



N°ordre : 2-2009
N°Série : H-76

THESE

présentée à AGROCAMPUS OUEST

pour obtenir

le diplôme de :

**DOCTEUR DE L'INSTITUT SUPERIEUR DES SCIENCES AGRONOMIQUES, AGRO-
ALIMENTAIRES, HORTICOLES ET DU PAYSAGE**

Spécialité : *Halieutique*

par

Cédric Briand

DYNAMIQUE DE POPULATION ET DE MIGRATION DES CIVELLES EN

ESTUAIRE DE VILAINE

Population dynamics and migration of glass eels in the Vilaine estuary

soutenue le 29 janvier 2009 devant la commission d'Examen

Composition du jury :

Dr. Agnès Bardonnnet, HDR, INRA St Pée sur Nivelle, Rapporteur
Dr. Willem Dekker, RIVO, IJmuiden, Pays-Bas, Rapporteur,
Prof. Guy Fontenelle, AGROCAMPUS-OUEST, Rennes, Directeur de thèse
Prof. Eric Feunteun, Muséum National d'Histoire Naturelle, Dinard , Examineur,
Dr. Pierre Elie, CEMAGREF, Cestas, Examineur,
Dr. André Forest, IFREMER, Nantes, Examineur

« C'est de folie et de mille eaux qu'est fait l'assaut aux fleuves et aux torrents, en mars et en avril, des millions de civelles rythmées par le double instinct de l'obscurité et du lointain attendent la nuit pour acheminer le python d'eau douce, la colonne flexible qui se glisse dans la ténèbre des estuaires, étirant au long de plusieurs kilomètres une lente ceinture dénouée ; impossible de prévoir où, à quelle heure profonde, la tête informe toute yeux toute bouches et cheveux, amorcera le glissement vers l'amont, mais les ultimes coraux ont été franchis, l'eau douce lutte contre une défloraison implacable qui la prend entre vase et écume, les anguilles vibrantes contre le courant se soudent en leur force commune, en leur aveugle volonté de remonte, déjà personne ne les arrêtera, ni fleuve, ni homme ni écluse ni cascade, les multiples serpents à l'assaut des fleuves européens laisseront des myriades de cadavres à chaque obstacle, se sectionneront et se tordront dans les filets et les méandres, flotteront le jour dans une torpeur profonde, invisibles à d'autres yeux, et chaque nuit reformeront le fourmillant câble noir et, comme guidées par une formule stellaire (...), elle se déplaceront vers les sources fluviales, cherchant en d'innombrables étapes un but dont elles ne savent rien (...) ».

Julio Cortàzar *Prose de l'observatoire. Editions Gallimard 1988.*

SOMMAIRE

1	Introduction.	5
Partie 1. Contexte de l'étude.		
2	Présentation du site d'étude.	11
3	Bibliographie.	19
4	An appraisal of historical glass eel fisheries and markets: landings, trade routes and future prospect for management.....	59
Partie 2. Recrutement estuarien.		
5	Recrutements estuariens et fluviaux de l'anguille européenne (<i>Anguilla anguilla</i>), dans un estuaire exploité de l'Atlantique.....	75
6	Modélisation des captures totales de la pêcherie civellière de Vilaine et analyse de leurs relations avec les paramètres de l'environnement.	85
7	Estimation de stock de civelles en estuaire par marquage-recapture à l'aide de colorants vitaux.	103
Partie 3. Stades pigmentaires et temps de résidence.		
8	Clé de classification des stades pigmentaires.....	125
9	Effets de la température et de la salinité sur le développement de la pigmentation des civelles (<i>Anguilla anguilla</i>)	129
10	Un modèle structuré en stade pour prédire l'effet de la température et de la salinité sur le développement de la pigmentation de la civelle d'anguille (<i>Anguilla anguilla</i>).	140
Partie 4. Modélisation de la dynamique de pigmentation.		
11	Effet des mesures de gestion sur l'échappement de civelles.....	159
12	Transition in behaviour and density dependent migration at the glass eel (<i>Anguilla anguilla</i>) stage.	173
13	Discussion générale.....	195

1 Introduction.

Problématique.

Depuis maintenant plus de 25 ans, le stock d'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) est en déclin (Ices, 2008). La mise en œuvre de programmes de restauration de cette espèce suppose de disposer d'outils permettant de connaître, quantifier et gérer les facteurs anthropiques de mortalité (Dekker, 2003). L'anguille est exploitée à tous ses stades biologiques et particulièrement au stade juvénile (civelle). Cette exploitation, par captures des animaux à leur arrivée dans les estuaires, a connu un essor important lors des 50 dernières années (Elie et Fontenelle, 1982). Le marché de destination, à l'origine majoritairement la consommation humaine, a peu à peu changé pour répondre à la demande d'anguilliculture mondiale, sous l'influence combinée de la diminution des ressources en civelles et de l'augmentation des tonnages produits en élevage. La phase marine n'étant pas encore maîtrisée, l'anguilliculture, repose toujours sur le prélèvement de juvéniles dans le milieu naturel, et a maintenu la pression de pêche par les prix.

Il est donc crucial de proposer des outils pour quantifier les impacts des prélèvements de civelles. En effet, les migrations de civelles ont fait l'objet de nombreuses études qualitatives, notamment pour ce qui concerne l'action des facteurs de l'environnement sur la migration, mais les études quantitatives concernant la survie et la migration sont rares (Jessop, 2000a, b). En particulier, les modèles de population ne considèrent généralement que le calcul du nombre d'anguilles jaunes (De Leo et Gatto, 1995; Svedäng, 1999; Dekker, 2000; Aprahamian *et al.*, 2007; Bevacqua *et al.*, 2007; Lambert et Rochard, 2007), c'est-à-dire soit n'incluent pas de modélisation particulière pour la phase civelle, soit calculent le recrutement de jeunes anguilles jaunes avant exploitation.

Cela vient probablement du fait que la phase civelle ne dure que quelques mois (Elie *et al.*, 1982), et que les outils classiques utilisés pour décrire la dynamique de population utilisent des modèles structurés en stade ou en âge ou incorporant des modèles de croissance. Or, la civelle en fin de métamorphose depuis le stade leptocéphale ne s'alimente pas encore ; elle tend alors à stagner ou diminuer en taille (Strubberg, 1913; Tesch, 2003), et à perdre du poids avant sa reprise alimentaire (Tesch, 2003). Par ailleurs, l'interprétation des otolithes est possible pour estimer l'âge estuarien (Umezawa et Tsukamoto, 1991). Mais elle demanderait un travail considérable pour pouvoir décrire la résidence des civelles en estuaire sur une saison de pêche. C'est pourquoi elle ne peut être appliquée pour constituer la base de modèles de migration – exploitation. Ainsi, le développement de méthodes de calcul du temps de résidence estuarienne basées sur les stades pigmentaires de la civelle permettrait de servir de support à des modèles de dynamique de population au stade civelle.

D'autres questions concernant la phase civelle se posent aussi quant à la relation entre recrutement estuarien et recrutement fluvial. En effet, les arrivées de civelles observées à l'embouchure de l'estuaire peuvent être suivies par plusieurs approches :

- des captures expérimentales qui utilisent des tamis poussés, des carrelots ou des verveux. Mais elles supposent de mettre en place des expérimentations coûteuses pour suivre de manière quantitative le recrutement estuarien ;
- des stations de comptage qui sont installées sur les dispositifs (passes) permettant aux poissons de franchir des barrages. Comparé aux captures expérimentales, le suivi de ces installations est généralement peu coûteux. Mais il nécessite au préalable la compréhension de la relation quantitative liant recrutement estuarien et fluvial. Si cette relation est connue, il devient alors raisonnable de définir des outils de gestion appropriés dans certains estuaires, comme la Vilaine, disposant d'un dispositif de contrôle des montées de civelles. Leur suivi peut ainsi constituer une évaluation permanente des mesures de gestion de la pêche de civelles.

Le développement d'outils permettant de caractériser le temps de résidence estuarienne des civelles et la relation entre les arrivées en estuaire et sur une passe au premier ouvrage doit alors permettre de décrire les relations entre le recrutement estuarien et les prélèvements de la pêche d'une part, et entre l'échappement à la pêche et la migration fluviale vers les bassins versants d'autre part.

Objectifs

Plusieurs objectifs ont donc été assignés à cette thèse. Il s'agit d'abord de décrire puis de

modéliser la dynamique de population et d'exploitation de la civelle pendant la période de pêche sur l'estuaire de la Vilaine, site de l'une des plus grandes pêcheries de cette espèce sur le littoral atlantique français. Pour cela, des outils de traitement des données de capture doivent être développés. Après la saison de pêche, les stocks estuariens seront estimés par une méthode de marquage recapture. Simultanément, les stades pigmentaires rendant compte de l'évolution biologique des civelles (Elie *et al.*, 1982) seront analysés en regard de certains paramètres de l'environnement afin de décrire l'évolution temporelle des stades et de pouvoir les incorporer dans un modèle permettant le calage d'une structure démographique en stades.

A l'issue de ce travail préliminaire, nous chercherons à décrire la relation entre le recrutement estuarien et le recrutement fluvial, indice potentiel de l'efficacité d'une passe à poissons pour le peuplement des zones du bassin versant situées en amont

Cette analyse doit ensuite permettre de tester des scénarios de gestion de la pêcherie de civelle et de définir les niveaux et modalités d'une exploitation au stade civelle soutenable sur le long terme.

Axes de travail de cette thèse

En raison du déroulement de ce travail qui a duré 10 ans, le mémoire ci-après regroupe de manière la plus cohérente possible à la fois une sélection d'articles déjà publiés et des éléments de rédaction originaux selon 13 chapitres.

Partie 1. Contexte de l'étude.

Le **Chapitre 2.** présente brièvement la Vilaine qui constitue un contexte particulier, notamment au niveau estuarien par la présence du barrage d'Arzal, qui en fait un des estuaires les plus anthropisés de la façade Atlantique.

Le **Chapitre 3** dresse un bilan des connaissances pour ce qui concerne les stades « leptocéphale » et « civelle » ainsi que la migration océanique qui forme la base de beaucoup d'observations réalisées en phase civelle. De plus, le contexte actuel de déclin et ses causes font également l'objet d'une courte synthèse.

Le **Chapitre 4 (Briand *et al.*, 2008)** rappelle le contexte d'exploitation par une revue de l'évolution des pêcheries de civelles de 1900 à nos jours.

Partie 2. Recrutement estuarien.

Le **Chapitre 5 (Briand *et al.*, 2003)** décrit une méthode de traitement des captures issues des carnets de pêche. Les captures sont analysées et comparées aux montées sur la passe.

Le **Chapitre 6 (non publié)** présente les captures journalières de la pêcherie, et la série historique de captures mensuelles qui font l'objet d'une analyse statistique pour tenter de déterminer l'influence des facteurs de l'environnement sur les captures de la pêcherie.

Le **Chapitre 7 (Briand *et al.*, 2006)** a pour objectif de permettre la quantification du recrutement estuarien au-delà de la fin de la saison de pêche. Une méthode de marquage-recapture est mise au point et les résultats sont analysés. Quelques résultats complémentaires (sur quatre années) sont également donnés au chapitre 12.

Partie 3. Utilisation des stades pigmentaires pour calculer le temps de résidence estuarien.

Le **Chapitre 8 (non publié)** amende la clé de détermination des stades de pigmentaires d'Elie (1982) pour introduire un arbre de décision basé sur l'observation de différentes zones du corps de la civelle. Cette clé a été testée puis modifiée lors d'un atelier de travail du GRISAM à Bordeaux (2003).

Le **Chapitre 9 (Briand *et al.*, 2004)** relate une analyse expérimentale qui détermine le rôle de la température et de la salinité sur l'évolution des stades pigmentaires. Le protocole et les principaux résultats sont décrits.

Le **Chapitre 10 (Briand *et al.*, 2005)** complète ces résultats pour permettre l'établissement d'un modèle structuré en stades afin de prédire l'évolution pigmentaire des civelles.

Partie 4. Modélisation de la dynamique de population.

Le **Chapitre 11 (Beaulaton et Briand, 2007)** rend compte de la conception et de l'utilisation du modèle GEMAC pour permettre d'évaluer les impacts anthropiques sur les civelles en estuaire. Une évaluation de mesures de gestion est menée sur deux contextes contrastés, la Gironde et la Vilaine.

Dans le **Chapitre 12 (non publié)**, le modèle GEMAC est modifié pour intégrer une description de la transition de comportement décrite au chapitre 7. Il permet de valider et décrire une migration densité dépendante sur la passe, sur une série de dix années de données. Il combine ainsi les résultats obtenus sur l'ensemble du reste de la thèse en une description cohérente de la dynamique de population et de migration des civelles en estuaire de Vilaine.

Le **13^e Chapitre** se veut une discussion générale tentant de synthétiser les apports de ce travail de longue haleine, correspondant en fait à une génération moyenne d'Anguille européenne en Vilaine.

- APRAHAMIAN M. W., WALKER A. M., WILLIAMS B., BARK A. and KNIGHTS B., 2007. On the application of models of European eel (*Anguilla anguilla*) production and escapement to the development of Eel Management Plans: the River Severn. ICES Journal of Marine Science, 64, 1-11.
- BEAULATON L. and BRIAND C., 2007. Effect of management measures on glass eel escapement. ICES Journal of Marine Science, 64, 1402-1413.
- BEVACQUA D., MELIA P., CRIVELLI A. J., GATTO M. et DE LEO G. A., 2007. Multi-objective assessment of conservation measures for the European eel (*Anguilla anguilla*): an application to the Camargue lagoons. ICES Journal of Marine Science.
- BRIAND C., FATIN D. et LAMBERT P., 2004. Effets de la salinité et de la température sur la cinétique de pigmentation des civelles (*Anguilla anguilla*). Cybium, 28, 247-254.
- BRIAND C., FATIN D., FEUNTEUN E. et FONTENELLE G., 2003. Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in a fished Atlantic estuary. Fisheries Management and Ecology, 10, 377-384.
- BRIAND C., FATIN D., CICCOTTI E. et LAMBERT P., 2005. A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel *Anguilla anguilla* pigmentation development. Journal of Fish Biology, 67, 995-1009.
- BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006. Estimating the stock of glass eels in an estuary by mark-recapture experiments using vital dyes. Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 378, 23:46.
- BRIAND C., BONHOMMEAU S., BEAULATON L. et CASTELNAUD G., 2008. An appraisal of historical glass eel fisheries and markets: landings, trade routes and future prospect for management. In The Institute of Fisheries Management Annual Conference 2007 (ed C. Moriarty), Wexford, Ireland.
- DE LEO G. A. et GATTO M., 1995. A size and age-structured model of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 52, 1351-1367.
- DEKKER W., 2000. Impact of yellow eel exploitation on spawner production in Lake IJsselmeer, the Netherlands. Dana, 12, 17-32.
- DEKKER W., 2003. A conceptual management framework for the restoration of the declining European eel stock. In: Eels at the Edge—Casselman J. M., Cairns D., eds. American Fisheries Society Symposium. 58p.
- ELIE P. et FONTENELLE G., 1982. La pêche de la civelle *Anguilla anguilla* en France (Nécessité d'une gestion de cette ressource). In Colloque International des entretiens écologiques de Dijon, pp. 112-124.
- ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I. et CHARLON N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. Vie et Milieu, 32, 149-157.
- ICES, 2008. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels, Leuven, Belgique.
- JESSOP B. M., 2000a. Size, and exploitation rate by dip net fishery, of the run of American eel, *Anguilla rostrata* (Lesueur) elvers in the East River, Nova Scotia. Dana, 12, 43-58.
- JESSOP B. M., 2000b. Estimates of population size and instream mortality rate of American eel elvers in a Nova Scotia river. Transactions of the American Fisheries Society, 129, 514-526.
- LAMBERT P. et ROCHARD E., 2007. Identification of the inland population dynamics of the European eel using pattern oriented modelling. Ecological Modelling, 206, 166-178.
- STRUBBERG A. C., 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. Meddelester fra Kommissionen for Havundersøgesler, serie Fiskeri Copenhagen, 4, 1-11.

- SVEDÄNG H., 1999. Vital population statistics of the exploited eel stock on the Swedish West coast. Fisheries Research, 40, 251-265.
- TESCH F. W., 2003. The eel (ed J. E. Thorpe), pp. 407. Blackwell Publishing, London.
- UMEZAWA A. et TSUKAMOTO K., 1991. Factor influencing otolith increment formation in Japanese eel, *Anguilla japonica* T.&S., elvers. Journal of Fish Biology, 39, 211-223.

Partie 1 : Contexte de l'étude

La première partie de la thèse consiste en une présentation succincte du site d'étude, une revue bibliographique, et d'un chapitre introductif sur les pêcheries de civelles : quel a été le contexte historique de leur évolution. On trouve plus tard au niveau de chaque chapitre les éléments nécessaires à l'appréhension d'une partie « matériel et méthode » qui n'a pas été formalisée dans ce document.

Chapitre 2. Présentation du site d'étude.

Chapitre 3. Bibliographie.

Chapitre 4. Les pêcheries de civelles : an appraisal of historical glass eel fisheries and markets: landings, trade routes and future prospect for management.

2 Présentation du site d'étude.

Le bassin versant.

La Vilaine est le fleuve le plus important de la Bretagne. Son bassin couvre environ le tiers de la région avec une superficie de 10 400 km². La surface en eau totale couvre 2400 hectares dont 1160 hectares sont directement accessibles sans obstacle pour les poissons migrateurs lors de leur migration anadrome à partir du barrage estuarien d'Arzal. La plupart des cours d'eau du bassin versant présentent une faible pente. Essentiellement schisteux, le substrat géologique très imperméable s'illustre par des étiages sévères (pouvant être < 2 m³/s lors d'étiages prononcés comme en 1989). Les crues peuvent être violentes, notamment sur l'aval du fait de la faible pente dans les 80 kms en aval (le débit de pointe en période de crue peut par contre atteindre 1500 m³/s comme en 1995). La production agricole s'est nettement intensifiée sur le bassin versant au cours des trente dernières années. En 1998, le bassin versant de la Vilaine comptait 170 millions de volailles, 5.7 millions d'équivalent porc charcutier et près de 0.9 millions de bovins (Sage_Vilaine, 1998). Une multiplication par trois des concentrations en azote a été observée en 20 ans. Les concentrations en nitrates sont passées de moins de 10 mg/l dans les années 1960 à plus de 30 mg/L en valeur moyenne dans les années 1990. Jusqu'à 180 mg/l de nitrates ont été trouvés dans une rivière du bassin versant en 1998. A l'embouchure, les flux de nitrates sont compris entre 6 et 30 kg/ha (soit 25 000 tonnes par an) (Sage_Vilaine, 1998). Toutefois, les concentrations de nitrates ont tendance à se stabiliser, voire à régresser dans certains sous bassins concernés par le programme de reconquête de la qualité de l'eau « Bretagne Eau Pure » (Cseb, 2005). Globalement sur l'ensemble du bassin, elles ont tendance à se stabiliser après 1990. Mais même si des mesures sont prises pour tenter de réduire les flux d'azote, des stocks importants de nitrates restent toujours présents dans l'eau du sol et des nappes, le stock pouvant être jusqu'à 10 fois supérieur au flux annuel moyen d'azote, soit de 500 000 à 1 million de tonnes d'Azote pour la Bretagne (Cseb, 2006).

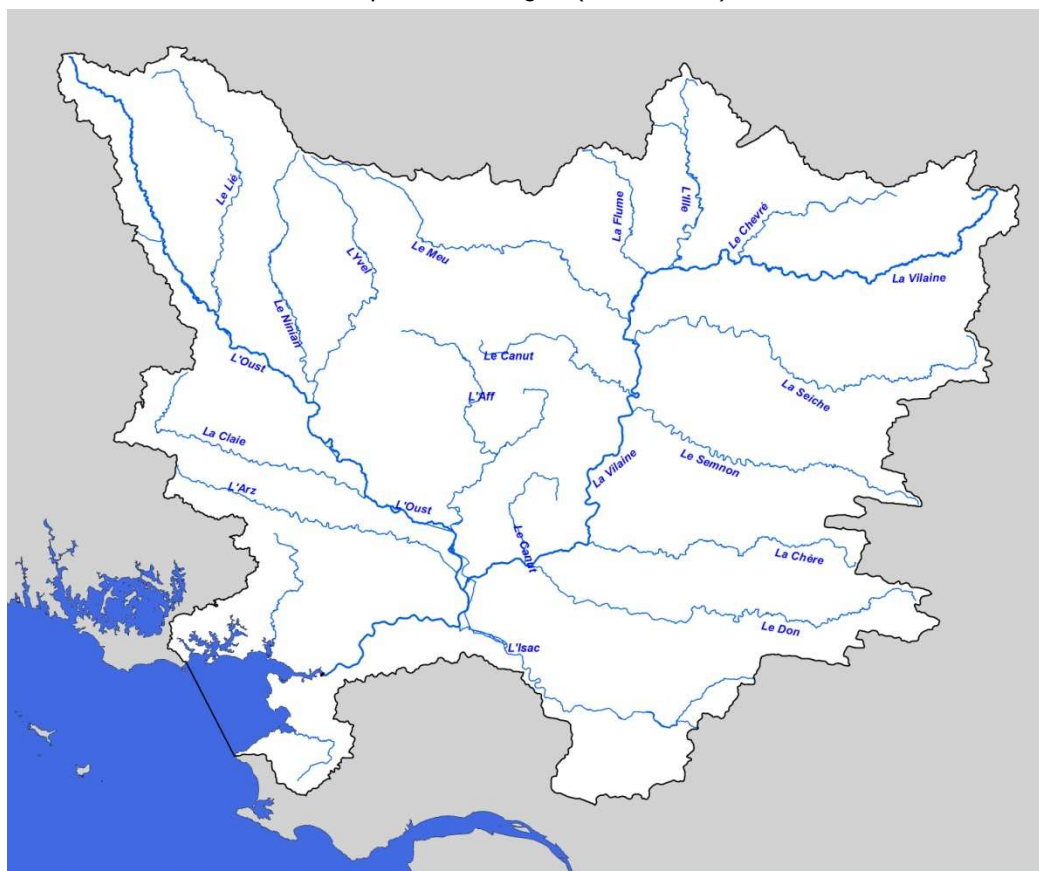


Figure 1. – Le bassin versant de la Vilaine.

Les flux spécifiques de phosphore sont compris entre 0,1 et 1,2 kg /ha dans les sous bassins versants ruraux où ils varient essentiellement en fonction des conditions hydrologiques et de la

quantité de phosphore particulaire entraîné par les phénomènes d'érosion. Sur les bassins où les rejets d'épuration dominant (et ne sont qu'en partie déphosphatés), les flux spécifiques sont supérieurs à 1,5 kg P/ha. L'effet de la mise en place d'une déphosphoration sur l'usine de traitement d'eau de Rennes a été très bénéfique au niveau des flux spécifiques de phosphore de l'aval du fleuve qui sont passés de 1kg/ha en 1994 à 0.4 kg/ha en 1996 (Sage_Vilaine, 1998).

Par contre, le seuil légal de 0,1µg/l est dépassé régulièrement pour les différentes molécules actives de pesticides (atrazine, isoproturon...) sur les sites où l'analyse est suffisamment fréquente pour permettre la détection de ces molécules. Depuis le milieu des années 90, et consécutivement à l'interdiction du lindane et de l'atrazine, une nette diminution de la pollution en pesticides a lieu, faisant tomber les maxima de 10 µg/l à des valeurs comprises entre 1 et 3 µg/l. En fait, quand on compare la Baie de Vilaine au reste du littoral, il n'existe pas de contamination particulière pour les métaux lourds en Vilaine, les organochlorés (DDT, Lindane, PCB) ou les hydrocarbures aromatiques polycycliques dans les moules de la Baie de Vilaine (RNO, 2006).

Cette amélioration dans les analyses ne traduit toutefois pas forcément une amélioration de la pression exercée par les molécules polluantes sur la biocénose aquatique. Les pesticides organochlorés, interdits en raison de leur persistance ont été remplacés par des pesticides organophosphorés et des carbamates. Ce remplacement, s'il se traduit par une diminution de la rémanence des pesticides dans l'eau, s'est aussi traduit par une augmentation de leur toxicité. La neurotoxicité des eaux de la Vilaine a pu être mesurée sur un copépode et il a pu être montré qu'elle était plus forte dans le panache estuarien (Forget *et al.*, 2003). Les effets de la pollution d'origine agricole ont aussi pu être montrés chez la sole. En effet, chez cette dernière, espèce panmictique, il existerait une différenciation (pression sélective) sur la population après le passage au stade benthique. Cette sélection pourrait être interprétée comme la conséquence d'une pollution par des pesticides (Guinand *et al.*, 2008).

L'estuaire et la Baie de Vilaine

Données géographiques

L'estuaire de Vilaine débute en aval du barrage d'Arzal qui constitue la limite de marée dynamique. Il se compose de la jonction de plusieurs fleuves côtiers. Il recouvre une superficie estimée à 680 km². C'est une zone de pressions anthropiques. Si la population résidente du territoire étudié est estimée à 38.000 habitants (INSEE, 1999), en été, la population saisonnière agglomérée journalière est évaluée à 52.000 touristes (Agence de l'eau Loire-Bretagne, 1997). L'estuaire est un estuaire macrotidal avec des marées semi-diurnes (cycle de 12h 25 min) dont l'amplitude varie de 2.5 m en mortes eaux à un peu plus de 6 m lors des grandes marées.

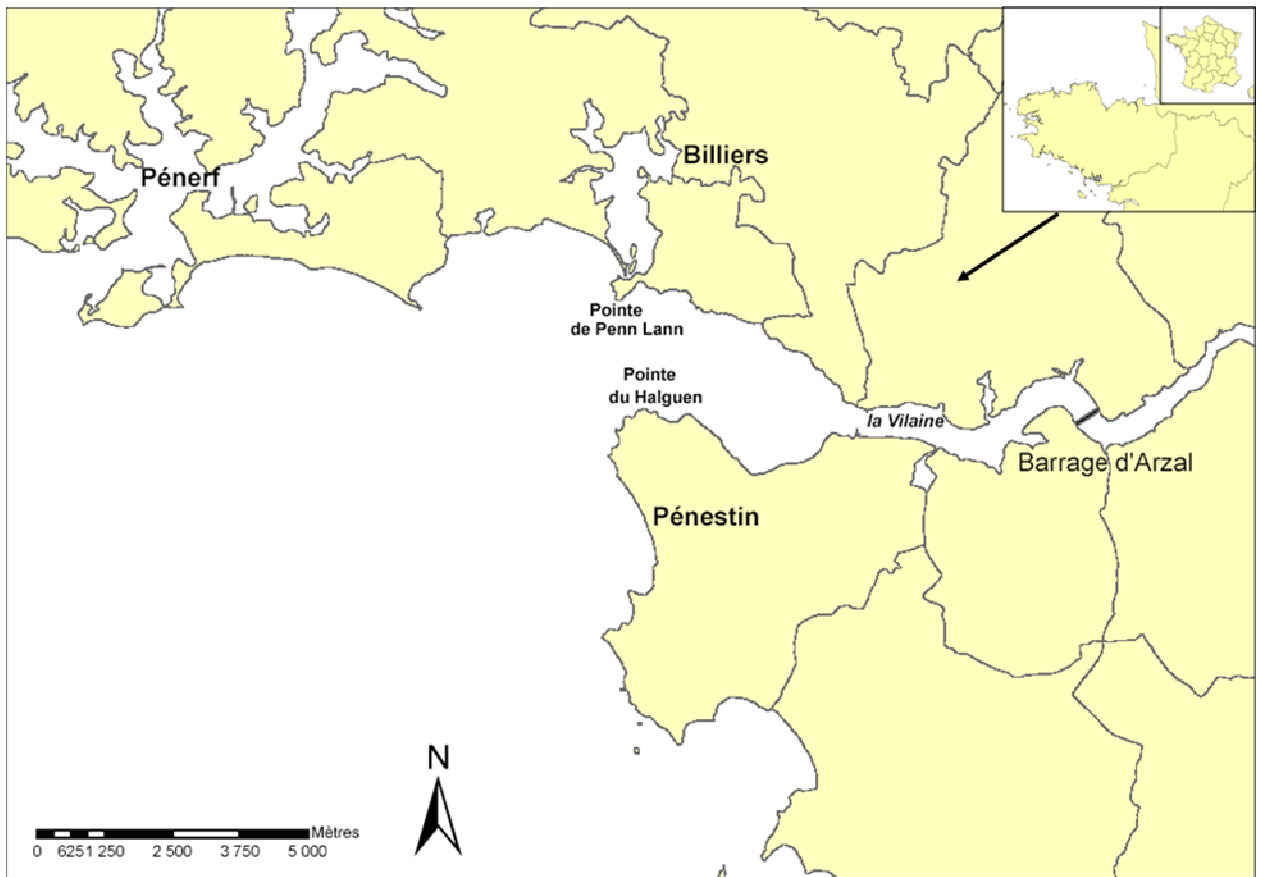


Figure 2. – La baie de Vilaine, source Le Priol, Menier, Goubet et Danquerque, non publié.

Le barrage d'Arzal

A l'origine, le barrage d'Arzal a été construit en 1971 pour réduire l'impact des crues dans la zone sous influence des marées dynamiques jusqu'à Redon. Le projet visait également à accroître les activités agricoles dans les marais de Vilaine, et à assurer une liaison routière entre les deux rives. Par la suite, en 1972, une usine d'eau potable a été installée à un kilomètre en amont du barrage. L'eau salée ne devant plus pénétrer dans le bassin amont, les vannes ont alors été fermées et la Vilaine a perdu une cinquantaine de kilomètres d'estuaire. Plus récemment (1996) et après bien des controverses, le barrage d'Arzal a été équipé de deux dispositifs pour permettre les migrations des espèces amphihalines : une échelle à bassins successifs à fente verticale (Larinier *et al.*, 1999) dont le fonctionnement est régulé en fonction du niveau de la mer par un automate, et une passe à anguille équipée d'un substrat de type "Fish Pass" (Legault, 1992).



Photo 1.- Vue aérienne du barrage d'Arzal.

Conséquences du barrage d'Arzal sur l'estuaire.

La construction du barrage d'Arzal à 8 kms de l'embouchure s'est traduite par une diminution du volume oscillant. Cette diminution a entraîné un accroissement par un facteur entre 3 et 8 du processus historique d'envasement de l'estuaire. Cet accroissement résulte du report en aval du barrage des turbidités maximales de l'estuaire et de l'augmentation de la décantation des fractions fines. Ce processus d'envasement s'est traduit par un comblement rapide de l'estuaire entre 1960 et 1990 par 16 millions de m³ de vase. Dans le secteur interne, des vasières latérales jusqu'à 7 m d'épaisseur sont apparues. Dans le secteur intermédiaire, les vasières latérales ont enregistré un exhaussement de 4 à 6 mètres (Goubert *et al.*, 2005; Menier *et al.*, 2005; Goubert et Menier, 2005).

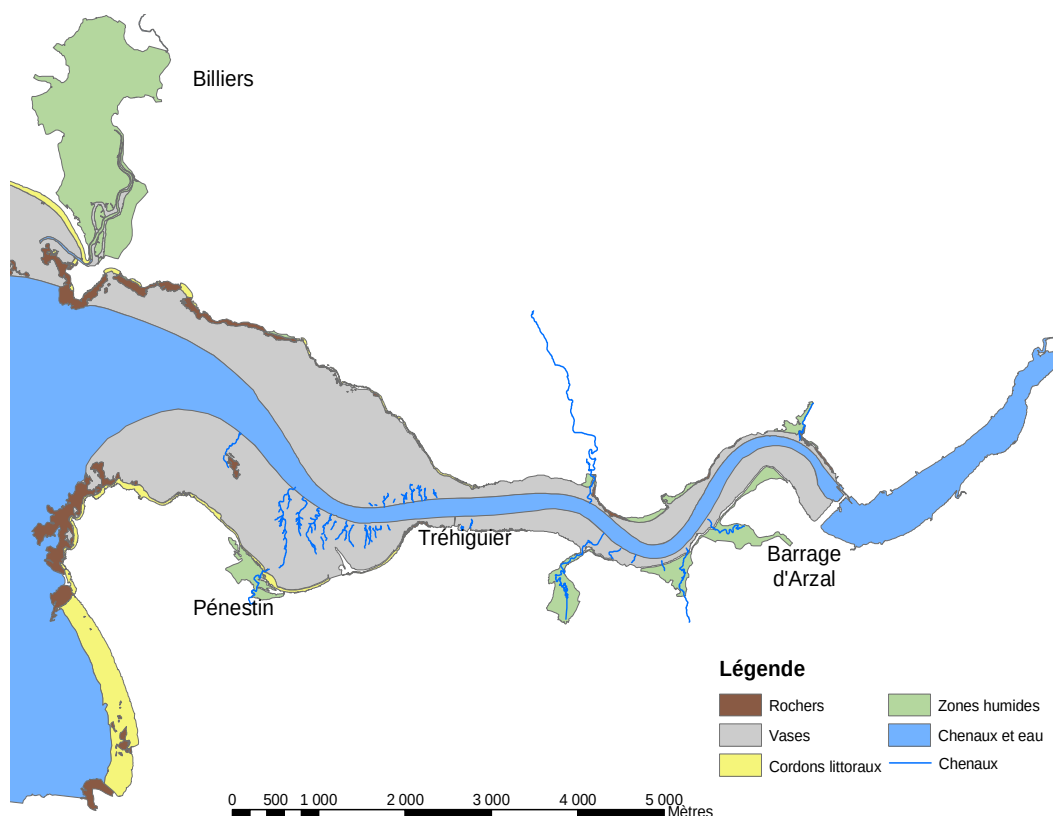


Figure 3. – L'estuaire de Vilaine en 2000, source Danquerque et Menier, non publié.

La transformation de l'estuaire s'est également traduite par la chute du potentiel biologique de l'estuaire pour les espèces euryhalines. Elle a également conduit au blocage des poissons migrateurs jusqu'à la construction de la passe à poissons (Elie et Rigaud, 1984).

Peu après la fermeture des vannes, une pêche commerciale de civelles s'est développée à l'aval immédiat de l'ouvrage (Fig. 1). Celle-ci est pratiquée par une flottille ayant atteint jusqu'à 200 navires (< 10m de long) en utilisant des tamis (1,2 m de diamètre et de 1,6 mm de maille étirée) attachées de chaque côté des navires qui avancent (drossage). Les tamis sont placés en surface ou peuvent être descendus jusqu'au fond (8 m) à l'aide de perches. Le blocage de l'onde de marée par le barrage permet d'obtenir des conditions de pêche très favorables en concentrant les civelles à l'aval immédiat du barrage.

Conséquences des flux nutritifs sur l'estuaire.

A l'aval immédiat du barrage d'Arzal, l'estuaire de Vilaine présente une zone pauvre en biomasse, abondance et richesse spécifique. Cette zone est interprétée comme étant la conséquence du caractère eutrophe de l'estuaire et de l'apparition de conditions anoxiques en été et au début de l'automne dans la zone où la turbidité est maximale (Le Bris et Glémarec, 1996).

Plus au large, la baie de Vilaine est une zone productive. La production phytoplanctonique commence tôt dans la saison, dans les conditions favorables d'une stratification haline légère et d'une eau suffisamment transparente pour permettre la pénétration lumineuse. En effet, la baie de la Vilaine est moins turbide que le panache de la Loire du fait d'un processus de sédimentation accentué et d'une faible recirculation elle est protégée par une série d'îles (Ménezguen, 2001; Guillaud *et al.*, 2008).

Cette configuration géographique particulière explique que lorsqu'une fenêtre anticyclonique se combine à la stratification haline, un bloom phytoplanctonique peut survenir à la fin de l'hiver (Guillaud *et al.*, 2008). La réduction des débits au printemps et en été va ensuite limiter la production primaire de la Baie à l'exception des périodes de forts débits printaniers qui vont se traduire par des conditions eutrophes et anoxiques pouvant conduire à des accidents anoxiques dans la Baie comme la situation spectaculaire de juillet 1981 (Merceron, 1985; 1987 ; Ménezguen, 2001).

Ces conditions particulières de production et la présence de vasières à faible profondeur font que l'estuaire de Vilaine constitue un habitat important en nourrisseries pour plusieurs espèces de

poissons dont la Sole commune (*Solea solea*) (Le Pape *et al.*, 2007; Nicolas *et al.*, 2007). Une corrélation positive a été ainsi mise en évidence entre le débit de la Vilaine des cinq premiers mois de l'année et les densités et l'extension des zones de nurseries de sole. Cette relation est expliquée par l'influence bénéfique de l'eau douce sur la qualité des communautés benthiques de polychètes et de bivalves, proies importantes dans le régime alimentaire des juvéniles de poissons (Le Pape *et al.*, 2003).

Bibliographie

- CSEB, 2005. Évolution de la qualité des eaux en nitrate. Recommandations pour une nouvelle politique de l'eau. Région Bretagne, Rennes, 20p.
- CSEB, 2006. Avis complémentaire sur l'évolution de la qualité des eaux en Bretagne et recommandations complémentaires pour une nouvelle politique de l'eau. Région Bretagne, Rennes, 20p.
- ELIE P. et RIGAUD C., 1984. Etude de la population d'anguilles de l'estuaire et du bassin versant de la Vilaine : examen particulier de l'impact du barrage d'Arzal sur la migration anadrome (civelles), proposition d'amélioration du franchissement de cet obstacle. Rapport, Cemagref / Université de Rennes, Rennes. 175p.
- FORGET J., BELIAEFF B. et BOCQUENE G., 2003. Acetylcholinesterase activity in copepods (*Trigropus brevicornis*) from the Vllaine estuary, France, as a biomarker of neurotoxic contaminants. *Aquatic Toxicology*, 62, 195-204.
- GOUBERT E. et MENIER D., 2005. Evolution morphosédimentologique de l'estuaire de la Vilaine de 1960 à 2003 : valorisation des campagnes bathymétriques. Université de Bretagne Sud/ Institution d'Aménagement de la Vilaine, Vannes.
- GOUBERT E., FRENOD E., PEETERS P., THUILLIER P., VESTED H.-J., BERNARD N. et VERON V., 2005. Caractérisation du fonctionnement hydrosédimentaire de l'estuaire de Vilaine à partir d'études bathymétriques et altimétriques (Altus).
- GUILLAUD J. F., AMINOT A., DELMAS D., GOHIN F., LUNVEN M., LABRY C. et HERBLAND A., 2008. Seasonal variation of riverine nutrient input in the northern Bay of Biscay (France), and patterns of marine phytoplankton response. *Journal of Marine Systems*, 72, 309-319.
- GUINAND B., ROLLAND J. L. et BONHOMME F., 2008. Genetic structure of the common sole (*Solea solea*) in the Bay of Biscay : Nurseries as unit of selection ? *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 78, 316-326.
- LARINIER M., PORCHER J. P., TRAVADE F. et GOSSET C., 1999. Passes à poissons, expertise, conception des ouvrages de franchissement. Collection mise au point, ONEMA, Paris, 336 p.
- LE BRIS H. et GLÉMAREC M., 1996. Marine and brackish ecosystems of South Brittany (Lorient and Vilaine Bays) with particular reference to the effect of the turbidity maxima. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 42, 737-753.
- LE PAPE O., CHAUVET F., DÉSAUNAY Y. et GUÉRAULT D., 2003. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery ground for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research*, 50, 177-185.
- LE PAPE O., BAULIER L., CLOAREC A., MARTIN J. et LE FLOC'H F. D., Y., 2007. Habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay (France): a quantitative description using indicators based on epibenthic fauna. *Journal of Sea Research*, 57, 126-136.
- LEGAULT A., 1992. Etude de quelques facteurs de sélectivité de passes à anguilles. *Bulletin Français Pêche Pisciculture*, 325, 83-91.
- MÉNEZGUEN A., 2001. L'eutrophisation des eaux marines et saumâtres en Europe, en particulier en France. Rapport. IFREMER. 59p.
- MENIER D., GOUBERT E., LE CORRE C., PROUST J.-N., BONNET S., TESSIER B. et BALTZER A., 2005. L'estuaire externe de la Vilaine, paléoenvironnement et situation actuelle. Imagerie acoustique. Université de Bretagne Sud, Vannes.
- MERCERON M., 1985. Impact du barrage d'arzal sur la qualité des eaux de l'estuaire et de la baie de la vilaine. IFREMER, Cahiers du Mor Bras n°14. 30p.
- MERCERON M., 1987. Mortalités de poissons en baie de Vilaine (Juillet, 1982). Causes, mécanismes, propositions d'actions. IFREMER, Rapport DERO. 100P.
- NICOLAS D., LE FLOCH F., DÉSAUNAY Y., HAMON D., BLANCHET A. et LE PAPE O., 2007. Relationship between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole

- (*Solea solea*) in the Vilaine estuary (bay of Biscay, France) nursery ground. Estuarine Coastal and Shelf Science, 73, 639-650.
- RNO, 2006. Surveillance du Milieu Marin : travaux du Réseau National d'Observation de la qualité du milieu marin. IFREMER. 53p.
- SAGE_VILAINE, 1998. SAGE Vilaine: Projet de Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux de la Vilaine. Première partie : état des lieux du bassin. Institution d'Aménagement de la Vilaine, La Roche Bernard. 96 p.

3 Bibliographie.

Cette partie fait la synthèse des connaissances depuis le stade leptocéphale jusqu'au stade civelle. Son objectif est de présenter l'ensemble des éléments bibliographiques nécessaires à l'appréhension de la dynamique des phénomènes observés en estuaire lors de la phase civelle. C'est aussi de manière plus large dans la partie 3.5 d'analyser le cadre général du déclin de l'anguille européenne, et de ses causes. Cette compréhension inclut forcément des éléments concernant la phase océanique des anguilles, qui va par exemple déterminer les variations saisonnières dans la morphologie et la physiologie des civelles arrivant sur les côtes. Taxonomie, phylogénie et histoires de vie du genre *Anguilla*.

3.1.1 Biogéographie.

Les espèces du genre *Anguilla* et de la famille des *Anguillidae* sont amphihalines thalassatoques et ont une période larvaire allongée. Les anguilliformes (congres, murènes) ont également une longue période de vie marine. Pour cette raison, on considère que les anguilles dérivent d'une espèce marine (Tsukamoto et Aoyama, 1998). Lors de leur phase continentale, toutes les espèces d'anguilles sont situées dans les parties occidentales des océans Pacifique, Atlantique et Indien à l'exception de l'Anguille européenne (Tsukamoto et Aoyama, 1998).

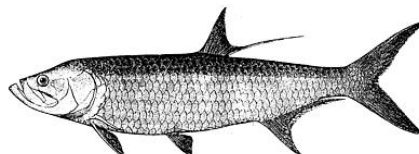
Cette distribution est la conséquence de conditions de reproduction communes à l'ensemble des espèces. La ponte des *Anguillidae* est toujours associée avec des eaux tropicales chaudes, et aux courants prenant leurs sources dans des gyres subtropicaux. Ainsi, l'Europe est alimentée par le Gulf Stream, un courant chaud même si ce dernier est dirigé vers l'Est (Tsukamoto et Aoyama, 1998). Le mécanisme de ségrégation des anguilles américaines et européennes dont les zones de ponte se recouvrent spatialement et temporellement demeure un mystère (Lecomte-Finiger *et al.*, 2004). Il n'est pas possible d'expliquer l'absence d'anguilles européennes en Amérique du Nord par les seuls courants (Kettle et Haines, 2006). La distance génétique entre les deux espèces reste faible (Avisé, 2003). Elle est de l'ordre de celle qui peut être observée entre les individus d'une même espèce chez les vertébrés (Avisé *et al.*, 1986).

L'absence d'anguilles sur les côtes orientales des continents africains et Américains s'explique par des courants froids prenant leur origine à des fortes latitudes, et dont la source est incompatible avec une zone de ponte (Tsukamoto et Aoyama, 1998). Les simulations numériques montrent que les anguilles américaines et européennes pourraient être apportées en faible nombre par les contre-courants Nord-équatoriaux au niveau des côtes d'Afrique de l'Ouest (Sénégal). Mais leur absence dans ces zones résulte probablement d'une profondeur de migration supérieure à 50m (Kettle et Haines, 2006). Il faut aussi remarquer que les anguilles sont absentes de la côte occidentale du continent sud Américain alors que les courants permettraient leur présence.

3.1.2 Taxonomie.

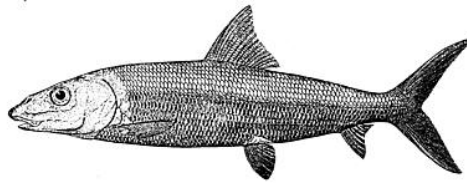
Elopomorphes (Super-ordre).

Les anguilles appartiennent au Super-ordre des Elopomorphes, un groupe de téléostéens phylogénétiquement ancien. Au sein de ce groupe, l'ordre le plus ancien est celui des Elopiformes (Tarpons) qui a évolué à partir de l'ancêtre commun des Elopomorphes.

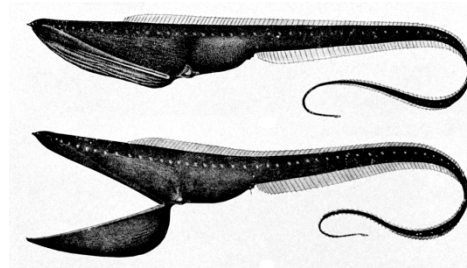


Tarpon (*Megalops, sp.*) ordre des Elopiformes.

Une diversification a conduit à l'ordre des Albuliformes et à la clade formée par les Anguilliformes et les Saccopharyngiformes (Grand-gousiers abyssaux) qui ont en commun une nageoire caudale filiforme. Le Super-ordre des Elopomorphes est considéré comme monophylétique (Inoue *et al.*, 2004).



Bonfish (*Albula vulpes*) ordre Albuliformes.



Grand-Gousier (*Eurypharynx pelecanoïdes*) ordre Saccopharyngiformes.

Les Elopomorphes se caractérisent par une larve leptocéphale. Une des particularités de ces larves concerne l'iso-osmolarité avec leur environnement. Du point de vue évolutif, une larve leptocéphale peut être considérée comme un moyen pour les poissons Actinoptérogens de s'affranchir de l'eau douce lors de leur phase larvaire. La possession d'une larve leptocéphale serait donc considérée comme un caractère primitif, car l'évolution ultérieure des poissons leur permettra d'assurer la régulation osmotique en phase larvaire (Hulet et Robins, 1989). Cette théorie est supportée par le développement tardif des cellules à chlorure branchiales chez les leptocéphales (Kaneko *et al.*, 2003 ; Sasai *et al.*, 2007)

Le genre *Anguilla*.

Ege (1939) a établi une classification du genre *Anguilla* sur la base de la morphologie de la mâchoire supérieure, l'aspect marbré ou non de la peau, et la longueur de la nageoire dorsale. Son analyse a ensuite été révisée sur la base de l'examen de l'ADN mitochondrial de l'anguille.

Le genre *Anguilla* comprend 15 espèces (Dijkstra et Jellyman, 1999; Aoyama, 2003; Tesch, 2003; Watanabe, 2003).

3.1.3 Phylogénie et histoire de l'évolution des anguilles.

Les anguilles peuvent être considérées comme étant originelles de la zone tropicale de l'océan Indo-Pacifique (autour de l'Indonésie) (Bertin, 1951; Tsukamoto et Aoyama, 1998; Lin *et al.*, 2001; Lecomte-Finiger *et al.*, 2004). L'espèce la plus ancestrale, *A. borneensis*, fait encore l'objet de controverses, (Aoyama *et al.*, 2001 in Aoyama, 2003) ou *A. marmorata* (Bastrop *et al.*, 2000; Lin *et al.*, 2001), pour laquelle Aoyama (2003) a fait une revue. De même, les arbres de classification diffèrent.

Les différences entre les études peuvent provenir du nombre d'espèces étudiées, du type de marqueur génétique et du type d'analyse faite (Tesch, 2003), du choix d'un groupe externe (ex: *Congridae*) dont l'évolution moléculaire pourrait être différente, et de l'identification taxonomique des individus (Aoyama, 2003).

L'origine des anguilles vivant en Atlantique fait aussi l'objet d'une controverse scientifique revue par Aoyama (2003) et Tesch (2003). Quatre routes sont mentionnées comme possibles depuis l'océan Pacifique, berceau originel du genre *Anguilla* : l'océan Arctique, l'isthme de Panama, le Cap de Bonne Espérance puis l'Atlantique-Sud et enfin la Thétis, avant sa fermeture. Le passage par l'Arctique est considéré comme peu probable du fait de la trop grande longueur de la migration et des mauvaises conditions trophiques.

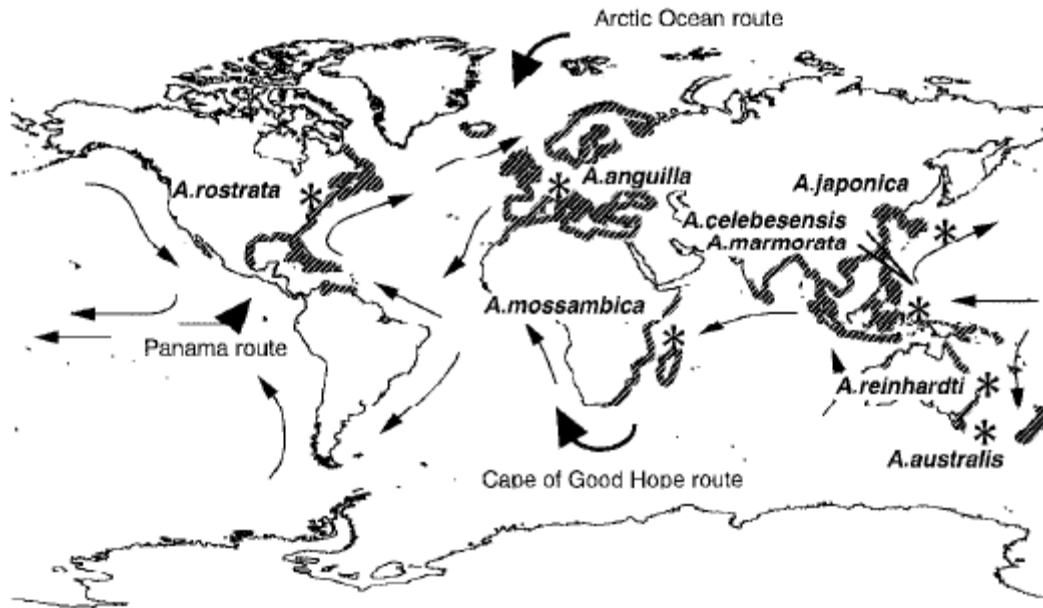


Figure 1.- Zones de prélèvement des espèces et hypothèses de transfert des anguilles depuis le Pacifique vers l'Atlantique : source (Tsukamoto et Aoyama, 1998, P 141).

L'absence d'anguilles dans le Pacifique oriental, la proximité entre les espèces européennes et *A. mossambica* et *A. australis* conduisent Tsukamoto et Aoyama (1998) à rejeter la migration par Panama entre les Amériques. Ils supposent que la dispersion s'est faite via un courant *circum* équatorial global qui existait après la séparation de la Pangée au Trias (200 Ma). La Thétis, alors ouverte, aurait permis la migration des anguilles dans l'Atlantique. La séparation des anguilles atlantiques serait ensuite intervenue, il y a 10 millions d'années. Les auteurs spéculent que l'horloge moléculaire du genre *Anguilla* est lente, et que sa séparation se serait ainsi faite, il y a plus de 50 à 60 Ma.

Cette hypothèse est contestée par Bastrop *et al.* (2000) et Lin *et al.* (2001) qui utilisent une horloge "conventionnelle". Ils estiment la diversification du genre *Anguilla* à 28 et 20 millions d'années respectivement. Dans cette configuration, le passage par la Thétis est impossible et les auteurs spéculent que l'entrée dans l'océan Atlantique s'est faite par Panama, il y a 3 Ma, même si l'examen de l'arbre phylogénétique ne montre pas de parenté entre les Anguilles atlantiques et le groupe des anguilles du Pacifique (*A. celebesensis*, et *A. megastoma*). Cette hypothèse semble confirmée par le plus vieux fossile d'anguille trouvé dans les sites archéologiques (Kettle *et al.*, 2008).

La proximité dans les principales études entre les espèces atlantiques (*A. rostrata*, *A. anguilla*), indiennes (*A. marmorata*) et d'Océanie (*A. dieffenbachii* et *A. australis*) reste un élément à considérer dans les hypothèses avancées pour établir les routes de migration. Par ailleurs, Bastrop *et al.* (2000) ne trouvent pas de différence entre *A. reinhardtii* du Sud-Pacifique et *A. mossambica*. Ils les assignent alors à une seule et même espèce. Soit, la migration s'est faite à partir de Panama et la migration larvaire nécessaire pour traverser le pacifique correspond à une distance très grande pour une espèce tropicale dont dérivent les espèces tempérées (Aoyama, 2003), soit la migration s'est faite par l'Atlantique sud, et des modifications de courant ont ensuite engendré la disparition d'une espèce. Affaire à suivre ?

3.2 Reproduction des espèces de l'Atlantique nord.

3.2.1 Migration océanique des géniteurs (anguilles argentées).

Les anguilles nagent à une profondeur de 200 à 400 m (Tesch, 1989). Une période de nage prolongée pourrait constituer un stimulus physiologique permettant la maturation des anguilles (Van Ginneken, 2006, Van Ginneken *et al.*, 2005c). Les anguilles se reproduisent probablement en groupe (Van Ginneken *et al.*, 2005b). La fécondité relative des anguilles après maturation est estimée entre 0.7 et 2.6 10^6 œufs par femelle soit 1.6 10^6 / kg en moyenne pour Boëtius et Boëtius (1980) et autour

de $1.8 \cdot 10^6$ par femelle pour Van Ginneken *et al.* (2005b). Des fécondité plus faibles ont été décrites chez *A. rostrata* (Van Ginneken *et al.* 2005b).

3.2.2 Zone de ponte.

L'anguille ne se reproduit pas sur le bassin versant de la Vilaine (Briand, obs. pers.). La zone de ponte des anguilles « atlantiques » est supposée se trouver entre 22 et 30°N et 48 et 65°W. Le centre de la zone de ponte de l'anguille européenne se situerait au nord-est de la zone de ponte des anguilles américaines avec toutefois une co-occurrence spatio-temporelle des pontes de ces deux espèces (Schmidt, 1922; Boëtius et Harding, 1985; Kleckner et McCleave, 1985; McCleave *et al.*, 1987; Tesch, 2003) (Figure 2).

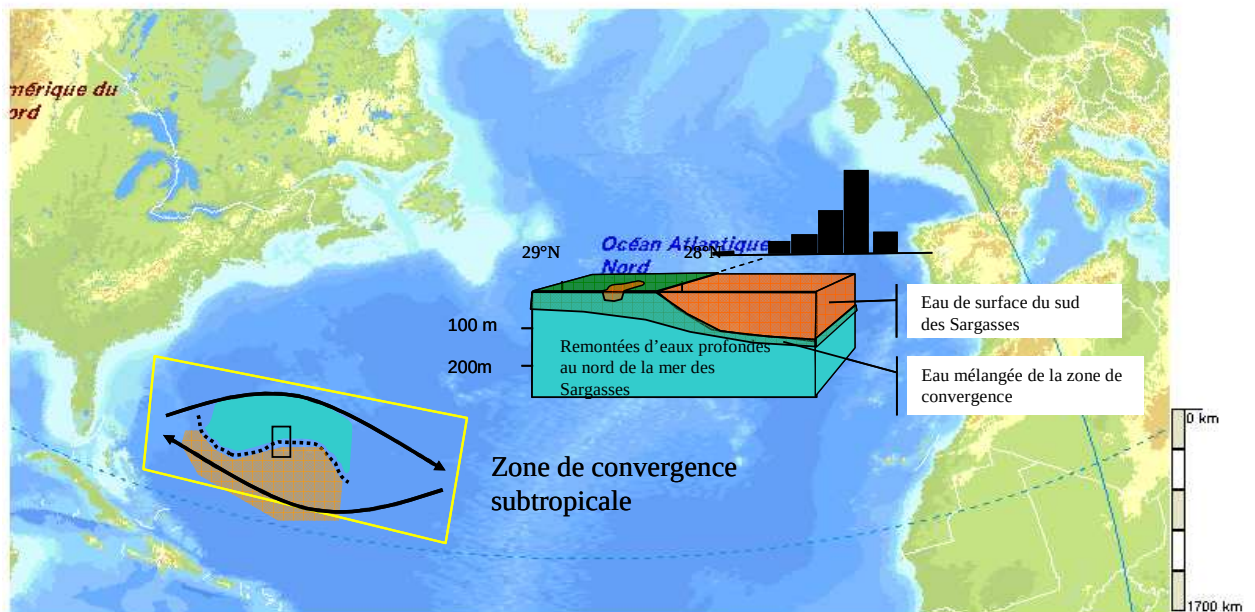


Figure 2.- Zone de ponte dans l'Atlantique Nord, le diagramme présente une section de la zone de convergence subtropicale et l'histogramme schématise les leptocéphales des deux espèces d'anguilles retrouvées au sud du front.

3.2.3 Profondeur de ponte.

L'anguille est physiologiquement adaptée pour migrer à grande profondeur (Sébert *et al.*, 1995; Dunel-Erb *et al.*, 1996; Sébert *et al.*, 1998; Sébert et Theron, 2001; Vettier et Seber, 2004). La pression serait un des facteurs permettant de lever le blocage central de la production hypophysaire d'hormones gonadotropes (Dufour, 1994). Des indications expérimentales, concernant le maintien du volume de la vessie natatoire (Kleckner, 1980) et le *preferendum* thermique de maturation (Boëtius et Boëtius, 1967) montrent que l'anguille est adaptée pour effectuer sa migration et sa ponte dans les 200m supérieurs de la colonne d'eau (Kleckner *et al.*, 1983). Ces résultats sont confirmés par le suivi en télédétection dans la mer des Sargasses d'anguilles ayant fait l'objet d'une maturation artificielle (Fricke et Kaese, 1995). Par ailleurs, la détection de l'isotherme 18- 19 °C à des profondeurs supérieures à 300 m est peu probable car le profil compliqué du front thermique ne s'étend pas à ces profondeurs (Kleckner *et al.*, 1983).

3.2.4 Fronts thermiques.

Les fronts thermiques qui séparent les masses d'eaux du nord et du sud de la mer des Sargasses serviraient de barrière-signal pour la reproduction des anguilles adultes (Kleckner *et al.*, 1983; McCleave *et al.*, 1987; Kleckner et McCleave, 1988). En effet, ce front thermique fait l'effet d'une frontière pour de nombreux téléostéens et le phytoplancton. Au sud du front, la productivité planctonique décroît (Kleckner *et al.*, 1983), les masses d'eaux sont peu stratifiées, et elles auraient

des propriétés olfactives distinctes de celles des masses d'eaux plus septentrionales (McCleave, 1993). Ces fronts sont persistants et se localisent pendant l'été à des profondeurs variant de 50 à 150 m (Kleckner *et al.*, 1983).

3.2.5 Saisons de ponte.

Les leptocéphales d'anguilles de moins de 7 mm se trouvent au sud des zones de front thermique. Probablement âgés de moins de trois semaines après la fertilisation, ils sont retrouvés de mi-février à avril pour les anguilles américaines et de fin-février à juin et même parfois juillet pour les anguilles européennes (Schmidt, 1922 ; Tesch, 1980; Kleckner et McCleave, 1982; Kleckner *et al.*, 1983; Kleckner et McCleave, 1985; Tesch *et al.*, 1986; McCleave *et al.*, 1987; Kleckner et McCleave, 1988; Bast et Strehlow, 1990; McCleave, 1993; McCleave *et al.*, 1998). Si la période précise du pic de ponte est inconnu, il en général rapporté en février pour les anguilles américaines (Kleckner et McCleave, 1985) et en mars - avril pour les anguilles européennes (McCleave, 2003).

Les raisons de cette reproduction saisonnière sont inconnues. Les espèces tropicales *Anguilla celebesensis*, *A. marmorata* & *A. bicolor pacifica* se reproduisent toute l'année (Arai *et al.*, 2001). Les simulations numériques n'indiquent pas que la ponte entre février et juillet se traduise par des conditions de transport plus favorables (Kettle et Haines, 2006). Par contre, la production phytoplanctonique pourrait être maximale en mai à la fois au niveau de la zone de ponte (dans la zone de convergence subtropicale) et au niveau de la dérive Nord-Atlantique (Désaunay et Guérault, 1997). L'analyse des conditions trophiques dans la mer des Sargasses indique qu'il n'y a pas de variation nette de la production planctonique au cours du printemps (Castonguay, 1987). La profondeur de pêche des petits leptocéphales est située entre 75m et 200 m (Schmidt, 1922; Vladykov et March, 1975; Castonguay et McCleave, 1987).

3.2.6 Isolement reproducteur

Les données génétiques (Avisé *et al.*, 1986) et de comptage des vertèbres (§ 3.3.4) indiquent toutefois qu'il existe un isolement reproducteur des deux espèces *Anguilla anguilla* et *Anguilla rostrata*, à l'exception de l'occurrence inexpliquée d'hybrides des deux espèces en Islande (Avisé, 2003; Albert, 2006; Albert *et al.*, 2006). Cette présence pose d'ailleurs problème car il est difficile d'imaginer un courant qui connecte la zone de ponte à l'Islande (McCleave, 1993). Les espèces d'anguilles européennes et américaines sont toujours reconnues comme panmictiques (Dannewitz *et al.*, 2005; Maes *et al.*, 2006). Les différences spatiales mises à jour lors d'études génétiques précédentes (Wirth et Bernatchez, 2001) sont la conséquence d'une ségrégation temporelle des arrivées, et d'une faible taille du stock effectif de reproducteurs (Pujolar *et al.*, 2006).

3.3 Migration larvaire

3.3.1 Les larves leptocéphales

Les leptocéphales sont comprimés latéralement et presque transparents (Leonard et Summers, 1976; Hulet, 1978; Pfeiler, 1986, 1999) au point que, dans une lumière vive, seule la partie pigmentée de la rétine reste visible (Hulet et Robins, 1989). La vision et l'olfaction ressortent comme les seuls deux systèmes sensoriels bien développés et le développement de plusieurs organes n'intervient qu'au stade juvénile (Hulet et Robins, 1989).

Les leptocéphales sont en iso-osmolarité avec leur environnement (Hulet et Robins, 1989). Une matrice gélatineuse tient lieu de soutien structurel en l'absence de vertèbres. Cette matrice forme un dépôt inerte d'énergie a-cellulaire sous forme de glycosaminoglycanes (Bishop *et al.*, 2000; Bishop et Torres, 2001) qui s'accumule principalement en fin de croissance. Elle permet d'augmenter la masse des leptocéphales, et d'accumuler de l'énergie en préparation de la métamorphose à un coût métabolique minimal (Pfeiler, 1986, 1999; Mochioka, 2003). Au stade juvénile, elle sera remplacée par les muscles et les vertèbres (Pfeiler, 1999).

Deux hypothèses d'alimentation ont été proposées pour les larves leptocéphales. Le faible développement de l'œsophage (Hulet, 1978) et l'absence de détritus dans l'œsophage ont initialement conduit à imaginer une alimentation indirecte sous forme de matière organique dissoute (DOM) (Pfeiler, 1986, 1999). En fait l'œsophage et l'ensemble de l'intestin sont fonctionnels (Kruse *et al.*, 1996). L'alimentation de leptocéphales a même pu être observée (Tanaka *et al.*, 2001; Tanaka, 2003;

Tanaka *et al.*, 2003). Il est donc très probable que les leptocéphales s'alimentent sur la matière organique en suspension (neige marine) provenant de planctontes gélatineux (cnidaires et tuniciers pélagiques) (Mochioka et Iwamizu, 1990; Westerberg, 1990; Suzuki *et al.*, 2001a; Suzuki *et al.*, 2001b) et de pelotes fécales de zooplanctontes (Mochioka et Iwamizu, 1990; Otake *et al.*, 1993).

Le niveau trophique des leptocéphales, particulièrement bas quand on le compare à celui d'autres larves (Mochioka, 2003) reflète leur faible niveau métabolique (Pfeiler, 1999).

3.3.2 Routes de migration larvaire

Des observations (Schmidt, 1922; Tesch, 1980; Kleckner et McCleave, 1982; Kleckner *et al.*, 1983; Kleckner et McCleave, 1985; Tesch *et al.*, 1986; McCleave *et al.*, 1987; Kleckner et McCleave, 1988; Bast et Strehlow, 1990; McCleave, 1993; McCleave *et al.*, 1998) et la modélisation (Power et McCleave, 1983; Kettle et Haines, 2006; Bonhommeau, 2008) permettent de retracer les trajets probables de la migration des larves d'anguilles

Les leptocéphales naissent au niveau de la zone frontale dans la mer Sargasses. Les petits leptocéphales (stade 0) sont trouvés au niveau de la zone de ponte entre février et avril. A cette même période, on trouve aussi quelques leptocéphales plus grands (stade I) dans l'ensemble de l'Atlantique Nord (Tesch, 2003). Le suivi des tailles de leptocéphales indique qu'ils utilisent les zones tourbillonnaires au sud-ouest de la mer des Sargasses qui forment un courant venant des Antilles qui se fait sentir principalement en profondeur (environ 300 m), et le courant de Floride au nord des Bahamas pour sortir de la mer des Sargasses (McCleave, 1993). En août, on trouve des larves des deux espèces ayant grandi à la taille de 40-67 mm dans l'ensemble de la zone du Gulf Stream jusqu'au Golfe du Maine (Tesch, 2003). En fait, les deux espèces utilisent le système Gulf Stream - dérive Nord Atlantique pour effectuer leur migration trans-océanique. Mais la majorité des leptocéphales d'anguilles américaines sont retrouvés à l'ouest, tandis que les leptocéphales d'anguilles européennes se répartissent dans l'ensemble de la dérive Nord Atlantique et de ses branches (McCleave, 1993). Une partie des leptocéphales va ainsi être recirculée dans la mer des Sargasses et sera probablement perdue pour le stock. D'octobre à décembre, seulement quelques *A. rostrata* de grande taille ou des civelles restent au large dans l'océan Atlantique (Tesch, 2003). A partir de cette époque elles se rapprochent du Groënland et du continent américain comme civelles. Au contraire, les larves d'anguilles européennes continuent d'être capturées à l'automne (Schmidt, 1922).

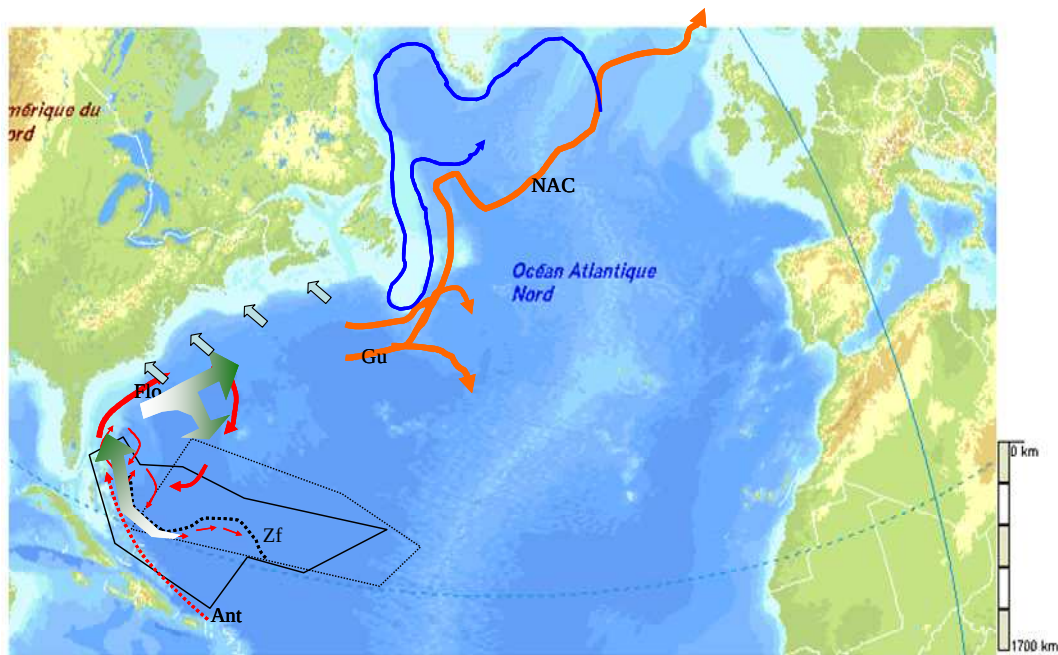


Figure 3.- Zone de pêche de leptocéphales de moins de 10 mm ---- (*Anguilla anguilla*=anguille européenne) — (*Anguilla rostrata*=anguille américaine). Zf = zone frontale subtropicale, ant =

courant des Antilles, Flo = courant de Floride, Gu = Gulf Stream, NAC = dérive nord Atlantique (Synthèse de McCleave, 1993). Les leptocéphales utilisent les zones tourbillonnaires au sud-ouest de la mer des Sargasses qui forment un courant venant des Antilles qui se fait sentir principalement en profondeur (environ 300 m), et le courant de Floride au nord des Bahamas pour sortir de la mer des Sargasses. Les leptocéphales d'anguilles américaines vont se métamorphoser et se rapprocher des côtes américaines en nageant activement. Les leptocéphales d'anguilles européennes vont emprunter le Gulf Stream.

Si l'on fait l'hypothèse d'une traversée trans-océanique supérieure à 1 an, les larves d'anguilles européennes trouvées dans l'Atlantique à la taille de 45 mm au printemps ont déjà un an (Tesch *et al.*, 1979). Les larves métamorphiques (stade II) de 60 à 80 mm sont trouvées ensuite à l'est des Açores et jusqu'au talus continental, avec une abondance maximale à l'automne (Tesch, 1980, 1998), mais aussi une présence continue toute l'année (Schmidt, 1909; Tesch, 1980; Kracht, 1982; Tesch *et al.*, 1986; Tesch, 1998, 2003).

3.3.3 Route alternative ?

Au niveau des fronts, la confrontation des masses d'eaux provoque des jets en direction de l'Est. McCleave (1993) indique qu'un certain nombre d'espèces de leptocéphales d'espèces inféodées au talus continental, piégées dans ces derniers ne pourront jamais atteindre de zones favorables. Il indique également que les deux paliers successifs de 45 et 60 mm, trouvés dans la taille des leptocéphales dans la campagne de Schmidt de juin 1922, pourraient être expliqués par deux types de trajets : le premier correspondant à la sortie par l'ouest et le sud-ouest de la mer des Sargasses, et le deuxième sous l'influence d'un contre-courant dirigé vers l'est. D'autres auteurs reprennent cet argument pour expliquer des temps de migration peu différents entre les leptocéphales d'anguilles européennes et américaines, et justifier ainsi la traversée rapide de l'Atlantique par les leptocéphales d'anguilles européennes. Ils spéculent donc sur une route de migration dans le sens inverse des anguilles d'une montre (Arai *et al.*, 2000).

3.3.4 Ségrégation des larves des deux espèces Atlantiques

Il n'y a quasiment pas d'anguilles américaines (0.16%) en Europe (Boëtius et Harding, 1985) et presque pas d'européennes aux Amériques. Une étude génétique trouve des résultats similaires avec 0.5 % de matériel génétique provenant d'anguilles américaines dans les anguilles européennes (3 américaines, et 3 individus mixtes sur 591) et 1% du matériel génétique provenant d'anguilles européennes en Amérique (2 européennes et deux mixtes sur 210 anguilles) (Maes, 2005).

Schmidt (1922) a proposé qu'une croissance différente des larves d'anguilles européennes et américaines était à l'origine de la ségrégation. Un réexamen des données de croissance de Schmidt par Boëtius et Harding (1985) a montré que les courbes de croissance étaient parallèles (*voir paragraphe 3.3.6 sur la durée de la migration*) et que le retard de croissance des anguilles européennes n'était lié qu'à un décalage du pic de ponte.

Une deuxième hypothèse stipule que les larves d'anguilles américaines pourraient acquérir la capacité ontogénique d'effectuer la métamorphose après 6-8 mois et garder cette capacité pendant 4-6 mois alors que les anguilles européennes n'acquerraient cette capacité que plus tard (McCleave *et al.*, 1987; McCleave, 1993; Castonguay *et al.*, 1994a). McCleave (1993) indique qu'une plasticité considérable chez l'anguille européenne doit exister pour la durée de la phase larvaire. Mais pour Kettle et Haynes (2006) la courantologie permettrait à des larves d'*Anguilla anguilla* d'être retrouvées sur les côtes américaines après deux ans. Ainsi, l'hypothèse d'une ségrégation des deux espèces par des durées variables ne suffit pas à expliquer l'absence d'anguilles européennes sur les côtes américaines.

La seule zone où des hybrides présentent une survie plus grande est l'Islande où on trouve 11-15 % du matériel génomique venant de l'anguille américaine, et 6.3% d'hybrides F1 (Maes, 2005). Ces résultats montrent ainsi la présence d'une zone d'hybridations dans la mer des Sargasses, et que cette dernière reste détectable à 6000 kms de son origine. Cependant en Islande, la dominance des espèces parentales, la présence seulement occasionnelle d'hybrides F1 et l'absence d'hybrides F2 suggèrent une contre sélection contre les hybrides. De plus, le maintien des structures génétiques des deux espèces montre qu'il existe un isolement reproducteur qui pourrait être lié au comportement des géniteurs ou à une survie beaucoup plus faible des hybrides ayant une migration active intermédiaire entre les deux espèces (Maes, 2005). Toutefois, une autre étude sur le sujet montre que les hybrides

Islandais pourraient avoir une meilleure survie au stade civelle et anguille jaune et également une meilleure survie au-delà de la première génération (Albert *et al.*, 2006).

3.3.5 Métamorphose

Les leptocéphales d'*Anguilla* se métamorphosent en leur stade juvénile avant l'arrivée dans les eaux côtières (Cieri, 1999) lors de l'atteinte du talus continental (Schmidt, 1909; Tesch, 1980). La « remontée du fond » pourrait être un des déclencheurs de la métamorphose (McCleave *et al.*, 1987). Des changements radicaux interviennent alors au niveau morphologique, physiologique et biochimique lors de cette la métamorphose. Les leptocéphales cessent de s'alimenter et diminuent en taille et poids humide (Pfeiler, 1999). Ils perdent la compression latérale typique (Hulet et Robins, 1989), catabolisent leur matrice gélatineuse acellulaire stockée de manière centrale tout le long du corps, et modifient leur équilibre osmotique en calcium, chlorure et sodium (Pfeiler, 1986, 1999). La métamorphose conduit aussi au développement des systèmes chemo- et mécano-sensoriels et une diminution du système visuel (Tomoda et Uematsu, 1996).

3.3.6 Durée de la migration larvaire.

L'une des principales questions à aborder lors d'une revue bibliographique concerne l'âge des civelles. Force est de constater qu'il existe une abondante littérature et que cette dernière est contradictoire.

Observation et interprétation des otolithes.

Une durée de vie de moins d'un an a été proposée pour les civelles d'anguilles européennes à leur arrivée sur les côtes sur la base du dénombrement des stries d'accroissement journalières, par Raymonde Lecomte-Finiger (Lecomte-Finiger et Yahyaoui, 1989; Lecomte-Finiger, 1992; Lecomte-Finiger *et al.*, 1992; Lecomte-Finiger, 1994a). Ces résultats ont été soutenus par les études ultérieures (Désaunay et Guérault, 1997; Arai *et al.*, 2000).

D'autres auteurs ont compté un nombre plus élevé de stries à la surface de l'otolithe. Ainsi, Antunes et Tesch (1997) indiquent que la périphérie de l'otolithe (zone de métamorphose) n'est pas lisible. En utilisant les structures plus fines, parfois présentes au sein de l'otolithe dans la zone diffuse, les auteurs arrivent à un total de 560 jours. Jansen (1991) calcule une durée encore différente de 471 jours mais indique également que l'interprétation n'est pas possible (Cieri, 1999). Les auteurs indiquent qu'il est possible de compter 200 jours dans la zone CZ (*zone of countable rings*). Ils indiquent que ce résultat est cohérent avec un dépôt journalier sur les otolithes entre la reproduction en mars/avril et le début de l'hiver. Ce dernier, marqué par des températures plus faibles et des conditions trophiques moins favorables à la croissance, se traduit également par une l'apparition d'une zone où les dépôts ne sont plus identifiables. Enfin, plus récemment, Wang et Tzeng (2000) estiment une durée légèrement supérieure à 1 an (13 à 15 mois soit 420 à 468 jours).

L'estimation de l'âge des civelles grâce aux otolithes fait l'objet de plusieurs critiques. Les interprétations des structures observées sur l'otolithe et le comptage du nombre de stries sont très variables (McCleave, 2008). Elles ne peuvent être validées (Campana, 2001). La comparaison des nombres de stries aux stades civelles et leptocéphales semble mettre en avant une résorption partielle de l'otolithe à la métamorphose (Cieri et McCleave, 2000). La possibilité d'arrêt du dépôt quotidien d'annuli lorsque les conditions trophiques sont défavorables existe aussi (McCleave *et al.*, 1998). Dans son article sur la physiologie des leptocéphales, Pfeiler (1999) indique que, du fait du faible taux métabolique des leptocéphales et de leur mode de nutrition unique, on ne peut pas faire l'hypothèse d'un dépôt journalier des incréments sur la surface de l'otolithe pendant des périodes prolongées de la phase I (pré-métamorphique).

Ce constat est renforcé par les résultats obtenus lors de l'observation et de l'interprétation des dépôts sur les otolithes de leptocéphales d'anguille américaine de 10 à 60 mm (Castonguay, 1987). En faisant l'hypothèse d'un dépôt journalier des incréments, la croissance mensuelle est estimée à 11.4 mm/mois. Sur cette base, un leptocéphale d'*Anguilla rostrata* pondu lors du pic de ponte en février (Kleckner et McCleave, 1985) atteindrait sa taille maximale (55- 65 mm) en juillet en 5 mois. Or, les premiers leptocéphales d'*Anguilla rostrata* en métamorphose ne sont rencontrés qu'en octobre. L'auteur conclut que, soit son échantillon a eu une croissance plus forte que les autres (il indique

toutefois qu'il n'y a pas d'évidence d'une productivité plus forte dans la mer des Sargasses pour une ponte tardive), soit le dépôt n'est pas journalier et la préparation de l'otolithe l'a amené à faire une erreur. Il indique enfin qu'il serait nécessaire de suivre le dépôt journalier sur des leptocéphales à bord d'un navire. Malgré la difficulté évidente, Désaunay, Guérault et Grellier (1998, non publié) ont réalisé une expérimentation de ce type. Ils indiquent que chez des leptocéphales maintenus à 16 °C et en conditions constantes de luminosité, il n'est pas possible d'observer un dépôt journalier mais que la largeur de la zone déposée est en accord avec la durée extrapolée à partir de dépôts observés avant l'expérimentation.

Analyse de la dispersion et de la croissance des leptocéphales collectés dans l'océan.

L'analyse spatio-temporelle des tailles de leptocéphales observés dans l'océan Atlantique permet de faire des hypothèses sur leur croissance et leur dispersion. Schmidt (1922) observe jusqu'à trois séquences distinctes dans les gammes de taille d'anguilles européennes observées dans l'océan (exemple en Mai sur la Figure 4). Il en conclut que la migration vers les côtes européennes s'effectue en deux à trois ans. En utilisant les données de Schmidt (1922), Tesch (1977) dresse des courbes de croissances des leptocéphales d'anguilles américaines et européennes. La croissance serait plus forte pour les leptocéphales d'anguilles américaines. C'est sur la base de ce résultat non publié que Schmidt a construit son hypothèse de ségrégation des deux espèces (voir partie précédente).

Un réexamen des données de Schmidt par Boëtius et Harding (1985) montre qu'il n'y a pas de différence significative dans les taux de croissance de *Anguilla anguilla* (5.3 mm TL/ mois) et d'*Anguilla rostrata* (5.6 mm TL / mois). La plus grande taille des leptocéphales d'anguilles américaines s'expliquerait par une ponte plus précoce de ces dernières. Le calcul de la croissance est effectué sur le groupe d'âge le plus facile à séparer des autres: les larves de moins de 40 mm.

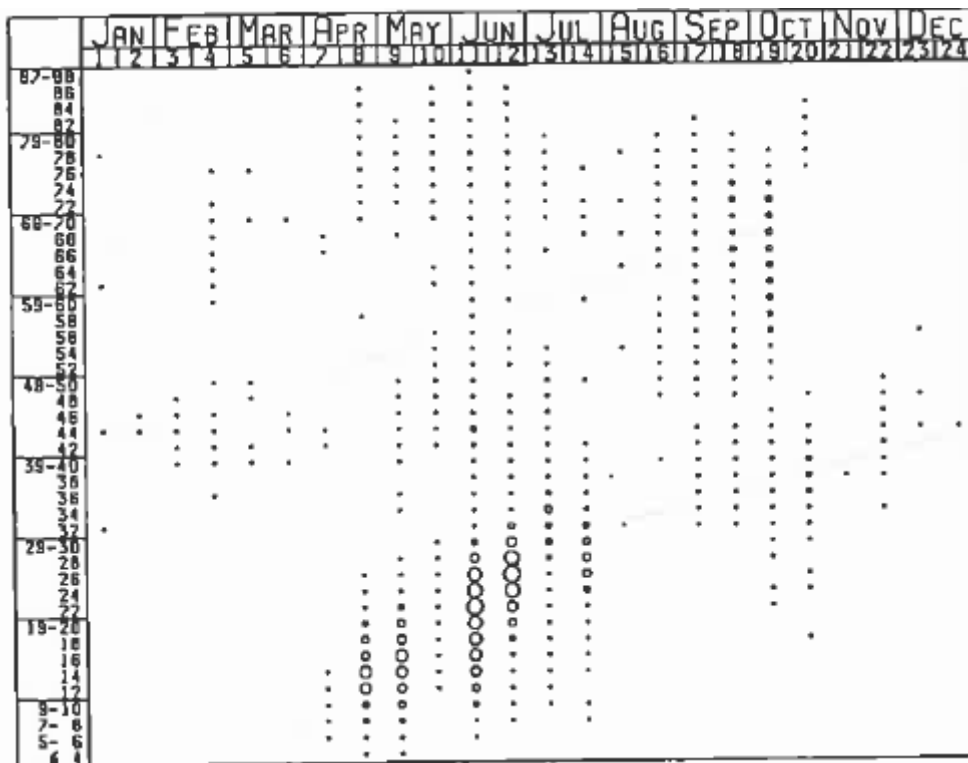


Figure 4.- *Anguilla anguilla* : longueur en fonction de la semaine, de l'ensemble des échantillons danois collectés avant 1922, incluant les captures à l'Est de 40°W et les captures méditerranéennes. La taille du cercle correspond au nombre de larves, les cercles les plus larges correspondent à 600 larves (source : Boëtius et Harding, 1985, p149).

Pour les leptocéphales d'anguilles américaines, une croissance plus importante (7.2 mm / mois) est calculée par Kleckner et McCleave (1985). Cette croissance dure jusqu'en octobre, puis diminue ou s'arrête. Les résultats sont clairs et relativement en accord avec l'interprétation des otolithes. Pour

l'anguille européenne, l'examen des tailles par Boëtius et Harding (1985) (Figure 4) montre que la lecture de la croissance n'est pas évidente, sauf lors des six premiers mois.

En analysant la taille des leptocéphales capturés à plusieurs mois d'intervalles, la même année, dans l'océan, Tesch (1998) démontre l'existence de deux modes distincts. En les séparant par des méthodes de décomposition polymodale, il détermine la croissance en suivant ces modes à plusieurs mois d'intervalle. Il calcule ainsi une croissance printanière de 4.5 mm par mois pour le premier groupe. Cette croissance est compatible avec l'atteinte d'une taille de leptocéphale de 41,4 mm en novembre et une naissance en février. Il calcule une croissance beaucoup plus faible de 1.5 mm par mois durant l'automne et l'hiver. Durant le deuxième été, la croissance des plus grands leptocéphales (de 50-60 à 70-80 mm) serait également faible (1.8 à 2.7 mm par mois) en faisant l'hypothèse que la période de faible croissance hivernale dure six mois. Elle serait encore plus faible durant un éventuel troisième été. Pour l'auteur, la durée de la migration serait donc de deux à trois ans.

Modélisation océanique.

Les simulations numériques du transport des leptocéphales suggèrent que la migration larvaire des anguilles américaines durerait huit mois et que, de ce fait, celle des anguilles européennes serait de deux à trois ans (Power et McCleave, 1983). Kettle et Haines (2006) calculent une durée de migration larvaire de moins de deux ans pour *A. anguilla* et inférieure à 1 an pour *A. rostrata*. Bonhommeau (2008) indique que des durées de simulation plus longues conduisent à des durées de traversée océanique beaucoup plus importantes. Or, Kettle et Haines (2006) ont arrêté leurs simulations après deux ans. En incluant une hypothèse de mortalité dans le modèle, Bonhommeau arrive à une durée de traversée océanique légèrement inférieure à deux ans (22 mois).

Nage active.

La nage active des leptocéphales a alors été proposée par plusieurs auteurs pour expliquer les temps plus courts de migration larvaire estimés d'après l'observation des otolithes. Les arguments avancés concernent la présence de larves dans des zones sans courant (Lecomte-Finiger *et al.*, 2004), l'impossibilité du transport par le Gulf Stream par la présence de zones tourbillonnaires latérales (Tesch, 2003), le fait que le transport rapide rapporté par des flotteurs de surface n'est pas observée aux profondeurs de migration des leptocéphales (Tesch, 2003), l'impossibilité de traverser le détroit de Gibraltar (Tesch *et al.*, 1986), l'observation de la nage d'un leptocéphale en aquarium, les différences de taille de leptocéphales observées dans l'océan.

Un réexamen des tailles de leptocéphales au niveau océanique par McCleave *et al.*, (1998) ne permet pas d'observer de gradient de tailles. Le transport au niveau de Gibraltar reste également possible, voire probable, si les courants de marée sont considérés et si on enlève le biais d'évitement des filets à plancton dans la zone photique en période diurne.

Les larves de stade I (pré-métamorphiques) ne bénéficient ni de capacité d'orientation, ni d'un développement complet des myomères caudaux. En conséquence, elles dérivent avec les courants océaniques. Même les grands leptocéphales maintiennent un faible niveau métabolique (Bishop et Torres, 2001). Ils n'ont ni la musculature (Leonard et Summers, 1976), ni les réserves (Pfeiler, 1999; Bishop *et al.*, 2000; Bishop et Torres, 2001) pour effectuer une nage active efficace et prolongée, et ne peuvent pas nager plus vite que le courant (Cheng et Tzeng, 1996).

Les expérimentations de simulation basées sur des modèles de circulation océanique en prenant en compte la profondeur de migration des larves montrent qu'une migration en profondeur accroît les chances d'atteindre l'Europe et que des simulations à des profondeurs constantes de zéro à 400m permettent une migration efficace sur l'ensemble de l'aire de répartition (au Nord du Maroc) (Kettle et Haines, 2006). Un comportement de migration vertical actif permettant de sélectionner la profondeur où la vitesse est la plus grande, augmente les temps de migration (Bonhommeau, 2008). Une nage horizontale à plus de 3.4 longueurs de corps par seconde sur une distance de 8000 kms serait requise pour une traversée en moins de 6 mois ce qui est hautement improbable (Bonhommeau, 2008).

Conclusion.

Anguille américaine.

La migration larvaire de l'anguille américaine est estimée à moins d'un an quelle que soit la

méthode utilisée (Figure 5). Les durées calculées à partir des otolithes sont inférieures aux durées basées sur les modèles ou les observations de leptocéphales. Il existe toujours un doute sur le dépôt journalier lors de la phase leptocéphale (Castonguay, 1987) et la résorption partielle de l'otolithe à la métamorphose lors de la lecture chez les civelles (Cieri et McCleave, 2000).

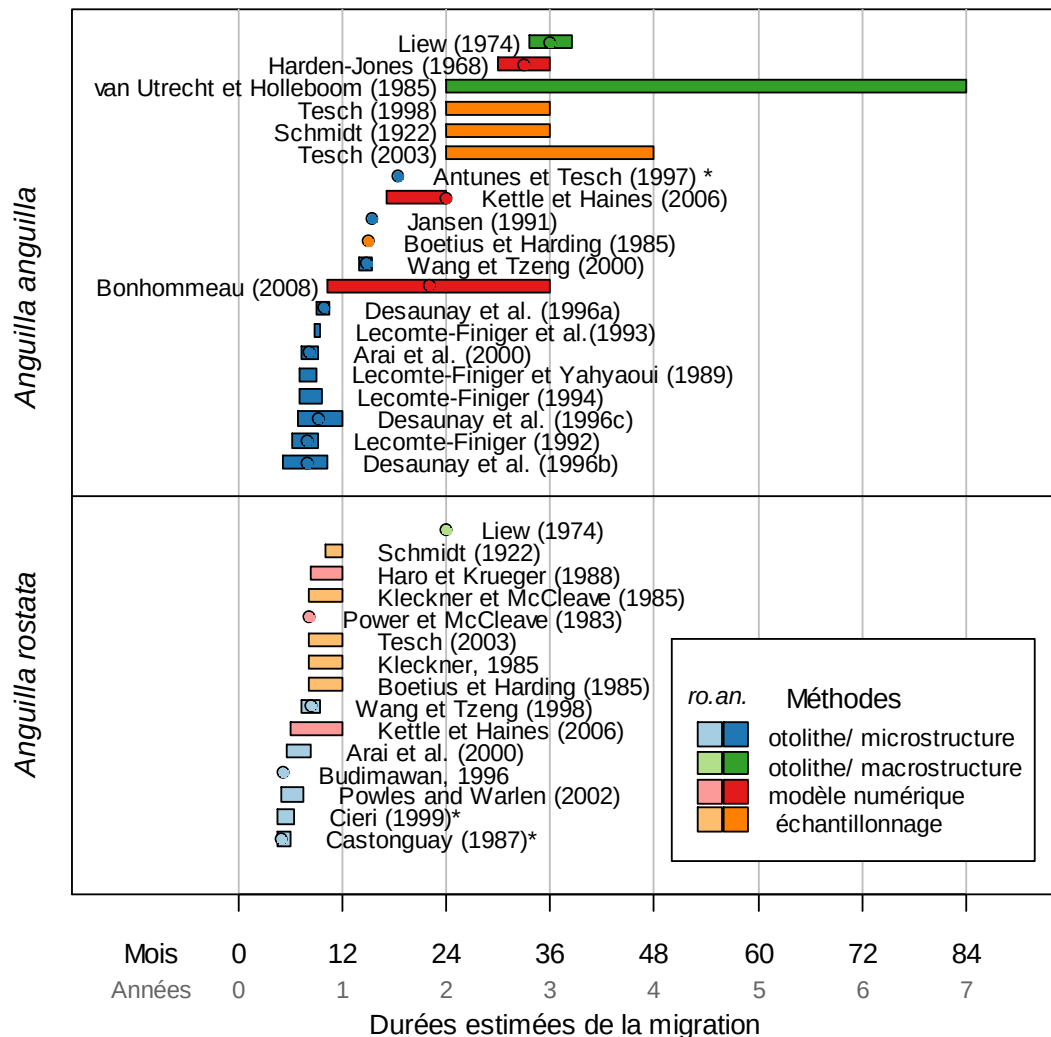


Figure 5.- Durées de migration larvaires relevées dans la bibliographie pour l'anguille européenne (an.) et l'anguille américaine (ro.) et en fonction de la méthode. * les auteurs pensent que leurs résultats indiquent un problème à la lecture, Van Utrecht et Holleboom (1985) in Tesch (2003); Jansen (1991) in Antunes et Tesch (1997); Budimawan (1996) in Powles et Warlen (2001).

Anguille européenne.

Les durées affichées pour la migration larvaires de l'anguille européenne sont éminemment variables (figure 5). Les durées calculées à partir des otolithes sont les plus variables quand on intègre macro et microstructures. Plusieurs auteurs indiquent qu'il n'est pas possible d'interpréter les microstries des otolithes. D'autres stipulent que le rétrocalcul des dates de ponte peut mener à des résultats incohérents (McCleave et al., 1998; Tesch, 1998). Chez les auteurs combinant une lecture d'âge chez l'Anguille américaine et l'Anguille européenne, la différence d'âge de l'ordre de 7 mois (Wang et Tzeng, 2000) pourrait être compatible avec une route de sortie de la mer des Sargasses qui serait la même pour les deux espèces (McCleave, 2003). Par contre, une différence de moins de deux

mois obtenue par Arai *et al.* (2000) nécessite d'imaginer une route de migration différente.

Compte-tenu des incertitudes pesant sur les « lectures » d'otolithes (Mc Cleave, 2008), et la cohérence des données de simulation océanique et surtout d'observation des leptocéphales dans l'océan, mon opinion est qu'il est probable que le temps de migration larvaire soit variable mais d'un peu moins de deux ans, comme suggéré par (Bonhommeau, 2008).

3.4 La phase civelle.

Le stade civelle comprend tous les stades de développement depuis la fin de la métamorphose jusqu'à la métamorphose complète (Tesch, 2003). L'entrée depuis le milieu marin jusqu'au milieu continental va comprendre des changements morphologiques, physiologiques et une phase de migration permettant la pénétration en amont des estuaires (Elie et Rochard, 1994).

3.4.1 Evolution morphologique.

Taille.

La taille des civelles arrivant en estuaire diminue au cours de la principale saison d'arrivée. Cette observation a été faite chez *Anguilla anguilla* par de très nombreux auteurs (Heldt et Heldt, 1929; Boëtius, 1976; Elie, 1979; Cantrelle, 1981; Charlon et Blanc, 1982; Lecomte-Finiger, 1983b; Yahyaoui, 1983; Gandolfi *et al.*, 1984; Gascuel, 1987a; Weber, 1987; Naismith et Knights, 1988; Désaunay *et al.*, 1993a; Elie et Rochard, 1994; White et Knights, 1997a; De Casamajor, 1998; Wang et Tzeng, 1998; De Casamajor *et al.*, 2001a, 2002; Lambert *et al.*, 2003; Tesch, 2003; Pujolar *et al.*, 2006; Bureau Du Colombier *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2007b). L'unique exception est Antunes & Weber (1996) in (Wilson *et al.*, 2007b) qui indiquent que l'augmentation de taille est probablement due à la reprise alimentaire.

Pour *A. rostrata*, une réduction de taille est observée par Haro et Krueger, (1988), Jessop (1998) et Jessop (2003b) mais pas par Cieri(1999) ni Powles et Warlen (2001). La diminution saisonnière est également rapportée pour *A. japonica* (Kawakami *et al.*, 1999), *A. australis* (Jellyman, 1977; Sloane, 1984b; Chisnall *et al.*, 2002; Jellyman et Lambert, 2003), *A. dieffenbachii* (Jellyman, 1977; Chisnall *et al.*, 2002; Jellyman et Lambert, 2003) ; non réduction pour : Pease *et al.*(2003) qui observent même une taille maximale au milieu de la saison pour *A. dieffenbachii* et *A. reinhardtii*. Chez *Anguilla anguilla*, la variation saisonnière de la taille a par ailleurs été modélisé (Guérault *et al.*, 1995; Désaunay et Guérault, 1997; Dekker, 1998).

Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer la diminution saisonnière de taille: vitesse de nage plus rapide des civelles plus grandes (Wilson *et al.*, 2007b) leur permettant de mieux négocier les courants fluviaux (Jessop, 1998); variation dans la durée de la phase marine post-métamorphique (Strubberg, 1913; Jellyman, 1977; Sloane, 1984b; Boëtius et Boëtius, 1989; Dekker, unpublished), variation dans la durée de la phase marine (Chisnall *et al.*, 2002), variations saisonnières de production phytoplanctoniques dans l'océan influant sur la croissance (McCleave, 1993; Désaunay et Guérault, 1997; Jellyman et Lambert, 2003).

Par ailleurs, la taille des civelles varie aussi en fonction des années (Désaunay et Guérault, 1997; Dekker, 1998, unpublished) et de la latitude (Strubberg, 1913; Haro et Krueger, 1988)

La métamorphose du leptocéphale en civelle s'accompagne d'une réduction de la taille (Schmidt, 1909; Tesch, 2003). Une diminution de taille au cours de l'avancement des stades est aussi observée par certains auteurs (Strubberg, 1913) mais pas par d'autres (Heldt et Heldt, 1929; Boëtius, 1976; Boëtius et Boëtius, 1989). La réduction de taille, quand elle est observée, serait une conséquence du jeûne (Rodriguez *et al.*, 2005) et dépendrait ensuite du type d'alimentation des civelles et de la salinité ambiante (Yahyaoui, 1983).

Poids et coefficient de condition.

Les mêmes tendances saisonnières se retrouvent pour le poids et pour la taille, mais évidemment avec un caractère accentué par la diminution du coefficient de condition.

Comme généralement chez les poissons, la diminution du poids et du coefficient de condition reflète un changement saisonnier des réserves énergétiques disponibles chez la civelle (Boëtius et Boëtius, 1989). La variation saisonnière du coefficient de condition des civelles est expliquée par le fait que l'alimentation des civelles en estuaire (Bardonnnet et Riera, 2005) n'est pas suffisante pour compenser le coût métabolique de la migration et que la fin de la métamorphose se traduit une

ossification, un développement des muscles. Une partie de cette dépense énergétique est basée sur les lipides stockés dans le foie et la cavité péritonéale (Rodríguez *et al.*, 2005), et accumulés lors du stade leptocéphale. L'augmentation des températures se traduit par une augmentation de la dépense énergétique des civelles (Kawakami *et al.*, 1999). L'analyse du contenu protéique et lipidique des civelles montre que le potentiel énergétique des civelles du golfe de Gascogne est deux fois plus important que celui des civelles du Danemark (Boëtius et Boëtius, 1989).

En conditions expérimentales, un poids plus élevé se traduit corrélativement par un niveau élevé d'activité, alors que la taille n'a pas d'influence (Bureau Du Colombier *et al.*, 2007).

Pigmentation.

La pigmentation superficielle des civelles évolue avec la saison (Elie et Rochard, 1994). L'observation de cette caractéristique a été mise à profit pour classer les stades de développement de la civelle (Elie *et al.*, 1982).

Autres paramètres morphologiques.

La vessie natatoire ne devient pleinement fonctionnelle que dans les derniers stades de développement de la civelle. En effet, lors de leur arrivée en estuaire, les civelles ont une flottabilité négative (Hickman, 1981; Williamson, 1987).

Peu après leur entrée en estuaire, le tube digestif se développe également (Vilter, 1945b, a; Cantrelle, 1981; Monein-Langle, 1985; Ciccotti *et al.*, 1993).

Des dépôts journaliers d'aragonite sont observés sous forme de stries sur les otolithes (Umezawa *et al.*, 1989; Umezawa et Tsukamoto, 1991; Martin, 1995; Cieri, 1999; Cieri et Mc Cleave, 2001). Des marques de stress sont également observées. L'origine de ces marques fait l'objet de résultats contradictoires. Le dépôt d'une marque de transition au contact de l'eau douce a d'abord été suggéré par Michaud *et al.* (1988), car la marque était absente chez les civelles capturées en estuaire alors qu'elle était présente chez celles capturées en eau douce. Cependant, Lecomte Finiger *et al.* (1993) indiquent que la marque de transition peut être déjà déposée lorsque les civelles sont prélevées en eaux côtières. Des civelles d'anguilles américaines placées en conditions expérimentales dans une eau à 30 ppm montrent cette marque (Cieri, 1999; Cieri et Mc Cleave, 2001). Or ce dépôt n'est pas lié au stress du transfert en conditions expérimentales. En estuaire, une marque de transition est déposée chez 20% des individus collectés dans les zones en aval et 70% des individus des zones en amont. Pour ces auteurs, les raisons physiologiques conduisant au dépôt de cette marque demeurent inconnues (Cieri, 1999; Cieri et Mc Cleave, 2001). A l'opposé, l'examen des rapport strontium/calcium chez la civelle d'anguille japonaise montre que des marques multiples sont déposées au moment de l'entrée en eau douce, et les auteurs concluent que ces marques sont des marques de stress causées par le changement de milieu (Kawakami *et al.*, 1998).

3.4.2 Physiologie.

Le rôle des hormones (T3 et T4) sur la métamorphose a été démontré chez les poissons plats (Inui et Miwa, 1985; Miwa et Inui, 1987; Miwa *et al.*, 1988) et chez d'autres téléostéens (Miwa et Inui, 1985; Hirata *et al.*, 1989; Parker et Specker, 1990; De Jesus *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 2000) incluant les anguilliformes (Kitajima *et al.*, 1967; Yamano *et al.*, 1991) et plusieurs espèces du genre *Anguilla* (Ozaki *et al.*, 2000). La métamorphose du leptocéphale prend fin au stade civelle qui constitue, comme chez le poisson plat, la phase juvénile s'adaptant à un nouveau milieu de vie. Ainsi, l'influence de la thyroxine sur le développement de la pigmentation de la civelle (Vilter, 1946b; Jegstrup et Rosenkilde, 2003), illustre le contrôle de la fin de la métamorphose par l'axe hypothalamo-hypophysaire et la glande thyroïde (Mellinger, 1994; Power *et al.*, 2001). Les hormones thyroïdiennes influent sur la migration des civelles (Edeline *et al.*, 2004; Edeline *et al.*, 2005; Imbert, 2008) et leur sédentarisation (Jegstrup et Rosenkilde, 2003; Edeline *et al.*, 2005). Elles augmentent lorsque les civelles sont transportées en eau douce (Monaco *et al.*, 1981). Elles régulent également les migrations des anguillettes (Castonguay *et al.*, 1990; Imbert, 2008) avec un mécanisme différent de celui des civelles (Imbert, 2008).

L'augmentation saisonnière du taux d'hormone de croissance pourrait être interprétée comme une augmentation de la détresse physiologique des civelles ayant un plus faible coefficient de condition (Lambert *et al.*, 2003).

3.4.3 Alimentation et croissance.

La reprise alimentaire des civelles est progressive, et peut être observée exceptionnellement dès le stade VB (Cantrelle, 1981; Tesch, 2003) mais elle intervient surtout au stade VIA1 (Cieri, 1999; Tesch, 2003) avec un remplissage complet du système digestif seulement à partir du stade VIA2 (Cantrelle, 1981; Charlon et Blanc, 1983; Tesch, 2003) ou VIA3 (Lecomte-Finiger, 1983a). Ces résultats sont en cohérence avec les modifications de signature isotopique surtout à partir du stade VIA1 en estuaire (Bardonnnet et Riera, 2005).

Le jeûne des civelles se traduit par une perte de poids qui peut intervenir jusqu'au stade VIAIII (Tesch, 2003), et par une diminution du contenu en lipides (Charlon et Blanc, 1983) s'ajoutant à la diminution saisonnière des réserves lipidiques (Charlon et Blanc, 1983; Kawakami *et al.*, 1999). La reprise alimentaire n'entraîne pas immédiatement une croissance des civelles. Le retard constaté est de trois semaines (Elie et Daguzan, 1976; Cantrelle, 1981; Yahyaoui, 1983) à cinq semaines (Elie et Daguzan, 1980). Une salinité plus forte semble retarder la reprise trophique des civelles et allonge la période de perte pondérale (Yahyaoui, 1983).

Cette reprise alimentaire s'accompagne d'un développement du tube digestif (Cantrelle, 1981; Monein-Langle, 1985; Ciccotti *et al.*, 1993) et d'une accumulation de dépôts lipidiques dans la cavité péritonéale. Une augmentation du rapport C/N chez des civelles en croissance pondérale correspond à un stockage d'énergie plutôt qu'une croissance musculaire (Cieri, 1999).

Les résultats concernant la croissance entre environnements différents sont cependant contradictoires. En effet, pour Edeline et Elie (2004) la croissance est supérieure en eau salée. Ainsi celles ayant fait le choix expérimental de se diriger vers un tube d'eau salée deux fois ont un meilleur taux de croissance que les autres. D'autres auteurs (Rodriguez, 2004; Rodriguez *et al.*, 2004 *in* Rodriguez *et al.*, 2005) observent que la croissance ne change pas en fonction de la salinité. Yahyaoui (1983), quant à lui, trouve que la croissance décroît si la salinité augmente.

Le passage à un mode de vie benthique se traduit aussi par un changement de comportement, les civelles devenant plus solitaires et territoriales (Knights, 1987). L'adoption d'une hiérarchie sociale au sein de la cohorte va entraîner un fort différentiel de croissance mais avec l'avantage de réduire le coût de la compétition au niveau individuel. Les individus dominés vont avoir recours à une nage d'évitement pour échapper aux congénères (Richards, 1989). Comme pour de nombreuses espèces animales territoriales, ce stress social est probablement l'un des facteurs qui va promouvoir la migration plus importante des petits individus (Imbert, 2008). Ce mécanisme taille dépendant joue probablement un rôle au sein et entre les cohortes (Lambert, 2005; Lambert et Rochard, 2007).

3.4.4 Osmorégulation.

Chez les téléostéens marins, l'osmorégulation se fait majoritairement au niveau des branchies dans les cellules à chlorures, ainsi que dans le système digestif et les reins. Au niveau branchial, la Na⁺/K⁺-ATPase échange les ions Na⁺ et K⁺ en diminuant la concentration intracellulaire des cellules à chlorure en Na⁺. Le gradient de Na⁺ est utilisé pour transporter les ions Cl⁻ à l'inverse de leur gradient électrochimique, à l'intérieur de la cellule, à l'aide du co-transporteur Na⁺:K⁺:2Cl⁻. Les ions chlorures, sont excrétés passivement en suivant le gradient osmotique à l'aide d'un canal à chlorure (Wilson *et al.*, 2004). Chez les téléostéens en eau douce, c'est encore la Na⁺/K⁺-ATPase qui intervient, mais la concentration intracellulaire en Na⁺ est alors utilisée pour transporter le Na⁺ dans le milieu intérieur à l'aide de canaux à Na⁺. L'activité de la Na⁺:K⁺ ATPase est moindre qu'en eau salée.

Le développement de la capacité osmorégulatoire chez les larves leptocéphales est retardé jusqu'au moment de la métamorphose en civelle (Hulet et Robins, 1989; Kaneko *et al.*, 2003; Sasai *et al.*, 2007). Les premières cellules à chlorures extra branchiales se retrouvent chez les jeunes stades de l'Anguille japonaise (Sasai *et al.*, 1998), puis elles vont apparaître sur les branchies et augmenter continuellement leur effectif jusqu'à l'arrivée des civelles en zone côtière. L'équilibre osmotique avec le milieu marin des leptocéphales va donc tout d'abord être remplacé par une hypo-osmorégulation active (excrétion d'ions) chez la civelle post métamorphique en milieu marin, puis par une hyper-osmorégulation active (absorption d'ions) pour les civelles qui passeront en eau douce (Wilson *et al.*, 2004).

A l'approche des côtes, les civelles vont développer au niveau des branchies des cellules de pavage branchiales ayant une activité Na⁺:K⁺ ATPase. Même lorsqu'elles sont maintenues en eau salée, le nombre de co-transporteurs associés à l'excrétion des ions chlorures diminue (Sasai *et al.*, 2007). L'œsophage et l'intestin se développent (Ciccotti *et al.*, 1993). Ces changements indiquent une

programmation ontogénique pour l'osmorégulation en eau douce. Mais, ils ne conduisent pas à un tropisme lié à un déséquilibre hydrominéral comme avancé dans les premières théories (Fontaine et Callamand, 1941a ; 1941b; Vilter, 1946a). Les anguilles sont capables d'effectuer l'ensemble de leur cycle en eau salée (Tsukamoto *et al.*, 1998; Tsukamoto et Arai, 2001; Daverat et Tomas, 2006).

Le passage en phase civelle pigmentée puis anguillette va progressivement diminuer la capacité à subir des variations brutales de salinité. L'adaptation à un environnement dulçaquicole se fait en diminuant l'activité des cellules à chlorure responsables de l'excrétion d'ions (Wilson *et al.*, 2007a; Wilson *et al.*, 2007b). Parallèlement à cette diminution, on observe une augmentation du taux de boisson, particulièrement chez les anguilles maintenues en eau salée lors du passage du stade civelle à anguillette (Birrell *et al.*, 2000). Une fois en eau douce, l'adaptation se fait par une diminution de l'activité des cellules à chlorure (Wilson *et al.*, 2004; Sasai *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2007a) et un taux de boisson plus faible qu'en eau salée (Birrell *et al.*, 2000).

Ces résultats sont confirmés par l'observation de la survie au moment du transfert entre des salinités variables. Le transfert rapide de civelles non pigmentées depuis une eau estuarienne vers l'eau douce ou l'eau salée ne pose pas de problème de mortalité (Crean *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2007a). Mais une fois pigmentées, les civelles meurent quand elles sont transférées en eau marine (Crean *et al.*, 2007). De même, la survie des civelles est plus faible lors d'un jeûne en eau salée qu'en eau saumâtre ou douce (Rodriguez *et al.*, 2005).

En conclusion, au moment de leur arrivée en estuaire, les civelles ont la capacité de gérer des variations brutales de salinité et se pré-adaptent à l'eau douce. Cette capacité diminue cependant chez l'anguillette même si les anguilles peuvent effectuer l'ensemble de leur cycle en eau salée.

3.4.5 Recrutement.

L'arrivée continentale des civelles se déroule en deux temps. La progression marine et estuarienne des civelles se fait par une nage active assistée par les courants de marée (Gascuel, 1986; Tesch, 2003). Au-delà de la limite du transport tidal, les civelles et les anguillettes continuent leur migration fluviale (Feunteun *et al.*, 2003).

Les principales arrivées de civelles en estuaire se font entre octobre et avril - mai (Elie, 1979; Cantrelle, 1981) et suivent une courbe en cloche (Elie, 1979; Cantrelle, 1981; Gascuel, 1986; Ben Abdallah, 1991a; Ben Abdallah, 1991b; Elie et Rochard, 1994; Lambert, 2005) qui peut être dissymétrique (Rochard, 1992). Mais des civelles peuvent être observées toute l'année (Lecomte-Finiger, 1983b ; Guérault *et al.*, 1991b ; Désaunay *et al.*, 1993b; Elie et Rochard, 1994; Désaunay et Guérault, 1997) quoiqu'en quantités plus réduites si on les compare aux abondances de pleine saison.

En termes quantitatifs, cette abondance est maximale dans la zone du nord du golfe de Gascogne et dans la Manche. Les recrutements relatifs pour différentes zones de l'Europe sont estimés de plusieurs manières :

- déduits des captures par des modèles de VPA (Virtual Population Analysis) construites sur 3 années par stades de vie (Dekker, 2000a) ;
- basés sur des modèles de transport océanique (Kettle et Haines, 2006; Bonhommeau, 2008) ;
- calculés à partir des captures en mer, mais dans ce cas les problèmes de capturabilité de civelles sur le plateau continental rendent cette estimation difficile (Tesch, 1980). En bref ils ne sont pas connus avec précision.

Sur la façade Atlantique et la Manche, on observe un décalage des arrivées, qui est bien décrit par la latitude mais pas la longitude (obs. pers.) avec un maximum d'abondance variant d'octobre (Gibraltar) à Avril-Mai au Danemark (Elie et Rochard, 1994). La saisonnalité des arrivées semble avoir changé sur la Gironde, avec des arrivées plus précoces qu'autrefois. Elle est négativement corrélée avec la NAO¹ (Beaulaton, 2008). Mais la période de migration à l'entrée du lac IJsselmeer varie en fonction des conditions locales, notamment de température, et ne montre pas l'auto corrélation temporelle permettant d'indiquer une tendance sur le long terme (Dekker, 1998). Sur la Vilaine, Désaunay *et al.* (1993b) interprètent le décalage du pic de recrutement par des conditions environnementales, combinaisons de débits et coefficients de marée. Pourtant, hormis pour des températures très basses, l'influence des facteurs environnementaux sur le recrutement en Vilaine n'est pas évidente (Chap 6).

¹ Oscillation Nord-Atlantique

Les variations intra-saisonnières du recrutement, et notamment l'évolution multimodale des CPUE² (Rochard, 1992; Désaunay *et al.*, 1993a) ont conduit à estimer que les courants de marée engendrent l'entrée de vagues successives qui se mélangent en estuaire (De Casamajor *et al.*, 2001a, b; Lambert *et al.*, 2003). Mais la différenciation génétique des civelles échantillonnées à différentes périodes au cours d'une saison de migration (Pujolar *et al.*, 2007) n'indique pas que la migration soit constituée de vagues successives. L'examen des captures journalières sur la Vilaine semble plutôt révéler un processus continu, variant en intensité en fonction de la modulation du transport tidal.

3.4.6 Migration.

Migration des civelles en mer.

Si on ne trouve pas de larves au-delà du talus continental, on peut cependant trouver des civelles jusqu'aux Bermudes à 1000 km des côtes Atlantiques (Tesch, 2003). Dans l'océan, les civelles gardent le comportement de migration verticale diurne des leptocephales (Tesch, 1980; Tesch *et al.*, 1986). Elles utilisent les courants de flot (Creutzberg, 1958) et une nage active pour se déplacer (Tesch, 2003). Un mécanisme de transport actif est en effet nécessaire chez l'anguille américaine pour expliquer le transfert des larves vers le continent américain car les advections en provenance du Gulf Stream vers les eaux du talus continental sont limitées en volume (Kleckner et McCleave, 1985). De même, une nage active des civelles, avec une utilisation sélective des courants favorables permet seule d'expliquer la traversée du Kattegatt par les civelles (Westerberg, 1998).

Une partie des civelles en migration ne va donc jamais pénétrer en eau douce et pourra passer toute sa vie en estuaire ou en mer. Ce type de comportement a été décrit sur la base de l'analyse des rapports strontium / calcium dans les otolithes chez *A. anguilla* (Tsukamoto *et al.*, 1998; Tzeng *et al.*, 2000; Arai *et al.*, 2006; Daverat *et al.*, 2006), *A. rostrata* (Jessop *et al.*, 2002) et *A. japonica* (Tsukamoto et Arai, 2001).

Facteurs internes déterminant la migration.

La migration des civelles est déterminée par leurs réserves énergétiques. En conditions expérimentales, le coefficient de condition et le poids des civelles déterminent le niveau de migration (Edeline *et al.*, 2006; Bureau Du Colombier *et al.*, 2007). Ce statut énergétique ne se reflète pas forcément dans la taille des civelles, moins sujette à fluctuations. Ainsi, les civelles migrantes sont légèrement plus grandes que les résidentes dans certaines expériences (Bardonnet *et al.*, 2003) mais pas dans d'autres (Bureau Du Colombier *et al.*, 2007). En estuaire, les civelles qui se sédentarisent présentent un poids plus faible que les civelles migrant avec le flot ou sur une passe (Edeline *et al.*, 2004).

Facteurs environnementaux influençant la migration

Température

Deux seuils de température influent sur le comportement migratoire des civelles.

Le premier concerne le transport tidal sélectif. Un refroidissement vers une température comprise entre 4 °C et 6 °C provoque une cessation d'activité et une chute des captures chez la civelle d'anguille européenne (Deelder, 1952, 1958; Elie, 1979; Cantrelle, 1981; Lecomte-Finiger et Razouls, 1981; Gascuel, 1986; Désaunay *et al.*, 1987; Elie et Rochard, 1994). La civelle cesse sa migration verticale et n'est plus capturable dans la colonne d'eau.

Le second concerne la migration fluviale à contre courant des civelles. Il correspond à des températures plus élevées entre 9 et 12°C. Ce seuil est trouvé chez *Anguilla anguilla* (Deelder, 1952; Meyer et Kühl, 1953; Schmeidler, 1957; Deelder, 1958; Lowe, 1961; Hvidsten, 1983; Gascuel, 1986; Tongiorgi *et al.*, 1986; McGovern et McCarthy, 1992; Dekker, 1998), *Anguilla rostrata* (Helfman *et al.*, 1984; Sorensen et Bianchini, 1986; Haro et Krueger, 1988; Jessop, 2003a), *Anguilla australis* et *Anguilla dieffenbachii* (Jellyman, 1977; Sloane, 1984a; McKinnon et Gooley, 1998; August et Hicks, 2008). Un seuil identique est trouvé pour la migration fluviale au stade anguillette (White et Knights, 1997b).

² Captures par Unité d'Effort

L'analyse des CPUE de pêcheries de civelles montre également deux types de seuils en cohérence avec ceux cités précédemment. Une période prolongée de froid peut être suivie d'une période de plus fortes captures, ce qui traduirait un "relargage" des civelles en estuaire (Désaunay *et al.*, 1987; Gascuel, 1987a; Ben Abdallah, 1989, 1991a; Matthew *et al.*, 2001). Une température maximale critique (proche de 11°C) semble influencer sur la capturabilité des civelles (Désaunay *et al.*, 1987). Les températures ont ainsi un effet négatif (corrélation négative) sur les captures des pêcheurs professionnels maritimes et un effet positif à court terme suivi d'un effet négatif à long terme (2 semaines) sur les captures des pêcheurs professionnels fluviaux (Ben Abdallah, 1989). Sur la Gironde, les CPUE augmentent fortement entre 4 à 9°C puis diminuent légèrement au-delà de 10°C (Beaulaton, 2008). Une tendance exactement similaire est trouvée sur le Couesnon pour le nombre de civelles migrant par les ventelles d'un barrage à marée. (Laffaille *et al.*, 2007). Les températures n'influent pas sur la capture de civelles sur l'Adour (De Casamajor *et al.*, 2000) mais un blocage est rapporté pour des températures de rivière de 5.5 °C (De Casamajor *et al.*, 2001b).

Le blocage de la migration pour un différentiel de température de 3-4°C entre les eaux en amont et en aval a été avancé par (Gandolfi *et al.*, 1984). Mais ce résultat est contredit par Martin (1995) et Jessop (2003a).

Les études expérimentales sur l'orientation des civelles en laboratoire montrent que des civelles se dirigent préférentiellement vers un tube ayant une température égale (Tosi *et al.*, 1990) ou inférieure à la température d'acclimatation (Tongiorgi *et al.*, 1988; Tosi *et al.*, 1988; Tosi *et al.*, 1989). Les civelles d'anguille japonaise choisissent une température supérieure à leur température d'acclimatation (Chen et Chen, 1991). L'activité de nage est plus importante à 18 °C qu'à 12°C (Edeline *et al.*, 2006). Ces deux seuils de températures sont enfin mis en évidence de manière expérimentale par Linton *et al.* (2007). Les seuils de température sont plus élevés pour la reptation des civelles (> 12-14°C) que pour leur nage à contre courant (>4-7°C). Il en est de même pour les températures optimales avec une reptation à 22°C et une nage à 12°C.

En termes de bilan, l'ensemble de ces données montre que deux seuils de températures semblent déterminer la migration des civelles. Une température de 4 à 6 °C bloque leur migration verticale et la possibilité de capture dans la colonne d'eau. A ma connaissance, ce seuil d'activité n'est mis en évidence que chez l'anguille européenne. L'activité de nage plus importante, nécessaire pour la remontée des fleuves, n'est présente qu'à partir d'un seuil de 9 - 11 °C. L'augmentation de température au-delà de ce seuil, diminue la probabilité de captures à court ou moyen terme dans les estuaires. L'effet de températures plus élevées sur la migration fluviale fait par contre l'objet de résultats contradictoires. Elle augmente l'activité natatoire en milieu expérimental mais elle est rarement décelée dans les études de terrain car elle évolue aussi de manière colinéaire avec d'autres variables, comme le débit ou la saisonnalité (Jessop, 2003a). Le rôle de l'augmentation des températures saisonnières sur la croissance de la population en place et l'augmentation de la migration sous la pression de phénomènes densité dépendants devrait sans doute être considéré, particulièrement aux hautes latitudes où ce facteur est limitant. La température moyenne semble en effet influencer sur l'intensité de la migration annuelle de civelles et anguillettes sur l'Imsa (Vøllestad et Jonsson, 1988). Le blocage pour des températures différentes entre l'amont et l'aval semble aussi devoir être remis en cause.

Marée

L'effet de la marée est difficile à séparer de celui du cycle lunaire (Elie et Rochard, 1994). L'action des marées sur la migration est démontrée par de nombreux auteurs (Jellyman, 1979; Sorensen et Bianchini, 1986; McGovern et McCarthy, 1992; Ciccotti *et al.*, 1995; Martin, 1995; De Casamajor, 1998; Jessop, 1998; Mckinnon et Gooley, 1998; Jellyman *et al.*, 1999; De Casamajor *et al.*, 2000; Silberschneider *et al.*, 2001; Sugeha *et al.*, 2001; Jellyman et Lambert, 2003; Jessop, 2003a; Pease *et al.*, 2003; Beaulaton et Castelnaud, 2005 ; Laffaille *et al.*, 2007). Toutefois, lors de l'analyse des captures expérimentales sur la Gironde, Lambert (2005) n'a pas trouvé d'effet significatif de l'appartenance à un des quartiers lunaires de marée lors d'un cycle flot-jusant.

Débit

Le débit a été mis en avant pour son rôle bloquant et son rôle attracteur.

Le fait est bien établi que les forts débits fluviaux entraînent une augmentation des captures des pêcheurs en aval de l'estuaire, conséquence d'un blocage hydraulique de la migration (Ben Abdallah, 1991a).

Le rôle attracteur du débit interviendrait pour les débits précédant la saison de pêche et sur la migration vers un estuaire donné. Cette hypothèse, basée à l'origine sur l'hypothèse du comportement

halophobique de la civelle a été reprise par de nombreux auteurs (Elie et Rochard, 1994; Lambert, 2005). Toutefois, à ma connaissance, cette relation n'a jamais été démontrée formellement. Testé en conditions expérimentales, l'effet de l'odeur d'une eau d'origine terrestre sur l'orientation des civelles est par contre très clair (Miles, 1968a; Sorensen, 1986; Sola et Tosi, 1993; Tosi et Sola, 1993; Sola, 1995; Sola et Tongiorgi, 1996, 1998; McCleave et Jellyman, 2002). Mais les mécanismes reliant les variations de débits de différents fleuves à l'orientation des civelles en mer sont probablement assez complexes. De plus, les analyses statistiques de l'effet des débits sur les captures donnent des résultats contradictoires, par exemple entre la Garonne et la Dordogne (Beaulaton, 2008). De même, le rôle du débit sur la rhéotaxie (Deelder, 1958; Miles, 1968b) des civelles au moment où les civelles pénètrent dans un estuaire en utilisant un transport tidal sélectif, donc avec une rhéotaxie négative, demande encore à être démontré.

Lumière

Les civelles sont influencées par l'alternance jour/nuit dans leur rythme, un grand nombre d'entre elles devenant actives lors des premières heures de nuit (Bardonnnet *et al.*, 2003; Bureau Du Colombier *et al.*, 2007). La lumière influence directement la migration des civelles (Fontaine, 1950) et leur capture (Elie, 1979; Jellyman, 1979; Gandolfi *et al.*, 1984; Gascuel, 1987b). L'action combinée de la phase lunaire et la turbidité détermine la position verticale des civelles en estuaire et, de là, leur capturabilité si la pêche est effectuée en surface (De Casamajor *et al.*, 1999, 2000). La sensibilité à la lumière augmente chez l'anguillette (Sørensen, 1950). Les montées de civelles peuvent être observées de jour sur la passe d'Arzal lors des pics de migration, mais les quantités en migration restent négligeables quand on les compare aux quantités nocturnes (obs. pers.).

3.5 Causes du déclin.

Le déclin du recrutement de l'anguille européenne est apparu dans les années 1980 (Moriarty, 1986; Guérault *et al.*, 1991a; Castonguay *et al.*, 1994a; Dekker, 1998, 2002; Beaulaton, 2008) après un pic de recrutement à la fin des années 1970. Les dernières données indiquent que la tendance amorcée dans les années 1980 se poursuit de nos jours, et que le recrutement est autour de quelques pour cent de son niveau maximal dans les années 1970 (Ices, 2007). L'anguille est maintenant listée dans le Livre Rouge des espèces menacées dans plusieurs pays (Bonhommeau, 2008), et a été incluse à l'annexe II de la convention sur le commerce international des espèces menacées (CITES) (Cites, 2006). L'anguille fait également l'objet d'un règlement européen visant à la restauration de la biomasse féconde à 40% de la biomasse pristine (Commission of the European Communities, 2005).

Les causes du déclin ne sont pas précisément connues. Un faisceau de présomptions a été envisagé (Moriarty et Dekker, 1997; Ices, 2002) mais il n'a pas été possible jusqu'à maintenant de mettre en avant un facteur précis sur le déclin de l'anguille (Castonguay *et al.*, 1994b; Dekker, 2004). Il est notable que dans les années 1960 précédant la chute du recrutement, le déclin des CPUE des anguilles jaunes de 15 à 35 centimètres avait été observé sur l'IJsselmeer, sans qu'une autre cause que l'augmentation de la mortalité naturelle entre la phase civelle et la phase anguille jaune ne puisse être mise en avant. Les causes de l'augmentation de cette mortalité ne sont pas connues (Dekker 2004), mais une tendance similaire a été observée sur l'ensemble de l'Europe (Dekker, 2003a).

Sans doute faut-il pour l'anguille comme pour beaucoup d'espèces amphihalines, invoquer les effets combinés de toutes les transformations et aménagements de l'environnement aquatique continental à l'échelle de son aire de répartition avec des pressions anthropiques de tous ordres dont évidemment l'accroissement des efforts de pêche.

3.5.1 Contamination chimique.

Les études concernant l'effet des différents polluants ont pu démontrer l'effet des métaux lourds (Amiard-Triquet *et al.*, 1987; Bruslé, 1990, 1994), avec particulièrement l'effet du cadmium (Biagiatti *et al.*, 1986; Gony *et al.*, 1988; Gill *et al.*, 1992; Lemaire-Gony et Mayer-Gostan, 1994; Lionetto *et al.*, 2000; Pierron *et al.*, 2007b; Pierron *et al.*, 2007a; Bird *et al.*, 2008; Pierron *et al.*, 2008), des composés aromatiques polycycliques (Van Der Oost *et al.*, 1994), des pesticides (Holmberg et Saunders, 1979; Ferrando et Andreu-Moliner, 1991; Van Der Oost *et al.*, 1991; Gimeno *et al.*, 1995; Couillard *et al.*, 1997; Sancho *et al.*, 1997; Roche *et al.*, 2000), des PCB (Van Der Oost *et al.*, 1991; De Boer *et al.*, 1994; Van Der Oost *et al.*, 1996; Knights, 1997; Van Der Oost *et al.*, 1997; Hewitt *et al.*, 1998; Agradi *et al.*, 2000; Roche *et al.*, 2000; Palstra *et al.*, 2006; Belpaire et Goemans, 2007; Maes *et al.*, 2007), et des microcystines liées aux blooms de cyanophycées (Acou, 2008).

Ces contaminations sont rarement à l'origine de mortalité directes chez les anguilles (Knights, 1997), sauf dans le cas de pollutions accidentelles, comme sur le Rhin (Spazier *et al.*, 1992). Cependant, Robinet et Feunteun (2002) et Belpaire et Goemans (2007) indiquent que même à un niveau très faible, une contamination par des PCBs, métaux lourds et des pesticides se traduit par un coefficient de condition médiocre et de faibles réserves lipidiques. La diminution de la capacité à stocker les lipides, pourrait conduire à une argenture prématurée. Les pollutions pourraient donc remettre en cause le succès reproducteur (Van Den Thillart, 2005; Ices, 2007). Toutefois, compte-tenu du nombre possible de substances incriminées (Belpaire et Goemans, 2007), et de leur effet sur le succès reproducteur, il est difficile d'aboutir à une estimation quantitative de l'effet des polluants sur la baisse du stock.

3.5.2 Parasites et maladies.

Le nématode *Anguillicola crassus* aurait été introduit au nord de l'Europe dans les années 1980 (Wiegloss *et al.*, 2008). Son introduction en Europe méridionale est liée à un transport d'anguilles d'Europe du Nord en Camargue (Dupont et Petter, 1988; Wiegloss *et al.*, 2008). En 1989, l'île d'Yeu, la Gironde, la Seine, la Somme et le Rhin sont infestés alors que la Bretagne semble encore indemne (Blanc, 1994). La progression parasitaire depuis une source d'introduction unique au nord de l'Europe est mise en évidence par une diminution de la diversité génétique depuis cette source. La population de la Bretagne semble résulter d'une colonisation naturelle du parasite, ayant évolué en plusieurs générations, et ayant probablement pénétré en Bretagne via le canal de Nantes à Brest (Wiegloss *et al.*, 2008).

Le parasite est originaire de l'Asie orientale (Kirk, 2003) où son hôte d'origine est l'anguille japonaise à Taiwan (Wiegloss *et al.*, 2008). Chez l'anguille américaine, le parasite est originaire du Japon (Wiegloss *et al.*, 2008). Les études sur l'extension du parasite sont nombreuses (Dekker et Van Willigen, 1989; Kamstra, 1990; Kennedy et Fitch, 1990; Boëtius, 1992; Höglund *et al.*, 1992; Haenen *et al.*, 1994; Molnár *et al.*, 1994; Székely, 1995; El Hilali *et al.*, 1996; Nielsen, 1997; Volpato, 1998; Wickström *et al.*, 1998; Antunes, 1999; Evans et Mathews, 1999; Matthew *et al.*, 2001; Audenaert *et al.*, 2003; Sauvaget *et al.*, 2003). Il semble que le parasite ait, à de rares exceptions près, colonisé l'ensemble de l'Europe. L'infestation parasitaire peut se faire dès le stade civelle (Nimeth *et al.*, 2000). Bien que cette infestation parasitaire ne cause pas d'altération majeure de l'état métabolique, hormonal ou osmorégulateur (Kelly *et al.*, 2000), les anguilles infestées ont à gérer un coût métabolique supérieur lié à la charge parasitaire qui se traduit par exemple par une plus faible réponse aux conditions d'hypoxie (Gollock *et al.*, 2005). Ce nématode hématophage peut causer d'importants dommages sur la vessie natatoire (Würtz et Taraschewski, 2000; Lefebvre *et al.*, 2002a) et des mortalités directes au stade anguille jaune (Baruš et Prokeš, 1996; Lefebvre *et al.*, 2002b). Le parasite aurait également un effet sur l'expression de certains gènes, causant une diminution de la capacité de l'anguille à résister au stress environnemental, notamment aux pollutions, et pourrait retarder leur migration vers la mer des Sargasses du fait d'une dégénérescence de l'œsophage (Fazio *et al.*, 2008).

De nombreux auteurs redoutent les effets d'une vessie gazeuse non fonctionnelle sur le succès reproducteur (Lefebvre *et al.*, 2002b; Kirk, 2003). La dégradation de la vessie natatoire, ou la charge parasitaire réduit la vitesse de nage, augmente le coût du transport et la consommation en oxygène chez les anguilles argentées, et peut causer l'arrêt de la migration (Palstra *et al.*, 2007). L'infestation parasitaire reste constante durant un passage de six mois en eau salée (Van Den Thillart, 2005). Par contre, le parasite n'a pas d'effet sur la résistance à la pression hydrostatique (Van Den Thillart, 2005).

D'autres agents pathogènes, virus (Jørgensen *et al.*, 1994; Van Ginneken *et al.*, 2004) et parasites (Aguilar *et al.*, 2005; Kristmundsson et Helgason, 2007) sont présents chez l'anguille. Ainsi, le virus EVEX cause régulièrement la mort des anguilles par hémorragie et anémie lors des essais de nage en tunnels (Van Den Thillart, 2005; Van Ginneken *et al.*, 2005a).

3.5.3 Barrages.

Les barrages et la dégradation des habitats ont très probablement une influence sur la production de géniteurs (Castonguay *et al.*, 1994b; Feunteun, 2002). En effet, les barrages provoquent un retard de la migration ou limitent l'accès aux zones plus en amont (Legault, 1987; Naismith et Knights, 1988; Smogor *et al.*, 1995; White et Knights, 1997a; Feunteun *et al.*, 1998; Ibbotson *et al.*, 2002; Feunteun *et al.*, 2003; Goodwin et Angermeier, 2003; Wiley *et al.*, 2004; Domingos *et al.*, 2006; Lasne, 2007; Lasne et Laffaille, 2007; Lasne *et al.*, 2008). Les anguilles se concentrent alors à l'aval des ouvrages

(Oliveira, 1997 ; Laffaille *et al.*, 2003 ; Wiley *et al.*, 2004). Les barrages peuvent aussi provoquer un affaiblissement de la croissance et du coefficient de condition (Machut *et al.*, 2007).

Dans leur étude sur le bassin versant de la Vilaine, Elie et Rigaud (1984) montrent que le barrage d'Arzal à l'époque infranchissable a fortement réduit la répartition des anguilles sur le bassin. La réouverture de l'axe Vilaine aux migrateurs se traduira plus tard par une augmentation spectaculaire des densités sur les mêmes stations de pêche que celles pêchées en 1984 (Briand *et al.*, 2006).

Par ailleurs, en traversant les turbines des centrales hydroélectriques lors de leur migration catadrome, les anguilles argentées peuvent subir des mortalités importantes (Ices, 2007), particulièrement si elles se cumulent le long d'un axe migratoire (McCleave, 2001).

3.5.4 Pêche.

L'impact des pêches ciblées sur l'anguille peut être localement important à tous les stades biologiques (Rossi et Cannas, 1984; Naismith et Knights, 1990; Schaan, 1993; De Leo et Gatto, 1996; Adam, 1997; Svedäng, 1999; Dekker, 2000b; Pedersen et Dieperink, 2000; Briand *et al.*, 2003; Ices, 2003; Changeux et Michelot, 2006; Bevacqua *et al.*, 2007; Cucherousset *et al.*, 2007). L'impact possible des pêcheries au niveau européen sur l'ensemble du stock a été analysé par plusieurs auteurs (Moriarty et Dekker, 1997; Dekker, 1999, 2000a, 2003b, c, 2004; Åström et Dekker, 2007). En particulier, la distribution des pêcheries, leur impact potentiel tant au niveau des stocks locaux qu'au niveau de la population d'anguille dans son ensemble ont été synthétisés par Dekker (Dekker, 2004). Pour cette raison cette partie ne fait pas de plus amples développements.

3.5.5 Causes océaniques.

L'origine océanique du déclin simultané des recrutements de civelles américaines et européennes a été proposée par Castonguay *et al.* (1994a). Il existe un décalage temporel entre les déclins des indices de recrutement de l'anguille américaine et de l'anguille européenne, comme par exemple dans les courbes de Dekker *et al.* (2003). Ce décalage peut être attribué au fait que les anguilles capturées au niveau de la passe du barrage du Moses Saunders ont quatre ans en moyenne.

D'après la littérature, il est peu probable que les mêmes causes (pollution, habitat, pêche) puissent avoir abouti à des tendances identiques sur le recrutement sur deux continents séparés (Castonguay *et al.*, 1994a). Une origine océanique du déclin du recrutement implique une diminution de la survie des larves soit par l'allongement de la durée de migration soit par le transport des larves dans des zones où elles seraient piégées (Désaunay et Guérault, 1997; Knights, 2003), soit encore par une augmentation de la mortalité directe des larves du fait d'un appauvrissement des conditions nutritives (Castonguay *et al.*, 1994b; Désaunay et Guérault, 1997). Une diminution du succès migratoire et reproducteur des anguilles argentées en lien avec des facteurs climatiques de plus grande ampleur peut également être invoquée (Castonguay *et al.*, 1994b ; Dekker, 2004 chap11).

L'oscillation Nord Atlantique (NAO).

Westerberg (2001) a, le premier pour l'anguille, suggéré une relation entre l'indice de recrutement des civelles à Den Oever et l'indice hivernal de NAO. L'indice NAO quantifie les changements de pression atmosphérique entre les Açores et l'Islande. Un renforcement de l'anticyclone des Açores augmente la force et la fréquence des tempêtes hivernales qui traversent alors l'océan Atlantique plus au nord et décalent le Gulf Stream dans une position plus septentrionale (Dekker, 2004). L'indice hivernal donne le signal le plus prononcé, il est donc l'indice donnant la meilleure corrélation avec les captures d'anguilles, et le plus fréquemment utilisé. Un examen détaillé des corrélations entre indices de recrutement et NAO, puis de l'intégration de la NAO dans des modèles de prédiction du recrutement, montre cependant des résultats contrastés. Une corrélation ($r = -0.35$, délai = 1an) existe entre les captures de civelles à Den Oever et la NAO pour la période 1938-2005. Cette corrélation est maximale à 0 et 8 ans (Friedland *et al.*, 2007). Dekker (2004) montre que la corrélation entre un indice comprenant les séries de la Loire, L'Ems et Den Oever et le NAO est maximale à -1 an et -6 ans, mais que cette corrélation reste faible (1950-2001, $r = -0.13$).

Le ratio R/SSB^3 fait l'objet d'une analyse par Dekker (2004) qui reste le seul auteur à avoir testé

³ R/SSB : Recrutement / Biomasse féconde

l'effet de facteurs océaniques par rapport à un mécanisme reliant les recrues aux géniteurs à l'aide de modèles linéaires. Le recrutement est calculé à partir des longues séries disponibles sur trois sites européens (la Loire, l'Ems et Den Oever), et en fonction du stock de géniteurs reconstitué à partir des débarquements à l'échelle de l'Europe. Une analyse de variance montre que le modèle explique 79% de la variance totale, dont 59% sont liés à la relation stock-recrutement dépendant. Sans effet dépendant, la relation stock-recrutement n'explique que 18% de la variance. L'effet de la variance de l'indice NAO demeure non significatif mais 17% sont partagés entre l'indice climatique et la relation stock-recrutement. L'effet de la NAO sur le succès reproducteur est de l'ordre d'un facteur 3. Il passe à un facteur 8 si on ne prend pas en compte la relation stock-recrutement. La baisse du recrutement et de la NAO conduirait à une variation d'un facteur 100 dans le succès reproducteur quand suit les prédictions du modèle. L'examen des données, c'est-à-dire le rapport du nombre de recrues par rapport au nombre de géniteurs prédits d'après les débarquements montre une diminution du succès reproducteur d'un facteur 300.

Une analyse complémentaire de la linéarité de l'effet de la NAO est testée par Beaulaton (2008) en analysant l'effet de la NAO sur le recrutement calculé à partir de 10 séries européennes de longueurs variables par des méthodes GAM (Venables et Dichmont, 2004). L'effet est significatif, mais il n'est pas linéaire. Il présente une structure bimodale avec deux pics à -1 et +1 et un minimum à zéro. L'auteur indique que cet effet ne joue qu'un rôle mineur en modulant les variations interannuelles et que de ce fait les résultats sont anormalement variables

En analysant sept séries de recrutement, Bonhommeau *et al.* (2008) indiquent qu'aucune des séries de recrutement ne sont corrélées avec les indices relatifs à la position latitudinale (Gulf Stream Index) ou la force (transport index) du Gulf Stream, et ce, quel que soit le décalage temporel. Par contre, l'analyse du temps de transit océanique pour des particules simulées lâchées à diverses profondeurs révèle que le temps minimum de transit est inversement corrélé à la NAO ($r = -0.57$, résultats de simulation). La même relation est trouvée avec l'indice du Gulf Stream (GSI) ($r = -0.75$) et les anomalies d'énergie potentielle ($r = -0.48$). Ainsi, le succès pour atteindre la longitude de 20°W au large des côtes européennes est positivement corrélé avec la NAO (0.78), le GSI (0.80) et les anomalies d'énergies potentielles (0.47). Ceci montre que lorsque les indices de transport sont élevés (vent d'Ouest et Gulf Stream puissants) la durée de migration serait plus courte et le transport serait davantage réussi.

Températures.

Les premiers auteurs à avoir fait l'hypothèse d'un effet des températures sur le recrutement, indiquent qu'ils s'attendent à un effet positif des températures sur la productivité marine, mais ils ne trouvent pas de relation entre l'importance du recrutement et les températures de l'Atlantique nord (Désaunay et Guérault, 1997). En fait, c'est une corrélation négative qui apparaît dans l'analyse de la relation entre les anomalies de températures de surface et l'indice de recrutement de Den Oever (1952–1995 100–250m $r = 0.47$ lag = 0) (Knights, 2003). Cette corrélation est d'ailleurs moins forte avec un délai de 1 an.

En analysant la corrélation entre le recrutement sur la Loire et la température de la mer des Sargasses, Bonhommeau (2008) met en évidence qu'une augmentation de température des eaux stratifiées de la mer des Sargasses se traduirait par une diminution de la production primaire. Le mélange vertical des eaux au niveau de la thermocline est moins important et les nutriments qui limitent la production primaire y sont moindres. La température est donc un bon indice du niveau trophique. L'auteur analyse d'abord une série courte de données sur la Loire. Cette dernière est construite à partir des données commerciales d'un échantillon de pêcheurs réguliers. Elle diffère donc de l'indice Loire utilisé par Dekker (2004) et Knights (2003). La corrélation entre cette série et la production primaire de la mer des Sargasses devient négative ($r = 0.74$, 1994-2004, délai = 2.5 années). Sur une série de plus long terme constituée de quatre séries CECPI/CIEM (Ems, Den Oever, Nalon et Loire), l'auteur teste l'effet de la température comme indicateur de la diminution de productivité primaire. Il trouve alors une forte corrélation négative ($r = -0.88$, délai = 2.5, 1960-2005). Un changement de régime thermique apparaît en 1979 (Bonhommeau *et al.*, 2008), ce qui concorde avec le déclin des arrivées de civelles deux années et demie plus tard. Un examen graphique des températures sans analyse de changement de régime montre cependant que l'augmentation des températures a réellement débuté en 1972. Une analyse statistique de la corrélation montre de plus que, sur des séries de très long terme, ni la corrélation entre le recrutement et la température de la mer des Sargasses (1955-2007), ni la corrélation avec la température de l'hémisphère Nord (1935-2007) ne sont significatives (Knights et Bonhommeau, non publié).

Friedland *et al.* (2007) analysent la latitude de l'apparition de l'isotherme de 22°C marquant la zone

frontale et constituant la limite septentrionale de la zone de ponte des deux espèces d'anguilles de l'Atlantique. Une corrélation maximale est trouvée entre l'indice de recrutement de Den Oever et la latitude du front au mois de janvier (1947–2004, $r=-0.39$, délai 1an). Cette corrélation s'avère légèrement plus forte que pour la NAO.

Vents.

Le transport par les vents a été souvent invoqué pour expliquer pourquoi les larves d'anguille japonaise se dirigent vers le Pacifique nord, au point crucial de la bifurcation des courants dans le Pacifique nord (Kimura *et al.*, 1994).

Pour Friedland *et al.* (2007), les vents de direction est ou ouest de la mer des Sargasses sont corrélés avec l'indice de recrutement de Den Oever (1949–2003; $r=-0.48$, délai 1an). Les vents orientés nord ou sud ne présentent pas de corrélation. Ces auteurs indiquent que les transports d'Ekman (courants provoqués par l'effet combiné du vent et de la force de Coriolis) des couches de surfaces qui étaient orientés vers le sud et le sud-ouest dans les années 1950 et 1970 se sont réduits à des niveaux négligeables dans les dernières décennies. La couche d'eau concernée par le transport d'Ekman aurait, elle aussi, diminué d'une épaisseur de 30-50m dans les premières années à 10-20m ces dernières années. Ce changement de courant pourrait donc avoir diminué le transport des leptocéphales vers le courant de Floride et le Gulf Stream et ainsi augmenté les risques de perte de leptocéphales dans la mer des Sargasses au Nord.

Evolution de la taille de civelles.

Sur l'IJsselmeer, la taille des civelles est corrélée au nombre moyen de civelles capturées ($r=0.7$ 1960-1996) (Dekker, 1998). La corrélation entre la taille de civelles et l'indice de NAO est plus élevée que la corrélation entre l'abondance et l'indice de NAO (Dekker, 2004). L'évolution parallèle de la taille des civelles et du recrutement a également été reportée dans le golfe de Gascogne (Désaunay et Guérault, 1997). Si la taille des civelles a fortement baissé en 1991, cette diminution n'a pas continué après cette période alors que l'abondance a continué à chuter. Dekker 2008 (non publié) indique alors que la corrélation entre la taille des civelles et la NAO ($r^2=0.27$) est une corrélation sans délai et qu'elle est surtout liée aux mois précédant l'arrivée des civelles sur les côtes (décembre à mars). Cette corrélation concernerait le processus de réduction de taille intervenant juste avant la métamorphose. Une hypothèse sur l'existence de variations interannuelles dans la durée de la migration continentale a été avancée par Lecomte-Finiger *et al.* (1996) sur la base de l'examen des structures marginales des otolithes.

Conclusion.

En termes de bilan, il faut garder à l'esprit que la présence d'une corrélation n'indique pas de relations de cause à effet. La relation entre la taille des civelles et l'importance du recrutement reste la seule analyse qui démontre qu'il y a un effet océanique sur les civelles arrivant sur les côtes. Une corrélation, plus ou moins forte, est détectée entre des facteurs océaniques et le recrutement. Ainsi, la corrélation entre le recrutement et l'indice d'oscillation nord Atlantique (NAO) est plus faible que la corrélation avec la température. Mais elle semble s'estomper ces dernières années et une analyse de cet effet dans un modèle intégrant une relation stock-recrutement dépendant montre que cet effet reste secondaire. Beaulaton (2008) ne trouve pas de relation linéaire entre la NAO et les indices de recrutement. Bonhommeau (2008) trouve que les temps de transport minimum sont inversement corrélés avec les indices de position latitudinale et de force du Gulf Stream. Les corrélations avec les températures ou les vents sont plus élevées et Bonhommeau trouve des corrélations très fortes avec les températures. Friedland apporte, par contre, une description détaillée et convaincante des changements ayant eu lieu dans la mer des Sargasses.

Mais la principale question est de savoir si les modifications observées dans la mer des Sargasses constitueraient la cause principale de la baisse du recrutement des civelles. Les données disponibles n'ont fait jusqu'ici l'objet d'une analyse formelle permettant le test d'hypothèses alternatives que par Dekker (2004). Il teste cependant un effet linéaire sur la NAO qui, dans les autres études, est le moins corrélé des facteurs. Il pourrait alors être intéressant de tester des effets des changements de régimes des vents et des températures dans la mer des Sargasses. Tous ces indices de recrutement dépendent aussi fortement des séries de données sur lesquelles ils sont construits. Certaines séries (Vilaine, Nalon, Ems) ne couvrent pas l'ensemble de la période. D'autres, fréquemment utilisées sont construites sur des données de pêches commerciales (Loire) et dépendent de l'effort de pêche déployé. On peut ainsi raisonnablement mettre en doute la représentativité de la série Loire vis à vis

du recrutement. En effet, le pic de captures des années 1970 traduit aussi l'accroissement graduel de l'effort de pêche sur le fleuve dans les années 1960 et 1970. Par ailleurs, les séries construites sur des suivis de passe auront tendance à accentuer la baisse par des effets densité-dépendants sur la migration (voir **Chap 12**). Ces incertitudes étant difficiles à lever, il est utile d'être prudent et d'agir sur l'ensemble des causes continentales sur lesquelles nous pouvons avoir (?) une influence plus grande.

3.5.6 Relation stock recrutement

Certains auteurs dont Gascuel & Fontenelle (1994) doutent que le nombre de civelles recrutées sur les côtes européennes puissent avoir une relation quelconque avec la taille du stock de géniteurs (relation stock-recrutement), du fait de la forte fécondité de l'anguille et de la durée de la migration larvaire (Désaunay et Guérault, 1997). Le déclin du stock, débuté dans la Baltique à la fin du XIXème (Svädson, 1976) a été confirmé dans une méta- analyse du stock européen (Dekker, 2003a).

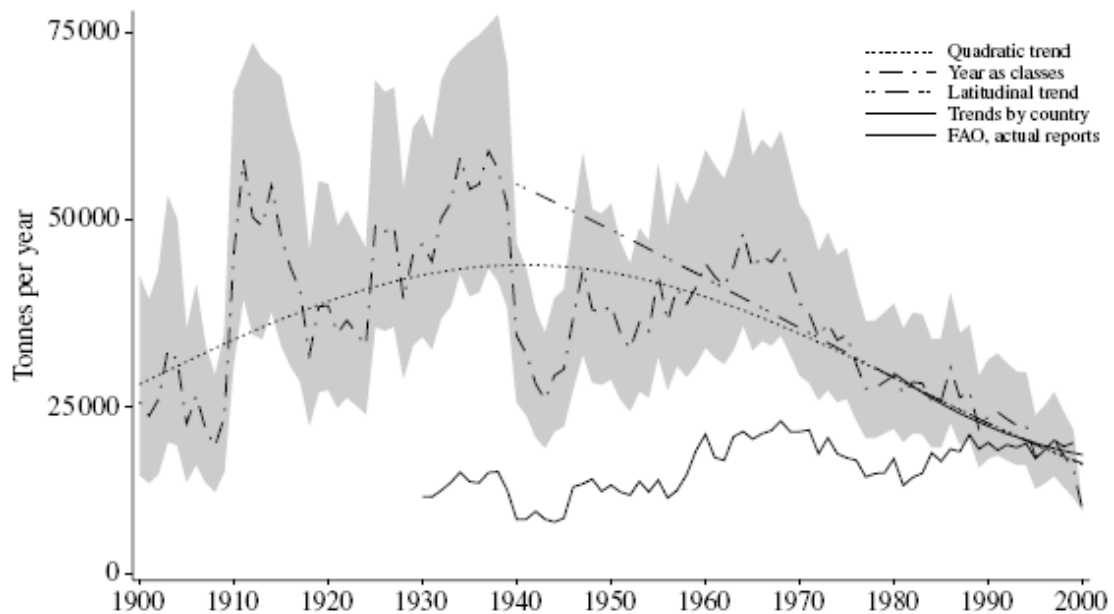


Figure 6 . Débarquements d'anguilles reportés et estimés par modélisation (Dekker, 2003a) P 372

Le déclin du stock aurait donc précédé le déclin du recrutement (Figure 6), et ce d'autant plus que le pic observé dans les années 1960 pourrait être la conséquence du transport de civelle à une vaste échelle. Par ailleurs, une relation stock-recrutement dépensatoire (avec perte de succès reproducteur à bas niveau de stock) explique la plus grande part de variance dans une analyse du succès reproducteur (Dekker, 2004).

Bibliographie

- ACOU A., 2008. Evidence of silver eels contamination by microcystin-LR at the onset of their seaward migration: what consequences for breeding potential? *Journal of Fish Biology*, 72, 753–762.
- 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 doctorat, pp. 353, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- AGRADI E., BAGA R., CILLO F., CERADINI S. et HELTAI D., 2000. Environmental contaminants and biochemical response in eel exposed to Po river water. *Chemosphere*, 41, 1555-1562.
- AGUILAR A., ALVAREZ M. F., LEIRO J. M. et SANMARTIN M. L., 2005. Parasite populations of the European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the Rivers Ulla and Tea (Galicia, northwest Spain). *Aquaculture*, 249, 85-94.
- ALBERT V., 2006. Hybridation naturelle entre les anguilles américaines et européennes. Ampleur, répartition et stades de vie, Faculté des études supérieures de l'Université Laval, Laval.
- ALBERT V., JONSSON B. et BERNATCHEZ L., 2006. Natural hybrids in Atlantic eels (*Anguilla anguilla*, *A. rostrata*): evidence for successful reproduction and fluctuating abundance in space and time. *Molecular Ecology*, 15, 1903-1916.

- AMIARD-TRIQUET C., AMIARD J. C., ANDERSEN A. C., ELIE P. et MÉTAYER C., 1987. The eel (*Anguilla anguilla*) as a bioindicator of metal pollution : factors limiting its use. *Water Science and Technics*, 19, 1229-1232.
- ANTUNES C., 1999. Anguillicola infestation of eel population from the rio Minho (North of Portugal). In ICES EIFAC Working group on eel, Silkeborg (Denmark). 1p.
- ANTUNES C. et TESCH F. W., 1997. Eel larvae (*Anguilla anguilla* L.) caught by R.V. "Heincke" at the European continent slope in autumn 1991. *Ecology of Freshwater Fish*, 6, 50-52.
- ANTUNES C. et TESCH F.-W., 1997. A critical consideration of the metamorphosis zone when identifying daily rings in otoliths of European eel, *Anguilla anguilla* L. *Ecology of Freshwater Fish*, 6, 102-107.
- AOYAMA J., 2003. Origin and Evolution of the Freshwater Eels, Genus *Anguilla*. In *Eel biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 19-30. Springer, Tokyo.
- ARAI T., OTAKE T. et TSUKAMOTO K., 2000. Timing of metamorphosis and larval segregation of the Atlantic eels *Anguilla rostrata* and *Anguilla anguilla*, as revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Marine Biology*, 137, 39-45.
- ARAI T., KOTAKE A. et MCCARTHY T. K., 2006. Habitat use by the European eel *Anguilla anguilla* in Irish waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67, 569-578.
- ARAI T., LIMBONG D., OTAKE T. et TSUKAMOTO K., 2001. Recruitment mechanisms of tropical eels *Anguilla* spp. and implication for the evolution of oceanic migration in the genus *Anguilla*. *Marine Ecology Progress Series*, 216, 253-264.
- ÅSTRÖM M. et DEKKER W., 2007. When will the eel recover? A full life cycle model. *ICES Journal of Marine Science*, 64, 1491-1498.
- AUDENAERT V., HUYSE T., GOEMANS G., BELPAIRE C. et VOLCKAERT F., 2003. Spatio-temporal dynamics of the parasitic nematode *Anguillicola crassus* in Flanders, Belgium. *Diseases of Aquatic Organisms*, 56, 223-233.
- AUGUST S. M. et HICKS B. J., 2008. Water temperature and upstream migration of glass eels in New Zealand : implications of climate change. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 81, 195-205.
- AVISE J. C., 2003. Catadromous Eels of the North Atlantic: A Review of Molecular Genetic Findings Relevant to Natural History, Population Structure, Speciation, and Phylogeny. In *Eel biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 31-48. Springer, Tokyo.
- AVISE J. C., HELFMAN G. S., SAUNDERS R. L. et HALES L. S., 1986. Mitochondrial DNA differentiation in North Atlantic eels: Population genetic consequences of an unusual life history pattern. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 83, 4350-4354.
- BARDONNET A. et RIERA P., 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 63, 201-209.
- BARDONNET A., DASSE S., PARADE M. et HELAND M., 2003. Influence de l'alternance jour/nuit sur les déplacements de civelles en fluvium. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 368, 9-20.
- BARUŠ V. et PROKEŠ M., 1996. Length-weight relations of uninfected and infected eels (*Anguilla anguilla*) by *Anguillicola crassus* (nematoda). *Folia Zoologica*, 45, 183-189.
- BAST H.-D. et STREHLOW B., 1990. Length composition and abundance of eel larvae, *Anguilla anguilla* (Anguilliformes : Anguillidae), in the Iberian basin (northeastern Atlantic) during July-September 1984. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 44, 353-361.
- BASTROP R., STREHLOW B., JÜRSS K. et STURMBAUER C., 2000. A New Molecular Phylogenetic Hypothesis for the Evolution of Freshwater Eels. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14, 250-258.
- BEAULATON L., 2008. Système de suivi des pêches fluvio estuariennes pour la gestion des espèces : construction des indicateurs halieutiques et évaluation de simipacts en Gironde, pp. 384, Institut national polytechnique de Toulouse, Toulouse.
- BEAULATON L. et CASTELNAUD G., 2005. The efficiency of selective tidal stream transport in glass eels entering the Gironde (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 378-379, 5-21.
- BELPAIRE C. et GOEMANS G., 2007. Eels: contaminant cocktails pinpointing environmental contamination. *ICES Journal of Marine Science*, 64, 1423-1436.
- BEN ABDALLAH L., 1989. Influence des facteurs abiotiques sur l'abondance et la capturabilité des civelles dans l'estuaire de la Loire.
- BEN ABDALLAH L., 1991a. Influence de quelques facteurs abiotiques sur l'abondance des civelles d'*Anguilla anguilla* dans l'estuaire de la Loire (France). EIFAC, Working group on eel, Dublin, 21p.

- BEN ABDALLAH L., 1991b. Exploitation des poissons migrateurs dans les estuaires atlantiques français, ISPA.
- BERTIN, 1951. Les anguilles. 2ème édition, Payot (Ed), Paris, 191 pages.
- BEVACQUA D., MELIA P., CRIVELLI A. J., GATTO M. et DE LEO G. A., 2007. Multi-objective assessment of conservation measures for the European eel (*Anguilla anguilla*): an application to the Camargue lagoons. ICES Journal of Marine Science.
- BIAGIANTI S., GONY S. et LECOMTE-FINIGER R., 1986. Experimental effects of Cadmium on glass-eels (*Anguilla anguilla*). Vie et Milieu, 36, 317.
- BIRD D. J., ROTCHELL J. M., HESP S. A., NEWTON L. C., HALL N. G. et POTTER I. C., 2008. To what extent are hepatic concentrations of heavy metals in *Anguilla anguilla* at a site in a contaminated estuary related to body size and age and reflected in the metallothionein concentrations? Environmental Pollution, 151, 641-651.
- BIRRELL L., CRAMB G. et HAZON N., 2000. Osmoregulation during the development of glass eels and elvers. Journal of Fish Biology, 56, 1450-1459.
- BISHOP R. et TORRES J., 2001. Leptocephalus energetics: assembly of the energetic equation. Marine Biology, 138, 1093-1098.
- BISHOP R. E., TORRES J. J. et CRABTREE R. E., 2000. Chemical composition and growth indices in leptocephalus larvae. Marine Biology, 137, 205-214.
- BLANC G., 1994. Biologie du cycle d'*Anguillicola crassus* (nematoda, Dracunculoidea), contrôle thérapeutique de ses populations., pp. 355, Université de Perpignan, Montpellier.
- BOËTIUS I., 1992. Development of *Anguillicola* infestation in some Danish lakes and inlets. Irish Fisheries Investigations, 36.
- BOËTIUS I. et BOËTIUS J., 1967. Studies in the European Eel, *Anguilla anguilla* (L.). Experimental induction of the male sexual cycle, its relation to temperature and other factors. Meddelester fra Danmarks Fiskeri- og Havundersøgesler, 4, 339-405.
- BOËTIUS I. et 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.
- BOËTIUS I. et BOËTIUS J., 1989. Ascending elvers, *Anguilla anguilla*, from five European localities. Analyses of pigmentation stages, condition, chemical composition and energy reserves. Dana, 7, 1-12.
- BOËTIUS J., 1976. Elvers, *Anguilla anguilla* and *Anguilla rostrata* from two Danish localities. Size, body weight, developmental stage and number of vertebrae related to the time of ascent. Meddelester fra Danmarks Fiskeri- og Havundersøgesler, 7, 199-220.
- BOËTIUS J. et HARDING E. F., 1985. A re-examination of Johannes Schmidt's Atlantic eel investigations. Dana, 4, 129-162.
- BONHOMMEAU S., 2008. Effets environnementaux sur la survie larvaire de l'Anguille (*Anguilla anguilla*) et conséquences sur le recrutement, Rennes.
- BONHOMMEAU S., CHASSOT E. et RIVOT E., 2008. Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. Fisheries Oceanography, 17, 32-44.
- BRIAND C., FATIN D., FEUNTEUN E. et FONTENELLE G., 2003. Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in a fished Atlantic estuary. Fisheries Management and Ecology, 10, 377-384.
- BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006. Effect of re-opening of a migratory axis for eel at a watershed scale (Vilaine river, Southern Brittany). Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 378, 67:86.
- BRUSLÉ J., 1990. Effects of heavy metals on eels, *Anguilla sp.* Aquatic Living Resources, 3, 131-141.
- BRUSLÉ J., 1994. L'anguille européenne *Anguilla anguilla*, un poisson sensible aux stress environnementaux et vulnérable à diverses atteintes pathogènes. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 335, 237-260.
- BUREAU DU COLOMBIER S., BOLLIET V., LAMBERT J. G. D. et BARDONNET A., 2007. Energy and migratory behaviour in glass eels (*Anguilla anguilla*). Physiology and Behaviour, 92, 684-690.
- CAMPANA S. E., 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. In Journal of Fish Biology, Vol. 59, pp. 197-242.
- CANTRELLE I., 1981. Etude de la migration et de la pêche des civelles (*A. anguilla* L. 1758) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse 3-ème cycle, pp. 238, Université Paris VI, Paris.
- CASTONGUAY M., 1987. Growth of American and European eel leptocephali as revealed by otolith microstructure. Canadian Journal of Zoology, 65, 875-878.

- CASTONGUAY M. et MCCLEAVE J. D., 1987. Vertical distributions, diel and ontogenetic vertical migration and net avoidance of leptocephali of *Anguilla* and other common species in the Sargasso Sea. *Journal of Plankton Research*, 9, 195-214.
- CASTONGUAY M., DUTIL J. D., AUDET C. et MILLER R., 1990. Locomotor activity and concentration of thyroid hormones in migratory and sedentary juvenile American eels. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119, 946-956.
- CASTONGUAY M., HODSON P. V., MORIARTY C., DINKWATER K. F. et JESSOP. B. M., 1994a. Is there a role of ocean environment in American and European eel decline ? *Fisheries Oceanography*, 3, 197-203.
- CASTONGUAY M., HODSON P. V., COUILLARD C. M., ECKERSLEY M. J., DUTIL J. D. et VERREAULT G., 1994b. Why is recruitment of the American eel, *Anguilla rostrata*, declining in the St-Lawrence River and Gulf. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51, 479-488.
- CHANGEUX T. et MICHELOT E., 2006. Prélèvement d'anguilles par pêche à la vermée dans le bassin versant de la Douve. Saison 2005, pp 17, Conseil Supérieur de la Pêche, Paris.
- CHARLON N. et BLANC J. M., 1982. 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. *Archiv für Hydrobiologie*, 93, 238-255.
- CHARLON N. et BLANC J. M., 1983. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 2. Régime alimentaire et variations de quelques caractéristiques biochimiques en cours de migration. *Archiv für Hydrobiologie*, 98, 240-249.
- CHEN Y. L. et CHEN H.-Y., 1991. Temperature selections of *Anguilla japonica* (L.) elvers, and their implications for migration. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 42, 743-750.
- CHENG P. W. et TZENG W. N., 1996. Timing of metamorphosis and estuarine arrival across the dispersal range of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series*, 131, 87-96.
- CHISNALL B. L., JELLYMAN D. J., BONNETT M. L. et SYKES D. P., 2002. Spatial and temporal variability in length of glass eels (*Anguilla* Spp.) in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36, 89-104.
- CICCOTTI E., MACCHI E., ROSSI A., CATALDI E. et CATAUDELLA S., 1993. Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimation to freshwater and seawater : morphological changes of the digestive track. *Journal of Applied Ichthyology*, 9, 74-81.
- CICCOTTI E., RICCI T., SCARDI M., FRESI E. et CATAUDELLA S., 1995. Intraseasonal characterization of glass eel migration in the River Tiber: space and time dynamics. *Journal of Fish Biology*, 47, 248-255.
- CIERI M. D., 1999. Migration, growth, and early life history of the American eel (*Anguilla rostrata*), University of Maine.
- CIERI M. D. et MCCLEAVE J. D., 2000. Discrepancies between otoliths of larvae and juveniles of the American eel: is something fishy happening at metamorphosis? *Journal of Fish Biology*, 57, 1189-1198.
- CIERI M. D. et MC CLEAVE J. D., 2001. Validation of daily otolith increment in glass-phase American eels *Anguilla rostrata* (Lesueur) during estuarine residency. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 257, 219-227.
- CITES, 2006. Inclusion of *Anguilla anguilla* in Appendix II in Accordance with Article II, Paragraph 2 (A). Proposal for
- CITES Consultation Process. , pp 38, Lima (Peru).
- COMMISSION OF THE EUROPEAN COMMUNITIES, 2005. Proposal for a Council regulation establishing measures for the recovery of the stock of European Eel., Rep. No. 472 final - 2005/0201 (CNS).
- COUILLARD C. M., HODSON P. V. et CASTONGUAY M., 1997. Correlations between pathological changes and chemical contamination in american eels, *Anguilla rostrata*, from St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1916-1927.
- CREAN S. R., DICK J. T. A., EVANS D. W., ROSELL R. S. et ELWOOD R. W., 2007. Survival of juvenile European eels (*Anguilla anguilla*), transferred among salinities, and developmental shifts in their salinity preference. *Journal of Zoology*, 266, 11-14.
- CREUTZBERG F., 1958. Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.). *Nature*, 181, 857-858.
- CUCHEROUSET J., PAILLISSON J. M., CARPENTIER A., THOBY V., DAMIEN J. P., EYBERT M. C., FEUNTEUN E. et ROBINET T., 2007. Freshwater protected areas: an effective measure to reconcile conservation and exploitation of the threatened European eels (*Anguilla anguilla*) ? *Ecology of Freshwater Fish*, 16, 528-538.

- DANNEWITZ J., MAES G., JOHANSSON L., WICKSTRÖM H., VOLCKAERT F. et TORBJÖRN J., 2005. Panmixia in the European eel: a matter of time... Proceedings of the Royal Society of London, 1129–1137.
- DAVERAT F. et TOMAS J., 2006. Tactics and demographic attributes of the European eel (*Anguilla anguilla*): the case study of the Gironde watershed (Southwest France). Marine Ecology Progress Series, 307, 247-257.
- DAVERAT F., LIMBURG K. E., THIBAUT I., SHIAO J. C., DODSON J. J., CARON F., TZENG W.-N., IIZUKA Y. et WICKSTRÖM H., 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.
- DE BOER J., VAN DER VALK F., KERKHOFF M. A. T., HAGEL P. et BRINKMAN U. A. T., 1994. 8-year Study on the Elimination of PCBs and Other Organochlorine Compounds from Eel (*Anguilla anguilla*) under Natural Conditions. Environmental Science & Technology, 28, 2242-2248.
- DE CASAMAJOR M. N., 1998. 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 docteur de troisième cycle, pp. 138, Université de Pau et des pays de l'Adour, Pau.
- DE CASAMAJOR M. N., BRU N. et PROUZET P., 1999. Influence de la luminosité nocturne sur le comportement migratoire de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla*, L.) dans l'estuaire de l'Adour. Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 355, 327-347.
- DE CASAMAJOR M. N., BRU N. et PROUZET P., 2000. Fluctuation des captures de civelles (*Anguilla anguilla*, L.) et analyse de la variation de leur capturabilité dans l'estuaire de l'Adour. Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 357/358, 387-404.
- DE CASAMAJOR M. N., LECOMTE-FINIGER R. et PROUZET P., 2001a. Détermination de l'état d'amaigrissement des civelles (*Anguilla anguilla*) en migration en zone côtière et estuarienne. C. R. Acad. Sc. Paris, 324, 345-353.
- DE CASAMAJOR M. N., LECOMTE-FINIGER R. et PROUZET P., 2001b. 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. C. R. Acad. Sc. Paris, 324, 1011-1019.
- DE CASAMAJOR M. N., LECOMTE-FINIGER R. et PROUZET P., 2002. Biological and physiological characteristics of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the Bay of Biscay. Fisheries Science, 68, 41-44.
- DE JESUS E. G., TOLEDO J. D. et SIMPAS M. S., 1998. Thyroid hormones promote early metamorphosis in grouper (*Epinephelus coioides*) larvae. General and Comparative Endocrinology, 112, 10-16.
- DE LEO G. A. et GATTO M., 1996. Trends in vital rates of the European eel: evidence for density dependence? Ecological Applications, 6, 1281-1294.
- DEELDER C. L., 1952. On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 18, 187-218.
- DEELDER C. L., 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 24, 135-146.
- DEKKER W., 1998. Long-term trend in the glass eels immigrating at Den Oever, The Netherlands. Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 349, 199-214.
- DEKKER W., 1999. Is the European eel overfished? In EIFAC/ICES W. group on eel.
- DEKKER W., 2000a. A procrustean assessment of the European eel stock. ICES Journal of Marine Science, 57, 938-947.
- DEKKER W., 2000b. Impact of yellow eel exploitation on spawner production in Lake IJsselmeer, the Netherlands. Dana, 12, 17-32.
- DEKKER W., 2002. Monitoring of glass eel recruitment : thematic overview, pp 262, Institute for fisheries research RIVO, IJmuiden, The Netherlands.
- 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 Eel biology (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 237-254. Springer-Verlag, Tokyo.
- DEKKER W., 2003c. On the distribution of the European eel and its fisheries. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 60, 787-799.
- DEKKER W., 2004. What caused the decline of the Lake IJsselmeer eel stock after 1960. ICES Journal of Marine Science, 61, 394-404.
- DEKKER W., 2004. Slipping through our hands Population dynamics of the European eel.
- DEKKER W., unpublished. Depensation causes the collapse of the European eel.

- DEKKER W. et VAN WILLIGEN J., 1989. Short note on the distribution and abundance of *Anguillicola* in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, 1, 46-47.
- DEKKER W., CASSELMAN J., M., CAIRNS D. K., TSUKAMOTO K. et JELLYMAN D. J., 2003. Québec declaration of concern Worldwide decline of eel resources necessitates immediate action. *Fisheries*, 28, 28-29.
- DÉSAUNAY Y. et GUÉRAULT D., 1997. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystems productivity. *Journal of Fish Biology*, 51, 317-339.
- DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et BEILLOIS P., 1987. Dynamique de la migration anadrome de la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de la Loire: rôle des facteurs climatiques vis à vis de la pêche et du recrutement, pp 22, IFREMER, Nantes.
- DÉSAUNAY Y., LECOMTE-FINIGER R. et GUÉRAULT D., 1993a. Mean age migration patterns of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels from three French estuaries (Somme, Vilaine and Adour rivers). EIFAC Working Party on eel, 7.
- DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et LECOMTE-FINIGER R., 1993b. Variation of the oceanic larval migration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eel from a two year study in the Vilaine estuary (France). In 8 th session of the EIFAC Working Party on eel.
- DÉSAUNAY Y., LECOMTE-FINIGER R. et GUÉRAULT D., 1996a. Mean age and migration patterns of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels from three french estuaries (Somme, Vilaine and Adour rivers). *Archives of Polish Fisheries*, 2a, 187-194.
- DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et LECOMTE-FINIGER R., 1996b. Variation of the oceanic larval migration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels from a two year study in the Vilaine estuary (France). *Archives of Polish Fisheries*, 4, 195-210.
- DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et GRELLIER P., 1998. Validation of daily increment in the otoliths of *Anguilla anguilla* (L.) larvae by vital marking experiment in oceanic area.
- DIJKSTRA L. H. et JELLYMAN D. J., 1999. Is the subspecies classification of the freshwater eels *Anguilla australis australis* and *A. a. schmidtii* still valid ? *Marine Freshwater Research*, 50, 261-263.
- DOMINGOS I., COSTA J. L. et COSTA M. J., 2006. Factors determining length distribution and abundance of the European eel, *Anguilla anguilla*, in the River Mondego (Portugal). *Freshwater Biology*, 51, 2265-2281.
- 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.
- DUNEL-ERB S., SÉBERT P., CHEVALIER C., SIMON B. et BARTHÉLÉMY L., 1996. Morphological changes induced by acclimation to high pressure in the gill epithelium of the freshwater yellow eel. *Journal of Fish Biology*, 48, 1018-1022.
- DUPONT F. et PETTER A. J., 1988. *Anguillicola*, une épizootie plurispécifique en Europe. Apparition de *Anguillicola crassa* (Nematoda, Anguillicolidae) chez l'anguille européenne *Anguilla anguilla* en Camargue, sud de la France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 308, 38-41.
- EDELIN E. et ELIE P., 2004. Is salinity choice related to growth in juvenile eel *Anguilla anguilla*. *Cybum*, 28, 77-82.
- EDELIN E., LAMBERT P., RIGAUD C. et ELIE P., 2006. Effect of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 331, 217-225.
- EDELIN E., DUFOUR S., BRIAND C., FATIN D. et ELIE P., 2004. Thyroidal status is related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. *Marine Ecology Progress Series*, 282, 261-270.
- EDELIN E., BARDONNET A., BOLLIET V., DUFOUR S. et ELIE P., 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.
- EGE V., 1939. A revision of the genus *Anguilla* Shaw: a systematic, phylogenetic and geographical study, pp. 266p. Bianco Luno A/S, Copenhagen.
- EL HILALI M., YAHYAOU A., SADAK A., MAACHI M. et TAGHY Z., 1996. Premières données épidémiologiques sur l'anguillicolose au Maroc. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 340, 57-60.
- 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-ème cycle, pp. 372, Université de Rennes, Rennes.

- ELIE P. et DAGUZAN J., 1976. Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* (poisson teleostéen anguilliforme) élevées expérimentalement à diverses températures au laboratoire. *Annales de la Nutrition et de l'Alimentation*, 30.
- ELIE P. et DAGUZAN J., 1980. Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* L. (poisson téléostéen-anguilliforme) élevées expérimentalement en "canalisation" au laboratoire. *Ann. Zootech.*, 29, 229-244.
- ELIE P. et RIGAUD C., 1984. Etude de la population d'anguilles de l'estuaire et du bassin versant de la Vilaine : examen particulier de l'impact du barrage d'Arzal sur la migration anadrome (civelles), proposition d'amélioration du franchissement de cet obstacle, pp 174, Cemagref/Université de Rennes, Rennes.
- ELIE P. et ROCHARD E., 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335, 81-98.
- ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I. et CHARLON N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. *Vie et Milieu*, 32, 149-157.
- EVANS D. W. et MATHEWS M. A., 1999. *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunoidea); first documented record of this swimbladder parasite of eels in Ireland., 55, 665-668.
- FAZIO G., MONÉ H., LECOMTE-FINIGER R. et SASAL P., 2008. Differential gene expression analysis in European eels (*Anguilla anguilla*, L. 1758) naturally infected by macroparasites. *The Journal of Parasitology*, 25.
- FERRANDO M. D. et ANDREU-MOLINER E., 1991. The effect of time on physiological changes in eel *Anguilla anguilla*, induced by Lindane. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C*, 100, 95-98.
- FEUNTEUN E., 2002. 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. et LEGAULT A., 1998. Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla*) in a small coastal catchment of northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 349, 129-139.
- FEUNTEUN E., LAFFAILLE P., ROBINET T., BRIAND C., BAISEZ A., OLIVIER J.-M. et ACOU A., 2003. A Review of Upstream Migration and Movements in Inland Waters by Anguillid Eels: Toward a General Theory. In *Eel biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 181-190. Springer, Tokyo.
- FONTAINE M., 1950. Facteurs externes et internes régissant les migrations chez les poissons. *Ann. Biol.*, 27, 337-348.
- FONTAINE M. et CALLAMAND O., 1941a. Sur l'hydrotropisme des civelles. *Bulletin de l'Institut Océanographique*, 811, 1-6.
- FONTAINE M. et CALLAMAND O., 1941b. Sur certains facteurs des migrations de l'anguille. *Bulletin de la Société de Zoologie de France*, t. LXVI, 68-76.
- FRICKE H. et KAESE K., 1995. Tracking of artificially matured eels (*Anguilla anguilla*) in the Sargasso Sea and the problem of the Eel spawning site. *Naturwissenschaften*, 82, 32-36.
- FRIEDLAND K. D., MILLER M. J. et KNIGHTS B., 2007. Oceanic changes in the Sargasso Sea and declines in recruitment of the European eel. *ICES Journal of Marine Science*, 64, 519-530.
- GANDOLFI G., PESARO M. et TONGIORGO P., 1984. Environmental factors affecting the ascent of elvers, *Anguilla anguilla* (L.), into the Arno River. *Oebalia*, 10, 17-35.
- GASCUEL D., 1986. Flow carried and swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 40, 321-326.
- GASCUEL D., 1987a. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation, rapport global, pp 204, Publications Département Halieutique, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Rennes.
- GASCUEL D., 1987b. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation. Méthodologie, résultats bruts, pp 200, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Rennes.
- GASCUEL D. et 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 recrue. *Bull. Fr. Pêche Pisc.* 332, 43-56.
- GILL T. S., BIANCHI C. P. et EPPLE A., 1992. Trace metal (Cu and Zn) adaptation of organ systems of the american eel, *Anguilla rostrata*, to external concentrations of cadmium. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C*, 102C, 361-371.

- GIMENO L., FERRANDO M. D., SANCHEZ S., GIMENO L. O. et ANDREU E., 1995. Pesticide Effects on Eel Metabolism. *Ecotoxicology and environmental safety*, 31, 153-157.
- GOLLOCK M., KENNEDY C. et BROWN J., 2005. European eels, *Anguilla anguilla* (L.), infected with *Anguillicola crassus* exhibit a more pronounced stress response to severe hypoxia than uninfected eels. *Journal of Fish Disease*, 28, 429-436.
- GONY S., LECOMTE-FINIGER R., FAGUET D., BIAGIANTI S. et BRUSLÉ J., 1988. Etude expérimentale de l'action du Cadmium sur les juvéniles d'anguille: biologie du développement et cytopathologie. *Océanis*, 14, 141-148.
- GOODWIN K. R. et ANGERMEIER P. L., 2003. Demographic Characteristics of American Eel in the Potomac River Drainage, Virginia. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132, 524-535.
- GUÉRAULT D., PROUZET P., DÉSAUNAY Y. et BEILLOIS P., 1991a. The recent evolution of the glass-eel immigration in three French Atlantic estuaries. In EIFAC Working Party on eel, pp. 18, Dublin (Ireland).
- GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y., BEILLOIS P. et GRELLIER P., 1991b. Etude des montées tardives de civelles et des conditions de colonisation des bassins versants de Loire et de Vilaine (Février à Juin, 1990), pp 18, IFREMER, Rapport DRV/RH/OCEAL, Nantes.
- GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y., LECOMTE FINIGER R., GRELLIER P. et BEILLOIS P., 1995. Biometry and otolithometry of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels : towards a model for seasonal variation. In VIII th SEI Congress, OVIEDO.
- HAENEN O. L. M., VAN-BANNING P. et DEKKER W., 1994. Infection of eel *Anguilla anguilla* (L.) and smelt *Osmerus eperlanus* (L.) with *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunculoidea) in the Netherlands from 1986 to 1992. *Aquaculture*, 126, 219-229.
- HARO A. et KRUEGER W. H., 1988. Pigmentation, size, and migration of elvers (*Anguilla rostrata*, Lesueur) in a coastal Rhode island stream. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 2528-2533.
- HELDT H. et HELDT H., 1929. Etude sur les civelles de Sidi-daoud. *Bulletin de la station océanographique de Salammbô*, 16, 5-23.
- HELFMAN G. S., BOZEMAN E. L. et BROTHERS E. B., 1984. Size, Age, and sex of american eel in a Georgia river. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113, 132-141.
- HEWITT S., FENET H. et CASELLAS C., 1998. Induction of erod activity in european eel (*Anguilla anguilla*) by different polychlorobiphenyls (PCBs). *Water Science and Technics*, 38, 245-252.
- HICKMAN R. A., 1981. Densities and swimbladder development of juvenile American eels *Anguilla rostrata* (Le Sueur) as related to energetics of migration. *Journal of Fish Biology*, 18, 507-517.
- HIRATA Y., KUROKURA H. et KASAHARA S., 1989. Effect of thyroxine and thiourea on the development of larval red sea bream *Pagrus major*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55, 1189-1195.
- HÖGLUND J., ANDERSSON J., WICKSTRÖM H. et REIZENSTEIN M., 1992. The distribution of *Anguillicola* in Sweden and its association with thermal discharge areas. *Irish Fisheries Investigations*, 36, 143-150.
- HOLMBERG B. et SAUNDERS R. L., 1979. The effect of pentachlorophenol on swimming performance and oxygen consumption in the American eel (*Anguilla rostrata*). *Rapports et procès-verbaux des réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 174, 144-149.
- HULET W. H., 1978. Structure and functional development of the eel leptocephalus *Ariosoma balearicum* (de la roche, 1809). *Philosophical Transaction of the Royal Society London*, 107-138.
- HULET W. H. et ROBINS R., 1989. The evolutionary significance of the leptocephalus larvae. In *Fishes of the Western North Atlantic, part nine, volume two* (ed E. A. Böhlke), pp. 669-679. Sears foundation for marine research, New Haven.
- HVIDSTEN N. A., 1983. Ascent of elvers (*Anguilla anguilla*) in the stream Imsa Norway. *Report of the Institute of Freshwater Research*, 62, 71-74.
- IBBOTSON A., SMITH J., SCARLETT P. et APRAHAMIAN M. W., 2002. Colonisation of freshwater habitat by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biology*, 47, 1696-1706.
- ICES, 2002. Report of the ICES/EIFAC Working group on eel. In *International Council for the Exploration of the sea* (ed ICES), pp. 55, Copenhagen.
- ICES, 2003. Report of the ICES/EIFAC Working group on eel. In *International Council for the Exploration of the sea* (ed ICES), pp. 48, Nantes.
- ICES, 2007. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels, pp 534, Bordeaux, France.
- IMBERT H., 2008. Relationships between locomotor behavior, morphometric characters and thyroid hormone levels give evidence of stage-dependent mechanisms in European eel upstream migration. *Hormone and Behaviour*.

- INOUE J. G., MIYA M., TSUKAMOTO K. et NISHIDA M., 2004. Mitogenomic evidence for the monophyly of elopomorph fishes (Teleostei) and the evolutionary origin of the leptocephalus larvae. *Fisheries Science*, 32, 274-286.
- INUI Y. et MIWA S., 1985. Thyroid hormones induces metamorphosis of flounder larvae. *General and Comparative Endocrinology*, 60.
- JEGSTRUP I. M. et ROSENKILDE P., 2003. Regulation of post-larval development in the European eel: thyroid hormone level, progress of pigmentation and changes in behaviour. *Journal of Fish Biology*, 63, 168-175.
- JELLYMAN D. J., 1977. Summer upstream migration of juvenile freshwater eels in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 11, 61-71.
- JELLYMAN D. J., 1979. Upstream migration of glass eel (*Anguilla* sp.) in the Waikato river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 13, 13-22.
- JELLYMAN D. J. et LAMBERT J. G. D., 2003. Factors affecting recruitment of glass eels into the Grey River, New Zealand. *Journal of Fish Biology*, 63, 1067-1079.
- JELLYMAN D. J., CHISNALL B. L., BONNETT M. L. et SYKES J. R. E., 1999. Seasonal arrival patterns of juvenile freshwater eels (*Anguilla* spp.) in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 33, 249-261.
- JESSOP B. M., 1998. Geographic and seasonal variation in biological characteristics of american eel elvers in the bay of Fundy area and on the atlantic coast of Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 2172-2185.
- JESSOP B. M., 2003a. Annual variability in the effects of water temperature, discharge, and tidal stage on the migration of American eel elvers from estuary to river. *Transactions of the American Fisheries Society*, 33, 3-16.
- JESSOP B. M., 2003b. Annual and seasonal variability in the size and biological characteristics of the runs of american eel elvers to two Nova Scotia rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, 33, 17-36.
- JESSOP B. M., SHIAO J.-C., IZUKA Y. et TZENG W. N., 2002. Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series*, 233, 217-229.
- JØRGENSEN P. E. V., CASTRIC J., LJUNGBERG O. et DE KINKELIN P., 1994. The occurrence of virus infection in elvers and eels (*Anguilla anguilla*) in Europe with particular reference to VHSV and IHNV. *Aquaculture*, 123, 11-19.
- KAMSTRA A., 1990. *Anguillicola* in Dutch eelfarms; current state. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 75, 867-874.
- KANEKO T., HASEGAWA S. et SASAI S., 2003. Chloride Cells in the Japanese Eel During Their Early Life Stages and Downstream Migration. In *Eel biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 457-468. Springer, Tokyo.
- KAWAKAMI Y., MOCHIOKA N., KIMURA R. et NAKAZONO A., 1999. Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid content and migration adaptability of Japanese glass-eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238, 1-19.
- KAWAKAMI Y., MOCHIOKA N., MORISHITA K., TOH H. et NAKAZONO A., 1998. Determination of the freshwater mark in otoliths of Japanese eel elvers using microstructure and Sr/Ca ratios. *Environmental Biology of Fishes*, 53, 421-427.
- KELLY C. E., KENNEDY C. R. et BROWN J. A., 2000. Physiological status of wild European eel (*Anguilla anguilla*) infected with the parasitic nematode, *Anguillicola crassus*. *Parasitology*, 120, 195-202.
- KENNEDY C. R. et FITCH D. J., 1990. Colonization, larval survival and epidemiology of the nematode *Anguillicola crassus*, parasitic in the eel, *Anguilla anguilla*, in Britain. *Journal of Fish Biology*, 36, 117-131.
- KETTLE A. J. et HAINES K., 2006. How does the European eel (*Anguilla anguilla*) retain its population structure during its larval migration across the North Atlantic Ocean ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 90-106.
- KETTLE A. J., HEINRICH D., BARRETT J. H., BENECKE N. et LOCKER A., 2008. Past distributions of the European freshwater eel from archaeological and palaeontological evidence. *Quaternary Science Reviews*, 27, 1309-1334.
- KIMURA S., TSUKAMOTO K. et SUGIMOTO T., 1994. A model for the larval migration of the Japanese eel: roles of the trade winds and salinity front. *Marine Biology*, 119, 185-190.
- KIRK R. S., 2003. the impact of *Anguillicola crassus* on the European eel. *Fisheries Management and Ecology*, 10, 385-394.

- KITAJIMA C., SATO T. et KAWANISHI M., 1967. On the effect of thyroxine to promote the metamorphosis of a conger eel-preliminary report. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 33, 912-922.
- KLECKNER R. C., 1980. Swim bladder volume maintenance related to initial oceanic migratory depth in silver-phase *Anguilla rostrata*. Science, 208, 1481-1482.
- KLECKNER R. C. et MCCLEAVE J. D., 1982. Entry of migrating american eel leptocephali into the Gulf Stream system. Helgoländer Meeresunters, 35, 329-339.
- KLECKNER R. C. et MCCLEAVE J. D., 1985. Spatial and temporal distribution of american eel larvae in relation to North Atlantic Ocean current systems. Dana, 4, 67-92.
- KLECKNER R. C. et MCCLEAVE J. D., 1988. The northern limit of spawning by Atlantic eels (*Anguilla* spp.) in the Sargasso Sea in relation to thermal fronts and surface water masses. Journal of Marine Research, 46, 647-667.
- KLECKNER R. C., MCCLEAVE J. D. et WIPPELHAUSER G., 1983. Spawning of American eel, *Anguilla rostrata*, relative to thermal fronts in Sargasso Sea. Environmental Biology of Fishes, 9, 289-293.
- KNIGHTS B., 1987. Agonistic behaviour and growth in the European eel, *Anguilla anguilla* L., in relation to warm-water aquaculture. Journal of Fish Biology, 31, 265-276.
- KNIGHTS B., 1997. Risk assessment and management of contamination of eels (*Anguilla* spp.) by persistent xenobiotic organochlorine compounds. Chemistry and Ecology, 13, 171-212.
- KNIGHTS B., 2003. A review of the possible impacts of long-term oceanic and climate changes and fishing mortality on recruitment of anguillid eels of the Northern Hemisphere. The science of the Total Environment, 310, 237-244.
- KRACHT R., 1982. On the geographic distribution and migration of I- and II-group eel larvae as studied during the 1979 Sargasso Sea Expedition. Helgoländer Meeresunters, 35, 321-327.
- KRISTMUNDSSON A. et HELGASON S., 2007. Parasite communities of eels *Anguilla anguilla* in freshwater and marine habitats in Iceland in comparison with other parasite communities of eels in Europe. Folia Parasitologica, 54, 141-153.
- KRUSE C., STREHLOW B., SCHMIDT H. et MULLER P. K., 1996. Presence of trypsin in distinctive body segments of leptocephalus larvae of Anguilliformes. In Aquaculture, Vol. 142, pp. 237-244.
- LAFFAILLE P., CARAGUEL J.-M. et LEGAULT A., 2007. Temporal patterns in the upstream migration of European glass eels (*Anguilla anguilla*) at the Couesnon estuarine dam. Estuarine, Coastal and Shelf Science.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., BAISEZ A., ROBINET T., ACOU A., LEGAULT A. et LEK S., 2003. Spatial organisation of the European eel (*Anguilla anguilla*, L.) in a small catchment. Ecology of Freshwater Fish, 12, 254-254.
- LAMBERT P., 2005. Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation., pp. 219, Université Bordeaux 1, Bordeaux.
- LAMBERT P. et ROCHARD E., 2007. Identification of the inland population dynamics of the European eel using pattern oriented modelling. Ecological Modelling, 206, 166-178.
- LAMBERT P., SBAIHI M., ROCHARD E., MARCHELIDON J., DUFOUR S. et ELIE P., 2003. Variabilités morphologique et du taux d'hormone de croissance des civelles d'anguilles européennes dans l'estuaire de la Gironde au cours de la saison 1997-1998. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 368, 69-84.
- LASNE E., 2007. Connectivité hydrologique et distribution spatiale de l'ichtyofaune dans le bassin versant de la Loire : de l'assemblage à la population (cas de l'anguille européenne), pp. 170 p. + annexe., Université de Rennes 1, Rennes.
- LASNE E. et LAFFAILLE P., 2007. Analysis of distribution patterns of yellow European eel in the Loire catchment using logistic models based on presence_absence of different classes. Ecology of Freshwater Fish.
- LASNE E., ACOU A., VILA-GISPERS A. et LAFFAILLE P., 2008. European eel distribution and body condition in a river floodplain: effect of longitudinal and lateral connectivity. Ecology of Freshwater Fish, 17, ??-??.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983a. Evolution morphométrique et énergétique de la civelle (*Anguilla anguilla* L., 1758) en Méditerranée au cours de sa pigmentation. Vie et Milieu, 33, 87-92.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983b. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille, *Anguilla anguilla*, L. 1758, des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion : Narbonnais et Roussillon, pp. 203, Université de Perpignan, Perpignan.
- LECOMTE-FINIGER R., 1992. Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. Marine Biology, 114, 205-210.

- LECOMTE-FINIGER R., 1994a. The early life of european eel. *Nature*, 370, 424.
- LECOMTE-FINIGER R., 1994b. Contribution de l'otolithométrie à l'étude de la dynamique de la migration larvaire de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335, 17-32.
- LECOMTE-FINIGER R. et RAZOULS C., 1981. Influence des facteurs hydrologiques et météorologiques sur la migration anadrome des civelles dans le golfe du Lion. *Cahiers du laboratoire de Montereau*.
- LECOMTE-FINIGER R. et YAHYAOUÏ A., 1989. La microstructure de l'otolithe au service de la connaissance du développement larvaire de l'anguille européenne *Anguilla anguilla* *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 308, 1-7.
- LECOMTE-FINIGER R., MAUNIER C. et KHAFIF M., 2004. Les larves leptocéphales, ces méconnues. *Cybiurn*, 28, 83-95.
- LECOMTE-FINIGER R., DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et GRELLIER P., 1993. The immigration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels in coastal waters : question about the determinism of the otolith structures. *EIFAC, working party on eel*, 5.
- LECOMTE-FINIGER R., DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et GRELLIER P., 1996. The immigration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eel in coastal waters: questions about the determinism of the otolith structures. *Archives of Polish Fisheries*, 4, 235-243.
- LECOMTE-FINIGER R., BIAGANTI-RISBOURG S., DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D., FOURCAULT B., PLANES S. et YAHYAOUÏ A., 1992. Age at recruitment of *Anguilla anguilla* glass-eels on the eastern Atlantic coast as inferred from otolith increments. *Irish Fisheries Investigations Serie A*.
- LEFEBVRE F., CONTOURNET P. et CRIVELLI A. J., 2002a. The health state of the eel swimbladder as a measure of parasite pressure by *Anguillicola crassus*. *Parasitology*, 124, 457-463.
- LEFEBVRE F., ACOU A., POIZAT G. et A.J. C., 2002b. Anguiccolosis among silver eels : a 4-year survey in 4 habitats from Camargue (Rhône delta, South of France). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*.
- LEGAULT A., 1987. Amélioration du franchissement des barrages estuariens des marais du Brivet, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Rennes.
- LEMAIRE-GONY S. et MAYER-GOSTAN N., 1994. *In Vitro* Dose-Response Study of the Effect of Cadmium on Eel (*Anguilla anguilla*) Gill Na⁺/K⁺-ATPase Activities. *Ecotoxicology and environmental safety*, 28, 43-52.
- LEONARD J. B. et SUMMERS R. G., 1976. The ultrastructure of the integument of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Cell and Tissue Research*, 171, 1-30.
- LIEW P. K. L., 1974. Age determination of American eels based on the structure of their otoliths. In *Ageing of fish* (ed T. Bagenal), pp. 124-136.
- LIN Y. S., POH Y.-P. et TZENG G. S., 2001. A phylogeny of freshwater eels inferred from mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20, 252-261.
- LINTON E. D., JONSSON B. et NOAKES D., 2007. Effect of water temperature on the swimming and climbing behaviour of glass eels, *Anguilla* spp. *Environmental Biology of Fishes*, 78, 189-192.
- LIONETTO M. G., GIORDANO M. E., VILELLA S. et SCHETTINO T., 2000. Inhibition of eel enzymatic activities by cadmium. *Aquatic Toxicology*, 48, 561-571.
- LIU Y. W., LO L. J. et CHAN W. K., 2000. Temporal expression and T3 induction of thyroid hormone receptors alpha 1 and beta 1 during early embryonic and larval development in zebrafish, *Danio rerio*. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 159, 187-195.
- LOWE H., 1961. Factors influencing the run of elvers in the river Bann, Northern Ireland. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, XVII, 299-315.
- MACHUT L. S., LIMBURG K. E., SCHMIDT R. E. et DITTMAN D., 2007. Anthropogenic Impacts on American Eel Demographics in Hudson River Tributaries, New York. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136, 1699-1713.
- MAES G., 2005. Evolutionary consequences of a catadromous life-strategy on the genetic structure of European eel (*Anguilla anguilla*), *Katolieke universiteit, Leuven*.
- MAES G., BELPAIRE C. et GOEMANS G., 2007. Spatial variations and temporal trends between 1994 and 2005 in polychlorinated biphenyls, organochlorine pesticides and heavy metals in European eel (*Anguilla anguilla* L.) in Flanders, Belgium. *Environmental Pollution*, 153(1), 223-237.
- MAES G. E., PUJOLAR J. M., HELLEMANS B. et VOLCKAERT F. A. M., 2006. Evidence for isolation by time in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Molecular Ecology*, 15, 2095-2107.
- 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.

- MATTHEW M. A., EVANS D. W., ROSELL R. S., MORIARTY C. et MARSH I., 2001. The Erne eel enhancement programme, pp 348, Bord lascaigh reigiunach an Tuaisceart (Northern Regional Fisheries Board), Ballyshannon.
- MC CLEAVE J., 2008. Contrasts between spawning times of *Anguilla* species estimated from larval sampling at sea and from otolith analysis of recruiting glass eels. *Marine Biology*.
- MCCLEAVE J. D., 1993. Physical and behavioural control on the oceanic distribution and migration of leptocephali. *Journal of Fish Biology*, 43, 243-273.
- MCCLEAVE J. D., 2001. Simulation of the Impact of Dams and Fishing Weirs on Reproductive Potential of Silver-Phase American Eels in the Kennebec River Basin, Maine. *North American Journal of Fisheries Management*, 21, 592-605.
- MCCLEAVE J. D., 2003. The spawning area of the Atlantic eel. In *Eel biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 141-156. Springer, Tokyo.
- MCCLEAVE J. D. et JELLYMAN D. J., 2002. Discrimination of New Zealand stream waters by glass eels of *Anguilla australis* and *Anguilla dieffenbachii*. *Journal of Fish Biology*, 61, 785-800.
- MCCLEAVE J. D., KLECKNER R. C. et CASTONGUAY M., 1987. Reproductive sympatry of american and european eels and implications for migration and taxonomy. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1, 286-297.
- MCCLEAVE J. D., BRICKLEY P. J., O'BRIEN K. M., KISTER D. A., WONG M. W., GALLAGHER M. et WATSON S. M., 1998. Do leptocephali of the European eel swim to reach continental waters? Status of the question. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 78, 285-306.
- MCGOVERN P. et MCCARTHY T. K., 1992. Elver migration in the river Corrib system, western Ireland. *Irish Fisheries Investigations*, 36, 25-32.
- MCKINNON L. J. et GOOLEY G. J., 1998. Key environmental criteria associated with the invasion of *Anguilla australis* glass eels into estuaries of southern Australia. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 349, 117-128.
- MELLINGER J., 1994. Le rôle des hormones thyroïdiennes dans le développement des poissons. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 119, 315-324.
- MEYER P. F. et KÜHL, 1953. Welche milieu faktoren spielen beim glass aalaufstieg eine rolle. *Arch. Fishwiss.*, 4, 87-94.
- MICHAUD M., DUTIL J. D. et DODSON J. J., 1988. Determination of the age of young American eels, *Anguilla rostrata*, in fresh water, based on otolith surface area and microstructure. *Journal of Fish Biology*, 32, 179-189.
- MILES S. G., 1968a. Laboratory experiments on the orientation of the adult American eel, *Anguilla rostrata*. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 25, 2143-2155.
- MILES S. G., 1968b. Rheotaxis of elvers of the American eel (*Anguilla rostrata*) in the laboratory to water from different streams in Nova Scotia. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 25, 1591-1602.
- MIWA S. et INUI Y., 1985. Effects of L-thyroxine and ovine growth hormone on smoltification of amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*). *General and Comparative Endocrinology*, 58, 436-442.
- MIWA S. et INUI Y., 1987. Effects of various doses of thyroxine and triiodothyronine on the metamorphosis of flounder (*Paralichthys olivaceus*). *General and Comparative Endocrinology*, 67, 356-363.
- MIWA S., TAGAWA M., INUI Y. et HIRANO T., 1988. Thyroxine surge in metamorphosing flounder larvae. *General and Comparative Endocrinology*, 70, 158-163.
- MOCHIOKA N., 2003. Leptocephali. In *Eel biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 51-60. Springer, Tokyo.
- MOCHIOKA N. et IWAMIZU M., 1990. Gut contents of Anguilloid larvae - Leptocephali feed on zooplankton fecal pellets. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 75, 697-700.
- MOLNÁR K., SZÉKELY C. et PERÉNYI M., 1994. Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda : Dracunculoidea) infection in eels in lake Balaton, Hungary. *Folia Parasitologica*, 41, 193-202.
- MONACO F., ROCHE J., CARDUCCI C., CARLINI F., CATAUDELLA S., FELLI P., ANDREOLI M. et DOMINICI R., 1981. Influence du changement d'habitat (eau de mer et eau douce) sur la biosynthèse de la thyroglobuline in vivo chez des civelles d'anguilles atlantiques, *Anguilla anguilla* L. *Compte Rendu de la Société de biologie et de ses Filiales*, 175, 452-456.
- MONEIN-LANGLE D., 1985. Morphologie et physiologie digestive de la civelle d'*Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) en phase préalimentaire dans les conditions naturelles et en régime thermique particulier, pp. 143, Perpignan, Perpignan.
- MORIARTY C., 1986. Variations in elver abundance at European catching stations from 1938 to 1985. *Vie et Milieu*, 36, 233-235.
- MORIARTY C. et DEKKER W., 1997. Management of the European eel. *Fisheries Bulletin*, 15, 1-110.

- NAISMITH I. A. et KNIGHTS B., 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. et KNIGHTS B., 1990. Modelling of unexploited and exploited populations of eels, *Anguilla anguilla* (L.), in the Thames Estuary. *Journal of Fish Biology*, 37, 975-986.
- NIELSEN M. E., 1997. Infection status of the swimbladder worm, *Anguillicola crassus* in silver stage European eel, *Anguilla anguilla*, from three different habitats in Danish waters. *Journal of Applied Ichthyology*, 13, 195-196.
- NIMETH K., ZWERGER P., WÜRTZ J., SALVENMOSER W. et PELSTER B., 2000. Infection of the glass-eel swimbladder with the nematode *Anguillicola crassus*. *Parasitology*, 121, 75-83.
- OLIVEIRA K., 1997. Movement and growth rates of yellow phases American eels in the Annaquatucket river, Rhode Island. *Transactions of the American Fisheries Society*, 126, 638-646.
- OTAKE T., NOGAMI K. et MARUYAMA K., 1993. Dissolved and particulate organic matter as possible food sources for eel leptocephali. *Marine Ecology Progress Series*, 92, 27-34.
- OZAKI Y., OKUMURA H., KAZETO Y., IKEUCHI T., IJIRI S., NAGAE M., ADACHI S. et YAMAUCHI K., 2000. Developmental change in pituitary-thyroid axis, and formation of gonads in leptocephali and glass eels of *anguilla* spp. *Fisheries Science*, 66, 1115-1122.
- PALSTRA A., HEPPELNER D., VAN GINNEKEN V., SZEKELY C. et VAN DEN THILLART G., 2007. Swimming performance of silver eels is severely impaired by the swim-bladder parasite *Anguillicola crassus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 244-256.
- PALSTRA A. P., VAN GINNEKEN V. J. T., MURK A. J. et VAN DEN THILLART G. E. E. J. M., 2006. Are dioxin-like contaminants responsible for the eel (*Anguilla anguilla*) drama? In ICES Annual Science Conference, 2006, Maastricht.
- PARKER S. J. et SPECKER J. L., 1990. Salinity and temperature effects on whole animal thyroid hormone levels in larval and juvenile striped bass, *morone saxatilis*. *Fish Physiology and Biochemistry*, 8, 507-514.
- PEASE B. C., SILBERSCHNEIDER V. et WALFORD T., 2003. Upstream migration by glass eels of two *Anguilla* species in the Hacking River, New south Wales, Australia. *Transactions of the American Fisheries Society*, 33, 47-61.
- PEDERSEN M. I. et DIEPERINK C., 2000. Fishing mortality on silver eels *Anguilla anguilla* (L.) in Denmark. *Dana*, 12, 77-82.
- PFEILER E., 1986. Towards an explanation of the developmental strategy in leptocephalous larvae of marine teleost fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 15, 3-13.
- PFEILER E., 1999. Developmental physiology of elopomorph leptocephali. *comparative biochemistry and physiology*, Part A 123, 113-128.
- PIERRON F., BAUDRIMONT M., GONZALEZ P., BOURDINEAUD J.-P., ELIE P. et MASSABUAU J.-C., 2007a. Common pattern of gene expression in response to hypoxia or cadmium in the gills of the European glass eel (*Anguilla anguilla*). *Environmental Science & Technology*, 41, 3005-3011.
- PIERRON F., BAUDRIMONT M., BOSSY A., BOURDINEAUD J.-P., BRÈTHES D., ELIE P. et MASSABUAU J.-C., 2007b. Impairment of lipid storage by cadmium in the European eel (*Anguilla anguilla*). *Aquatic Toxicology*, 81, 304-311.
- PIERRON F., BAUDRIMONT M., DUFOUR S., ELIE P., BOSSY A., BALOCHE S., MESMER-DUBONS N., GONZALEZ P., BOURDINEAUD J. P. et MASSABUAU J.-C., 2008. How Cadmium Could Compromise the Completion of the European Eel's Reproductive Migration. *Environmental Science & Technology*, 42, 4607-4612.
- POWER D. M., LLEWELLYN L., FAUSTINO M., NOWELL M. A., BJÖRNSSON B. T., EINARSDOTTIR I. E., CANARIO A. V. M. et SWEENEY G. E., 2001. Thyroid hormones in growth and development of fish. *Comparative Biochemistry and Physiology C Toxicology and Pharmacology*, 130, 447-459.
- POWER J. H. et MCCLEAVE J. D., 1983. Simulation of the North Atlantic ocean drift of *Anguilla* leptocephali. *Fisheries Bulletin*, 81, 483-500.
- POWLES P. M. et WARLEN S. M., 2001. Recruitment season, size, and age of young American eels (*Anguilla rostrata*) entering an estuary near Beaufort, North Carolina. *Fisheries Bulletin*, 1000, 299-306.
- PUJOLAR J. M., MAES G. E. et VOLCKAERT F. A. M., 2006. Genetic patchiness among recruits in the European eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series*, 307, 209-217.
- PUJOLAR J. M., MAES G. et VOLCKAERT F., 2007. Genetic and morphometric heterogeneity among recruit of the european eel, *Anguilla anguilla*. *Bulletin of Marine Science*, 81, 297-308.
- RICHARDS A., 1989. Growth variation of wild and cultured population of the European eel *Anguilla anguilla* L., pp. 189p, University of Edinburgh, Edinburgh.

- ROBINET T. et FEUNTEUN E., 2002. Sublethal effects of exposure to chemical compounds: a cause for the decline in Atlantic eels? *Ecotoxicology*, 11, 265-277.
- ROCHARD E., 1992. Mise au point d'une méthode de suivi de l'abondance des amphihalins dans le système fluvio-estuarien de la Gironde, application à l'étude écobioécologique de l'esturgeon *Acipenser sturio*. Thèse n°841 de doctorat biologie des populations et écosystèmes, pp. 300, Université de Rennes I, Rennes.
- ROCHE H., BUET A., JONOT O. et RAMADE F., 2000. Organochlorine residues in european eel (*Anguilla anguilla*), crucian carp (*Carassius carassius*) and catfish (*Ictalurus nebulosus*) from Vaccarès lagoon (French National Nature Reserve of Camargue) - effects on some physiological parameters. *Aquatic Toxicology*, 48, 443-459.
- RODRIGEZ L., GISBERT E. et CASTELLO-ORVAY F., 2005. Nutritional condition of *Anguilla anguilla* starved at various salinities during the elver phase. *Journal of Fish Biology*, 67, 521-534.
- ROSSI R. et CANNAS A., 1984. Eel fishing management in a hypersaline lagoon of Southern Sardinia. *Fisheries Research*, vol 2, 285-298.
- SANCHO E., FERRANDO M. D. et ANDREU E., 1997. Response and Recovery of Brain Acetylcholinesterase Activity in the European Eel, *Anguilla anguilla*, Exposed to Fenitrothion. *Ecotoxicology and environmental safety*, 38, 205-209.
- SASAI S., KANEKO T. et TSUKAMOTO K., 1998. Extrabranchial chloride cells in early life stages of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Ichthyological Research* 45, 95-98.
- SASAI S., KANEKO T. et TSUKAMOTO K., 2007. Ontogenic change of gill chloride cells in leptocephalus and glass eel stages of the japanese eel, *Anguilla japonica*. *Marine Biology*, 150, 487-496.
- SAUVAGET B., FATIN D. et BRIAND C., 2003. Contamination par *Anguillicola crassus* de cinq populations d'anguilles (*Anguilla anguilla*) du littoral de Bretagne Sud (France). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 368, 21-26.
- SCHAAN O., 1993. L'exploitation des anguilles sub-adultes (*Anguilla anguilla*, L.) dans les estuaires de la Loire et de la Vilaine ; Méthode d'estimation des captures par âge, pp. 156, ENSA, Rennes.
- SCHMEIDLER V. E., 1957. Entwicklung des glassaalaufstieges in der Ems, seine zeitliche begrenzung und die auf ihn einwirkende wassertemperatur. *Zeitschrift für Fischerei und deren Milfwissenschaften*, 141-144.
- SCHMIDT J., 1909. Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel (*Anguilla vulgaris*, Turt.). Meddelester fra Kommissionen for Havundersøgesler, serie Fiskeri Copenhagen, III, 1-17.
- SCHMIDT J., 1922. The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 211, 179-208.
- SÉBERT P. et THERON M., 2001. Why can the eel, unlike the trout, migrate under pressure. *Mitochondrion*, 1, 79-85.
- SÉBERT P., MENEZ J. F., SIMON B. et BARTHÉLÉMY L., 1995. Effect of hydrostatic pressure on malondialdehyde brain content in yellow freshwater eels. *Redox report*, 1, 379-382.
- SÉBERT P., PERAGON J., BARROSO J. B., SIMON B. et MELENDEZ-HEVIA, 1998. High hydrostatic pressure (101 ATA) changes the metabolic design of yellow freshwater eel muscle. *Comparative Biochemistry and Physiology part B*, 121, 195-200.
- SILBERSCHNEIDER V., PEASE B. C. et BOOTH D. J., 2001. A novel habitat collection device for studying resettlement patterns in anguillid glass eels. *Journal of Fish Biology*, 58, 1359-1370.
- SLOANE R. D., 1984a. Preliminary observations of migrating adult freshwater eels (*Anguilla australis australis* Richardson) in Tasmania. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 35, 471-476.
- SLOANE R. D., 1984b. Distribution, abundance, growth and food of freshwater eels (*Anguilla spp.*) in the Douglas River, Tasmania. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 35, 325-339.
- SMOGOR R. A., ANGERMEIER P. L. et GAYLORD C. K., 1995. Distribution and abundance of American eels in Virginia streams : test of null models across spatial scales. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124.
- SOLA C., 1995. Chemoattraction of upstream migrating glass eels *Anguilla anguilla* to earthy and green odorants. *Environmental Biology of Fishes*, 43, 179-185.
- SOLA C. et TOSI L., 1993. Bile salts and taurine as chemical stimuli for glass eels, *Anguilla anguilla* : a behavioural study. *Environmental Biology of Fishes*, 37, 197-204.
- SOLA C. et TONGIORGI P., 1996. The effect of salinity on the chemotaxis of glass eels, *Anguilla anguilla*, to organic earthy and green odorants. *Environmental Biology of Fishes*, 47, 213-218.

- SOLA C. et TONGIORGI P., 1998. Behavioural responses of glass eels (*Anguilla anguilla*) to non-protein amino acids. *Journal of Fish Biology*, 53, 1253-1262.
- SÖRENSEN I., 1950. An investigation of some factors affecting the upstream migration of the eel. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 32, 127-132.
- 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. et BIANCHINI M. L., 1986. Environmental correlates of the freshwater migration of elvers of the american eel in a rhode island brook. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115, 258-268.
- SPAZIER E., STORCH V. et BRAUNBECK T., 1992. Cytopathology of spleen in eel *Anguilla anguilla* exposed to a chemical spill in the Rhine River. *Diseases of Aquatic Organisms*, 14, 1-22.
- STRUBBERG A. C., 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. *Meddelester fra Kommissionen for Havundersøgesler, serie Fiskeri Copenhagen*, 4, 1-11.
- SUGEHA H. Y., ARAI T., MILLER M. J., LIMBONG D. et TSUKAMOTO K., 2001. Inshore migration of the tropical eels *Anguilla spp.* recruiting to the Poigar River estuary on north Sulawesi island. *Marine Ecology Progress Series*, 221, 233-243.
- SUZUKI Y., TSUTUI S., NISHIKAWA J. et NISHIDA M., 2001a. Immunological detection of gelatinous plankton as natural food of eel leptocephali. In *The 3rd Asian symposium on eel research*, Taiwan.
- SUZUKI Y., TSUTUI S., NISHIKAWA J., NISHIDA S. et NAKAMURA O., 2001b. Presumption of food of eel leptocephalus : a review. *Journal of Taiwan Fisheries Research*, 9, 73-76.
- SVÄDSON G., 1976. The decline of the Baltic eel population. *Inst. Fresh. Res.*, 55, 136-143.
- SVEDÄNG H., 1999. Vital population statistics of the exploited eel stock on the Swedish West coast. *Fisheries Research*, 40, 251-265.
- SZÉKELY C., 1995. Dynamics of *Anguillicola crassus* (nematoda: dracunculoidea) larval infection in paratenic host of lake Balaton, Hungary. *Acta Veterinaria Hungarica*, 43.
- TANAKA H., 2003. Techniques for Larval Rearing. In *Eel biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 427-434. Springer, Tokyo.
- TANAKA H., KAGAWA H. et OHTA H., 2001. Production of leptocephali of Japanese eel (*Anguilla japonica*) in captivity. *Aquaculture*, 201, 51-60.
- TANAKA H., KAGAWA H., OHTA H., UNUMA T. et NOMURA K., 2003. The first production of glass eel in captivity: fish reproductive physiology facilitates great progress in aquaculture. 28, 1-4, 493-497.
- TESCH F.-W., KRACHT R., SCHOTH M., SMITH D. G. et WEGNER G., 1979. Report on the eel expedition of FRV "Anton Dohrn" and R.K. "Friedrich Heincke" to the Sargasso Sea 1979, pp 29 p.
- TESCH F. W., 1977. The eel, pp. 429. Chapman and Hall, London.
- TESCH F. W., 1980. Occurrence of eel *Anguilla anguilla* larvae west of the European continental shelf, 1971-1977. *Environmental Biology of Fishes*, 5, 185-190.
- 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., 1998. Age and growth rates of North Atlantic eel larvae (*Anguilla spp.*), based on published length data. *Helgoländer Meeresunters.*, 52, 75-83.
- TESCH F. W., 2003. The eel (ed J. E. Thorpe), pp. 407. Blackwell Publishing, London.
- TESCH F. W., NIERMANN U. et PLAGA A., 1986. Differences in development stage and stock density of larval *Anguilla anguilla* of the west coast of Europe. *Vie et Milieu*, 36, 255-260.
- TOMODA H. et UEMATSU K., 1996. Morphogenesis of the brain in larval and juvenile Japanese eels, *Anguilla japonica*. *Brain Behav Evol*, 47, 33-41.
- TONGIORGI P., TOSI L. et BALSAMO M., 1986. Thermal preferences in upstream migrating glass-eels of *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology*, 28, 501-510.
- TONGIORGI P., TOSI L., SOLA C. et SPAMPANATO A., 1988. Environmental factors guiding the upstream migration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels. *Monitore Zool. Ital.*, 22, 547-548.
- TOSI L. et SOLA C., 1993. Role of geosmin, a typical inland water odour, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L.) migration. *Ethology*, 95, 177-195.
- TOSI L., SOLA C., SPAMPANATO A. et TONGIORGI P., 1989. The behaviour of glass-eels of *Anguilla anguilla* (L.) towards salinity: discrimination and preferences. *Rivista Italiana di Acquacolt.*, 24, 219-223.
- TOSI L., SPAMPANATO A., SOLA C. et TONGIORGI P., 1990. Relation of water odour, salinity and temperature to ascent of glass-eels, *Anguilla anguilla* (L.): a laboratory study. *Journal of Fish Biology*, 36, 327-340.

- TOSI L., SALA L., SOLA C., SPAMPANATO A. et TONGIORGI P., 1988. Experimental analysis of the thermal and salinity preferences of glass-eels, *Anguilla anguilla* (L.), before and during the upstream migration. *Journal of Fish Biology*, 33, 721-733.
- TSUKAMOTO K. et AOYAMA J., 1998. Evolution of freshwater eels of the genus *Anguilla*: a probable scenario. *Environmental Biology of Fishes*, 52, 139-148.
- TSUKAMOTO K. et ARAI T., 2001. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 220, 265-276.
- TSUKAMOTO K., NAKAI I. et TESCH F. W., 1998. Do all freshwater eels migrate? *Nature*, 396, 635.
- TZENG W. N., WANG C. H., WICKSTRÖM H. et REIZENSTEIN M., 2000. Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Marine Biology*, 137, 93-98.
- UMEZAWA A. et TSUKAMOTO K., 1991. Factor influencing otolith increment formation in Japanese eel, *Anguilla japonica* T.&S., elvers. *Journal of Fish Biology*, 39, 211-223.
- UMEZAWA A., TSUKAMOTO K. et TABETA O., 1989. Daily growth increments in the larval otolith of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Japanese journal of Ichthyology*, 35, 4.
- VAN DEN THILLART G., 2005. Estimation of the reproduction capacity of European eel.
- VAN DER OOST R., HEIDA H., OPPERHUIZEN A. et VERMEULEN N. P. E., 1991. Interrelationships between bioaccumulation of organic trace pollutants (PCBs, organochlorine pesticides and PAHs), and MFO-induction in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 100C, 43-47.
- VAN DER OOST R., OPPERHUIZEN A., SATUMALAY K., HEIDA H. et VERMEULEN N. P. E., 1996. Biomonitoring aquatic pollution with feral eel (*Anguilla anguilla*) I. Bioaccumulation: biota-sediment ratios of PCBs, OCPs, PCDDs and PCDFs. *Aquatic Toxicology*, 35, 21-46.
- VAN DER OOST R., VAN SCHOOTEN F. J., ARIESE F., HEIDA H., SATUMALAY K. et VERMEULEN N. P. E., 1994. Bioaccumulation, biotransformation and DNA binding of PAHs in feral eel (*Anguilla anguilla*) exposed to polluted sediments: a field survey. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 13, 859-870.
- VAN DER OOST R., VINDIMIAN E., VAN DEN BRINCK P. J., SATUMALAY K., HEIDA H. et VERMEULEN N. P. E., 1997. Biomonitoring of aquatic pollution with feral eel (*Anguilla anguilla*) III. Statistical analyses of relationships between contaminant exposure and biomarkers. *Aquatic Toxicology*, 39, 45-75.
- VAN GINNEKEN V., 2006. Simulated Migration of European Eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus 1758), pp. 309, Wageningen University, The Netherlands.
- VAN GINNEKEN V., BALLIEUX, T. B., WILLEMZE R., COLDENHOFF K., LENTJES E., ANTONISSEN E., HAENEN O. et VAN DEN THILLART G., 2005a. Hematology patterns of migrating European eels and the role of EVEX virus. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C-Pharmacology Toxicology and Endocrinology*, 140, 97-102.
- VAN GINNEKEN V., HAENEN O., COLDENHOFF K., WILLEMZE R., ANTONISSEN E., VAN TULDEN P., DIJKSTRA S., WAGENAAR F. et VAN DEN THILLART G., 2004. Presence of eel viruses in eel species from various geographic regions. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol*, 24(5), 268-271.
- VAN GINNEKEN V., VIANEN G., MUUSZE B., PALSTRA A. P., VERSCHOOR, L., LUGTEN O., ONDERWATER M., VAN SCHIE S., NIEMANTSVERDRIET P., VAN HEESWIJK R., EDING E. P. et VAN DEN THILLART G., 2005b. Gonad development and spawning behaviour of artificially-matured European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Animal biology*, 55, 203-218.
- VAN GINNEKEN V. J. T., ANTONISSEN E., MÜLLER U. K., BOOMS R., EDING E., VERRETH J. et VAN DEN THILLART G., 2005c. Eel migration to the Sargasso: remarkably high swimming efficiency and low energy costs. *The journal of experimental Biology*, 208, 1329-1335.
- VENABLES W. N. et DICHMONT C. M., 2004. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries Research*, 70, 319-337.
- VETTIER A. et SEBER P., 2004. Pressure resistance of aerobic metabolism in eels from different water environments. *Mitochondrion*, 3 347-354.
- VILTER V., 1945a. Métamorphose myo-somatique des larves d'anguille et relations avec la croissance stomacale. *Comptes Rendus de la Société Biologique*, 808-810.
- VILTER V., 1945b. Développement du tractus gastro-intestinal au cours de la métamorphose des larves d'anguille (Civelles). *Comptes Rendus de la Société Biologique*, 223-224.
- VILTER V., 1946a. Déterminisme hypophysaire du comportement "halophobe" de civelles immigrantes. *Comptes Rendus de la Société Biologique*, 483-484.
- VILTER V., 1946b. Action de la Thyroxine sur la métamorphose larvaire de l'anguille. *Comptes Rendus de la Société Biologique*, 783-785.
- VLADYKOV V. D. et MARCH H., 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, 38.

- VØLLESTAD L. A. et JONSSON B., 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river : evidence for density-dependent mortality, and development of a model for predicting yield. *Journal of Animal Ecology*, 57, 983-997.
- VOLPATO P., 1998. Recherche du parasite *Anguillicola crassus* en région Bretagne, pp 11, Conseil Supérieur de la Pêche, Rennes.
- WANG C. H. et TZENG W. N., 1998. Interpretation of geographic variation in size of American eel *Anguilla rostrata* elvers on the Atlantic coast of North America using their life history and otolith ageing. *Marine Ecology Progress Series*, 168, 35-43.
- WANG C. H. et TZENG W. N., 2000. The timing of metamorphosis and growth rate of american and european eel leptocephali : A mechanism of larval segregative migration. *Fisheries Research*, 46, 191-205.
- WATANABE S., 2003. Taxonomy of the Freshwater Eels, Genus *Anguilla* Schrank, 1798. In *Eel biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 3-18. Springer, Tokyo.
- WEBER M., 1987. Quantitative investigations on catch composition of eel fisheries (Minho river, Spain)
- Quantitative untersuchungen am beifang der glasaalfisherei im Rio Minho (Iberische Westküste). *Arb. Dtsch. Fisch.-Verb.*, 44, 11-25.
- WESTERBERG H., 1990. A proposal regarding the source of nutrition of leptocephali larvae. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 75, 863-864.
- WESTERBERG H., 1998. The migration of glass-eel and elvers in the Skagerrak and the Kattegatt. In ICES.
- WHITE E. et KNIGHTS B., 1997a. Dynamic of upstream migration of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in the River Severn and Avon, England, with special reference to the effect of man-made barriers. *Fisheries Management and Ecology*, 4, 311-324.
- WHITE E. M. et KNIGHTS B., 1997b. Environmental factors affecting the migration of the European eel in the Rivers Severn and Avon, England. *Journal of Fish Biology*, 50, 1104-1116.
- WICKSTRÖM H., CLEVESTAM P. et HÖGLUND J., 1998. The spreading of *Anguillicola crassus* in freshwater lakes in Sweden. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 349, 215-221.
- WIEGLOSS S., TARASCHEWSKI H., MEYER A. et WIRTH T., 2008. Population Structure of the Parasitic Nematode *Anguillicola Crassus*, an invader of declining North Atlantic stocks. *Molecular Ecology*, 17, 3478-3495.
- WILEY D. J., MORGAN R. P. et HILDERBRAND R. H., 2004. Relation between physical habitat and american eel abundance in five basins in Maryland. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133, 515-526.
- WILLIAMSON G. R., 1987. Vertical drifting position of glass eel, *Anguilla rostrata*, off Newfoundland. *Journal of Fish Biology*, 31, 587-588.
- WILSON J. F., LEITAO A., GONÇALVES A. F., FERREIRA C., REIS-SANTO P., FONSECA A. V., MOREIRA DA SILVA J., ANTUNES C., C. P.-W. et COIMBRA J., 2007a. Modulation on branchial ion transport protein expression by salinity in glass eel (*Anguilla anguilla*). *Marine and Freshwater Biology*, 151, 1633-1645.
- WILSON J. M., ANTUNES C., BOUÇA P. D. et J. C., 2004. Osmoregulatory plasticity of the glass eel of *Anguilla anguilla*: freshwater entry and changes in branchial ion-transport protein expression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 432-442.
- WILSON J. M., REIS-SANTO P., FONSECA A. V., ANTUNES C., BOUÇA P. D. et J. C., 2007b. Seasonal change in ionoregulatory variables of the glass eel *Anguilla anguilla* following estuarine entry : comparison with resident elvers. *Journal of Fish Biology*, 70, 1239-1253.
- WIRTH T. et BERNATCHEZ L., 2001. Genetic evidence against panmixia in the European eel. *Nature*, 409, 1037-1040.
- WÜRTZ J. et TARASCHEWSKI H., 2000. Histopathological changes in the swimbladder wall of the European eel *Anguilla anguilla* due to infections with *Anguillicola crassus*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 39, 121-134.
- YAHYAOU A., 1983. Etude comparée (croissance, recrutement, polymorphisme enzymatique) des populations Atlantiques et méditerranéennes (Maroc -France) des civelles d'*Anguilla anguilla* L. 1758, pp. 176, Laboratoire de biologie marine, Perpignan.
- YAMANO K., TAGAWA M., DE JESUS E. G., HIRANO T., MIWA S. et INUI Y., 1991. Change in whole body concentration of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *Journal of comparative physiology*, B 161, 371-375.

4 An appraisal of historical glass eel fisheries and markets: landings, trade routes and future prospect for management.

Briand C., Bonhommeau S., Castelnaud G., Beaulaton L. Proceedings of the Institute of Fisheries Management conference, Wespport, Ireland. 2008

Le cadre d'étude présenté dans la bibliographie (chapitre 4) omet la question de l'importance des pêcheries de civelles, sur laquelle vont se focaliser certains des modèles qui seront développés plus tard dans cette thèse. Le chapitre 5 présente donc l'analyse des données provenant de diverses sources (statistiques officielles de captures, données du commerce extérieur, données historiques d'experts...). Cette analyse permet de reconstituer une histoire du développement des pêcheries de civelles sur la façade Atlantique Française. Cette analyse a été présentée lors d'un colloque de l'Institute of Fisheries Management en Irlande. Son originalité tient au fait qu'elle reconstitue à partir des prix la part des exports de civelles et d'anguilles jaunes dans les lots exportés.

4.1 Résumé

A l'aide de données commerciales et de pêche, nous reconstituons les principales étapes et caractéristiques du commerce historique de civelles d'anguilles européennes. Les pêcheries de civelles ont été actives depuis la fin du 19^{ème} siècle, avec des débarquements estimés autour de 200 t. Les pêcheries et le commerce se sont développés principalement dans le sud de la France et le marché s'est étendu progressivement le long de la côte Atlantique durant les 30 premières années du 20^{ème} siècle. L'export vers l'Espagne est rapporté précisément par les statistiques des chemins de fers et il atteignait de 531 t à son pic en 1925. La guerre civile espagnole a mis fin au commerce, et durant le régime de Franco, les routes commerciales vers l'Espagne, bien qu'elles aient représenté 80 % du volume total, sont restées totalement opaques. La demande du Japon pour des civelles d'anguilles européennes a débuté en 1969 en Europe et a augmenté la rentabilité des pêcheries, qui à cette époque avaient déjà introduit le tamis poussé sur l'ensemble de la façade Atlantique. Les débarquements en Europe ont atteint leur maximum autour de 1976 à 2700 t. De 1982 à 1995, le déclin du recrutement et l'effondrement de l'export vers le Japon a rendu la pêche moins attractive. En 1995, une poussée de la demande du marché chinois sur un stock déjà largement diminué a amené une très forte augmentation du prix, qui n'a été diminuée que par la crise financière asiatique en 1997 et le problème des résidus de vert malachite en 2006. Les analyses combinées depuis plusieurs sources montrent que les débarquements sont maintenant en dessous de 100 t. L'augmentation de la rentabilité des pêcheries malgré un déclin sévère du recrutement laisse apparaître la possibilité d'un effet Allee « économique ». Cet effet et le changement amené par la CITES (convention internationale sur le commerce des espèces protégées) et la régulation européenne sont discutés avec les mesures nécessaires pour atteindre un niveau soutenable d'exploitation pour les pêcheries civellières.

4.2 Abstract

Using commercial and fishery data, we recount the main features and key points of the historical trade of the European eel. Glass eel fisheries have been active since the end of the 19th century with landings estimated around 200 t. Fisheries and trade developed mainly in the south of France and markets expanded progressively along the Atlantic coast during the first 30 years of the 20th century. Export of eel towards Spain is accurately reported by the railway statistics and was 531 t at its peak in 1925. The Spanish civil war closed the trade, and during the Franco regime, the trade route towards Spain, despite representing 80 % of the total volume, remained totally opaque. Demand from Japan for European glass eel began in 1969 in Europe and increased the profitability of the fishery, which by that time had already introduced push nets all along the Atlantic coast. Landings in Europe peaked around 1976 at 2,700 t. From 1982 to 1995, decline in recruitment and collapse of exports to Japan made the fishery less attractive. In 1995, a surge in demand from the Chinese market on a then dwindling stock brought a large increase in prices, levelled only by the Asian financial crisis in 1997 and the malachite green residues issue in 2006. Combined analyses from various source of data

shows that landings are now below 100 t. The increasing profitability despite the severe decline in recruitment raises the possibility of an 'economic' Allee effect. This effect and the changes brought by CITES and European regulation are discussed along with the requirements needed for achieving a sustainable state in the glass eel fisheries.

4.3 Introduction

After a transatlantic migration from the Sargasso Sea to the European and North African continental shelves, European eel *Anguilla anguilla* larvae begin their metamorphosis into glass eel. These juveniles make the final migration from the continental shelf (TESCH, 1977) to estuaries using behaviour patterns adapted to using tidal stream transport (GASCUEL, 1986; WIPPELHAUSER and MCCLEAVE, 1987). The glass eels are initially transparent, develop pigment and resume feeding on entry to estuaries (ELIE *et al.*, 1982), becoming the small yellow eel which colonise inland and coastal waters (MORIARTY, 1986a).

The seasonal inshore migration of glass eel (BERTIN, 1951; TESCH, 1977) occurs in winter (ELIE and ROCHARD, 1994). The distribution area spreads from North Africa (Morocco) to Northern Europe (Norway) including the Mediterranean basin (Schmidt, 1922). Within this distribution, the main fisheries are concentrated in the western Mediterranean, Portugal, the Bay of Biscay, Ireland and the western coast of England (DEKKER, 2003). In these areas, the concentration of glass eel in estuaries is large enough to enable glass eel fisheries to be a profitable activity.

The glass eel fishery in France employed 1,050 marine fishermen and 240 fluvial fishermen in 2006. Access to an estuary is restricted by the requirement to purchase a licence. Turnover of a typical boat is around € 100,000 with glass eel fishing activity representing from 62 to 100 % of this annual turnover (ICES, 2007).

Glass eel migrations of lesser importance are known to occur in the Channel (STRUBBERG, 1908; TESCH, 1977), Skagerak-Kattegat (HAGSTRÖM and WICKSTRÖM 1990), central and eastern Mediterranean (SCHMIDT, 1922; DEKKER, 2002). In these areas, glass eel migration has historically supported various trap and transport operations for restocking purposes.

Eel aquaculture is based on wild stock since European eel reproduction is not currently feasible. Japanese researchers have succeeded in reproduction and breeding of larvae to the glass eel stage but no commercial hatchery exists as yet because of the financial costs of artificial reproduction (Tanaka *et al.*, 2001). The decline in glass eel recruitment for the three main species (GUÉRAULT *et al.*, 1986; MORIARTY, 1986a; MORIARTY and DEKKER, 1997; DEKKER *et al.*, 2003), has brought large changes in the international glass eel trade. The Japanese people have a long tradition of eating eel, especially as *kabayaki*, roasted eel using a secret soy sauce. In the late 1960's, the decline in catch of Japanese glass eel meant that local supplies were no longer sufficient for the Japanese market. In response to this problem, live European glass eel were imported to stock the eel farms. The strong Japanese demand has switched to European rather than American glass eel because of the greater rearing potential and volume of European landings (Bonhommeau, Patrick, pers. com.). It has in turn modified the profitability of European glass eel fisheries, in a European context where most eel fisheries are now dwindling to a fraction of their past catches.

The decline in glass eel recruitment has led to the inclusion of European eel in Annex II B of the Convention on International Trade on Endangered Species of wild fauna and flora (CITES). From 2009 onward, exporting countries will have to prove the sustainable exploitation of each lot traded outside Europe. It has also brought the European Commission to adopt a new regulation (1100/2007), which will bring large changes in glass eel trade. Glass eel fisheries will have to reserve a part of their catch, from 35 % in 2009 to 60% in 2013, for restocking within Europe. In addition, national management plans will have to demonstrate the sustainability of human impacts.

In this context, we provide an appraisal of the European glass eel market, which has not been reported recently (but see for instance ELIE & FONTENELLE, 1982; CASTELNAUD *et al.*, 1994). Starting from 1900, we provide an overview of the changes brought in the glass eel fishery, try to rebuild a series of landings and trade data from the best available information, and finally try to provide the best description of the current state of glass eel fisheries and trade.

From this overview we analyse the risk of economic extinction of the species and give a hint of the possible consequence of the new regulation on trade, and analyse the bases of a sustainable management strategy.

4.4 Material and methods

4.4.1 Analysis of trade data.

A database on glass eel trade is built from various sources of trade data :

- The French Customs (OFIMER) with 580 annual data from 1962 to 2006 reporting trade towards 32 countries,
- The European database EUROSTAT; 12567 monthly trade data from 1995 to 2007 towards 23 countries, (Some marginal export destination representing small quantities were not taken into account)
- Daily shipping records from an independent French glass eel trader which were converted into 256 annual mean export prices and total quantity towards 16 countries from 1961 to 2005 (Bonhommeau Gilbert and Patrick, Somme et Loire, Saint Nazaire, France, personal communication),
- 24 annual glass eel prices from the Asturian market from 1983 to 2006 (Estibalitz Diaz, AZTI, personal communication).

Prices are corrected for French and Spanish local inflation to an equivalent to 2006 values for French and Spanish currencies). All prices thereafter correspond also to the equivalent price in 2006.

Except for the French trade, trade data do not discriminate between eel stages, i.e., glass, yellow or silver eel. They only indicate the process applied while preparing the eels : frozen, smoked, alive, or fresh. Based on prices, destination, total weight and process, some monthly or annual records are identified as being constituted of either glass eel or yellow/silver eel. For instance, regular trade of small weight and high value between France and Germany, Mexico or Asia can in most of cases be identified as glass eel shipping. In contrast, sales of low value and large weight can be ascribed to grown eel. All trade towards Italy was identified as being grown eel. While glass eel have been known to be exported to the Naples area for food consumption prior to the 1980s, this market has not continued because of the ban on glass eel fishing in Italy. However, since the greater part of the trade has always been of small eels caught in the French Mediterranean lagoons, and sent to Italy for aquaculture purposes, and since those eels have always had a greater value than those sold for food consumption in the European market, a unique category was chosen for Italy.

The trend in glass eel prices is extracted from the previously selected values and compared between the various sources of data. A general linear model is fitted to both import and export data using a weighting according to the trade volume. It is then used to compute the annual mean price per destination. For data where an annual price per destination could not be calculated, the mean or weighted mean price of the four series has been used.

A general trend for the mean price of yellow/silver eel is also calculated. Missing years are interpolated and the whole series is smoothed. As in the case of glass eel, import and export prices are mixed in the analysis.

The share between glass eel and grown eel among values previously identified as a blend of glass eel and grown eel data is calculated according to the mean annual price of both stages. Commercial data are then used to reconstruct a time series of glass eel export towards various countries.

4.4.2 Analysis of catch data.

The annual landings per marine area have been computed both in quantity and value from 1895 to 1983 from the French statistics of the marine administration (BOUDE, 1987). The records start in 1902 in the Atlantic region. They are compared to historical trade series available (GANDOLFI HORNYOLD, 1933; GANDOLFI HORNYOLD, 1936) and contemporary expert estimates of the volumes landed by the fishery. (ARNE, 1908; POPELIN, 1971; CASTELNAUD *et al.*, 1994; CASTELNAUD, 2000; 2002; LÉAUTÉ and CAILL-MILLY, 2002).

More recent statistics collected by the administration for small boats from 2000 to 2006 have been analysed. These have been discarded as incomplete or irrelevant. When compared with local records from other sources, the estimation of the real landings is underestimated by a factor between 2 and 10.

4.4.3 Time series of landings

An attempt has been made to rebuild the possible series of landings of glass eel from trade and catch data, by using expert estimates of the volume of export in 1975 and by correcting the volume of trade towards Spain to account for the underreporting of the trade of frozen glass eel.

4.4.4 Actual European market

The mean value of 1996-2006 EUROSTAT trade statistics have been used to analyse volumes exchanged across Europe and towards Asia.

4.5 Results

For the OFIMER database, 129 annual exports or imports have been identified as eel, 155 as glass eel, and 296 as a blend of glass eel and eel data. In the EUROSTAT database, 2,263 monthly exports or imports have been identified as glass eels, 6,474 as eel and 3,830 as a blend of glass eel and eel.

The glass eel prices show an exponential rise from around 5 € in the 1960's to a maximum of € 500 per kilogramme in 2005 (Figure 1). The peak in 1969 corresponds to the onset of Japanese buying on the French market.

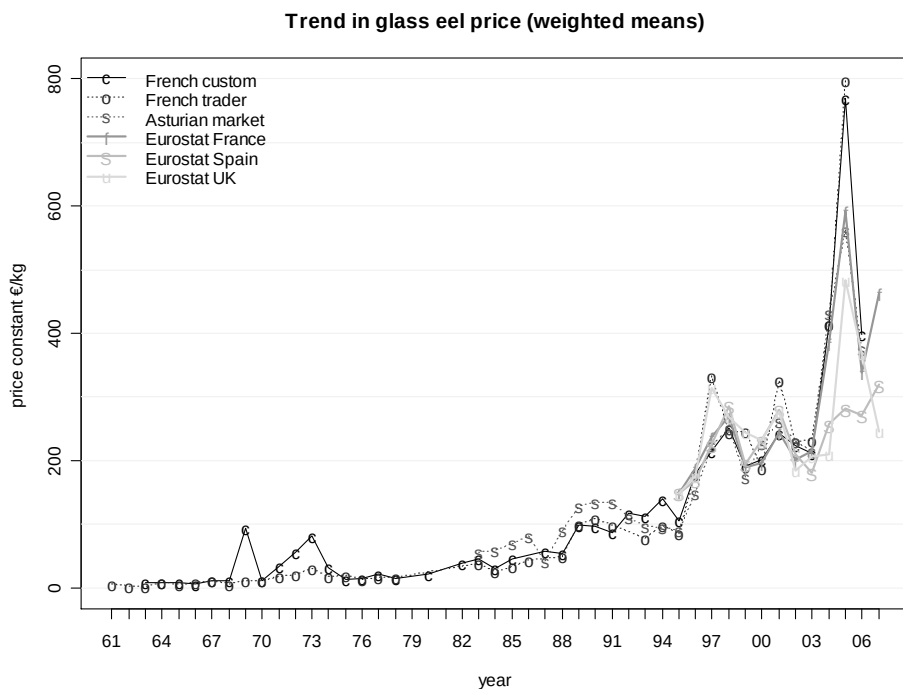


Figure 1.- Trend in glass eel prices

The mean eel price drops abruptly from 5 to 1 €/kg in the 1970's due to the import to Japan of large volumes of eel from New Zealand. From this low level, the price rises back progressively to € 7 at the beginning of the 1990's (Figure 2). A more detailed analysis from the EUROSTAT database shows that the prices are highly variable within a single year ranging, for instance, from € 1 to 13 per kg in 1995.

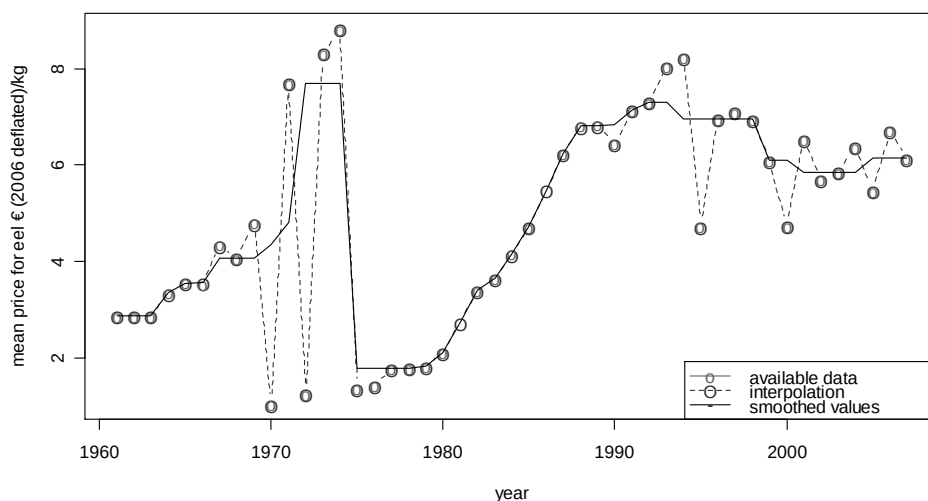


Figure 2.- Trend in yellow eel prices computed from EUROSTAT and OFIMER trade data. Single circles indicate interpolation for a missing value. The solid line indicates the smoothed trend (€ 2006).

The data identified as a blend of glass eel and grown eel represent 56 % of the total glass eel export weight. For some years, the Spanish trade, which represents the largest volume, has been identified as a blend. Indeed for these years, large volumes of exports are recorded at a low price. This might have been the consequence of the trade of frozen glass eel sold at a lower price for the food market, but also could have been the consequence of a blend of glass eel and yellow eel in the exports. However, the analysis of the glass eel trade towards Spain shows the consistency of the time series and of the calculations of glass eel volumes.

The OFIMER and EUROSTAT statistics series show consistent results during their common period. The trade statistics from OFIMER show that official exports have decreased from a maximum of 1,200 t in 1978 to less than 100 t in 2006 (Figure 3). Two phases of export towards Asia are reported in the series. The first, to Japan from 1969 to 1980, corresponds to the first increase in prices and the second, towards China via-Hong-Kong which started in 1994, was responsible for the second rise in prices (Figure 1).

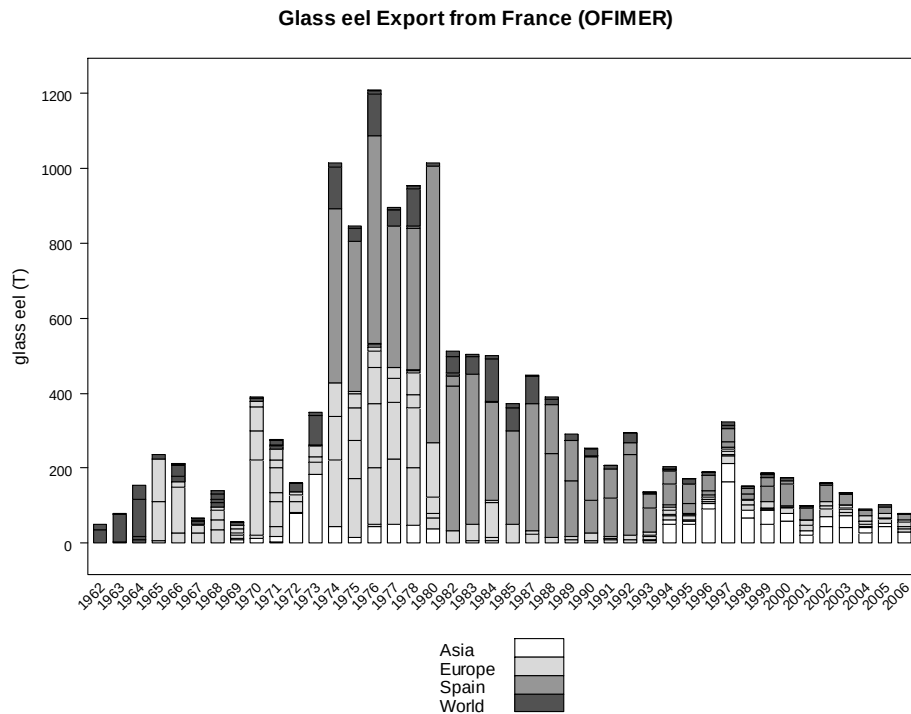


Figure 3.- Historical trend in weights of glass eel exported from France, data computed from OFIMER statistics.

The landings collected from the marine administration are, as in the case of commercial data, a blend of glass and yellow eel (Figure 4). The landings are detailed precisely by maritime region. Over the period 1902 to 1938, they display a steady catch, with values ranging from 86 to 280 t. After World War II, in 1947, a first peak in catch (444 t) is reported. It is followed by low landings in the 1950's and a rebound after 1958.

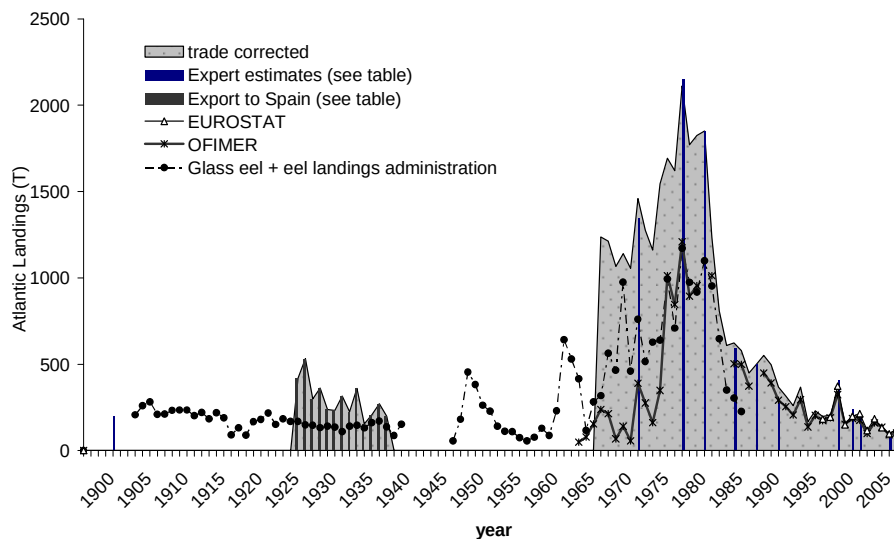


Figure 4. – Landings and export of glass eel from France. Series of landings from the administration and official exports from EUROSTAT and OFIMER. The corrected trade series represents an attempt to rebuild the historical landings from corrected trade data.

These landings are far lower than the commercial data on the glass eel trade collected by the railway administration before 1936. For instance, in 1924 the total landings of both glass eel and eel are estimated at 168 t while the export of glass eel by train is estimated as 420 t. Similarly, marine Landings data are also underestimates in the 1970's. After the 1975 "official" opening of the Spanish trade market, there is more consistency between these two sources but landings data remain about

half the true size of the rail trade reported.

A series consistent with contemporary expert estimates (Table 1) has been built to generate a more realistic time series than using underestimated data. Different coefficients have been applied to correct the export towards Spain, considered as biased, by expert estimates. The final export towards Spain covers both Spanish and French consumption. These coefficients have been assessed as following: before 1936, the export statistics are considered accurate; from 1965 to 1973 we assume a constant trade of 1,000 t towards Spain to be able to reach 1970 level (Table 1). From 1974 to 1983 the export towards Spain is multiplied by 3, from 1980 to 1997 export towards Spain multiplied by 1.3, after 1998 export towards Spain multiplied by 1.2 (Figure 4).

Year	Quantity Marine Fishermen (T)	Quantity fluvial Fishermen (T)	Total landings/ export	Description	Reference
1895			200 t	France	(VAILLANT, 1889)
1906			73 t	Landes (South of France only)	(ARNE, 1908)
1927			350.6	St Sebastian Market	(GANDOLFI HORNYOLD, 1936)
1927			362.5	Export by train from the Loire to the Bidassoa	(GANDOLFI HORNYOLD, 1933)
1933			202.6	St Sebastian Market	(GANDOLFI HORNYOLD, 1936)
1933			271.3	Export by train from the Loire to the Bidassoa	(GANDOLFI HORNYOLD, 1933)
1970	450	895	1345	Loire to Adour (Brittany not included)	(PELIN, 1971)
1976	1455	700	2150	French glass eel fisheries	(ELIE, 1979)
1979	1175	675	1850	French glass eel fisheries	CIPE (CASTELNAUD <i>et al.</i> , 1994)
1983	591		1000 (?)	French glass eel fisheries	CIPE (CASTELNAUD <i>et al.</i> , 1994)
1986	260		500	French glass eel fisheries	CIPE, (CASTELNAUD <i>et al.</i> , 1994), (DÉSAUNAY and AUBRUN, 1988)
1989			300	French glass eel fisheries	(CASTELNAUD <i>et al.</i> , 1994)
1997			410.5	French glass eel fisheries	(CASTELNAUD, 2000)
1999	222 t	17.4 + 5.6	245	French glass eel fisheries	(CASTELNAUD, 2002)
2000	180	16.6	196.6	French glass eel fisheries	(CASTELNAUD, 2002)
2004			92.5		Trade overview (Anonymous)

Table 1. Expert estimates of landings and trade volume.

The EUROSTAT statistics provide an overview of European trade. Most of the European trade goes to Asia with a mean value of 123 t per year during the period 1996-2006. In addition, 38 t are transported by truck to northern Europe mostly for aquaculture. Out of this 38 t, the weight of glass eel used for restocking is estimated as 3 t (ICES, 2007). These statistics also describe the internal trade between glass eel traders, with large exchanges to and from Spain, and to a lesser extent, cross trade between the continent and the UK, glass eel being exchanged to constitute lots before plane shipment (Figure 5).

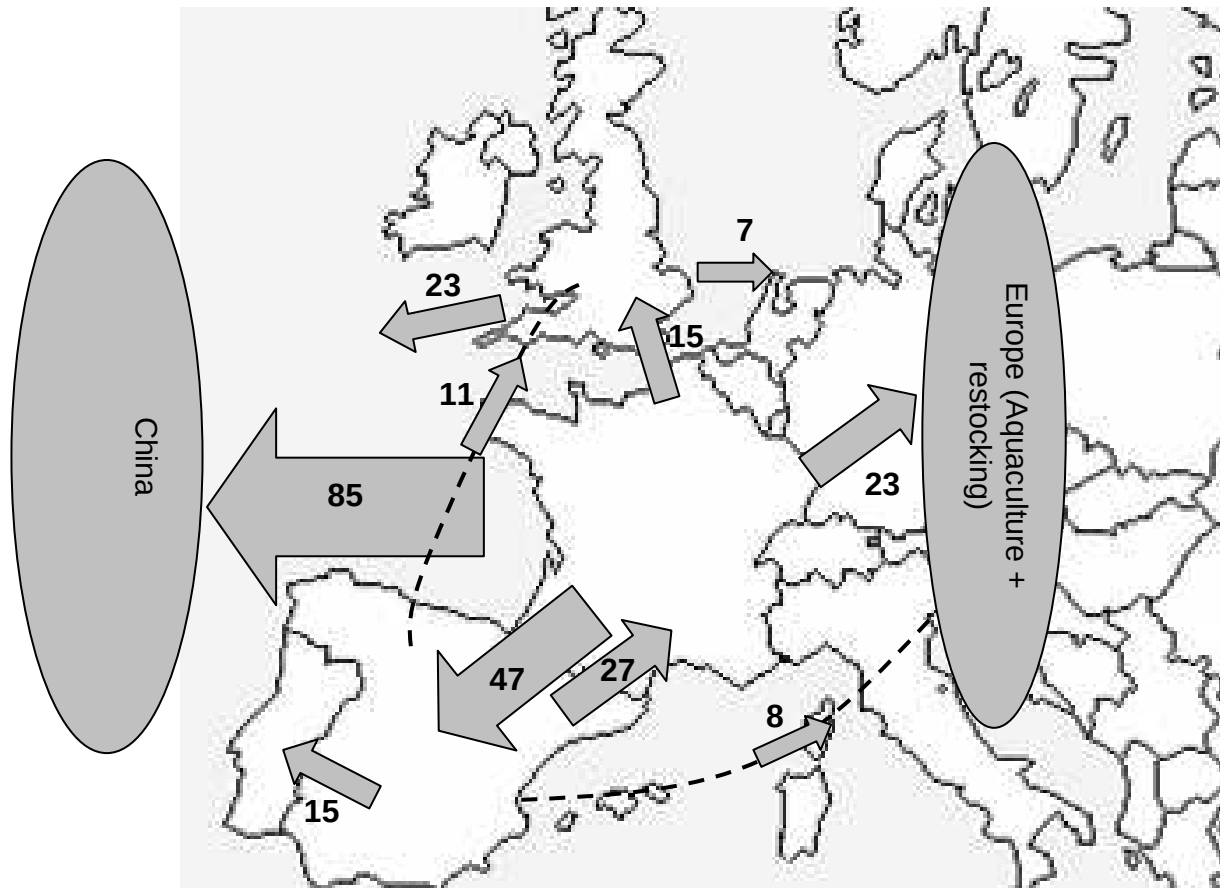


Figure 5.- Mean trade volumes of glass eel (T) 1996-2006 in Europe analysed from EUROSTAT database.

There is some inconsistency between French, Spanish and UK EUROSTAT datasets. The sum of French and Spanish export to the UK, minus the export from the UK (net export) ranged from -21t in 2000 to 20t in 2004.

4.6 Discussion.

4.6.1 An historical overview of glass eel fisheries and trade

The development of the glass eel fisheries may be divided into five phases:

1850-1936: development of commercial fisheries

Glass eel fisheries in France were already active at the end of the 19th century with landings estimated around 200 t (VAILLANT, 1889). Fishermen used hand nets from the banks of the river or from an anchored boat (ELIE and FONTENELLE, 1982; CASTELNAUD *et al.*, 1994) and the destination of glass eel was mostly local. In 1908, the glass eel fishery was already well developed in the south of France due to the proximity of the Spanish market (ARNE, 1908). The volumes exported by train from the two southernmost regions, Landes and Basses Pyrénées were 73 t in 1906. Some years later, in 1923 they were still at the same level, (GANDOLFI HORNYOLD, 1933), suggesting that the southernmost fishery was already fully developed by the beginning of the 20th century. In fact, from this southern point, the market has progressively expanded along the Atlantic coast, leading to the development of glass eel fisheries that were already at this time shifting from traditional and local to commercial 'international' activities (GANDOLFI HORNYOLD, 1933; GASCUEL, 1987).

From 1920 to 1936, a precise description of the weight of glass eels transported by train and of volumes sold at the San Sebastian market, permits the building of a time series of glass eel landings (Figure 4, GANDOLFI HORNYOLD, 1933, 1936). From both series, it is possible to conclude that total glass eel production has varied from 531 t (1925) to 199 t (1936). The level of production from the

marine administration, which sums glass eel and yellow and silver eel reported for the Atlantic coast, is steady around 140 t, so this source of data is clearly underreported and completely irrelevant (Figure 4). The price values from the marine administrations have been steady around € 15 for half a century. Their analysis against other data series collected in the 1960's prove again that they are too high to be reliable.

1936-1969: the Spanish ghost trade and transition to push net fisheries

After 1936, the Spanish war and Franco's regime closed the Spanish borders and hence restricted the trade of eel to Spanish buyers. This market "officially" disappeared until 1975 although smugglers still supplied the Spanish Basque market and buyers crossed the frontier. However, international troubles at that time suggest that the glass eel fisheries were probably restricted to a local market until 1945.

From 1945 to 1969 the main export routes were for glass eel consumption in France, Spain and Mexico. The fishery progressively shifted from hand nets to push nets, which were allowed by a decree in 1952 (ELIE and FONTENELLE, 1982) and extended in many areas on the Atlantic coast in 1958 (CASTELNAUD *et al.*, 1994). The attractiveness of the glass eel prices remained low for this period. Our earliest reliable records indicate that the market price was between € 6 and €12 (2006 equivalent values) per kg before the onset of the Japanese market. Fishing power of glass eel fishing boats also increased during the 1960s and '70s (ELIE and FONTENELLE, 1982).

1969-1979: golden years and first onset of Asian market

The change in fishing practises initiated during the 1960's resulted in a large increase in glass eel landings. Commercial statistics (Figure 4) and expert estimates (Table 1) agree with observation that landings peaked around 1976. The landings of glass eel in Europe at their greatest were estimated at 2,700 t, with France at more than 2,000t, Spain 200 to 300 t, Portugal 220 to 250 t, the United Kingdom 40 to 50 t and Morocco 10 to 30 t (ELIE and FONTENELLE, 1982). An analysis of the catch in the Gironde River (Figure 6) shows that local landings could already have been diminishing in the 1960's, and that the apparent increase of landings in the 1960's and 1970's might be both the consequence of a large increase in effort on a fishery turned profitable by the international demand and the onset of the Japanese market in 1969, and also a more accurate reporting of catches (see below).

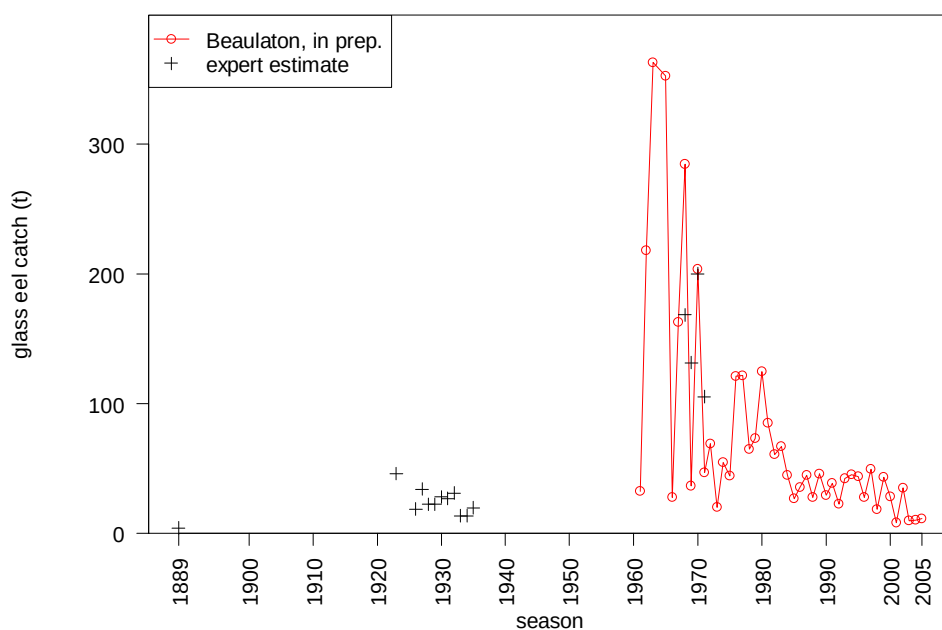


Figure 6. -Trend in glass eel catch in the Gironde, Beaulaton in prep., (analysis of cooperative fisherman data), expert estimates (VAILLANT, 1889; GANDOLFI, 1933 and 1936; POPELIN, 1971).

During Franco's regime, the glass eel trade to Spain was forbidden and does not appear in the official trade statistics until 1975. However, it was probably the largest trade route and represented around 80 % of the total (POPELIN, 1971). After Franco's death, this trade route appears in the official statistics (Figure 4), but the level of exports, reported from 378 to 555 t between 1975 and 1979, is surely still underestimated by factor 3. Indeed, POPELIN (1971) indicates that this level was already 1,070 T in 1970.

Export for the consumption market also took place to Mexico and Venezuela. France exported glass eel to many countries, either for restocking purpose (Germany, the Netherlands, Russia, Poland), or for use in intensive or extensive aquaculture (Denmark, Germany, United Kingdom, Benelux). It is noteworthy that Germany was also a transit country for live glass eel to restock eastern European countries such as Hungary. The market for live glass eel represented probably 10 to 20 % of the total trade.

1980-1994: landings falling down

In the 1980's, the European glass eel recruitment suddenly declined. Japan ceased to import glass eel from France in 1982 because of the high mortality rate of exported glass eels. These mortality rates were mainly due to new French traders who wanted to export live glass eels but had no skills in maintaining glass eels alive for more than 30 hours in aircraft. In addition, Japanese aquaculture had progressively shifted to Taiwan with lower handling prices, and the Asian market resumed only in 1994. The opening of the Chinese market at that time enabled Japanese industrialists to invest massively in China, whether in huge extensive farms and transformation industries. These investments were mainly motivated by the huge space available that Japanese farms could not afford, by low labour costs, and by financial incentives to invest in China. The number of fishing licences had dropped slightly at that time indicating that during this period of still high abundance, the fishery was probably less profitable (ICES, 2007). The export towards Spain is more accurately covered than in the preceding period. The sum of local consumption and under-reporting in trade statistics is estimated to have been about a third of the total trade.

1994-2006: Back to the Asian market

From 1994, glass eel landings have continued to decline, but glass eel prices have shown an unprecedented rise. Two major events have disrupted the trend in glass eel price: in 1997, the Asian financial crisis; and in 2006, the export closure of Chinese eels to many markets due to the presence of residues of malachite green in the flesh of eels (ANON. 2008).

The highest prices were attained in 2005 because of the coincident high demand of Spanish, North European, and Asian markets. Two other factors may have played a key role in this price explosion. Firstly, the licence regime of glass eel imports has been opened to Chinese farmers. They were thus allowed to import glass eels directly and were not constrained to buy only from authorized Chinese importers. Second, the year 2004 was a very low recruitment year in Europe (the landings fell below 100 t in France for the first time); Chinese farms therefore could not produce enough eel to supply the Japanese market. This led in the following year (2005) to strong competition between Chinese farms to fill their ponds and to the peak in price.

The current trade across Europe

Three countries are the main producers and traders of glass eel: France, Spain, and the United Kingdom (in order of importance). Portugal is also a producer as well, despite the fishery is being illegal. Portuguese glass eels have a high attractiveness since they are of a smaller size than in other countries and are caught mostly with hand nets. In 2006, the export routes are to Asia (50%-36t of live glass eels), Northern Europe (44%-32t of live glass eels), Spain (4%- of 3t glass eels for consumption) and restocking (2% or 1t of live glass eel).

When compared with mean 1996-2006 EUROSTAT trade statistics (Figure 5), the volume of trade has clearly decreased due to the shortage in resource, and that part of the glass eel trade with a final use in aquaculture has progressively increased to reach 94 % in 2006.

From 2000 to 2006, the statistics available from the database for small vessels add up to between 57 and 76.8 t. These values represent only half of true landings. The catch is largely underreported, both by understatement of reports and lack of computation, so we considered those data as not relevant to analysis. The latest accurate estimation of the size of landings in the season 2003-2004 indicates that total landings were 92.5t. This level is consistent with the total export from France from

EUROSTAT 97t or OFIMER 92t. One must be reminded that a statistical year from EUROSTAT or OFIMER mixes two glass eel seasons that last from October to March, precluding a full comparison of the two series.

The network for glass eel trade is complex since there are several products and markets: dead glass eel for food consumption, living glass eels for Chinese and Northern Europe aquaculture and for restocking. Few companies share these markets, and there is a significant black and under-reported dealing.

The frozen glass eel market is the most opaque part of the market as it is used to replace dead glass eels with glass eels caught from poachers. Prices for that market are lower than the price for living glass eels as illustrated by Spanish trade series (Figure 1). The frozen glass eel market facilitates the sale of dead glass eel arising from fishing injury during their preparation for the Asian market.

The illegal fisheries present a double advantage for unscrupulous traders. Firstly, buying prices are lower than official prices since the traders risk detection when buying and can bring pressure on illegal fishermen to reduce prices. Secondly, the quality of "hand-caught" glass eels is far better than those caught by professional fishermen using towed nets and thus mortality rates are far much lower using this product.

In 2004 the part of glass eel purchased from "non licensed fishermen" was estimated as 16% but this value did not include glass eel caught by poachers and sold by fishermen. The volume of illegal trade is estimated between 20 to 40 % by our contact trader (Bonhommeau com. pers.).

It is thus possible that the frozen glass eel shipments to Spain and for other local consumption are underestimated in the official statistics. This market, initiated during the Franco years, still remains opaque and is the highest source of uncertainty over the true scale of the glass eel trade. However, given the high prices attainable for living glass eel, and that live glass eel outnumber dead glass eel dead after fishery, (mortalities reach 40 % in the case of the most impacting fishery in the Vilaine and the Loire), major under-reporting through sale of dead frozen glass eel seems unlikely in the recent period. An underreported trade volume of around 20 % would be plausible and consistent with the correction applied to export statistics, also estimated at about 20 % of the total trade from 1998 (Figure 4, corrected trade series).

PROUZET and NIELSEN (in press) have provided data from T. Nielsen's own inquiry among the traders. The volumes estimated for shipment towards Asia or Northern Europe agree well with our series. The main difference is the volume of glass eel used as local consumption, for instance 100t estimated in 2002 where our trade statistics to Spain only sum up to 12t.

4.6.2 Glass eel prices maintain profitability of fisheries

Standard economic theory predicts that exploitation alone is unlikely to result in species extinction because of the escalating costs of finding the last individuals of a declining species (CLARK, 1990; COURCHAMP *et al.*, 2006). For eel, there are 3 reasons for concern that this might not apply. Firstly, the costs of finding the fish do not increase since the fishing methods have remained unchanged since the 1960's. While increasing oil prices have impacted on fishermen's income, glass eel fisheries require little power and fishing grounds are close to home. Secondly, the international demand described above has led to an explosion in prices (Figure 7).

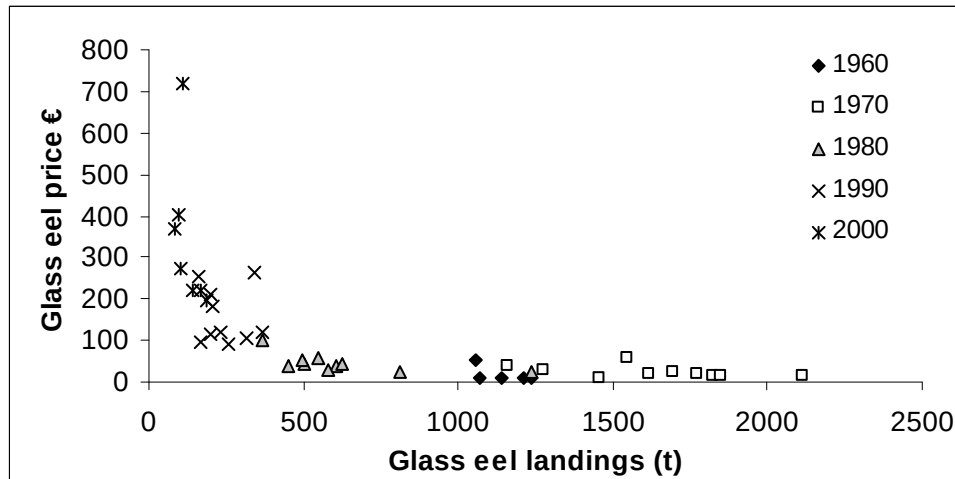


Figure 7.- Relationship between landings, computed from the corrected export data series (see text) and glass eel prices. Prices are corrected from inflation and expressed as 2006 values.

The similarity between the prices extracted from various sources of data shows that the glass eel price is set by the worldwide demand (Figure 1). Hence, the sharp decrease in volumes has been more than counterbalanced by the increase in price. The price paid to the fisherman at the beginning of 2008 was 750 € per kilo. A fisherman fishing 0.5 kg per day will have a turnover of 11 250 € per month, and most catches are larger than this. Thirdly a possible ecological Allee effect has been pointed out in eel as the recruit to spawner ratio has been decreasing since the 1970's (DEKKER, 2004; ICES, 2005).

We postulate that unless a proper mechanism of regulation takes place, as rarity makes the European glass eel more attractive, glass eel fisheries might remain sufficiently efficient to drive the species to extinction, as a large part of the European resource is concentrated in the estuaries where glass eel fisheries occur. Such a phenomenon is called an Anthropogenic Allee effect (COURCHAMP *et al.*, 2006).

4.6.3 An insight on the changes to come

From the actual level of 2% the percentage of glass eel used for restocking will have to increase to 35 % in 2008 and then to 60 % in 2012. The maximum level affordable for European aquaculturists is 700 € (PROUZET and NIELSEN, in press). Prices can reach a higher level in Asia due to low labour costs, as illustrated by prices already reached in 2005. The affordable price for those buying for restocking is probably less than 100 €/Kg. The difference in price between aquaculture and restocking markets will clearly affect the profitability of glass eel fisheries, and prices for restocking will surely be too low to maintain a sufficient profitability of fishing activities. A further reduction in glass eel available for aquaculture will provoke a further rise in price, and an incentive for a black market, placing even greater pressure on availability of glass eel for restocking.

ICES (2005) argued that there was a risk of an Allee effect or compensatory mechanism on the spawner recruitment curve, and that because of this risk transporting glass eel throughout Europe would be an option to enhance the stock in a short while, and overcome the compensatory trap. However, this analysis did not account for the fact that the current level of landings was already too low to permit a pan European restocking as proposed by (MORIARTY and DEKKER, 1997). The next year ICES drew up a decision tree, whose first choice was the demonstration of a local surplus. One outcome of the evaluation of risks associated with restocking, is indeed that sending glass eel for restocking is justified, if it is concluded that the global survival at the stock level will be increased.

Though the recruitment level in the French estuaries is still high when compared to rest of Europe, yellow eel densities have been now diminishing for more than two decades (Briand, unpublished), and from our point of view it is improbable that current recruitment could lead to the achievement of carrying capacity in estuaries.

The European commission has set up the objective of restoring the eel stock at a safe biomass level of 40% of its pristine state in the long term, i.e. several eel generations. To reach this objective, each basin will have to enhance the spawner output, and the European result will have to achieve a

spawner escapement larger than the replacement level, to reverse the declining trend in recruitment. The CITES listing of eel will have further consequence for glass eel trading. Each lot of glass eel traded outside Europe will have to be accompanied by a certificate showing that the commercial use of those glass eels does not endanger the stock.

Within each basin, anthropogenic mortalities will have to be restricted to a level permitting a level of escapement larger than the replacement level, and permitting the achievement of the long-term goal. This means that achieving proper management of a glass eel fishery requires analysis of other sources of mortalities in addition to the glass eel fishery mortality (BEAULATON and BRIAND, 2007), in order to get a picture of the total mortality in a basin. A pan European analytical assessment of the stock will also be necessary to compute the mortality level permitting the achievement of the long-term objective.

4.7 Conclusion

Checking and cross-checking different sources of data is a long and tedious task. So in the end, describing only a part of the real total trade might be considered a poor result. Due to the limited quality and quantity of data available, it would have been unrealistic to attempt to check catch and glass eel trade statistics against each other, in a single long series covering the XXth century. Nevertheless, the analysis brings knowledge of the increasing quality of trade data, and allows a picture of evolving changes in landings, and trade.

Listing the European eel in Annex IIB of the Convention on Trade of Endangered Species (CITES) and the European eel Management Plans that will force European Union member states to allocate 60% of their glass eel catch to restocking by 2013 are a necessity for glass eel fisheries, even more than for grown eel fisheries. Indeed, the reduction of glass eel landings has been compensated for by higher market prices to such an extent that fishermen have gone on harvesting, thus increasing the pressure on stocks.

In the short term, a further increase in prices is highly probable on the international glass eel market as the quantity of glass eel available decreases. In Europe, the combination of reduced recruitment and the lower price affordable for restocking than for the East Asian market or for EU aquaculture will probably not maintain the profitability of the glass eel fishery. As a consequence, a strong incentive for a black market will probably develop.

To our mind, as the carrying capacity of French basins is no longer achieved, achieving and controlling a sustainable local anthropogenic impact is probably more important than building up a massive export of glass eel throughout Europe, because of the risks associated with the latter. Either way, a large change in the glass eel fisheries is probably to come.

Acknowledgements

Christopher Moriarty and Robert Rosell for editing the text, Willem Dekker for advice and Sylvain Bonhommeau's parents and grand-parents for providing us with their views about the "black box".

References

- ANON, 2008 "China special report". Seafood International, February 2008 page 39.
- ARNE, 1908. La pêche de l'anguille et de la pibale dans le département des Landes. *Société centrale d'Aquaculture et de Pêche*, 20, 275-279.
- BEAULATON L. and BRIAND C., 2007. Effect of management measures on glass eel escapement. *ICES Journal of Marine Science*.
- BERTIN L., 1951. Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses, pp. 188. Payot, Paris.
- BOUDE J. P., 1987. Les captures de poissons migrateurs dans les estuaires français depuis le milieu du XIX^{ème} siècle. INRA/CREBS, Rennes.

- CASTELNAUD G., 2000. Localisation de la pêche, effectifs de pêcheurs et production par pêche des espèces amphihalines dans les fleuves français. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 357/358, 439-460.
- CASTELNAUD G., 2002. Caractéristiques de la pêcherie civellière du golfe de Gascogne. Contrat Européen N° 99/023EC/DG FISH (DG XIV). Historique des captures de civelles, intensité actuelle de leur exploitation, variation de leur capturabilité par la pêche professionnelle maritime et indices de colonisation sur le bassin versant de l'Adour. CEMAGREF, Groupement de Bordeaux, Cestas (France).32p.
- CASTELNAUD G., GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y. and ELIE P., 1994. Production et abondance de la civelle en France au début des années 90. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335, 263-288.
- CLARK C., 1990. Mathematical bioeconomics: Optimal management of renewable resources. (ed D. J. Wiley), 386 p., Hoboken (New Jersey).
- COURCHAMP F., ANGULO E., RIVALAN P., HALL R. J., SIGNORET L., BULL L. and MEINARD Y., 2006. Rarity Value and Species Extinction: The Anthropogenic Allee Effect. *Plos Biology*, 4, 2405-2410.
- DEKKER W., 2002. Monitoring of glass eel recruitment: thematic overview. Institute for fisheries research RIVO, IJmuiden, The Netherlands. 262p.
- DEKKER W., 2003. Status of the European Eel Stock and Fisheries. In Eel biology (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 237-254. Springer, Tokyo.
- DEKKER W., 2004. Slipping through our hands Population dynamics of the European eel.
- DEKKER W., CASSELMAN J., M., CAIRNS D. K., TSUKAMOTO K. and JELLYMAN D. J., 2003. Québec declaration of concern worldwide decline of eel resources necessitates immediate action. *Fisheries*, 28, 28-29.
- DÉSAUNAY Y. and AUBRUN L., 1988. Description des pêcheries d'anguille (*Anguilla anguilla*) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique. In Comité des Poissons Anadromes et Catadromes, pp. 15.
- 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-ème cycle, Université de Rennes, Rennes, 372 p.
- ELIE P. and FONTENELLE G., 1982. La pêche de la civelle *Anguilla anguilla* en France (Nécessité d'une gestion de cette ressource). In Colloque International des entretiens écologiques de Dijon, pp. 112-124.
- ELIE P. and ROCHARD E., 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335, 81-98.
- ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I. and CHARLON N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. *Vie et Milieu*, 32, 149-157.
- GANDOLFI HORNYOLD D. A., 1933. La civelle. *Bulletin de la Société d'Océanographie de France*, 12, 1-8.
- GANDOLFI HORNYOLD D. A., 1936. Observation sur la montée de la civelle dans L'Oria. *Bulletin de la Société d'Océanographie de France*, 87, 1-2.
- GASCUEL D., 1986. Flow carried and swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 40, 321-326.
- GASCUEL D., 1987. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation, rapport global. Publications Département Halieutique, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Rennes. 204p.

- Briand C., Bonhommeau S., Castelnaud G., Beaulaton L., 2008. An appraisal of historical glass eel fisheries and markets: landings, trade routes and future prospect for management. Proceedings of the Institute of Fisheries Management conference 2007, Wespport, Ireland.
- GUÉRAULT D., BEILLOIS P., DÉSAUNAY Y. and DOREL D., 1986. Variations de l'abondance de la civelle au travers des données de production secteurs Loire et Vilaine. *Vie et Milieu*, 36, 237-241.
- HAGSTRÖM O. and WICKSTRÖM H., 1990. Immigration of young eels to the Skagerrak-Kattegat Area 1990 to 1989. *Int. Revue Gesamten Hydrobiol.*, 75, 707-716.
- ICES, 2005. Report of the ICES/EIFAC Working group on eel, Galway, Ireland.
- ICES, 2007. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels, Bordeaux, France.
- LÉAUTÉ J.-P. and CAILL-MILLY N., 2002. Caractéristiques des petites pêches côtières et estuariennes de la côte atlantique du sud de l'Europe. IFREMER.
- MORIARTY C., 1986a. Variations in elver abundance at European catching stations from 1938 to 1985. *Vie et Milieu*, 36, 233-235.
- MORIARTY C., 1986b. Riverine migration of young eels *Anguilla anguilla* (L.). *Fisheries Research*, 4, 43-58.
- MORIARTY C. and DEKKER W., 1997. Management of the European eel. *Fisheries Bulletin*, 15, 1-110.
- POPELIN E., 1971. Etude sur la pêche de l'anguille. Ministère de l'Agriculture, Paris.
- PROUZET P. and NIELSEN J., in press. Review of existing information on the ecological, socioeconomic and livelihood impacts of the catch of wild European eel (*Anguilla anguilla*) juveniles as seed in aquaculture, Rome.
- SCHMIDT J., 1922. The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 211, 179-208.
- STRUBBERG A. C., 1908. Elvers from North and South Europe. In Report of the Danish oceanographical expeditions to the Mediterranean and adjacent seas. , Vol. Vol II miscellaneous papers, pp. 29p.
- TANAKA H., KAGAWA H. et OHTA H., 2001. Production of leptocephali of Japanese eel (*Anguilla japonica*) in captivity. *Aquaculture*, 201, 51-60.
- TESCH F. W., 1977. The eel, pp. 429. Chapman and Hall, London.
- VAILLANT L., 1889. Pêche de la montée d'anguille. Rapport adressé au ministre de la marine au nom du comité consultatif des pêches maritimes. Extrait du Journal officiel du 18 juillet 1889., Paris.
- WIPPELHAUSER G. and MCCLEAVE J. D., 1987. Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) utilizing selective tidal stream transport. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 44, 80-89.

Partie 2 : Recrutement estuarien

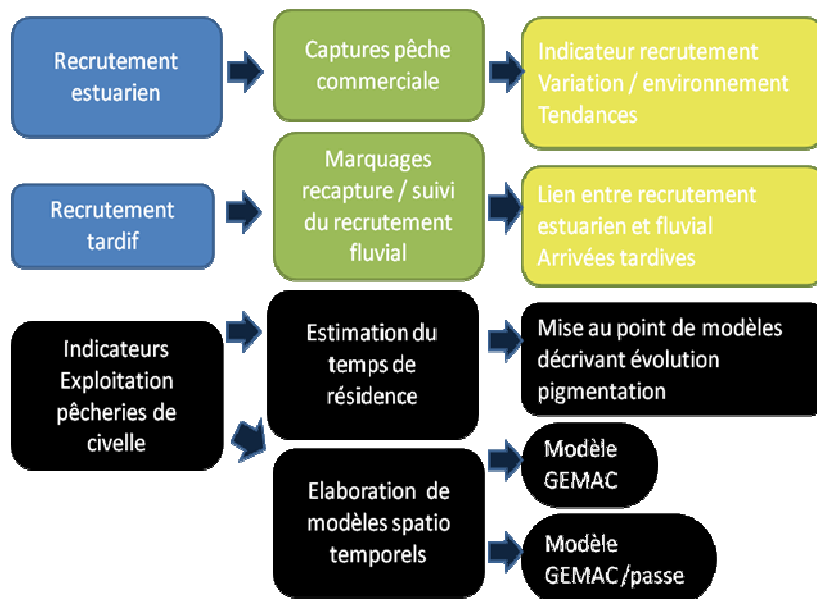
L'objectif de la thèse est de décrire puis de modéliser la dynamique de population et l'exploitation par la pêche des civelles de l'estuaire pendant la période de pêche, et les relations entre les arrivées de civelles en estuaire et les montées sur la passe. Les deux chapitres qui suivent vont s'intéresser au recrutement estuarien pendant la saison de pêche, ainsi qu'au traitement des données de captures journalières. Le chapitre 6 a été publié en 2003, le chapitre 7 est un travail d'analyse non publié. Le chapitre 8 s'intéresse à la question du recrutement estuarien une fois la saison de pêche terminée. Les résultats de marquage recapture pendant la saison de pêche sont complétés par des marquages recaptures pendant quatre autres années dont les résultats sont présentés au chapitre 12.

Chapitre 5. BRIAND C., FATIN D., FEUNTEUN E. et FONTENELLE G., 2003. Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in a fished Atlantic estuary. Fisheries Management and Ecology. 10, 377-384.

Chapitre 6. Modélisation des captures totales de la pêche civellière de Vilaine et analyse de leurs relations avec les paramètres de l'environnement (non publié)

Chapitre 7. BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006. Estimating the stock of glass eels in an estuary by mark-recapture experiments using vital dyes. Bull. Fr. Pêche Piscic, 378, 23:46.

Ci dessous un schéma, conceptualisant la problématique de cette partie (Recrutement estuarien et recrutement tardif).



5 Recrutements estuariens et fluviaux de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), dans un estuaire exploité de l'Atlantique.

BRIAND C., FATIN D., FEUNTEUN E. et FONTENELLE G., 2003. Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in a fished Atlantic estuary. *Fisheries Management and Ecology*. **10**, 377-384.

RESUME

Une pêcherie de civelles se trouve à l'aval du barrage d'Arzal sur la Vilaine (Bretagne, France). Des statistiques de captures ont été collectées entre 1996 et 2000 et traitées à l'aide d'un sous-échantillonnage qui a permis d'extrapoler les données d'un sous échantillon fiable à l'ensemble de la pêcherie. Au cours de la même période, la migration des civelles vers l'eau douce a été suivie à l'aide d'une passe piège située sur le barrage, la limite amont de la pêcherie. L'analyse de la biologie de la civelle et de l'exploitation montre que la pêcherie est intensive et qu'il n'y a eu pratiquement aucun échappement durant les saisons de pêche étudiées. La proportion de stock réussissant à migrer vers l'eau douce, représentée entre 0.3 et 3.9 % de la capture totale de la pêcherie. Dans ce type de pêcherie, l'effort de pêche affecte l'abondance. En conséquence, la capture totale devrait être utilisée à la place de la CPUE pour estimer l'abondance.

ABSTRACT

A glass eel fishery exists downstream of the Arzal estuarine dam in the Vilaine (Brittany, France). Catch statistics were collected between 1996 and 2000 and processed using a sub-sampling technique that allowed data from a reliable sub-sample to be extrapolated to the whole fishery. During the same period, glass eel migration into fresh water was monitored using a glass eel trap located on the dam, the upstream limit of the fishery. The analysis of glass eel biology and exploitation shows that the glass eel fishery is very intensive and that there was more or less no escapement during the fishing seasons studied. The proportion of the stock successfully migrating towards freshwater, as compared with the total catch is estimated to range between 0.3 and 3.9%. In such a fishery, the fishing effort affects the abundance. Consequently, the total catch has to be used instead of CPUE to estimate abundance.

5.1 Introduction.

The decline in European eel stocks, *Anguilla anguilla* (L.), since the 1970s has affected all life stages throughout the species range (Moriarty et Dekker, 1997). Some Eastern Atlantic rivers, however, still support good glass eel runs (of the magnitude of several tonnes) (Castelnaud *et al.*, 1994; Castelnaud, 2000). In France, commercial fisheries occur on most rivers. However, a recent increase in the price of glass eel resulted in increased fishing effort (Moriarty et Dekker, 1997). However, few studies have assessed the impact of glass eel or elver exploitation rate on eel stocks (Tzeng, 1984; Jessop, 2000). This paper examines whether the glass eel fishery in the River Vilaine, France, is responsible for the decline in the eel stock in that river system. The study estimates the effort, CPUE and total catch of the glass eel fishery, and estimates the level of fluvial recruitment between 1996 and 2000.

5.1.1 Description of the fishery and the study area

The Vilaine watershed covers 10 400 km², approximately one third of the area of Brittany (NW of France). A dam closes the estuary 12 km upstream from the river mouth. Hydraulic conditions near the gates of the dam seriously hinder upstream migration.

A commercial glass eel fishery is concentrated 2 km downstream of the dam (Fig. 1). Fishing is carried out using 1.2-m diameter nets of 2-mm stretched mesh attached to either sides of a boat,

which is propelled forward. The nets may be placed either at or up to 8 m below the water surface.

The fishing seasons for the five years of the study were 15 November 1995 to 15 April 1996, 01 December 1996 to 30 April 1997, 15 November 1997 to 6 April 1998, 15 November 1998 to 2 April 1999 and 15 November 1999 to 2 April 2000. Fishing was authorised during the open season, on a weekly basis from Monday to Saturday only, with no fishing allowed during the night of Sunday to Monday. In addition, no fishing was allowed from 3 hr before high water to 1 hr after high water for the period between 18.00 hr and 08.00 hr (local time).

5.2 Materials and methods

Where the presence of a barrier causes migrants to be aggregated there is an increased likelihood of exploitation being sufficiently high to cause a reduction in stock density (Elie et Rigaud, 1984). Thus, in very intensive fisheries based on a single unit stock, as in the glass eel fishery of the River Vilaine, catch per unit effort (CPUE) may not be a good measure of abundance because the effort often increases but the size of stock being exploited remains constant, thus CPUE reflects fishing effort not stock abundance (Gascuel *et al.*, 1995).

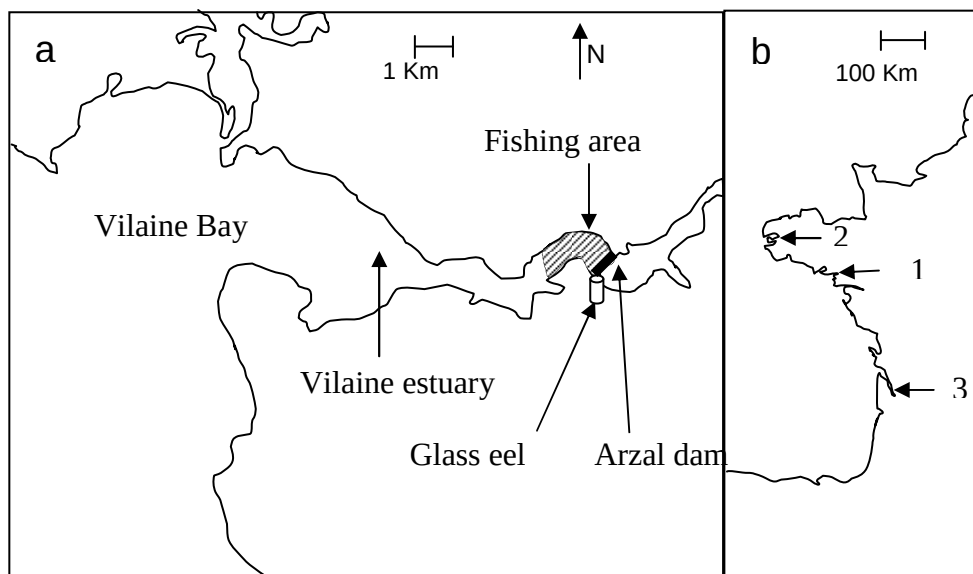


Figure 1. Map of the Vilaine estuary, and of the Atlantic coast of France, showing the location of several fisheries, 1- Vilaine, 2- Aulne, 3- Gironde.

In such cases, a method has to be developed to estimate total catch and this was achieved by examining total catch and CPUE from logbooks and marketing data. Data on both characteristics were obtained from several sources:

- logbooks of fishermen who were members of the Committee of Inter-professional Estuarine Fishermen;
- daily sales data from commercial sources (fish buyers) between 1996/1997 and 1999/2000;
- the maximum period that could be legally fished was calculated from the tide timetable, and ranged from 0 to 6 hr per 24 hr day;
- between 1997/1998 and 1999/2000, the number of anchored fishing boats was counted one to four times per month to determine the total number of active licence holders on the river.
- monthly catches in the fishery were obtained by the marine authority through a monthly telephone survey of fish buyers.

Catch per day or catch per trip were collected from fishermen's logbooks reporting such information. Logbooks that reported catch on a monthly basis were not used because of uncertainties over fishing effort. In addition, some logbooks were deemed unreliable and were not used because

they declared catches on a Sunday or at times of the night when no fishing was permitted. Each report was therefore checked against the legal fishing period. Where possible, data were corrected and classified as: 1 = very good, no errors; 2 = medium quality, minor errors concerning, for example, mis-reporting evening for morning or vice versa; 3 = bad, errors concerning the day fished.

A second check was based on the hypothesis that when boats use the same type of fishing gear within a limited area there should be little variation in catch. Commercial catch data were obtained from a fish buyer, although the data were not necessarily complete because the whole season was not always covered and fishermen often sell their glass eels to several fish dealers to obtain the best price. However, they were accurate because they always related to the fishing period. Consequently, they were used to validate other logbooks and select a reference sample. For 1996, a year for which there was no commercial data, the reference sample was selected using data from error free logbooks (category 1 above).

The reference sample mean catch ($X_{(ref)}$) and a β coefficient (i.e. a measure of the difference between the catch of each fishermen and this reference catch were determined, where $\beta = \sum_i (X_i - X_{i(ref)})^2 / X_{i(ref)}^2$; where i is the fishing day; X_i the catch on day i ; $X_{i(ref)}$ the reference sample mean catch on day i . Boats classified as having poor quality log books (e.g. category 3 above) often had a high β , confirming that their reported catches were markedly different from that of the reference sample. Boats having both good quality logbooks (category 1 above) or a low value for β were selected for use in the study. However, selection could not be based solely on the β coefficient, as good fishermen with good log books and high catches also had a high β coefficient (because the deviation from the mean was higher for higher catches). Therefore, the final selection was made graphically by comparing the coefficient β against the mean catch for the season, and fishermen with both high value for β coefficient and high mean catch were retained (Fig. 2).

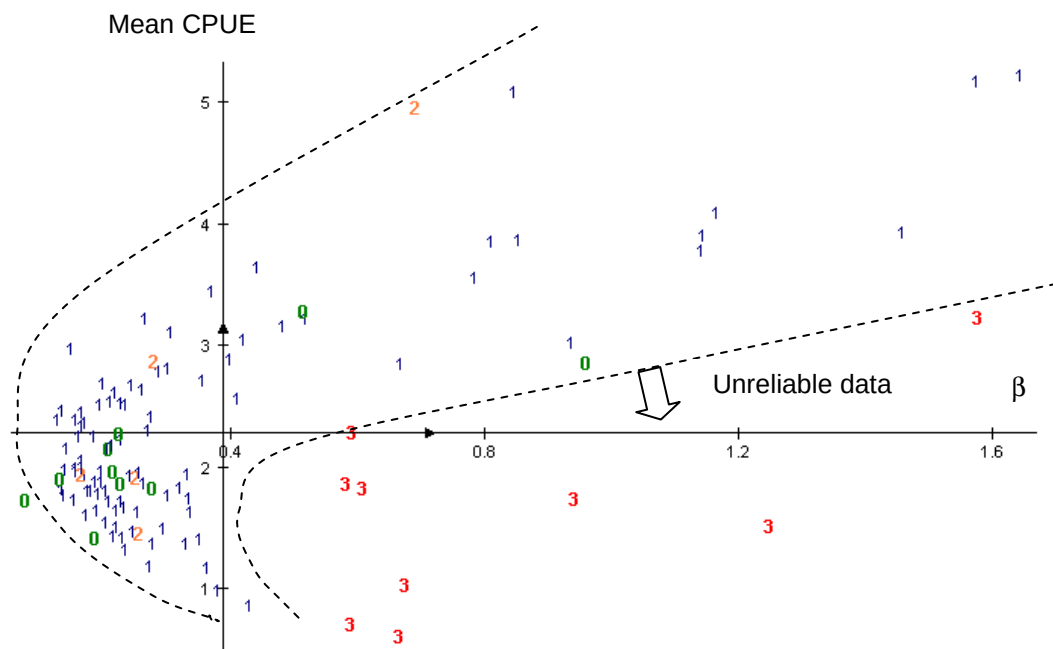


Figure 2. Method used to select fishing units of the final sample within fishery data collected in Vilaine for year 1998. Data located between the two curves are used in the final sample; data presenting high β coefficient and high mark are discarded. X-axis = β coefficient measuring the deviation from a reference sample; Y-axis = mean CPUE on the season (kg day^{-1}); classification of log books, 0=reference sample, 1=very good, 2=medium, 3=bad.

Using the validated sample for each year, daily mean catch per unit of effort (CPUE) was calculated based on the number of boats fishing, the number of trips made per day and the time fished in hours. For historical comparison, the calculation of CPUE was based only on figures supplied by

those fishermen who reported both their catch per trip and the number of trips made. This statistic was only reported for the fishing seasons 1995/1996 to 1998/1999 because a new logbook was introduced in 1999/2000, and catch per trip was no longer recorded. An extrapolation was then made using a simple proportional relationship to calculate the total catch per day and total catch for the season based on CPUE, fishing effort and total catch for the validated sample to the whole fishery. For 1995/1996 and 1996/1997, the total number of boats fishing was assumed to be equal to the number of licenses issued. In 1997/98, 1998/99 and 1999/2000 a more precise extrapolation was used, because: (a) a fall in recruitment resulted in some boats leaving the fishery early in the season for the River Loire where catches were better; and (b) a count of anchored boats was made.

It was not possible to count the number of boats fishing during the night, and therefore the number of anchored boats was used to estimate the size of the fishery. As some fishermen did not go fishing every night, counting the number of anchored boats overestimated the fishing effort, except when the fishing conditions were judged favourable, for example on Monday after one night without fishing, when almost every boat was in use. Therefore, the total number of boats fishing was estimated by minimising the sum of squares between the maximum weekly fishing effort (extrapolated from the selected sample) and the number of anchored boats (Fig. 3).

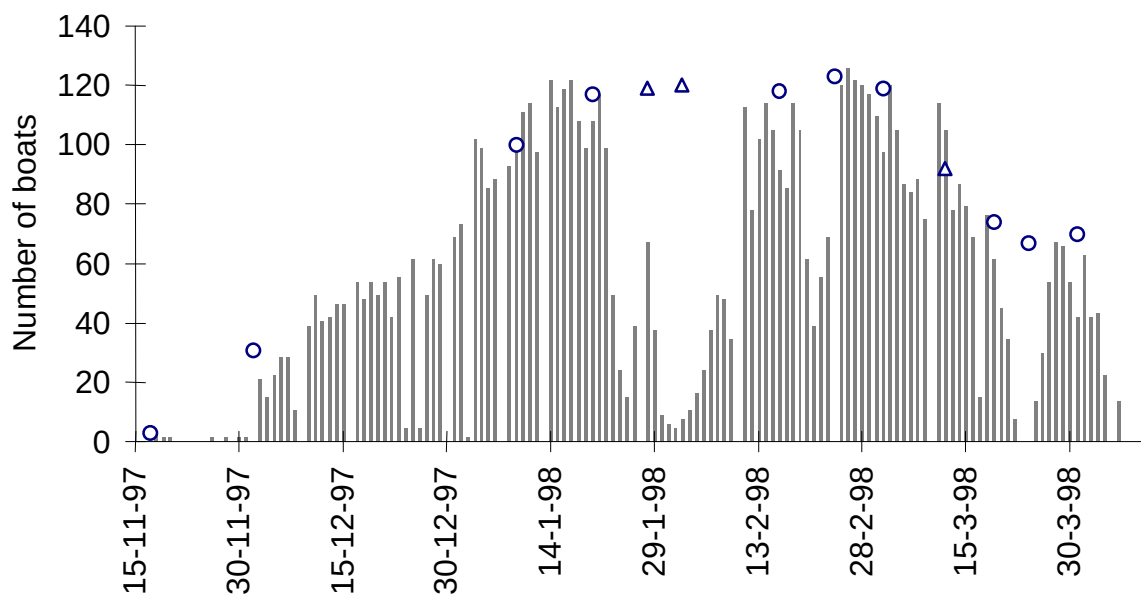


Figure 3. Fishing effort (bar) extrapolated from the final sample to the whole fishery in Vilaine (1998). Circles = counting of anchored boats used to calculate the real size of the fishery (150 boats on 165 licences). Triangles = counting discarded from the adjustment because of variation in fishing effort (March) and period of no fishing (cold period, early February).

5.2.1 Trap monitoring

The eel trap comprises two inclined troughs, into the base of which are fixed panels fitted with tufts of synthetic bristles (Legault, 1992). Elvers and yellow eel ascending the pass, by crawling up through the wetted bristles are lead out into a live trap. This has been monitored since its construction in 1995. Ascending glass eels and yellow eel have been trapped on a daily basis and records of numbers and weights are available for the period 1996 to 2000.

5.3 Results

The selected reference sample comprised 16-30% of all fishermen (Table 1).

Fishing season	1995/96	1996/97	1997/98	1998/99	1999/2000
Licences	90	132	165	160	163
Fishery real size	90	132	150	131	140
Fishermen logbooks with daily reports	72	113	112	50	61

Reference sample (used to select data)	14	34	31	39	27
Final sample (effort, catch day ⁻¹)	57 ^a	92	99	45	60
Sub-sample (calculations of catch trip ⁻¹)	32	58	53	22	0

Table 1. Number of licences and number of data used in calculations, in Vilaine, for the seasons 1995/1996 to 1999/2000. ^a Only 48 boats in December, 56 in April because of lacking data.

Using this sample for comparison allowed the selection of 45 to 99 fishermen for the final sample as described above. From this final sample, data were extrapolated to the whole fishery. The estimated total number of boats fishing between 1997/1998 and 1999/2000 was 131-150 compared with 165 licences issued. Most fishermen moved their boats into the estuary during December but not all went on to fish. Between 1996 and 2000, total catches, CPUE per day and CPUE per trip all diminished (Table 2).

Fishing season	1995/96	1996/97	1997/98	1998/99	1999/2000
Total catches (Extrapolated, t)	20.3	21.0	17.5	15.5	14.0
Total catches (Official statistics, t) ^a	22.4	22.6	17.9	15.3	14.1
CPUE per day (kg)	3	2.1	1.9	1.6	1.8
CPUE per trip (kg)	2.7	1.7	1.7	1.2	-
Daily total catch (kg)	152	168	146	122	97
Fishing effort (hr)	15300	28900	33200	35000	26640
Fishing effort (boat day ⁻¹)	33.9	42.6	60.9	59.7	42.5
Mean number of trips fishermen ⁻¹	80.2	72	71	78 ^b	-

Table 2. Statistics of the Vilaine glass eel fishery, for the seasons 1995/1996 to 1999/2000. ^a collected by marine authority from fish dealers survey, ^b calculated on only 22 boats.

The total daily catch was highest in 1996/1997 (Fig. 4, Table 2). The fishing effort, in terms of the total time spent fishing by all fishermen, more than doubled from 15 300 hr in 1996 to 35 000 hr 1999, but decreased in 1999/2000.

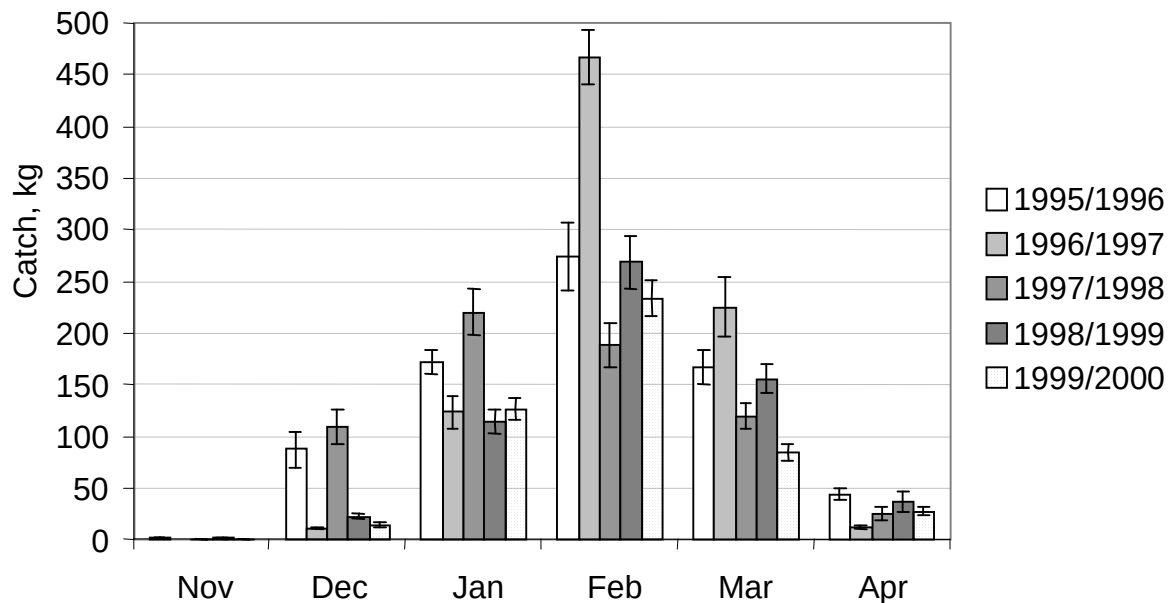


Figure 4. Mean daily total catch ($\pm$ 95% confidence limits) of the Vilaine fishery between 1996 and 2000.

Total catches were significantly higher on days following 'no fishing' nights (mean total catch 221 ± 44 kg day⁻¹; mean CPUE 2.9 ± 0.5 kg day⁻¹) than the other days (mean total catch 145 ± 13 kg day⁻¹; mean CPUE 2.3 ± 0.1 kg day⁻¹) for the period 1996-1998 ($P < 0.05$). Distributions of total catches between years were different ($P < 0.05$ Kolmogorov Smirnov, two-tailed test).

Year	1996	1997	1998	1999	2000
Glass eel trapping (weight kg)	443	68.9	701	297	82
Yellow eel (number)	15542	10289	25613	36304	15315
Percentage of the annual catch of the fishery	2.0	0.3	3.9	1.6	0.6

Table 3. Glass eel and yellow eel trapping on the Vilaine eel ladder

The total weight of glass eels trapped varied between 70 and 700 kg for the five seasons studied. This represented between 0.3 and 4.0 % of the total catch from the fishery for those seasons. Glass eel started ascending the fish ladder 3 to 16 days after the end of the fishing season. During the fishing season, only one episode of ascent was observed in 4 years, viz. in the first two weeks of April 1997. The quantity of glass eel trapped from 1-15 April 1997 (mean 0.26 kg day^{-1}) was, however, 100 times less than the total catch of the fishery at this time (mean 26 kg day^{-1}) (Fig. 5).

5.4 Discussion.

Exploitation levels leading to declines in glass eel stocks are prevalent in several French estuaries (Gascuel *et al.*, 1995). Consequently the falling stock density is expected to impact on CPUE and total catch, the latter being the most appropriate indicator of abundance.

Analysis of fishing pressure, fishery statistics and trap catches on the Vilaine fishery suggested that during one fishing night, when 100 boats were operating, the water in the area fished 2 km downstream of the dam, is filtered through nets 13 times. The total daily catch in the fishery was 1.5 times higher on the night following the weekly closure night (Sunday) than on any other night of the week, and suggests that stopping fishing for one night affects the size of the subsequent catch. The CPUE was also higher after no fishing nights although more boats were fishing.

No upstream migration through the elver pass was observed during the fishing season in the five years of the study, with the exception of April 1997. In this case the number of elvers migrating was very small, comprising only 1% of the total catch of the fishery.

Experimental sampling using commercial methods after the end of the fishing season resulted in mean daily catches of 9.9 kg in 1999 (18 trips) and 3.6 kg in 2000 (15 trips) (unpublished data), which was higher than the mean April CPUE in 1997 (1.2 kg) and 1998 (0.74 kg), suggesting recruitment was still high after the fishing season had ended. A similar 10-fold increase was obtained in 1990 for the CPUE of elvers being caught during experimental trips (Guérault *et al.*, 1991a).

Fishing pressure in the fishery is intense and during a typical fishing season escapement is probably very low. Consequently, an increase in effort will lead to a decrease in the CPUE, i.e. a higher fishing effort leads to a decrease in individual catch because more boats have to share the same stock. This was observed between 1996 and 1999, when the effort rose from 15 300 to 35 000 hr, with a corresponding sharp decrease in the CPUE from 3.0 to 1.6 kg day^{-1} . During this period the decline in total catch was less pronounced, dropping from 20.3 to 15.5 t. Nevertheless, the highest catches corresponded with the higher effort. The positive relationship between effort and CPUE may be explained by the fishermen's knowledge and fishing skill (Fig. 6). For example, during a cold period at the end of January 1997, the fishing effort fell (Fig. 3). It is known that glass eel become inactive on the streambed, making them less vulnerable to capture, when the temperature drops below a threshold of 4-6°C (Deelder, 1952, 1958; Désaunay *et al.*, 1987; Elie et Rochard, 1994). Under such circumstances, fishermen reduce their effort.

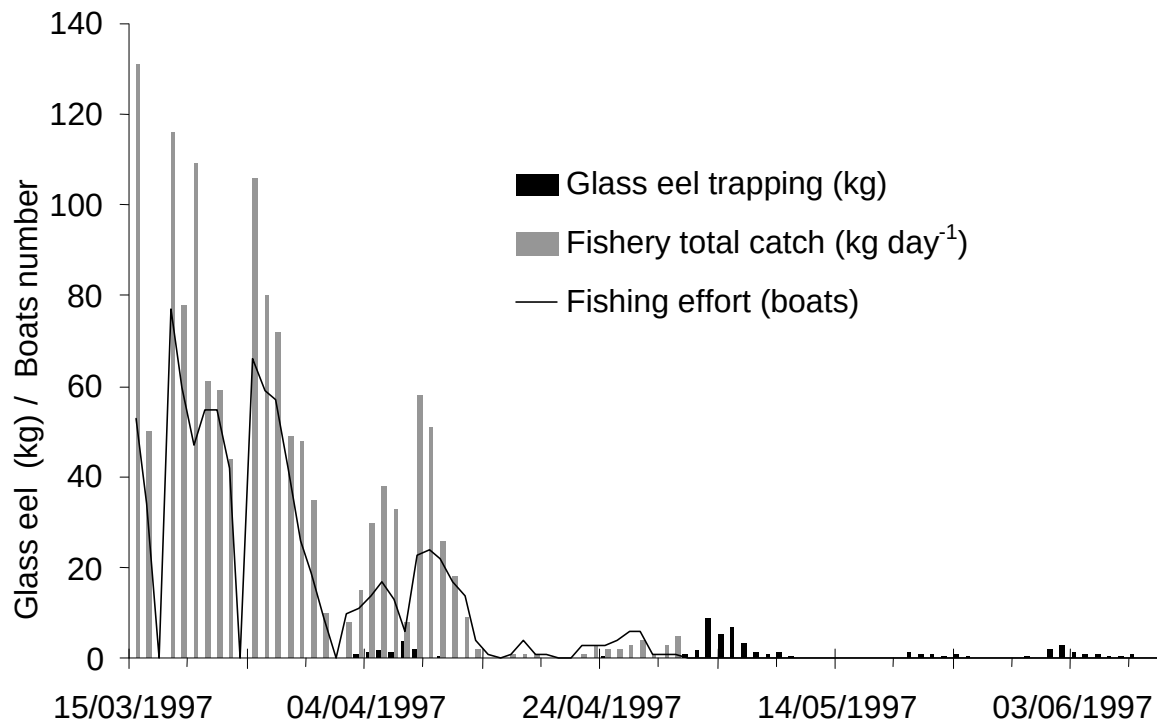


Figure 5. Glass eel trapping compared with fishery total catch in 1997 in the Vilaine estuary.

As the level of fishing effort is very high throughout the season in the Vilaine, the best abundance indicator is total catch. The catch of the Vilaine glass eel fishery is correlated with estuarine recruitment (the number of glass eels entering the estuary) because it depends little on environmental conditions and because it is only fished by professional fishermen (Guérault *et al.*, 1991b).

The low number of logbooks collected during the between 1991 and 1995 did not allow the data collected up to 1990 (Elie et Rigaud, 1984; Guérault *et al.*, 1991b) to be extended. From 1991 to 1995, the only statistics available were those collected by phone survey from the fish dealers. Nevertheless, the five-year data set for the period 1996 to 2000 allows comparison of the official statistics with the logbook records (Fig. 6, Fig. 7). In 1997/98, 1998/99 and 1999/2000 our estimate of the total catch was close to the official one (Table 2, Fig. 7). Taking into consideration the fact that some boats have a license to go fishing in several different fisheries e.g. North Brittany, South Brittany, Vilaine, Loire, the counting of boats actually fishing during the season leads to better estimates than the number of licences issued.

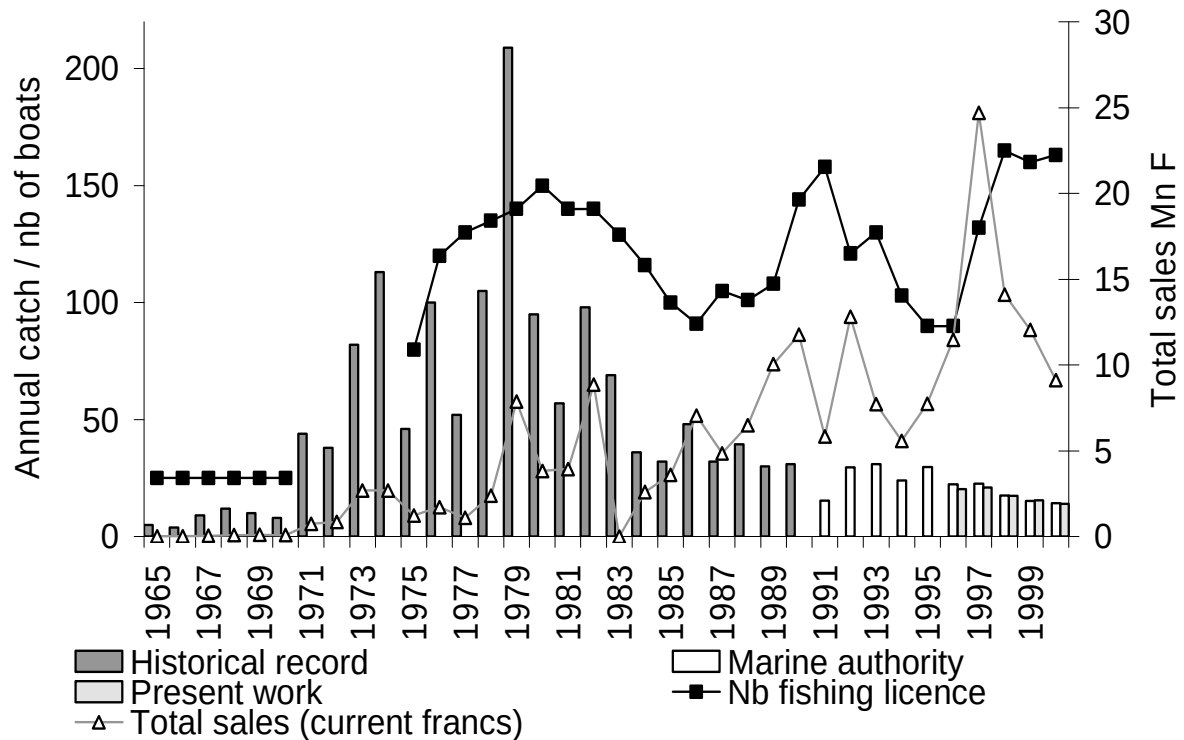


Figure 6. Historical sequence of total catches (T), prices and number of licence in Vilaine on the period 1965-2000 (Source: Elie & Rigaud 1984, Guérault *et al.* 1991b, marine authority).

In 1996/1997 the estimate of the total catch was smaller than the official statistics for February - March. This difference may be linked to an increase in effort towards the end of the season caused by the price having risen from 800 FF kg⁻¹ at the beginning of the season to 1100 FF kg⁻¹ at the end. For 1995/1996, the discrepancy is more pronounced between the logbook estimate of 20.3 t and the official figure for the total commercial catch of 22.4 t. The logbook estimates were lower than the official statistics for December and February and much lower for March (Fig. 7). In contrast, they were higher in January. This difference cannot be explained by price variations, as the price was stable, or by the absence of some fishermen as this would lead to an overestimate of the catch. The small size of the sample (57 fishermen) may be the cause. It may also be due, at least in part to glass eels from neighbouring estuaries being sold with and included in the Vilaine trade channel.

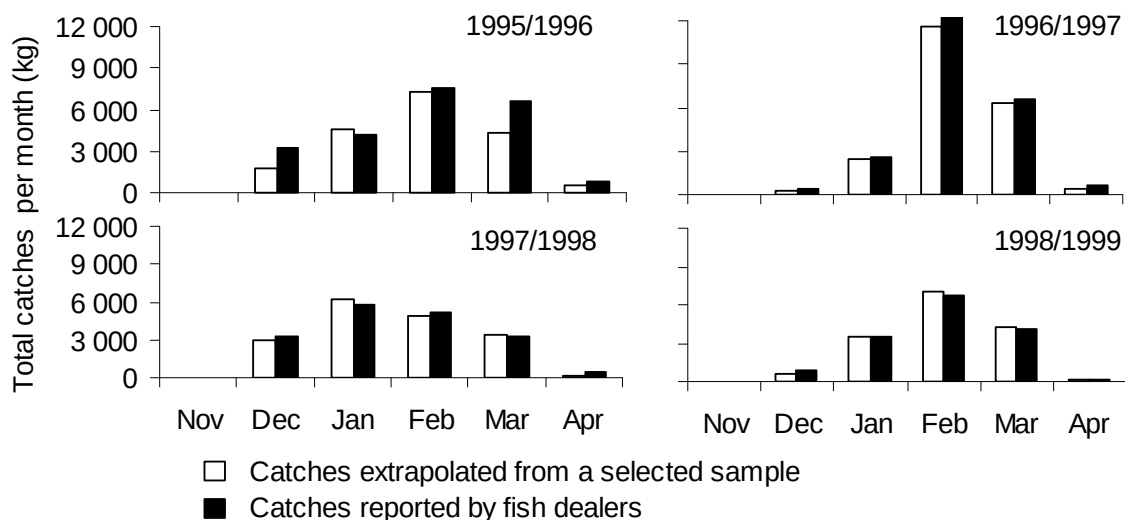


Figure 7. Comparison of the official statistics (reported by the fish dealers) to those obtained by the extrapolation from a selected sample.

This study confirmed the accuracy of the official statistics. As the effort has been high since 1976 (with more than 100 licences issued per year), a similar situation may have prevailed for some time (Fig. 8). The historical data for the Vilaine is probably a good measure of glass eel recruitment. CPUE has declined from 14 kg trip⁻¹ in 1977 to 4 kg trip⁻¹ in 1990 (Guérault *et al.*, 1991b), and fell further between 1996 and 2000 to < 2 kg trip⁻¹. Total annual catches have diminished by a factor of 8 over the period: from 113 t in 1979, to 35 t in the 1980s, and then 14 t in 1999-2000.

Whereas the number of boats has increased (increasing effort) the number of trips per fisherman has decreased. Fishermen made between 86 and 138 trips per season between 1977 and 1990 (an average of 115 trips per season) but this fell to 72 trips fisherman⁻¹ season⁻¹ in 1996-97 and 1997-98. The increase in number of licences in 1997/1998 was possibly caused by the increased price paid for glass eels in 1996/1997 (Fig. 6), whilst the reduced number of trips probably reflects a shortage of glass eels in the estuary/fishery.

The trap monitoring indicates late recruitment, i.e. of glass eels arriving after the end of the fishing period, and the level of glass eel escapement from the fishery. However, this will also be affected by the relationship existing between fluvial and estuarine recruitment, ladder efficiency (defined as the ratio of glass eels having succeeded in climbing up the ladder to the total number of migrating eels trying to ascend), and natural mortality in the estuary.

In view of a lack of information concerning these three points, the following assumptions were made: (1) All the glass eels try to migrate towards fresh water. (2) On the basis of catches made in April over the period 1987 to 1997, late entries were assumed to be 1 t yr⁻¹. (3) Natural mortality is low (because glass eels are newly arrived from the sea). If these assumptions proved to be correct, the eel ladder may be up to 50 % efficient. Again, using these assumptions, the glass eel catch from the fishery is between 99.4 % and 95.6 % of the total stock. The exploitation rate was higher in 1997, when the fishery closed at a later date. In 1997 the low catch from the trap is also thought to indicate poor April recruitment because the total catch from the fishery was only 323 kg in April.

Like the Vilaine, a number of French estuaries such as the Somme, Douve, Vire, Baie de Bourgneuf, Sèvre Niortaise, Charente are obstructed by barriers/dams and probably suffer in the same way. This study suggests that, because the behaviour of glass eels leads them to gather near a dam, fishing efficiency may be sufficiently high to deplete the local stock. It is recommended that under such circumstances regulations should be introduced to allow adequate escapement of glass eels to maintain an eel stock in the watershed in question.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank, Alde Grandpierre, CRTS, Isabelle Peronnet, IFREMER, Pierre Fournier, Affaires Maritimes for their help, Erwan Thomere and Astrid Gadet for their contribution, and two anonymous referees for their comments. We also would like to thank Dr Alan Starkie for his assistance in the editing.

REFERENCES

- CASTELNAUD G., 2000. Localisation de la pêche, effectifs de pêcheurs et production par pêche des espèces amphihalines dans les fleuves français. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 357/358, 439-460.
- CASTELNAUD G., GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y. et ELIE P., 1994. Production et abondance de la civelle en France au début des années 90. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335, 263-288.
- DEELDER C. L., 1952. On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. *J Cons Int Explor Mer*, 18, 187-218.
- DEELDER C. L., 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. *J Cons Int Explor Mer*, 24, 135-146.
- DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et BEILLOIS P., 1987. Dynamique de la migration anadrome de la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de la Loire: rôle des facteurs climatiques vis à vis de la pêche et du recrutement, pp 22, IFREMER, Nantes.
- ELIE P. et RIGAUD C., 1984. Etude de la population d'anguilles de l'estuaire et du bassin versant de la Vilaine : examen particulier de l'impact du barrage d'Arzal sur la migration anadrome

- (civelles), proposition d'amélioration du franchissement de cet obstacle, pp 174, Cemagref/Université de Rennes, Rennes. Tomes 1 et 2.
- ELIE P. et ROCHARD E., 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 335, 81-98.
- GASCUEL D., FEUNTEUN E. et FONTENELLE G., 1995. Seasonal dynamics of estuarine migration in glass eels (*Anguilla anguilla*). Aquat Living Resour, 8, 123-133.
- GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y., BEILLOIS P. et GRELLIER P., 1991a. Etude des montées tardives de civelles et des conditions de colonisation des bassins versants de Loire et de Vilaine (Février à Juin, 1990), pp 18, IFREMER, Rapport DRV/RH/OCEAL, Nantes.
- GUÉRAULT D., PROUZET P., DÉSAUNAY Y. et BEILLOIS P., 1991b. The recent evolution of the glass-eel immigration in three French Atlantic estuaries. In Eifac working party on eel, pp. 18, Dublin (Ireland).
- JESSOP B. M., 2000. Size, and exploitation rate by dip net fishery, of the run of American eel, *Anguilla rostrata* (Lesueur) elvers in the East River, Nova Scotia. Dana, 12, 43-58.
- LEGAULT A., 1992. Etude de quelques facteurs de sélectivité de passes à anguilles. Bull Fr Pêche Piscic, 325, 83-91.
- MORIARTY C. et DEKKER W., 1997. Management of the European eel. Fish Bull, 15, 1-110.
- TZENG W. N., 1984. An estimate of the exploitation rate of *Anguilla japonica* elvers migrating into the coastal waters off Shang-Chi river, Taïwan. Bull. Inst. Zool., Academia Sinica, 23, 173-180.

6 Modélisation des captures totales de la pêcherie civellière de Vilaine et analyse de leurs relations avec les paramètres de l'environnement.

6.1 Introduction.

Les pêcheries de civelles d'anguille (*Anguilla Anguilla*, L.) sont concentrées sur la façade atlantique européenne (Dekker, 2003), les principaux débarquements concernent la France (Castelnaud *et al.*, 1994; Cauvin *et al.*, 2001; Castelnaud et Cauvin, 2002; Feunteun *et al.*, 2002), la Grande Bretagne (White et Knights, 1994; Churchward, 1996; Knights *et al.*, 2001), l'Irlande (McGovern et McCarthy, 1992; Matthew *et al.*, 2001; Poole, 2002) l'Espagne et le Portugal (Antunes et Weber, 1990). Mais les débarquements de civelles sont très mal quantifiés (Ices, 2002; Léauté et Caill-Milly, 2002; Ices, 2004)

Les pêcheries de civelles dans la Manche et la Mer du Nord destinées au transport de civelles sont progressivement abandonnées (Belpaire, 1987). En Méditerranée une activité de pêche se pratique également (Yahyaoui, 1983; Ciccotti *et al.*, 1993), mais reste illégale en France (Barral, 2001) avec une situation proche de celle de la mer du Nord et la Baltique pour le niveau des captures.

Le suivi du recrutement a pris de l'importance depuis la baisse constatée des stocks dans les années 1980 (Moriarty et Dekker, 1997; Ices, 2004). Il peut être effectué par des captures expérimentales, par des suivis de passe-pièges, et par des indicateurs issus de séries de captures professionnelles (Dekker, 2002). Les pêcheries civellières se sont surtout développées en France dans les années 1960-1970 (Elie, 1979). Elles font l'objet aujourd'hui de suivis à l'aide de plusieurs indicateurs d'abondance basés sur des analyses scientifiques à partir de séries de long terme sur la Gironde, la Loire, la Sèvre Niortaise, l'Adour et la Vilaine (Guérault *et al.*, 1986; Gascuel, 1987; Guérault *et al.*, 1987; De Casamajor *et al.*, 2000; Simon, 2000; Castelnaud *et al.*, 2001; Cauvin *et al.*, 2001; Prouzet, 2001; Beaulaton, 2002; Muchiut *et al.*, 2002).

L'objectif de ce chapitre est

(1) d'analyser la dépendance des séries de capture de la Vilaine vis à vis des facteurs de l'environnement (température, débit, coefficient de marée) en considérant le caractère chronologique des données ;

(2) dans une deuxième approche, plus descriptive, d'utiliser les GLM⁴ afin d'étendre la gamme des facteurs étudiés à des facteurs plus discrets (phases lunaires, présence de nuits de relève) pour mettre en évidence une éventuelle relation non linéaire entre paramètres de l'environnement (discrétisés) et les abondances journalières ;

(3) enfin, d'analyser la variation de la saisonnalité des arrivées de civelles par une évaluation probabiliste de la part que représentent les captures tardives des mois de mars et avril dans la capture totale de la saison de pêche.

6.2 Matériel et méthode.

6.2.1 L'estuaire de Vilaine et la pêcherie de civelles.

La pêcherie de civelle de Vilaine est concentrée dans les deux kilomètres en aval du barrage (Fig. 1). Les navires sont équipés de tamis circulaires de 1,2 m de diamètre et de maille de 2 mm. Les tamis sont attachés de chaque côté du navire. Certains navires utilisent des perches pour pêcher les civelles en profondeur jusqu'à 8 m de fond (la profondeur maximale au pied du barrage).

⁴ GLM: Generalized Linear Modelling

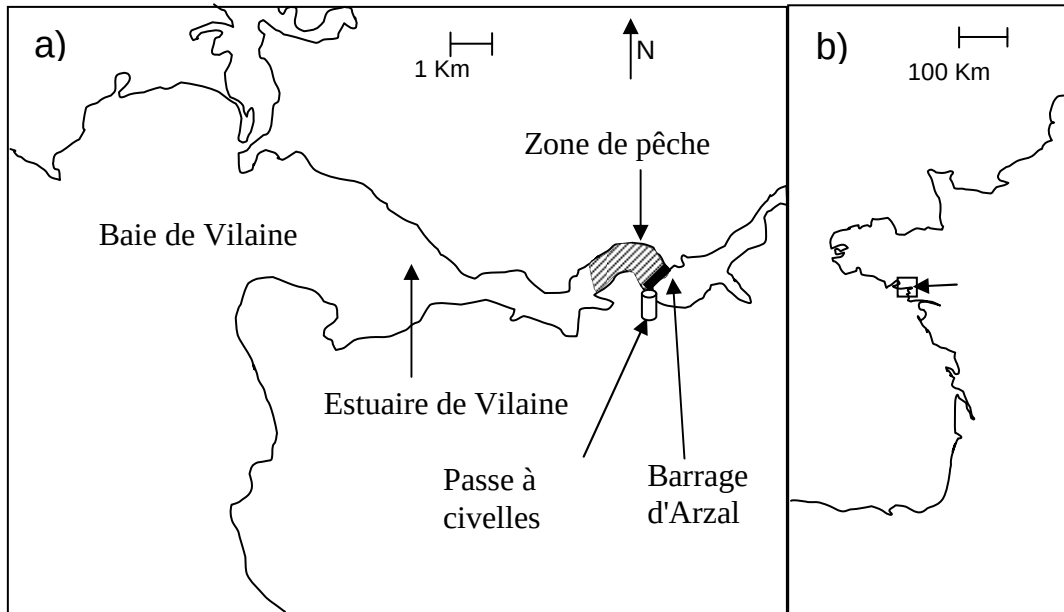


Figure 1.- Situation de l'estuaire de la Vilaine et de la façade atlantique française montrant la localisation de la zone de pêche.

6.2.2 Données sources.

Les captures totales journalières.

Les saisons de pêches concernées vont de 1995 -1996 à 1999 –2000 et ne sont pas toujours identiques (Figure 2).

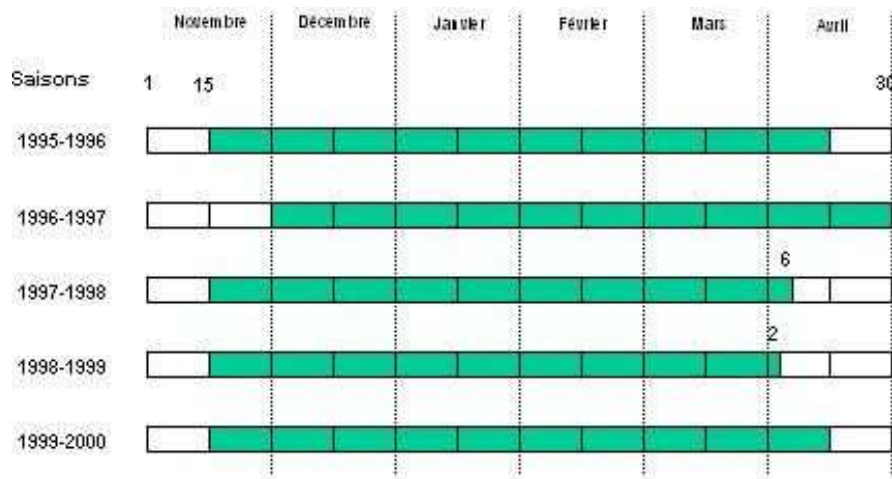


Figure 2. Extensions des cinq saisons de pêche étudiées à la civelle sur la Vilaine à Arzal illustrant leurs durées respectives par quinze jours avec les dates de début et de fin. Elles s'étendent du 15 novembre 1995 au 15 avril 1996, du 1er décembre 1996 au 30 avril 1997, 15 novembre 1997 au 6 avril 1998, 15 novembre 1998 au 2 avril 1999 et du 15 novembre 1999 au 15 avril 2000.

Pendant la saison de pêche, l'exploitation est autorisée du lundi au samedi, avec une nuit de relève hebdomadaire entre le dimanche et le lundi. En outre, la pêche n'est permise que de 3 heures avant la pleine mer jusqu'à 1 heure après et entre 18 h 00 et 08 h00.

L'identification individuelle des pêcheurs n'est pas possible en raison du secret statistique. Les captures moyennes journalières sont calculées sur un échantillon de pêcheurs sélectionnés pour la

qualité de leurs déclarations de pêche (voir chapitre 5). A partir de cet échantillon, les captures totales (Ct) et l'effort de pêche (f) sont extrapolées à l'ensemble de la pêche par la connaissance du nombre de navires présents sur la zone de pêche (Briand *et al.*, 2003) (**Tableau 1**).

Saison de pêche	1995/96	1996/97	1997/98	1998/99	1999/2000
Licences	90	132	165	160	163
Nombre de navires en pêche	90	132	150	131	140
Echantillon (effort, Capture jour ⁻¹)	57 ^a	92	99	45	60

Tableau 1.- Nombre de licences délivrées, nombre de navires ayant réellement fréquenté la pêche et échantillon utilisé pour l'extrapolation à la pêche, pour les saisons de pêche 1995/1996 à 1999/2000. ^a Seulement 48 bateaux en décembre, 56 en avril à cause des données manquantes.

Compte tenu de la durée variable de la saison de pêche, avec notamment à partir de 1997/1998 l'application de mesures visant à raccourcir la saison, le nombre de données varie fonction des mois et des années. Alors que la déclaration de capture se faisait par sortie jusqu'en 1999, elle change de format et devient journalière en 1999/2000. Ce nouveau format de carnet de pêche ne permet plus de considérer les nuits de relève, qui sont à cheval sur deux jours calendaires. Cet artéfact explique le nombre plus élevé de captures journalières en 1999/2000 (**Tableau 2**).

Saison de pêche	Nombre (moyenne)				
	1995/96	1996/97	1997/98	1998/99	1999/2000
Novembre	8 (1,9)	0 (0,0)	7 (0,8)	10 (1,5)	9 (1,1)
Décembre	29 (87,2)	26 (11,1)	27 (109,6)	29 (22,5)	31 (13,0)
Janvier	28 (172,5)	20 (123,9)	28 (220,3)	30 (114,7)	31 (126,2)
Février	28 (274,7)	25 (466,5)	26 (187,8)	26 (268,5)	29 (227,0)
Mars	28 (167,3)	28 (225,1)	28 (120,0)	27 (156,2)	31 (84,7)
Avril	13 (44,2)	26 (12,4)	4 (25,0)	5 (37,3)	15 (28,0)

Tableau 2.- Répartition par mois et par années du nombre de données journalières de la pêche de Vilaine, avec entre parenthèses les moyennes des captures mensuelles en kg, pour les saisons de pêche 1995/1996 à 1999/2000.

Variables environnementales explicatives.

Les débits sont mesurés au niveau du barrage d'Arzal. Ils correspondent à la somme des débits journaliers sortant des différents organes du barrage (vannes, volets, écluse, siphon, passe à poissons).

Les températures d'eau de l'estuaire sont mesurées toutes les dix minutes. Jusqu'en 1998 elles sont mesurées à l'aide d'une sonde portative accrochée à une bouée, ensuite, elles sont mesurées à l'aide d'une sonde fixe située 1 m en dessous du niveau des plus basses eaux. Les moyennes journalières sont ensuite calculées. Les phases lunaires et les coefficients de marée sont aussi considérés à partir des bases de données fournies par le SHOM.

6.2.3 Analyse des corrélations entre séries chronologiques de données.

L'analyse des corrélations entre les captures totales de la pêche et les variables environnementales a pour but de détecter des effets retards sur l'action des variables sur le niveau des captures. L'analyse des séries chronologiques requiert des processus stationnaires (Box *et al.*, 1994). Le traitement des captures s'inspire des travaux de plusieurs auteurs (Sorensen et Bianchini, 1986; Ben Abdallah, 1991; Jessop, 2003a). Les séries de captures totales de la pêche sont analysées par saison de pêche avec la procédure suivante :

- (I) En préalable aux analyses, la liaison entre la moyenne et la variance par groupe de données (quinzaine) est recherchée pour appliquer une transformation de données en vue de stabiliser la variance et répondre aux critères d'homo-scédasticité des résidus.
- (II) Les auto-corrélations indiquent la présence d'une tendance saisonnière. Une composante saisonnière est donc retranchée aux captures totales. La procédure consiste à utiliser une régression polynomiale du second degré du type $c' = \ln(Ct+1) = a + bt + ct^2$ avec t =comptage du nombre de jours depuis le début de la première saison de pêche (15 novembre 1995).
- (III) Les résidus de la première régression sont utilisés pour rechercher une composante cyclique, liée aux coefficients de marée à l'aide d'une harmonique du type $c'' = d + e \cdot \cos(Yt) + f \cdot \sin(Yt)$ avec $t' = 2\pi[t/14.8 - \text{partie entière}(t/14.8)]$, $0 < t' < 14.8$, c'est à dire une série de période de 14.8 jours correspondant à la marée (Sorensen et Bianchini,

1986).

- (IV) Les résidus de la deuxième régression ainsi que les séries de débit, température et coefficients de marées sont stationnarisés par différenciation (nouvelle série = série du jour-série de la veille). Une analyse est ensuite effectuée pour vérifier l'absence d'autocorrélation sur les séries différenciées.
- (V) Les corrélations croisées entre les résidus différenciés de la deuxième régression et les paramètres environnementaux sont ensuite analysées pour rechercher un éventuel effet retard des variables environnementales sur la capture de civelles de la pêche. La corrélation maximale est recherchée dans une période de 5 jours précédant la capture, puis calculée avec sa probabilité.

Pour les étapes II et III, les probabilités de chaque modèle sont données à titre illustratif: il existe cependant un biais d'application des méthodes de régression linéaire du fait de l'autocorrélation des résidus. L'ajustement des modèles est donné par le calcul du coefficient de détermination ajusté $1 - \frac{(n-1)(1-r^2)}{(n-p)}$ avec n nombre d'observation, p nombre de paramètres, r^2 coefficient de détermination.

6.2.4 Analyse par GLM.

Le caractère saisonnier des captures est pris en compte par un découpage en classes de 15 jours. Les phases lunaires, les coefficients de marée et les températures correspondent à celles du jour de capture après prise en compte des résultats de l'analyse des séries chronologiques. Les classes de températures correspondent aux seuils d'activité de nage passive et active (Désaunay *et al.*, 1987). Par contre, les débits et la nuit de relève sont entrés avec un décalage d'un jour comme indiqué par les résultats de l'analyse des séries chronologiques et dans le chapitre précédent (Briand *et al.*, 2003) (**Tableau 3**). Les limites des classes de débits correspondent à 0.7, 1.4, et 2.2 fois le module interannuel des débits de la Vilaine. Ces limites correspondent aux différents modes de fonctionnement (écoulement en surface ou profondeur) du barrage d'Arzal. Ces caractéristiques hydrauliques influencent la capturabilité d'après les pêcheurs.

Variable	Nb classes	limites
Quinzaine	12	[novembre-avril]
Lune (J)	4	Quartiers lunaires
Débit(J-1)	4	<5 , [5 ;10[, [10 ;15[, >15.10 ⁶ m ³ /jour
Coefficients (J)	5	<40 ; [40 ;60[, [60 ;80[, [80 ;100[, >100
Température (J)	3	< 6°C, 6 à 12 °C, > 12 °C
Relève (J-1)	2	Présence/ absence

Tableau 3.- Description, nombre de classes et limites de classes pour les variables discrétisée du modèle descriptif.

Les statistiques sont calculées à l'aide du logiciel SYSTAT. Pour les modèles sans constante, le coefficient de détermination donné par le modèle diffère du coefficient standard et le modèle utilisé est un modèle mixte. Pour tenir compte des corrélations entre variables indépendantes, et éviter l'entrée de variables indépendantes ayant une trop forte corrélation, une tolérance de 0.1 est donnée comme entrée du modèle (Clarkson, 1995).

6.2.5 Modélisation probabiliste des arrivées tardives.

Sachant que, jusqu'en 1995, les pêcheries de civelles ont obtenu l'application dérogatoire d'une prolongation de la saison de pêche jusqu'au 30 avril, nous pouvons réaliser une première estimation des captures totales de la pêche de Vilaine, et, de là, des arrivées tardives sur la période 1987-2000 en fonction des arrivées totales (**Figure 3**).

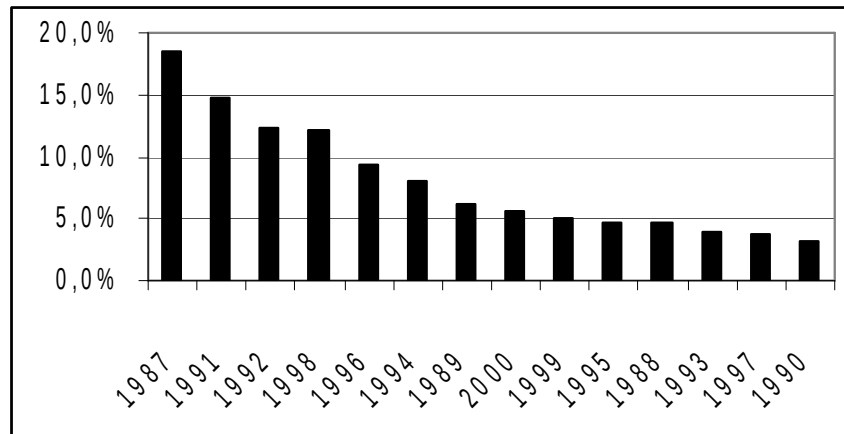


Figure 3.- Evolution ordonnée en valeurs décroissantes de la part des captures de civelles au barrage d'Arzal du mois d'avril dans la capture totale de la saison de pêche pour la période 1987-2000 (source Affaires Maritimes, Guérault *et al.*, 1991).

Compte tenu de la forte variabilité des captures tardives par rapport aux captures totales, et de l'importance des arrivées tardives dans une pêche dont le mode de régulation est basé sur la saison de pêche, nous avons choisi d'appliquer un modèle probabiliste aux captures de mars et d'avril. Les fréquences d'occurrence d'un rapport de captures (captures en mars/captures totales) ou (captures d'avril/captures totales) sont modélisées par une fonction de densité du Chi deux pour les mois de mars et avril. La fonction de densité de probabilité du Khi-deux $\chi^2(\beta, d)$ à d degrés de liberté et avec un coefficient dispersion β est ajustée sur les fréquences (procédure Nlin Gauss-Newton SYSTAT).

Le rapport de capture r est donc transformé avec :

$$r' = r / \beta, \text{ et } F(X) = P(X < X\alpha) = \int_0^{\infty} f(x) dx, \text{ et } f(x) = \text{Khi-deux}(r', d).$$

Il est donc possible de calculer les rapports de captures correspondant aux niveaux de probabilité 0.5 (année moyenne), 0.25 (année défavorable ayant une probabilité d'apparition de $\frac{1}{4}$) et 0.1 (année défavorable ayant une probabilité d'apparition de 1 année sur 10) à l'aide de l'inverse de la fonction de répartition $\chi^2_{inv}(\alpha, d) * \beta$. Les intervalles de confiance de Wald à 95 % sont calculés pour les paramètres et pour les valeurs de rapport. Les distributions théoriques et observées sont comparées par un test de Kolmogorov Smirnov.

6.3 Résultats

6.3.1 Analyse des corrélations entre séries chronologiques de données

(I) La relation entre moyenne et écarts types des captures totales journalières montre une relation proportionnelle du type $\sigma x = k.m x$, avec σx = écart type pour les captures totales d'une quinzaine $m x$ = moyennes des captures totales d'une quinzaine c'est à dire un coefficient constant (Dagnélie, 1998). Cette liaison justifie la transformation logarithmique des captures totales (C_t) par la relation $Lctot = \ln(C_t + 1)$ (**Figure 4**).

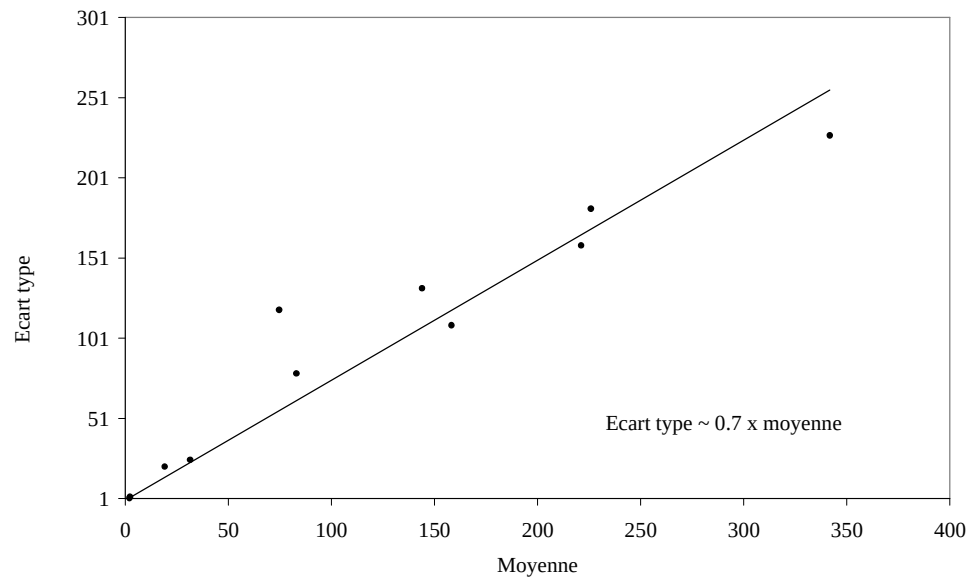


Figure 4.- Relation entre moyenne et écart type pour les captures de civelles à Arzal pour chaque quinzaine de la série de données 1996 2000.

(II) Compte tenu des baisses de captures totales observées sous le seuil des 6 °C, les modèles quadratiques sont ajustés pour des températures supérieures à 6 °C (Figure 5).

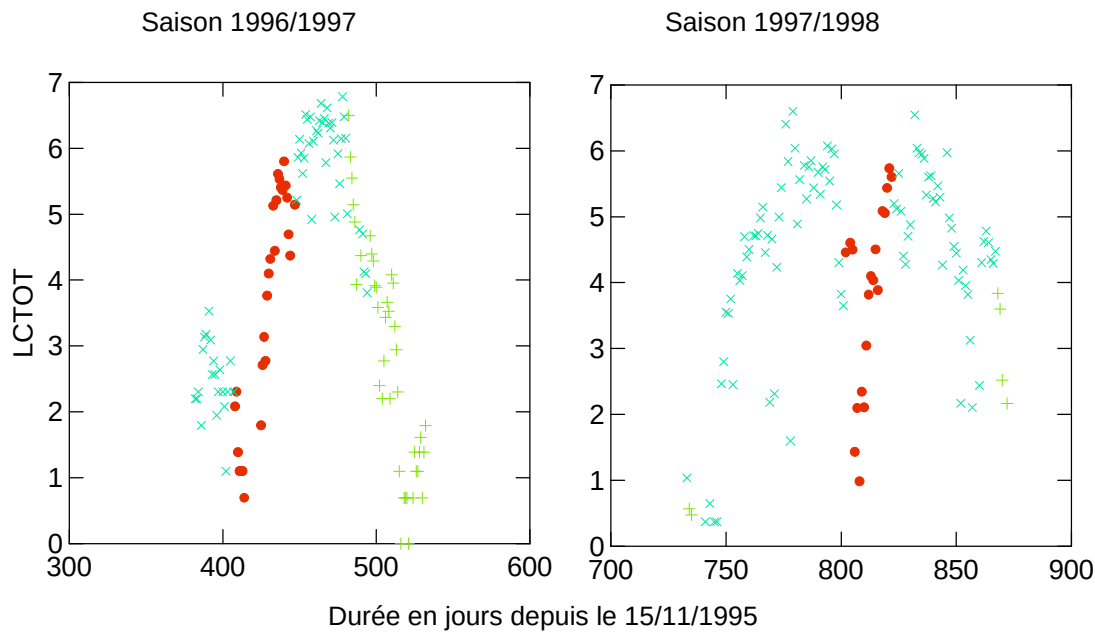


Figure s totales /1998. T
de c
nom
La n
détermi
(III) |
les anni
(Tablea
icient de
que pour
nificative

Saison de pêche	Paramètres quadratiques (probabilités)			dl	R ² Aj.	P
	a (Cte)	b (t)	c [t ² .(10 ⁻³)]			
1995/96	0.13 (0.6)	0.12 (<0.001)	-0.69 (<0.001)	2	0.73	<0.001
1996/97	-189.9 (<0.001)	0.86 (<0.001)	-0.95 (<0.001)	2	0.81	<0.001
1997/98	-543.1 (<0.001)	1.35 (<0.001)	-0.83 (<0.001)	2	0.60	<0.001
1998/99	-806.1 (<0.001)	1.36 (<0.001)	-0.57 (<0.001)	2	0.70	<0.001
1999/00	-1676.5 (<0.001)	2.17 (<0.001)	-0.70 (<0.001)	2	0.77	<0.001

Tableau 4.– Paramètres du modèle quadratique et leurs probabilités, degrés de liberté (dl), coefficient de détermination ajusté (Adj. R²) et probabilité de la régression (P) pour le modèle quadratique $L_{ctot}=a+bt+ct^2$ ou $L_{ctot}=$ série log transformée des captures totales, a, b et c coefficients du modèle quadratique. Les modèles correspondent aux captures totales de civelles de la pêcherie de Vilaine pour les saisons 1995/96 à 1999/00.

Saison de pêche	Paramètres cycliques (probabilités)			dl	R ² Aj.	P
	d (Cte)	e (cos(t'))	f (sin(t'))			
1995/96	-0.04 (0.59)	-0.04 (0.74)	-0.14 (0.19)	2	0.00	NS
1996/97	-0.13 (0.12)	-0.35 (0.004)	-0.12 (0.31)	2	0.08	0.009
1997/98	-0.62 (<0.001)	-0.36 (0.008)	0.09 (0.47)	2	0.06	0.02
1998/99	-0.18 (0.03)	-0.26 (0.02)	0.10 (0.37)	2	0.04	NS
1999/00	0.72(<0.001)	-0.22 (0.02)	0.27 (0.27)	2	0.09	0.002

Tableau 5.– Paramètres du modèle périodique et leurs probabilités, degrés de liberté (dl), coefficient de détermination ajusté (Adj. R²) et probabilité de la régression (P) pour le modèle cyclique $resquad=d+e.\cos(Yt')+f.\sin(Yt')$ ou $resquad=$ résidus de la régression quadratique, d, e et f coefficients du modèle cyclique, $t'=2\pi[t/14.8-\text{partie entière}(t/14.8)]$ cycle de temps de période 14.8 correspondant à la marée. Les modèles sont ajustés par saison de pêche aux captures totales de la pêcherie de Vilaine pour les saisons 1995/96 à 1999/00.

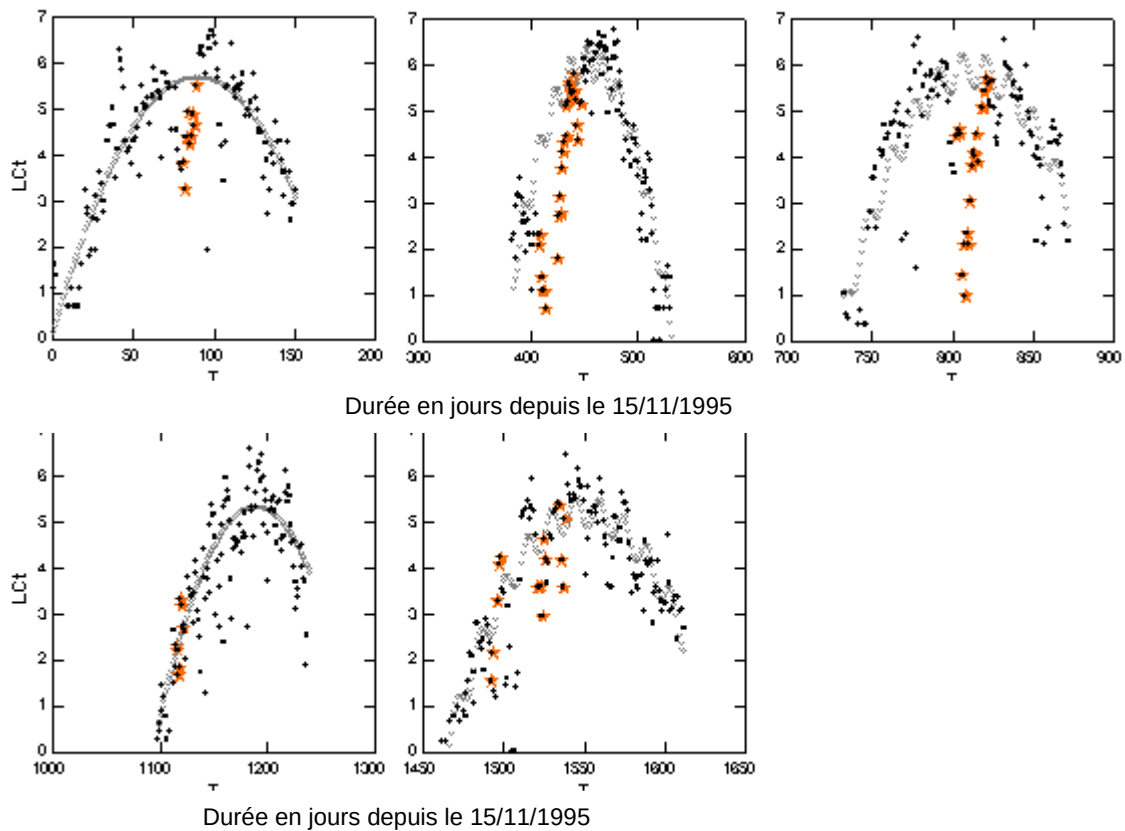


Figure 6.– Modèles finaux sélectionnés pour les données de captures totales log transformées > 6°C. Les captures totales pour les températures < 6°C sont indiquées par des étoiles. Les années de

pêche sont présentées sur le même axe T ayant pour origine de 15 novembre 1995. Les modèles quadratiques sont retenus pour les saisons 1995/1996 et 1998/1999, les modèles intégrant à la fois une composante quadratique et une composante cyclique sont sélectionnés pour les saisons 1996/1997, 1997/1998 et 1999/2000.

(IV) Pour des raisons d'homogénéité du traitement entre les séries, et à cause de la faible influence sur les données des modèles non significatifs, les résidus cycliques sont utilisés pour toutes les saisons de pêche. La différenciation des résidus de la modélisation cyclique permet d'enlever l'autocorrélation des résidus toujours présente après modélisation quadratique et cyclique. La différenciation permet également de stationnariser les séries de températures et de débit pour lesquelles l'autocorrélation devient non significative à deux jours à l'exception des débits des années 1995/1996 et 1996/1997 qui présentent une tendance cyclique avec une autocorrélation significative à trois jours. Par contre, les séries de coefficients de marées restent autocorrélées du fait de leur caractère cyclique.

(V) Pour tous les modèles, les corrélations croisées examinées à moins de 5 jours ne sont significatives que pour le débit des années 1995/1996, 1996/1997 et 1999/2000. La sélection de températures $> 6^{\circ}\text{C}$ et l'effacement de l'effet saisonnier se traduit par des corrélations non significatives pour la température. De même, l'effacement de l'effet cyclique se traduit par une corrélation non significative entre résidus cycliques et coefficients de marée. Ceci indique qu'une simple formule cyclique suffit à expliquer le cycle des coefficients de marée alors que ces derniers sont basés sur une équation beaucoup plus complexe (Tableau 5). Il demeure intéressant de signaler que cette corrélation était significative pour les résidus quadratiques pour les années 1996/1997 ($r=0.30$, $p<0.01$) et 1999/2000 ($r=0.23$ $p<0.05$).

Saison de pêche	Température ($>6^{\circ}\text{C}$)	Coefficient de marée	Débit
1995/96	J-1 (-0.05) ^{NS}	J (-0.13) ^{NS}	J-1 (-0.27) **
1996/97	J (0.09) ^{NS}	J (0.02) ^{NS}	J-2 (0.22) *
1997/98	J-2 (-0.04) ^{NS}	J (0.19) ^{NS}	J (0.07) ^{NS}
1998/99	J (0.15) ^{NS}	J (0.04) ^{NS}	J (-0.19) ^{NS}
1999/2000	J (0.01) ^{NS}	J-2 (-0.11) ^{NS}	J-2 (-0.41) ***

Tableau 6.- Décalage, coefficients de corrélation de Pearson et probabilités entre séries de captures totales stationnarisées (résidus harmoniques différenciés) et séries environnementales stationnarisées indiquant un éventuel délai pour l'observation de la corrélation maximale. Données de la pêcherie de Vilaine de 1995 à 2000. Les coefficients de corrélation accompagnés d'astérisques sont significatifs à *, $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$, ceux accompagnés de la mention ^{NS} sont non significatifs.

6.3.2 GLM

Le modèle basé sur 633 données, utilise 25 degrés de liberté et présente un coefficient de détermination ajusté de 69 %. De toutes les variables entrées dans le modèle, seul le débit n'est pas retenu lors de la « procédure stepwise » (seuil 0.15). L'effet phase lunaire n'est pas significatif si les coefficients de marée sont entrés comme variable continue (**Tableau 7, Figure 7**).

Source	SCE	dl	Carrés Moyens	F	P
Saison	19.5	4	4.9	6.1	<0,001
Quinzaine	947.4	11	86.1	108.2	<0,001
température	53.8	2	26.9	33.8	<0,001
Lune	9.0	3	3.0	3.8	0.011
Coefficient	36.5	4	9.1	11.4	<0,001
Nuit de relève	10.9	1	10.9	13.7	<0,001
Erreur	438.2	607	0.8		

Tableau 7.- Résultat du GLM sur 633 données de captures journalières.

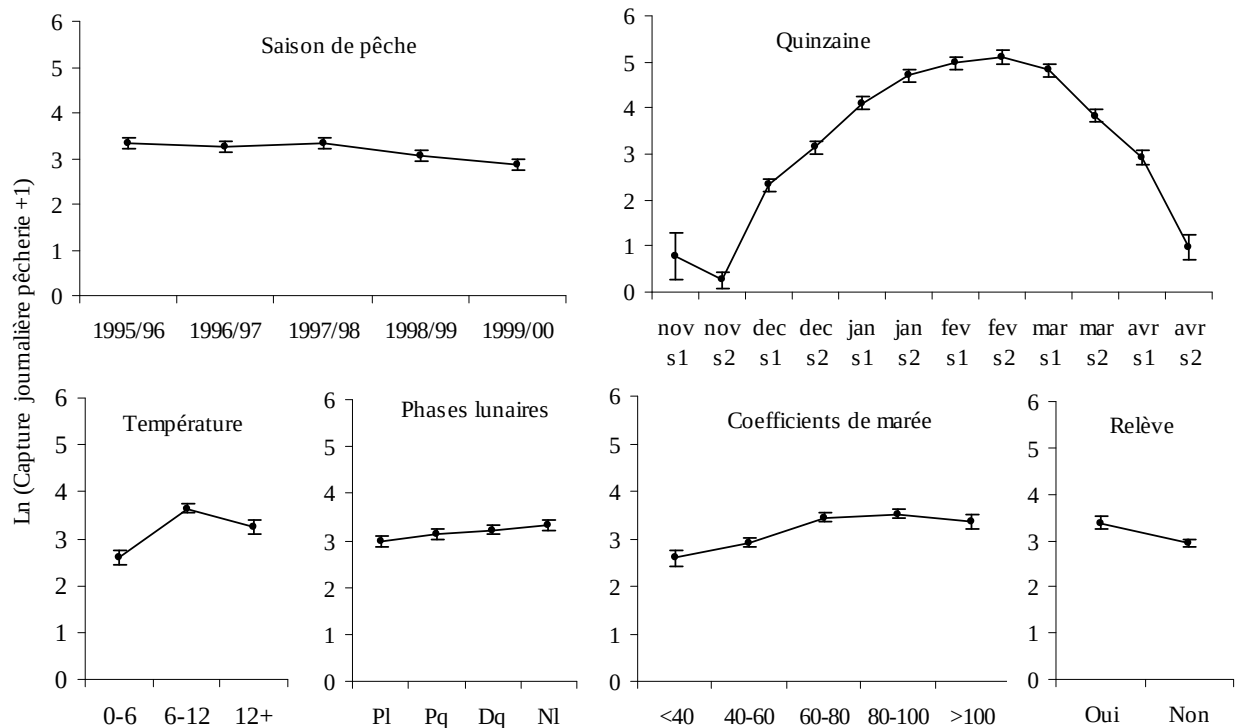


Figure 7.- Moyennes des effets du modèle pour les différentes variables.

6.3.3 Modélisation probabiliste des arrivées tardives.

Les distributions du Khi-deux de paramètres ($\beta=5,7$ $d=4,7$) permettent d'ajuster les lois de Khi-deux sur les distributions de fréquence des rapports « capture mars/capture totale annuelle ». Il n'y a pas de différence significative entre la distribution théorique et la distribution des données (test Kolmogorov Smirnov $P>0.05$). De même pour le mois d'avril, les coefficients sont ($\beta=1,93$ et $d=3,03$) (test Kolmogorov Smirnov $P>0.05$) (**Tableau 8**).

Source	SCE	dl	Carrés Moyens	R ² (Observée/prédites)
Fréquence= $\chi^2(\beta, d)$ mars				
Régression	0,133	2	0.06	0,51
Résidus	0.024	7	0.003	
Fréquence= $\chi^2(\beta, d)$ avril				
Régression	0.176	2	0.088	0,78
Résidus	0.019	7	0,003	

Tableau 8.- Ajustement par régression non linéaire des fréquences d'occurrence pour des rapports de la capture mensuelle de civelles à Arzal à la capture totale, mois de mars et avril.

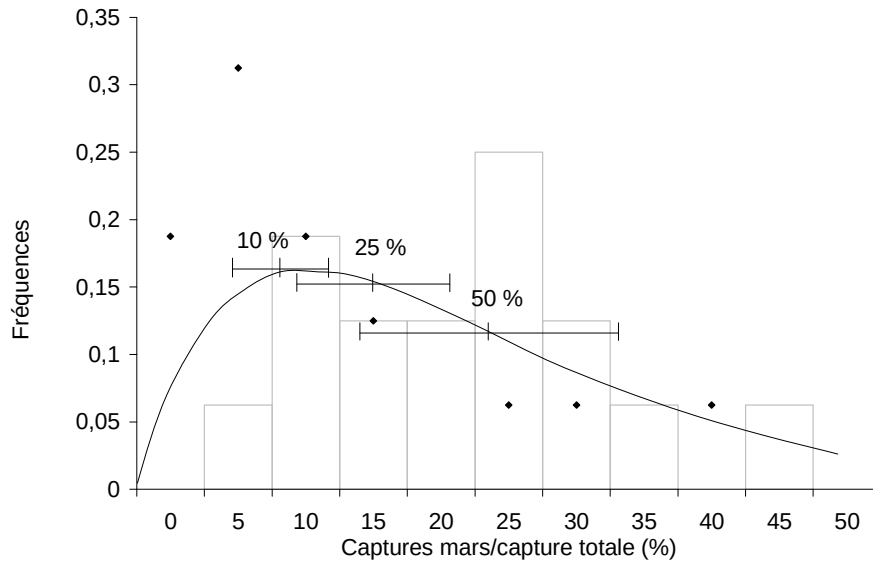


Figure 8.- Ajustement par une distribution du Khi-deux des fréquences d'occurrence pour le rapport de la capture mensuelle à la capture totale pour le mois de mars. Les intervalles de confiance de Wald sont calculés à partir des incertitudes des paramètres, et encadrent les couples (rapport ; fréquence) correspondant à des probabilités 0,5, 0,25 et 0,1. Données obtenues sur la période 1987-2002.

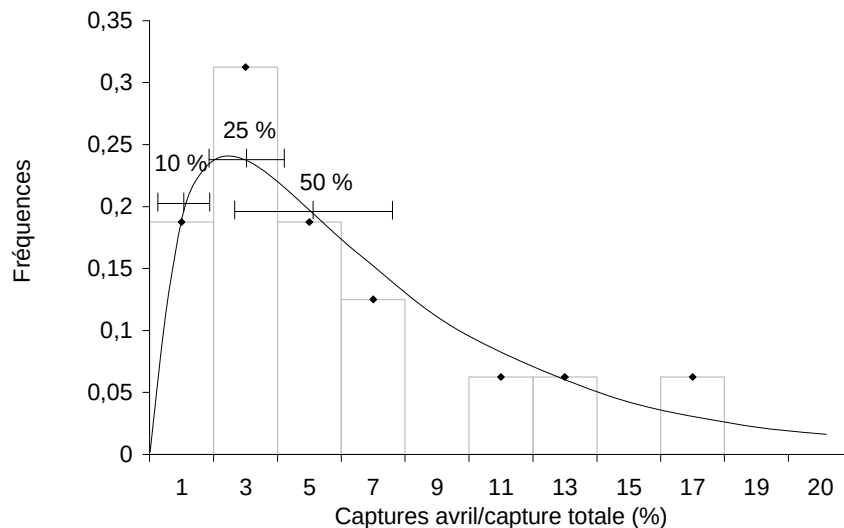


Figure 9 .- Ajustement par une distribution du Khi-deux des fréquences d'occurrence pour le rapport de la capture mensuelle à la capture totale pour le mois d'avril. Les intervalles de confiance de Wald sont calculés à partir des incertitudes des paramètres, et encadrent les couples (rapport ; fréquence) correspondant à des probabilités 0,5, 0,25 et 0,1. Données obtenues sur la période 1987-2002.

Les rapports correspondant au remplissage de 50 ; 25 ; 10 % de l'aire de distribution de la fonction de répartition du Khi-deux sont 23,2 ; 14 et 8,2 pour le mois de mars et 4,6 ; 2,4 et 1,1 pour le mois d'avril. Cela signifie par exemple que, compte tenu de l'ajustement, il y a une chance sur dix pour obtenir un pourcentage de captures de mars de 8,2% par rapport à la capture totale et une sur deux d'obtenir un pourcentage de 23,2% (**Figure 8-9, Tableau 9**).

Mois	Capture totale mensuelle (kg)	Capt. Mensuelles. / Captures Totales Annuelles %			
		(Moyenne 1995-2000)	Khi deux (50%) 1987-2002	Khi deux (25%) 1987-2002	Khi deux (10%) 1987-2002
Mars	4238	22,8	23,2 (13,3-33%)	14 (7,5-20,6%)	8,2 (3,7-12,8%)
Avril	874	4,75	4,6 (2,8-6,4)	2,4 (1,3-3,4%)	1,1 (0,6-1,8%)

Tableau 9.- Part de la capture mensuelle de mars et avril dans la capture totale de civelles à Arzal ; comparaison des valeurs moyennes pour les données entrées dans le modèle (1995-2000) et des données de la série (1987-2002) ajustées par une loi de probabilité du Khi deux.

6.4 Discussion

Tendance modale des arrivées

La dynamique estuarienne de recrutement des civelles est d'abord la traduction distante d'une dynamique océanique complexe (Moriarty, 1987), de ponte (Schmidt, 1922; Tesch, 1977; Kleckner *et al.*, 1983; McCleave *et al.*, 1987) et d'une migration trans-océanique (Lecomte-Finiger, 1992; Cieri, 1999; Arai *et al.*, 2000; Wang et Tzeng, 2000; De Casamajor *et al.*, 2001; Knights, 2001). Il en résulte une variabilité de la répartition spatiale (Boëtius et Harding, 1985; Bast et Strehlow, 1990; Antunes et Tesh, 1997; McCleave *et al.*, 1998) et temporelle (Tesch, 1980; Tesch *et al.*, 1986) des larves leptocéphales à l'approche du continent européen. Cette variation détermine très probablement l'allure de courbe en cloche de la principale saison d'arrivée des civelles sur la Vilaine, l'effet « quinzaine » est responsable de 87 % de la variance expliquée dans le modèle. Cette caractéristique modale des captures est devenue classique depuis les travaux d' Elie (1979; et de Cantrelle (1981). On trouve sur la façade Atlantique un mode centré sur les mois de janvier - février sur l'Adour qui se décale vers des mois plus tardifs alors qu'on s'éloigne de la façade atlantique vers le sud de la Mer du Nord ou vers l'Est de la Manche (Deelder, 1952; Creutzberg, 1961; Tesch, 1977; Elie et Rochard, 1994). Ce résultat diffère de la tendance dissymétrique des CPUE sur la Gironde (Rochard, 1992). Le caractère bloquant de faibles températures sur la migration portée des civelles et les captures de la pêcherie apparaît clairement en 1998, en se traduisant par une bi modalité des captures totales.

Tendance cyclique et coefficients de marées

Cette tendance modale est accompagnée trois années sur cinq d'une tendance cyclique significative calée sur les coefficients de marée. L'examen des corrélations croisées entre les résidus de la modélisation saisonnière, puis cyclique, et les coefficients de marée montre que ces derniers n'interviennent plus une fois que la composante cyclique simple est enlevée. Ainsi l'intensité des coefficients (présence de grandes marées) n'explique pas les variations de captures totales. Les carrés moyens attribués aux coefficients de marée ou aux phases lunaires sont les plus faibles parmi les variables retenues dans le modèle GLM et ils ne sont responsables que de 4 % de la variance expliquée par le modèle. L'effet des courants de marée a également été rapporté par de nombreux auteurs (Jellyman, 1979; Gandolfi *et al.*, 1984 ; Sorensen et Bianchini, 1986; Gascuel, 1987; McGovern et McCarthy, 1992; Rochard, 1992; Désaunay *et al.*, 1993a; Elie et Rochard, 1994; Ciccotti *et al.*, 1995; Martin, 1995; De Casamajor, 1998; Jessop, 1998; McKinnon et Gooley, 1998; Jellyman *et al.*, 1999; De Casamajor *et al.*, 2000; Silberschneider *et al.*, 2001; Sugeha *et al.*, 2001; Jellyman et Lambert, 2003; Jessop, 2003b; Pease *et al.*, 2003; Lambert, 2005; Beaulaton et Castelnaud, 2005 ; Laffaille *et al.*, 2007).

Il est intéressant de noter que la corrélation des résidus de la composante cyclique est maximale le même jour pour le coefficient de marée (**Tableau 6**). Sur la Loire, on constate un effet sans retard du coefficient de marée sur la pêcherie fluviale (capture maximale au moment du pic de coefficient) et un effet d'avance sur la pêcherie estuarienne (capture maximale deux jours avant le pic de coefficient) (Ben Abdallah, 1991). Il faut aussi noter que les captures de civelles sur la passe sont maximales trois jours avant le pic de marée (chapitre 12). Le facteur de concentration hydraulique (rapport des marées montantes et descendantes) est plus important avant le pic de coefficient. De plus, cette concentration est probablement beaucoup plus importante pour les civelles migrant sur la passe que pour celles qui, rentrant dans la zone de pêche, seront capturées de toute manière (Beaulaton et Briand, 2007).

Effet de la saison

L'effet de la saison, c'est-à-dire de l'année de pêche explique une faible part de la variabilité totale quand on l'examine sur une période de 5 ans. La chute du recrutement apparaît néanmoins.

Températures < 6°C

L'effet des températures inférieures à 6 °C est très clair dans l'analyse graphique du modèle, au

point que les jours concernés ont été écartés de la régression quadratique (Figure 5). La chute sous une température comprise entre 4 °C et 6 °C provoque une cessation d'activité et une chute des captures chez la civelle d'Anguille européenne (Deelder, 1952, 1958; Elie, 1979; Cantrelle, 1981; Lecomte-Finiger et Razouls, 1981; Gascuel, 1986; Désaunay *et al.*, 1987; Elie et Rochard, 1994). La civelle cesse alors sa migration verticale et n'est plus capturable dans la colonne d'eau. Le "relargage" des civelles en estuaire constaté dans plusieurs études après des périodes de froid (Désaunay *et al.*, 1987; Gascuel, 1987; Ben Abdallah, 1989, 1991; Matthew *et al.*, 2001) semble également apparaître dans cette étude, au moins en 1995-1996 et 1996-1997 (Figure 5).

Températures > 6 °C

L'effet de températures au-delà de 6°C est beaucoup moins clair. Il n'est significatif pour aucune des années dans l'analyse des résidus de la régression cyclique. Les températures discrétisées sont retenues comme significatives dans l'analyse par GLM mais leur effet est difficile à démêler d'un effet saisonnier ou de celui du débit car elles évoluent co-linéairement avec ces autres variables. Un résultat similaire a été rapporté par Jessop (2003b). Il est clair qu'une hausse de température augmente l'activité des civelles en milieu expérimental (Edeline *et al.*, 2006; Linton *et al.*, 2007). Le seuil de température de 9 °C à 12°C déterminerait le début de la migration fluviale à contre courant des civelles. Ce seuil est trouvé chez *Anguilla anguilla* (Deelder, 1952; Meyer et Kühl, 1953; Schmeidler, 1957; Deelder, 1958; Lowe, 1961; Hvidsten, 1983; Gascuel, 1986; Tongiorgi *et al.*, 1986; McGovern et McCarthy, 1992; Dekker, 1998), *Anguilla rostrata* (Helfman *et al.*, 1984; Sorensen et Bianchini, 1986; Haro et Krueger, 1988; Jessop, 2003b), *Anguilla australis* et *Anguilla dieffenbachii* (Jellyman, 1977; Sloane, 1984; McKinnon et Gooley, 1998; August et Hicks, 2008). Un seuil identique est trouvé pour la migration fluviale au stade anguilllette (White et Knights, 1997). Une température maximale critique (proche de 11°C) semble également influencer sur la capturabilité des civelles (Désaunay *et al.*, 1987). Les températures ont ainsi un effet négatif (corrélation négative) sur les captures des pêcheurs professionnels maritimes et un effet positif à court terme suivi d'un effet négatif à long terme (2 semaines) sur les captures des pêcheurs professionnels fluviaux (Ben Abdallah, 1989). Sur la Gironde, les CPUE augmentent fortement entre 4 à 9°C puis diminuent légèrement au-delà de 10°C (Beaulaton, 2008). Une tendance identique est trouvée sur le Couesnon pour le nombre de civelles migrant par les ventelles d'un barrage à marée (Laffaille *et al.*, 2007). Dans le cas de la Vilaine, il est plus probable que la diminution des captures prédites dans le GLM pour les températures supérieures à 12 °C soit la conséquence d'un effet saisonnier (Figure 6). Le temps de résidence nécessaire à la transition de comportement vers la nage à contre courant, affectant une moindre capturabilité, est rarement atteint du fait de la très grande pression de pêche (voir chap. 5 et 12)

Débit

Le débit est le seul facteur environnemental ayant une influence sur les résidus quadratiques. Mais cette influence n'est retrouvée que trois années sur cinq. Elle est alors soit positive à J-2, soit négative à J-2 ou J-1. Le débit n'est pas retenu lors de la « procédure stepwise » dans le GLM. En conséquence, il est difficile de tirer des conclusions sur l'effet du débit sur les captures. L'expérience des pêcheurs rapporte que le débit agit comme un effet « équitable » en dispersant les civelles dans l'ensemble de la zone de pêche lorsqu'il est fort. Au contraire, quand il est faible et que le barrage déverse le débit par des clapets de surface, les civelles se concentrent alors au pied du barrage, dans la zone où seuls les navires les plus puissants (ou téméraires) peuvent accéder.

Nuits de relève

L'effet des nuits de relève est une illustration de l'importance de la pression de pêche. Cet effet ne se traduit pas exactement par un doublement de la capture du fait de la complexité des règles de gestion locales et de la difficulté d'identifier précisément la marée concernant la nuit suivant la période de relève, notamment parce que les captures de deux marées sont agrégées par jour.

Arrivées tardives

L'échappement de civelles en estuaire de Vilaine est limité aux civelles après la saison de pêche. Les montées sur la passe sont donc particulièrement sensibles aux arrivées tardives, c'est-à-dire celles se produisant en dehors de la saison de pêche. Ces arrivées présentent une certaine variabilité (Désaunay *et al.*, 1987; Ben Abdallah, 1989; Guérault *et al.*, 1990; Ben Abdallah, 1991; Désaunay *et al.*, 1993b; Elie et Rochard, 1994; De Casamajor, 1998; Dekker, 1998; Jellyman *et al.*, 1999; Beaulaton, 2002) illustrée par les captures historiques de pêcheries. Les pêcheries civellières ayant obtenu jusqu'en 1995 l'application dérogatoire d'une prolongation de la saison de pêche jusqu'au 30 avril, des arrivées tardives ont pu être estimées sur la période. De là, nous avons pu modéliser les arrivées de mars (en moyenne 23 % des captures annuelles) et d'avril (en moyenne 5% des captures

annuelles). Ces dernières ne suivent pas une loi normale mais une loi du Khi deux, ce qui se traduit par peu d'années avec des arrivées exceptionnelles, et beaucoup d'années où les arrivées sont faibles.

Conclusion

Les arrivées de civelles en Vilaine présentent une tendance modale, et dépendent très peu des facteurs environnementaux à l'exception des très faibles températures et de la variation du niveau des marées. Cette indépendance qui traduit en fait la très grande efficacité de la pêcherie, signifie que les captures totales forment un indice de recrutement fiable qui ne dépend pas des conditions locales. Ces arrivées présentent toutefois des fluctuations interannuelles notamment quand on regarde l'importance des arrivées tardives, et cette fluctuation peut être décrite par une loi du Khi deux. La variabilité des arrivées tardives sera utilisée pour juger de la qualité des paramètres de recrutement saisonnier (chap. 12).

6.5 Bibliographie

- ANTUNES C. et WEBER N., 1990. Abundance and distribution of eels (*Anguilla anguilla*) in the Rio Minho. Int. Revue Ges. Hydrobiol., 75, 795.
- ANTUNES C. et TESH F.-W., 1997. A critical consideration of the metamorphosis zone when identifying daily rings in otoliths of European eel, *Anguilla anguilla* L. Ecology of Freshwater Fish, 6, 102-107.
- ARAI T., OTAKE T. et TSUKAMOTO K., 2000. Timing of metamorphosis and larval segregation of the Atlantic eels *Anguilla rostrata* and *Anguilla anguilla*, as revealed by otolith microstructure and microchemistry. Marine Biology, 137, 39-45.
- AUGUST S. M. et HICKS B. J., 2008. Water temperature and upstream migration of glass eels in New Zealand : implications of climate change. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 81, 195-205.
- BARRAL M., 2001. (1) Etude préliminaire à la mise en place d'un "tableau de bord anguille" sur le bassin Rhône-Méditerranée-Corse, pp 93, MRM, Arles.
- BAST H.-D. et STREHLOW B., 1990. Length composition and abundance of eel larvae, *Anguilla anguilla* (Anguilliformes : Anguillidae), in the Iberian basin (northeastern Atlantic) during July-September 1984. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 44, 353-361.
- BEAULATON L., 2002. Analyse des indicateurs halieutiques de la civelle dans le bassin de la Gironde et dynamique des flux, pp 55, ENSAR-CEMAGREF bordeaux, Rennes.
- BEAULATON L., 2008. Système de suivi des pêches fluvio estuariennes pour la gestion des espèces : construction des indicateurs halieutiques et évaluation de simipacts en Gironde, pp. 384, Institut national polytechnique de Toulouse, Toulouse.
- BEAULATON L. et CASTELNAUD G., 2005 The efficiency of selective tidal stream transport in glass eels entering the Gironde (France). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 378-379, 5-21.
- BEAULATON L. et BRIAND C., 2007. Effect of management measures on glass eel escapement. ICES Journal of Marine Science.
- BELPAIRE C., 1987. Short note on the belgian catches of glass eel on the river Yser (1973-1986). In EIFAC Working Party on eel, Bristol.
- BEN ABDALLAH L., 1989. Influence des facteurs abiotiques sur l'abondance et la capturabilité des civelles dans l'estuaire de la Loire.
- BEN ABDALLAH L., 1991. Influence de quelques facteurs abiotiques sur l'abondance des civelles d'*Anguilla anguilla* dan l'estuaire de la Loire (France). EIFAC, Working group on eel, Dublin, 21p.
- BOËTIUS J. et HARDING E. F., 1985. A re-examination of Johannes Schmidt's Atlantic eel investigations. Dana, 4, 129-162.
- BOX G. E. P., KJENKINS G. M. et REINSEL G. C., 1994. Time series analysis, forecasting and control (ed P. Hall), pp. 539, London.
- BRIAND C., FATIN D., FEUNTEUN E. et FONTENELLE G., 2003. Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in a fished Atlantic estuary. Fisheries Management and Ecology, 10, 377-384.
- CANTRELLE I., 1981. Etude de la migration et de la pêche des civelles (*A. anguilla* L. 1758) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse 3-ème cycle, pp. 238, Université Paris VI, Paris.

- CASTELNAUD G. et CAUVIN G., 2002. Site atelier de la Gironde. Etude halieutique et socio économique 1999-2000. In EIFAC, ICES Working group on eel 2003 (ed W. Dekker), pp. 160, Sukarieta.
- CASTELNAUD G., GIRARDIN M. et ROCHARD E., 2001. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - Suivi des captures 1999 - Etude de la faune circulante, pp 186, CEMAGREF, Cestas.
- CASTELNAUD G., GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y. et ELIE P., 1994. Production et abondance de la civelle en France au début des années 90. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 335, 263-288.
- CAUVIN G., GALLET F. et PAUTRIZEL F., 2001. Etat des lieux des suivis des ressources estuariennes et de leur exploitation dans les estuaires des régions de l'Adour, pp 75, LEN CORRAL/IMA.
- CHURCHWARD A. S., 1996. Overview of the Severn fishery England. In European inland fishery advisory commission (FAO), meeting of working party on eel, IJmuiden (Holland).
- CICCOTTI E., MACCHI E., ROSSI A., CATALDI E. et CATAUDELLA S., 1993. Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimation to freshwater and seawater : morphological changes of the digestive track. Journal of Applied Ichthyology, 9, 74-81.
- CICCOTTI E., RICCI T., SCARDI M., FRESI E. et CATAUDELLA S., 1995. Intraseasonal characterization of glass eel migration in the River Tiber: space and time dynamics. Journal of Fish Biology, 47, 248-255.
- CIERI M. D., 1999. Migration, growth, and early life history of the American eel (*Anguilla rostrata*), University of Maine.
- CLARKSON K., ed., 1995. SYSTAT Statistics I, pp 659.
- CREUTZBERG F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.) in a tidal area. Netherlands Journal of sea Research, 1, 257-338.
- DAGNÉLIE P., 1998. Statistique théorique et appliquée. Tome 2. Inférence statistique à une et deux dimensions. In Bibliothèque des universités. (ed D. b. Larcier), pp. 659, Paris.
- DE CASAMAJOR M. N., 1998. 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 docteur de troisième cycle, pp. 138, Université de Pau et des pays de l'Adour, Pau.
- DE CASAMAJOR M. N., BRU N. et PROUZET P., 2000. Fluctuation des captures de civelles (*Anguilla anguilla*, L.) et analyse de la variation de leur capturabilité dans l'estuaire de l'Adour. Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 357/358, 387-404.
- DE CASAMAJOR M. N., LECOMTE-FINIGER R. et PROUZET P., 2001. 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. C. R. Acad. Sc. Paris, 324, 1011-1019.
- DEELDER C. L., 1952. On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 18, 187-218.
- DEELDER C. L., 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 24, 135-146.
- DEKKER W., 1998. Long-term trend in the glass eels immigrating at Den Oever, The Netherlands. Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 349, 199:214.
- DEKKER W., 2002. Monitoring of glass eel recruitment : thematic overview, pp 262, Institute for fisheries research RIVO, IJmuiden, The Netherlands.
- DEKKER W., 2003. Status of the European Eel Stock and Fisheries. In Eel biology (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 237-254. Springer, Tokyo.
- DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et BEILLOIS P., 1987. Dynamique de la migration anadrome de la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de la Loire: rôle des facteurs climatiques vis à vis de la pêche et du recrutement, pp 22, IFREMER, Nantes.
- DÉSAUNAY Y., LECOMTE-FINIGER R. et GUÉRAULT D., 1993a. Mean age migration patterns of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels from three french estuaries (Somme, Vilaine and Adour rivers). EIFAC Working Party on eel, 7.
- DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et LECOMTE-FINIGER R., 1993b. Variation of the oceanic larval migration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eel from a two year study in the Vilaine estuary (France). In 8 th session of the EIFAC Working Party on eel.
- EDELIN E., LAMBERT P., RIGAUD C. et ELIE P., 2006. Effect of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 331, 217-225.
- 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-ème cycle, pp. 372, Université de Rennes, Rennes.

- ELIE P. et ROCHARD E., 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 335, 81-98.
- FEUNTEUN E., CASTELNAUD G., BRIAND C., PROUZET P., MENELLA J. Y. et DE ROTON G., 2002. Monitoring of glass eel recruitment in France. In Monitoring of glass eel recruitment, report C007/02-WD (ed W. Dekker), Vol. 2A, pp. 256, IJmuiden, the Netherlands.
- GANDOLFI G., PESARO M. et TONGIORGO P., 1984. Environmental factors affecting the ascent of elvers, *Anguilla anguilla* (L.), into the Arno River. Oebalia, 10, 17-35.
- GASCUEL D., 1986. Flow carried and swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 40, 321-326.
- GASCUEL D., 1987. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation, rapport global, pp 204, Publications Département Halieutique, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Rennes.
- GUÉRAULT D., BEILLOIS P. et DÉSAUNAY Y., 1987. L'exploitation de la civelle (*Anguilla anguilla*) en Loire et en Vilaine: indice d'abondance et indicateurs halieutiques. In Comité de Poissons Anadromes et Catadromes, pp. 22.
- GUÉRAULT D., BEILLOIS P., DÉSAUNAY Y. et DOREL D., 1986. Variations de l'abondance de la civelle au travers des données de production secteurs Loire et Vilaine. Vie et Milieu, 36, 237-241.
- GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y., BEILLOIS P. et GRELLIER P., 1990. Etude des montées tardives de civelles et des conditions de colonisation des bassins versants de Loire et Vilaine, pp 18.
- GUÉRAULT D., PROUZET P., DÉSAUNAY Y. et BEILLOIS P., 1991. The recent evolution of the glass-eel immigration in three French Atlantic estuaries. In EIFAC Working Party on eel, pp. 18, Dublin (Ireland).
- HARO A. et KRUEGER W. H., 1988. Pigmentation, size, and migration of elvers (*Anguilla rostrata*, Lesueur) in a coastal Rhode island stream. Canadian Journal of Zoology, 66, 2528-2533.
- HELFMAN G. S., BOZEMAN E. L. et BROTHERS E. B., 1984. Size, Age, and sex of american eel in a Georgia river. Transactions of the American Fisheries Society, 113, 132-141.
- HVIDSTEN N. A., 1983. Ascent of elvers (*Anguilla anguilla*) in the stream Imsa Norway. Report of the Institute of Freshwater Research, 62, 71-74.
- ICES, 2002. Report of the ICES/EIFAC Working group on eel. In International Council for the Exploration of the sea (ed ICES), pp. 55, Copenhagen.
- ICES, 2004. Report of the ICES/EIFAC Working group on eel, pp 48, Sukarieta.
- JELLYMAN D. J., 1977. Summer upstream migration of juvenile freshwater eels in New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 11, 61-71.
- JELLYMAN D. J., 1979. Upstream migration of glass eel (*Anguilla* sp.) in the Waikato river. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 13, 13-22.
- JELLYMAN D. J. et LAMBERT J. G. D., 2003. Factors affecting recruitment of glass eels into the Grey River, New Zealand. Journal of Fish Biology, 63, 1067-1079.
- JELLYMAN D. J., CHISNALL B. L., BONNETT M. L. et SYKES J. R. E., 1999. Seasonal arrival patterns of juvenile freshwater eels (*Anguilla* spp.) in New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 33, 249-261.
- JESSOP B. M., 1998. Geographic and seasonal variation in biological characteristics of american eel elvers in the bay of Fundy area and on the atlantic coast of Nova Scotia. Canadian Journal of Zoology, 76, 2172-2185.
- JESSOP B. M., 2003a. Annual and seasonal variability in the size and biological characteristics of the runs of american eel elvers to two Nova Scotia rivers. Transactions of the American Fisheries Society, 33, 17-36.
- JESSOP B. M., 2003b. Annual variability in the effects of water temperature, discharge, and tidal stage on the migration of American eel elvers from estuary to river. Transactions of the American Fisheries Society, 33, 3-16.
- KLECKNER R. C., MCCLEAVE J. D. et WIPPELHAUSER G., 1983. Spawning of American eel, *Anguilla rostrata*, relative to thermal fronts in Sargasso Sea. Environmental Biology of Fishes, 9, 289-293.
- KNIGHTS B., 2001. A review of the possible impacts of long-term oceanic and climate changes and fishing mortality on recruitment of anguillid eels of the Northern Hemisphere. In Detecting environmental Change, London.
- KNIGHTS B., BARK A., BALL M., WINTER E. et DUNN S., 2001. Eel and Elver stock in England and Wales - status and management options, Rep. No. R&D technical report N° W248, Environment Agency, Bristol.

- LAFFAILLE P., CARAGUEL J.-M. et LEGAULT A., 2007. Temporal patterns in the upstream migration of European glass eels (*Anguilla anguilla*) at the Couesnon estuarine dam. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.
- LAMBERT P., 2005. Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation., pp. 219, Université Bordeaux 1, Bordeaux.
- LÉAUTÉ J.-P. et CAILL-MILLY N., 2002. Caractéristiques des petites pêches côtières et estuariennes de la côte atlantique du sud de l'Europe, pp 8, IFREMER.
- LECOMTE-FINIGER R., 1992. Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Marine Biology*, 114, 205-210.
- LECOMTE-FINIGER R. et RAZOULS C., 1981. Influence des facteurs hydrologiques et météorologiques sur la migration anadrome des civelles dans le golfe du Lion. *Cahiers du laboratoire de Montereau*.
- LINTON E. D., JONSSON B. et NOAKES D., 2007. Effect of water temperature on the swimming and climbing behaviour of glass eels, *Anguilla* spp. *Environmental Biology of Fishes*, 78, 189-192.
- LOWE H., 1961. Factors influencing the run of elvers in the river Bann, Northern Ireland. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, XVII, 299-315.
- 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.
- MATTHEW M. A., EVANS D. W., ROSELL R. S., MORIARTY C. et MARSH I., 2001. The Erne eel enhancement programme, pp 348, Bord lascaigh reigiunach an Tuaisceart (Northern Regional Fisheries Board), Ballyshannon.
- McCLEAVE J. D., KLECKNER R. C. et CASTONGUAY M., 1987. Reproductive sympatry of american and european eels and implications for migration and taxonomy. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1, 286-297.
- McCLEAVE J. D., BRICKLEY P. J., O'BRIEN K. M., KISTER D. A., WONG M. W., GALLAGHER M. et WATSON S. M., 1998. Do leptocephali of the European eel swim to reach continental waters? Status of the question. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 78, 285-306.
- McGOVERN P. et MCCARTHY T. K., 1992. Elver migration in the river Corrib system, western Ireland. *Irish Fisheries Investigations*, 36, 25-32.
- McKINNON L. J. et GOOLEY G. J., 1998. Key environmental criteria associated with the invasion of *Anguilla australis* glass eels into estuaries of southern Australia. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 349, 117-128.
- MEYER P. F. et KÜHL, 1953. Welche milieu faktoren spielen beim glass aalaufstieg eine rolle. *Arch. Fishwiss.*, 4, 87-94.
- MORIARTY C., 1987. Factors influencing recruitment of the atlantic species of anguillid eels. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1, 483-491.
- MORIARTY C. et DEKKER W., 1997. Management of the European eel. *Fisheries Bulletin*, 15, 1-110.
- MUCHIUT S., GALLET F., AUBIN D., BARANGER L., LE BIHAN V. et PERRAUDEAU Y., 2002. Principaux facteurs à prendre en compte pour une meilleure gestion de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*, pp 82, AGLIA, Rochefort.
- PEASE B. C., SILBERSCHNEIDER V. et WALFORD T., 2003. Upstream migration by glass eels of two *Anguilla* species in the Hacking River, New south Wales, Australia. *Transactions of the American Fisheries Society*, 33, 47-61.
- POOLE W. R., 2002. Monitoring of glass recruitment in the republic of Ireland. In *Monitoring of glass recruitment* (ed W. Dekker), Vol. 2A, pp. 119-129.
- PROUZET P., 2001. Historique des captures de civelles, intensité actuelle de leur exploitation, variation de leur capturabilité par la pêche professionnelle et indice de colonisation sur le bassin versant de l'Adour.
- ROCHARD E., 1992. Mise au point d'une méthode de suivi de l'abondance des amphihalins dans le système fluvio-estuarien de la Gironde, application à l'étude écobologique de l'esturgeon *Acipenser sturio*. Thèse n°841 de doctorat biologie des populations et écosystèmes, pp. 300, Université de Rennes I, Rennes.
- SCHMEIDLER V. E., 1957. Entwicklung des glassaalaufstieges in der Ems, seine zeitliche begrenzung und die auf ihn einwirkende wassertemperatur. *Zeitschrift für Fisherei und deren Milfwissenschaften*, 141-144.
- SCHMIDT J., 1922. The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 211, 179-208.
- SILBERSCHNEIDER V., PEASE B. C. et BOOTH D. J., 2001. A novel habitat collection device for studying resettlement patterns in anguillid glass eels. *Journal of Fish Biology*, 58, 1359-1370.

- SIMON V., 2000. Evaluation de l'impact sur le recrutement de la réduction de la période d'ouverture de la pêche civellière dans l'estuaire de la Loire, pp 184, Logrami, Nantes.
- SLOANE R. D., 1984. Preliminary observations of migrating adult freshwater eels (*Anguilla australis australis* Richardson) in Tasmania. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 35, 471-476.
- SORENSEN P. W. et BIANCHINI M. L., 1986. Environmental correlates of the freshwater migration of elvers of the american eel in a rhode island brook. Transactions of the American Fisheries Society, 115, 258-268.
- SUGEHA H. Y., ARAI T., MILLER M. J., LIMBONG D. et TSUKAMOTO K., 2001. Inshore migration of the tropical eels *Anguilla spp.* recruiting to the Poigar River estuary on north Sulawesi island. Marine Ecology Progress Series, 221, 233-243.
- TESCH F. W., 1977. The eel, pp. 429. Chapman and Hall, London.
- TESCH F. W., 1980. Occurrence of eel *Anguilla anguilla* larvae west of the European continental shelf, 1971-1977. Environmental Biology of Fishes, 5, 185-190.
- TESCH F. W., NIERMANN U. et PLAGA A., 1986. Differences in development stage and stock density of larval *Anguilla anguilla* of the west coast of Europe. Vie et Milieu, 36, 255-260.
- TONGIORGI P., TOSI L. et BALSAMO M., 1986. Thermal preferences in upsteam migrating glass-eels of *Anguilla anguilla* (L.). Journal of Fish Biology, 28, 501-510.
- WANG C. H. et TZENG W. N., 2000. The timing of metamorphosis and growth rate of american and european eel leptocephali : A mecanism of larval segregative migration. Fisheries Research, 46, 191-205.
- WHITE E. et KNIGHTS B., 1994. Elver and eel stock assessment in the Severn and Avon. NRA R&D Project Report 256/13/ST, pp 141, NRA, Newcastle-upon-tyne.
- WHITE E. M. et KNIGHTS B., 1997. Environmental factors affecting the migration of the European eel in the Rivers Severn and Avon, England. Journal of Fish Biology, 50, 1104-1116.
- YAHYAOU A., 1983. Etude comparée (croissance, recrutement, polymorphisme enzymatique) des populations Atlantiques et méditerranéennes (Maroc -France) des civelles d'*Anguilla anguilla* L. 1758, pp. 176, Laboratoire de biologie marine, Perpignan.

7 Estimation de stock de civelles en estuaire par marquage-recapture à l'aide de colorants vitaux.

BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006. Estimating the stock of glass eels in an estuary by mark-recapture experiments using vital dyes. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **378**, 23:46.

Résumé

Les civelles (*Anguilla Anguilla*) arrivant après la fin de la saison de pêche dans l'estuaire de la Vilaine (France) ont été capturées à l'aide d'un bateau de pêche et sur une passe piège située à l'amont de l'estuaire sur le barrage qui limite la progression du stock migrant. Elles ont ensuite été marquées à l'aide de Brun-Bismarck, rhodamine B et rouge neutre et relâchées en estuaire. L'effet du marquage sur le comportement, la mortalité et les recaptures, a différé en fonction du colorant et de la concentration utilisés. Les civelles ont également montré une réponse différente au marquage en fonction de leur origine. Celles qui étaient prélevées en estuaire étaient clairement désynchronisées dans leur transport tidal sélectif et ont quitté la zone de lâché après quelques cycles de marées. Celles qui provenaient de la passe ont été moins sensibles au marquage. Elles sont restées dans la zone de lâcher, et ont été recapturées en plus grand nombre à la fois dans la passe et dans l'estuaire. Ces résultats permettent de proposer un modèle où deux fractions comportementales sont distinguées dans l'estuaire, des civelles en phase de migration portée et des civelles en migration active avec un comportement rhéotactique plus marqué. La proportion de civelles actives en estuaire est passée de zéro, dans les deux semaines qui suivent la fermeture de la pêcherie à une valeur limitée à 10 % du stock total. La migration a stoppé en juin chaque année alors qu'un stock important restait en estuaire. Ces observations sont favorables à l'hypothèse d'une durée courte de la migration active suivie par la transition vers un comportement benthique. L'efficacité journalière de la passe à civelles a été calculée à 4 % du stock actif, à la fois à partir des estimations de stock et des taux moyens de recapture. Ces valeurs sont cohérentes avec une efficacité annuelle faible de la passe, calculée à 30 % du stock estuarien de civelles arrivé après la saison de pêche.

Estimating the stock of glass eels in an estuary by mark-recapture experiments using vital dyes.

Abstract

Glass eels (*Anguilla anguilla*) arriving after the fishing season in the Vilaine estuary (France) were caught by boat and at a trapping ladder located at a blocking dam upstream in the estuary. They were marked with either Bismarck brown, rhodamine B or neutral red, and released into the estuary. The effect of marking on behaviour, mortality and recapture differed according to the dye and concentration used. The glass eels also differed in response to marking according to their origin. Estuarine glass eels were clearly desynchronized in their selective tidal stream transport and left the release area after a few tidal cycles. Trapped glass eels were less sensitive to marking. They remained in the release area and were recaptured in larger number both in the trapping ladder and in the estuary. These results supported a model of two behavioral fractions in the estuary: flow-carried migrants and active glass eels with a stronger rheotactic behaviour. The proportion of active glass eels in the estuary shifted from none for the two weeks after the fishery closure, to 10 % value of the total stock. At the trapping ladder, the migration ended in June each year, while a large stock was still present in the estuary. These observations favour the interpretation of a short duration of the active phase at this site followed by the transition towards a more benthic behavior. The daily efficiency of the trapping ladder was calculated as 4 % of the active stock from both stock estimations and average recapture rate. This value was consistent with the low annual efficiency of the trapping ladder, calculated as 30% of the estuarine stock of glass eels that arrived after the fishing season.

7.1 Introduction

Glass eels migrate from the sea into freshwater using two different behavioral patterns: selective tidal stream transport (STST) and active migration. Selective tidal stream transport is a common trait in the genus *Anguilla* observed in most temperate and tropical species (DEELDER, 1958; JELLYMAN,

1979; SHELDON and McCLEAVE, 1985; SUGEHA *et al.*, 2001; DOU and TSUKAMOTO, 2003, TESCH, 2003).

STST consists of a semidiurnal vertical migration (CREUTZBERG, 1958; CREUTZBERG, 1961). Glass eels use tidal currents for shoreward migration and progression in the estuaries. At flood tide, they move up below the halocline when the estuary is stratified, otherwise they swim through the entire water column. During ebb tide then remain buried in the substratum (McCLEAVE and KLECKNER, 1982). The timing of their ascent into the water column is probably influenced by an endogenous biological clock (TESCH, 1965; McCLEAVE and WIPPELHAUSER, 1987), which may be set by differences in water odor between ebb and flood tide currents (CREUTZBERG, 1959) or tide reversal (WIPPELHAUSER and McCLEAVE, 1988). From downstream to upstream sectors of the estuary, the time spent in the water column is rather constant while the duration of tide gets shorter. This difference leads to the accumulation of glass eels at a point, located downstream from the tidal limit, where STST is no longer resulting in a net-up estuary transport (McCLEAVE and WIPPELHAUSER, 1987). The location of this accumulation area depends on the strength of tide and the freshwater discharge (GASCUEL, 1986). Therefore, the density of glass eels increases from the mouth of the estuary towards freshwater and then decreases sharply from the accumulation point (TESCH, 2003; SHELDON and McCLEAVE, 1985; SORENSEN and BIANCHINI, 1986; DE CASAMAJOR, 1998). The spatial variation can be matched with a temporal evolution, with an increasing abundance from December to March-April, although the observation of such trends would depend on the balance between recruitment and exploitation by the glass eel fisheries (GASCUEL *et al.*, 1995).

Active migration was first described by DEELDER (1958) as a progressive trend to migrate counter current towards freshwater. At the freshwater interface (TESCH, 2003), or more certainly from the point where they accumulate (McCLEAVE and WIPPELHAUSER, 1987), glass eels change their behavioral pattern (CREUTZBERG, 1961), and migrate counter current. Such an active migration is involved in the crawling behavior that glass eels display on glass eel trapping ladders (TESCH, 2003; LEGAULT, 1988; McGOVERN and McCARTHY, 1992) and in their tendency to school and to swim along the banks described for *Anguilla anguilla* (VILTER, 1944; TESCH, 2003) and *A. australis* and *dieffenbachii* (JELLYMAN, 1979).

The behaviour shift from STST to active migration corresponds to a shift in the influence of environmental conditions. Active migrants swim more rapidly and orientate counter current from water turbulence when they cross an area of freshwater discharge (DEELDER, 1958). Such a shift could explain the inversion of the effect of river flow passing from strongly negative to strongly positive from March to June near Rhode Island (USA) (MARTIN, 1995), although this result might also be the consequence of co linearity between flow and temperatures (JESSOP, 2003).

The time lag before active migration is influenced by water temperature. Probably no active migration occurs below a 6-8°C threshold for *Anguilla anguilla* (CREUTZBERG, 1961; TESCH, 2003).

When glass eels turn into yellow eels, the massive run exhibited by active glass eels is gradually replaced by a more diffuse colonization of the watershed. This process consists of low migration rates (MORIARTY, 1986; LOBÓN-CERVIÁ *et al.*, 1995; WHITE and KNIGHTS, 1997; IBBOTSON *et al.*, 2002). The active phase probably has a short duration, illustrated by very few glass eels encountered in inland waters. Indeed, glass eels are observed on dams at the tidal head of estuaries (GASCUEL, 1986; McGOVERN and McCARTHY, 1992) but are rarely seen far upstream from the tidal limit in freshwater streams (MORIARTY, 1986; NAISMITH and KNIGHTS, 1988; DUTIL *et al.*, 1989; LOBÓN-CERVIÁ *et al.*, 1995; JESSOP, 2000).

These findings support the idea of a transition from STST to an active migration and then to the benthic behaviour of yellow eels. However, timing and duration of each phase are still unknown.

We investigated the stock of glass eels arriving at the Vilaine estuarine dam after the end of the commercial fishing season using dye mark-recapture, glass eel traps and experimental fishing. The overall objectives of this study were to: (1) present a mark-recapture method based on vital dye marking, (2) describe and discuss the presence of two behavioural sub-units in the stock, (3) calculate and discuss stock numbers and ladder efficiency.

7.2 Material and methods

7.2.1 Site description

The study was conducted in the estuary of Vilaine watershed (N. W. France - 10 400 km² - N 2°30'

E 47°30'). The Arzal estuarine dam blocks the tide 12 km from the river mouth. Close to the dam, the tidal range is 7 meters, and water velocity at the gates prevents glass eels from swimming further upstream. A professional fishery of 150 boats is located a short distance downstream from the dam (Figure 1). Fishing is authorised between November and April. During our study, commercial fishing stopped on April 6 in 1998, April 2 in 1999 and April 15 in 2000. Maximum catches of the fishery are made in January and February, and few glass eels are likely to escape during the fishing season (BRIAND *et al.*, 2003a). Since 1996, an eel trapping ladder made of two crawling gutters and a resting pool, has been located on the dam (LEGAULT, 1992; BRIAND *et al.*, 2002). The estuarine temperatures and freshwater flow are recorded at the dam.

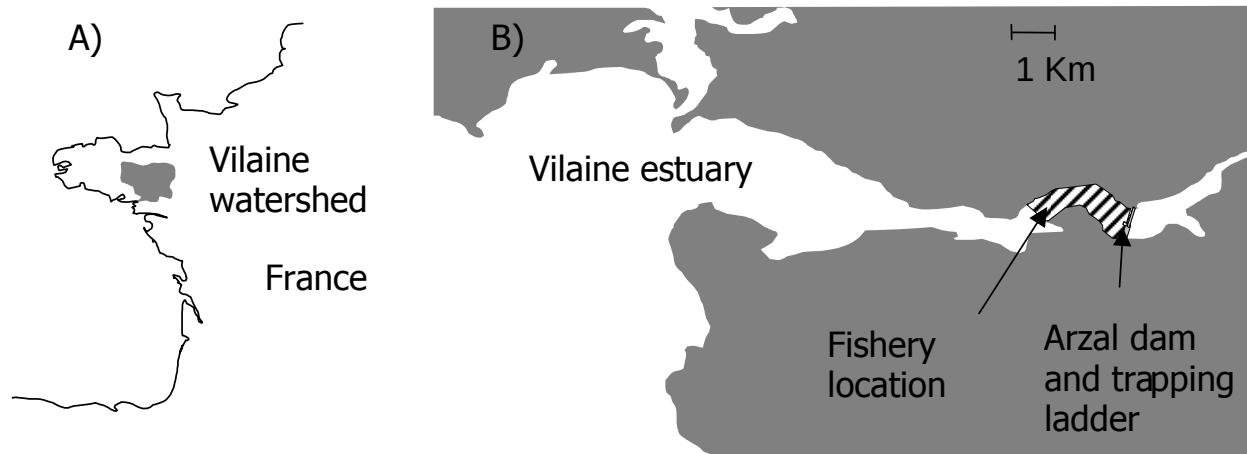


Figure 1.- A) Location of the Vilaine watershed; B) Map of the Vilaine estuary.

Figure 1.- A) Localisation du bassin versant de la Vilaine ; B) Carte de l'estuaire de Vilaine.

Trapping ladder monitoring and experimental fishing

The trapping ladder (trap) was monitored daily from 1998 to 2000. Estuarine sampling trips were conducted in 1999 and 2000, with a boat at high tide three nights per week from April 7 to May 19 in 1999 and April 17 to May 19 in 2000. The boat towed two circular 1.20 m diameter nets of 2 mm mesh size at the water surface.

Estuarine and trap catches were handled in the same way. The glass eel counts were estimated from wet weight of glass eels measured after a short draining in the net. The wet weights were calibrated on samples weighting from 10 to 100 g, at each estuarine sampling trip and at least once a week at the trapping ladder. The mean wet weight decreased from 0.32-0.34 g in mid-April to 0.20-0.25 g in early June.

This measure of wet weight resulted in an overestimate of the number of glass eels of 5% because less draining was applied during current handling, when aliquots (200-500 g) were used.

Pigment developmental stages were analysed three times a week on samples of 100 glass eels, after anaesthetised with phenoxy-ethanol. The classification scheme of ELIE *et al.* (1982) was used.

7.2.2 Mark-recaptures

Mark-recaptures operations were started after the end of the fishing season, as soon as enough glass eels were caught. Three different dyes were used for marking: neutral red (NR), Bismarck brown (BB) and rhodamine B (RB) in order to limit the overlap between mark-recapture experiments. Glass eels were bathed for three to five hours in an aerated tank of water. The dye concentrations were those suggested by CANTRELLE (1981) and GASCUEL (1987a,b). However, the concentration of NR was increased to 0.02 g.l⁻¹ (NR2) and 0.03 g.l⁻¹ (NR3) in 1999 and 2000 because a lower concentration (0.01 g.l⁻¹) remained visible for a shorter period. A concentration of 0.05 g.l⁻¹ for four hours was chosen for RB after preliminary tests. Such a concentration allowed us to discriminate marked individuals for one week (Table 1). All samples of marked glass eels were rested for several hours before being

released into the estuary near the dam. All releases occurred at flood tide except one marking in 1998 that was released at ebb tide. After release, the glass eels were recaptured on the ladder and during estuarine sampling trips and the stained glass eels were counted. Stock size was estimated for each daily recapture, and the number of marked glass eels in the population was calculated as the number released in the estuary minus the number of marked glass collected on the previous recaptures. For each marking, a reference sample of 100 individuals was kept in estuarine water to estimate the mortality and the colour fading. The water was aerated and renewed daily. Colour fading was measured daily as the percentage of glass eels marked in the reference sample, measured in conditions similar to the nightly counting of glass eels. The number of stained glass eel recaptured was divided by this percentage to account for unchecked marked glass eels. Stock estimates stopped when less than 50% of the batch was scored as coloured.

Dye	Concentration	Duration	Density
Neutral red (NR1) 1998 and 1999	0.01 g/L	5 h	200 n/L
Neutral red (NR2) 1999 and 2000	0.02 g/L	5 h	200 n/L
Neutral red (NR3) 1999 (1 trial)	0.03 g/L	5 h	200 n/L
Bismarck Brown (BB) 1998-2000	0.05 g/L	3 h	200 n/L
Rhodamine B (RB) 2000	0.05 g/L	4 h	200 n/L

Table 1.- Experimental conditions applied during marking; density= number of glass eels per liter.

Tableau 1.- Conditions expérimentales appliquées durant les marquages, densité = nombre de civelles par litre.

In a first trial (1998), the collection of glass eels for marking and subsequent recapture was limited to the trapping ladder. In 1999 and 2000, the collection, marking and recapture of samples was performed both on the trapping ladder and in the estuary during experimental trips.

7.2.3 Stock assessment

The active stock (A) is defined to be the stock of glass eels that try to migrate upstream the dam. The STST stock (S) corresponds to glass eels using selective tidal stream transport (McCleave and WIPPELHAUSER, 1987). We used the basic equation of the "Petersen estimate" $N = n_1 \cdot n_2 / m_2$ where N = stock, n_1 = number of marked glass eels released, n_2 = total number in daily recapture, m_2 = number of marked glass eels in daily recapture. This equation assumes that the following assumptions are true: (a) the population is closed, (b) marked and unmarked glass eels have an equal probability of being caught (SEBER, 1982). We ignored the two other assumptions *i.e.*, loss of marking and errors linked to the report of marked individuals. The Petersen estimate was refined by dividing both the marked population and the whole stock into STST and active behaviours. Hence: a_1 = active part of the marked population and s_1 = STST part of the marked population. Depending on the origin and the place of recapture, mark recaptures fall into four sections and provided either an estimate of the active stock (A) or of the total stock $N=A+S$:

(1) *Trap-trap* : when both marked and recaptured glass eels came from the trapping ladder, all marked glass eels were active ($n_1 = a_1$) and the active stock was estimated as $A = a_1 n_2 / m_2$.

(2) *Estuary-estuary* : Similarly, mark-recaptures in the estuary gave an estimate of the whole stock $N = n_1 n_2 / m_2$.

(3) *Trap-estuary* : When samples were marked on the trapping ladder, and recaptured in the estuary, we assumed that active marked eels (a_1) had the same probability of being caught as estuarine eels. Then $N = n_1 n_2 / m_2 = a_1 n_2 / m_2$.

(4) *Estuary-trap*: This last case was the less obvious. When we marked glass eels in the estuary, the marked sample was made of active and STST glass eels ($n_1 = a_1 + s_1$). Only the active fraction (a_1) could be recaptured on the ladder and we estimated $A = a_1 n_2 / m_2$. To calculate the stock from the known n_1 value, we had to assume that there was a constant proportion δ of active glass eels in the estuary. This proportion must have been the same for marked glass eels (n_1) $a_1 = \delta n_1$ as for the whole stock $A = \delta N$, so $A = a_1 n_2 / m_2 = \delta n_1 n_2 / m_2$, thus $N = n_1 n_2 / m_2$.

We estimated the stock for each recapture and used successive daily estimates to monitor the effect of marking on glass eel behaviour. We based the trend analysis on the following considerations: if marked and unmarked glass eels have the same behaviour, and the population is closed, then we

expect to have steady estimates for successive recaptures. An increasing trend may be the consequence of immigration, but emigration will not be detected if it affects equally marked and unmarked glass eels.

For each recapture, we calculated the confidence intervals (0.95) using a normal approximation of the binomial law (SEBER, 1982).

7.3 Results

7.3.1 Trap monitoring and experimental fishing

During estuarine trips, mean daily catches were 9.9 kg in 1999, 3.6 kg in 2000 and total catches amounted to 198 kg (18 trips) in 1999 and 54 kg (15 trips) in 2000. On the trapping ladder, experiments started later as glass eels only started climbing 9 to 15 days after the end of the fishing season. Mean daily catches were 6.5 kg in 1998, 3.4 kg in 1999 and 1.5 kg in 2000. The total weights of glass eels trapped during the season were 696, 249, and 73 kg respectively (Figure 2).

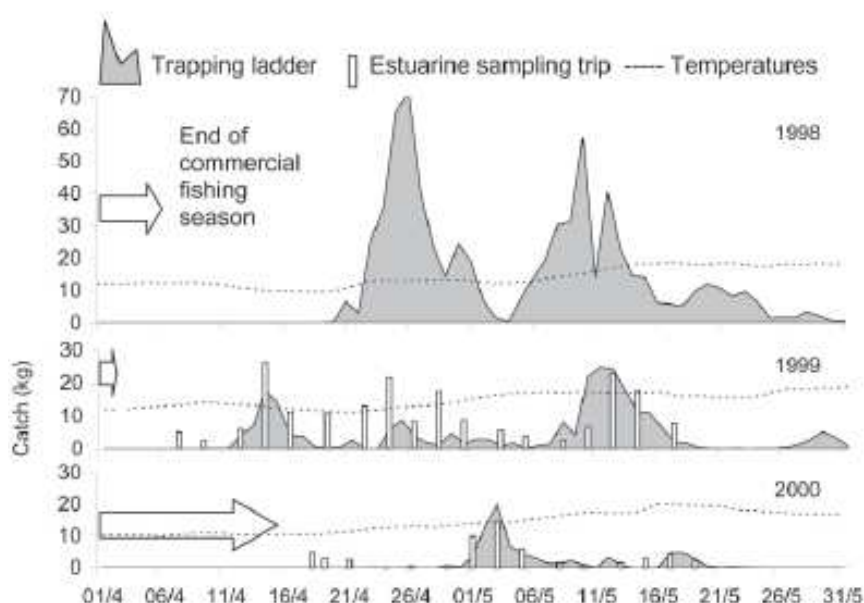


Figure 2. -April range of the commercial fishing season (arrows), daily catches for estuarine sampling trips and the trapping ladder, estuarine water temperatures in 1998, 1999 and 2000.

Figure 2.-Extension de la saison de pêche en Avril (flèches), captures journalières pour les pêches expérimentales en estuaire et pour la passe, et températures en estuaire en 1998, 1999 et 2000.

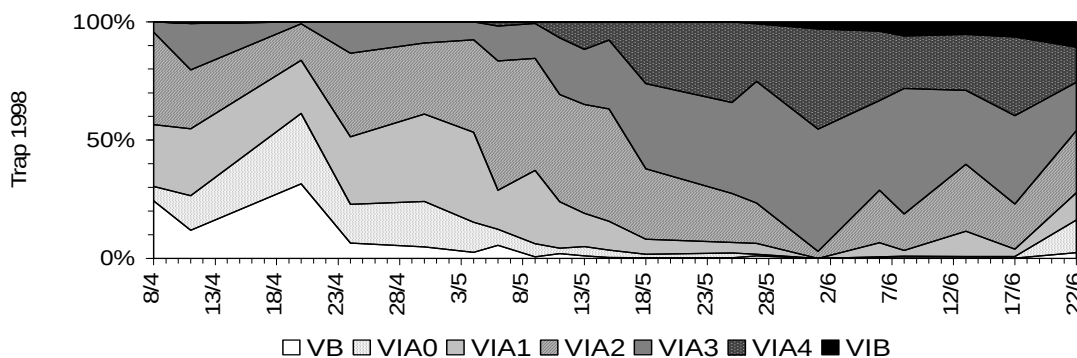


Figure 3. - Seasonal changes in pigment stages for samples collected on the trapping ladder in 1998.

Figure 3.-Evolution des stades pigmentaires pour les échantillons collectés sur la passe en 1998.

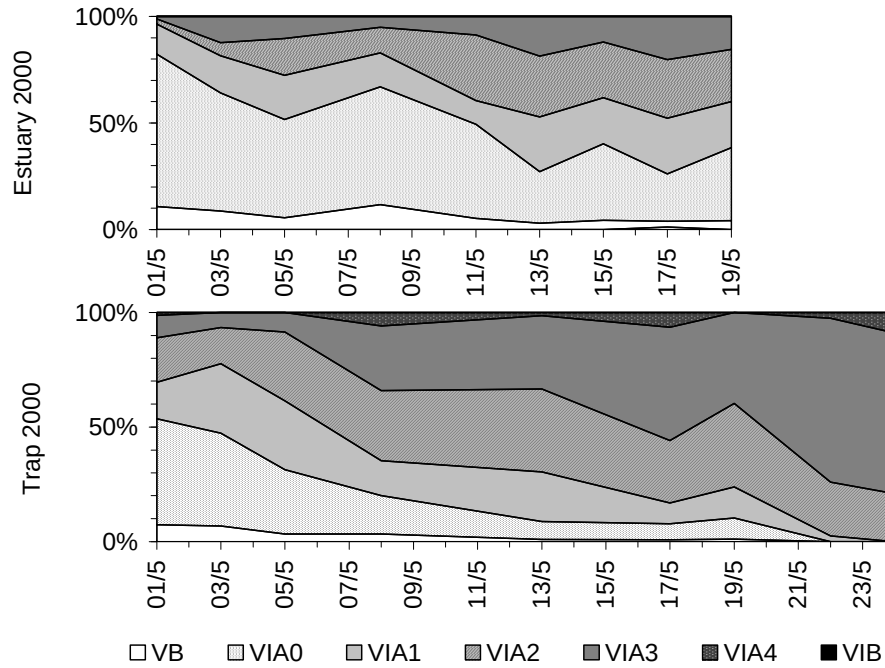


Figure 4. - Seasonal changes in pigment stages for samples collected on the trapping ladder and in the estuary in 2000.

Figure 4.- Evolution des stades pigmentaires pour des échantillons collectés sur la passe et en estuaire en 2000.

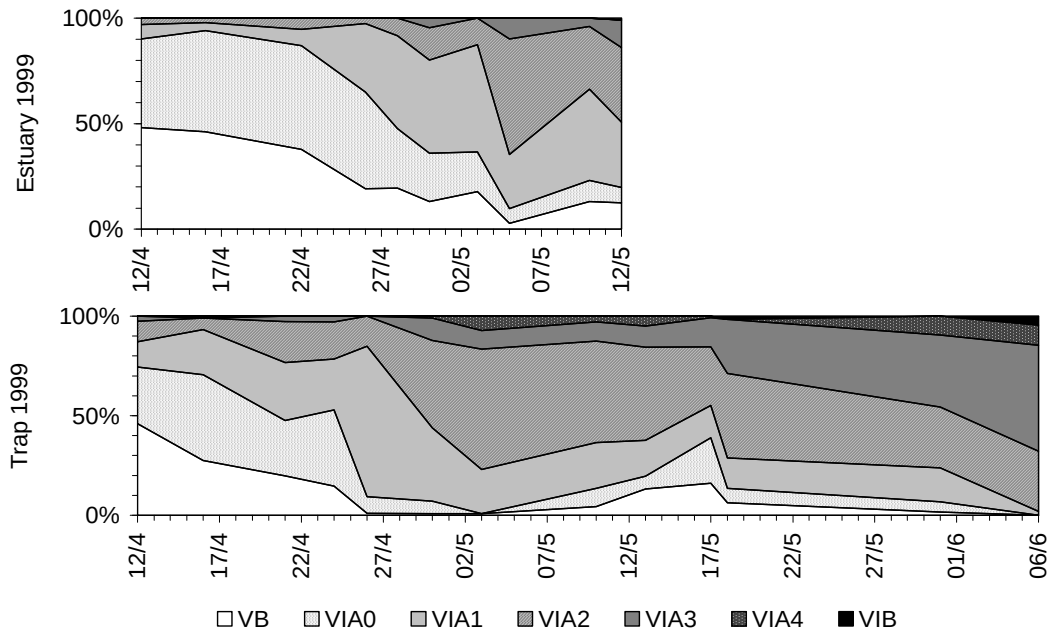


Figure 5. - Seasonal changes in pigment stages for samples collected on the trapping ladder and in the estuary in 2001.

Figure 5.- Evolution des stades pigmentaires pour des échantillons collectés sur la passe et en estuaire en 2001.

Pigment stages changed from a majority of young stages VB and VIA0 just after the end of commercial fishery to a majority of VIA2 to VIA3 stages one month later. In 1999, a "rejuvenation" was observed on the ladder from May 12 to 18. It followed the second migration peak observed on the ladder from May 7 to 17 (Figure 2), which indicated the arrival of two successive glass eel waves in 1999 (Figure 4). No similar trend occurred in 1998 and 2000. In these years, the regular trend in pigment stages indicated a continuous ageing of the glass eel population (Figures 3, 5).

In addition, pigment stages were more advanced on the ladder than in the estuary (Figures 3, 4). For 1999, the difference was highly significant (Chi square test, $P < 0.001$) on each of the seven sampling dates. For 2000, the difference was highly significant (Chi square test, $P < 0.001$) on 8 occasions, and significant ($P < 0.05$) for May 3, 5 and 13.

7.3.2 The dye marking effect

NR1 had little effect on behaviour. Marking and post marking mortalities were low (Table 2). All *trap-trap* mark-recaptures showed an increase in the marked fraction between the first and second day after release, which points to a post-release handling effect, or trap avoidance, but only on the first day. Increasing the concentrations of neutral red to NR2 did not increase the mortality on the reference samples. At 0.03 g.l^{-1} , mortality reached 41 % after five days for the reference sample, compared with mean values of 6% at 0.02 g.l^{-1} and 1.2% at 0.01 g.l^{-1} (Table 2).

Dye used	Mortality (%)			
	N	Handling & fishing	Marking	Post marking
Trap samples				
Bismarck brown 0.05 g/L	4	0	0.5 (0.1-1)	0.9 (0-2.8)
Rhodamine B 0.05 g/L	1	0	0.2	0
Neutral red 0.01 g/L	4	0	0.1 (0.1-0.2)	1.2 (0-2.7)
Neutral red 0.02 g/L	3	0	0.0 (0-0.1)	7.3 (1.1-17.8)
Estuarine samples				
Bismarck brown 0.05 g/L	5	4.1 (1.3-9.2)	2.3 (0.7-7.6)	2.9 (0-6)
Rhodamine B 0.05 g/L	2	2.6 (2.6-2.7)	0.3 (0.1-0.4)	8.3 (6.8-9.8)
Neutral red 0.02 g/L	3	0.9 (0.2-2.3)	1.0 (0.2-2.7)	6.0 (1-15)
Neutral red 0.03 g/L	1	0.8	1.3	41

Table 2. - Mean value and range of mortality rate for trap and estuarine samples; N= number of experiments; handling and fishing = cumulative mortality after trapping or fishing and handling process; marking = mortality at release, one day after marking; post marking = cumulative mortality of reference sample after 5 days.

Tableau 2.-Moyenne et valeurs extrêmes des taux de mortalité pour les civelles collectées en estuaire et dans la passe ; N = nombre d'expérimentations ; handling and fishing = mortalité cumulée après capture ou piégeage et manipulation ; marking = mortalité au moment du lâché, une journée après le marquage ; post marking = mortalité cumulée de l'échantillon témoin après cinq jours.

Bismarck brown's reference sample mortalities were low: (almost zero) for trap marking, but higher (2.9% after 5 days) for estuarine marking. A synchronous marking with NR2 and BB was conducted on an estuarine sample in May 2000. NR2 stock estimates were 23% higher for *trap-estuary* and 25% higher for *trap-trap*, indicating that NR2 recaptures were fewer than BB (May 20, 2000, Figures 6, 7).

The only trap marking with RB was stopped after a trap failure. Synchronous marking of an estuarine sample with BB and RB gave 34 % higher *estuary-trap* estimates for BB than for RB (May 3, 2000, Figure 7). The immediate mortality after marking with RB was low and post-marking mortality was zero for trap marking (Table 2). In contrast, the mean post marking mortality (8.3 % after 5 days) was high for estuarine marking, in line with the large overall mortality of estuarine samples.

7.3.3 Mark-recaptures

Twelve mark-recapture operations were conducted from trap samples from 1998 to 2000, eleven in the estuary in 1999 and 2000. The marked sample size ranged from 6000 to 21000 glass eels. The main outcome from these experiments is that marked glass eels coming from the trapping ladder were easier to recapture than those from the estuary. Indeed, recapture rates on the trapping ladder were higher for glass eels marked in samples collected on the ladder (*trap-trap* 3.7% and 3.3% in 1999 and 2000) than in those collected in the estuary (*estuary-trap* 0.4% and 1.4%). Similarly, recapture rates in the estuary were higher for *trap-estuary* (1.2 and 2.5%) than for *estuary-estuary* (1 and 0.8%). This difference in mean recapture rates also applied when we compared trap and estuarine markings conducted at the same time (Table 3).

Operation	Trap-trap		Trap-estuary	
	Recapture (%)	Duration (day)	Recapture (%)	Duration (day)
1998				
NR1 21 April	8.6	7	–	–
BB 28 April	5.3	13	–	–
NR1 11 May	8.6	2	–	–
BB 14 May	1.2	15	–	–
Mean	4.4			
1999				
NR1 12 April	5.5	5	1.2	2
NR1 23 April	4.1	3	2.3	2
BB 03 May	4.0	9	0.7	4
NR2 18 May	0.4	4	–	–
Mean	3.7		1.2	
2000				
NR2 01 May	4.3	8	2.6	3
RB 10 May	6.3	3	0.8	2
NR2 17 May	1.6	6	3.5	1
BB 17 May	2.2	6	4.5	1
Mean	3.3		2.5	

Table III (continued)

Tableau III (suite)

Operation	Estuary-trap		Estuary-estuary	
	Recapture (%)	Duration (day)	Recapture (%)	Duration (day)
1999				
BB 07 April	0.2	14	0.5	5
BB 22 April	0.3	6	2.5 (0.4 ^a)	3 (2 ^a)
NR3 28 April	0.1	6	0.4	2
NR2 05 May	1.0	5	0.3	2
NR2 12 May	1.8	4	1.5	2
BB 17 May	0.1	7	–	–
Mean	0.4		1.0	
2000				
NR2 17 April ^b	0.002	12	0.2	4
BB 21 April ^b	0.007	8	0.03	3
BB 01 May	1.3	8	1.3	4
RB 01 May	2.4	6	1.8	3
RB 17 May	0.4	5	0.9	1
Mean	1.4 ^c		0.8	

Table 3.- Daily recapture rate and marking duration for the marking of samples collected on the trapping ladder and in the estuary from 1998 to 2000; in bold = marking during a migration peak ; NR1=neutral red 0.01g/l; NR2=neutral red 0.02 g/l; NR3=neutral red 0.03 g/l; BB=Bismarck brown 0.05 g/L; RB=Rhodamine B 0.05 g/l. ^a The first fishing that occurred three hours after marking provided 6 % recapture rate, the more representative means for the two last recapture days were 0.4 %. ^b There were very small catches (some glass eels) on the ladder for this period; ^c The overall percentage does not take into account the first operations having very low recaptures.

Tableau 3.- Taux de recapture journalier et durée des marquages des échantillons de civelles collectés en estuaire et dans la passe de 1998 à 2000 ; en gras = marquage durant un pic de migration. ^a La première pêche réalisée trois heures après le marquage a conduit à un taux de recapture de 6%, les deux jours suivants donnent un taux de recapture plus représentatif de 0.4%. ^b Très peu de captures (quelques civelles) sur la passe à cette période ^c La moyenne ne prend pas en compte les deux premières opérations qui ont conduit à de très faibles recaptures.

Stock estimates differed between active (A) and total stock (N).

Trap-trap mark-recaptures gave the lowest stock values (Table 3). For a given marking, successive

daily stock estimates were stable or diminished for 9 out of 12 operations (Figure 6), due to increasing recapture rates of marked glass eels. The very large downward trend in 1998 is related to a release at ebb tide. Two marking operations, April 21 1998 and May 3 1999, resulted in increasing stock estimates. These experiments matched with the arrival of a new wave of glass eels, illustrated by the first migration peak on the trapping ladder in 1998, and by both a migration peak and a rejuvenation of ladder pigment stages in 1999 (Figure 4).

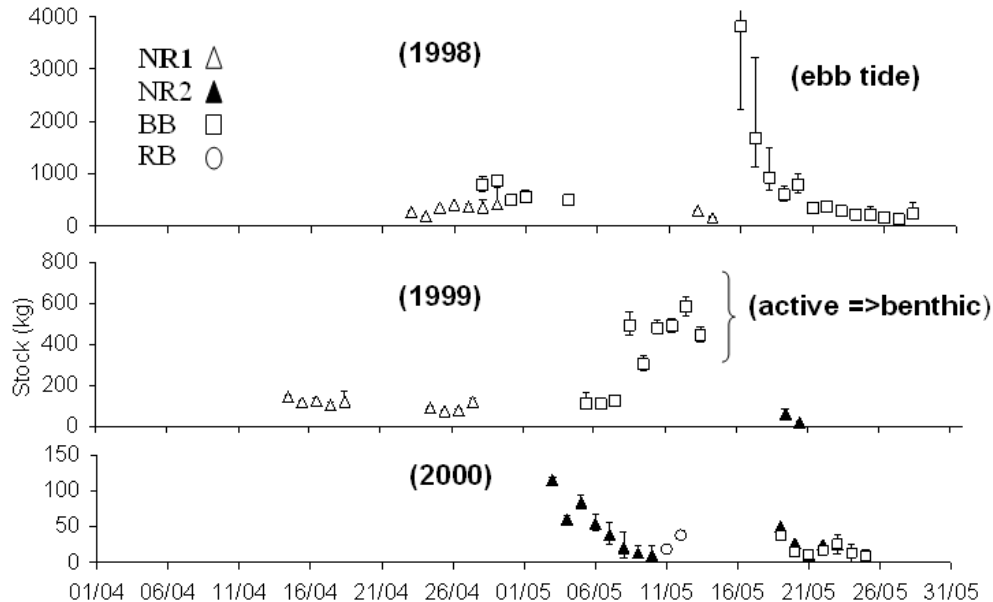


Figure 6.- Trap-trap mark-recapture results for 1998, 1999 and 2000; successive estimates and 95 % C.I. for marking performed with neutral red 0.01g/L (NR1); neutral red 0.02 g/L (NR2), Bismarck brown (BB) 0.05 g/L and rhodamine B (RB) 0.05 g/L.

Figure 6.- Résultats des marquage-recaptures passe-passe pour 1998, 1999 et 2000, estimations successives et intervalles de confiance à 95 % pour des marquages réalisés avec du rouge neutre 0.01 g/L (NR1) ; rouge neutre 0.02 g/L (NR2) ; brun Bismarck (BB) 0.05 g/L et rhodamine B (RB) 0.05 g/L.

Estuary–estuary recaptures gave the largest stock estimates. The trends obtained with successive recaptures changed from the beginning to the end of every annual experiment. Shortly after the start of mark-recaptures, in April 1999 and 2000, a quick decrease in recapture rates was reflected in a large increase in the estimated stock size: in 5 days from 100-400 to 2000-3000 kg. One month later, the trend was less sharp but we could still observe a regular increase in estimates given by estuarine recaptures. For the last operations in mid-May, marking of estuarine samples gave steady stock estimates (Figure 7).

Trap–estuary stock estimates ranged from 260 to 1100 kg in 1999 and 187 to 263 kg in 2000. For each marking, estimates showed little variation (20-32%, Figure 8). For simultaneous releases of marked glass eels, *estuary–estuary* and *trap–estuary* estimates were similar a few hours after release, 372 and 328 kg respectively, but the difference increased from 40 to 73% after 2 or 3 ebb tides.

Estuary–trap estimates were similar to *estuary–estuary* ones for the first experiment: very large overestimates were obtained in April 1999 and 2000. Later in May, estuary–estuary estimates still increased while estuary–trap estimates decreased (Figure 7).

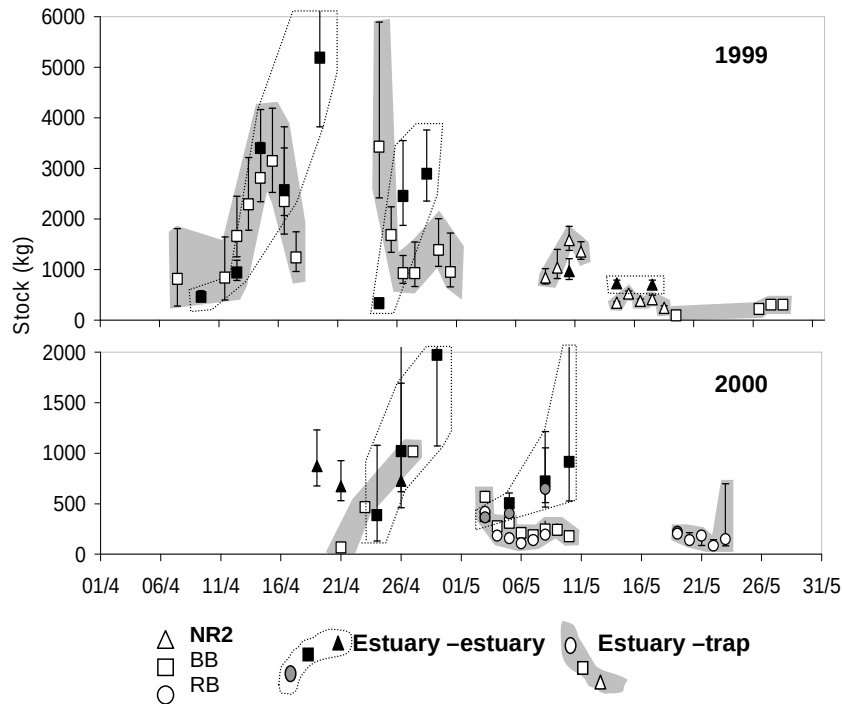


Figure 7. - Estuary-estuary and estuary-trap mark-recapture results for 1999 and 2000, successive estimates and 95 % C.I. for marking performed with neutral red 0.02 g/L (NR2), Bismarck brown (BB) 0.05 g/L and rhodamine B (RB) 0.05 g/L.

Figure 7.- Résultats des marquage-recaptures estuaire-estuaire et estuaire-passe pour 1999 et 2000, estimations successives et intervalles de confiance à 95 % pour des marquages réalisés avec du rouge neutre 0.02 g/L (NR2) ; brun Bismarck (BB) 0.05 g/L et rhodamine B (RB) 0.05 g/L.

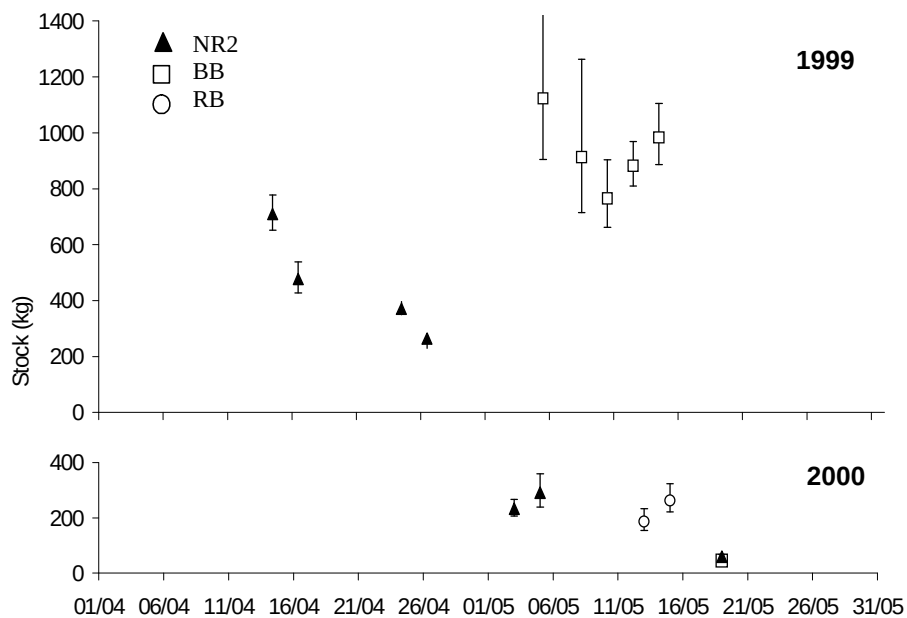


Figure 8. - Trap-estuary mark-recapture results, successive estimates and 95 % C.I. for marking performed with neutral red 0.02 g/L (NR2), Bismarck brown (BB) 0.05 g/L and rhodamine B (RB) 0.05 g/L.

Figure 8.- Résultats des marquage-recaptures passe-estuaire pour 1999 et 2000, estimations successives et intervalles de confiance à 95 % pour des marquages réalisés avec du rouge neutre 0.02 g/L (NR2) ; brun Bismarck (BB) 0.05 g/L et rhodamine B (RB) 0.05 g/L.

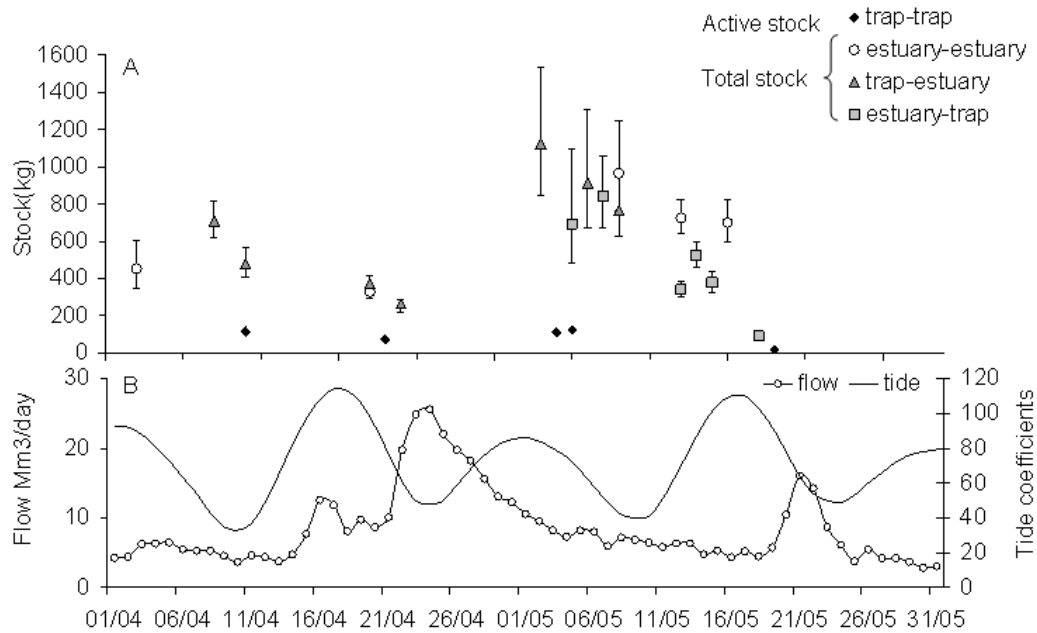


Figure 9. -Mark-recapture results for 1999; A) Least biased values for active and total stock estimate with 95 % C.I.; B) Flow and tide coefficients.

Figure 9.- Résultats des marquage-recaptures en 1999; A) Estimations correspondant aux valeurs les moins biaisées pour le stock actif et le stock total, intervalles de confiance à 95% ; B) débit fluvial et coefficients de marée.

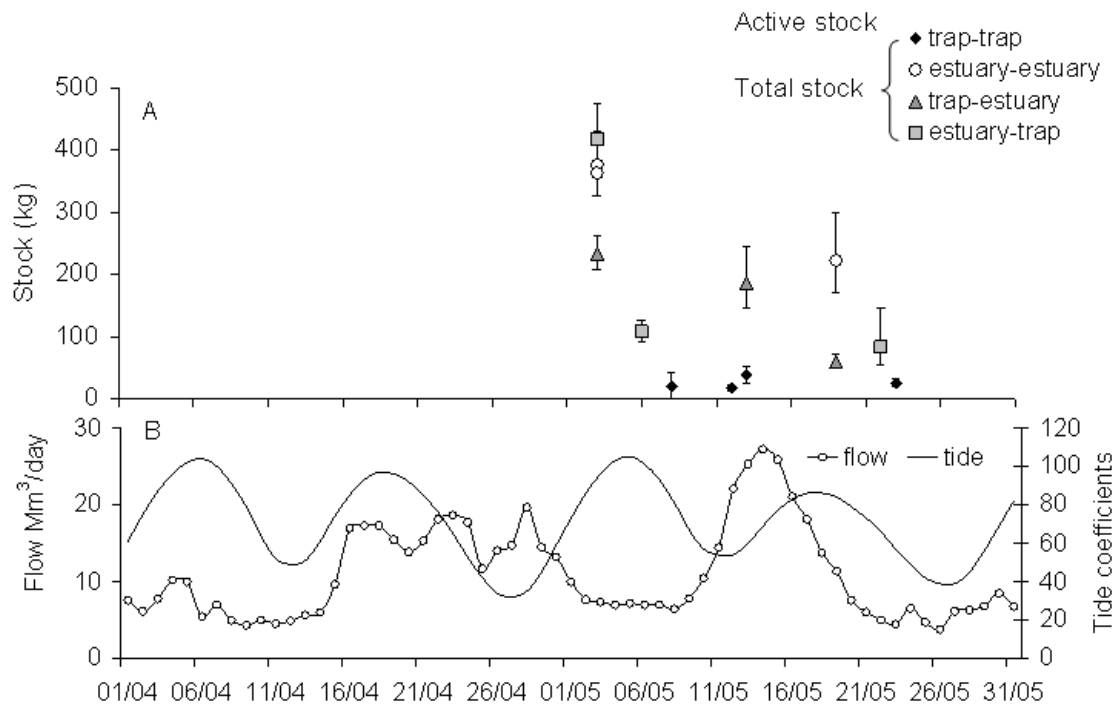


Figure 10.- Mark-recapture results for 2000; A) Least biased values for active and total stock estimate with 95 % C.I.; B) Flow and tide coefficients.

Figure 10.- Résultats des marquage-recaptures en 2000; A) Estimations correspondant aux valeurs les moins biaisées pour le stock actif et le stock total, intervalles de confiance à 95% ; B) débit fluvial et coefficients de marée.

7.3.4 Stock estimation

According to the analysis of biases linked with dye effect and behaviour (see discussion), it was possible to select some least biased values, and provide some rough estimates of stock abundance (Figures 9 and 10).

The three total stock estimates (N) -*estuary-estuary*, *estuary-trap* and *trap-estuary*- were of the same order of magnitude and ranged from 100 to 1100 kg in 1999 and from 50 to 360 kg in 2000 (Figures 9A, 10A). These results were larger than the active stock estimates (A), which ranged from 180 to 400 kg in 1998; 40 to 120 kg in 1999 and 10 to 30 kg in 2000 (Figures 6, 9A, 10A).

The active fraction of stock represented a small fraction of the estuarine population (10 %). This fraction was quite stable, and there was a year-to-year similarity in relative magnitude found for total stock, active stock, trapping and experimental catches (Figure 11).

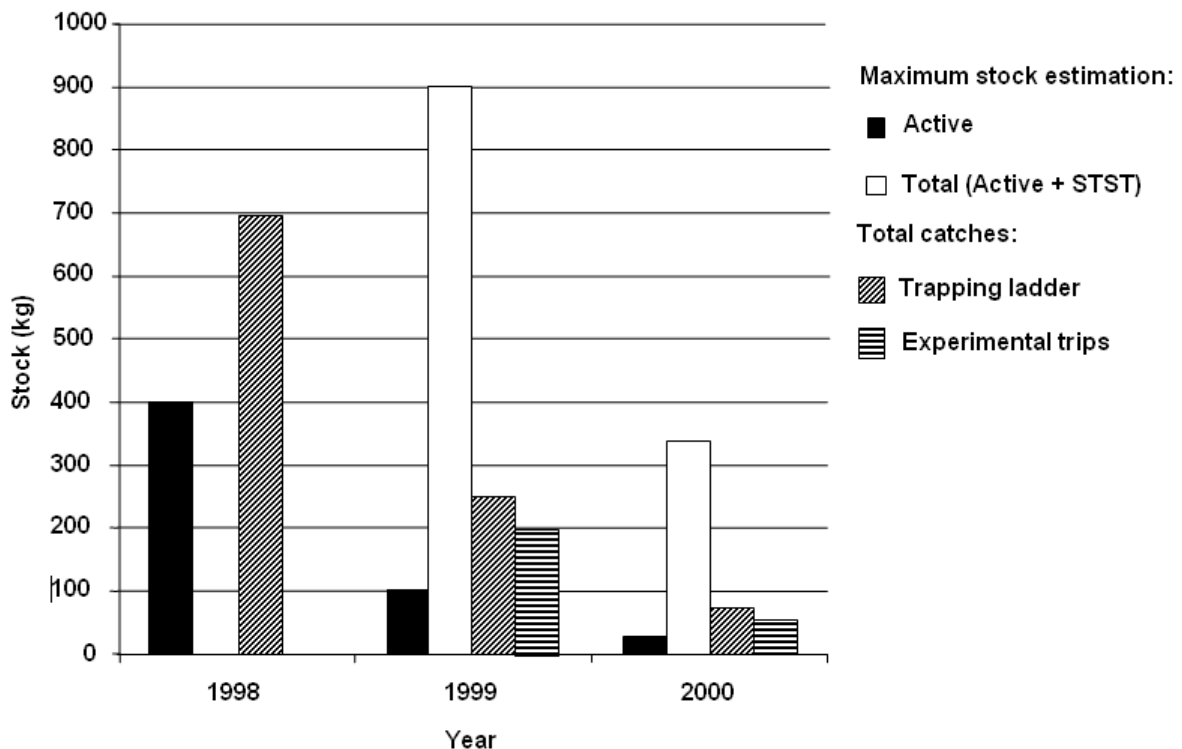


Figure 11. - Maximum stock estimates of glass eels obtained with vital dye mark-recapture for active and total stocks and total catches for the trapping ladder and estuarine fishing trips; three year study 1998-2000 in the Vilaine estuary.

Figure 11.- Estimations de stock maximales obtenues à l'aide de marquage-recaptures par des colorants vitaux pour le stock actif et le stock total, captures totales pour la passe et les campagnes expérimentales de pêche, étude sur trois années 1998-2000 en estuaire de Vilaine.

Fishing 3 nights per week, for a quarter of the legal duration of the commercial fishery, resulted in a catch of 23% of the stock estimated during the mark-recapture period in 1999 (6 weeks) and 15% in 2000 (5 weeks). The trapping ladder efficiency, with reference to the active stock, was 20% in favourable periods (increasing tide range) but fell to zero in bad conditions (low tide range, large flow). On the basis of mean trapping and previous stock calculations, the average daily efficiency of the ladder, with reference to the active stock, was 3%, 3%, and 6% for the three consecutive years, 4% on average. The same percentage could have been obtained by averaging the daily recapture rates for trap-trap operations (Table 3).

7.4 Discussion

The initial experimental plan was aiming at reducing the bias linked with open populations in mass mark-recapture experiments by analysing the trend for several days of recaptures. An increasing trend in the same marking recapture would indicate recruitment to the sampling area, while successive

marking recaptures with decreasing stock estimates between two operations would suggest emigration. This consideration, together with the necessity to have a clear mark also for nighttime use, led to an increase in the dye concentrations.

After three years of experiments, it appears clearly that the initial objective was beyond reach, that increasing the dye concentration was an error and that the marked and unmarked glass eels did not have equal probabilities of being caught. Marking has an effect on behaviour and probably on longer-term mortality, and at first look estimates were extremely variable and doubtful. However, a closer examination revealed meaningful patterns in the results.

7.4.1 Dye marking

Except very early in the season and for some dyes where a clearly noxious effect might have increased the mortality, the common trend for recaptures on the trapping ladder was an increase in marked fraction between first and 2nd day of release attributed to trap avoidance or more likely post-release handling effect. The analysis of this trap avoidance behaviour, combined with post-marking mortalities in the control sample and the recapture rate from synchronous BB/NR2 and BB/RB experiments, allows us to classify the effect of dyes and concentrations on behaviour. NR1 and RB provided relatively unbiased stock values. Marking with BB did not affect short-term survival but probably affected behaviour. Higher concentrations of NR affected both behaviour and mortality rates.

This analysis was later confirmed by tests on climbing behaviour of glass eels performed on an experimental ramp. Climbing did not seem to be affected by either NR1 or RB (with results from fewer experiments). But higher dye concentrations NR2 and NR3 modified both climbing ability and survival of glass eels. It is worth noticing that, although NR2 did not increase the mortality in the control sample, it induced an increase in mortality to 80-90% on the samples tested on the ramp. This larger mortality was probably the consequence of increased handling (unpublished results).

CANTRELLE (1981) has reported these effects and set the NR threshold concentration at 0.01 g.l⁻¹ for reasons of toxicity. For BB, the results were less clear as there was no mortality in the control samples. However, the decreasing trend in trap-trap experiments showed a probable effect on behaviour, migration rate (JESSOP, 2000) and swimming ability (CANTRELLE, 1984). Interestingly, there was little behavioural effect noted with the use of a FX fluorescent dye on *Anguilla japonica* glass eels (TZENG, 1984).

7.4.2 Behaviour of trap vs. estuarine samples

The behaviour was different for a marking applied to samples coming from the trapping ladder or from the estuary. Indeed, the recapture rate was higher, both for trap and estuarine recaptures, when samples were collected in the trap (Table 3). Subsequent recaptures of trap samples also provided stable daily stock estimates with reduced confidence intervals, indicating a large daily recapture rate (Figure 6, 8). In contrast, when the marked sample was collected in the estuary, subsequent recaptures led to increasing daily stock estimates corresponding to a decrease in recaptures of marked glass eels (Figure 7). These results were observed in all experiments, except where the noxious effect of dye was clearly apparent.

The increase in estuarine stock estimates, too large to reflect any possible stock trend, is explained by an exit from the "catchable stock" of marked glass eels following STST, for the few days following their release. An endogenous clock whose rhythm is set by external factors regulates the vertical migration of glass eels in the water column. The timing of the response to tidal currents (CREUTZBERG, 1959; McCLEAVE and WIPPELHAUSER, 1987; WIPPELHAUSER and McCLEAVE, 1988) appears to drop after three days without an efficient synchronizing signal (BARDONNET *et al.*, 2003). When kept in the laboratory with only a light-dark cycle, glass eels lose their tide-driven behaviour (DOU and TSUKAMOTO, 2003).

Fishing, handling and marking apparently disturbed the glass eels vertical migration rhythm and they were possibly flushed out of the estuary during the ebb tide, although settlement in the estuary and mortality (dye-induced direct or indirect due to predation following a dye-effect) are also possible. Similar results were obtained on marked glass eels identified as STST migrants because they were collected in winter. CANTRELLE (1981) indicated that marked glass eels released 40 km upstream in the estuary of the Gironde (France) were recaptured in the neighbouring estuaries of the Seudre and the Charente. Mark-recaptures in the Sèvre Niortaise (France) induced 95% downriver departure and very low recapture rates for both NR1 and BB (GASCUEL, 1987a). Recaptures in neighbouring estuaries were also observed.

In contrast, active migrants remained within the sampling area close to the dam and this behaviour explains the larger recapture rates and the temporal stability of *trap-estuary* and *trap-trap* estimates during successive recaptures. Similarly, JESSOP (2000) using BB 0.01g.l⁻¹ on active *Anguilla rostrata* glass eels that had previously ascended a trapping ladder, didn't recapture any glass eels 1.3 km downstream from the release site.

The response of estuarine glass eels to marking changed during the season, and the same change was observed in 1999 and 2000. For the first mark-recaptures both *estuary-estuary* and *estuary-trap* daily stock estimates increased sharply indicating diminishing recaptures. For the second mark-recapture operations, *estuary-estuary* daily stock estimates increased while *estuary-trap* estimates decreased. This trend can be explained by the ongoing transition from STST to active behaviour. For early recaptures, after the end of the commercial fishing period, the estuarine glass eel population was mainly composed of new recruits. Indeed, the highly efficient fishery in the Vilaine leads to a very low escapement (BRIAND *et al.*, 2003a), which is illustrated by the large proportion of young stages VB and VIA0 in the estuary (>80 %) at the beginning of the experimental trips (Figures 4, 5). Therefore, the first estimates using *estuary-trap* and *estuary-estuary* were probably mainly based on STST migrants. This explains why they show an inconsistent increase in daily estimated stock values. It also explains why, while sampling trips attested the presence of glass eels in the estuary, they did not climb the ladder (Figure 2). Later in the season, a larger part of active migrants in the estuary accounts for lower departure rates from the estuary (Figure 7).

The pattern of ascent of active glass eels on the trapping ladder was still clearly based on tide: no glass eel climbed the ladder at low tide while the maximum of ascent was reached one hour before high tide. Since those glass eels also depended on tide, their rhythm should have been perturbed. Trap glass eels were gently caught with hand nets while estuarine glass eels were fished. Was as the difference between trap and estuarine samples the consequence of a more rheotactic behaviour or the consequence of a harsher treatment of estuarine glass eels? The seasonal shift in behaviour of estuarine glass eels, all caught with a fishing boat, is an argument favouring a larger rheotactism.

7.4.3 Transition to the benthic behaviour

The migration stops in June each year when most glass eels have evolved to the VIA2 stage in the trap. The exit from both STST and the active sub-unit of the stock is reflected by the rejuvenation of pigment stages in July (Figure 3). It also matches with the lowest weight and condition factor recorded for glass eels ascending the trap. Such a description is consistent with the assumption that recruitment has ceased and that glass eels switch to benthic behaviour. After having changed their behaviour, they would be caught neither in surface experimental fishing nor in the trapping ladder. The stoppage in migration could also be explained by higher mortality. But it is not possible to determine the respective role of settlement and mortality rate from mark-recapture studies. As this last sub-unit of stock was not sampled, the transition to benthic behaviour was difficult to demonstrate directly from trends in mark-recapture experiments. However, it is a possible source of bias for stock estimates. Shifting from active to benthic behaviour may explain the increasing *trap-trap* stock estimates observed for BB marking in May 1999. Indeed the trap sample was made of 70% of stages $\geq$ VIA2. Two weeks later, a new population consisting of only 50 % VIA2 replaced the old one (May 10-17 1999, Figures 4, 6).

7.4.4 Mortality vs. behaviour

After marking, the change in behaviour clearly violates the required assumption that all individuals have the same likelihood of capture in any given sample. Other biases such as an increase in natural mortality rate are also expected for marked glass eels (JESSOP, 2000). However, while the recaptures of JESSOP (2000) covered more than one month, most of our samples were recaptured for less than one week (Table 3). Increased natural mortality is certainly a source of overestimate in our results, but less important than the shift in migration rhythm. Mortality alone cannot explain the difference between trap and estuarine samples, which is clearly the consequence of a different behaviour. Indeed, post-marking mortalities did not exceed 7.64% in 1999 and 1.63% in 2000 in estuarine control samples. Even if they were larger than mortalities of 0.10% and 0.096% observed in the trap, they cannot explain a daily decrease of 10 % of the marked glass eels observed in the estuarine samples (Table 2).

7.4.5 Consequence of biases

Trap-trap operations provided overestimated population estimates for the first recaptures, because dye marking induced a delayed-migration handling effect. Diminishing trends in population size were observed in successive recaptures because of the weakening of the dye effect. Increasing estimates may indicate either immigration, a switch towards benthic behaviour or an increasing mortality rate in the wild. Whatever dye was used, the lowest stock value was the best estimate.

Trap-estuary operations gave a good measure of the estuarine stock of glass eels near the dam. The supplementary assumption that active and STST glass eels had the same probability of being caught was false since both fractions displayed a different behaviour. A plausible effect of behaviour on catch probability is as follows: active behaviour led the glass eels to build up in the fishing area located immediately downstream from the dam; STST migrants oscillated in the estuary; they concentrated near the dam during spring tides and when the river flow reduced. The 20-32% variation in estimates is consistent with a smaller or larger accumulation of STST migrants near the dam, depending on tidal and flow conditions.

Estuary-estuary operations provided overestimates, sometimes very large ones. This bias increased with the number of ebb tides between marking and recapture, because of downstream emigration.

Estuary-trap estimates must comply with the additional assumption that the proportion of active glass eels within total stock is constant. This assumption was probably false at the end of the season with the loss of active behaviour. Calculations show that such a loss of the active behaviour for marked glass eels tends to underestimate the stock. Otherwise, *estuary-trap* estimates were less biased than *estuary-estuary* ones, but still were clearly overestimated when the estuarine stock consisted of a majority of STST glass eels. The decreasing stock trends for *estuary-trap* samples can be explained by either trap avoidance or by the transition of a fraction of the marked sample from STST to active behaviour.

To conclude, *estuary-trap* estimates were the only ones that tended to underestimate the stock. In contrast, all other biases such as trap shyness, mortality and departure of STST migrants tended to overestimate the stock.

7.4.6 Fishery and ladder efficiency

The mean efficiency of fishing trips, calculated from the maximum stock estimation was between 1 and 1.2%. This confirms that fishing glass eel at an estuarine blocking dam is very efficient (Briand *et al.*, 2003a).

Relative to the active stock, the daily efficiency of the trapping ladder was 4 %. Considering that the active stock was 10 % of the total stock, a value of 0.4 % per day is very high when compared to the yearly recapture rates of (1 – 2%) obtained during marking recapture operations conducted on juvenile eels (WHITE and KNIGHTS, 1997). The difference in recapture rates between the two experiments is mirrored by the decrease in migration at the yellow eel stage, yellow eel numbers representing only 1 to 6 % of glass eel numbers from 1998 to 2000 (BRIAND *et al.*, 2003a). It could be the consequence of a large mortality (BRIAND *et al.*, 2003b) but could also illustrate the difference between the massive rheotactic migration of active glass eels and the density- dependent dispersal of yellow eels (IBBOTSON *et al.*, 2002; FEUNTEUN *et al.*, 2003).

Comparing trap catches with stock estimates, an efficiency of an order of magnitude of 30% is estimated for the trap 1999 and 2000. Similar calculations with JESSOP (2000) provide efficiencies of 20 % at the downstream site (four Irish-style elver traps) and 40 % at the upstream site (3 traps), but those were probably under-estimated as the mark-recapture estimates were biased upward due to marked-fish mortality JESSOP (2000). A short duration of the active phase (one week) together with the 4 % efficiency of the trapping ladder accounts for the passage of 30 % of the active stock present one day in the estuary. Assuming that all glass eels pass to the active phase, a one-week duration would explain the trapping ladder efficiency. This result would also account for the reduced proportion of active migrants in the total stock, 10% of the total stock throughout the season (Figure 11). But the low efficiency of the ladder and reduced size of the active fraction could also be explained by a part of the STST glass eels switching directly to the benthic phase, and hence a longer active migration. The short duration of the active phase would be in line with the short distance covered by glass eels upstream from the tidal limit in freshwater streams (MORIARTY, 1986; NAISMITH and KNIGHTS, 1988; DUTIL *et al.*, 1989, LOBÓN-CERVIÁ *et al.*, 1995). However, other authors (JESSOP, 2000,

DUTIL *et al.*, 1989) describe longer migration up to 6-8+ weeks in some rivers, the distance covered reflecting the difficulty of upstream migration due to stream conditions.

7.4.7 Delay between STST and active migration

The transition from STST to active behaviour involves a progressive change in rheotactic behaviour (CREUTZBERG, 1961; TESCH, 2003; McCLEAVE and WIPPELHAUSER, 1987). This change in behaviour, has been associated with a delay in several species *e.g.* *Anguilla japonica*, *Anguilla rostrata*, *Anguilla australis* and *Anguilla reinhardtii* (TZENG, 1984; HARO and KRUEGER, 1988; PEASE *et al.*, 2003). This delay was first linked with salinity or temperature conditions (CREUTZBERG, 1961). But other authors have argued that this delay might be needed for morphological (JELLYMAN, 1977), or physiological adaptation (DEELDER, 1958; SORENSEN and BIANCHINI, 1986; McCLEAVE and WIPPELHAUSER, 1987; PEASE *et al.*, 2003). The glass eels collected in the downstream sector of estuaries are able to challenge the transfer to freshwater at 15 °C (WILSON *et al.*, 2004). The reverse is also true, as freshwater adapted glass eels are able to reactivate the mechanism of drinking and challenge full salinity (CICCOTTI *et al.*, 1993). So the delay before entering freshwater would not be linked with their osmoregulatory capacity.

However the transition is highly dependent on temperature. The first threshold in migration concerns STST and is about 4-6 °C. Below these temperatures, glass eels remain buried in the substratum (CANTRELLE, 1981; DÉSAUNAY *et al.*, 1987). Various authors have described a second temperature threshold before active migration. There is probably no active migration below a threshold of 6-8°C in *Anguilla anguilla* (CREUTZBERG, 1961; TESCH, 2003). The initial ascent was observed for river temperatures of 9 °C (GANDOLFI *et al.*, 1984), 10-12 °C (GASCUEL, 1986), 9-11°C (SCHMEIDLER, 1957), 11°C (McGOVERN and MCCARTHY, 1992). A threshold in day-degrees higher than 11 °C was observed by HVIDSTEN (1983). The onset of active migration at 12 °C was also associated with the reduction in glass eel catchability at the end of the fishing season of the river Loire in France (DÉSAUNAY *et al.*, 1987). Threshold temperatures of 9-10 °C were described for *Anguilla australis* and *Anguilla dieffenbachii* by (JELLYMAN, 1977; SLOANE, 1984). In *Anguilla rostrata*, temperatures increasing from 12°C to 19°C triggered the onset of freshwater migration in glass eels caught with bottom traps (SOERSEN and BIANCHINI, 1986), and river temperatures were described as the most important factor determining the first migration towards fresh water (MARTIN, 1995). Stream temperatures of 10 to 12 °C were described as a gating factor for elver runs, but to have a limited influence once this threshold was attained (JESSOP, 2003). The importance of water temperature on active migration raises the question of osmoregulatory capacity at low temperatures, which has not been studied yet (BIRRELL *et al.*, 2000).

Recent studies suggested that a lesser activity of the thyroid gland was related to the settlement behaviour in *Anguilla anguilla* glass eels (JEGSTRUP and ROSENKILDE, 2003) and that an increase in T4, but not T3 plasma levels was linked to migrating behaviour in *Anguilla rostrata* yellow eels (CASTONGUAY *et al.*, 1990). A different thyroidal status has been measured in the different behavioural fractions identified in the Vilaine. The glass eels ascending the ladder had a higher thyroxine (T4) level and a higher triiodothyronine (T3) level than their estuarine flood migrant counterparts (EDELIN *et al.*, 2004). The higher whole body TH level was interpreted as the driver of the transition from STST to active migration, and the increased T3 level suggested an increased energy demand in the active fraction of stock. The settling glass eels, caught on the bottom at flood tide, had the lowest TH level. A further experiment in controlled conditions has shown that TH involved in the regulation of locomotor activity, although the effect of thyroid hormones on rheotaxis remained unclear (EDELIN *et al.*, in press). Since increased temperatures stimulate thyroid function (LELOUP and DE LUZE, 1985) the role of temperature in migration could also be explained by a different thyroidal status, leading to a different behaviour.

The discrepancy between trap and estuarine pigmentation stages (Figures 4,5), also observed during studies involving a migration barrier (GUÉRAULT *et al.*, 1991; PEASE *et al.*, 2003), can be either explained by the delay between STST and active migration, or by increased thyroid gland activity (VILTER, 1946; JEGSTRUP and ROSENKILDE, 2003; EDELIN *et al.*, 2004; EDELIN *et al.*, 2005). In the Vilaine estuary, we always observe a delay between the closure of the fishery and the first ascent on the ramp. This delay occurs even when water temperature are higher than 12 °C and should allow the active migration (Figure 2). Moreover, we observed that increased water temperatures decreased the delay between the end of the fishery and the first migration (unpublished results). As the escapement from the fishery is very low (BRIAND *et al.*, 2003a) and the presence of glass eels at the bottom of the dam is attested by the catches during the estuarine sampling trips, the

delay observed probably represents the delay for transition towards active migration.

7.5 Conclusions

The mark-recapture of glass eels should be considered cautiously, unless stains with a lesser effect on behaviour are found. However, they allowed demonstration of the presence of two different behavioural fractions in the estuary, STST and active. The transition from STST to active migration was delayed, even when temperatures higher than 12 °C should have allowed migration. As the Arzal dam is both a tidal and salinity barrier, it is unclear whether the delay is associated with a physiological adaptation to lower salinities or thyroidal activation. The active part of the stock was a fraction of the whole stock, which indicates a short duration of the active phase at this site, or the possibility that only a small fraction of the glass eel population becomes active. External factors such as density triggering active migration at the glass eel stage should be considered. Glass eels very rapidly switched to benthic behaviour and ceased migration. The reduced size of the yellow eel migration, when compared to the glass eel run, is explained by a very large mortality at settling, and/or an orientated massive run at the glass eel stage opposed to the diffusive migration of yellow eels.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by the Loire-Bretagne Water Agency, the European Union and national and regional funds. We thank E. Le Moal, F. Guillemot and E. Laurent, for their contributions. We also thank J.P. Bourse, commercial fishermen who conducted the fishing trips, B. Voegtle, and E. Edeline for their collaboration. Finally, we would like to thank two anonymous reviewers and Willem Dekker for their helpful comments.

REFERENCES

- BARDONNET A., DASSE S., PARADE M. and HELAND M., 2003. Influence de l'alternance jour/nuit sur les déplacements de civelles en fluvarium. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 368, 9-20.
- BIRRELL L., CRAMB G. and HAZON N., 2000. Osmoregulation during the development of glass eels and elvers. *J. Fish. Biol.*, 56, 1450-1459.
- BRIAND C., FATIN D. and LEGAULT A., 2002. Role of odour on the efficiency of an eel, *Anguilla anguilla*, ladder and trap. *Environ. Biol. Fish.*, 65, 473-477.
- BRIAND C., FATIN D., FEUNTEUN E. and FONTENELLE G., 2003a. Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in a fished Atlantic estuary. *Fish. Man. Ecol.*, 10, 377-384.
- BRIAND C., MOUNAIX B., FATIN D. and FEUNTEUN E., 2003b. Stock contribution of springtime and autumn glass eel recruitments : results based on otolith structure. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 368, 27-42.
- CANTRELLE I., 1981. Etude de la migration et de la pêche des civelles (*A. anguilla* L. 1758) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse 3-ème cycle, Université Paris VI, Paris, 238 p.
- CANTRELLE I., 1984. Le marquage par coloration appliqué à l'étude des migrations des civelles (*Anguilla anguilla*, Pisces, Anguillidae). *Cybium*, 8, 69-78.
- CASTONGUAY M., DUTIL J. D., AUDET C. and MILLER R., 1990. Locomotor activity and concentration of thyroid hormones in migratory and sedentary juvenile American eels. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 119, 946-956.
- CICCOTTI E., MACCHI E., ROSSI A., CATALDI E. and CATAUDELLA S., 1993. Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimation to freshwater and seawater : morphological changes of the digestive track. *J. Appl. Ichthyol.*, 9, 74-81.
- CREUTZBERG F., 1958. Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.). *Nature*, 181, 857-858.

- CREUTZBERG F., 1959. Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.) by means of olfactory perception. *Nature*, 184, 1961-1962.
- CREUTZBERG F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.) in a tidal area. *Neth. J. Sea. Res.*, 1, 257-338.
- DE CASAMAJOR M. N., 1998. 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 docteur de troisième cycle, Université de Pau et des pays de l'Adour, Pau, 138 p.
- DEELDER C. L., 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 24, 135-146.
- DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. and BEILLOIS P., 1987. Dynamique de la migration anadrome de la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de la Loire: rôle des facteurs climatiques vis à vis de la pêche et du recrutement. IFREMER report, Nantes.
- DOU S. and TSUKAMOTO K., 2003. Observations on the nocturnal activity and feeding behavior of *Anguilla japonica* glass eels under laboratory conditions. *Environ. Biol. Fish.*, 67, 389-395.
- DUTIL J. D., MICHAUD M. and GIROUX A., 1989. Seasonal and diel patterns of stream invasion by American eels (*Anguilla rostrata*) in the northern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Zool.*, 67, 182-188.
- EDELIN E., DUFOUR S., BRIAND C., FATIN D. and ELIE P., 2004. Thyroidal status is related to migratory behavior in glass eels of *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 282, 261-270.
- EDELIN E., BARDONNET A., BOLLIET V., DUFOUR S. and ELIE P., 2005. Endocrine control of *Anguilla anguilla* glass eel dispersal : effect of thyroid hormones on locomotor activity and rheotactic behavior. *Horm. Behav.*, 48 :53-63.
- ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I. and CHARLON N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. *Vie Milieu*, 32, 149-157.
- FEUNTEUN E., LAFFAILLE P., ROBINET T., BRIAND C., BAISEZ A., OLIVIER J.-M. and ACOU A., 2003. A Review of Upstream Migration and Movements in Inland Waters by Anguillid Eels: Toward a General Theory. In *Eel Biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto and K. Yamauchi), pp. 181-190. Springer, Tokyo.
- GANDOLFI G., PESARO M. and TONGIORGO P., 1984. Environmental factors affecting the ascent of elvers, *Anguilla anguilla* (L.), into the Arno River. *Oebalia*, 10, 17-35.
- GASCUEL D., 1986. Flow carried and swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgoländer Meeresun.*, 40, 321-326.
- GASCUEL D., 1987a. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation, rapport global. Publications Département Halieutique, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Rennes.
- GASCUEL D., 1987b. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation. Méthodologie, résultats bruts. Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Rennes.
- GASCUEL D., FEUNTEUN E. and FONTENELLE G., 1995. Seasonal dynamics of estuarine migration in glass eels (*Anguilla anguilla*). *Aquat. Living Resour.*, 8, 123-133.
- GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y., BEILLOIS P. and GRELLIER P., 1991. Etude des montées tardives de civelles et des conditions de colonisation des bassins versants de Loire et de Vilaine (Février à Juin, 1990). IFREMER, Rapport DRV/RH/OCEAL, Nantes.
- HARO A. and KRUEGER W. H., 1988. Pigmentation, size, and migration of elvers (*Anguilla rostrata*, Lesueur) in a coastal Rhode island stream. *Can. J. Zool.*, 66, 2528-2533.
- HVIDSTEN N. A., 1983. Ascent of elvers (*Anguilla anguilla*) in the stream Imsa Norway. *Rep. Inst. Freshwat. Res.*, 62, 71-74.
- IBBOTSON A., SMITH J., SCARLETT P. and APRAHAMIAN M. W., 2002. Colonisation of freshwater habitat by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biol.*, 47, 1696-1706.

- BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006. Estimating the stock of glass eels in an estuary by mark-recapture experiments using vital dyes. *Bull Fr Pêche Piscic*, **378**, 23:46.
- JEGSTRUP I. M. and ROSENKILDE P., 2003. Regulation of post-larval development in the European eel: thyroid hormone level, progress of pigmentation and changes in behaviour. *J. Fish. Biol.*, **63**, 168-175.
- JELLYMAN D. J., 1977. Summer upstream migration of juvenile freshwater eels in New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* **11**, 61-71.
- JELLYMAN D. J., 1979. Upstream migration of glass eel (*Anguilla* sp.) in the Waikato river. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* **13**, 13-22.
- JESSOP B. M., 2000. Estimates of population size and instream mortality rate of American eel elvers in a Nova Scotia river. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **129**, 514:526.
- JESSOP B. M., 2003. Annual variability in the effects of water temperature, discharge, and tidal stage on the migration of American eel elvers from estuary to river. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **33**, 3-16.
- LEGAULT A., 1988. Le franchissement des barrages par l'escalade de l'anguille. Etude en Sèvre Niortaise. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **308**, 1-10.
- LEGAULT A., 1992. Etude de quelques facteurs de sélectivité de passes à anguilles. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **325**, 83-91.
- LELOUP J. and DE LUZE A., 1985. Environmental effects of temperature and salinity on thyroid function in Teleost fishes. In *The endocrine system and the environment* (eds B. K. Follet, S. Ishii and A. Chandola), pp. 23-32. Japan Sci. Soc. Press, Tokyo.
- LOBÓN-CERVIÁ J., UTRILLA C. G. and RINCÓN P. A., 1995. Variations in the population dynamics of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) along the course of a Cantabrian river. *Ecol. Freshwat Fish.*, **4**, 17-27.
- 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. *J. Fish. Biol.*, **46**, 891-902.
- McCLEAVE J. D. and KLECKNER R. C., 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). *J. Cons. Int. Explor. Mer*, **40**, 262-271.
- McCLEAVE J. D. and WIPPELHAUSER G., 1987. Behavioral aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eel. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **1**, 138-150.
- McGOVERN P. and MCCARTHY T. K., 1992. Elver migration in the river Corrib system, western Ireland. *Irish Fish. Invest.*, **36**, 25-32.
- MORIARTY C., 1986. Riverine migration of young eels *Anguilla anguilla* (L.). *Fish. Res.*, **4**, 43-58.
- NAISMITH I. A. and KNIGHTS B., 1988. Migrations of elvers and juvenile European eels, *Anguilla anguilla* L., in the River Thames. *J. Fish. Biol.*, **33**, 161-175.
- PEASE B. C., SILBERSCHNEIDER V. and WALFORD T., 2003. Upstream migration by glass eels of two *Anguilla* species in the Hacking River, New South Wales, Australia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **33**, 47-61.
- SCHMEIDLER V. E., 1957. Entwicklung des glassaalaufstieges in der Ems, seine zeitliche begrenzung und die auf ihn einwirkende wassertemperatur. *Z. Fish. Milfwissenschaften*. 141-144.
- SEBER G. A. F., 1982. The estimation of animal abundance and related parameters. (ed C. Griffin), London.
- SHELDON M. R. and McCLEAVE J. D., 1985. Abundance of glass eels of the American eel, *Anguilla rostrata*, in mid-channel and near shore during estuarine migration. *Nat. Can.*, **112**, 425-430.
- SLOANE R. D., 1984. Upstream migration by young pigmented freshwater eels (*Anguilla australis australis*) in Tasmania. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **35**, 61-73.
- SORENSEN P. W. and BIANCHINI M. L., 1986. Environmental correlates of the freshwater migration of elvers of the American eel in a Rhode Island brook. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **115**, 258-268.

- SUGEHA H. Y., ARAI T., MILLER M. J., LIMBONG D. and TSUKAMOTO K., 2001. Inshore migration of the tropical eels *Anguilla* spp. recruiting to the Poigar River estuary on north Sulawesi Island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 221, 233-243.
- TESCH F. W., 1965. Verhalten der Glasaale (*Anguilla anguilla*) bei ihrer Wanderung in den Ästuarien deutscher Nordseeflüsse. *Helgoländer Meeresun.*, 12, 404-419.
- TESCH F. W., 2003. The eel (ed J. E. Thorpe), pp. 407. Blackwell Publishing, London.
- TZENG W. N., 1984. Dispersal and upstream migration of marked Anguillid eel, *Anguilla japonica*, elvers in the estuary of the Shuang River, Taiwan. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, 45, 10-19.
- VILTER V., 1944. Conditionnement physique du "cordon" chez les civelles migratrices. *C. R. Soc. Biol.*, 655-656.
- VILTER V., 1946. Action de la Thyroxine sur la métamorphose larvaire de l'anguille. *C. R. Soc. Biol.*, 783-785.
- WHITE E. and KNIGHTS B., 1997. Dynamic of upstream migration of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in the River Severn and Avon, England, with special reference to the effect of man-made barriers. *Fish. Man. Ecol.*, 4, 311-324.
- WILSON J. M., ANTUNES C., BOUÇA P. D. and J. C., 2004. Osmoregulatory plasticity of the glass eel of *Anguilla anguilla*: freshwater entry and changes in branchial ion-transport protein expression. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61, 432-442.
- WIPPELHAUSER G. S. and McCLEAVE J. D., 1988. Rhythmic activity of migrating juvenile American eels *Anguilla rostrata*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 68, 81-91.

BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006. Estimating the stock of glass eels in an estuary by mark-recapture experiments using vital dyes. *Bull Fr Pêche Piscic*, **378**, 23:46.

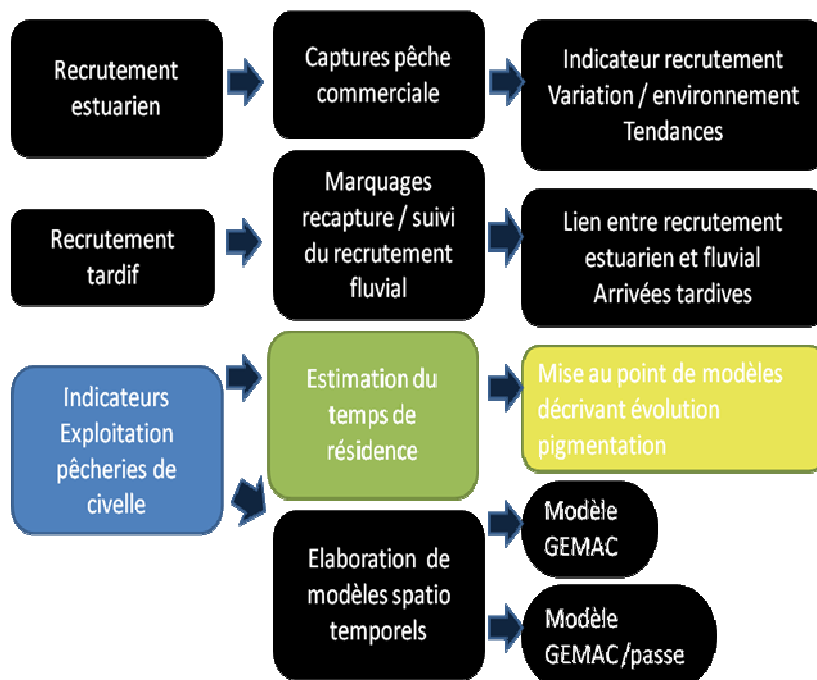
Partie 3 : Stades pigmentaires et temps de résidence

Pour comprendre la migration et l'exploitation des civelles en estuaire, il est nécessaire comme dans les modèles de dynamique de population classique d'obtenir des données relatives à la croissance ou à l'âge des civelles. Ces données sont difficiles à obtenir par otolithométrie et la croissance des civelles en fin de métamorphose est bloquée. Le principal critère renseignant sur le développement des civelles après leur arrivée en estuaire est le développement de leur pigmentation superficielle. L'objet de cette troisième partie est de présenter la mise au point d'une méthode permettant de relier le développement pigmentaire des civelles au temps.

Chapitre 8. Clé de classification des stades pigmentaires.

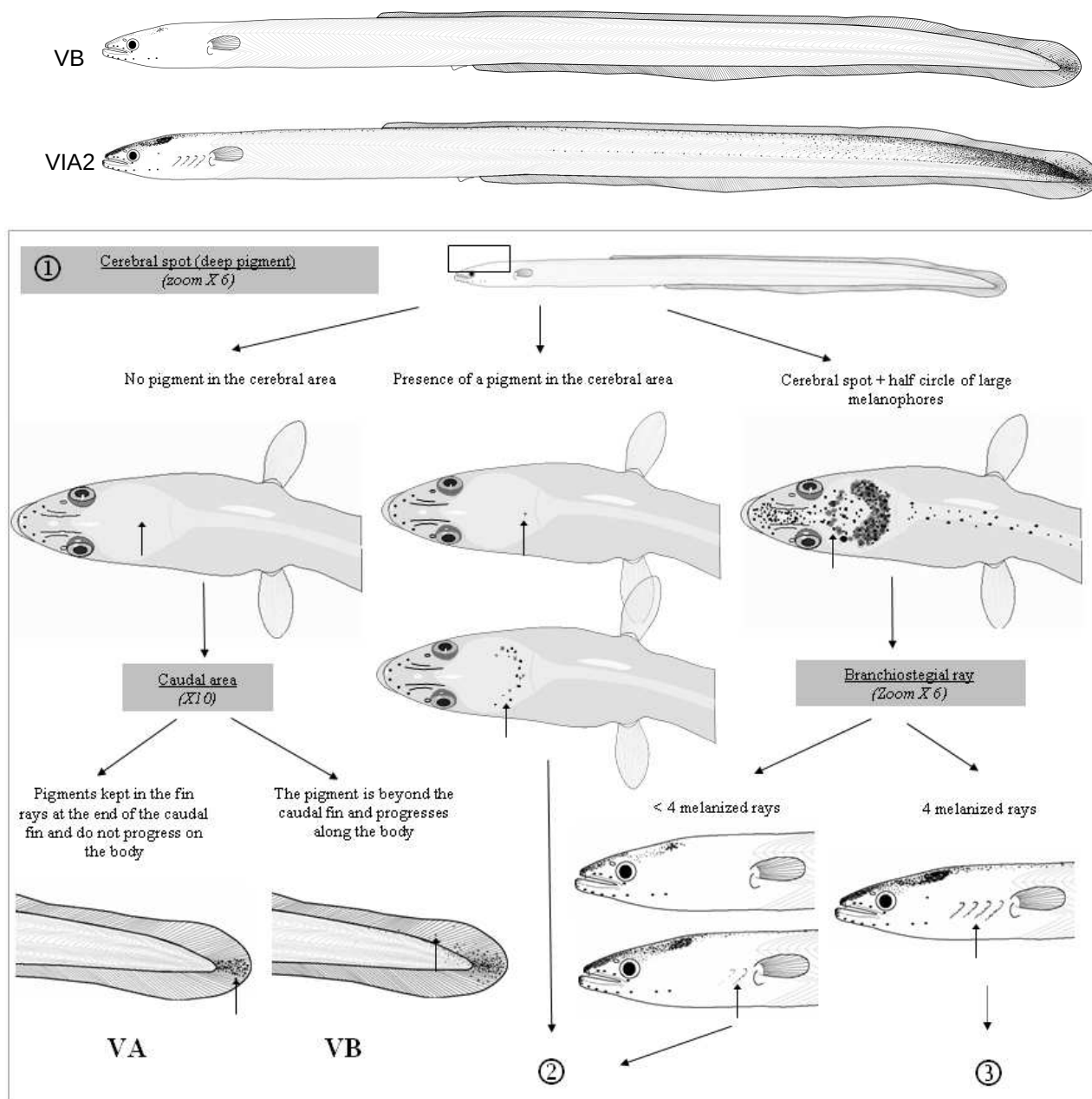
Chapitre 9. BRIAND C., FATIN D. et LAMBERT P., 2004. Effets de la salinité et de la température sur la cinétique de pigmentation des civelles (*Anguilla anguilla*). *Cybium*, 28, 247-254.

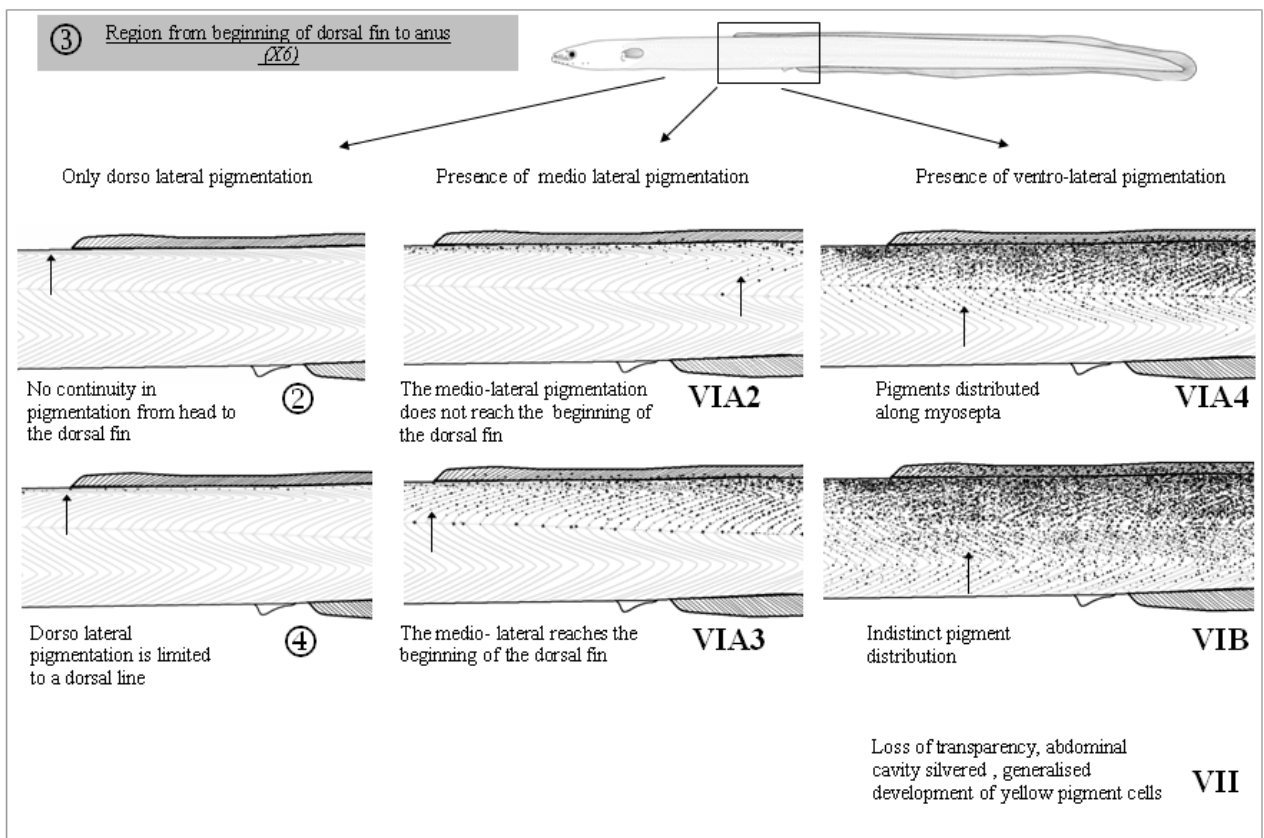
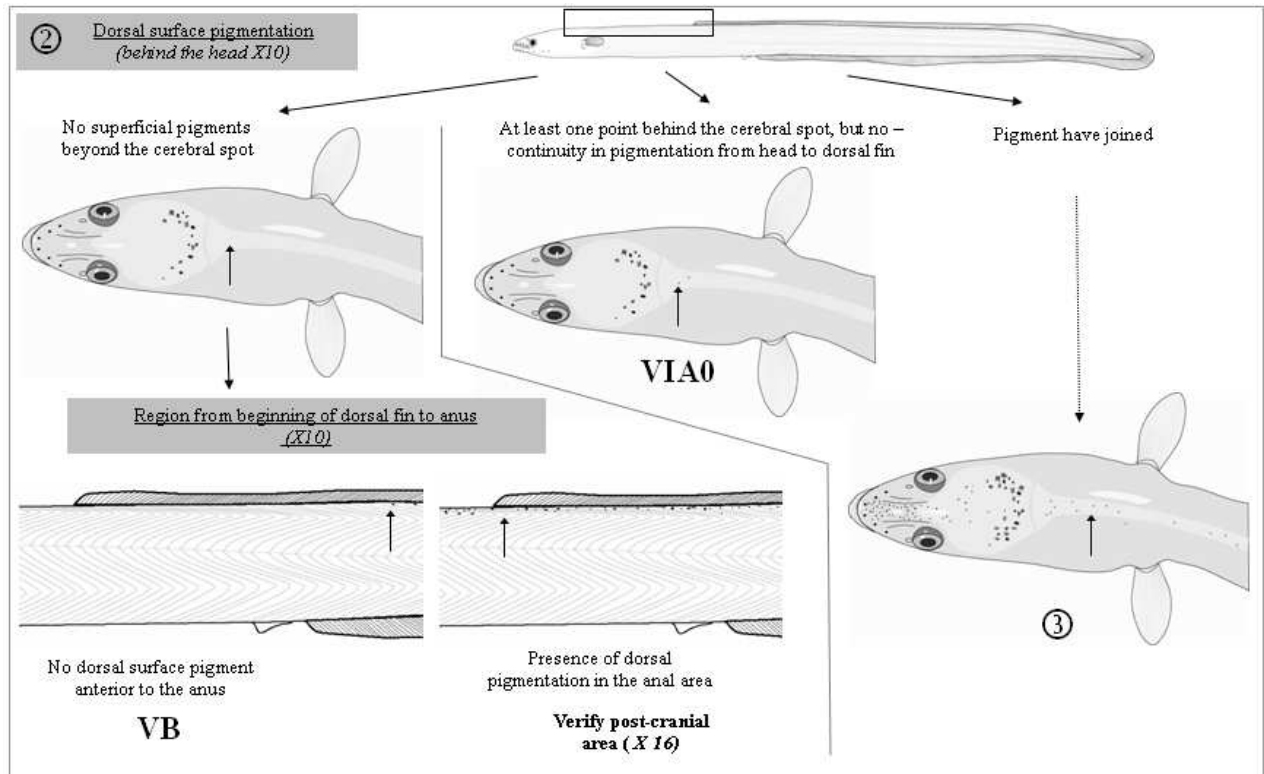
Chapitre 10. BRIAND C., FATIN D. CICCOTI E. and P. LAMBERT, 2005. A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel *Anguilla anguilla* pigmentation development. *Journal of Fish Biology*, 67, 993-1009.

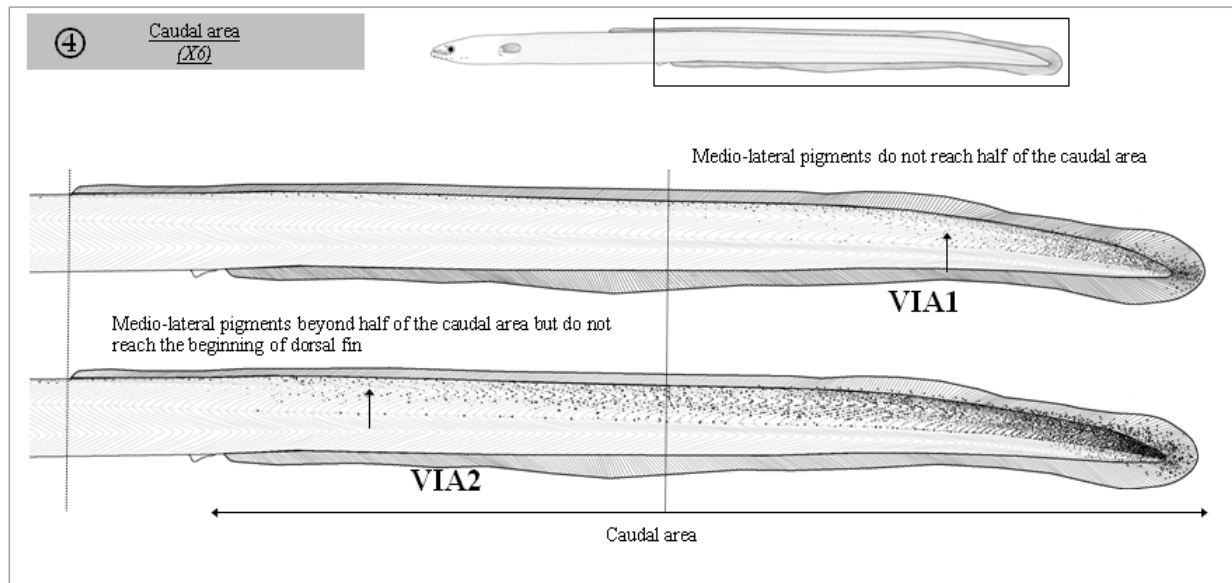


8 Clé de classification des stades pigmentaires

From (Strubberg, 1913; Elie et al., 1982; Lecomte-Finiger, 1983).







References

- ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I. & N. CHARLON, 1982. - Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* (L.). *Vie Milieu*, 32: 149-157.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille, *Anguilla anguilla*, L. 1758, des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion : Narbonnais et Roussillon, pp. 203, Université de Perpignan, Perpignan.
- STRUBBERG A. C., 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. *Medd. Komm. Havund. Fisk. Copenhagen, Ser Fisk.*, 4, 1-11.

9 Effets de la température et de la salinité sur le développement de la pigmentation des civelles (*Anguilla anguilla*)

BRIAND C., FATIN D. et LAMBERT P., 2004. Effets de la salinité et de la température sur la cinétique de pigmentation des civelles (*Anguilla anguilla*). *Cybium*, **28**, 247-254.

RESUME

L'évolution pigmentaire des civelles est analysée à partir de six échantillons de civelles prélevés en estuaire de Vilaine, et placés dans des cages en estuaire et en eau douce. Les stades pigmentaires des civelles sont lus trois fois par semaine. L'effet de la manipulation sur le vieillissement est contrôlé à l'aide de lots témoins qui sont laissés dans le milieu et analysés en fin d'expérimentation. L'analyse de 9 920 civelles montre que la température est le principal facteur de la cinétique de pigmentation. La durée nécessaire pour passer de 88 à 99 % de jeunes stades (VB et VIA0) à 86 à 99 % de stades plus avancés (VIA2, VIA3 et VIA4) varie de 6 jours à 18 °C à 45 jours à 8°C. La salinité agit comme facteur secondaire en ralentissant la pigmentation. L'anesthésie et la lecture des stades pigmentaires n'affectent pas la pigmentation.

EFFECT OF TEMPERATURE AND SALINITY ON GLASS EEL (*ANGUILLA ANGUILLA*) PIGMENTATION DEVELOPMENT.

ABSTRACT

The evolution of pigment stages was monitored on six glass eel samples collected in the Vilaine estuary, and kept in cages in the freshwater and in the estuary. In each location, one sample was kept for reference to assess the effect of handling procedure on pigment development. It was pulled out the water only to monitor and retrieve mortality. The other sample was anaesthetised and analysed for pigment developmental stages three times a week. The analysis of 9 920 glass eels showed first that the anaesthesia and the reading of pigment stages did not modify the pigmentation process. The second result, in accordance with other published results, was to show that temperature is the main factor controlling the pigmentation dynamics. In freshwater, the duration to reach from 88-99% of young stages VB and VIA0 to 86-99% of old stages VIA2 VIA3 and VIA4 varied from 6 days at 18°C to 45 days at 8°C. We finally confirmed that the salinity acts as a secondary factor slowing down the pigmentation. The samples kept in the estuary were less pigmented than the samples kept in freshwater, except during flood periods when there was a differential mortality of young stages in the estuary. This result was in accordance with most of published and unpublished results re-analysed in the paper.

MOTS-CLES

Anguilla anguilla ; pigmentation ; salinité ; température ; civelle

9.1 Introduction

La transformation de la larve leptocéphale en anguille jaune s'accompagne de modifications morphologiques et physiologiques. