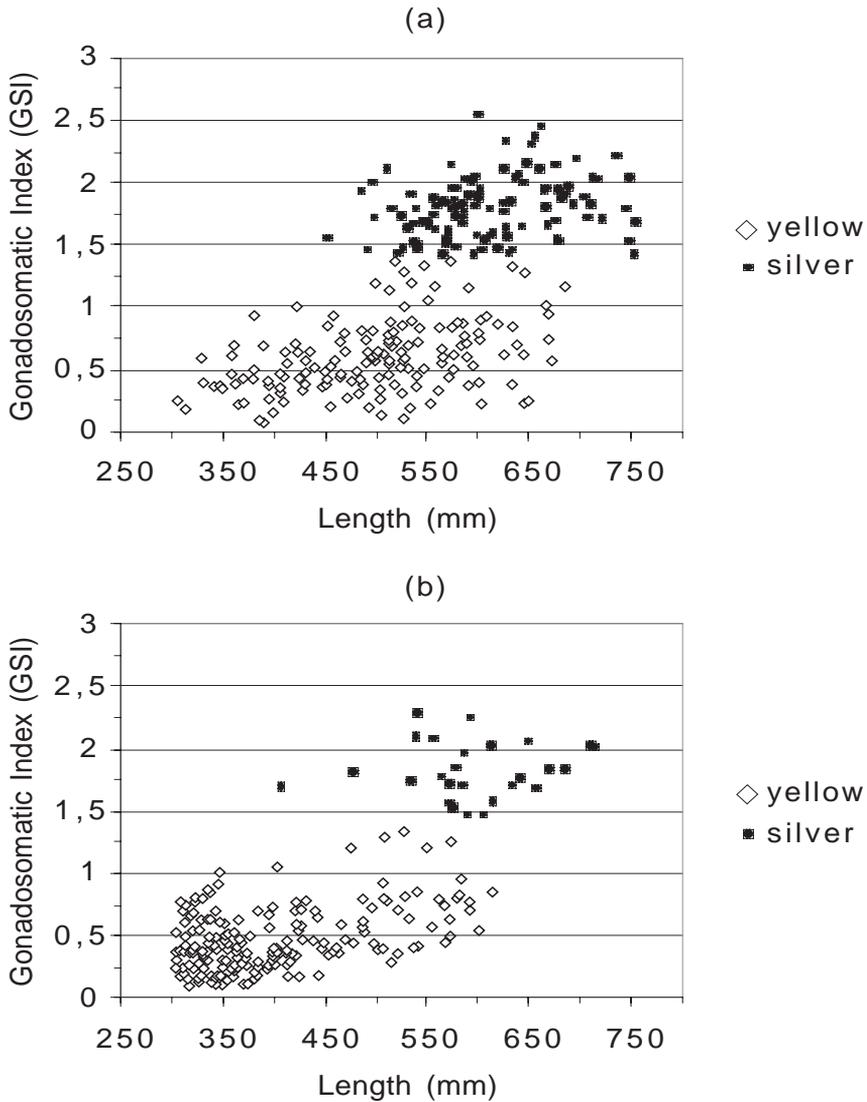
**Figure 2**  
Histogram representing the percentage of female eels ( $\geq 300$  mm) in relation to gonadosomatic index (GSI) for eels captured in the two sampling sites.

**Figure 2**  
Histogramme représentant les pourcentages d'anguilles femelles ( $\geq 300$ mm) en relation avec l'index gonadosomatique (IGS) pour les anguilles capturées sur les deux sites d'échantillonnage.

According to MARCHELIDON *et al.* (1999), the bimodal distributions of GSI observed in the female eels from the Fumemorte and Vaccarès characterise yellow eels ( $GSI < 1.4\%$ ) and silver eels ( $GSI \geq 1.4\%$ ).

In the Fumemorte canal, the mean GSI values of yellow eels ( $GSI < 1.4\%$ ) and silver eels ( $GSI \geq 1.4\%$ ) vary respectively between  $0.60 \pm 0.28\%$  and  $1.78 \pm 0.24\%$ . In the Vaccarès lagoon, the mean GSI values of yellows eels and silver eels vary between  $0.48 \pm 0.24\%$  and  $1.81 \pm 0.22\%$  respectively.

The ovarian development that is characteristic of metamorphosis, and which takes place at a GSI  $\geq 1.4\%$ , started in eels of 453 mm in the Fumemorte (Figure 3a) and of 408 mm in the Vaccarès (Figure 3b). But in both sites, metamorphosis occurred at very variable body lengths varying between 400 and more than 750 mm.



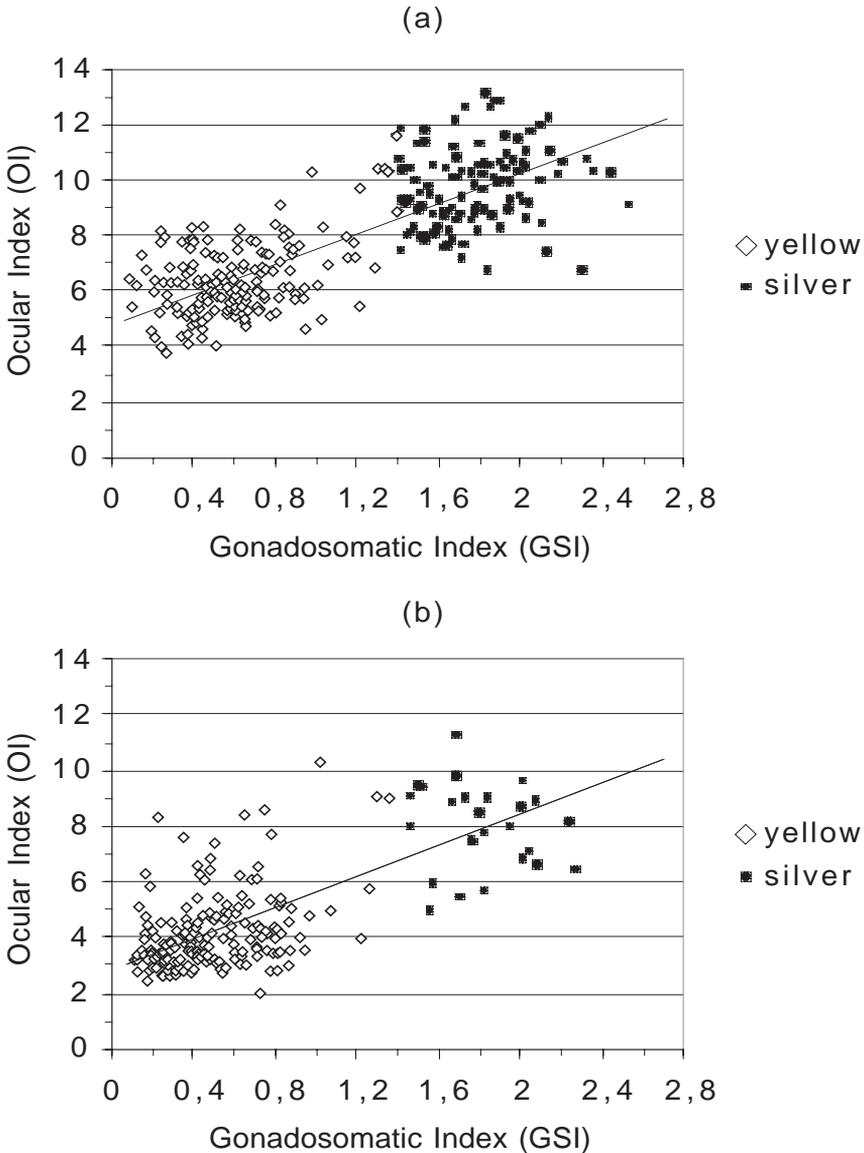
**Figure 3**  
Relation between the gonadosomatic index (GSI) and the body length (TL) for female eels  $\geq 300$  mm captured (a) in the Fumemorte canal (b) in Vaccarès lagoon.

**Figure 3**  
Relation entre l'index gonadosomatique (IGS) et la longueur du corps (TL) pour les anguilles femelles  $\geq 300$  mm capturées (a) dans le canal du Fumemorte (b) dans l'étang du Vaccarès.

Ocular index

The length of eels on its own is insufficient for determining whether metamorphosis has occurred, since a large proportion of eels  $> 500$  mm still have characteristics of yellow eels.

In the Fumemorte, yellow eels with GSI < 1.4% had OI that varied from 3.80 to 11.6 (mean value  $6.49 \pm 1.38$ ), whereas the ocular indices of silver eels (GSI  $\geq 1.4\%$ ) ranged from 6.72 to 13.13 (mean value  $9.71 \pm 1.40$ ) (Figure 4a).



**Figure 4**  
Relation between the gonadosomatic index (GSI) and ocular index (OI) for female eels captured (a) in the Fumemorte canal (b) in Vaccarès lagoon. Significant correlations were observed for eels ( $p < 0.001$ ).

**Figure 4**  
Relation entre l'index gonadosomatique (IGS) et l'index oculaire (OI) pour les anguilles femelles captures (a) dans le canal du Fumemorte (b) dans l'étang du Vaccarès. Des corrélations significatives ont été observées pour les anguilles ( $p < 0.001$ ).

The female eels captured in the Vaccarès had ocular indices that varied from 2.03 to 10.3 (mean value  $4.20 \pm 1.36$ ) for yellow eels and from 4.95 to 11.25 (mean value  $8.0 \pm 1.54$ ) for silver eels (Figure 4b).

There were significant correlations between OI and the GSI for all eels captured in the Fumemorte ( $p < 0.05$ ,  $r^2 = 0.61$ ,  $N = 267$ ) (Figure 4a) and in the Vaccarès ( $p < 0.05$ ,  $r^2 = 0.49$ ,  $N = 212$ ) (Figure 4b).

OI's threshold value of 8.0 proposed by MARCHEDIDON *et al.* (1999) for characterising silver eels, discriminated respectively 85.4% and 70% of the eels that had a  $GSI \geq 1.4\%$  in the Fumemorte and in the Vaccarès. The threshold value for OI of 6.5 proposed by PANKHURST (1982) only discriminated 62.4% and 64.7% of female eels with a  $GSI \geq 1.4\%$ .

The analysis of GSI and OI enabled us to discriminate between the yellow and silver ecophases. It appeared that the proportions of female silver eels ( $OI \geq 8.0$ ) in the Fumemorte drainage canal (23%) and in the Vaccarès lagoon (2.4%) differed significantly from one another ( $\chi^2 = 3903.05$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.000$ ).

#### Growth and age of female eels

Individual age was determined on a sample of 402 eels from the Fumemorte and 243 eels from the Vaccarès. The linear regressions between Length and Age were one of the models that explained most of the variance and were chosen for simplicity. Length-Age relations were therefore produced for the Fumemorte (Length =  $163.54 + 46.03 * \text{Age}$ ,  $r = 0.78$ ,  $N = 402$ ,  $p < 0.001$ ) and Vaccarès (Length =  $67.82 + 95.23 * \text{Age}$ ,  $r = 0.87$ ,  $N = 243$ ,  $p < 0.001$ ).

To compare growth rates between eels of Fumemorte and Vaccarès, an analysis of covariance was therefore conducted on the 2+ age-class because of the small sample size of the 0+ and 1+ age-classes in the Fumemorte samples. The growth rate of female eels from Vaccarès was much higher significantly than those from the Fumemorte (comparison of slopes  $F_{1,569} = 55.88$ ,  $p < 0.001$ ).

For example, at the age of 4 years, female eels from the Fumemorte measured 348 mm whereas those from the Vaccarès had a length of 427 mm. The annual growth rate was 90 mm for eels captured in the Vaccarès whereas this was only 46 mm for those from the Fumemorte.

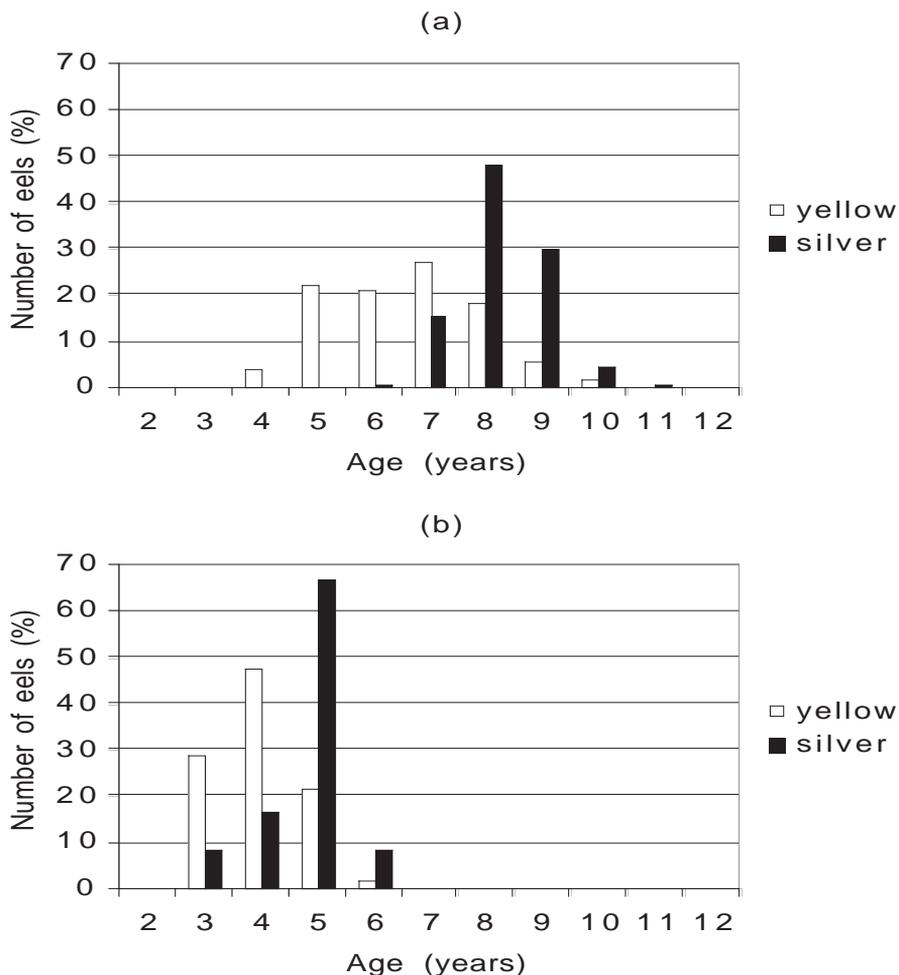
The ages of yellow female eels ( $OI < 8.0$  and  $TL \geq 300$  mm) in the Fumemorte varied from 4 to 10 years (Figure 5a), compared to 3 to 6 years in the Vaccarès (Figure 5b). The most abundant age-class in the Fumemorte was 7+ (27% of captures) and 4+ in the Vaccarès (47% of captures).

The average ages of yellow eels in the Fumemorte ( $6.07 \pm 1.32$  years) and Vaccarès ( $3.49 \pm 0.67$  years) differed significantly one from another (t-Test;  $p < 0.001$ ;  $df = 882$ ).

Female silver eels ( $OI \geq 8.0$ ) of Fumemorte were significantly older ( $7.75 \pm 0.82$  years) (Figure 5a) than those of Vaccarès ( $4.17 \pm 0.73$  years) (Figure 5b) (t-Test,  $p < 0.001$ ,  $df = 126$ ).

Eels from Fumemorte showed a wide range of age at metamorphosis that ranged from 6 to 11 years. For the entire sampling period, 94% of female eels  $\geq 300$  mm had an age at metamorphosis of between 7 and 9 years, age-class 8+ being the most abundant accounting for 48.3% of captures.

In the Vaccarès, female eels started metamorphosis much earlier. The age at metamorphosis varied from 3 to 6 years for the whole sampling period, 83.3% of female eels  $\geq 300$  mm metamorphosing between 4 and 5 years.



**Figure 5**  
Age distribution of female yellow (OI < 8) and silver (OI ≥ 8) eels as a % of those captured (a) in the Fumemorte canal and (b) in Vaccarès lagoon.

**Figure 5**  
Distribution des âges des anguilles femelles jaunes (OI < 8) et argentées (OI ≥ 8) en % de celles capturées (a) dans le canal du Fumemorte (b) dans l'étang du Vaccarès.

**DISCUSSION – CONCLUSION**

The threshold value of GSI ≥ 1.4% that characterises the silver stage according to MARCHELIDON *et al.* (1999) provided a good discrimination between the two groups of eels that were in principle yellow or silver.

In both sites, metamorphosis occurred at very variable body lengths varying between 400 and more than 825 mm. It therefore seems that a minimum size would be a necessary but not exclusive factor for the start of metamorphosis, since eels do not all metamorphose at the same length.

In the Fumemorte canal, the mean GSI values were 0.60 ± 0.28% for the yellow stage and 1.78 ± 0.24% for the silver stage. In the Vaccarès lagoon, these values were 0.48 ± 0.24% and 1.81 ± 0.22% for yellow and silver stages respectively. These values are similar to samples of eels from northern France studied by MARCHELIDON *et al.*

(1999) where the mean GSI values were  $0.67 \pm 0.03\%$  for sedentary eels and  $1.74 \pm 0.03\%$  for eels migrating toward the sea.

The progressive increase in GSI with body length in yellow eels indicates that gonad development is a gradual phenomenon that starts in the yellow stage and is related to body growth (MARCHELIDON *et al.*, 1999).

The increase in eye diameter was evaluated by means of the ocular index (OI). MARCHELIDON *et al.* (1999) proposed a threshold OI value of  $\geq 8.0$  as being an external criterion for metamorphosis. 85.3% of silver eels (defined as having a  $GSI \geq 1.4\%$ ) had an ocular index  $\geq 8.0$  in the Fumemorte compared to 70% in the Vaccarès. This result confirms that the threshold values for metamorphosis of GSI and OI proposed by MARCHELIDON *et al.* (1999), who compared sedentary and migrating eels in northern France are also applicable to eels in Mediterranean freshwater and lagoon environments. The threshold value for metamorphosis of PANKHURST (1982) ( $OI \geq 6.5$ ) only discriminated 62.4% of female eels with a  $GSI \geq 1.4\%$  in the Fumemorte canal and 64.7% of those in the Vaccarès. This low threshold value therefore included eels that had low GSI values characteristic of eels that are in the process of metamorphosis or are still yellow, and whose ability to undertake the migration to the spawning areas in the Sargasso Sea would seem to be low (FONTAINE, 1994).

For the yellow female eels from the Fumemorte and Vaccarès, the significant positive correlation observed between OI and GSI indicates that the growth in eye diameter is a gradual phenomenon that starts in the yellow stage and is related to gonad development. A significant increase in ocular index was observed during metamorphosis, the mean value of OI increasing between the yellow and silver stages from  $6.49 \pm 1.38$  to  $9.71 \pm 1.40$  in the Fumemorte and from  $4.20 \pm 1.36$  to  $8.0 \pm 1.54$  in the Vaccarès lagoon.

DURIF *et al.* (2000) studied the changes in morphological and physiological variables during metamorphosis in eels from the Lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique, France). Their study confirmed the hypothesis of FONTAINE (1994) that metamorphosis takes place progressively. They were able to distinguish four distinct groups (A1 to A4) characterised mainly by their different mean GSI and OI values. Stage A4, that includes silver females, was defined as fish having a mean GSI of  $1.63 \pm 0.33\%$ . This result confirms that GSI values of the second peak in the Fumemorte canal and Vaccarès lagoon characterize silver eels which were ready to undertake their spawning migration.

We found a large difference in the minimum age at metamorphosis of about 4 years between the female eels from the Fumemorte drainage canal (6 years) and from the Vaccarès lagoon (3 years). In the Fumemorte canal, 94% of female eels became silver between 7 and 9 years. In the Vaccarès lagoon, 83.3% of females metamorphosed between 4 and 5 years. The age of metamorphosis of the latter are among the lowest ever recorded in a natural environment. For example, ROSSI and CANAS (1984) mentioned that the average age of female silver eels was  $6.4 \pm 1.2$  years in a lagoon in southern Sardinia. Under fish-farm conditions, BEULLENS *et al.* (1997) observed silver females aged 3-4 years, at lengths of between 530 and 790 mm. This result must be linked to habitat productivity since many studies show intraspecific differences between populations in life-history traits, including age at maturity which can be related to food availability (JONSSON and SANDLUND, 1979).

Brackish environments like the Vaccarès lagoon are more favourable sites for growth than freshwater environments (PANFILI and XIMENES, 1994). An annual growth rate of 90 mm was recorded for female eels captured in the Vaccarès lagoon whereas this was only 46 mm in the Fumemorte canal. Temperature cannot explain the

differences in growth since water temperature patterns were similar in both environments. PANFILI (1993) suggested that the observed differential growth rate could be caused by (i) the densities of eels occurring in the environment, (ii) the food availability, (iii) the quality of food available (fish, invertebrates, etc.), (iv) the turnover of this food and finally (v) competition with other species. Our results seem to confirm the hypothesis of SVEDÅNG *et al.* (1996), who suggested that environmental properties could lead to major differences in the metabolism of lipid accumulation (*i.e.* growth rates). THORPE (1994) argued that age-at-maturity differences among salmonid populations suggested multiple solutions as evolutionary stable strategies within species. This strategy has the advantage of reducing the generation time and therefore the risks of mortality before reproduction. Such a turnover would not explain alone the different proportions of female silver eels captured in the Fumemorte canal (23%) and Vaccarès lagoon (2.4%) throughout our sampling period. However, silvering may probably vary according to local environment conditions (catchment's size, habitat productivity, etc.) since such parameters are known to influence sex ratio, population structure and size of population (FEUNTEUN *et al.*, 2000).

Our results confirm that the sub-populations of eels from the Fumemorte drainage canal and Vaccarès lagoon belong to two different groups, respectively freshwater and brackish water ecotypes (PANFILI and XIMENES, 1994).

Analysis of the length frequencies of eels captured in the Fumemorte drainage canal show a low proportion of elvers suggesting a recruitment failure and/or a delay caused by its relative inaccessibility. It seems that the colonisation of the Fumemorte by young recruits (< 160 mm) is relatively poor. This sub-population is characterised by a predominance of female eels (81.6%). This situation is similar to that found in headwater streams where the densities of eels are low (PARSONS *et al.*, 1997). DUPONT (1984) already reported similar sex ratios in this canal (79% females), suggesting that the structure of sub-population has been very stable for nearly 15 years. Size structure of eels in the Fumemorte canal suggest that mortality is low since fishes  $\geq 300$  mm accounted for 58.0% (N = 782) of the whole sample. Moreover, we can also suggest that settling of female eels is important in the Fumemorte drainage canal. FEUNTEUN *et al.* (2000) showed, in the Frémur dammed catchment, that at least 15% of the silver eels present in the catchment stayed in the system the following year. Factors determining the timing of the catadromous migration of the silver eels in the Fumemorte drainage canal are under study.

Recruitment in the Vaccarès lagoon is much higher than in the Fumemorte since its geographic situation allows a good colonisation for the elvers. The sex ratio is close to equality (54.4%) and as a result frequencies of female eels are less important than in the Fumemorte system. In most Mediterranean lagoons, silver males predominate (from 58 to 80%) (MALLAWA, 1987). CRIVELLI (1998) suggested that the productivity of the environment in which eels are sedentary is the fundamental factor determining sexual differentiation, productive environments leading to high densities and therefore a differentiation toward the male sex. Contrary to the Fumemorte canal drainage, mortality seems to be high for eels  $\geq 300$  mm. We can suggest that (i) emigration is easier in Vaccarès for silver eels (ii) harvest of yellow and silver eels by local fisheries in the Vaccarès lagoon play an important role on the survey of the subpopulation (ii) mortality caused by adverse environmental conditions such as anoxia or hypertrophy that occur in all Mediterranean lagoons (CRIVELLI, 1998).

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank MIS for her help, Bob Britton for English translation throughout the manuscript. This research was supported by the foundation Tour du Valat.

## REFERENCES

- BEULLENS K., EDING E.H., OLLEVIER F., KOMEN J., and RICHTER C.J.J., 1997. Sex differentiation, changes in length, weight and eye size before and after metamorphosis of European eel (*Anguilla anguilla* L.) maintained in captivity. *Aquaculture*, 153, 151-163.
- CHAUVELON P., 1996. Hydrologie quantitative d'une zone humide méditerranéenne aménagée : le bassin du Fumemorte en Grande Camargue, delta du Rhône. Thèse Doct. Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 254 pp.
- CHAUVELON P., 1998. A wetland managed for agriculture as an interface between the Rhône river and the Vaccarès lagoon (Camargue, France): transfers of water and nutrients. *Hydrobiologia*, 373/374: 181-191.
- COLOMBO G., GRANDI G., and ROSSI R., 1984. Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla*, L. *J. of Fish Biol.* 24: 215-228.
- CRIVELLI A.J., 1998. L'anguille dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse: une synthèse bibliographique. Etude réalisée pour le comité de gestion des poissons migrateurs du bassin RMC, 83 pp.
- DEELDER, C.L., 1984. Exposé synoptique des données biologiques sur l'anguille, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758). FAO Fisheries Synopsis 80, Révision 1. 73 p.
- DUPONT F., 1984. Biologie des populations de *Botriocephalus claviceps*, cestode pseudophyllidea, parasite de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle, USTL, Montpellier, 199 pp.
- DURIF C., ELIE P., DUFOUR S., MARCHELIDON J., and VIDAL B., 2000. Analyse de paramètres morphologiques et physiologiques lors de la préparation à la migration de dévalaison chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) du Lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique). *Cybium*, 24(3) suppl.: 63-74.
- FONTAINE Y. A., 1994. L'argenture de l'anguille : Métamorphose, Anticipation, Adaptation. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 335: 171-185.
- FONTAINE Y.A., LOPEZ E., DELERUE-THE BELLE N., FONTAINE-BERTRAND E., LALLIER F., SALMON C., and 1976. Stimulation gonadotrope de l'ovaire chez l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) hypophysectomisée. Morphologie, activités adényl cyclase et phosphodiesterase de l'adénosine monophosphate cyclique. *J. Physiol., Paris*, 72, 871-892.
- FEUNTEUN E., ACOU A., LAFFAILLE P., and LEGAULT A., 2000. European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57, 1627-1635.
- JONSSON B., and SANDLUND T., 1979. Environmental factors and life histories of isolated river stocks of brown trout (*Salmo trutta* m. *fario*) in Sore Osa river system, Norway. *Environ. Biol. Fish.*, 4, 43-54.
- LAMBERT P., and FEUNTEUN E., 1998. Compte rendu des journées Anguille de Paimpont du 23 au 25 septembre 1998. 44 pp.
- LEE T. W., 1979. Dynamique des populations d'anguilles *Anguilla anguilla* (L.) des lagunes du bassin d'Arcachon. Thèse de l'université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 218 p.
- MALLAWA A., 1987. Dynamique des stocks exploités et halieutiques de l'anguille européenne (*A. anguilla*) des lagunes du narbonnais et du Roussillon (Bages-Sigean et Canet-Saint-Nazaire), Golfe du Lion. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle, Université de Perpignan, 406 pp.
- MARCHELIDON J., THE BELLE N., HARDY A., VIDAL B., SBAIHI M., BURZAWA-GERARD E., SCHMITZ M., and DUFOUR S., 1999. Etude des variations de paramètres anatomiques et endocriniens chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) femelle, sédentaire et d'avalaison : Application à la caractérisation du stade argenté. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 355: 349-368.

