
Larval history of glass eels, *Anguilla anguilla*, (Linné, 1758) in migration in coastal and estuarine areas (Adour, Bay of Biscay) as revealed by otolith structure

Passé larvaire des civelles, *Anguilla anguilla* (Linné, 1758) en migration en zones côtière et estuarienne (Adour, golfe de Gascogne) à partir de l'examen des otolithes

Marie-Noëlle de Casamajor^{a, b*}, Raymonde Lecomte-Finiger^b and Patrick Prouzet^a

^a Laboratoire halieutique d'Aquitaine, Ifremer, Technopole Izarbel Côte Basque, Maison du parc, 64210 Bidart, France

^b Laboratoire d'ichtyoécologie, Ephe-CNRS ESA8046, université de Perpignan, 66860 Perpignan cedex, France

*Correspondance : Marie.Noelle.De.Casamajor@ifremer.fr

Abstract: The embryonic past of glass eels was studied from the interpretation of microstructures registered on otoliths. The aim of this work is to put in evidence possible seasonal modifications of the growth of otoliths so that differences between otoliths of glass eels caught off marine and estuarine environment. So during the season 1999–2000, from November till March, otolith sampling was realised in the southwestern part of France, in an estuarine and coastal zone. We observed a spatial and temporal evolution of proportions of the three various types of otoliths taken into account. Glass eels sampled at sea sometimes have a mark on their otoliths indicating the transition in the estuary, especially at the end of the fishing season. Measures of growth marks of otoliths showed that there were no seasonal differences during phases of the transoceanic migration and the crossing of the continental shelf. The radius of otoliths of glass eels sampled at sea was significantly smaller than those sampled in estuary. These results translated homogeneous environmental modifications met by the various larvae groups during the oceanic crossing and during the principal migration season as well as a turn over of these groups during the transition between marine and continental environment.

Keywords: Otolith; glass eels; golf of Biscay; larval past; migration

Résumé: Le passé larvaire des civelles est étudié à partir de l'interprétation des microstructures inscrites sur les otolithes. L'objectif de ce travail est de mettre en évidence d'éventuelles modifications saisonnières de la croissance des otolithes ainsi que des différences entre les otolithes des individus capturés en milieu marin et estuarien. Ainsi, au cours de la saison 1999/2000, de novembre à mars, un échantillonnage d'otolithes est réalisé dans le sud-ouest de la France, en zones côtière et estuarienne. On observe une évolution spatiale et temporelle des proportions des trois différents types d'otolithes pris en compte. Les civelles capturées en mer présentent parfois sur leurs otolithes une marque de transition en estuaire, surtout en fin de saison de pêche. Les mesures des marques de croissance des otolithes montrent qu'il n'existe pas de différences saisonnières au cours des phases de migration trans-océanique et de la traversée du plateau continental. Le rayon des otolithes de civelles capturées en mer est significativement plus petit que celui des civelles capturées en estuaire. Ces résultats traduisent des conditions environnementales homogènes rencontrées par les différents flux de larves pendant la traversée océanique au cours de la saison ainsi qu'un brassage de ces flux lors de la transition entre le milieu marin et continental.

Mots-clés: Otolithe, civelle, golfe de Gascogne, passé larvaire, migration

ABBREVIATED VERSION

During the season of migration 1999/2000, from November to March, a sampling of glass eels was carried out in the Adour estuary and in the coastal zone of the Bay of Biscay. Each glass eel was characterised by its weight, its length, its pigmentation stage, its losses in water and an index of condition ADN/dry weight. In complement of those informations otoliths were taken off. We present the results concerning the interpretation of the otoliths microstructures, technique widely used to study the larval past of fish larvae. Informations on glass-eel larval past during the transoceanic and estuary crossing, according to the reading of the microstructures of otoliths, will allow to specify and to confirm assumptions based on the state of slimming observed on these same glass eels.

Each otolith was embedded in resin, then grounded and etched to highlight microstructures registered in the otolith. Images were made on a Scanning Electron Microscope with magnifications of 600 times after gold metallisation. Otoliths were classified in three categories according to the presence or absence of transition mark in estuary registered and the presence of a growth zone on the edge of otolith. Proportions of these various types were opposed between the beginning and the end of season and were significantly different among the individuals sampled at sea and in estuary. Proportions of otoliths types followed the same tendencies as the development of the pigmentation. These results translated an increase in the time of residence in the littoral zone and estuarine area at the end of the principal migration season. The assumption of the turn over of glass eels groups during the transition between marine and continental environment at the end of the season suggested by the study of glass eels slimming was confirmed from the classification of the otoliths according to their type. Moreover, this otolith classification was more precise and more reliable than the state of pigmentation which was dependant of water temperature fluctuations. Knowledge on the precise conditions of deposit of the transition zone on otolith would make it possible to specify the larval past of the individuals.

Measurements of the various zones of growths registered on the otoliths show that there were seasonal differences on the level of the otolith growth. However variations observed were not statistically different. Globally, the average radius of the otoliths increased during the season. Parallely, otoliths proportion of the most developed type increased. The continuation of growth after the zone of transition in estuary was more frequently observed at the end of the season whereas the growth on the edge of the otolith in the zone of transition was constant around 5 μ m.

If the glass eels which arrived in the South of the Bay of Biscay borrow the same migration path, they should be subjected to different environmental conditions according to the migration season. But the width of growth zones on otolith during oceanic crossing were constant during fishing season, in accordance with the results obtained from the index of condition. However, their energy expenditure based from the ADN/dry weight ratio was constant over the season. This translated conditions of overall similar migration. So, microchemical analyses of otoliths would allow to specify the physicochemical parameters met by glass eels during their larval past.

INTRODUCTION

L'étude du passé larvaire des poissons à partir des microstructures des otolithes s'est largement développée depuis les travaux de Pannella [1]. Les Sagittae, les plus gros des 3 otolithes, sont les plus couramment étudiés, notamment chez les anguilles [2, 3, 4]. L'utilisation du microscope électronique à balayage permet une lecture beaucoup plus fine aboutissant à la définition d'un schéma de développement larvaire similaire quelle que soit l'espèce du genre *Anguilla* [2, 5, 6]. Seule la croissance larvaire varie entre les espèces en fonction des conditions de migration, mais surtout en raison de la distance entre l'aire de ponte et la zone de grossissement subadulte. D'autre part les travaux antérieurs montrent qu'il n'y a aucune relation entre la croissance de la civelle et celle de ses otolithes [3].

L'espèce européenne, Anguilla anguilla (Linné, 1758) est celle dont la migration est la plus longue (6000km). Les scientifiques ne s'accordent pas encore sur la durée de la migration larvaire. Des travaux tout récents [2] confortent l'évaluation de Lecomte-Finiger et Yahyaoui [7] qui estiment, à partir du dénombrement des accroissements journaliers inscrits dans les otolithes, la durée entre 7 et 9 mois. Tesch [8] se base sur les classes de taille des larves leptocéphales et propose un temps de 2 à 3 ans avant l'arrivée des civelles sur les côtes européennes.

Les seuls travaux sur les otolithes de civelles de l'Adour datent de 1992 [9] où ils sont comparés aux otolithes de civelles provenant d'autres estuaires. Ils sont plus développés et présentent une zone de transition et de croissance en estuaire plus large que les otolithes des estuaires plus septentrionaux. La migration des civelles dans l'estuaire de l'Adour a été largement étudiée au cours des dernières années. Différentes approches visent à estimer l'importance des flux de civelles en migration pour déterminer le taux d'exploitation de la civelle par la pêche professionnelle dans un souci de gestion de la ressource [10]. On

entend par "flux de civelles" les groupes d'individus arrivant en estuaire avec les mêmes caractères biologiques : longueur, masse et stade pigmentaire. L'étude du comportement dans l'estuaire [11, 12] permet une meilleure compréhension des modalités de passage des individus et est pris en compte dans le cadre de la modélisation de l'intensité des flux migratoires [13]. Ces études portent également sur les caractères morphométriques des civelles [14, 15]. Un mélange des flux en fin de saison, induit par les conditions environnementales est observé dans l'estuaire [15]. L'objectif de ce travail est de compléter les travaux réalisés sur l'état d'amaigrissement des civelles [16] car les otolithes étudiés appartiennent aux mêmes individus et peuvent fournir des éléments expliquant les variations de leur état physiologique. Ces travaux montrent qu'il n'y a pas d'amaigrissement des civelles au cours de la saison bien qu'une diminution de la longueur et de la masse des individus soient observées. Les mesures des zones de croissance de l'otolithe au cours des différentes phases de la traversée océanique donneront des indices sur des modifications saisonnières des conditions de migration. L'hypothèse du mélange des flux en février avec un éventuel retour en mer des civelles [16] pourra être également précisée à partir de l'interprétation des microstructures inscrites sur les otolithes. En effet, les otolithes outre leur utilisation pour estimer l'âge individuel des poissons, permettent d'appréhender le passé larvaire des poissons et donnent des informations sur le milieu environnant. [17]

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Cadre géographique - Les civelles dites "d'estuaire" proviennent de l'Adour, dans le Sud-Ouest de la France, et sont capturées à 22km de la limite transversale de la mer (secteur d'Urt fig.1). Ce secteur se situe dans la zone de propagation de la marée dynamique, mais les eaux salées n'y pénètrent pas ou peu pendant la période d'étude. Les civelles qui y migrent sont déjà acclimatées à l'eau douce. Elles proviennent soit des campagnes expérimentales menées par le Laboratoire Halieutique d'Aquitaine de l'Ifremer (prises aux tamis poussés en surface et en profondeur [11]) soit de la pêche professionnelle, qui les capture uniquement en surface à l'aide de tamis poussés par le bateau (tab.I). Les civelles dites "de mer", proviennent de la plage de Moliets (fig.1) et sont capturées par les pêcheurs professionnels à partir d'une technique de pêche dite "à la vague".

FIGURE 1

Echantillonnages biologiques - La principale saison de migration se déroule entre novembre et mars. Pour caractériser les flux, les échantillonnages se répartissent au rythme d'un par mois, au moment de la nouvelle lune. Cela correspond à 5 échantillons de 25 civelles chacun. La caractérisation des otolithes avant la traversée de l'estuaire est établie à partir de la comparaison avec deux prélèvements de 25 civelles chacun capturés en mer. Au terme de cette campagne, 175 otolithes ont été analysés et se répartissent sur l'ensemble de la saison de migration.

TABLEAU I

Méthode de lecture des otolithes - Après sa capture, chaque civelle est pesée (en g.) et mesurée (en mm). Le stade pigmentaire est répertorié suivant l'échelle d'Elie et al., [18]. Le stade V_A est le moins pigmenté, le stade VI_A regroupe les individus les plus pigmentés. Le stade V_B est un stade intermédiaire le plus fréquemment observé en estuaire. Les Sagittae sont ensuite prélevées. Chaque otolithe est inclus dans une résine synthétique (type dentaire) poncé avec un papier abrasif fin (grain 1000). La zone poncée est polie, puis décalcifiée à l'EDTA (solution à 5%) pour mettre en évidence les différentes structures inscrites dans l'otolithe. Des électrographies sont réalisées au Microscope Electronique à Balayage (MEB- Hitachi S520) après métallisation à l'or (couche de 20nm). Le grossissement le plus fréquemment utilisé est de 600 fois car il permet de mesurer les différentes phases de croissance depuis le nucleus jusqu'au bord externe de l'otolithe. Sur les 175 otolithes de civelles traités au cours de la saison de migration 1999/2000, 153 ont été interprétés (22 ne sont pas pris en compte pour des raisons techniques : précision de ponçage et lisibilité au Microscope).(tab.1)

L'interprétation de ces photographies permet une classification des otolithes et les mesures des différentes zones suivant la description définie par Lecomte-Finiger et Yahyaoui [7]. Cette interprétation à partir des structures observées sur l'otolithe correspond au schéma de développement larvaire admis par la majorité des scientifiques travaillant sur le genre Anguilla [2, 3, 4]. Dans la partie centrale de l'otolithe (fig.2), est observé le nucleus qui matérialise l'éclosion et le début de la vie larvaire des anguilles. Depuis la Mer des Sargasses, jusqu'aux abords du plateau continental l'otolithe poursuit sa croissance et une nouvelle marque s'inscrit matérialisant la métamorphose de leptocéphale en civelle. La zone de croissance qui suit correspond à la phase de croissance pendant la traversée du plateau continental. L'arrivée en estuaire s'inscrit en bordure d'otolithe sous la forme d'une double marque. Cette double marque, appelée "zone de transition" est suivie d'une reprise de croissance de l'otolithe chez les civelles ayant séjourné en estuaire.

Les otolithes sont classés suivant 3 types (fig.2). Le type 1 correspond à l'absence de zone de transition "milieu marin et estuarien" à la périphérie de l'otolithe ; le type 2, à la présence d'une zone de transition en bordure d'otolithe. Le type 3 présente un développement de l'otolithe au-delà de la transition en eau estuarienne.

FIGURE 2

Les mesures (en μm) des principales zones de croissance inscrites sur l'otolithe sont les suivantes (fig.3). La distance (R_m) entre le nucleus et la zone de métamorphose de leptocéphale en civelle, correspond à la croissance de l'otolithe pendant la traversée de l'océan Atlantique. La distance (R_t) depuis le nucleus jusqu'à la double marque supposée matérialiser la zone de transition en estuaire. Le rayon total de l'otolithe (R) représente sa croissance globale depuis l'éclosion jusqu'au bord. Cette mesure inclut l'épaisseur (ϵ) de la zone de transition pour caractériser la traversée de l'estuaire. A partir de ces mesures, on calcule la distance (R_p) correspondant à la traversée du plateau continental durant la phase civelle.

FIGURE 3

Traitement statistique des données - Afin de déterminer si les types d'otolithes représentés et les différentes zones de croissance mesurées diffèrent soit au cours de la saison soit entre la zone côtière et estuarienne des tests statistiques ont été mis en œuvre. Ces méthodes permettront de déterminer d'éventuelles différences dans le passé larvaire des civelles. L'hypothèse nulle d'égalité des échantillons est testée, les décisions statistiques sont prises avec un risque d'erreur α égal à 5%.

Les variations des proportions des différents types d'otolithes au cours de la saison sont testées par un test du χ^2 de conformité. Pour éliminer au mieux la variabilité individuelle intra-groupe des mesures des microstructures d'otolithes liées au métabolisme de chaque civelle et mettre en évidence la variabilité liée au phénomène étudié on utilise un estimateur rapport. Ainsi, la distance R_m est remplacée par R_m/R et la distance R_p par R_p/R . L'utilisation de ces estimateurs a pour effet de diminuer la variance à l'intérieur de chaque échantillon. La variabilité des mesures d'otolithes, au cours de la saison de migration (5 échantillons en provenance d'estuaire) entre les 3 types d'otolithes est étudiée avec le test du rang médian à deux niveaux de classification [19]. Il s'agit de tester l'effet des mesures des otolithes en fonction des types d'otolithe en se basant sur les valeurs des médianes.

Pour la comparaison des otolithes de civelles de mer et d'estuaire en décembre et en février l'application du test t de Student est possible grâce à l'homogénéisation des variances de l'échantillon par l'utilisation de

l'estimateur rapport. Ce test présente l'avantage d'être plus robuste qu'un test de comparaison non paramétrique. La condition d'indépendance des échantillons et de normalité de la distribution pour l'application de ce test est vérifiée.

RÉSULTATS

Les 3 catégories d'otolithes définies représentent dans l'échantillonnage les effectifs suivants : type 1 35,3% ; type 2 39,2% ; type 3 25,5%. En moyenne, le rayon total est de 192,4 μm (+/- 16 μm). Les distances mesurées du nucleus aux différentes structures remarquables sont en moyenne de 186,7 μm (+/- 15,2 μm) pour R_t , la distance depuis le nucleus jusqu'à la métamorphose du leptocéphale en civelle est en moyenne de 114,5 μm (+/- 10,9 μm). L'épaisseur de la zone de transition (ϵ) est constante autour de 5 μm . Au sein de ces tendances générales des variations saisonnières et spatiales sont observées.

MODIFICATIONS SAISONNIÈRES A PARTIR DES CIVELLES CAPTURÉES EN ESTUAIRE

Variations saisonnières de la structure des otolithes - Echantillonnages estuariens : la proportion des types d'otolithes de civelles change fortement au cours de la saison (fig.4). Le test du χ^2 est fortement significatif ($\chi^2=228$ pour $df=12$ avec une Probabilité ≈ 0). Au cours des 5 mois de migration le pourcentage d'otolithes de type 1 diminue progressivement (de 64,7% en novembre à 10% en mars). Celui des otolithes de type 2, augmente en début de saison, puis diminue (maximum en janvier 68,2%). Enfin, pour les otolithes de type 3 la proportion augmente régulièrement pour atteindre le maximum en fin de saison (75%).

FIGURE 4

Echantillonnages prélevés en mer : une forte majorité d'individus présente des otolithes de type 1 en décembre (75%) ; ceux de type 3 sont absents. En février, les 3 types d'otolithes sont bien représentés (fig.4). Les différences entre la mer et l'estuaire sont hautement significatives : en décembre ($\chi^2=45,26$ pour $df=4$ avec une Probabilité ≈ 0) comme en février ($\chi^2=24,01$ pour $df=4$ avec une Probabilité $\approx 0,0001$). La composition par type d'otolithe suit des tendances identiques à l'évolution pigmentaire des civelles (tab II).

TABLEAU II

Les otolithes de type 1 appartiennent le plus souvent à des civelles au stade V_A , les otolithes de type 3 à des civelles au stade V_{IA} et plus (tab. II). Pour le stade V_B , la tendance est moins marquée. Les trois types d'otolithes sont trouvés, les otolithes de type 2 étant toujours en forte proportion. Des modifications de la

structure des otolithes sont constatées au cours de la saison. Pour les échantillons réalisés en zone côtière, les otolithes sont plus fréquemment de type 1 et les civelles au stade V_A en décembre. En février, les otolithes sont plus développés et les stades de pigmentation plus avancés (tab.II).

Variations saisonnières des mesures des otolithes - Une évolution globale de la taille des otolithes au cours de la saison est observée. Les grands sont plus fréquents en fin de saison et les petits et moyens mieux représentés en début de saison (tab. III).

TABLEAU III

En moyenne, le rayon total des otolithes de civelles augmente d'un type à l'autre et d'un mois sur l'autre. De plus, une forte hétérogénéité des variances est notée (tab.III). Celles-ci s'accroissent au cours de la saison.

TABLEAU IV

Entre novembre et janvier, les rayons totaux des otolithes de civelles échantillonnées sont constants puis s'accroissent rapidement en février et en mars (tab.IV). La croissance de l'otolithe semble plus importante pendant la phase leptocéphale jusqu'à la métamorphose en civelle que pendant la phase correspondant à la traversée du plateau continental. Mais les tests montrent que cette tendance n'est pas significative (tab.V)

TABLEAU V

Les mesures des différentes structures inscrites sur l'otolithe au cours de la saison ne sont pas statistiquement différentes en fonction du type d'otolithe. Ces résultats traduisent une croissance de l'otolithe identique au cours de la traversée océanique quel que soit la date d'arrivée en estuaire (tab.V).

COMPARAISON ENTRE LES OTOLITHES DE CIVELLES DE MER ET D'ESTUAIRE

TABLEAU VI

Le rayon total (R) des otolithes de civelles capturées en estuaire est supérieur à celui de celles capturées en zone côtière aussi bien en décembre qu'en février (tab.VI). La croissance de l'otolithe pendant les phases leptocéphale et civelle est identique entre les échantillonnages en mer et en estuaire.

On constate une différence significative entre les rayons totaux (R) des otolithes prélevés sur les civelles capturées en zone côtière et celles capturées en estuaire pour les deux mois étudiés (tab.VI). Cela traduit un développement de l'otolithe pendant la traversée de l'estuaire. En outre, le rapport (R_p/R) est significativement différent en février entre les deux lots de civelles ce qui n'est pas le cas en décembre.

DISCUSSION

Les mesures des otolithes réalisées dans ce travail, correspondent à celles citées pour *Anguilla anguilla* par Lecomte-Finiger [4]. Mais Desaunay & al. [9] à partir des mêmes mesures et de civelles provenant de l'Adour en février 1992 trouvent des résultats différents. Il apparaît une variabilité entre les deux années, tant au niveau des rayons mesurés, des proportions des différents types que de l'évolution de la pigmentation des individus. Cette différence reflète une variabilité inter-annuelle des conditions de migration trans-océanique à travers le développement des otolithes.

Passé larvaire et migration transocéanique - Les mesures des distances de croissance inscrites sur les otolithes de civelles (phases leptocéphale et civelle) sont homogènes quelle que soit la date d'arrivée en estuaire. Ces résultats confortent ceux obtenus à partir de l'état d'amaigrissement. En effet, l'indice de condition ADN/Poids sec de ces mêmes civelles est stable au cours de la saison [16]. Des travaux japonais [2, 5, 6] montrent une stabilité saisonnière du rayon de l'otolithe, pour un stade donné, au sein d'une même espèce. Par contre, ces mesures diffèrent entre plusieurs espèces d'anguilles tropicales [6]. Guérault et al., [20] suggèrent pour l'anguille européenne que les conditions de migration sont plus ou moins favorables au cours de la saison : modifications du métabolisme pouvant être liées à des facteurs environnementaux externes ou à la durée de la migration en relation avec la courantologie. Ces paramètres expliqueraient des modifications saisonnières des caractéristiques biométriques. Cependant, les résultats obtenus dans ce travail montrent que la diminution de la longueur et de la masse des civelles au cours de la saison résulterait de pontes provenant de zones géographiques distinctes ou étalées dans le temps au niveau de la mer des Sargasses plutôt qu'à un amaigrissement lié aux conditions océaniques de migration.

Passage des flux entre la mer et l'estuaire - La double marque en bordure d'otolithe, différenciant le type 1 du type 2 est caractéristique d'un changement de milieu [21, 7, 22, 4]. Les échantillons prélevés en mer, présentent des otolithes de type 2 et même quelques exemplaires de type 3 en février. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées expliquant la présence en mer de civelles dont les otolithes présentent une marque de transition.

Une partie des civelles entrant en estuaire pendant le flot pourrait être refoulée en mer lors du jusant. Elles n'auraient pas le temps de migrer suffisamment en amont pour lutter contre les courants contraires ou de s'enfouir dans le sédiment. Cette hypothèse est envisageable sur l'Adour comme le montrent les simulations des trajectoires suivies par les civelles en période de crue [10]. De forts débits conjugués avec de faibles

coefficients de marée empêchent les civelles de poursuivre leur migration en estuaire car les courants ne s'inversent pas pendant le flot [15]. De plus, leurs fortes capacités osmotiques leur permettraient de supporter un retour en eau salée [23]. Cependant, un apport massif d'eau continentale n'explique pas la présence de civelles avec des otolithes de type 2 et 3 en mer, car les débits sont faibles (autour de $150 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) pendant et avant les échantillonnages 1999/2000.

Les civelles pourraient être refoulées en mer par une forte différence thermique entre les eaux marines et continentales. Cette différence est peu marquée fin novembre ($< 3-4^\circ\text{C}$). Par contre, fin janvier, la température de l'eau de mer est de 12°C , celle des eaux continentales est de $5,5^\circ\text{C}$ soit un écart de 6 à 7°C [16]. Les travaux antérieurs témoignent d'une inhibition des remontées de civelles pour des différences thermiques supérieures à $3-4^\circ\text{C}$ [24]. Ainsi, les civelles pourraient pénétrer dans le bas estuaire où les eaux sont brassées, mais ne pourraient pas franchir le seuil thermique, ce qui expliquerait la présence de civelles avec des otolithes de type 2 et 3 en mer, en proportion importante en février.

En début de saison, les otolithes de civelles ne présentent pas tous une marque de transition bien que capturées en eau continentale. Des travaux antérieurs témoignent également de l'absence de cette marque sur des civelles capturées en estuaire [4]. De plus, la température influence la déposition de matériel sur l'otolithe, il peut être plus ou moins important en fonction de la température [25, 26]. Peu d'éléments sont disponibles sur les conditions dans lesquelles s'inscrit cette marque de transition sur l'otolithe [27], le temps de résidence en estuaire n'étant pas connu. Il n'est pas exclu que les civelles venant de transiter dans l'estuaire n'aient pas eu le temps d'inscrire cette marque. Il est également possible que cette marque corresponde à une résistance physiologique extrême, témoin d'un épuisement énergétique [28]. Les travaux portant sur l'indice d'amaigrissement des civelles de l'Adour [16] ne le montrent pas. Cette marque pourrait également s'inscrire en zone côtière sous l'effet d'apports d'eau continentale.

Développement des otolithes et de la pigmentation - L'épaisseur de la zone de transition en estuaire est constante, $5 \mu\text{m}$, ce qui représente une très faible proportion du rayon total de l'otolithe (2,6%). Les otolithes de type 3 sont significativement plus grands. Ils appartiennent, pour un grand nombre, à des individus pigmentés et sont fréquents en février et mars. La dynamique des masses d'eau montre que les civelles sont capturées très rapidement après leur entrée en estuaire [10]. Le déplacement des civelles, synchronisé avec celui de la marée montante est très rapide. Quelques jours suffisent pour qu'elles atteignent la zone de capture à 22km en amont de l'embouchure. Les conditions hydrologiques et thermiques plus favorables en

début de saison ont permis une remontée rapide de l'estuaire. Ces résultats confortent ceux obtenus sur l'état physiologique de ces mêmes individus analysés. Ils témoignent en décembre d'un amaigrissement entre les civelles capturées en mer et en estuaire. A ce moment, les individus sont peu pigmentés (VA) [16] et les otolithes peu développés (type 1) en mer. Ceci se traduit par un flux de civelles homogènes.

Le pourcentage d'otolithes de type 3 augmente au cours de la saison de migration, alors que les otolithes de type 1 diminuent. En parallèle, la proportion de civelles pigmentées est de plus en plus importante au cours de la saison comme en témoignent de nombreux travaux [7, 29]. Les travaux de Desauvay et al., [9] montrent que l'otolithe et la pigmentation sont plus développés sur l'Adour que dans les autres estuaires français localisés plus au nord. Les otolithes de type 1 sont majoritairement des civelles au stade VA et les types 3 sont des stades VIA. Pour les otolithes de type 2, on trouve en forte proportion des stades VB, mais tous les stades pigmentaires y sont représentés. En conséquence, le stade pigmentaire semble être sur la côte sud du golfe de Gascogne un bon indicateur du stade de développement des otolithes sauf pour les stades VB. Le développement de la pigmentation étant très dépendant de la température [30]. Le type d'otolithe est un paramètre plus pertinent pour définir le stade de développement des individus. L'évolution saisonnière observée témoigne d'un mélange important des différents flux de civelles qui arrivent sur les côtes atlantiques avec des caractéristiques biométriques propres à chaque flux [15].

CONCLUSIONS

L'étude des otolithes réalisée conjointement à celle de l'indice de condition apporte des éléments importants permettant de mieux comprendre le passé larvaire des flux de civelles qui arrivent dans le sud du golfe de Gascogne au cours de la saison principale de migration de novembre à mars. Ces différents flux de civelles emprunteraient la même voie de migration. Leur état d'amaigrissement serait semblable en début comme en fin de saison ainsi que les mesures des marques de croissance inscrites sur les otolithes. Les deux approches, otolitométrique et biochimique, montrent un mélange des flux entre la mer et l'estuaire à la fin de saison principale de migration.

En conséquence, la diminution saisonnière des paramètres biométriques pourrait s'expliquer par une origine différente au niveau de l'aire de ponte de la mer des Sargasses ou de pontes étalées dans le temps. Pour préciser ces informations, des analyses génétiques sont en cours et des analyses chimiques des otolithes vont être réalisées.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient l'ensemble des personnes ayant participé à l'échantillonnage biologique, le personnel du laboratoire d'Ichtyoécologie de l'équipe EPHE-CNRS et du centre de Microscopie électronique de l'Université de Perpignan, plus particulièrement *Dimitri Gorand* pour son aide technique lors des prises de vue avec le MEB.

RÉFÉRENCES

- [1] PANNELLA G., Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns. *Science* (Wash., D.C.), 173 (1971) 1124-1127.
- [2] ARAI T., OTAKE T., TSUKAMOTO K., Timing of metamorphosis and larval segregation of the Atlantic eels *Anguilla rostrata* and *Anguilla anguilla* as revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Mar. Biol.*, 137 (2000) 39-45.
- [3] DESAUNAY Y., GUERAULT D., Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae : a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. *J. Fish Biol.* 51 (1997) 317-339.
- [4] LECOMTE-FINIGER R., Contribution de l'otolithométrie à l'étude de la dynamique de la migration larvaire de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 335 (1994) 17-31.
- [5] ARAI T., OTAKE T., TSUKAMOTO K., Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 161 (1997) 17-22.
- [6] ARAI T., LIMBONG D., OTAKE T., TSUKAMOTO K., Metamorphosis and inshore migration of tropical eels *Anguilla* spp. In the Indo-Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 182 (1999) 283-293.
- [7] LECOMTE-FINIGER R., YAHYAOUÏ A., La microstructure de l'otolithe au service de la connaissance du développement larvaire de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 308 (Serie III) (1989) 1-7.
- [8] TESCH F.W., Age and growth rates of North Atlantic eel larvae (*Anguilla* spp.) based on published length data. *Helgoländer Meeresunters.*, 52 (1998) 75-83.
- [9] DESAUNAY Y., LECOMTE-FINIGER R., GUÉRAULT D., Mean age and migration patterns of *Anguilla anguilla* glass eels from three french estuaries (Somme, Vilaine & Adour rivers). *Arch. Pol. Fish.* 4 (1996) 187-194.
- [10] PROUZET P., SANCHEZ F., LAZURE P., Modèle hydrodynamique à une dimension de l'estuaire de l'Adour : mise au point et calibration, application à la modélisation de la migration de la civelle dans l'estuaire. *Rap. Ifremer*, (2000) 25p. + annexes
- [11] CASAMAJOR (de) 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 Univ. Pau et des Pays de l'Adour*, (1998) 138p + Annexes.
- [12] CASAMAJOR (de) M.-N., BRU N., PROUZET P., Influence de la luminosité nocturne et de la turbidité sur le comportement vertical de migration de la civelle d'Anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour.- *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 355 (1999) 327-347.
- [13] BRU N., Etude de quelques méthodes d'estimation non-paramétriques de courbes. Application à l'évaluation des flux de civelles d'Anguille.- *Thèse Univ. Pau et des Pays de l'Adour*, (1998) 160p.
- [14] CHARLON N., BLANC J.M., Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 1-Caractéristiques biométriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation. *Arch. Hydrobiol.*, 93 (1982) 238-255.
- [15] CASAMAJOR (de) M.-N., PROUZET P., LAZURE P., Identification des flux de civelle (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques dans l'estuaire de l'Adour. *Aquat.Living. Resour.* 13 (2000) 1-10.
- [16] CASAMAJOR (de) M.-N., LECOMTE-FINIGER R., PROUZET P., Détermination de l'état d'amaigrissement des civelles (*Anguilla anguilla*) en migration en zone côtière et estuarienne. *C. R. Acad. Sc.* 324 (2001) 345-353.
- [17] LECOMTE-FINIGER R., L'otolithe : la "boîte noire" des Téléostéens. *Année Biol.*, 38 (1999) 107-122.
- [18] ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I., CHARLON N., Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. (Poisson Téléostéen Anguilliforme). *Vie Milieu*, 32 (1982) 149-157.

- [19] TATE M.W., CLELLAND R.C., Nonparametric and shortcut statistics in the social, biological and Medical Sciences, Interstate Printers and Publishers, Danville, Illinois, (1959) 168p.
- [20] GUEREAULT D., DESAUNAY Y., LECOMTE-FINIGER R. BIAGIANTI-RISBOURG S., BEILLOIS P., GRELLIER P., Biometry and otolithometry of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels : towards a model for seasonal variation? *VIII th. SEI congress*, Oviedo, (1993) 8p.
- [21] MICHAUD M., DUTIL J.-D., DODSON J.J., Determination of young American eels, *Anguilla rostrata*, in fresh water, based on otolith surface area and microstructure. *J. Fish Biol.*, 32 (1988) 179-189.
- [22] MOUNAIX B., Validation de l'estimation de l'age de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, dans le bassin versant de la Vilaine (Bretagne) : résultats préliminaires. *Otolithométrie* (1991) 109-117.
- [23] CICCOTTI E., MACCHI E., ROSSI A., CATALDI E., CATAUDELLA S., Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimatation to freshwater and seawater : morphological changes of the digestive tract. *J. appl. Ichtyol.*, 9 (1993) 74-81.
- [24] MCGOVERN P., MCCARTHY T.K., Elvers migration in the River Corrib system, western Ireland. *Irish Fisheries Investigations Series A* (Freshwater), 36 (1992) 25-32.
- [25] UMEZAWA A., TSUKAMOTO K., Factors influencing otolith increment formation in Japanese eel, *Anguilla japonica* T. & S., elvers. *J. Fish Biol.*, 39 (1991) 211-223.
- [26] ANTUNES C., TESCH F.W., A critical consideration of the metamorphosis zone when identifying daily rings in otoliths of European eel, *Anguilla anguilla* (L.), *Ecol. Freshwater Fish*, 6 (1997) 106-107.
- [27] LECOMTE-FINIGER R., DESAUNAY Y., GUÉRAULT D., GRELLIER P., The immigration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels in coastal waters : questions about the determinism of the otolith structures. *8th session of the EIFAC*, Working Party of Eel, (1993) 3p.
- [28] LECOMTE-FINIGER R., Growth history and age at recruitment of European eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Mar. Biol.*, 114 (1992) 205-210.
- [29] GUEREAULT D., LECOMTE-FINIGER R., DESAUNAY Y., BIAGIANTI-RISBOURG S., BEILLOIS P., GRELLIER P., Glass eel arrivals in the Vilaine estuary (Northern Bay of Biscay) in 1990 : Demographic features and early life history.- *Irish Fisheries Investigations Serie A* (Freshwater), 36 (1992) 5-14.
- [30] STRUBBERG A., The metamorphosis of elvers is influenced by outward conditions some experiments. *Meddelelser Fra Kommissionen for Havundersogelser*, 3 (1913) 11p.

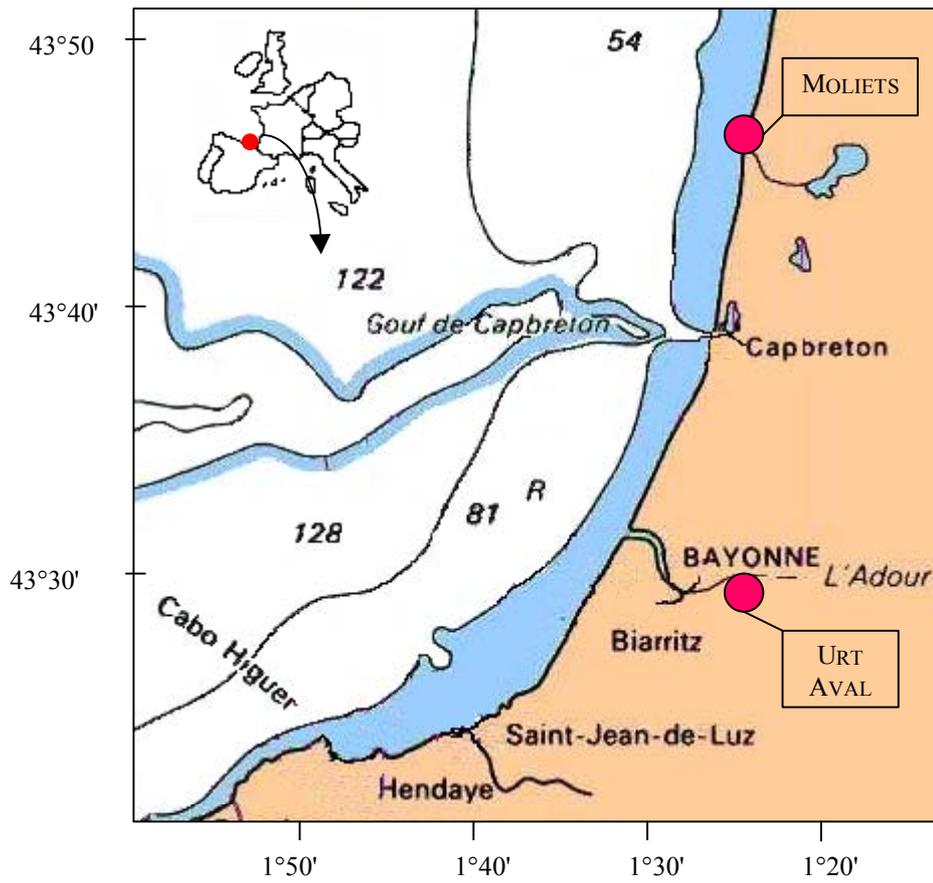


Figure 1- Localisation des sites de captures des civelles analysées.
Figure 1- Sampling area of glass eels analyzed.

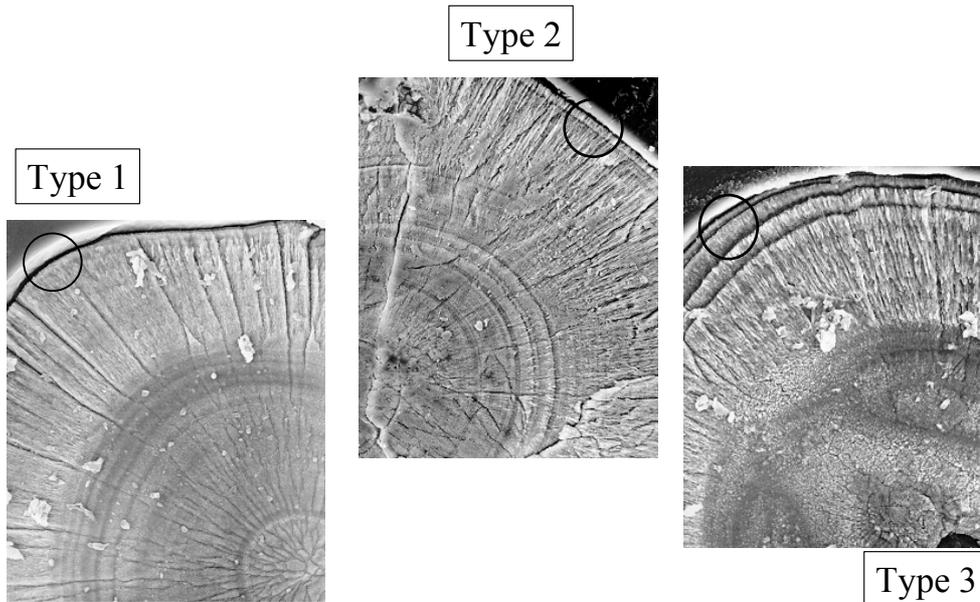


Figure 2- Classification des otolithes en fonction des microstructures (photo MEB - X600)

○ Zone de croissance en bordure d'otolithe permettant de différencier les types

Type 1 : pas de double marque en bordure d'otolithe - Type 2 : apparition de la double marque -

Type 3 : croissance de l'otolithe après l'inscription de la double marque

Figure 2- Classification of otoliths according to the microstructural type (photo MEB - X600)

○ Zone of growth in the edge of otolith allowing to differentiate the types

Type 1 : no double mark in the edge of otolith - Type 2 : appearance of the double mark -

Type 3: growth of the otolith after the apparition of the double mark

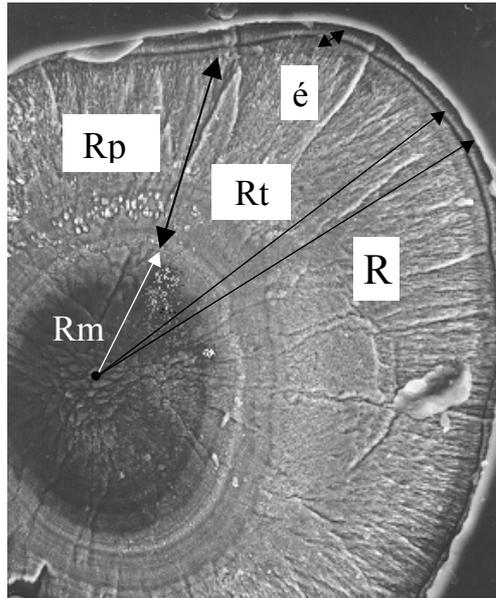


Figure 3- Paramètres mesurés dans les différentes zones de croissance inscrites sur les otolithes.
Rm : distance entre le nucleus et la zone de métamorphose leptocéphale-civelle - Rt : distance entre le nucleus et la double marque - R : rayon total de l'otolithe - é : épaisseur de la zone de transition en estuaire - Rp : distance entre la métamorphose leptocéphale-civelle et la double marque.

Figure 3- Parameters measured in the various zones of growth registered on otoliths.
Rm : distance between nucleus and zone of leptocephalus-glass eels metamorphosis - Rt : distance between nucleus and double mark - R : total radius of the otolith - é : thickness of the zone of transition in estuary - Rp : distance between leptocephalus-glass eels metamorphosis and double mark.

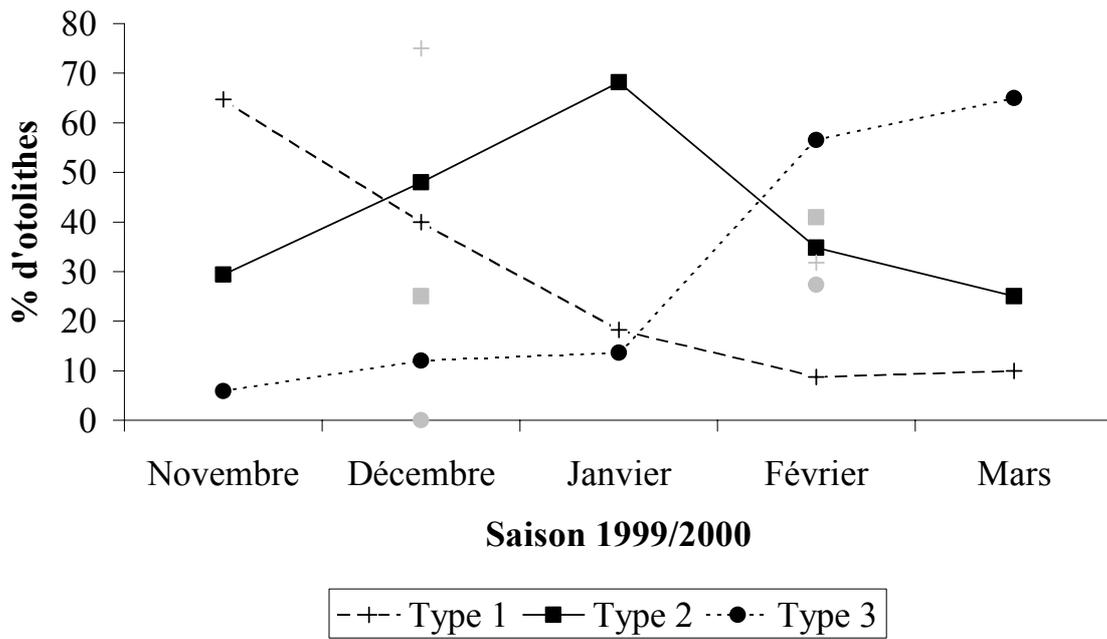


Figure 4- Evolution de la répartition des types d'otolithes (en %) au cours de la saison de migration en mer (gris) et en estuaire (noir).

Figure 4- Evolution of the distribution of the types of otoliths (in %) during the season of migration at sea (grey) and in estuary (black).

Tableau I.- Bilan des échantillonnages réalisés au cours de la saison de migration 1999/2000.

() nombre d'otolithes interprétés

Table I.- Sampling program performed during the season of migration 1999/2000.

() number of otoliths interpreted

Date 1999/2000	Zone géographique (cf.fig.1)	Origine	Nombre d'individus	Code
10 novembre 1999	ADOUR - Urt aval	Pêche tamis poussé	25 (18)	A
6 décembre 1999	MER - Moliets	Pêche à la vague	25 (24)	(B)
9 décembre 1999	ADOUR - Urt aval	Pêche expérimentale	25 (25)	B
9 janvier 2000	ADOUR - Urt aval	Pêche expérimentale	25 (21)	C
1 février 2000	MER - Moliets	Pêche à la vague	25 (22)	(D)
8 février 2000	ADOUR - Urt aval	Pêche expérimentale	25 (23)	D
7 mars 2000	ADOUR - Urt aval	Pêche expérimentale	25 (20)	E

Tableau II- Répartition des otolithes en fonction de leur type et du stade pigmentaire des individus au cours de la saison et en fonction de la localisation de l'échantillonnage.

Table II- Distribution of otoliths according to their type and pigmentary stage during the season and according to the localisation of the sampling area.

Type	ESTUAIRE												MER								
	Novembre			Décembre			Janvier			Février			Mars			Décembre			Février		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
V _A				8			1	1					1			7			3		
V _B	9	5	2	2	11	3	3	13	1	2	5	6	2	5	6	10	6		4	9	3
VI _{A+}				1			0	1	1		3	7			6						3

Tableau III- Moyenne (écarts standards) du rayon total des otolithes de civelles d'estuaire en fonction du type d'otolithe et du mois.

Table III- Average (standard deviation) of the total radius of the otoliths for glass eels caught in estuary according to the type of otolith and month.

	Novembre		Décembre		Janvier		Février		Mars	
R	μ	n								
Type 1	191,2 (13,5)	10	190,7 (14,5)	10	180,3 (19,7)	4	185,1 (15,3)	5	200,8 (21,6)	2
Type 2	194,7 (10,7)	5	194,4 (15,8)	12	192,6 (17,8)	14	196,9 (17,3)	4	201,9 (19,5)	5
Type 3	182,2	1	200,7 (16,5)	3	198,3 (3,9)	2	203 (16,8)	14	197,3 (20,6)	13
Type 123	191,7 (12,2)	16	193,7 (15)	25	190,7 (17,7)	20	198 (17,4)	23	199,8 (19,3)	20

Tableau IV- Mesures du rayon total des otolithes (R) de la distance du nucléus à la métamorphose (R_m) et de la traversée du plateau (R_p) au stade civelle et leurs écarts standard () au cours de la saison de migration principale.

Table IV- Measures of the total radius of otoliths (R) the distance of the nucleus to the metamorphosis (R_m) and the crossing of the continental shelf (R_p) for glass eel stage and their standard deviation () during the principal season of migration.

ESTUAIRE	Phase leptocéphale (<u>R_m</u>)	Phase civelle (<u>R_p</u>)	Rayon total (<u>R</u>)
Novembre	113,01 (8,49)	76,61 (9,26)	191,74 (12,23)
Décembre	112,86 (10,03)	77,03 (14,54)	193,68 (15,05)
Janvier	116,94 (10,85)	69,56 (9,31)	190,69 (17,66)
Février	121,04 (10,51)	68,06 (13,66)	198,06 (17,42)
Mars	116,45 (12,01)	72,92 (14,15)	199,83 (19,31)

Tableau V- Test du rang médian en fonction de la date d'échantillonnage et des différents types d'otolithes.

Table V- Median rank test according to sampling date and to the various types of otoliths.

	Type 1	Type 2	Type 3	χ^2
<u>R</u>	190,3	195,6	202,8	12,43
<u>Rm/R</u>	0,603	0,607	0,592	12,78
<u>Rp/R</u>	0,396	0,371	0,348	13,11

$\chi^2=15,5 - \alpha = 0,05$

Tableau VI- Comparaison des mesures réalisées sur les otolithes de civelles (R , R_m , R_p) et leurs écarts standard (σ) en zone côtière (\odot) et estuarienne. Application du test t de Student ($\alpha = 0,05$).

Table VI- Comparison of measures on the otoliths of glass eels (R , R_m , R_p) and their standard deviation (σ) in coastal (\odot) and estuarine zone. Application of t test of Student ($\alpha = 0,05$).

	Phase leptocephale (R_m)	Phase civelle (R_p)	Rayon total (R)
Décembre mer	110,07 (9,95)	72,08 (12,3)	183,4 (13,01)
Décembre estuaire	112,86 (10,03)	77,04 (14,59)	193,68 (15,05)
Février mer	111,76 (10,7)	70,58 (11,47)	185,7 (9,19)
Février estuaire	121,04 (10,51)	68,06 (13,66)	198,06 (17,42)

	Décembre MER-ESTUAIRE			Février MER-ESTUAIRE		
	t	P	décision	t	P	décision
Rayon total (R)	-2,52	0,015	Rejetée	-2,94	0,005	Rejetée
Leptocephale (R_m/R)	1,08	0,285	Acceptée	-0,77	0,45	Acceptée
Civelle (R_p/R)	-0,28	0,78	Acceptée	2,29	0,03	Rejetée