- MOUNAIX B., 1992. Intercalibration et validation des méthodes d'estimation de l'âge de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) : application au bassin versant de la Vilaine, Bretagne. *Thèse Doctorat*, ENSA Rennes, France, 146 p.
- PANFILI J., 1993. Estimation de l'âge individuel des poissons : méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées. ORSTOM, Travaux et Documents Microédités n° 112, 456 pp.
- PANFILI J., XIMENES M.C., and DO CHI T., 1990. Age determination of eels in the French Mediterranean lagoons using classical methods and an image analysis system. *International Revue der gesamten Hydrobiologie*, 75(6): 745-754.
- PANFILI J., and XIMENES M.C., 1994. Evaluation de l'âge et de la croissance de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) en milieu continental : méthodologies, validation, application en Méditerranée et comparaisons en Europe. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 335: 43-66.
- PANKHURST N. W., 1982. Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel, *Anguilla anguilla* L.. *J. Fish Biol.*, 21, 417-428.
- PANKHURST N. W., and LYTHGOE J. N., 1982. Structure and colour of the integument of the European eel *Anguilla anguilla*, L.. *J. Fish Biol.*, 23: 229-240.
- PARSONS J, VICKERS K. U., and WARDEN Y., 1977. Relationship between elver recruitment and changes in the sex ratio of silver eels *Anguilla anguilla* L. migrating from Lough Neagh, Northern Ireland. *J. of Fish Biol.*, 10: 211-29.
- POIZAT G., CHAUVELON P., ROSECCHI E., and CRIVELLI A.J., 1999. Passage de poissons du Rhône par les pompes d'irrigation de Camargue : premiers résultats. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 352: 31-43.
- ROSSI R., and CANNAS A., 1984. Eel fishing management in a hypersaline lagoon of southern Sardinia. *Fish. Res.*, 285-298.
- SANDSTRÖM O., NEUMAN E., and THORESSON G., 1995. Effects of temperature on life history variables in perch. *Journal of Fish Biology*, 47, 652-670.
- SORENSEN P.W., and PANKHURST N.W., 1988. Histological changes in the gonad skin, intestine and olfactory epithelium of artificially matured male American eels, *Anguilla rostrata*. *J. Fish Biol.*, 32, 297-307.
- SVEDÄNG H., NEUMAN E., WICKSTRÖM H., 1996. Maturation patterns in female European eel: age and size at the silver eel stage. *Journal of Fish Biology*, 48, 342-351.
- THORPE J. E., 1994. Performance thresholds and life history flexibility in salmonids. *Conserv. Biol.*, 8, 877-79.
- ZACCHEI A.M., and TAVOLARO P., 1988. Lateral line system during the life cycle of *Anguilla anguilla* L. *Boll. Zool.*, 3, 145-153.

## **IV.2. Influence des caractéristiques des hydrosystèmes sur les structures (tailles, âges) et "qualité" des anguilles argentées.**

### IV.2.2. Un impact possible de l'anthropisation sur le succès reproducteur des anguilles : le cas des Microcystines-LR.

Cette partie est présentée sous la forme d'un article en révision dans la revue *Journal of Fish Biology*.

#### Résumé.

L'édification de barrages nécessaires à la création de réservoirs d'eau potable est une des manifestations croissantes de l'anthropisation des cours d'eau depuis quelques années. Les conditions physiques (température et turbidité importantes) et chimiques (concentrations élevées en nutriments: phosphates et nitrates principalement) rencontrées dans ces zones lenticules eutrophes dès le printemps favorisent la prolifération (ou bloom) de cyanobactéries toxiques qui s'accumulent dans le foie des espèces aquatiques : les microcystines-LR (MCLR). En raison (i) de leur phase continentale longue (entre 3 et 20 ans) et (ii) de leur caractère migratoire qui peut les amener à franchir ou exploiter ces zones, les anguilles sont susceptibles d'être exposées à ces blooms toxiques. Pour tester cette hypothèse, les foies de 30 anguilles argentées issues du bassin versant du Frémur, où des blooms de MCLR sont observés tous les ans, ont été analysés. 50% des foies étaient contaminés avec un taux moyen de  $15,2 \pm 12,1 \text{ ng.g}^{-1}$ . Le foie jouant un rôle fondamental dans (i) l'accumulation de lipides et (ii) maturation des gonades via la vitellogenèse, nous faisons l'hypothèse que les anguilles argentées contaminées ont une chance plus faible par rapport à celles qui ne le sont pas d'atteindre la frayère dans la mer des Sargasses et/ou de se reproduire dans de bonne condition.

## **BRIEF COMMUNICATION**

### **Evidence of silver eels contamination by microcystin-LR at the onset of their seaward migration: what consequences for spawning success ?**

A. ACOU <sup>1\*</sup>, T. ROBINET <sup>2</sup>, B. MOUNAIX <sup>3</sup>, L. BRIENT <sup>4</sup>, C. GERARD <sup>4</sup>, B. LE ROUZIC <sup>4</sup> AND E. FEUNTEUN <sup>5</sup>

<sup>1</sup> ERT 52 Biodiversité Fonctionnelle et Gestion des Territoires, Université de Rennes 1, 35042 Rennes, France

<sup>2</sup> Ocean Research Institute, University of Tokyo, Japan

<sup>3</sup> Fish Pass, Bureau Expert Gestion Piscicole, 8 allée de Guerlédan, ZA Parc Rocade Sud, 35135 Chantepie, France

<sup>4</sup> UMR ECOBIO '6553', Université de Rennes 1, 35042 Rennes, France

<sup>5</sup> LBEM, Université de la Rochelle, Avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle, France

\* Author to whom correspondence should be addressed: Tel.: +33 (0) 223236936; fax: +33 (0) 223235138; email: anthony.acou@univ-rennes1.fr

**Running headline: Consequences of MCLR in liver of silver eel ?**

## **Abstract**

Thirty European silver eels undertaking their spawning migration were collected in a river system of France where algal blooms occurred yearly. 50% of them presented a mean toxin level of microcystin-LR of  $15.2 \pm 12.1 \text{ ng.g}^{-1}$  in fresh liver. Considering the importance of liver in lipid storage and energetic reserve allocation during transoceanic migration and reproduction, we invite ecotoxicologists to focus on consequences of this potential impact for the spawning success of these migrating eels.

**Key Words:** cyanobacteria; microcystin-LR; European eel; seaward migration; liver; lipid storage.

Due to their ability to produce strong hepatotoxins and neurotoxins in eutrophic hydrosystems (Sivonen & Jones, 1999), cyanobacteria are thought to be harmful for aquatic organisms including zooplankton (Thostrup & Christoffersen, 1999) and fishes (Magalhães *et al.*, 2001; Rodger *et al.*, 1994). According to Vézic *et al.* (1997), more than 70% of the strains present in cyanobacterial blooms are hepatotoxic, with a toxin concentration *in situ* varying from 0 and 5 mg.g<sup>-1</sup> according to the bloom considered.

Microcystins, especially microcystin-LR (MCLR), are the most common and intoxicating compounds associated with cyanobacterial blooms (Dawson, 1998; Hyenstrand *et al.*, 2003). They can rapidly and massively be released in water at the cellular lysis, due to the natural senescence or induced by algicides. Microcystins are rapidly taken up by hepatocytes through carrier-mediated transport and may causes structural damage to the cell indirectly by inhibiting enzymes which are needed for regulation of structural proteins of the cell (Dawson, 1998).

For fishes, clear indications that MCLR induces severe damage in the liver of exposed individuals, growth inhibition and mortality (Rahberg *et al.*, 1991; Tencalla *et al.*, 1994) have been reported. However, toxicity of MCLR is mainly studied in controlled conditions since most of the recent research on the influence of cyanobacteria on fish has focused on the acute toxic effect of intraperitoneal injection or oral application of MCLR. These studies are performed in microcosms and do not appear realistic in term of exposure conditions in streams (e.g. occurrence of exposure). Moreover, research that integrates sublethal, but chronic and recurrent expositions, have not yet been led.

As population biologists, we are interested in environmental and continental strokes that affect european eels (*Anguilla anguilla* L.) population, acknowledged to be in depletion throughout its distribution range since the 1980s (ICES, 1998). Anguillids are amphihaline species which spawn in tropical deep areas and migrate to continental and insular bodies

where they spend several between 5 and 10 years to grow. Thus, as a long-lived species, eels may be suspected to be contaminated by cyanobacterial toxins in eutrophic hydrosystems as it has been shown for xenobiotics notably (Robinet & Feunteun, 2002). However, such presumptions have not been yet investigated in the field.

Liver in Teleost fishes is one of the most sensitive organs to show alteration in biochemistry, physiology and structure following exposure to various types of environmental pollution (Hinton & Couch, 1998). Based on this, silver eels (*i.e.* maturing freshwater *A. anguilla*) at the onset of their seaward migration occurring in winter were collected in a river system where algal blooms are known to occur every late summer, in order to assess a mean level of MCLR in local silver eel liver.

Our study site, the Frémur (western France, 48°40' N, 1°40' W), representative of many small coastal catchments in western Europe, is scattered of many dams obstructions that reduce the average velocity and increases the water depth. As a result, the total extent of the watershed is 5 ha of running water (streams) and 75 ha of still waters (ponds and reservoirs). The most important dam (14-m high) creates a  $3 \times 10^6 \text{ m}^3$  reservoir for drinking water. Important algal blooms regularly occurs in the reservoir and high level are observed in late summer/autumn. Most of the time, these cyanobacterial blooms provoke MCLR concentrations over the maximum allowable concentration in drinking water ( $1 \mu\text{g l}^{-1}$ ) (Falconer *et al.*, 1994).

Experiments were carried out on 30 silver eels, collected at the onset of their seaward migration in December 2000 (see Acou *et al.*, 2000; Feunteun *et al.*, 2000 for further details on sampling protocols). As in many river systems, migration peak occurred principally during late autumn/winter (Feunteun *et al.*, 2000), well after the maximum bloom period that takes place in spring and in early autumn (Vézie *et al.*, 1997).

Eels were measured and silver stage was determined according to 3 criteria (colour of the back and the belly, presence of a well marked lateral line, and eye diameter; see Acou *et al.*,

in press for further details). Extracted otoliths were prepared by the method described by Mounaix & Fontenelle (1994) and continental age (life in fresh water) was determined as the number of annuli counted after the entrance into fresh water (a marked double ring). Liver of each silver eels has been removed and weighted (fresh weight). Microcystin was extracted from individual liver with 2 ml of 100 % methanol (MeOH). Liver were frozen at -80 °C in Eppendorf tubes for conservation. Each liver was crushed in 1 ml of 100% MeOH, then crushed again after 12 hours at 4 °C with 1 ml of 100 % MeOH added, and centrifuged. The extract was diluted with water in order to obtain 10% MeOH for the analysis by immunoassay with ELISA microcystin Plate Kit (Envirologix Inc). Analysis was realized in triplicate for 2 dilutions: no diluted and half diluted. The method was able to detect microcystin from a level of 0.05 µg/l and to the nearest 0.01 µg/l.

The 30 silver eels collected were  $473 \pm 154$  mm mean total length ( $\pm$  S.D., min = 308 mm, max = 954 mm). Ages of these eels ranged from 5- to 10-years. Mean weight of fresh liver removed was  $2.95 \pm 3.4$  g (min = 0.36 g, max = 16.4 g). Figure 1 indicates that 50 % of liver (N = 15) were contaminated by MCLR. Among them, mean MCLR level was  $15.2 \pm 12.1$  ng.g (min = 1.4, max = 53.4).

Silver eels were collected in December, during the annual migration peak, after the occurrence in late summer-autumn of cyanobacterial bloom. During their continental life cycle, eels are highly sedentary fishes and grow most of their freshwater life in the same area (Laffaille *et al.*, 2005). As a consequence, the MCLR level observed in silver eel liver can be considered as an evidence of past exposure to the blooms. However, the eel sub-population is not equally exposed to cyanobacteria since 50% of sampled livers were not contaminated by MCLR. Indeed, some contrasts in spatial distribution of eel sub-population must be pointed out. Eels are distributed along the whole linear of Fremur basin (Feunteun *et al.*, 1998) and a significant proportion of the population are settled in lotic areas (Laffaille *et al.*, 2003), *i.e.*

shallow and running waters with strong abundance of aquatic vegetation, not favourable for algal proliferation. We thus assume that contaminated silver eels have spent their sedentary growing stage in the reservoir, or at least a significant time in lentic area, before they migrate seaward (Acou *et al.*, in press).

Mean level of MCLR in contaminated livers ( $15.2 \pm 12.1$  ng/g fresh weight) raises fundamental questions concerning the kinetics of assimilation of MCLR in liver. In a previous study, Tencalla & Dietrich (1997) gavaged trouts with acutely toxic doses of *Microcystis aeruginosa* (equivalent to 5700  $\mu$ g MCLR/kg body weight). They showed a rapid uptake of MCLR into the liver (1 hour after gavage) and a subsequent MCLR peak concentration (3 hr after gavage,  $524 \pm 197$  ng/g liver tissue). Then, a low decrease of toxin hepatic concentration was observed since toxin could still be extracted from the liver 3 days after gavage (to  $44 \pm 5$  ng/g liver tissue, the last time point of this study). In the present study, MCLR remains in the liver of wild silver eels more than three months after bloom exposure. Such an accumulation process was previously reported in *Tilapia rendalli* of a Brazilian lagoon (Magalhaes *et al.*, 2001), that presented MCLR hepatic levels even during periods when the water bloom has collapsed. Nevertheless, differences in metabolism and ecology between fish species have to be considered. Although resistance for eels to acute toxicity is not known, they may have, as for zebrafish *Danio rerio*, a detoxification process via the glutathione pathway that is able to catabolize the toxin to a less toxic compound (Wiegand *et al.*, 1999). We just have started a kinetic study on liver MCLR turnover in the Frémur catchment that aim to assess MCLR level in eels liver from the start of the bloom until episode of massive cyanobacterial blooms in the reservoir. Results would help us to clarify this issue.

Consequences of contamination of MCLR in liver of silver eels, throughout their ultimate travel from continental area to the hatchery site in the Sargasso Sea, can be questioned. First, there are strong presumptions that mortalities occur during episodes of massive

cyanobacterial blooms as it has been shown for Cyprinidae, Percidae, Esocidae or Salmonidae (see Fisher & Dietrich, 2000 for review). For eels, specific studies must be conducted to precisely assess lethal consequences of MCLR on eels in lentic areas. Second, considering the fundamental role of liver in energy synthesis and vitellogenesis (Nagahama, 1983), liver-contamination by MCLR both may be suspected to (i) reduce the probability for eels to reach the spawning site and (ii) alter their reproduction success.

As in mammalian adipose tissue, eel muscle functions as lipid storage tissue (mainly triacylglycerol), and constitute a great energetic potential: lipids reach from 15 to 20 % of the skeletal muscle weight in yellow eels (Larsson & Lewander, 1973) and up to 20 % in silver eel (Boëtius & Boëtius, 1980). During their 6000 km-long transoceanic migration from Atlantic coast to the Sargasso Sea, silver eels fast and muscular lipids are supposed to be used as their single source of energy. Although interaction between liver and muscle has to be clarified, eels hepatocytes actively synthesize and secrete proteins and lipids, transporting them to muscle cells (Alam *et al.*, 2004). Microcystin is known to inhibit important regulatory enzymes in the metabolism of eukaryotes, *i.e.* Protein Phosphatases inhibition by microcystin may have serious effects on metabolism of fish leading to a decrease in glycogen synthesis (Falconer, 1993). Thus, contaminated silver eels (*versus* healthy) may not have the same energetic potential at the beginning of their seaward migration. Further investigations must be led to test this hypothesis.

According to the great importance of corporal lipids in the egg-maturation process (Nassour & Leger, 1989), a deficiency of lipids reserves available for gonadic maturation may lead to a decrease of egg production with consequences on the reproduction success (Henderson & Tocher, 1987). Such an hypothesis has been advanced for Whitefish (*Coregonus lavaterus* L.)

in Lake Ammersee (Germany), as the steep disappearance of Coregonid age-groups is thought to be a result of the developmental effects of the cyanobacterial toxins (Ernst *et al.*, 2001).

In conclusion, various continental scale changes as habitat accessibility, habitat loss for growth, overfishing, parasitism, water pollution, global changes are suspected to play important role in decline of Atlantic eels (Robinet & Feunteun, 2002; Wirth & Bernatchez, 2003). None of them is today really pointed as a main factor, and an additive effect is assumed to occur. In this context, every serious impact on eels migration and reproduction is worth to be examined. Considering the importance of liver in lipid storage and energetic reserve allocation during both the transoceanic migration of European eel and reproduction, we invite ecotoxicologists to focus on consequences of this potential impact for the spawning success of these migrating eels.

This study was funded by the “Fédération de Pêche et de Protection des Milieux Aquatiques d’Ille-et-Vilaine”, the contract ‘Poissons Migrateurs’, and various regional and local councils.

## References

- Acou, A., Feunteun, E., Laffaille, P., & Legault, A. (2000). Catadromous migration of European eel (*Anguilla anguilla*, L.) in a dammed catchment. *Verhandlungen International Vereinigung Limnologie* **27**, 3117-3120.
- Acou, A., Boury, P., Laffaille, P., Crivelli, A.-J. & Feunteun, E. (in press). Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Archiv für Hydrobiologie*.
- Alam, N., Nakamura, K., & Hayashi, S. (2004). Lipoprotein metabolism in a coculture system with eel skeletal muscle cells and hepatocytes. *Fisheries Science* **70**, 326-335.
- Boëtius, I. & Boëtius, J. (1980). Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana* **1**, 1-28.
- Dawson, R.M. (1998). The toxicology of Microcystins. *Toxicon* **36**, 953-962.
- Ernst, B., Hitzfeld, B.C., & Dietrich, D.R. (2001). Presence of *Planktothrix* sp. and Cyanobacterial toxins in lake Ammersee, Germany and their impact on Whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Environmental Toxicology* **16**(6), 483-488.
- Falconer, I.R. (1993). Mechanism of toxicity of cyclic peptide toxins from blue green algae. In *Algal Toxins in Seafood and Drinking Water* (Falconer, I.R., ed.), pp 177-186. New York: Academic Press.
- Falconer, I.R., Burch, M.D., Steffensen, D.A., Choice, M., & Coverdale, O.R. (1994). Toxicity of the blue green alga (Cyanobacterium) *Microcystis aeruginosa* in drinking water to growing pigs, as an animal model for human injury and risk assessment. *Environmental Toxicology and Water Quality* **9**, 131-139.

- Feunteun, E., Acou, A., Guillouët, J., Laffaille, P., & Legault, A. (1998). Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of Northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **349**, 129-139.
- Feunteun, E., Acou, A., Laffaille, P. & Legault, A. (2000). European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 1627-1635.
- Fisher, W.J., & Dietrich, D.R. (2000). Toxicity of the cyanobacterial cyclic heptapeptide toxins microcystin-LR and -RR in early life stages of the african clawed frog (*Xenopus laevis*). *Aquatic Toxicology* **49**, 189-198.
- Henderson, R.J. & Tocher, D.R. (1987). The lipid composition and biochemistry of freshwater fish. *Progress in lipid research* **27**, 281-347.
- Hinton, D.E., & Couch, J. (1998). Architectural pattern, tissue and cellular morphology in livers of fishes: relationships to experimentally-induced neoplastic responses. In *Fish Ecotoxicology* (Braunbeck, T., Hinton, D.E. & Streit, B., eds), pp. 141-164. Basel, Switzerland: Birkhäuser.
- Hyenstrand, P., Rohrlack, T., Beattie, K.A., Metcalf, J.S., Codd, G.A. & Christoffersen, K. (2003). Laboratory studies of dissolved radiolabelled microcystin-LR in lake water. *Water Research* **37**, 3799-3306.
- ICES, (1998). European eel. Extract of report of the Advisory Committee on Fishery Management, No. 11. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen, Denmark.

- Laffaille, P., Feunteun, E., Baisez, A., Robinet, T., Acou, A., Legault A. & Lek, S. (2003). Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 254-264.
- Laffaille, P., Acou, A., Guillouët J., Legault, A. & Feunteun, E. (2005). The yellow European eel (*Anguilla anguilla* L.) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. *Ecology of Freshwater Fish* **14**, 191-196.
- Larsson, A. & Lewander, L. (1973). Metabolic effects of starvation in the eel, *Anguilla anguilla* L. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative physiology* **44**, 367-374.
- Magalhães, V.F., Soares, R.M., & Azevedo, S.M.F.O. (2001). Microcystin contamination in fish from the Jacarepaguã Lagoon (Rio de Janeiro, Brazil): ecological implication and human health risk. *Toxicon* **39**, 1077-1085.
- Mounaix, B. & Fontenelle, G. (1994). Anguilles estuariennes et fluviales: apports de l'otolithométrie. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **335**, 67-80.
- Nagahama, Y. (1983). The functional morphology of teleost gonads. In *Fish Physiology*. (Hoar, W.S., Randall, D.J., & Donaldson, E.M., eds), pp. 233-275. New York: Academic Press.
- Nassour, I. & Leger, C.L. (1989). Deposition and mobilisation of body fat during sexual maturation in female trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Aquatic Living Resources* **2**, 153-159.
- Rahberg, C.M.I., Bylund, G. & Erikson, J.E. (1991). Histopathological effects of microcystin LR, a cyclic peptide toxin from the cyanobacterium (blue-green alga) *Microcystis aeruginosa* on common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquatic Toxicology* **20**, 131-146.
- Robinet, T., & Feunteun, E. (2002). Sublethal effects of exposure to chemical compounds: a cause for the decline in Atlantic eels? *Ecotoxicology* **11**, 265-277.

- Rodger, H.D., Turnbull, T., Edwards, C., & Codd, G.A. (1994). Cyanobacterial (blue-green-algal) bloom associated pathology in brown trout *Salmo trutta* L. in Loch Leven, Scotland. *Journal of Fish Diseases* **17**, 177-181.
- Sivonen, K., & Jones, G. (1999). Cyanobacterial toxins. In Toxic cyanobacteria in water. A guide to their public health consequences, monitoring and management (Chorus, I. & Bartram, J., eds.), pp. 41-111. New York: E&FN Spon.
- Tencalla, F.G. & Dietrich, D.R. (1997). Biochemical characterization of microcystin toxicity in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Toxicon* **35**(4), 583-95.
- Thostrup, L. & Christoffersen, K. (1999). Accumulation of microcystins in *Daphnia magna* feeding on toxic Microcystis. *Archiv für Hydrobiologie* **145**(4), 447-467.
- Vézie, C., Briant, L., Sivonen, K., Bertru, G., Lefeuvre, J.-C. & Salkinoja-Salonen, M. (1997). Occurrence of microcystis containing cyanobacterial freshwaters of Brittany (France). *Archiv für Hydrobiologie* **139**(3), 401-413.
- Wiegand, C., Pflugmacher, S., Oberemm, A., Meems, N., Beattie, K.A., Steinberg, C.E.W & Codd, G.A. (1999). Uptake and effects of microcystin-LR on detoxification enzymes of early stages of zebrafish (*Danio rerio*). *Environmental Toxicology* **14**, 89-95.
- Wirth, T. & Bernatchez, L. (2003). Decline of North Atlantic eels: a fatal synergy? *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **270**, 681-688.

## Figure captions

Figure 1. MCLR concentrations (ng / g fresh weight) in the liver of silver eels during seaward migration (ranking in an ascending way of MCLR level).

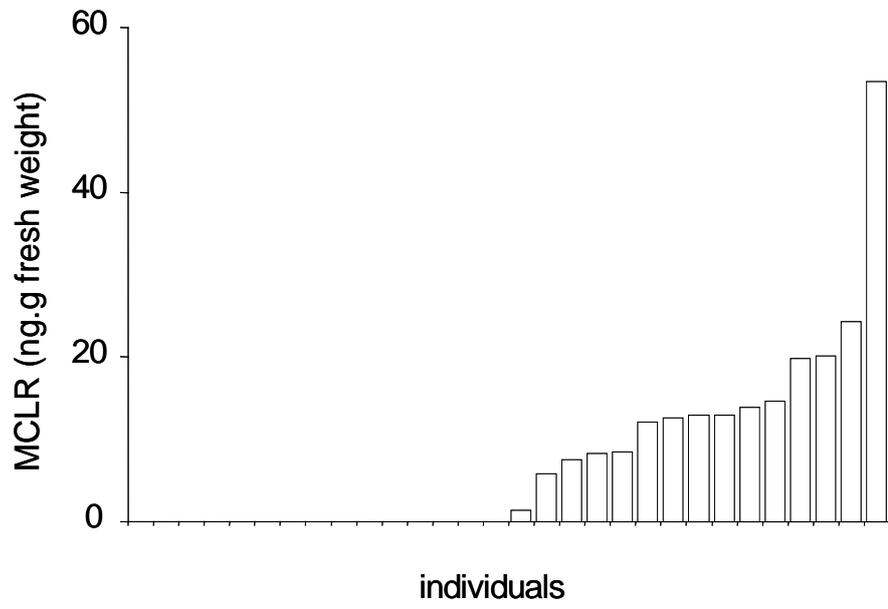


Figure 1

### **IV.3. Variabilité de la production et des conditions des anguilles argentées pré-migrantes dans deux petits (< 90 km<sup>2</sup>) bassins versants de l'Ouest de la France.**

Cette partie est présentée sous la forme d'un article sous presse dans la revue *American Fisheries Society Symposium*.

#### Résumé.

L'objectif de cette étude est d'estimer, à partir de l'analyse de la fraction sédentaire d'une sous-population (ou Stock), la production d'anguilles argentées avant émigration (ou pré-migrantes). Cette étude a été menée dans deux bassins versants de l'Ouest de la France (le Frémur et l'Oir) de taille équivalente (< 90 km<sup>2</sup>), proches spatialement mais qui se distinguent par leur degré d'anthropisation (obstacles et qualité de l'eau). Les abondances et les caractéristiques biologiques ont été obtenues grâce à des pêches électriques réalisées pendant 3 années consécutives à la fin de l'été, c'est-à-dire avant la migration des anguilles argentées. Les densités et biomasses moyennes variaient beaucoup entre les deux systèmes ( $39 \pm 6$  ind.100 m<sup>-2</sup> et  $1352 \pm 171$  g.100 m<sup>-2</sup> dans le Frémur,  $3 \pm 0.32$  ind.100 m<sup>-2</sup> et  $385 \pm 42$  g.100 m<sup>-2</sup> dans l'Oir). Les anguilles pré-migrantes étaient dominées par les mâles dans le Frémur (85,8%) et par les femelles dans l'Oir (79,0%). La biomasse pré-migrante était 4,5 fois plus importante dans le Frémur ( $254,5$  g.100 m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>) que dans l'Oir ( $56,0$  g.100 m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). Pour chaque sexe, le coefficient de condition de Fulton était significativement plus important pour les anguilles de l'Oir (0,20 en moyenne pour les deux sexes) que du Frémur (0,17 en moyenne pour les deux sexes). Les différences importantes des densités et des caractéristiques biologiques des anguilles pré-migrantes produites par ces deux bassins versants suggèrent qu'une variabilité colossale de la production d'anguilles argentées en "quantité" et en "qualité" existe à l'échelle de l'aire de répartition de cette espèce.

**Differential production and condition indices of premigrant eels (*Anguilla anguilla*) in two small Atlantic coastal catchments of France**

**ANTHONY ACOU<sup>1</sup>, GABRIEL GAELLE<sup>2</sup>, PASCAL LAFFAILLE<sup>1,3</sup> and ERIC FEUNTEUN<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Équipe Recherche et Technologie (ERT) 52, Campus de Beaulieu, Bat. 25, 1<sup>er</sup> étage, Université de Rennes1, 35042 Rennes cedex, France.

Tel: +33 (0)2 23 23 69 36 Fax: +33 (0)2 23 23 51 38 e-mail: anthony.acou@univ-rennes1.fr

<sup>2</sup> Laboratoire de Biologie et de l'Environnement Marin, Université de la Rochelle, Avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle cedex 9, France.

Tel: +33 (0)5 46 45 83 38 Fax: +33 (0)5 46 45 82 64 e-mail: eric.feunteun@univ-lr.fr

<sup>3</sup> Fish Pass, Bureau Expert Gestion Piscicole, 8 allée de Guerlédan, ZA Parc rocade sud, 35135 Chantepie, France.

Tel: +33 (0)2 99 77 32 11 Fax: +33 (0)2 99 77 31 96 e-mail: fishpass@fish-pass.fr

**Abstract** - This paper assesses potential production of premigrant European eels (*Anguilla anguilla*) based on analysis of sedentary eel populations in two small river systems in western France that are in close proximity. Abundance and biological characteristics were evaluated from electrofishing surveys conducted in three years in September-October, before the catadromous migration of silver eels. Mean density and biomass density of the eel population differed greatly between the systems ( $39 \pm 6$  ind.100 m<sup>-2</sup> and  $1352 \pm 171$  g.100 m<sup>-2</sup> in the Frémur River and  $3 \pm 0.32$  ind.100 m<sup>-2</sup> and  $385 \pm 42$  g.100 m<sup>-2</sup> in the Oir River). Premigrants were dominated by males in the Frémur (85.8%) and by females in the Oir (79.0%). Estimated premigrant biomass density was 4.5-fold higher in the Frémur ( $254.5$  g.100 m<sup>-2</sup>.year<sup>-1</sup>) than in the Oir ( $56.0$  g.100 m<sup>-2</sup>.year<sup>-1</sup>). Mean Fulton's K condition factor was significantly higher for both sexes in the Oir ( $0.20 \pm 0.004$  and  $0.20 \pm 0.003$  for males and females respectively) than in the Frémur ( $0.17 \pm 0.002$  and  $0.17 \pm 0.004$  respectively). The large differences in densities and biological characteristics of eels from neighboring catchments suggest that huge variability of both quantity and quality of silver eel production can be expected at the scale of the European stock.

## INTRODUCTION

Anguillid eels support important commercial and recreational fisheries (McDowall 1990; Tesch 2003). According to Moriarty and Dekker (1997), 25000 people earn income from the European eel *Anguilla anguilla*, whose fishery has a direct commercial value of 180 million Euro, plus 380 million Euro added value. However, since the 1980s, the European eel stock has declined substantially throughout its distribution range. The latter includes all accessible continental and coastal hydrosystems that link with the Baltic and North Seas, and the Atlantic and Mediterranean coasts between Iceland and Morocco (Moriarty and Dekker 1997). ICES (1998) has recommended that all means should be taken to restore the depleted stock, at all biological stages. In particular, it recommended increased escapement for glass eels, yellow eels, silver eels and standard international escapement objectives (ICES 1998).

It is now generally agreed that despite uncertainties on the form of the stock-recruit relationship (i.e. the relationship between silver eel escapement from continental waters and subsequent glass eel recruitment back to continental waters), the best way to measure the effect of restoration efforts is to assess production, population structure (size, sex ratio and age), and breeding potential of silver eels (Feunteun 2002).

In Europe, few quantitative data are available on the size of silver eel runs. Investigations in large water bodies typically use mark recapture techniques (e.g. the Baltic Sea, Moriarty 1996; the Loire River, Boury et al. 2003). In small river systems, exhaustive surveys have been conducted using wolf traps in a small number of rivers in Northern Europe (e.g. the Frémur, Feunteun et al. 2000). However, silver eel escapement is unknown in most European water systems and a more efficient approach is needed to provide silver eel run estimates. In small coastal catchments, surveys are commonly conducted to characterize the status of the sedentary fraction of the eel stocks. Among sedentary eels, a proportion undergoes silvering metamorphosis before they start their downstream

migration. Most premigrant eels achieve their silvering in late summer and then wait in the catchment until migration is triggered by environmental factors such as floods (Acou et al. 2000). By enumerating these premigrant eels, it is possible to estimate a watercourse's potential production of silver eels (Feunteun et al. 2000).

Robinet and Feunteun (2002) hypothesized that the probability that silver eels reach the spawning grounds and successfully reproduce varies among their continental growing sites. A pan-European methodology to estimate the overall breeding potential of silver eels according to relevant criteria (fat composition, contamination by chemicals, parasitic load, etc.) is not yet ready for use because of the complexity to implement such an approach. Use of silver eel condition indices may constitute a first step in this direction. Fulton's K condition factor has been demonstrated to indicate energy reserves of Atlantic salmon *Salmo salar* (Sutton et al. 2000), *Coregonus artedii* (Pangle and Sutton 2005) and *Gadus morhua* (Lambert and Dutil 1997; Grant and Brown 1999). Considering the importance of energy reserves during both the transoceanic migration and reproduction of European eel (Boëtius and Boëtius 1980; Robinet and Feunteun 2002), we hypothesize that Fulton's K may represent a good index of silver eel breeding potential.

This paper estimates production of premigrant silver eels based on analysis of sedentary eel populations. To achieve this goal, we compared the population characteristics of eel sub-populations in two coastal river systems of western France which vary substantially in the degree of human development. In order to assess the quality of silver eels produced in each catchment, we focused on sex ratio, mean weight, and Fulton's K condition factor in premigrant eels as indicators of reproduction potential in the two systems.

## **MATERIAL AND METHODS**

## Study sites

The Frémur and Oir Rivers are typical in catchment area of the numerous river systems in western France. The Frémur is a small river of northern Brittany, which discharges into the English Channel next to Saint Malo (Figure 1). Catchment area is approximately 60 km<sup>2</sup> and overall river and stream length is 46 km, with 17 km of main stream. Slope varies between 0.1% and 2% with a mean of 0.6%. Tidal limit is at the Roche Good mill (Figure 1). The watershed contains two dams (Pont es Omnes and Bois Joli, Figure 1) which were impassable until the recent construction of fish lifts (Feunteun et al. 1998). The larger, at Bois Joli, is 14 m high and creates a  $3 \times 10^6$  m<sup>3</sup> reservoir for drinking water. An eel lift for upstream migration was built in 1996. Impoundments formed by the two dams reduce velocity and increase depth, thereby creating aquatic communities dominated by lentic water species (*Abramis brama*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Tinca tinca*, *Esox lucius*, *Sander lucioperca*). Wetted area above the Pont es Omnes dam totals 59.9 ha including 5.3 ha of running waters and 54.6 ha of still waters above the two dams (Figure 1). Six minor works including pipes under roads, water flow gauging devices, and bridges impose temporary obstacles to eel migration depending on water level (Feunteun et al. 1998). Overall, the Frémur provides a wide range of habitats from high velocity streams of the trout zone to lentic waters of the bream zone in downstream areas.

The Oir, a small river of southern Normandy, is a tributary of the Sélune which flows into Mont Saint-Michel-Bay (Figure 1). The centre of the Oir catchment is about 65 km east of the centre of the Frémur catchment. The Oir drains a 87 km<sup>2</sup> catchment and the overall length of the system is 120 km, including 25 km of main stem. Mean slope is 1.1%. Total wetted area upstream from Cerisel Mill (Figure 1), including the main stream and tributaries, is 22.9 ha. The Oir is obstructed by only one weir. The Oir is cool and not eutrophic, and is one of the best rivers for sea trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon in France.

## **Sedentary stock assessment**

Sampling was conducted in the low water level period (September in the Frémur and October in the Oir), after the beginning of the metamorphosis but before the migration of silver eels (Fontaine 1994). Sampling took place in both rivers in 2000, 2001, and 2002. Electrofishing was conducted with a Dream Electronic electrofisher set at DC 300 V and 3 A.

### **Frémur sampling**

Electrofishing was conducted in 30-m long river sections delimited by 3-mm-mesh stop nets. A total of 29 river sections were sampled each year (Figure 1). These sections were located between 8.5 and 17 km from the sea. Mean width was  $2.5 \pm \text{SD } 0.5$  m (range 0.7-4 m) and mean depth was  $0.5 \pm 0.1$  m (range 0.15-1 m). These river sections covered about 2.3% of the overall stream length upstream of the Pont es Omnes dam (Figure 1). In Pont es Omnes pond and Bois Joli reservoir, eels were sampled with unbaited fyke nets with 6 mm mesh. Four sites were sampled with fyke nets in September 2000, three in September 2001 and two in September 2002.

### **Oir sampling**

A total of 32, 27 and 24 river sections that ranged between 100 and 1000 m long were electrofished on the main stream and tributaries in October 2000, 2001 and 2002, respectively. These sections in the main stream were between 11.5 and 19.0 km from the sea. Sampling sections represented on average 8.0% of stream length upstream of Cerisel Mill (Figure 1). Mean width was  $2.9 \pm \text{SD } 1$  m (range 0.6-4.5 m) and mean depth was  $0.35 \pm 0.14$  m (range 0.05-0.47 m).

### **Migratory potential characteristics**

Eels were anaesthetized with 2-phenoxyethanol, measured (TL to the nearest mm), and weighed ( $W_t$  to the nearest g). Eels were allowed to recover in cool, well oxygenated water for about 15 min before being returned to the water. No glass eels were found in either river. In this paper, elvers refer to pigmented eels < 180 mm long. Most of these would be in their first year in continental waters. Silver eels were identified by three criteria (Feunteun et al. 2000): color of the back and belly, presence of a well-defined lateral line, and Ocular Index (OI) > 6.5 according to Pankhurst's (1982) silvering threshold value. The OI is the relation between TL and the mean size of the two eyes, calculated as follows (Pankhurst 1982):  $OI = 25\pi/8 TL \{(A+B)^2_R+(A+B)^2_L\}$  where TL is the total length, A and B are respectively the horizontal and vertical eye diameters and R and L are right and left eyes. If only two of the criteria (most often the lateral line and the OI value) were met, the eel was designated as yellow/silver. Silver and yellow/silver eels are collectively referred to as premigrants. If only one (generally the OI value) or none occurred, the eel was recorded as yellow (Feunteun et al. 2000).

Sex was assigned by macroscopic observation of gonads, using the criteria described by Colombo et al. (1984), on subsamples of 75 and 35 silver eels caught in the Frémur and Oir catchments respectively. In the Frémur, silver eels identified as male by this method ranged from 300 to 434 mm (N = 44; mean TL=366 ± SE 4 mm), and silver eels identified as female ranged from 414 to 677 mm (N = 31; mean TL=528 ±10 mm). In the Oir, male silvers ranged between 334 and 437 mm (N =13; mean TL=373 ±9 mm) and female silver eels ranged between 429 mm and 611 mm (N=22; mean TL=524 ±11 mm). In both rivers, all silver eels > 440 mm were females as has been shown in other studies (Rossi and Colombo 1979; Tesch 2003). In order to increase the number of sexed eels, all sampled premigrant eels (yellow/silver and silver eels) were classed as female if their length > 440 mm and male if their length ≤ 440 mm. All premigrant eels were assumed to be sexually differentiated. Sex ratio was expressed as proportion of females or males among premigrant eels.

Fulton's K condition factor was calculated as  $K = 100 \times W_t / TL^3$  with  $W_t$  in g and TL in cm (Cone 1989).

## **Analysis**

**Premigrant characteristics** - In a previous study, Feunteun et al. (2000) observed no significant differences in length distribution between premigrant eels sampled in the Frémur catchment in September (electrofishing and fyke nets) and migrant eels captured the following season in the downstream trap at Pont es Omnes (Figure 1). This suggests that the sampling plan used in the Frémur provides reliable information about the silver eel population at the scale of the river system. In the present study, fyke net results were not used for population estimates but were pooled with electrofishing results to describe the biological characteristics ( $W_t$  and K) of premigrant eels. Prior to statistical analysis and to respect normality of distribution, the data were  $\log(x+1)$  transformed. Factorial Anovas (with river (Frémur and Oir) and Year (2000, 2001 and 2002) as factors) were performed. Post-hoc Tukey tests were used when Anovas were significant.  $\chi^2$  were used to test sex ratios and migratory potential proportions between years in each catchment. Length, weight and K data presented are means  $\pm$  standard error (SE).

## **Abundance estimates**

In both systems, total number and weight of fish in sections were assessed by the depletion method.

Frémur - In all river sections, fish were removed after electrofishing passes. Most (92%) sessions consisted of two passes; the remainder had three passes. Total estimated eel numbers in each river section were calculated by the weighted maximum likelihood model of Carle and Strub (1978).

Catchability was very high (on average 70% of the standing stock was caught at the first removal) as has been noted in previous studies (e.g. Lambert et al. 1994; Feunteun et al. 1998, 2000).

Oir - Fishing sessions consisted of a single removal ( $C_1$ ) or two-pass sessions ( $C_1$  and  $C_2$ ) termed "single" and "depletion" fishings respectively. To estimate total number of eels in the Oir catchment, the model of Carle & Strub (1978) was used in 22 depletion sections. On average 72% of the standing stock was caught at the first removal suggesting similar catchabilities between the Oir and the Frémur. A linear regression was used to predict abundance estimated by Carle and Strub (1978) ( $C_{est}$ ) from  $C_1$  counts. The coefficient of determination ( $r^2$ ) was tested by Anova. Slope and intercept of the linear regression were tested using a  $t$ -test. Independence between the residuals of the model and  $C_1$  and normality of the residual distribution were tested using Pearson's correlation coefficient ( $r$ ) and one-sample Kolmogorov Smirnov non-parametric test with Lillefor's option, respectively. The resulting relation was then used to assess total number of eels in both single and depletion sections according to  $C_1$  removal.

In both systems, eel density and biomass density (expressed as ind.100 m<sup>-2</sup> and g.100 m<sup>-2</sup>) for each river section was calculated as total number and weight of estimated eels divided by the area of the stream section. Eel density and biomass density are presented as means  $\pm$  standard error (SE).

**Stock assessment** - Stock for each catchment was estimated by multiplying mean density and biomass density by total wetted area. In the Oir which has no ponds, total wetted area was 22.9 ha. In the Frémur, most (91.15%) wetted area is ponds and reservoirs where no measurement of population densities are available. Extrapolation of stream densities to the overall surface of pond/reservoir habitats would lead to biased estimates since this method would ignore eel microhabitat selection (Broad et al. 2001). In a study on spatial organization of eels in the Frémur, Laffaille et al. (2003) found that large eels tend to be in intermediate to high depths with intermediate abundance of

vegetation. In Pont es Omnes pond and Bois Joli reservoir, only a narrow shoreline strip (ca. 2.5 m wide) provides such habitats for both small and large eels. Jellyman and Chisnall (1999) for *A. australis* and Schulze et al. (2004) for *A. anguilla* confirmed that eels are mainly confined to shorelines because of the availability of cover (e.g. rocks or macrophytes) and presence of food. The 2.5 m shoreline strip of Pont es Omnes pond and Bois Joli reservoir amounted to 2.1 ha. Thus, total wetted area used for stock assessment calculations in the Frémur was 7.4 ha (2.1 ha for pond/reservoir habitat and 5.3 ha for running portions).

Feunteun et al. (2000) extrapolated from density estimates to the whole stream surface and analyzed mark/recapture records of PIT-tagged silver eels to assess eel population size in the Frémur catchment. Size of the silver eel stock in the basin was calculated from the size of the total silver eel run (trap data) and the fraction of the tagged population recaptured in the run (recapture) using the Lincoln-Petersen method. The two methods produced similar estimates of the number of silver eels (3000 silver eels on average in 1996 and 1997), suggesting that both approaches are reliable (Feunteun et al. 2000).

## **RESULTS**

### **Population structure**

Frémur - Eels captured by electrofishing and fyke netting ranged in length from 56 to 774 mm (Figure 2). Modal length of young eels ranged from 160 to 180 mm between 2000 and 2002. Proportion of elvers (eels < 180 mm) were equivalent in 2000 and 2002 (26.0% and 27.7% of total catch, respectively) but were significantly higher in 2001 with 42.0% of the total catch ( $\chi^2 = 3215.72$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ). For all years combined, 85.1% of premigrant eels belonged to the 300-440-mm size class, which were assumed to be males. Proportions of males among premigrants were 80.3% in 2000, 87.5% in 2001, and 89.5% in 2002, 85.8% for all years pooled.

Oir - Eels captured by electrofishing ranged between 117 mm and 682 mm (Figure 3). Length structures of each biological stage (yellow, yellow/silver and silver eels) were not statistically different among years (Kolmogorov-Smirnov test,  $p > 0.1$ ) suggesting a steady population over time. Proportion of young eels  $< 180$  mm represented only 1.1% ( $N = 8$ ) of captures in all years. Premigrant population structure was dominated by females (i.e. eels  $> 440$  mm) in all years (85.7% in 2000, 70.0% in 2001, 81.2% in 2002, 79.0% for all years pooled).

Premigrant characteristics - Mean weight of premigrant males was  $83 \pm \text{SE } 2.0$  g (range 41-167) in the Frémur and  $120 \pm 5.5$  g (range 79-156) in the Oir. Mean K of premigrant males was  $0.172 \pm 0.002$  (range 0.095-0.231) in the Frémur and  $0.197 \pm 0.003$  (range 0.170-0.217) in the Oir. Mean weight of premigrant females was  $256 \pm 18.0$  g (range 161-541) in the Frémur and  $290 \pm 11.6$  g (range 156-547) in the Oir. Mean K of premigrant females was  $0.168 \pm 0.004$  (range 0.136-0.204) in the Frémur and  $0.196 \pm 0.003$  (range 0.141-0.247) in the Oir. For each sex, eels were significantly heavier in the Oir than in the Frémur (Table 1, Figure 4). Similarly, Fulton's K condition factor was significantly higher in the Oir than in the Frémur for each sex (Table 1, Figure 5).

## **Abundance**

Frémur - Total mean density and biomass density for all stages during the three study years were high with  $39 \pm \text{SE } 6$  ind. $100 \text{ m}^{-2}$  and  $1353 \pm 171$  g. $100 \text{ m}^{-2}$  respectively (Table 2). Proportion of silver eels was similar in 2000 (5.9%) and 2002 (5.8%), but was significantly lower in 2001 (1.3%) (Anova: factor = Year,  $df = 2$ ,  $F = 8.77$ ,  $p < 0.001$ ). The proportion of yellow/silver eels varied between 0.1 % in 2002 and 3.2 % in 2001. Thus, yellow/silver eels and silver eels constituted a migratory potential of 8.3% in 2000, 4.5% in 2001 and 5.9% in 2002. The mean biomass density of the population decreased from  $1752 \pm \text{SE } 400$  g. $100 \text{ m}^{-2}$  in 2000 to  $1126 \pm 238$  g. $100 \text{ m}^{-2}$  in 2001 and

1180 ± 203 g.100 m<sup>-2</sup> in 2002. The premigrant biomass density dropped significantly from 420 g.100 m<sup>-2</sup> in 2000 to 172 ± 9 g.100 m<sup>-2</sup> in 2001 and 2002 (Table 2).

Oir - A linear regression between  $C_{est}$  and  $C_1$  was performed in the Oir catchment ( $C_{est} = 1.17 \pm 0.13 \times C_1 + 1.1 \pm 0.52$ ,  $r^2 = 0.80$ ,  $F = 79.9$ ,  $P < 0.001$ ) with significant slope and intercept ( $t$ -Test,  $P < 0.05$ ). No significant correlation between residuals and  $C_1$  was observed ( $r = 0.0$ ,  $P = 1$ ). Abundances of the first removal were log-transformed since residual distribution did not meet the normality assumption (Kolmogorov-Smirnov test,  $d = 0.31$ ,  $P < 0.05$ ). Estimated mean total density and biomass density were approximately 13- and 4-fold lower than in the Frémur since they amounted to  $3 \pm SE 0.32$  ind.100 m<sup>-2</sup> and  $385 \pm 42$  g.100 m<sup>-2</sup>, respectively (Table 3). During the study period, proportion of silver eels varied from 3.1% of the whole stock in 2000 to 8.2% in 2002, but this variability was not statistically significant (Anova,  $df = 2$ ,  $F = 1.65$ ,  $P = 0.19$ ). Yellow/silver proportions declined significantly from 3.0% in 2000 to 0.1% in 2001 of the overall resident eels (Anova,  $df = 2$ ,  $F = 3.85$ ,  $P < 0.05$ ). Therefore, the proportion of premigrant eels amounted to 6.2% in 2000, 5.4% in 2001 and 8.7% in 2002. Premigrant eel biomass density was stable in time with 48 g.100 m<sup>-2</sup> in 2000, 51 g.100 m<sup>-2</sup> in 2001 and 69 g.100 m<sup>-2</sup> in 2002 (Anova,  $df = 2$ ,  $F = 0.15$ ,  $P = 0.86$ ).

### **Premigrant estimates**

The population of premigrant eels in the Frémur was estimated to be 2475 eels (315 kg) in 2000, 1500 (124 kg) in 2001 and 1448 (134 kg) in 2002 (Table 2). For the Oir, the premigrant population was estimated as 412 eels (110 kg) in 2000, 412 (117 kg) in 2001 and 595 (159 kg) in 2002 (Table 3). Thus, estimated premigrant populations in the Frémur were approximately 4-fold higher than those of the Oir in each year. Estimated Frémur premigrant eel biomass was approximately 1.5-fold higher than in that of the Oir during the study period.

However, because of the contrast in sex ratio between rivers, the number of female premigrants was greater in the Oir than in the Frémur (mean population  $378 \pm \text{SE } 57$  in the Oir and  $286 \pm \text{SE } 103$  in the Frémur) (Table 4). Moreover, because of the larger size of the females in the Oir, the biomass of female premigrants was substantially greater in the Oir ( $103 \pm \text{SE } 14 \text{ kg}\cdot\text{year}^{-1}$ ) than in the Frémur ( $31 \pm 15 \text{ kg}\cdot\text{year}^{-1}$ ) (Table 4).

## DISCUSSION

Numerous studies based on life history traits (population structure, growth pattern, age at silvering) emphasize that the watershed is the relevant ecological unit to assess silver eel biomass (e.g. Feunteun et al. 2000; Acou et al. 2003). The present investigation of silver eel production in two small Atlantic catchments supports this conclusion.

In the Frémur, estimated densities were  $39 \pm \text{SE } 6 \text{ ind}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$  and  $1352 \pm 171 \text{ g}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$ . These values are very high compared to other west European catchments (Moriarty and Dekker 1997; Feunteun et al. 1998). For example, Carrs et al. (1999) reported that 71% of density estimates at 1462 sites in English rivers and streams were  $< 5 \text{ ind}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$ . Vollestad and Jonsson (1988) estimated eel density at  $1.16 \text{ ind}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$  in the Imsa River (Norway), based on the total estimated population size in the catchment divided by the total area of water (including the deeper parts of lakes). Some of the highest density estimates ( $50 - 1300 \text{ ind}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$ ) were observed in Danish streams (Rasmussen 1983) including mostly elvers ( $< 150 \text{ mm}$ ). In Frémur samples, proportions of elvers ( $< 180 \text{ mm}$ ) varied between 26% and 42% during the study period suggesting interannual variability of recruitment which was also observed in an eel-pass survey (Figure 1; A. Acou, unpublished data). However, we suggest that the shortness of the Frémur, its good location for glass eels arrivals, and the restoration of upstream migration via the eel-lifts could explain this high abundance (see Feunteun et al. 2000). Moreover, fishing pressure was quite low (no commercial fishery) and anglers mainly focused on

cyprinids, esocids and percids. Lastly, we did not observe predation mortalities since piscivorous birds (including cormorants and ardeids) were scarce in the study area.

In the Oir River, elvers (eels < 180 mm) represented only 1.1% of the total catch during the sampling period. It seems that colonization of the Oir by young recruits is low. Distance from the sea is the most important structuring parameter for abundance and mean size of European eel (Ibbotson et al. 2002). In the present study, distances from the sea of electrofishing sampling sections did not differ greatly between the Frémur (8.5 to 17 km) and the Oir catchments (11.5 to 19 km). It seems unlikely that the small difference in distance from the sea (3 km) could explain the large difference in elver proportions in the Frémur (40.0%) and the Oir (1.1%). Configuration of the Oir River could explain part of this variability. The Oir is a small tributary of the main river (Sélune) and flows into the Sélune 8 km from the sea. The Oir discharge was 10-fold lower than that of the Sélune ( $1258 \pm \text{SD } 364 \text{ l.s}^{-1}$  and  $12213 \pm 3898 \text{ l.s}^{-1}$  respectively; INRA, unpublished data) between March and July 1999. Waterflow attraction is crucial for the orientation of glass eels and elvers during their freshwater migration (Legault 1994). We suggest that eel recruitment in the Sélune is higher than in the Oir as confirmed by sampling in the Sélune (A. Acou, unpublished data). The Frémur, unlike the Oir, recruits all freshwater-seeking eels in its estuary. Thus, global densities (in number and biomass) observed in the Oir were approximately 13- and 4-fold weaker ( $3.07 \pm \text{SE } 0.32 \text{ ind.}100 \text{ m}^{-2}$  and  $385 \pm 42 \text{ g.}100 \text{ m}^{-2}$  respectively) than in the Frémur.

Premigrant fractions are dominated by males (85.8%) in the Frémur and by females (79.0%) in the Oir. Female dominance is commonly found in headwater streams where densities are low (Parsons et al. 1977). Helfman et al. (1987) proposed that female eels have an extended larval period and dominate in northern latitudes due to differential larval distribution. The high variation in sex ratio between the neighboring Frémur and Oir catchments does not support the hypothesis that latitude is a determining factor of sex ratio. Instead, our results are consistent with Krueger and

Oliveira's (1999) view that density influences eel sex ratios, with high densities promoting the production of males. However, other factors such as trophic composition of the aquatic ecosystem may also influence sex determination.

For both sexes, we showed that potential migrants in the Oir had significantly higher mean weight and condition factor than those of the Frémur. Lipid, protein and energy content in fish are positively related to body condition (Lambert and Dutil 1997; Grant and Brown 1999; Sutton et al. 2000; Pangle and Sutton 2005). Fish with a lower condition index may have encountered poor feeding conditions or parasitic infections (Lambert and Dutil 1997; Yaragina and Marshall 2000). Kangur and Kangur (1998) found that eels in the shallow eutrophic Lake Vortsjarv in Estonia showed a strong linear relationship ( $r = 0.81$ ,  $P < 0.0001$ ) between condition factor and biomass of invertebrates (i.e. *Chironomus plumosus*), the main trophic resource of the lake. Nutrition condition could vary between the Frémur and the Oir according to (i) food availability, (ii) food quality, (iii) the turnover of food and (iv) intra- and interspecific competition. The high eel density in the Frémur may lead to intensified intraspecific competition in this river. Moreover, because of eutrophication, strong cyanotoxin blooms (especially Microcystin-LR) are regularly observed in the Pont es Omnes pond and Bois Joli reservoir in late summer (L. Brient, University of Rennes, pers. comm.). We recently analyzed levels of Microcystin-LR in fresh liver of thirty migrant silver eels caught in winter at the Pont es Omnes downstream trap (Figure 1; A. Acou, unpublished data). Results showed that 50% of them are contaminated with a mean toxin level of  $15.2 \pm \text{SD } 12.1 \text{ ng.g}^{-1}$ . Microcystin-LR has been found to induce severe liver damage and growth inhibition in fish (Rahberg et al. 1991; Kent et al. 1994; Tencalla et al. 1994). In the Oir, eel densities are low and cyanobacteria blooms are not observed. Hence differences in feeding opportunities as mediated by intraspecific competition and cyanotoxin exposure may contribute to the differences between the two systems in mean weight and condition factor. Further comparative studies between the rivers are needed to clarify these effects.

At the silver stage, the eel stops feeding and must have a large lipid reserves to sustain gonad development during the long migration back to the Sargasso Sea (Boëtius and Boëtius 1980). Based on condition factors, it would appear that the probability of reaching the spawning grounds in the Sargasso Sea is higher for silver eels reared in the Oir catchment than in the Frémur catchment.

Premigrant biomass densities in the Frémur and Oir are respectively at the upper and median ranges of silver eel biomass densities in European standing waters. For example in the Imsa River (Norway), a mean silver eel biomass density of  $22.7 \text{ g}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$  was reported between 1975 and 1987 (Vollestad and Jonsson 1988). In salt or brackish Italian lagoons, silver eel biomass density varied between  $65 \text{ g}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$  and  $190 \text{ g}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$  (Rossi 1979; Rossi and Cannas 1984). In our study, estimated premigrant biomass density was 4.5-fold higher in the Frémur ( $254.5 \text{ g}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$ ) than in the Oir ( $56 \text{ g}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$ ). However, female premigrant biomass densities were equivalent in the two systems ( $43 \text{ g}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$  and  $45 \text{ g}\cdot 100 \text{ m}^{-2}$  respectively).

We are conscious that our results constitute an approximation of silver eel production and that further validation is needed to generalize our methods for small catchments. Schulze et al. (2004) found that eels in a pond concentrated in shallow waters near the shoreline, although some were in deeper water further from shore. In the Frémur, because density estimates were not available for the impoundments, we assumed that eels in this habitat were limited to a 2.5 m wide peripheral strip, with density similar to that measured by electrofishing in streams. Under this assumption eels would be absent from 95% of the Frémur's wetted area. If this assumption is incorrect our estimates of eel density would nevertheless be roughly valid for running water. Failure of the assumption would have greater consequences on estimates of total stock. If impoundment waters further than 2.5 m from shore contain eels, even at low densities, the total stock could be much larger than the one estimated in the present study (Table 4). The mean yearly estimated production of premigrant eels in the Frémur

River ( $1521 \pm 233$  premigrant males and  $286 \pm 103$  premigrant females; Table 4) may therefore constitute an underestimation of total production

Our estimates of silver eel production assume a one-to-one relation between premigrant (yellow/silver and silver) eels and escapement of silver eels in the subsequent fall. However, the time required for an eel to complete its silvering process remains unclear (Cottrill et al. 2002). Failure of this assumption could lead to biased estimates of production. To clarify this point we have begun a study using PIT tags to assess recapture rates of externally identified yellow/silver and silver eels.

To our knowledge, this study is the first to associate quantitative estimates of the number of premigrant eels that will undergo a catadromous migration with data on the quality of migration candidates (i.e. body condition). Even if our method needs further validation, we showed that silver eel production and mean Fulton's K condition factor vary between two small river systems (wetted areas < 60 ha) that are in close proximity. European eel stocks exist in small and fragmented subpopulations (Dekker 2000). If rivers that are only 65 km apart show this degree of variability, we can expect a very high level of variation in production  $\text{ha}^{-1}$  and quality of silver eels across the species' range. Contribution of silver eels by water system is the main component of the current conservation strategy. However, we believe that the question of quality of animals among river systems, which is presumed to influence reproductive success on the spawning grounds, is also a key issue that must be urgently pursued for European eel conservation.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

We acknowledge the Institut National de Recherche en Agronomie (INRA) of Rennes and the Conseil Supérieur de la Pêche (CSP) of Basse Normandie and their staffs for assistance during the field study in the Oir. We are grateful to Frédéric Marchand and Richard Delanoë for their help. This

study was funded by the 'Fédération de Pêche et de Protection des Milieux Aquatiques d'Ille et Vilaine', the 'contrat de plan Poissons Migrateurs', and various regional and local councils.

## REFERENCES

- Acou, A., E. Feunteun, P. Laffaille, and A. Legault. 2000. Catadromous migration dynamics of European eel (*Anguilla anguilla*, L.) in a dammed catchment. *Verhandlungen internationale Verein der Limnologie* 27:1-4.
- Acou, A., F. Lefebvre, P. Contournet, G. Poizat, J. Panfili and A.-J. Crivelli. 2003. Silvering of female eels (*Anguilla anguilla*) in two sub-populations of the Rhône Delta. *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* 368:55-68.
- Boëtius, I., and J. Boëtius. 1980. Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana* 1:1-28.
- Boury, P., E. Feunteun, T. Robinet, and A. Acou. 2003. First results of characterization and flow estimation of silver eels of the Loire (France). American Fisheries Society Annual Meeting, August 10-14, Québec City, Poster session in "Eel Symposium 2003".
- Broad, T.L., C.R. Townsend, G.P.Closs, and D.J. Jellyman. 2001. Microhabitat use by longfin eels in New Zealand streams with contrasting riparian vegetation. *Journal of Fish Biology* 59:1385-1400.
- Carle, F.L., and M.R. Strub. 1978. A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics* 34:621-630.
- Carss, D.N., D.A. Elston, K.C. Nelson, and H. Kruuk. 1999. Spatial and temporal trends in unexploited yellow eel stocks in two shallow lakes and associated streams. *Journal of Fish Biology* 55:636-654.
- Colombo, G., G. Grandi, and R. Rossi. 1984. Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla*, L. *Journal of Fish Biology* 24:215-228.

- Cone, R.S. 1989. The need to reconsider the use of condition indices in fishery science. *Transactions of American Fishery Society* 118:510-514.
- Cottrill, R.A., R.S. McKinley, and G. Van Der Kraak. 2002. An examination of utilizing external measures to identify sexually maturing female American eels, *Anguilla rostrata*, in the St. Lawrence River. *Environmental Biology of Fishes* 65:271-287.
- Dekker, W. 2000. The fractal geometry of the European eel stock. *ICES Journal of Marine Science* 57:109-121.
- Feunteun, E. 2002. Restoration and management of the European eel: an impossible bargain? *Ecological Engineering* 18:575-591.
- Feunteun, E., A. Acou, J. Guillouët, P. Laffaille, and A. Legault. 1998. Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of Northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* 349:129-139.
- Feunteun, E., A. Acou, P. Laffaille, and A. Legault. 2000. European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:1627-1635.
- Fontaine, Y.A. 1994. L'argenteure de l'anguille: métamorphose, anticipation, adaptation. *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* 335:171-185.
- Grant, S.A., and J.A. Brown. 1999. Variation in condition of coastal Newfoundland 0-group Atlantic cod (*Gadus morhua*): field and laboratory studies using simple condition indices. *Marine Biology* 133:611-620.
- Helfman, G.S., D.E. Facey, L.S. Hales, and E.L. Bozeman. 1987. Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium* 1:42-56.
- Ibbotson, A., J. Smith, P. Scarlett, and M. Aprahamian. 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biology* 47:1696-1706.

- ICES 1998. European eel. Extract of the report of the advisory committee on fishery management, n°11. ICES, Copenhagen, Denmark.
- Jellyman, D.J., and B.L. Chisnall. 1999. Habitat preferences of shortfinned eels (*Anguilla australis*), in two New Zealand lowland lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 33:233-248.
- Kangur, A., and K. Kangur. 1998. Relationship between the population dynamics of Chironomidae and the condition factor of European eel, *Anguilla anguilla* (L.) in Lake Vörtsjärv. *Limnologica* 28:103-107.
- Kent, M.L., R.J. Andersen, C.F.B. Holmes, T. McCready, and D.E. Williams. 1994. Evidence that microcystin LR is the cause of netpen liver disease of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *International Symposium on Aquatic Animal Health: Program and Abstracts*. Univ. of California, School of Veterinary Medicine, Davis, LA, W. 15.4.
- Krueger, W.H., and K. Oliveira. 1999. Evidence for environmental sex determination in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environmental Biology of Fishes* 55:381-389.
- Laffaille, P., E. Feunteun, A. Baisez, T. Robinet, A. Acou, A. Legault, and S. Lek. 2003. Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish* 12:254-264.
- Lambert, P., E. Feunteun, and C. Rigaud. 1994. Eel study in freshwater marshes. First analysis of catch probability observed during electric fishing operations. *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* 335:111-122.
- Lambert, Y., and J.D. Dutil. 1997. Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54(Suppl. 1):104-112.

- Legault, A. 1994. Etude préliminaire du recrutement fluvial de l'anguille. Bulletin Français de Pêche et Pisciculture 335:33-41.
- McDowall, R.M. 1990. New Zealand freshwater fishes and fisheries - the angler's eldorado. Reviews in Aquatic Sciences 2:281-341.
- Moriarty, C. 1996. The European eel fishery in 1993 and in 1994. Fisheries Bulletin 14:1-52.
- Moriarty, C., and W. Dekker, editors. 1997. Management of European eel fisheries. Irish Fisheries Bulletin no. 15.
- Pangle, K.L., and T.M. Sutton. 2005. Temporal changes in the relationship between condition indices and proximate composition of juvenile *Coregonus artedii*. Journal of Fish Biology 66:1060-1072.
- Pankhurst, N.W. 1982. Changes in the skin-scale complex with sexual maturation in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). Journal of Fish Biology 21:549-561.
- Parsons, J., K.U. Vickers, and Y. Warden. 1977. Relationship between elver recruitment and changes in the sex ratio of silver eels *Anguilla anguilla* L. migrating from Lough Neagh, Northern Ireland. Journal of Fish Biology 10:211-229.
- Rahberg, C.M.I., G. Bylund, and J.E. Erikson. 1991. Histopathological effects of microcystin LR, a cyclic peptide toxin from the cyanobacterium (blue-green alga) *Microcystis aeruginosa* on common carp (*Cyprinus carpio* L.). Aquatic Toxicology 20:131-146.
- Rasmussen, G. 1983. Recent investigations on the population dynamics of eels (*Anguilla anguilla* L.) in some Danish streams. Proceedings from the 3<sup>rd</sup> British Freshwater fish Conference, 3, 71-77.
- Robinet, T., and E. Feunteun. 2002. Sublethal effects of exposure to chemical compounds: A cause for the decline in Atlantic eels? Ecotoxicology 11:265-277.
- Rossi, R. 1979. An estimate of the production of the eel population in the Valli of Comacchio (Po Delta) during 1974-1976. Bolletino di Zoologia 46:217-223.

- Rossi, R., and A. Cannas. 1984. Eel fishing management in hypersaline lagoon of southern Sardinia. *Fisheries Research* 2:285-298.
- Rossi, R., and G. Colombo. 1979. Some observations on age, sex, growth of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in north Adriatic Lagoons. *Rapports et Procès-verbaux du Conseil International de l'Exploration de la Mer* 174:64-69.
- Schulze, T., U. Kahl, R.J. Radke, and J. Benndorf. 2004. Consumption, abundance and habitat use of *Anguilla anguilla* in a mesotrophic reservoir. *Journal of Fish Biology* 65:1543-1562.
- Sutton, S.G., T.P. Bult, and R.L. Haedrich. 2000. Relationships among fat weight, body weight, water weight, and condition factors in wild Atlantic salmon parr. *Transactions of the American Fisheries Society* 130:1-17.
- Tencalla, F.G., D.R. Dietrich, and C. Schlatter. 1994. Toxicity of *Microcystis aeruginosa* peptide toxin to yearling rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquatic Toxicology* 30:215-24.
- Tesch, F.W. 2003. *The eel*. Fifth edition. Blackwell, Oxford.
- Vollestad, L.A., and B. Jonsson. 1988. A 13-year study of population dynamics and growth of the European eel (*Anguilla anguilla*) in a Norwegian river: evidence for density dependant mortality, and development of a model for predicting yield. *Journal of Animal Ecology* 57:983-997.
- Yaragina, N.A., and C.T. Marshall. 2000. Trophic influences on interannual and seasonal variation in the liver condition index of northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science* 57:42-55.

## FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. Location and characteristics of the Frémur and Oir catchments. Open arrows represent batches of two or three river sections sampled by electrofishing. Circles on the Frémur represent the locations of fyke-net fishing. Bars indicate the location of major dams. In the Frémur: A, Pont es Omnes dam (4.5 km from the sea) equipped with an eel-pass (designed to pass elvers) and a silver eel trap; B, Bois Joli dam (6 km from the sea) equipped with an eel-lift. In the Oir: C: Cerisel Mill (10 km from the sea). Stars represent tidal limits.

Fig. 2. Length histogram of eels sampled by electrofishing and by fyke net in the Frémur catchment in September (a) 2000, (b) 2001 and (c) 2002. Open bars, yellow eels (N = 614 in 2000, N = 770 in 2001 and N = 562 in 2002); solid bars, silver eels (N = 43 in 2000, N = 11 in 2001 and N = 37 in 2002); hatched bars, yellow/silver eels (N = 9 in 2000, N = 30 in 2001 and N = 1 in 2002).

Fig. 3. Length histogram of eels sampled by electrofishing in the Oir catchment in October (a) 2000, (b) 2001 and (c) 2002. Open bars, yellow eels (N = 256 in 2000, N = 272 in 2001 and N = 155 in 2002); solid bars, silver eels (N = 12 in 2000, N = 8 in 2001 and N = 13 in 2002); hatched bars, yellow/silver eels (N = 16 in 2000, N = 2 in 2001 and N = 3 in 2002).

Fig. 4. Mean weight ( $\pm$  SE) of potential migrants (yellow/silver and silver eels) for both sexes by river. Solid bars, eels caught in the Frémur R.; open bars, eels caught in the Oir R. Significance of Tukey's post-hoc comparison test is shown as \* =  $P < 0.05$ , \*\*\* =  $P < 0.001$ .

Fig. 5. Mean Fulton's K condition factor ( $\pm$  SE) of premigrant (yellow/silver and silver) eels for both sexes by river. Solid bars, eels caught in the Frémur R.; open bars, eels caught in the Oir R.. Significance of Tukey's posthoc comparison test is shown as \* =  $P < 0.05$ , \*\*\* =  $P < 0.001$ .

Table 1: Anova results for the effect of independent variables (Year, River and Year×River) on Weight and K of male and female premigrant eels (only significant interactions are shown).

	Effect	Sum of Squares	d.f.	Mean Square	F	P
<b>Male premigrants</b>						
Weight						
	River	18621.46	1	18621.46	46.16	0.00
	Year	2273.80	2	1136.90	2.81	0.06
	Error	50420.50	125	403.36		
K						
	River	0.76	1	0.76	11.92	0.00
	Year	0.10	2	0.05	0.81	0.45
	Error	8.00	125	0.06		
<b>Female premigrants</b>						
Weight						
	River	31320.47	1	31320.47	4.39	0.04
	Year	9544.36	2	4772.18	0.67	0.51
	Error	477489.02	67	7126.70		
K						
	River	1.15	1	1.15	20.99	0.00
	Year	0.11	2	0.05	0.98	0.38
	Error	3.66	67	0.05		

Table 2. Characteristics of the sedentary fraction of the eel population from 2000 to 2002 estimated by electrofishing in the Frémur River. Stock is the population size in the whole catchment in numbers and in kilograms, estimated as the product of mean density and area of streams + a 2.5 m wide strip on the perimeter of impoundments. N is the number of sampled stations.

	All stages	Yellow eels	Premigrant eels		
			Yellow/silver eels	Silver eels	Total
2000 (N = 29)					
Density (ind.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	39.71	36.41	0.96	2.34	3.30
SE	9.19	8.69	0.28	0.68	0.73
Stock (no.)	29783	27309	716	1758	2475
Biomass (g.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	1751.82	1332.08	155.37	264.37	419.74
SE	402.49	325.84	59.93	95.97	118.37
Stock (kg)	1314	999	117	198	315
2001 (N = 29)					
Density (ind.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	44.54	42.55	1.41	0.59	2.00
SE	13.43	13.08	0.45	0.29	0.65
Stock (no.)	33407	31910	1058	439	1500
Biomass (g.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	1125.84	960.52	118.53	46.78	165.31
SE	238.00	202.60	40.15	23.58	53.27
Stock (kg)	844	720	89	35	124
2002 (N = 29)					
Density (ind.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	32.75	30.82	0.04	1.89	1.93
SE	7.75	7.42	0.04	0.67	0.70
Stock (no.)	24566	23118	31	1417	1448
Biomass (g.100m <sup>-2</sup> )					
Mean	1179.96	1001.44	4.71	173.82	178.53
SE	203.86	158.28	4.71	58.39	60.55
Stock (kg)	885	751	4	130	134

Table 3. Characteristics of the sedentary fraction of the eel population from 2000 to 2002 estimated by electrofishing in the Oir. Stock is the population size in the whole catchment in numbers and in kilograms, estimated as the product of mean density and area of streams. N is the number of sampled stations.

	All stages	Yellow eels	Premigrant eels		
			Yellow/silver eels	Silver eels	Total
2000 (N = 32)					
Density (ind.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	2.89	2.71	0.09	0.09	0.18
SE	0.44	0.45	0.03	0.05	0.06
Stock (no.)	6610	6206	200	205	412
Biomass (g.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	342.72	294.80	24.28	23.63	47.91
SE	45.16	42.76	10.13	12.99	16.96
Stock (kg)	785	675	56	54	110
2001 (N = 27)					
Density (ind.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	3.35	3.17	0.00	0.17	0.18
SE	0.51	0.51	0.00	0.06	0.06
Stock (no.)	7671	7270	11	397	412
Biomass (g.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	455.37	404.43	1.19	49.75	50.94
SE	83.47	84.26	1.01	21.79	21.89
Stock (kg)	1043	926	3	114	117
2002 (N = 24)					
Density (ind.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	2.97	2.70	0.02	0.24	0.26
SE	0.17	0.73	0.01	0.09	0.10
Stock (no.)	6793	6190	44	559	595
Biomass (g.100 m <sup>-2</sup> )					
Mean	356.59	287.34	5.85	63.40	69.25
SE	95.50	87.49	3.78	22.59	23.85
Stock (kg)	817	658	13	145	159

Table 4. Estimated production of male and female premigrant (yellow/silver and silver) eels in number (no.) and biomass (kg) in the Frémur and Oir catchments.

	Frémur				Oir			
	2000	2001	2002	Mean ± SE	2000	2001	2002	Mean ± SE
Male premigrants								
Production (no.)	1987	1281	1296	1521 ± 233	51	124	111	95 ± 23
Production (kg)	253	106	120	160 ± 47	14	35	30	26 ± 6
Female premigrants								
Production (no.)	488	219	152	286 ± 103	361	288	484	378 ± 57
Production (kg)	62	18	14	31 ± 15	96	82	129	103 ± 14

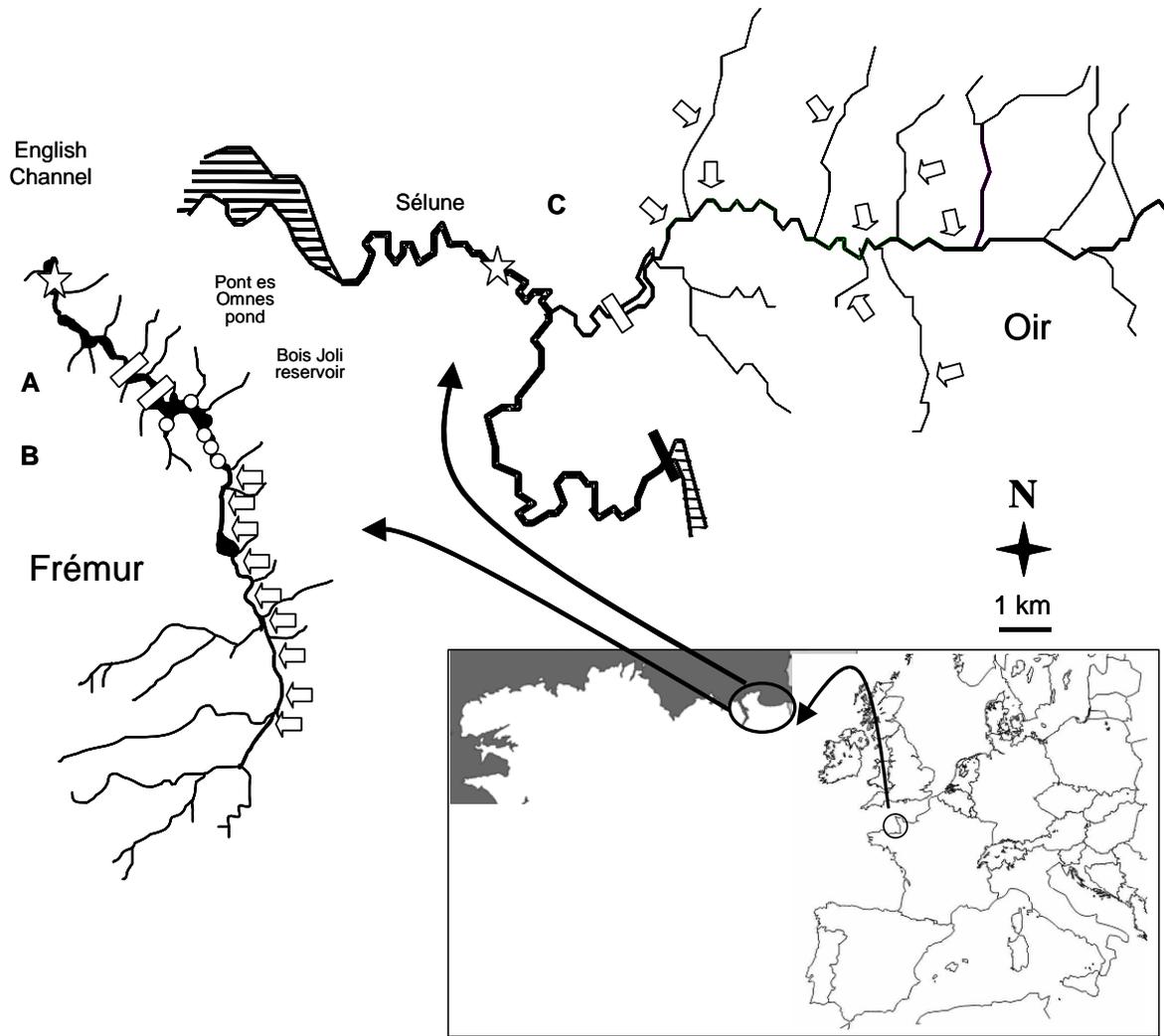


Figure 1  
Acou et al.

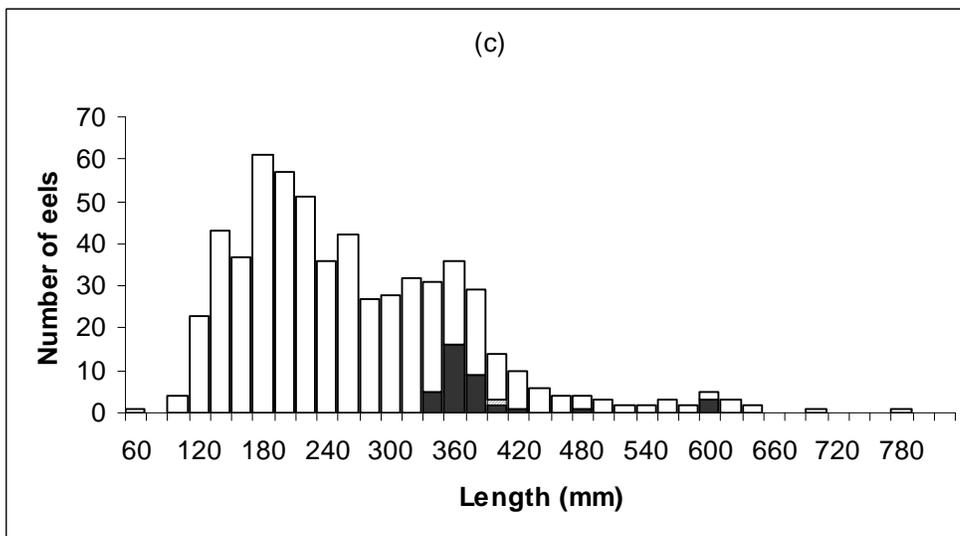
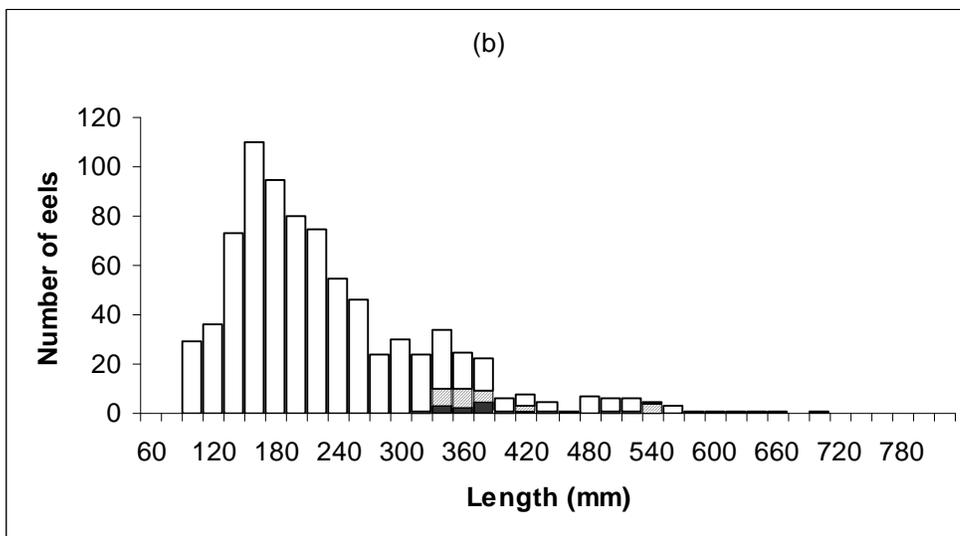
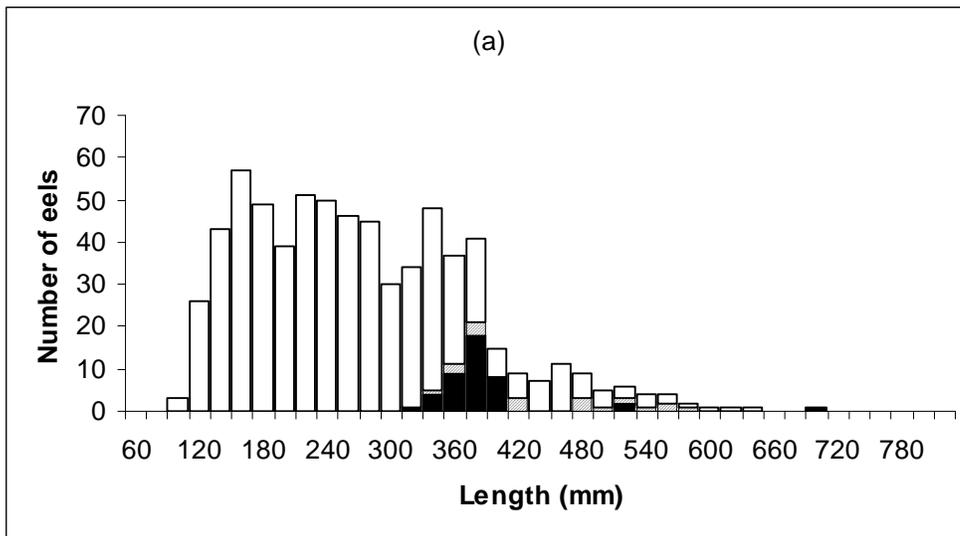


Fig. 2  
Acou et al.

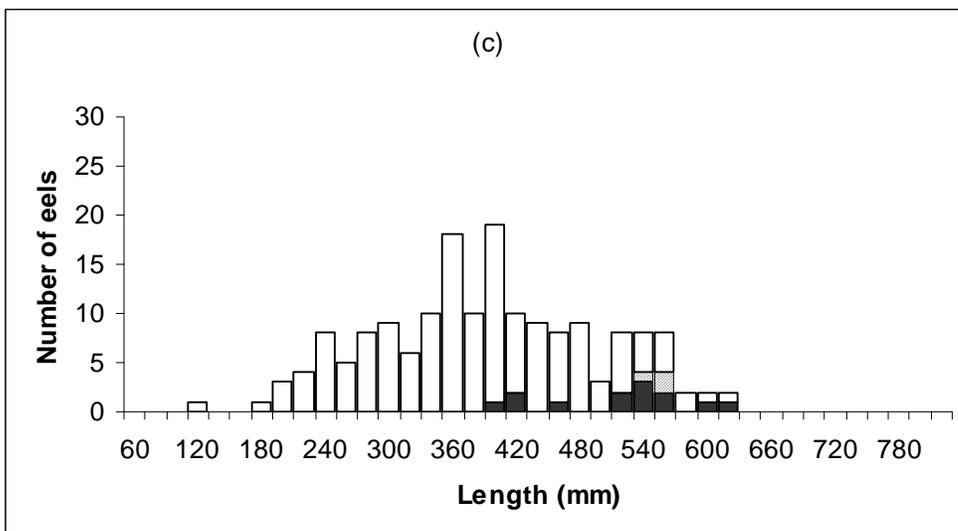
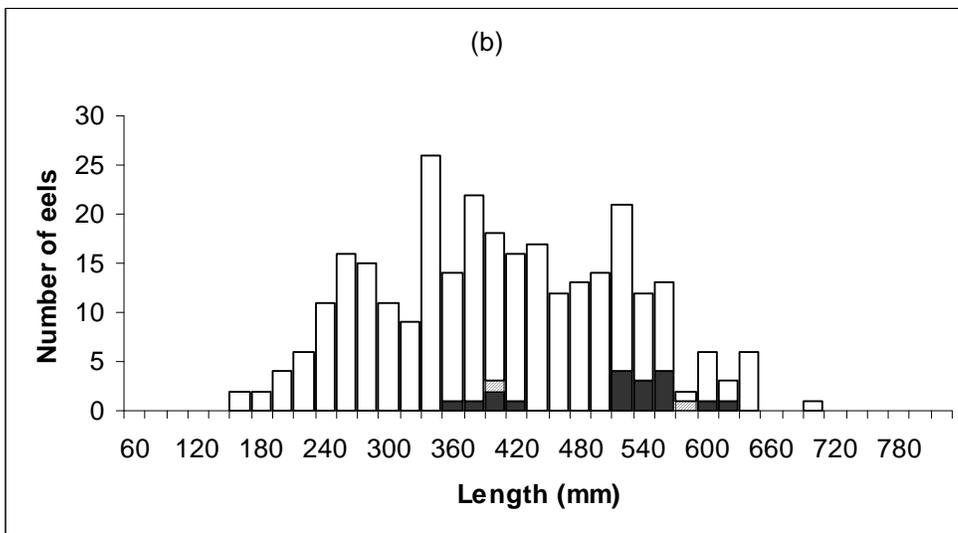
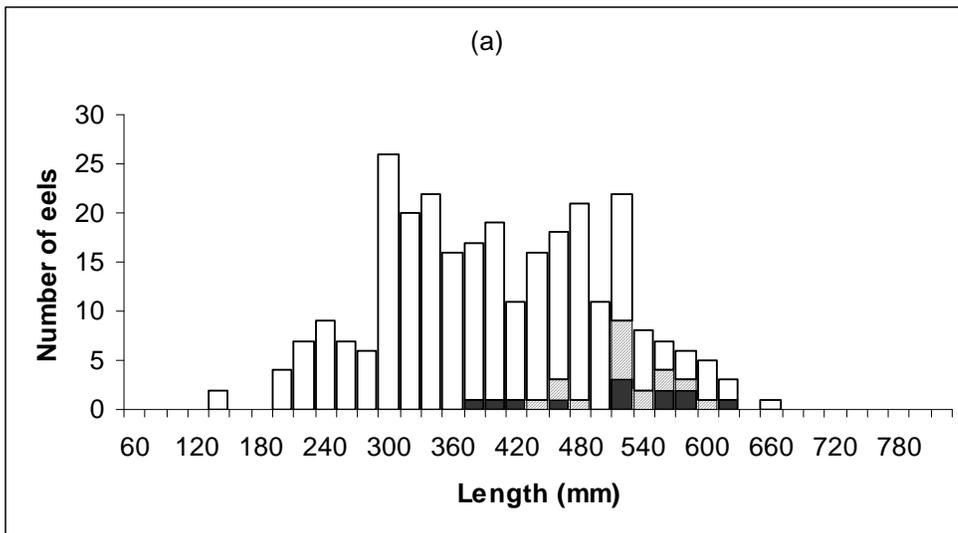


Fig. 3  
Acou et al.

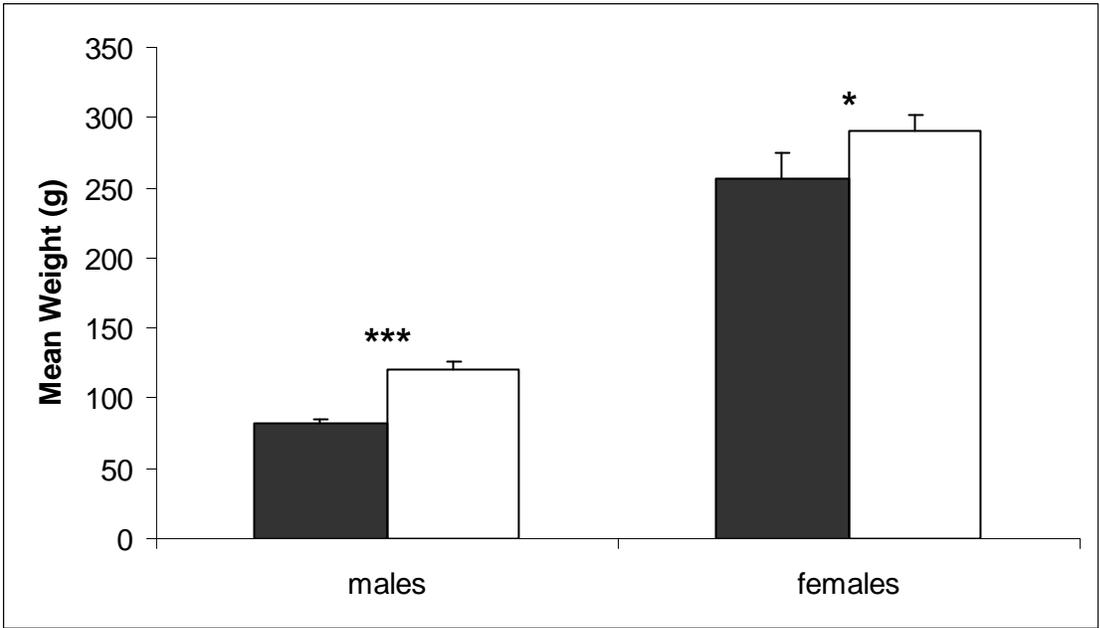


Fig. 4  
Acou et al.

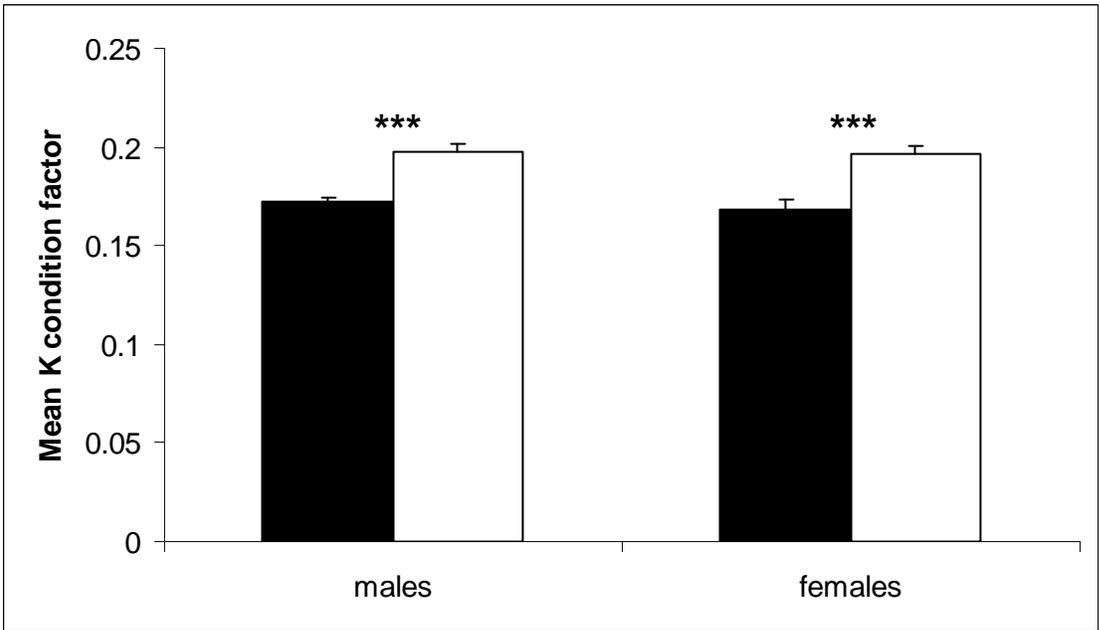


Fig. 5  
Acou et al.

# Conclusion générale et perspectives

---

## Conclusion générale et perspectives

Malgré des recherches importantes menées depuis le début du siècle (Schmidt, 1922), les aspects cruciaux de la biologie de l'anguille européenne restent un mystère. Les abondances de juvéniles observées aujourd'hui représentent 1% de celles des années 1980 (Dekker, 2004). Cette tendance est similaire pour les autres espèces telles *A. rostrata* (Haro *et al.*, 2000b ; Casselman, 2003) et *A. japonica* (Tatsukawa, 2003). Les causes de ce déclin ne sont pas clairement établies en raison principalement de la catadromie de ce poisson, qui rend impossible l'observation des adultes reproducteurs dans l'océan Atlantique. De ce fait, le stock de reproducteurs qui atteint la zone de fraie dans la mer des Sargasses et qui s'est reproduit avec succès n'a jamais été estimé. Cela distingue l'anguille européenne des autres espèces amphihalines comme le saumon atlantique *Salmo salar* dont les stocks présentent les mêmes signes de déclin (Amstrong *et al.*, 1998 ; Parrish *et al.*, 1998). En effet, les géniteurs de *S. salar* sont plus facilement quantifiables quand ils viennent se reproduire dans les eaux douces (Rivot, 2003). Dans le cas de l'anguille, la connaissance d'informations fondamentales comme l'histoire de vie océanique étant actuellement (et probablement encore pour longtemps) hors d'atteinte, il faut se résoudre à gérer cette espèce là où elle est la plus accessible, c'est-à-dire dans les habitats continentaux. Pour les anguilles qui réalisent leur croissance dans ces habitats, les impacts anthropiques (e.g., qualité de l'eau, perte d'habitats due à la présence d'obstacles, pêcheries, etc.) seraient de plus considérables (Robinet & Feunteun, 2002 ; EELREP, 2005) et pourraient avoir précipité ce déclin. Il serait donc précautionneux de promouvoir toutes les actions qui permettent de réduire la mortalité des anguilles durant leur phase continentale (e.g., réduction de l'effort de pêche, restauration des voies de migration par aménagements de passe-pièges, mise en protection de milieux favorables ; voir Feunteun, 2002 pour revue). Les objectifs de conservation d'urgence visent à laisser partir le maximum d'anguilles argentées (i.e. futurs reproducteurs) tout en essayant d'atteindre des cibles d'échappement (en "quantité" et "qualité") à l'échelle de bassins versants. Cependant, ces objectifs ne sont pour l'instant que des "abstractions théoriques" (i) faute de méthodologies qui permettent de les estimer et (ii) du fait du manque criant de connaissances du fonctionnement global d'une sous population d'anguilles à l'échelle d'un bassin versant et des interactions avec son milieu de croissance.

La problématique de cette thèse s'inscrivait directement dans ce contexte d'interrogation du nombre d'anguilles argentées produit chaque année à l'échelle d'un bassin versant en fonction d'un nombre de recrues fluviales et de la fraction sédentaire.

**Grâce à un échantillonnage des trois écophases-clés de sa vie continentale pendant 8 années consécutives dans le petit fleuve côtier du Frémur (60 km<sup>2</sup>), les résultats obtenus ont permis de montrer que les caractéristiques des anguilles argentées migrantes (effectif, sexe, taille, etc.) étaient la résultante ultime de la dynamique d'une sous population avec son habitat de croissance.** Ce suivi intensif était indispensable pour estimer le nombre d'anguilles argentées qui migre chaque année (relation Stock/Dévalaison) et analyser de façon préliminaire la dynamique de la sous population du Frémur (relation Recrutement/Dévalaison). La "qualité" des anguilles argentées, dont dépend le succès reproducteur, a également été dans cette thèse une problématique de choix. Parce qu'aucune méthode pan-européenne n'est encore disponible pour évaluer la qualité des anguilles argentées, l'approche développée ici a été basée sur une analyse comparative de la condition des anguilles argentées issues de deux sites voisins (Frémur et Oir), de taille similaire (< 90 km<sup>2</sup>) mais caractérisés par une anthropisation différente (présence d'obstacles et qualité de l'eau notamment).

Dans cette conclusion générale seront présentés les principaux résultats des chapitres précédents. La double approche novatrice présentée dans ce travail ("quantité" et "qualité"), et qui finalement renvoie aux relations entre la dynamique d'une sous population et son site de croissance, ouvre des perspectives de recherches intéressantes sur l'évaluation du potentiel fécond et de sa variabilité en fonction des bassins versants. Elle peut de plus contribuer à faire avancer la réflexion sur la conservation de cette espèce. Ces deux aspects seront présentés en guise de perspective.

# 1. Est-il possible de prédire, à l'échelle d'un petit bassin versant, le nombre annuel d'anguilles argentées qui va migrer ?

## 1.1. Relation Stock/Dévalaison

Un résultat important de ce travail a été de développer dans le bassin versant du Frémur une approche qui visait à estimer le nombre et la taille des anguilles argentées migrantes à partir d'une analyse de la fraction sédentaire (ou Stock ; Feunteun *et al.*, 2000). L'analyse de ces relations entre les anguilles argentées pré-migrantes et migrantes a reposé sur trois étapes importantes qui ont fait l'objet de développements et d'ajustements dans la présente étude.

### - *quantification des anguilles argentées pré-migrantes*

Un échantillonnage intensif sur une part importante du linéaire (2,5%) réalisé sur une période de 8 années a permis une estimation du stock à l'ensemble du réseau hydrographique. Les densités absolues d'anguilles (nombre d'anguilles par m<sup>2</sup>) ont été estimées par une méthode d'épuisement de stock. La densité moyenne obtenue chaque année a permis une extrapolation à l'ensemble du réseau hydrographique, la surface de celui-ci étant connue. Le nombre d'anguilles argentées pré-migrantes a également été estimé par la méthode de Petersen grâce aux marquages/recaptures par PIT-tags des anguilles argentées. **Les résultats de ces deux méthodes indépendantes étaient très proches suggérant que les deux méthodes fournissent des résultats cohérents** (voir partie IV.1.1.).

Dans la partie II.1., une modélisation des variations spatiales des densités d'anguilles du Frémur en fonction du compartiment (facteur qui combine les effets de la distance à la mer et des obstacles) et de l'habitat (caractéristiques du faciès, substrat et recouvrement de la végétation aquatique) a été réalisée. **Ce modèle mixte de type delta-GLM, utilisé pour la première fois pour analyser les variations spatiales et temporelles des densités d'anguilles, couple un modèle de présence/absence avec un modèle pour les densités positives. Il a fait preuve de plus d'une bonne capacité prédictive des densités totales d'anguilles.** Il pourra donc être utilisé pour estimer le stock total d'anguilles à l'échelle du bassin versant du Frémur. En effet, il est basé sur des covariables caractérisant l'habitat qui ont été décrites sur l'ensemble du linéaire du Frémur. L'extrapolation des résultats du modèle

à l'ensemble du cours d'eau peut être réalisée par l'intermédiaire d'un Système d'Information Géographique (SIG) qui a déjà été développé sur ce bassin versant (Gabriel, 2004). La diversité des méthodes pour estimer le stock d'anguilles à l'échelle d'un bassin versant (extrapolation simple de la densité moyenne, méthode de Petersen grâce au marquage/recapture par PIT-tags des anguilles argentées (pré)-migrantes et méthode delta-GLM) est une étape importante qui permettra de bien appréhender les limites de chacune des méthodes et borner les stocks totaux d'anguilles estimés dans une gamme de valeurs minimales et maximales.

- *caractérisation des anguilles argentées pré-migrantes*

Dans la partie II.2., une méthode qui permet de caractériser de façon standard les anguilles argentées pré-migrantes a été développée puis validée par PIT-tags (Acou *et al.*, 2005). Cette méthode de caractérisation applicable sur le terrain de façon simple (basée sur 3 critères métamorphiques externes ; voir partie II.2. pour plus de détails) peut potentiellement être intégrée dans de nombreux programmes de gestion qui s'intéressent aux anguilles en Europe. D'autres méthodes ont également vu le jour récemment (Durif *et al.*, 2005 pour *A. anguilla* ; Okamura *et al.*, sous presse pour *A. japonica*), témoignant bien du fait qu'elles répondent à une réelle attente des scientifiques et gestionnaires. La méthode développée par Durif *et al.* (2005) est basée sur la mesure de 5 variables quantitatives (longueur, poids, index oculaire, coefficient de condition, indice de la nageoire pectorale) qui semble (i) plus fine dans la discrimination des stades d'argenteure mais (ii) dont l'application pratique sur le terrain semble plus contraignante que celle développée dans la présente étude.

- *Prédiction du nombre d'anguilles argentées migrantes*

**Un résultat important de cette thèse est qu'il est effectivement possible de prédire le nombre d'anguilles argentées migrantes en corrigeant simplement le nombre total d'anguilles argentées pré-migrantes estimé à l'échelle du bassin versant par un taux de dévalaison annuel** (voir partie IV.1.1.). Ce taux de dévalaison qui correspond à la proportion d'anguilles argentées marquées au mois de septembre par PIT-tags et qui migrent effectivement dans l'année, était en moyenne de  $29,2 \pm 21,9$  % sur la période 1996-2003. Ce taux de dévalaison présentait une variabilité interannuelle importante (entre 0% et 100%).

L'hypothèse que la **synchronisation des crues automnales avec l'ouverture des voies de migration par la surverse de la retenue du Bois Joli** favorisait positivement ces taux de dévalaison a été avancée (voir parties III.1. et IV.1.1.). Depuis 2004, l'approche Stock/Dévalaison (avec marquage recapture par PIT-tags entre les anguilles argentées sédentaires et migrantes) menée sur le Frémur a été transposée aux anguilles du bassin versant de l'Oir (Basse-Normandie). Cet affluent présente l'intérêt d'être vierge de tout barrage important sur son linéaire. Des résultats préliminaires, montrent qu'au moins 68% des anguilles argentées pré-migrantes marquées en septembre ont effectivement migré. Ces résultats suggèrent **que la modification des régimes hydrauliques, liée à la présence du barrage du Bois Joli dans le cas du Frémur, perturbe fortement la sortie des anguilles argentées** (voir parties III.1. et IV.1.1.). L'analyse de l'influence de la modification du "natural flow regime" (intensité, délai, fréquence, périodes de crues ; Poff *et al.*, 1997) sur ces taux de dévalaison semble une piste de recherche très intéressante dans le cadre d'une approche comparative entre le Frémur et l'Oir. En effet, une analyse comparative des taux de dévalaison observés sur ces deux bassins versants contrastés en terme d'aménagement permettrait de façon originale d'aborder une thématique qui reste encore à ce jour très peu documentée. La période d'analyse devra être suffisamment longue (> 3-5 années) pour intégrer la variabilité interannuelle des régimes hydrauliques, observée dans tout hydrosystème.

La méthode présentée est facilement généralisable à d'autres hydrosystèmes où une estimation du nombre d'anguilles argentées pré-migrantes est possible. En fonction des caractéristiques des sites (taille, présence de zones profondes, etc.), des adaptations devront cependant être apportées. Par exemple, dans le cas du Frémur, l'échantillonnage réalisé dans les zones profondes où les anguilles femelles généralement prédominent (Laffaille *et al.*, 2003) était insuffisant. Comme cela a été suggéré, des échantillonnages de type E.P.A. (Nelva *et al.*, 1979 ; Lucas & Baras, 2000) dans ces zones profondes permettraient d'obtenir une image moins biaisée de ces anguilles pré-migrantes à l'échelle du bassin versant. De plus, les taux de dévalaison annuels présentant une grande variabilité au sein et entre les sites, il semble plus réaliste dans le cadre **d'une approche inter-systèmes de baser les comparaisons sur le nombre d'anguilles argentées pré-migrantes**, correspondant au potentiel d'anguilles migrantes calculé d'après le stock d'anguilles de taille supérieure à la taille minimale d'argenture (30 cm). Comme nous cela a été montré dans le Frémur, la taille de ce "stock de géniteurs potentiels" est en effet liée au nombre d'anguilles pré-migrantes présentes dans le

bassin (cf. partie IV.1.). C'est la méthode qui a été récemment adoptée dans le cadre du programme européen INDICANG, qui est "un projet pour synthétiser nos connaissances sur l'anguille et sur la qualité de ses habitats par la mise en réseau d'opérations de suivis régionaux à une échelle de dimension européenne" (Prouzet, 2004). Précisément, ce projet vise à estimer le potentiel reproducteur d'anguilles dans 13 hydrosystèmes européens Atlantiques (Angleterre, Espagne, France et Portugal), à partir uniquement des données de pêche électrique du stock en place (Feunteun, Lobon-Cervia & Robinet, comm. pers.).

## 1.2. Approche Recrues/Dévalaison

**Cette analyse est la première étude portant sur la dynamique d'une sous population d'anguilles européennes qui intègre une analyse des trois écophases (Recrutement, Stock et Dévalaison) sur une échelle temporelle si importante (7 années).** En effet, entre 1997 et 2003, les flux migrants (Recrutement et Dévalaison) et les anguilles sédentaires (Stock) ont pu être caractérisées en terme d'effectifs et de classes d'âges. Le "taux de disparition", qui intègre la mortalité et le départ du système via l'émigration en anguille argentée, a été évalué selon l'approche classique de la courbe de captures aux différents âges (Beverton & Holt, 1957 ; Robson & Chapman, 1961 ; Ricker, 1975 ; Brêtes & O'Boyle, 1990). Les captures ont été basées sur les échantillonnages en zones lotiques (< 1 m de profondeur) où les densités d'anguilles sont importantes ( $0,40 \pm 0,48 \text{ ind.m}^{-2}$  en moyenne entre 1995 et 2001) et les mâles argentés prédominent (> 80%). Par conséquent, le "taux de disparition" estimé ici reflète majoritairement la mortalité et l'émigration des mâles.

La sous population d'anguilles du Frémur était composée de 10 classes d'âges (0 à 9 ans). La majorité (62,5%) des anguilles est recrutée à l'âge 1, tandis que 60,1% des anguilles quittent le bassin versant du Frémur entre 4 et 5 ans en tant qu'anguille argentée (majoritairement des mâles). L'évaluation du taux de disparition (0,761) a montré que les effectifs de chaque cohorte d'anguilles dans les zones lotiques diminuaient annuellement de 53,2% entre les âges 3 et 6. L'hypothèse avancée pour expliquer cette valeur importante est que la capacité d'accueil des zones lotiques du Frémur est probablement atteinte et que probablement une mortalité densité-dépendante régule ou stabilise, via la compétition intraspécifique, les abondances d'anguilles comme cela a été montré dans une rivière norvégienne Imsa (Vollestad & Jonsson, 1986).

La simulation d'une cohorte théorique de 1000 anguilles recrutées d'âge 1 a permis d'estimer que seulement 103 d'entre elles survivront jusqu'à la dévalaison si elles migrent à l'âge 4. Ce nombre serait de 48 individus si elles quittaient le système à l'âge 5. Cette analyse certes préliminaire constitue la base d'un modèle de rendement d'anguilles argentées par recrues fluviales à l'échelle du bassin versant du Frémur comme ceux développées par Vollestad & Jonsson, 1986 ou Gascuel & Fontenelle, 1994. L'ensemble des paramètres démographiques (nombre, taille, âge, stade) pour les trois écophases ont été estimés, il est donc envisageable à terme de modéliser la dynamique de la sous population du Frémur et de pouvoir prédire le nombre d'anguilles argentées à partir de la connaissance du recrutement fluvial.

## **2. Quelle est l'influence du site de croissance sur la production en quantité et qualité des anguilles argentées ?**

A l'échelle de son aire de répartition, le stock d'anguilles européennes est fragmenté en une multitude de fractions indépendantes (population "fractale" de Dekker, 2000c ; Figure 1) qui réalisent leur croissance au sein d'hydrosystèmes aux caractéristiques très différentes. Parmi les poissons, les anguilles font preuve d'une grande plasticité phénotypique conduisant à une large variabilité des traits d'histoire de vie (Stearns, 1992 ; Matthews, 1998). Vollestad (1992), en analysant 38 sous populations d'anguilles européennes échantillonnées à travers l'Europe et l'Afrique du Nord, a montré que les âges moyens à la métamorphose d'argenture étaient fortement influencés par les variations du taux de croissance qui varient eux-mêmes en fonction de gradients thermique et de photopériode qui s'expriment aux échelles latitudinale et longitudinale. Cette variation géographique de l'âge à maturité a également été démontrée chez l'anguille américaine *A. rostrata* (Helfman *et al.*, 1997) ou les Salmonidés (*Salmo trutta* ; Baglinière *et al.*, 2001).

**A l'échelle locale, l'influence des caractéristiques des hydrosystèmes (taille, niveaux trophiques ou caractéristiques physico-chimiques) sur la variabilité des traits d'histoire de vie est rarement abordée. Dans cette thèse, l'étude de sous populations d'anguilles issues de bassins versants proches (Frémur vs Oir ; milieux doux vs saumâtre du système lagunaire camarguais) est une réelle opportunité d'analyser l'influence spécifique de ces hydrosystèmes sur la variabilité des traits d'histoire de vie, indépendamment des effets latitude ou longitude.**

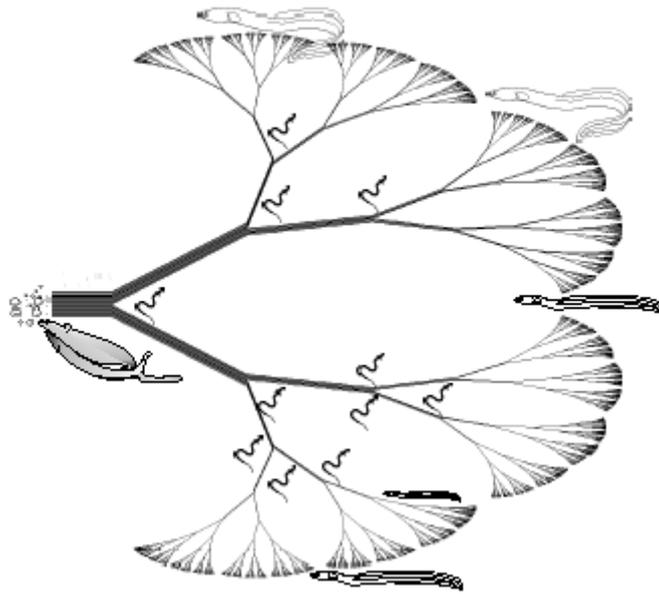


Figure 1 : Diagramme de la distribution géographique "fractale" de l'anguille européenne (tiré de Dekker, 2000c).

### 2.1. Influence du site de croissance sur les caractéristiques des anguilles argentées produites

Sur la même période (années 2000 à 2002), une variabilité importante du sex-ratio a été observée entre les anguilles argentées pré-migrantes du Frémur (85,8% de mâles dans les zones lotiques) et de l'Oir (79,0% de femelles) (cf. partie IV.3.). De la même façon, le sex-ratio était largement en faveur des femelles dans le canal du Fumemorte (81,6% de femelles), alors qu'il est plus équilibré dans la lagune du Vaccarès (54,4% de mâles) (voir partie IV.2.1.). Dans une même sous population, le sex-ratio peut également varier au cours du temps comme cela a été observé dans le bassin versant du Frémur (cf. partie III.2.) ou dans d'autres hydrosystèmes (chez *A. rostrata* ; Krueger & Oliveira, 1999).

La variabilité du sex-ratio observée à l'échelle d'une sous population est la conséquence d'une variabilité importante des tailles/âges à l'argenture observée à l'échelle individuelle. Chez l'anguille, les stratégies de vie sont en effet foncièrement différentes entre les sexes. Les mâles se métamorphosent à des tailles (< 450 mm) et des âges (de 3 à 6 ans dans le Frémur par exemple, voir partie IV.1.2.) plus faibles que les femelles (> 450 mm ; entre 7 et 9 ans pour les anguilles du Fumemorte en Camargue ; cf. partie IV.2.1.), probablement parce que leur fertilité n'est pas liée à leur taille et qu'ils ont tout intérêt à migrer le plus tôt possible, alors

que la stratégie adoptée par les femelles est l'inverse (Vollestad, 1992 ; Svedang *et al.*, 1996). Par conséquent, comprendre ce qui fait varier le sex-ratio d'une sous population permet d'appréhender la variabilité des traits d'histoire de vie de l'ensemble des individus qui composent cette même sous population.

La différenciation sexuelle chez les Anguillidés a lieu au stade jaune. A partir d'études histologiques, Colombo & Grandi (1996) considèrent que la différenciation des gonades n'est définitive que pour une longueur supérieure à 33 cm soit pour un âge moyen de 4 à 5 ans. Le déterminisme sexuel est métagamétique, c'est-à-dire que le choix du sexe est postérieur à l'union des gamètes et sous influence de facteurs environnementaux (Devlin & Nagahama, 2002). Parmi eux, la densité d'anguilles est souvent invoquée comme un facteur déterminant. Les mâles prédominent généralement dans les milieux où les densités d'anguilles sont importantes tandis qu'une faible densité de population entraîne une prédominance de femelles (Wiberg, 1983 ; Holmgren *et al.*, 1997 ; Roncarati *et al.*, 1997). **Les études comparatives des sous populations d'anguilles (du Frémur vs Oir ; des habitats doux vs saumâtre de Camargue)** présentées dans cette thèse permettent de confirmer et de compléter ces observations.

Le Frémur et l'Oir sont deux bassins versants voisins (distants de 65 kilomètres), de taille équivalente (< 90 km<sup>2</sup>). La température moyenne de l'eau observée dans le Frémur entre octobre 2000 et mars 2004 ( $13,0 \pm 5,5$  °C) apparaît plus élevée que celle de l'Oir ( $10,0 \pm 5,4$  °C sur la même période ; Gabriel, 2004) probablement en raison de leurs caractéristiques (pente, débit, etc.) et niveaux d'aménagement différents. Les régimes trophiques des deux systèmes ne sont pas connus. Cependant, le rapport de ces derniers est vraisemblablement plus faible que celui des densités d'anguilles. En effet, les densités totales d'anguilles sont 13 fois plus faibles dans l'Oir que dans le Frémur. Ces résultats suggèrent que la densité d'anguilles influence fortement le sex-ratio des anguilles argentées pré-migrantes observé dans le Frémur (dans les zones lotiques : 85,8% de males et densité moyenne = 39 ind.100 m<sup>-2</sup>) et dans l'Oir (79,9% de femelles et densité moyenne = 3 ind.100 m<sup>-2</sup>). Les densités d'anguilles observées dans le Frémur, qui comptent parmi les plus élevées d'Europe (cf. partie IV.3.), engendrent probablement pour les individus d'une même cohorte, une compétition intraspécifique importante pour la sélection de la ressource trophique ou des habitats favorables comme cela a été montré dans la partie II.1. Cette compétition affecte vraisemblablement les taux de croissance des jeunes anguilles recrutées dans le système,

facteur qui est impliqué comme l'a démontré une étude expérimentale, dans la détermination du sexe des anguilles européennes adultes (Holmgren & Mosegaard, 1996) et orienterait préférentiellement les jeunes anguilles indifférenciées du Frémur vers le sexe mâle.

Dans le système lagunaire camarguais, les civelles sont recrutées au niveau d'un seul et même exutoire (Lefebvre *et al.*, 2003) et peuvent coloniser puis grandir dans l'étang saumâtre du Vaccarès (salinité moyenne sur la période 1997-2000 : 9,7 g/l) ou l'eau douce du canal du Fumemorte (salinité moyenne sur la même période : 0,9 g/l) (cf. partie IV.2.1.). Les régimes thermiques sont équivalents tandis que la productivité est beaucoup plus importante dans la lagune saumâtre que dans le canal (Acou *et al.*, 2003). Les caractéristiques des anguilles du Vaccarès (45,6% de femelles, âges maximum 5 - 6 ans, forte croissance (gain annuel de 90 mm)) apparaissent très différentes de celles du Fumemorte (81,6% de femelles, âges maximum observés = 9 - 11 ans, croissance faible (gain annuel de 46 mm)). De plus, les âges à la métamorphose des anguilles femelles de l'étang du Vaccarès sont plus précoces (83,3 % des femelles s'argentent entre 4 et 5 ans) par rapport à ceux du canal du Fumemorte (94 % des femelles s'argentent entre 7 et 9 ans). Ces résultats, qui n'ont aucune valeur explicative, suggèrent cependant que le taux de croissance, très différent en fonction du niveau trophique de l'habitat et de la salinité (Panfili *et al.*, 2004), est un trait fondamental qui conditionne, sinon la détermination sexuelle, en tous les cas les âges à l'argenture.

Dans le cadre d'une synthèse des traits d'histoire de vie réalisée sur la truite commune (*Salmo trutta*), Cucherousset (2002) a montré que le seul trait qui influençait à la fois l'âge à métamorphose, la taille à la smoltification, la longévité, etc. était la croissance des juvéniles. Pour les anguilles, il est vraisemblable que ce trait conditionne tous les autres, incluant la différenciation sexuelle comme cela a été suggéré récemment (Lambert, 2005). D'autres facteurs tels que ceux évoqués ici (compétition intraspécifique, niveau trophique et salinité) influencent probablement la croissance individuelle des juvéniles : compétition interspécifique, les niveaux de parasitisme ou de pollution, etc. Ainsi, les études sur la croissance des juvéniles d'anguilles semblent donc une piste de recherche fondamentale pour bien comprendre la variabilité des traits d'histoire de vie des anguilles, et par là même la dynamique d'une sous population.

Les études menées dans le Frémur permettront peut-être dans l'avenir de tester cette hypothèse. En effet, toutes les anguilles marquées (> 200 mm) par PIT-tags dans le Frémur et

recapturées en tant qu'anguille argentée dans le piège de dévalaison au cours de leur migration ont été conservées. Il est donc envisageable pour chaque anguille argentée de sexe et d'âge connus, de rétrocalculer les taux de croissance annuelle par otolithométrie (Mounaix, 1992) et de les relier aux densités d'anguilles estimées dans les zones où ces individus ont été marqués. Comme les résultats du marquage/recapture ont montré que les anguilles jaunes marquées au PIT-tags dans le Frémur étaient très sédentaires au cours de leur phase de croissance (Laffaille *et al.*, 2005a), l'étude réalisée sur le Frémur est une réelle opportunité d'analyser l'influence des densités élevées d'anguilles sur les taux de croissance juvéniles. De la même façon, une approche comparative avec les anguilles du bassin versant de l'Oir, où les densités sont faibles, pourra être envisagée. Dans le cadre de cette approche comparative, une caractérisation de la productivité globale de chacun des bassins versants, par le biais de mesures de la conductivité de l'eau (Copp, 2003), et une quantification des proies disponibles, pourraient se révéler nécessaires.

## 2.2. Influence du site de croissance sur la qualité des anguilles argentées produites

Le site de croissance est le théâtre d'atteintes chimiques (métaux lourds, PCB, pesticides, etc.) qui peuvent diminuer sensiblement la qualité des anguilles argentées (Robinet & Feunteun, 2002 ; EELREP, 2005). La qualité des anguilles argentées peut être définie comme leur capacité d'atteindre la zone de fraie, de se reproduire dans de bonnes conditions de produire des larves viables (EELREP, 2005). Cependant, une méthode qui permet d'estimer cette qualité en fonction de critères pertinents (taux de lipides, contamination par les métaux lourds, infection parasitaire d'*A. crassus*) n'est pas encore disponible en raison de la mise en œuvre complexe et coûteuse d'une telle approche.

Chez les Salmonidés, le coefficient de condition de Fulton K est un bon indicateur des réserves énergétiques (Sutton *et al.*, 2000 ; Pangle & Sutton, 2005). Compte tenu de l'importance des réserves énergétiques pour la migration transocéanique et la reproduction de l'anguille européenne (Boëtius & Boëtius, 1980 ; Robinet & Feunteun, 2002), ce coefficient peut se révéler être un indice intéressant pour estimer la qualité des anguilles argentées.

**Dans le cadre de cette thèse, une analyse comparative des coefficients de condition de Fulton des anguilles argentées du Frémur et de l'Oir a été présentée (cf. partie IV.3.). Cette analyse a montré que pour chaque sexe, les K moyens des anguilles argentées du**

Frémur étaient significativement plus faibles que ceux de l'Oir. Cependant, compte tenu du fait que (i) les tailles et poids moyens des anguilles argentées males et femelles du Frémur sont plus faibles que ceux de l'Oir (ii) et que K est relié positivement à ces deux variables, ces résultats doivent être interprétés avec précaution. Ainsi, des analyses de variances réalisées pour chaque sexe sur les résidus des relations Poids/K et Taille/K des anguilles argentées, ont été réalisées et confirmées néanmoins ces résultats. Plusieurs hypothèses pour expliquer ce résultats ont été envisagées : la compétition intraspécifique importante résultant des densités très élevées d'anguilles dans le Frémur ; les taux de parasitisme et abondances d'*Anguillicola crassus* plus élevés dans les vessies natatoires des anguilles du Frémur (prévalence = 75% et abondance moyenne = 8,0 individus) que de l'Oir (56% et 3,7 ind.) ; les blooms de cyanobactéries observées dans le Frémur (voir partie IV.2.2.) ; l'aménagement du Frémur, etc. Au-delà du déterminisme, ces résultats sont un premier pas dans la caractérisation de la qualité des anguilles argentées issues de bassins versants différents. Ils suggèrent par ailleurs que les études comparatives sont pleines de promesses.

Actuellement, des travaux sont menés à l'Université de la Rochelle pour estimer le potentiel fécond des anguilles argentées de la Loire en intégrant un certain nombre de paramètres (thèse de doctorat de P. Boury). En plus d'analyses biométriques classiques (taille, poids, Rapport Gonado-Somatique, indice oculaire, otolithométrie, etc.), des analyses plus précises sont en cours pour estimer ce potentiel fécond : par exemple, le dosage des lipides totaux dans les chairs et les gonades par extraction à l'isopropanol et hexane, la caractérisation des profils d'acide gras dans les chairs et les gonades par l'utilisation de la RMN13C (spectrométrie par résonance magnétique nucléaire), l'avancement de la maturation et la fécondité des femelles par fixation au Bouin et coloration et comptage pré-ovocytaire. De plus, l'analyse des facteurs qui influenceraient négativement ce potentiel fécond est également réalisée : contamination parasitaire d'*Anguillicola crassus* par comptage des individus adultes présents dans la vessie natatoire et par analyse de l'état de dégénérescence de la vessie natatoire (Lefebvre *et al.*, 2003), estimation de la contamination par les métaux lourds (Plomb, Cadmium, Nickel, Cuivre et Zinc) par analyse élémentaire en ICPMS (Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry).

Tous ces travaux sont menés en parallèle sur les anguilles argentées du Frémur, de l'Oir de Camargue. Ils permettront à terme de caractériser le potentiel reproducteur des anguilles argentées, appréhender sa variabilité entre les différents hydrosystèmes et de tester des

hypothèses intéressantes. Par exemple, **existe-t-il une relation positive entre l'âge des anguilles argentées (i.e. temps de résidence dans le milieu continental) et le taux de contamination en métaux lourds ou le parasitisme ? Est-ce le coefficient de condition K est un indice intégrateur de la qualité des anguilles argentées ?**

### **3. Implications pour la conservation**

#### *première étape : assurer un stock de géniteurs*

La chute rapide du stock d'anguilles à l'échelle européenne nécessite des mesures conservatoires rapides, voire d'urgence. Dans ce cadre, un "consortium" de chercheurs, regroupés autour un programme européen a récemment estimé en conditions expérimentales la capacité reproductrice des anguilles argentées en étudiant leurs performances migratoires (tolérance à l'eau de mer et à la pression hydrostatique, aptitude à la nage) et de maturation (sensibilité à des traitements hormonaux) (EELREP, 2005). Une simulation en fluvarium de l'ultime migration de reproduction a montré que les plus grandes anguilles présentaient une meilleure efficacité de nage par rapport aux plus petites. Ces grandes femelles argentées possèderaient donc, au niveau de la zone de fraie, plus de réserves lipidiques indispensables à la reproduction (production gonadique et maturation finale) et produiraient par conséquent des progénitures plus importantes et de meilleure qualité que les plus petites (EELREP, 2005). Globalement, toutes leurs conclusions vont dans le même sens : les anguilles les plus grandes et les plus grosses (i.e. qui présentent les coefficients de condition les plus élevés) sont les meilleures reproductrices pour le stock européen car elles auraient une chance plus importante par rapport aux plus petites, d'atteindre la frayère et de s'y reproduire avec succès (EELREP, 2005). Ils préconisent donc de limiter la pêche d'anguilles argentées, et particulièrement de conserver tous les individus supérieurs à 70 centimètres ou 700 grammes.

Dans le contexte actuel, cette mesure conservatoire, qui concerne uniquement les plus grands hydrosystèmes comme la Loire où ces grandes (> 700 mm en moyenne) femelles argentées sont produites (Acou *et al.*, 2004), est une **première étape d'urgence qui consiste à assurer un stock de géniteurs**. Elle pourrait toutefois se révéler totalement inefficace. En effet, toujours dans le cadre ce programme européen, leurs analyses ont montré qu'un parasite (*Anguillicola crassus*) et un virus (EVEX : Eel Virus European X) diminuaient fortement l'endurance de nage des anguilles argentées tandis que les contaminants (PCB) perturbaient

drastiquement la maturation de leurs gonades. La conclusion générale de leur étude est donc sans appel : **les futurs reproducteurs, incluant les plus féconds (i.e. les plus grandes anguilles), seraient incapables de produire des progénitures viables s'ils sont contaminés ou parasités** (EELREP, 2005).

*Seconde étape = assurer un stock sain et diversifié*

Le prochain enjeu de la conservation de cette espèce est donc de permettre l'échappement d'un maximum de reproducteurs efficaces (vierges de contaminants et de parasites). Il semble donc fondamental que toutes **les mesures qui visent à améliorer la qualité (chimique et physique) des sites de croissance des anguilles** soient considérées. Des choix devront probablement être faits dans la sélection des hydrosystèmes à restaurer, et ils seront certainement conditionnés par la pertinence et la faisabilité des actions. Les petits hydrosystèmes (vs les plus grands) tels que ceux étudiés dans cette thèse pourraient trouver à de nombreux égards un peu plus leur place dans cette nouvelle problématique de production de géniteurs en quantité et de qualité.

Pris individuellement, la production d'anguilles argentées de petits (60 km<sup>2</sup>) bassins versants comme le Frémur (environ 650 anguilles argentées.an<sup>-1</sup> en moyenne entre 1996 et 2004) est sans commune mesure par rapport à un hydrosystème de la taille (environ 110 000 km<sup>2</sup>) de la Loire (450 000 anguilles argentées.an<sup>-1</sup> estimées en moyenne entre 2001 et 2003 à 100 kilomètres de l'estuaire ; Acou *et al.*, 2004). La contribution de ces petits systèmes est généralement considérée comme dérisoire. Toutefois, la cartographie de l'ensemble du réseau hydrographique breton réalisée récemment, montre qu'il existe dans cette région près de 522 bassins versants de moins de 100 km<sup>2</sup> se jetant dans la mer (Tableau 1). A l'échelle de l'arc Atlantique, ces données ne sont pas connues faute pour le moment de la mise en place d'un réseau cartographique européen. Cependant, les surfaces en eau disponibles potentiellement pour la croissance des anguilles à cette échelle doivent être considérables. Ainsi, il est vraisemblable que la totalité de ces petits hydrosystèmes contribuent de manière significative (et non pas de manière anecdotique) à la production totale du stock de géniteurs.

Tableau 1. Répartition par surface des bassins versants bretons débouchant à la mer<sup>1</sup>.

Classes de surface (km <sup>2</sup> ) de bassins versants débouchant à la mer	Nombre de bassins versants	Surface totale (km <sup>2</sup> ) de bassins versants
Plus de 1000 km <sup>2</sup>	5	16600
de 500 à 1000 km <sup>2</sup>	5	3975
De 200 à 500 km <sup>2</sup>	10	3200
De 100 à 200 km <sup>2</sup>	23	1820
De 50 à 100 km <sup>2</sup>	23	1700
De 20 à 50 km <sup>2</sup>	38	1180
De 1 à 20 km <sup>2</sup>	459	1890

<sup>1</sup> source: P. Aurusseau & O. Delaunay, Agrocampus de Rennes; [www.eaubretagne.fr](http://www.eaubretagne.fr)

Pour des raisons financières et matérielles, c'est sans doute à l'échelle de petits bassins versants que des actions qui ont pour objectif la restauration des habitats ou l'amélioration de la qualité de l'eau seront les plus efficaces. Le bassin versant du Frémur, en raison de son aménagement important est caractérisé par une eutrophisation importante (teneurs élevées en phosphates et nitrates) et une qualité de l'eau globalement mauvaise. Cependant, les causes de cette dégradation sont connues et localisées. A l'amont, une accumulation d'obstacles et d'étangs privatifs créent une accumulation de sédiments dans les stations. A l'aval, l'emprise agricole importante (culture de maïs principalement) aux abords directs de la retenue d'eau potable du Bois Joli (3 millions de m<sup>3</sup>) favorisent l'eutrophisation et les blooms de cyanobactéries. Des actions curatives (extraction de sédiments, curage dans les étangs et retenue) ou préventives (assainissement, limitation des utilisations de phosphores, lutte contre les apports agricoles et industriels, etc.) sont envisageables et leur efficacité peut être testée. Pour des fleuves comme la Loire, de telles actions semblent peu réalistes compte tenu de l'échelle spatiale (110 000 km<sup>2</sup>) à prendre en considération.

C'est sans doute également à l'échelle de ces petits bassins versants que la gestion d'une sous population est probablement la plus efficace. Les paramètres fondamentaux requis pour la compréhension de sa dynamique, détaillés dans cette thèse, sont en effet déjà très lourds pour un bassin versant comme le Frémur et par conséquent raisonnablement hors d'atteinte à l'échelle d'un bassin versant complet de la taille de la Loire. Dans le cas du Frémur, des mesures concrètes de gestion peuvent être apportées. En effet, **une augmentation de la**

**capacité d'accueil dans les zones lotiques par le biais d'une restauration des habitats favorables** (voir partie II.1.) augmenterait probablement le "rendement" de cette sous population, c'est-à-dire une diminution des taux de disparition et donc une production plus importante d'anguilles argentées. De plus, une gestion hydraulique adaptée, qui permettrait une surverse de la retenue plus précoce et un aménagement de la vanne de débit réservé du barrage du Bois Joli, permettrait un échappement plus important des anguilles argentées et une diminution des mortalités, respectivement. En l'état actuel des connaissances, ce niveau d'approche n'est pas envisageable sur des plus grands systèmes (il existe en moyenne un barrage tous les deux kilomètres sur la Loire ; A. Legault, comm. pers.).

Un dernier argument de poids qui plaide en faveur de ces petits hydrosystèmes, est qu'ils permettent, et cela a été illustrée dans cette thèse, **une production diversifiée d'anguilles argentées**. Ces futurs géniteurs aux tailles et âges différents, à prédominance mâle ou femelle en fonction des sites, présentent des **stratégies de vie alternatives**. Ces stratégies alternatives sont un avantage sélectif dans les environnements très fluctuants comme les rivières (Northcote 1992 ; Jonsson & Jonsson, 1993 ; Cucherousset *et al.*, 2005). Cette plasticité phénotypique sera favorisée aussi longtemps que ces individus produiront une descendance polymorphe, c'est-à-dire des individus qui ont une progéniture plus viables que les individus n'ayant pas cette opportunité (Northcote 1992 ; Jonsson & Jonsson, 1993 ; Cucherousset *et al.*, 2005). La conservation de l'anguille devra donc avoir pour objectif de maintenir cette diversité phénotypique en considérant l'ensemble des stratégies d'histoire de vie (principale et alternative). Les plans de gestion, qui viseront l'amélioration de la qualité de l'eau et la restauration de l'habitat, devront intégrer l'ensemble des habitats continentaux (grands et petits hydrosystèmes). De cette manière, ils pourront maintenir et soutenir cette diversité phénotypique qui est probablement responsable de la pérennité de cette espèce depuis des milliers d'années (Tsukamoto & Aoyama, 1998).

# Bibliographie générale

---

- Acou A., E. Feunteun, P. Laffaille & A. Legault. 2000. Catadromous migration dynamics of European eel (*Anguilla anguilla*, L.) in a dammed catchment. *Verhandlungen internationale Verein der Limnologie*, 27 : 1-4.
- Acou A., G. Gabriel, P. Laffaille & E. Feunteun. (in press). Differential production and condition indices of premigrant eels (*Anguilla anguilla*) in two small Atlantic coastal catchments of France. *American Fishery Society Symposium*.
- Acou A., P. Boury, P. Laffaille, A.-J. Crivelli & E. Feunteun. 2005. Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Archiv für Hydrobiologie*, 164 : 237-255.
- Acou A., P. Boury, G. Gabriel, T. Robinet, A.-J. Crivelli & E. Feunteun. 2004. Relation between continental hydrosystems and silver eels reproductive potential : an analysis for eel stock management. *International Council for the Exploration of the Sea (ICES), Annual Science Conference. 22-25 September 2004, Vigo (Spain)*.
- Acou A., F. Lefebvre, P. Contournet, G. Poizat, J. Panfili & A.-J. Crivelli. 2003. Silvering of female eels (*Anguilla anguilla*) in two sub-populations of the Rhône Delta. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 368 : 55-68.
- Adam G. 1997. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L. 1758) : dynamique de la sous-population du lac de Grand-Lieu en relation avec les facteurs environnementaux et anthropiques. Thèse de l'Université de Toulouse. 299 pp.
- Alam N., K. Nakamura & S. Hayashi. 2004. Lipoprotein metabolism in a coculture system with eel skeletal muscle cells and hepatocytes. *Fisheries Science*, 70 : 326-335.
- Alcobendas M., R. Lecomte, K. Castanet, F.J. Meunier & P. Maire. 1991. Technique de marquage en masse de civelles (*Anguilla anguilla* L.) par baignade rapide dans le fluorochrome. Application au marquage à la tétracycline de 500 kg de civelles. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 321 : 43-54.
- Alcobendas M., R. Lecomte, H. Francillon-Vieillot, J. Castanet & F.J. Meunier. 1992. Marquage vital en masse chez l'anguille *Anguilla anguilla* à l'aide d'une technique de baignade rapide. *In Baglinière J.L., Castanet J., Conand F. et Meunier F.J., Tissus durs et Age individuel des Vertébrés*, 93-102. *Colloques et Séminaires, ORSTOM-INRA, Paris*.
- Angermeier P.L. & J. R. Karr. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fish*, 9 : 117-135.
- Aoyama J. 2003. Origin and evolution of the freshwater eels, Genus *Anguilla*. *In: Aida K., K. Tsukamoto & K. Yamauchi (Eds). Eel Biology. Springer-Verlag, Tokyo. Chap. 2: 19-29*.
- Aoyama J., M. Nishida & K. Tsukamoto. 2001. Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eel, Genus *Anguilla*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20 : 450-459.
- Ardizzone G.D. & F. Corsi. 1985. Eel population structure, dynamics and fishing yield in a mediterranean coastal lagoon. *Oebalia*, 11 : 547-560.
- Armstrong J., J.W.A. Grant, H.L. Forsgren, K.D. Fausch, R.M. DeGraaf, I.A. Fleming, T.D. Prowse & I.J. Schlosser. 1998. The application of science to the management of Atlantic salmon (*Salmo salar*): integration across scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55 : 303-311.

- Baglinière J.L. & A. Champigneulle. 1986. Population estimates of juveniles Atlantic salmon, *Salmo salar*, as indices of smolt production in the river Scorff, Brittany. *Journal of Fish Biology*, 29 : 467-482.
- Baglinière J.L., R. Guyomard, M. Héland, D. Ombredane & E. Prévost. 2001. Ecologie des populations de poissons des cours d'eau à Salmonidés. In Neveu A., C. Riou, R. Bonhomme, P. Chassin & F. Papy (eds.). *L'eau dans l'espace rural ; vie et milieux aquatiques*. INRA Editions, p 31-49.
- Baisez A. 2001. Optimisation des suivis d'abondances et des structures de taille de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.) dans un marais endigué de la côte atlantique: relation espèce/habitat. Thèse de doctorat de l'Université de Toulouse III.
- Baisez A. & P. Laffaille. 2005. Un outil d'aide à la gestion de l'anguille : le tableau de bord Anguille du Bassin Loire. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 378-379: 115-130.
- Baras E., B. Salmon & J.C. Phillipart. 1994. Evaluation de l'efficacité d'une méthode d'échantillonnage par nasses des anguilles jaunes (*Anguilla anguilla* L.) en migration dans la Meuse. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335 : 7-16.
- Baras E., D. Jeandrain, B. Serouge & J.C. Phillipart. 1998. Seasonal variations in time and space utilization by radio-tagged yellow eels *Anguilla anguilla* (L.) in a small stream. *Hydrobiologia*, 372 : 187-198.
- Barbin G.P. & W.H. Krueger. 1994. Behavior and swimming performance of elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*, in an experimental flume. *Journal of Fish Biology*, 45 : 111-121.
- Bardonnat A. & P. Riera. 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuarine and Coastal Shellfish Science*, 63 : 201-209.
- Bastrop R., B. Strehlow, K. Jürss & C. Sturmbauer. 2000. A new molecular phylogenetic hypothesis for the evolution of freshwater eels. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14 : 250-258.
- Behrmann-Godel J. & R. Eckmann. 2003. A preliminary telemetry study of the migration of silver European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the River Mosel, Germany. *Ecology of Freshwater Fish*, 12 : 196-202.
- Berg R. 1986. Fish passage through Kaplan turbines at a power plant on the River Neckar and subsequent eel injuries. *Vie Milieu*, 36 : 307-310.
- Bertin L. 1951. *Les anguilles*. Payot, Paris.
- Beverton R.J.H. & S.J. Holt. 1957. *On the dynamics of exploited fish population*. Fish and Fisheries Series 11. Chapman & Hall. 533 p.
- Birrel L., G. Cramb & N. Hazon. 2000. Osmoregulation during the development of glass eels and elvers. *Journal of Fish Biology*, 56 : 1450-1459.
- Blache J., Bauchot M.L. & Saldanha L. 1973. Anguillidae. In Clofman I - Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean. Edited by. J.C. Hureau and T. Monod. pp. 220-222.
- Boëtius I. & J. Boëtius. 1980. Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana*, 1 : 1-28.
- Boëtius I. & J. Boëtius. 1985. Lipid and protein content in *Anguilla anguilla* during growth and starvation. *Dana*, 7 : 1-17.
- Boëtius J. 1967. Experimental indication of lunar activity in European silver eels, *Anguilla anguilla* (L.). *Medd. Danm. Fisk. Havunders*, 6 : 1-6.

- Boubee J.A., C.P. Mitchell, B.L. Chisnall, D.W. West, E.J. Bowman & A. Haro. 2001. Factors regulating the downstream migration of mature eels (*Anguilla* spp.) at Aniwhenua Dam, Bay of Plenty, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35 : 121-134.
- Boury P., E. Feunteun, T. Robinet & A. Acou. 2004. European eel prespawner production by the French largest river system : Loire and fishing mortality estimation. Poster session of the 'International Council for the Exploration of the Sea (ICES) Annual Science Conference'. 22-25 Septembre 2004, Vigo (Spain).
- Brêthes J.C. & R.N. O'Boyle (éd.) 1990. Méthodes d'évaluation des stocks halieutiques. Projet CIEO-860060, Centre International d'exploitation des océans, Halifax (Nouvelle-Ecosse, Canada), 963 p.
- Briand C., D. Fatin, A. Legault. 2002. Role of eel odour on the efficiency of an eel, *Anguilla anguilla*, ladder and trap. *Environmental Biology of Fishes*, 65 : 473-477.
- Briand C., D. Fatin, E. Ciccotti & P. Lambert. 2005a. A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel *Anguilla anguilla* pigmentation development. *Journal of Fish Biology*, 67 : 993-1009.
- Briand C., D. Fatin, G. Fontenelle & E. Feunteun. 2003. Estuarine and fluvial recruitment of the European glass eel, *Anguilla anguilla*, in an exploited Atlantic estuary. *Fisheries Management and Ecology*, 10 : 377-384.
- Briand C., D. Fatin, G. Fontenelle & E. Feunteun. 2005b. Effect of re-opening of a migratory pathway for eel (*Anguilla anguilla*, L.) at a watershed scale. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 378-379 : 67-86.
- Broad T.L., C.R. Townsend, G.P. Closs & D.J. Jellyman. 2001. Microhabitat use by longfin eels in New Zealand streams with contrasting riparian vegetation. *Journal of Fish Biology*, 59 : 1385-1400.
- Bruslé J. 1990. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), une espèce jugée commune jusqu'à la dernière décennie, mérite-t-elle d'acquiescer aujourd'hui le statut d'espèce menacée ? *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 114 : 61-73.
- Burnham K.P. & D.R. Anderson. 1998. Model selection and inference: a practical information theoretic approach. New York: Springer.
- Cairns D.K., C.D. MacPherson & M.C. Lister. 2000. A preliminary life table for the American eel in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. In: Anonyme. 2001. Report of the EIFAC/ICES working group on eels. St. Andrews, N.B., Canada. 28 August - 1 September 2000. ICES CM 2001/ ACFL: 03. 87 p.
- Cargnelli L.M. & M.R. Gross 1996. The temporal dimension in fish recruitment: birth date, body size, and size-dependent survival in a sunfish (bluegill: *Lepomis macrochirus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53 : 360-367.
- Carle F.L. & M.R. Strub. 1978. A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics*, 34 : 621-630.
- Carlisle C.P. & E.J. Denton. 1959. On the metamorphosis of the visual pigments of *Anguilla anguilla* L. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 38 : 97-102.
- Caron F., G. Verreault & E. Rochard. 2003. Estimation of the population size, exploitation rate, and escapement of silver-phase American eels in the St. Lawrence watershed. In *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eels*. Edited by D.A. Dixon. American Fisheries Society Symposium, Bethesda, Maryland, USA. pp. 235-242.

- Carss D.N., D.A. Elston, K.C. Nelson & H. Kruuk. 1999. Spatial and temporal trends in unexploited yellow eel stocks in two shallow lakes and associated streams. *Journal of Fish Biology*, 55 : 636-654.
- Casselman J.M. 2003. Dynamics resources of the American eel, *Anguilla rostrata*: declining Abundance in the 1990s. *In Eel biology. Edited by. K Aida, K. Tsukamoto and K. Yamauchi. Springer-Verlag, Tokyo. pp. 255-274.*
- Casselman J.M., L.A. Marcogliese & P.V. Hodson. 1997. Recruitment index for the upper St. Lawrence River and Lake Ontario eel stock : a re-examination of eel passage at the R.H. Saunders hydroelectric generating station at Cornwall, Ontario, 1974-1995. pp. 161-169. *In : The American eel in eastern Canada : stock status and management strategies (Peterson R.H. ed.). Proceedings of Eel Management Workshop, January 13-14, 1997, Quebec City, Qc. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, N°2196.v + 174 p.*
- Chancerel F. 1994. La répartition de l'Anguille en France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335 : 289-294.
- Changeux T. 2002. L'effort de pêche ciblant l'anguille dans les eaux libres françaises en 2000. *Rapport Conseil Supérieur de la Pêche*, 8 p.
- Ciccotti E., E. Macchi, A. Rossi, E. Cataldi & S. Cataudella. 1993. Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimatation to freshwater and seawater: morphological changes of the digestive tract. *Journal of Applied Ichthyology*, 9 : 74-81.
- Clare P. & R.W. Edwards. 1983. The macroinvertebrate fauna of the drainage channels of the Gwent Levels, South Wales. *Freshwater Biology*, 13 : 205-225.
- Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A. & Nichols J.D. 2001. *Dispersal. Oxford University Press, New York, pp. 452.*
- Colombo G. & G. Grandi. 1996. Histological study of the development and sex differentiation of the gonad in European eel. *Journal of Fish Biology*, 48 : 493-512.
- Colombo G., G. Grandi & R. Rossi. 1984. Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla*, L. *Journal of Fish Biology*, 24 : 215-228.
- Copp G.H. 2003. Is fish condition correlated with water conductivity ? *Journal of Fish Biology*, 63 : 263-266.
- Couillard C.M., P.V. Hodson & M. Castonguay. 1997. Correlations between pathological changes and chemical contamination in American eels, *Anguilla rostrata*, from the St Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54 : 1916-1927.
- Cucherousset J. 2002. Variabilité des traits d'histoire de vie des poissons avec les facteurs environnementaux à travers l'exemple de la truite commune (*Salmo trutta*). *Rapport bibliographique, DEA Eco-Ethologie Evolutive, Université de Rennes 1, 26 p.*
- Cucherousset J., D. Ombredane, K. Charles, F. Marchand & J.-L. Baglinière. 2004. A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62 : 1600-1610.
- Cullen P. & T.K McCarthy. 2003. Hydrometric and meteorological factors affecting the seaward migration of silver eels (*Anguilla anguilla*, L.) in the lower River Shanon. *Environmental Biology of Fishes*, 67 : 349-357.

- Daemen E., T. Cross, F. Ollevier & F.A.M. Volckaert. 2001. Analysis of the genetic structure of European eel (*Anguilla anguilla*) using microsatellite DNA and mtDNA markers. *Marine Biology*, 139 : 755-764.
- Dave G., M.-L. Johansson, A. Larsson, K. Lewander & U. Lidman. 1974. Metabolic and haematological studies on the yellow and silver phases of the European eel, *Anguilla anguilla* L. -11. Fatty acid composition. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 47 : 583-591.
- Daverat F., K.E. Limburg, I. Thibault, J.C. Shiao, J.J. Dodson, F. Caron, W.N. Tzeng, Y. Iizuka & H. Wickström. 2006. Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species, *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Marine Ecology Progress Series*, 308 : 231-241.
- Dawson R.M. 1998. The toxicology of Microcystins. *Toxicon*, 36: 953-962.
- De Casamajor M.N. Comportement migratoire de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour en fonction de la variabilité des conditions environnementales. Thèse de doctorat de l'Université de Pau et des Pays de l'Adour, 138 pp. + annexes.
- De Leo G.A. & M. Gatto. 1995. A size and age-structured model of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52 : 1351-1367.
- Deelder C.L. 1954. Factors affecting the migration of the silver eel in Dutch inland waters. *J. Cons. CIEM*, 20 : 177-185.
- Deelder C.L. 1984. Synopsis of biological data on the eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758). *FAO Fisheries Synopsis* 80, Rome, FAO, 73 pp.
- Dekker W. 1998. Long-term trends in the glasseels immigrating at Den Oever, the Netherlands. *Dana*, 12 : 17-32.
- Dekker W. 2000a. A procrustean assessment of the European eel stock. *ICES Journal Marine Science*, 57 : 938-947.
- Dekker W. 2000b. Impact of yellow eel exploitation on spawner production in lake IJsselmer, The Netherlands. *Dana*, 12 : 17-32.
- Dekker W. 2000c. The fractal geometry of the European eel stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 57 : 109-121.
- Dekker W. 2003. Did lack of spawners cause the collapse of the European eel, *Anguilla anguilla* ? *Fisheries Management and Ecology*, 10 : 365-376.
- Dekker, W. 2004. Slipping through our hands. Population dynamics of the European eel. Thèse de doctorat, Université d'Amsterdam, 186p.
- Dekker W. & J.V. van Willigen. 1988. Abundance of *Anguillicola crassa* in Dutch outdoor waters and the reaction of its host *Anguilla anguilla*. *ICES CM* 1988/M13, 6p.
- Dekker W., B. Van Os & J.V. van Willigen. 1998. Minimal and maximal size of eel. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 349 : 195-197.
- Desaunay Y. & D. Guérault. 1997. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae : a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. *Journal of Fish Biology*, 51 : 317-339.
- Desaunay Y., D. Guérault & R. Lecomte-Finiger. 1993. Variation of the oceanic larval migration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels from a two years study in the Vilaine estuary (France). 8th session of the EIFAC Working Party on eel, 7 p.

- Devlin R.H. & Y. Nagahama. 2002. Sex determination and sex differentiation in fish : an overview of genetic, physiological and environmental influences. *Aquaculture*, 208 : 191-194.
- Dufour S. 1994. Neuroendocrinologie de la reproduction de l'anguille : de la recherche fondamentale aux problèmes appliqués. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335 : 187-211.
- Dufour S. & Y. Fontaine. 1985. La migration de reproduction de l'Anguille européenne : un rôle probable de la pression hydrostatique dans la stimulation de la fonction gonadotrope. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 110 : 291-299.
- Durif C. 2003. La migration d'avalaison de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*: Caractérisation des fractions dévalantes, phénomènes de migration et franchissement des obstacles. Doctorat de l'Université en Ecologie Aquatique, Université de Toulouse II, 357 pp.
- Durif C., S. Dufour & P. Elie. 2005. The silvering process of *Anguilla anguilla*: a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *Journal of Fish Biology*, 66 : 1025-1043.
- Durif C., C. Gosset, J. Rives, F. Travade & P. Elie. 2003. Behavioral study of downstream migrating eels by radio-telemetry at a small hydroelectric power plant. In *Biology, Management and Protection of Catadromous Eels* (Dixon, D. A., eds.), pp. 343-356. Bethesda, MD: American Fisheries Society, Symposium 33.
- Edeline E. & Elie P. 2004. Is salinity choice related to growth in juvenile eel *Anguilla anguilla* ? *Cybiurn*, 28 : 77-82.
- Edeline E., Bardonnnet A., Bolliet V., Dufour S. & P. Elie. 2005. Endocrine control of *Anguilla anguilla* glass eel dispersal : Effect of thyroid hormones on locomotor activity and rheotactic behavior. *Hormones and Behavior*, 48 : 53-63.
- EELREP. 2005. Estimation of the reproduction capacity of European eel. Final report, EU contract Q5RS-2001-01836, 272p. Web site link: <http://www.fishbiology.net/eelrepsum.html>
- Elie P. 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L. (poisson téléostéen anguilliforme) dans l'estuaire de la Loire: pêche, écologie, écophysiologie et élevage. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle de l'Université de Rennes. 372 p.
- Elie P. 1994. Histoire d'une vie d'anguille. La vie de l'anguille dans les eaux continentales et son départ vers le grand large en direction de la mer des Sargasses. *Le Pêcheur Professionnel*, 10 : 17-20.
- Elie P. 1998. Vie d'anguille. *Eaux Libres*, 24 : 4-7.
- Elie P. & C. Rigaud. 1984. Etude de la population d'anguilles de l'estuaire et du bassin versant de la Vilaine; pêche, biologie, écologie. Examen particulier de l'impact du barrage d'Arzal sur la migration anadrome (civelle). Tome I, II et III. Rapport CEMAGREF de Bordeaux - Faculté des sciences de Rennes - URFDAAPP.
- Elie P. & E. Rochard. 1994. Civelle (*Anguilla anguilla* L.) migration in estuaries, process and specimens characteristics. *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture*, 335 : 81-98.
- Elie P., R. Lecomte-Finiger, I. Cantrelle & N. Charlon. 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. (poisson téléostéen anguilliforme). *Vie Milieu*, 32 : 149-157.

- Ernst B., B.C. Hitzfeld & D.R. Dietrich. 2001. Presence of *Planktothrix* sp. and Cyanobacterial toxins in lake Ammersee, Germany and their impact on Whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Environmental Toxicology*, 16 : 483-488.
- Escofier B. & J. Pages. 1988. *Analyses factorielles simples et multiples: objectifs, méthodes et interprétation*. Dunod, Paris. 241 p.
- Euston E.T., D.D. Royer & C.L. Simons. 1997. Relationship of emigration of silver American eels (*Anguilla rostrata*) to environmental variables at a low head hydro station. *Proceedings of the International Conference on Hydropower*, August 5-8, 1997, Atlantic, Georgia.
- Falconer I.R. 1993. Mechanism of toxicity of cyclic peptide toxins from blue green algae. *In Algal Toxins in Seafood and Drinking Water* (Falconer, I.R., ed.), pp 177-186. New York: Academic Press.
- Falconer I.R., M.D. Burch, D.A. Steffensen, M. Choice & O.R. Coverdale. 1994. Toxicity of the blue green alga (Cyanobacterium) *Microcystis aeruginosa* in drinking water to growing pigs, as an animal model for human injury and risk assessment. *Environmental Toxicology and Water Quality*, 9 : 131-139.
- FAO 1995. *Precautionary Approach to Fisheries. Part 1*. FAO Fisheries Technical Paper N° 350. Rome, 52 pp.
- Feunteun E. 1994. *Le peuplement piscicole du marais littoral endigué de Bourgneuf-Machecoul (France Loire-Atlantique)*. Thèse de doctorat en sciences biologiques. Université de Rennes 1, 240 p.
- Feunteun E. 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): An impossible bargain. *Ecological Engineering*, 18 : 575-591.
- Feunteun E. & L. Marion. 1994. Impact of heron (*Ardea cinerea*) on fish communities: the case study of the main European colony. *Hydrobiologia*, 279/280 : 327-344.
- Feunteun E. & E. Vigneux (Editeurs). 1998. Numéro spécial anguilles. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 349 : 97-233.
- Feunteun E., A. Acou, P. Laffaille & A. Legault. 2000. European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57 : 1627-1635.
- Feunteun E., C. Rigaud, P. Elie & J.-C. Lefevre. 1999. Les peuplements piscicoles des marais littoraux endigués atlantiques: un patrimoine à gérer ? le cas du marais de Bourgneuf Machecoul (Loire-Atlantique, France). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 352: 63-79.
- Feunteun, E., A. Acou, J. Guillouët, P. Laffaille & A. Legault. 1998. Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of Northern Brittany (France). *Consequences of hydraulic works*. *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture*, 349 : 129-139.
- Feunteun E., P. Laffaille, T. Robinet, C. Briand, A. Baisez, J.M. Olivier & A. Acou. 2003. A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels. Towards a general theory. *In: Aida K, K. Tsukamoto, K. Yamauchi (eds) Eel Biology*. Springer-Verlag, Tokyo, pp. 191-213.
- Fisher W.J. & D.R. Dietrich 2000. Toxicity of the cyanobacterial cyclic heptapeptide toxins microcystin-LR and -RR in early life stages of the african clawed frog (*Xenopus laevis*). *Aquatic Toxicology*, 49 : 189-198.
- Fogarty M.J., M.P. Sissenwine & E.B. Cohen. 1991. Recruitment variability and the dynamics of exploited marine populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 6 : 241-246.
- Fontaine M. 1975. Physiological mechanisms in the migration of marine amphihaline fish. *Advances in Marine Biology*, 13 : 241-355.

- Fontaine M., N. Delerue-Le Belle, F. Lallier & E. Lopez. 1982. Biologie générale. Toutes les anguilles succombent-elles après la reproduction et frayent-elles nécessairement en mer ? Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Series III-Sciences de la Vie, 294 : 809-811.
- Fontaine Y.A. 1994. L'argenture de l'anguille: Métamorphose, Anticipation, Adaptation. Bulletin Français de la Pêche et Pisciculture, 335 : 171-185.
- Fontaine Y.A., E. Lopez, N. Delerue-Le Belle, E. Fontaine-Bertrand, F. Lallier & C. Salmon. 1976. Stimulation gonadotrope de l'ovaire chez l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) hypophysectomisée. Morphologie, activités adényl cyclase et phosphodiesterase de l'adénosine monophosphate cyclique. J. Physiol. Paris, 72 : 871-892.
- Fricke H. & R. Kaese. 1995. Tracking of artificially matured eel (*Anguilla anguilla*) in the Sargasso Sea and the problem of the Eel's Spawning Site. Naturwissenschaften, 82 : 32-36.
- Frost W.E. 1950. The eel fisheries of the river Bann, Northern Ireland and observations on the age of silver eel. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer., 16 : 358-393.
- Gabriel G. 2004. Répartition spatio-temporelle de la population d'anguilles européennes *Anguilla anguilla* L. de l'Oir, un bassin versant faiblement anthropisé. Apports d'un Système d'Information Géographique. Diplôme Pratique des Hautes Etudes. 136 pp. + annexes.
- Gascuel D. 1985. Contribution à l'étude écologique des estuaires du littoral atlantique français : la faune accompagnatrice de la civelle. Thèse Doctorat-Ingénieur Université de Rennes I, 330 p.
- Gascuel D. 1986. Flow carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. Helgol Meeresunters, 40 : 321-326.
- Gascuel D. 1987. La civelle d'Anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise. Biologie, Ecologie, Exploitation. Les publications du département d'halieutique (4/1) : 559 p.
- Gascuel D. & G. Fontenelle. 1994. Approche conceptuelle de la modélisation de la dynamique du stock d'anguilles dans un bassin versant: intérêt et adaptation du modèle de rendement par recrues. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 332 : 43-56.
- Germain L. 1927. La distribution géographique des anguilles. Bulletin de la Société d'Océanographie de France, 35 : 678-682.
- Glova G.J., D.J. Jellyman & M.L. Bonnet. 1998. Factors associated with the distribution and habitat of eels (*Anguilla* spp.) in three New Zealand lowland streams. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 32 : 255-269.
- Gosset C., F. Travade, C. Durif, J. Rives & P. Elie. 2005. Tests of two types of bypass for downstream migration of eels at a small hydroelectric power plant. River Research and Application, 21 : 1095-1105.
- Grassi B. 1913. Metamorphosi dei mureinoidi. In Ricerche sistematiche ed ecologiche (Iena) G. Fisher ed. p 77-105. In Bertin 1951.
- Grenouillet G., D. Pont & J.-M. Olivier. 2000. Habitat occupancy patterns of juvenile fishes in a large lowland river: interactions with macrophytes. Archiv für Hydrobiologie, 149 : 307-326.
- Groupe National Anguille. 1998. Compte rendu des journées Anguilles du GRISAM de Paimpont du 23 au 25 septembre 1998. 44 p.
- Guerault D., R. Lecomte, Y. Desauay, S. Biaganti, P. Beillois & P. Grellier. 1991. The glass-eel arrivals in the Vilaine estuary (Northern Biscay Bay) through the year 1990 : demographic features and the early life history. EIFAC, Working Party on Eel, Dublin (Irlande), 28 9, ronéo.

- Guillouët J., A. Acou, P. Laffaille, B. Mounaix, A. Legault & E. Feunteun. 2005. Etude de la restauration de la population d'anguilles dans le bassin versant du Frémur : suivi post-aménagement, année 2004. Rapport Fish Pass, 90 pp. + annexes.
- Hadderingh R.H. 1982. Experimental reduction of fish impingement by artificial illumination at Bergum power station. *International Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 67 : 887-900.
- Hansen L.P. & B. Jonsson. 1985. Downstream migration of hatchery reared smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Imsa. *Aquaculture*, 45 : 237-248.
- Haraldstad O., L.A. Vollestad & B. Jonsson. 1985. Descent of European silver eels, *Anguilla anguilla* L., in a Norwegian watercourse. *Journal of Fish Biology*, 26 : 37-41.
- Haro A.J. 1991. Thermal preferenda and behaviour of Atlantic eels (genus *Anguilla*) in relation to their spawning migration. *Environmental Biology of Fishes*, 31 : 171-184.
- Haro A.J., T. Castro-Santos & J. Boubée. 2000a. Behavior and passage of silver-phase American eels, *Anguilla rostrata* (LeSueur), at a small hydroelectric facility. *Dana*, 12 : 33-42.
- Haro A., W. Richkus, K. Whalen, A. Hoar, W.D. Bush, S. Lary, T. Brush & D. Dixon. 2000b. Population decline of the American eel: Implications for research and management. *Fisheries*, 25 : 7-16.
- Helfman G.S., D.E. Facey, L.S. Hales & E.L. Bozeman. 1987. Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium*, 1 : 42-56.
- Henderson R.J. & D.R. Tocher. 1987. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish. *Progress in Lipid Research*, 27 : 281-347.
- Hinton D.E. & J. Couch. 1998. Architectural pattern, tissue and cellular morphology in livers of fishes: relationships to experimentally-induced neoplastic responses. *In Fish Ecotoxicology* (Braunbeck, T., Hinton, D.E. & Streit, B., eds), pp. 141-164. Basel, Switzerland: Birkhäuser.
- Hodson P.V., Castonguay M., Couillard C.M., Desjardins C., Pelletier E. & McLeod R. 1994. Spatial and temporal variations in chemical contaminations of American eels, *Anguilla rostrata*, captured in the estuary of the St Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 464-478.
- Holmgren K. & H. Mosegaard. 1996. Implications of individual growth status the future sex of the European eel. *Journal of Fish Biology*, 49 : 910-925.
- Holmgren, K., H. Wickstrom & P. Clevestam. 1997. Sex-related growth of European eel, *Anguilla anguilla*, with focus on median silver eel age. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54 : 2775-2781.
- Huet M. 1959. Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. *Transaction of the American Fisheries Society*, 88 : 155-163.
- Hvidsten N.A. 1985. Yield of silver eel and factors affecting downstream migration in the stream Imsa, Norway. *Inst. Fresh. Res.*, 62 : 75-85.
- Hyenstrand P., T. Rohrlack, K.A. Beattie, J.S. Metcalf, G.A. Codd & K. Christoffersen. 2003. Laboratory studies of dissolved radiolabelled microcystin-LR in lake water. *Water Research*, 37 : 3799-3306.
- Ibbotson A., J. Smith, P. Scarlett & M.-W. Aprahamian. 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biology*, 47 : 1696-1706.
- ICES. 1997. Report of the EIFAC/ICES working group on eel. ICES C.M. 1997 / M: 1.
- ICES. 1998. European eel. Extract of report of the Advisory Committee on Fishery Management, No. 11. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen, Denmark. 14 pp.

- ICES. 1999. ICES cooperative research report N° 229, Report of the ICES Advisory Committee on Fisheries Management, 1998. Part 2, 446 pp.
- ICES. 2002. Report of the ICES/EIFAC working group on eels. ICES C.M. 2002/ACFM: 03.
- ICES SGPRISM. 2002. Report of the Study Group on Incorporation of Process Information into Stock Recruitment Models. ICES CM 2002/C:01, Ref. D, WGRP, Lowestoft, UK, 14-18 January 2002, 97p.
- Jellyman D.J. & B.L. Chisnall 1999. Habitat preferences of shortfinned eels (*Anguilla australis*), in two New Zealand lowland lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 33 : 233-248.
- Jessop B.M. 2003. Annual and seasonal variability in the size and biological characteristics of the runs of american eel elvers of two Nova Scotia rivers. *In* Dixon, D.A. ed. *American Fisheries Society Symposium*, 36. Bethesda, Maryland. pp. 17-36.
- Jonsson N. 1991. Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic Journal Freshwater Research*, 66 : 20-35.
- Jonsson B. & N. Jonsson. 1993. Partial migration : niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. Fish. Biol. Fish.*, 3 : 348-365.
- Keith P., J. Allardi & P. Moutou. 1992. *Le livre rouge des espèces menacées en France*. Min. Env. Paris. 111 pp.
- Kelly C.E., C.R. Kennedy & J.A. Brown. 2000. Physiological status of wild European eels (*Anguilla anguilla*) infected with the parasitic nematode, *Anguillicola crassus*. *Parasitology*, 120 : 195-202.
- Kirk R.S. 2003. The impact of *Anguillicola crassus* on European eels. *Fisheries Management and Ecology*, 10 : 385-394.
- Knights B. 2003. A review of the possible impacts of long-term oceanic and climates changes and fishing mortality on recruitment of anguillid eels of the Northern Hemisphere. *Science of Total Environment*, 310 : 237-244.
- Knights B. & E.M. White. 1998. Enhancing immigration and recruitment of eels: the use of passes and associated trapping systems. *Fisheries Management and Ecology*, 5 : 459-471.
- Knights B., E. White & I.A. Naismith. 1996. Stock assessment of European eel, *Anguilla anguilla* L. *In* : I.G. Cowx (ed.) *Stock assessment in Inland Fisheries*. Fishing News Books, Oxford, pp. 431-447.
- Knights B., A. Bark., M. Ball, F. Williams, E. Winter & S. Dunn. 2001. Eel and elver stocks in England and Wales. Status and management options. R&D Technical Report W248. UK: Environment Agency.
- Krueger W.H. & K. Oliveira. 1999. Evidence for environmental sex determination in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environmental Biology of Fishes*, 55(4) : 381-389.
- Kushnirov D. & G. Degani. 1995. Sexual dimorphism in yellow European eels, *Anguilla anguilla* (L.). *Aquaculture Research*, 25 : 409-414.
- Laffaille P., A. Acou & J. Guillouet. 2005a. The yellow european eel (*Anguilla anguilla*) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. *Ecology of Freshwater Fish*, 14 : 191-196.
- Laffaille P., Baisez A., Rigaud C. & Feunteun E. 2004. Habitat preferences of different European size classes in reclaimed marsh: a contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands*, 24: 642-651.
- Laffaille P., E. Feunteun, A. Acou & J.C. Lefeuvre. 2000. Role of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the transfer of organic matter between marine and freshwater system. *Verhandlungen International Vereinigung Limnologie*, 27 : 616-619.

- Laffaille P., C. Briand, D. Fatin, D. Lafage & E. Lasne. 2005b. Point sampling abundance of European eel (*Anguilla anguilla*) in freshwater areas. *Archiv für Hydrobiologie*, 162 : 91-98.
- Laffaille P., E. Feunteun, A. Baisez, T. Robinet, A. Acou, A. Legault & S. Lek. 2003. Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish*, 12 : 254-264.
- Lamarque P.J., J. Arignon & C. Gosset. 1978. Comparaison des appareils de pêche à l'électricité EPMC et héron. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 270 : 223-236.
- Lambert P. 2005. Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation. Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux I, 219 p.
- Lambert P., E. Feunteun & C. Rigaud. 1994. Eel study in freshwater marshes. First analysis of catch probability observed during electric fishing operations. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335 : 111-122.
- Lamouroux N., H. Capra, M. Pouilly & Y. Souchon. 1999. Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshwater Biology*, 42 : 673-687.
- Larsson A. & L. Lewander. 1973. Metabolic effects of starvation in the eel, *Anguilla anguilla* L. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative physiology*, 44 : 367-374.
- Le Pape O., F. Chauvet, S. Mahévas, P. Lazure, D. Guérault & Y. Desaunay. 2003. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *Journal of Sea Research*, 50 : 139-149.
- Lecomte-Finiger R. 1985. L'âge de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L., 1758) : état actuel des connaissances et recherches nouvelles en Méditerranée. *Sonderdruck aus Zeitschrift für angewandte Ichthyologie*, 1 : 178-192.
- Lecomte-Finiger R. 1990. Métamorphose de l'anguille jaune en anguille argentée *Anguilla anguilla* L. et sa migration catadrome. *Année Biologique*, 29 : 183-194.
- Lecomte-Finiger R. 1992. Situation actuelle des méthodes d'évaluation de l'âge de l'anguille, *Anguilla anguilla*. In : Baglinière, J.L., Castanet, J., Conand, F. et Meunier, F.J. Eds. *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*, Colloque National, Bondy. Colloques et Séminaires ORSTOM-INRA, Paris. p. 103-108.
- Lecomte-Finiger R. 2004. The genus *Anguilla* Schrank, 1798: current state of knowledge and questions. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 13 : 265-280.
- Lecomte-Finiger R. & A. Yahyaoui. 1989. La microstructure de l'otolithe au service de la connaissance du développement larvaire de l'anguille européenne. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences Paris*, 308 : 1-7.
- Lee T.W. 1979. Dynamique des populations d'anguilles *Anguilla anguilla* (L.) des lagunes du bassin d'Arcachon. Thèse de l'université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 218 p.
- Lefebvre F., A. Acou, G. Poizat & A.-J. Crivelli. 2003. Anguillicolosis among silver eels: a 2-year survey in 4 habitats from Camargue. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 368 : 97-108.
- Legault A. 1987. L'anguille dans le bassin de la Sèvre Niortaise *Biologie Ecologie exploitation*. Publications du Département d'halieutique n°6- ENSA Rennes, 305 p.
- Legault A. 1990. Gestion des barrages estuariens et migration d'anguilles. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 75 : 819-825.

- Legault A. 1992. Etude de quelques facteurs de sélectivité de passes à anguilles. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 325 : 83-91.
- Legault A. 1994. Etude préliminaire du recrutement fluvial de l'anguille. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 335 : 33-41.
- Legault A., A. Acou, J. Guillouët & E. Feunteun. 2003. Survey of downstream migration of silver eels through discharge pipe on a reservoir dam. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 368 : 43-54.
- Lobon-Cervia J. & M. Carrascal. 1992. Seasonal timing of silver eels in a Cantabrian stream. Archiv für Hydrobiologie, 125 : 121-126.
- Lobon-Cervia J., C.G. Utrilla & P.A. Rincon. 1995. Variations in the population dynamics of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) along the course of a Cantabrian river. Ecology of Freshwater Fish, 4 : 17-27.
- Loh J., J. Randers, A. MacGillivray, V. Kapos, M. Jenkins, B. Groombridge & N. Cox. 1998. Living planet report. World Wide Fund for Nature, Gland, Switzerland.
- Lowe R.H. 1952. The influence of light and other factors on the seaward migration of the silver eel (*Anguilla anguilla* L.). Journal of Animal Ecology, 21: 275-309.
- Lucas M.C. & E. Baras. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. Fish and Fisheries, 1 : 283-316.
- Magalhães V.F., R.M. Soares & S.M.F.O. Azevedo. 2001. Microcystin contamination in fish from the Jacarepaguã Lagoon (Rio de Janeiro, Brazil): ecological implication and human health risk. Toxicon, 39 : 1077-1085.
- Maitland P.S. 1995. The conservation of freshwater fish : past and present experience. Biological Conservation, 72 : 259 -270.
- Marchelidon J., N. Le Belle, A. Hardy, B. Vidal, M. Sbaihi, E. Burzawa-Gerard, M. Schmithz & S. Dufour. 1999. Etude des variations de paramètres anatomiques et endocriniens chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) femelle, sédentaire et d'avalaison: Application à la caractérisation du stade argenté. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 355 : 349-368.
- Martin M.H. 1995. The effects of temperature, river flow, and tidal cycles on the onset of glass eel and elver migration into fresh water in the American eel. Journal of Fish Biology, 46 : 891-902.
- Matthews W.J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall, New York, 756 p.
- McCarthy T.K. & P. Cullen. 2000. Eel fishing in the River Shannon : Eel population changes, fishery management options and fishery conservation issues. A synthesis report on the River Shannon eel Management Programme 1992-2000. Electricity Supply Board, Dublin. 21 pp.
- McCleave J.D. 1980. Swimming performance of European eel (*Anguilla anguilla*, L.) elvers. Journal of Fish Biology, 16: 445-452.
- McCleave J.D. & R.C. Kleckner. 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 40 : 262-271.
- McCleave J.D. & G.S. Wippelhauser. 1987. Behavioural aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. American Fisheries Society Symposium, 1 : 138-150.

- McCleave J.D., P.J. Brickley, K.M. O'Brien, D.A. Kistner, M.W. Wong, M. Gallagher & S.M. Watson. 1998. Do leptocephali of the European eel swim to reach continental waters? Status of the question. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 78 : 285-306.
- McDowall R.M. 1999. Different kind of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. Review in *Fish Biology and Fisheries*, 56 : 410-413.
- Michel P. & T. Oberdorff. 1995. Feeding habits of fourteen European freshwater fish species. *Cybum*, 19 : 5-46.
- Miller M. 2003. The worldwide distribution of Anguillid leptocephali. *In* : Aida K., K. Tsukamoto & K. Yamauchi (Eds). *Eel Biology*. Springer-Verlag, Tokyo. Chap. 11: 157-168.
- Molnar K., F. Baska, G. Csaba, R. Glavits & C. Szekely. 1993. Pathological and histopathological studies of the swimbladder of eels *Anguilla anguilla* infected by *Anguillicola crassus* (Nematoda : Dracunculoidea). *Diseases of Aquatic Organisms*, 15 : 41-50.
- Moriarty C. 1986. Riverine migration of young eels *Anguilla anguilla* (L.). *Fisheries Research*, 4: 43-58.
- Moriarty C. & W. Dekker (Eds.) 1997. Management of the European eel. *Fisheries Bulletin* 15, 110 pp.
- Mounaix B. 1992. Intercalibration et validation des méthodes d'estimation de l'âge de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.). Application au bassin versant de la Vilaine, Bretagne. Thèse ENSA, Rennes. 146 p.
- Mounaix B. & G. Fontenelle. 1994. Anguilles estuariennes et fluviales: apports de l'otolithométrie. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 335 : 67-80.
- Myers R.A. & N.J. Barrowman. 1996. Is fish recruitment related to spawner abundance ? *Fishery Bulletin*, 94 : 707-724.
- Myers R.A., J. Bridson & N.J. Barrowman. 1995. Summary of worldwide stock and recruitment data. *Canadian Technical Reports in Fisheries and Aquatic Sciences*, 2024 : 1-327.
- Nagahama Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. *In* *Fish Physiology*. (Hoar, W.S., Randall, D.J., & Donaldson, E.M., eds, pp. 233-275. New York: Academic Press.
- Naismith I.A. & B. Knights. 1988. Migrations of elvers and juvenile European eels, *Anguilla anguilla* L., in the River Thames. *Journal of Fish Biology*, 33 : 161-175.
- Naismith I.A. & B. Knights. 1993. The distribution, density and growth of the European eel, *Anguilla anguilla*, in the freshwater catchment of River Thames. *Journal of Fish Biology*, 42 : 217-226.
- Nassour I. & C.L. Leger. 1989. Deposition and mobilisation of body fat during sexual maturation in female trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Aquatic Living Resources*, 2 : 153-159.
- Nelva A., H. Persat & D. Chessel. 1979. Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichthyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuelle d'abondance. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 289 : 1295-1298.
- Nielsen L.A. 1992. *Methods of marking fish and shellfish*. Bethesda, MD: American Fisheries Society.
- Nordwall F., J. Naslund & E. Degerman. 2001. Intercohort competition effects on survival, movement, and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in swedish streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58 : 2298-2308.
- Northcote T.G. 1992. Migration and residency in stream salmonids - some ecological considerations and evolutionary consequences. *Nord. J. Freshw. Res.*, 67 : 5-17.
- Oberdorff T., D. Pont, B. Hugueny & D. Chessel. 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology*, 46 : 399-416.

- Okamura A., Y. Yamada, K. Yokouchi, N. Horie, N. Mikawa, T. Utoh, S. Tanaka & K. Tsukamoto. Sous presse. A silvering index for the Japanese eel *Anguilla japonica*. Environmental Biology of Fishes.
- Painter, D.J. 1999. Macroinvertebrate distributions and the conservation value of aquatic Coleoptera, Mollusca and Odonata in the ditches of traditionally managed and grazing fen at Wicken Fen, UK. Journal of Applied Ecology, 36 : 33-48.
- Panfili J., M.C. Ximenes, A.J. Crivelli & T. Do Chi. 1992. Validation de l'âge de l'anguille européenne dans les lagunes méditerranéennes françaises (Camargue) : résultats préliminaires. In : Baglinière, J.L., Castanet, J., Conand, F. et F.J. Meunier. Eds. Tissus durs et âge individuel des vertébrés, Colloque National, Bondy. Colloques et Séminaires ORSTOM-INRA, Paris. p. 119-127.
- Panfili J., A. Mbow, J.-D. Durand, K. Diop, K. Diouf, D. Thior, P. Ndiaye & R. Laë. 2004. Influence of salinity on the life-history traits of the West African black-chinned tilapia (*Sarotherodon melanotheron*) : Comparison between the Gambia and Saloum estuaries. Aquatic Living Resources, 17 : 65-74.
- Pangle K.L. & T.M. Sutton. 2005. Temporal changes in the relationship between condition indices and proximate composition of juvenile *Coregonus artedii*. Journal of Fish Biology, 66 : 1060-1072.
- Pankhurst N.W. 1982a. Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel, *Anguilla anguilla* L. Journal of Fish Biology, 21 : 417-428.
- Pankhurst N.W. 1982b. Changes in the skin-scale complex with sexual maturation in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). Journal of Fish Biology, 21 : 549-561.
- Pankhurst N.W. & J.N. Lythgoe. 1982. Structure and colour of the integument of the European eel *Anguilla anguilla*, L.. Journal of Fish Biology, 23 : 229-240.
- Parrish D.L., R.J. Behnke, S.R. Gephard, S.D. McCormick & G.H. Reeves. 1998. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*) ? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 55 : 281-287.
- Parsons J., K.U. Vickers & Y. Warden 1977. Relationship between elver recruitment and changes in the sex ratio of silver eels *Anguilla anguilla* L. migrating from Lough Neagh, Northern Ireland. Journal of Fish Biology, 10 : 211-229.
- Paulick G.J. & W.H. Bayliff. 1967. A generalized program for the Ricker model of equilibrium yield per recruitment. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 11 : 249-259.
- Pedersen M.I. 1997. Denmark. In : Management of European eel fisheries (Moriarty C. & Dekker W., eds). Irish Fish. Bull., 15: pp. 53-56.
- Pfeiler E. 1999. Developmental physiology of elopomorph leptocephali. Comparative Biochemistry and Physiology A- Molecular and Integrative Physiology, 123 : 113-128.
- Poff N.L., J.D. Allan, M.B. Bain, J.R. Karr, K.L. Prestegard, B.D. Richter, R.E. Sparks & J.C. Stromberg. 1997. The natural flow regime : a paradigm for river conservation and restoration. Bioscience, 47 : 769-784.
- Porcher J.P. & F. Travade. 1992. Les dispositifs de franchissement : bases biologiques, limites et rappels réglementaires. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 326-327 : 5-14.
- Prouzet P. 2003. Les pêches et ressources estuariennes et continentales : Importance, évolution et contraintes anthropiques. Un cas particulier, l'anguille. In: Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes. RST 17, 6.7 : 233-248.

- Prouzet P. 2004. INDICANG : un projet pour synthétiser nos connaissances sur l'anguille et sur la qualité de ses habitats par la mise en réseau d'opérations de suivis régionaux à une échelle de dimension européenne. *Chroniques Européennes*, 54 : 50-51.
- Quigley D. & T. O'Brien. 1993. The River Shannon eel fishery : a management review. EIFAC Working Party on Eel Eighth Session - Olsztyn, Poland 24<sup>th</sup> to 28<sup>th</sup> May 1993, 13 p.
- Rahberg C.M.I., G. Bylund & J.E. Erikson 1991. Histopathological effects of microcystin LR, a cyclic peptide toxin from the cyanobacterium (blue-green alga) *Microcystis aeruginosa* on common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquatic Toxicology*, 20 : 131-146.
- Rasmussen G. 1983. Recent investigations on the population dynamics of eels (*Anguilla anguilla* L.) in some Danish streams. *Proceedings from the 3rd British Freshwater fish Conference*, 3 : 71-77.
- Ricker W.E. 1945. A method of estimating minimum size limits for obtaining maximum yield. *Copeia*, 2 : 84-94.
- Ricker W.E. 1958. Handbook of computation for biological statistics of the fish populations. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada*, 119 : 300 p.
- Ricker W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fisheries Research Board of Canada. Bulletin* 191, 382 p.
- Ricker W.E. 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada*. 191, 409 p.
- Rivot E. 2003. Investigations bayésiennes de la dynamique des populations de saumon atlantique (*Salmo salar* L.). Thèse de doctorat de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 213 pp. + annexes.
- Robinet T. & E. Feunteun. 2002. Sublethal effects of exposure to chemical compounds: a cause for the decline in Atlantic eels? *Ecotoxicology*, 11 : 265-277.
- Robins C.R., D.M. Cohen & C.H. Robins. 1979. The eels, *Anguilla* and *Histiobranchus*, photographed on the floor of the deep Atlantic in the Bahamas. *Bulletin of Marine Science*, 29 : 401-405.
- Robson D.S. & D.G. Chapman. 1961. Catch curves and mortality rates. *Transactions of the American Fishery Society*, 90 : 181-189.
- Rodger H.D., T. Turnbull, C. Edwards & G.A. Codd. 1994. Cyanobacterial (blue-green-algal) bloom associated pathology in brown trout *Salmo trutta* L. in Loch Leven, Scotland. *Journal of Fish Diseases*, 17 : 177-181.
- Roncarati A., P. Melotti, O. Mordenti & L. Gennari. 1997. Influence of stocking density of European eel (*Anguilla anguilla*, L.) elvers on sex differentiation and zootechnical performances. *Journal of Applied Ichthyology*, 13 : 131-136.
- Rozas L.P. & W.E. Odum 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the role of food and refuge. *Oecologia*, 77 : 101-116.
- Russel I.C. & E.C.E. Potter 2003. Implications of the precautionary approach for the management of the European eel, *Anguilla anguilla*. *Fisheries Management and Ecology*, 10 : 395-401.
- Sauvaget B., D. Fatin & C. Briand. 2003. Contamination par *Anguillicola crassus* de cinq populations d'anguilles (*Anguilla anguilla*) du littoral de Bretagne Sud (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 368 : 21-26.
- Scheffer M., A.A. Achterberg & B. Beltman. 1984. Distribution of macro-invertebrates in a ditch in relation to the vegetation. *Freshwater Biology*, 14 : 367-370.
- Scherrer B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin ed. 850 p.

- Schmidt J. 1906. Contribution to the life history of the eel (*Anguilla vulgaris*, Flem.). Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 5 : 137-264.
- Schmidt J. 1909. Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel (*Anguilla vulgaris* Turt.). Medd. Komm. Havund. Fisk. III: 1-17.
- Schmidt J. 1922. The breeding places of the eel. Phil. Trans. R. Soc. London, 211 : 179-208.
- Simberloff D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystone: is single-species management passé in the landscape area ? Biological Conservation, 83: 247-257.
- Simon J. & H. Dörner. 2005. Marking the European eel with oxytetracycline, alizarin red and coded wire tags: an evaluation of methods. Journal of Fish Biology, 67 : 1486-1491.
- Sinha V.R.P. & Jones J.W. 1966. On the sex and distribution of the freshwater eel (*Anguilla anguilla*). Journal of Zoology, London: 150, 371-385.
- Sinha V.R.P. & J.W. Jones. 1975. The European freshwater eel. Liverpool University Press. 146 p.
- Sivonen K. & G. Jones. 1999. Cyanobacterial toxins. In Toxic cyanobacteria in water. A guide to their public health consequences, monitoring and management (Chorus, I. & J. Bartram, eds.), pp. 41-111. New York: E&FN Spon.
- Skead C.J. 1959. The climbing of juvenile eels. Piscator, 13 : 74-86.
- Sloane R.D. 1984. Upstream migration by young pigmented freshwater eels (*Anguilla australis australis* Richardson) in Tasmania. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 35 : 61-73.
- Smogor R.A., P.L. Angermeier & C.K. Gaylord. 1995. Distribution and abundance of American eels in Virginia streams: tests of null models across spatial scales. Transactions of the American Fisheries Society, 124 : 789-803.
- Sorensen I. 1951. An investigation of some factors affecting the upstream migration of the eel. Reports of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm, 32 : 126-132.
- Sorensen P.W. 1986. Origins of the freshwater attractant(s) of migrating elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*. Environmental Biology of Fishes, 17 : 185-200.
- Sorensen P.W. & N.W. Pankhurst. 1988. Histological changes in the gonad skin, intestine and olfactory epithelium of artificially-matured male american eels, *Anguilla rostrata*. Journal of Fish Biology, 32 : 297-307.
- Sparre P. 1979. Some necessary adjustments for using the common methods in eel assessment. Rapp. P.-V. Réun. CIEM, vol 74: p. 41-44. In Gascuel et al. 1994.
- Sparre D. 1985. Introduction to tropical fish stock assessment. FAO Project training in fish stock assessment GCP/Int/392/Den (mimeo). In Brêthes & O'Boyle, 1990.
- Starkie A. 2003. Management issues relating to the European eel, *Anguilla anguilla*. Fishery Management and Ecology, 10 : 361-364.
- Stearns C.S. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, 249 p.
- Stefánsson G. 1996. Analysis of groundfish survey abundance data: combining GLM and delta approaches. ICES Journal of Marine Science, 53 : 577-588.
- Strubberg A. 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. Some experiments. Medd. Komm. Havund. Fisk., Copenhagen: 1-11.

- Sutton S.G., T.P. Bult & R.L. Haedrich. 2000. Relationships among fat weight, body weight, water weight, and condition factors in wild Atlantic salmon parr. *Transactions of the American Fisheries Society* 130:1-17.
- Svedäng H. 1999. Vital population statistics of the exploited eel stock on the Swedish west coast. *Fisheries research*, 40 : 252-265.
- Svedäng H., E. Neuman & H. Wickstrom. 1996. Maturation patterns in female European eel : age and size at the silver eel stage. *Journal of Fish Biology*, 48 : 342-351.
- Tatsukawa K. 2003. Eel resources in East Asia. *In Eel biology. Edited by. K Aida, K. Tsukamoto and K. Yamauchi. Springer-Verlag, Tokyo. pp. 293-298.*
- Tencalla F.G. & Dietrich D.R. 1997. Biochemical characterization of microcystin toxicity in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Toxicon*, 35 : 583-595.
- Tesch F.W. 1974. Influence of geomagnetism and salinity on the directional choice of eels. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 26 : 382-395.
- Tesch F.W. 1977. The eel. Biology and management of anguillid eels. London, Chapman & Hall. 434 p.
- Tesch F.W. 1979. Tracking of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in different shelf areas of the northeast Atlantic. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 174 : 104-114.
- Tesch F.W. 1982. The Sargasso Sea Eel Expedition 1979. *Helgoländer Meeresunters*, 35 : 263-277.
- Tesch F.W. 1989. Changes in swimming depth and direction of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) from the continental shelf to the deep sea. *Aquatic living Resources*, 2 : 9-20.
- Tesch F.W. 1992. Insignificance of tidal currents for silver eel migration as studied by eel trackings and current measurements. Working Party on Eel EIFAC, Dublin. *Irish fisheries investigations, série A, n°36.*
- Thomas K. & F. Ollevier. 1992. Paratenic hosts of the swimbladder nematode *Anguillicola crassus*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 13 : 165-174.
- Thostrup L. & K. Christoffersen. 1999. Accumulation of microcystins in *Daphnia magna* feeding on toxic *Microcystis*. *Archiv für Hydrobiologie*, 145 : 447-467.
- Todd P.R. 1981. Timing and periodicity of migrating New Zealand freshwater eels (*Anguilla* spp.). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 15 : 225-235.
- Travade F. & M. Larinier. 1992. La migration de dévalaison: problèmes et dispositifs. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 326: 165-176.
- Tsukamoto K. & J. Aoyama. 1998. Evolution of the freshwater eels of the genus *Anguilla* : a probable scenario. *Environmental Biology of Fishes*, 52 : 139-148.
- Tsukamoto K. & T. Arai. 2001. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 220 : 265-276.
- Tsukamoto K., T.W. Lee & H. Fricke. 2003. Spawning area of the Japanese eel. *In* : Aida K., K. Tsukamoto & K. Yamauchi (Eds). *Eel Biology. Springer-Verlag, Tokyo. Chap. 9 : 121-140.*
- Tzeng W.N., P.W. Cheng & F.Y. Lin. 1995. Relative abundance, sex ratio and population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* in the Tanshui River system of northern Taiwan. *Journal of Fish Biology*, 46 : 183-201.
- Tzeng W.N., C.H. Wang, H. Wickström & M. Reisenstein. 2000. Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Marine Biology*, 137 : 93-98.

- Unkenholz E.G., M.L. Brown & K.L. Pope. 1997. Oxytetracycline marking efficacy for yellow perch fingerlings and temporal assays of tissue residues. *Progressive Fish-Culturist*, 59 : 280-284.
- van De Wijdeven F. 1990. L'anguilliculture intensive en France. Etat et perspectives. Thèse de doctorat d'Ingénieur en Sciences Agronomiques, option Halieutique, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Rennes, 172 p.
- van den Thillart G., V. van Ginneken, F. Körner, R. Heijmans, R. van der Linden & A. Gluvers. 2004. Endurance swimming of European eel. *Journal of Fish Biology*, 65 : 312-318.
- van Ginneken & G. van den Thillart. 2000. Eel fat stores are enough to reach the Sargasso. *Nature*, 403 : 156-157.
- Verreault G. 2002. Dynamique de la sous-population d'anguilles d'Amérique (*Anguilla rostrata*) du bassin versant de la rivière du Sud-Ouest. Mémoire présenté à l'Université du Québec à Rimouski comme exigence partielle de la Maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune de la région du Bas-Saint-Laurent. 112 p.
- Verreault G., P. Dumont & Y. Mailhot. 2004. Habitat losses and anthropogenic barriers as a cause of population decline for American eel (*Anguilla rostrata*) in the St. Lawrence watershed. International Council for the Exploration of the Sea (ICES) Annual Science Conference. 22-25 September 2004, Vigo (Spain).
- Vézie C., L. Brient, K. Sivonen, G. Bertru, J.-C. Lefeuvre & M. Salkinoja-Salonen. 1997. Occurrence of microcystis containing cyanobacterial freshwaters of Brittany (France). *Archiv für Hydrobiologie*, 139 : 401-413.
- Vladykov V.D. & H. March. 1975. Distribution of leptocephali of the two species of *Anguilla* in the western North Atlantic based on collections made between 1933 and 1968. *Syllogeus*, 6 : 1-38.
- Vollestad L.A. 1992. Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing european eel : environmental effects and phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology*, 61 : 41-48.
- Vollestad L.A. & B. Jonsson. 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in Norwegian river: Evidence for density dependent mortality and development of a model for predicting yield. *Journal of Animal Ecology*, 57 : 983-997.
- Vollestad L.A., B. Jonsson, N.A. Hvidsten & T.F. Naesje. 1994: Experimental test of environmental factors influencing the seaward migration of European silver eels. *Journal of Fish Biology*, 45 : 641-651.
- Vollestad L.A., B. Jonsson, N.A. Hvidsten, T.F. Naesje, O. Haraldstad & J. Ruud-Hansen. 1986. Environmental factors regulating the seaward migration of European silver eels (*Anguilla anguilla*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43 : 1909-1916.
- Watanabe S., J. Aoyama, M. Nishida & K. Tsukamoto. 2005. A molecular genetic evaluation of the taxonomy of eels of the genus *Anguilla* (Pisces : Anguilliformes). *Bulletin of Marine Science*, 76 : 675-690.
- Watene E.M. & J.A.T. Boubée. 2005. Selective opening of hydroelectric dam spillway gates for downstream migrant eels in New Zealand. *Fisheries Management and Ecology*, 12 : 69-75.
- Werner E.E., J.F. Gilliam, D.J. Hall & C.G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use by fish. *Ecology*, 64 : 1540-1548.
- Westerberg H. 1979. Counter-current orientation in the migration of the European eel. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 174 : 134-143.

- Westin L. 1990. Orientation mechanisms in migrating European silver eel (*Anguilla anguilla*): temperature and olfaction. *Marine Biology*, 106 : 175-179.
- White E.M. & B. Knights. 1994. Elver and eel stock assessment in the Severn and Avon. RandD Project Record 256/13/ST. National Rivers Authority, Bristol, England, 141 pp.
- White E.M. & B. Knights. 1997a. Dynamics of upstream migration of the European eel, *Anguilla anguilla* L., in the Rivers Severn and Avon, England, with special reference to the effects of man-made barriers. *Fisheries Management and Ecology*, 4 : 311-324.
- White E.M. & B. Knights. 1997b. Environmental factors affecting migration of the European eel in the rivers Severn and Avon, England. *Journal of Fish Biology*, 50 : 1104-1116.
- Wiberg U.H. 1983. Sex determination in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Cytogenetics and Cell Genetics*, 36 : 589-598.
- Wickström H., L. Westin & P. Clevestam. 1996. The biological and economic yield from a long-term stocking experiment. *Ecology of Freshwater Fish*, 5 : 140-147.
- Wiegand C., Pflugmacher S., Oberemm A., Meems N., Beattie K.A., Steinberg C.E.W & Codd G.A. 1999. Uptake and effects of microcystin-LR on detoxification enzymes of early stages of zebrafish (*Danio rerio*). *Environmental Toxicology*, 14: 89-95.
- Wiley D.J., R.P. Morgan, R.H. Hilderbrand, R.L. Raesly & D.L. Shumway. 2004. Relations between physical habitat and American eel abundance in five river basins in Maryland. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133 : 515-526.
- Wirth T. & L. Bernatchez. 2003. Decline of North Atlantic eels: a fatal synergy? *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 270 : 681-688.
- Yamaguchi N., D. Gazzard, G. Scholey & D.W. Macdonald. 2003. Concentrations and hazard assessments of PCBs, organochlorine pesticides and mercury in fish species from the upper Thames: River pollution and its potential effects on top predators. *Chemosphere*, 50 : 265-273.
- Zacchéi A.M. & P. Tavolaro. 1988. Lateral line system during the life cycle of *Anguilla anguilla* L. *Boll. Zool.*, 3 : 145-153.

## **Bases biologiques d'un modèle pour estimer la biomasse féconde de l'anguille européenne en fonction des recrues fluviales et du contexte de croissance : approche comparative à l'échelle de petits bassins versants.**

**Résumé** - L'anguille européenne *Anguilla anguilla* (L.) occupe des habitats dulçaquicoles, saumâtres et côtiers dans les tous les pays de l'Europe et le long des côtes méditerranéennes. Son cycle de vie n'est pas complètement connu mais les preuves disponibles indiquent que les anguilles colonisant les eaux continentales sont issues d'un stock unique de géniteurs de l'Océan Atlantique. Ce stock est considéré maintenant comme en dehors de ses limites de sécurité biologique. Les causes réelles du déclin sont inconnues mais des hypothèses continentales et océaniques, d'origine naturelles et anthropiques ont été suggérées. En phase continentale où des actions de gestion sont possibles, le stock est fragmenté en une multitude de sous populations indépendantes. Cependant, les évaluations du nombre et de la "qualité" des futurs reproducteurs produits dans ces hydrosystèmes, font défaut. Dans cette étude, nous examinons sur une période 8 années la dynamique continentale d'une sous population d'un petit fleuve côtier (60 km<sup>2</sup>) fortement aménagé du Nord de la Bretagne, le Frémur. Sur cette période, les trois écophases clés (Recrutement, Stock et Dévalaison) ont été quantifiées en relation avec les facteurs environnementaux et caractérisées (taille, age, sexe et stades). Le taux instantané de disparition (mortalité + émigration) a été évalué à 0,761 ce qui correspond à une diminution annuelle de 53,2% des effectifs entre 3 et 6 ans. La capacité d'accueil du bassin versant du Frémur, probablement atteinte, en raison d'abondances d'anguilles très importantes (0,40 anguilles.m<sup>-2</sup>) et des habitats dégradés, peut expliquer ce résultat. De plus, nous montrons qu'il est possible de prédire chaque année le nombre potentiel de futurs reproducteurs à entreprendre leur migration (Dévalaison) à partir de la connaissance de la structure (taille, abondance et stade) des anguilles sédentaires (Stock). Le nombre effectif variant en fonction des conditions environnementales et surtout de la gestion hydraulique du système. Enfin, une comparaison de la condition moyenne des anguilles migrantes produites dans le Frémur avec des individus issus d'un bassin versant de taille équivalente mais non anthropisé, révèle une qualité inférieure des anguilles du Frémur. Finalement, l'influence du contexte de croissance (productivité, qualité de l'eau, barrages, etc.) sur la production du nombre et de la qualité des futurs reproducteurs, et les implications de cette étude en matière de conservation de cette espèce à l'échelle européenne, sont discutées.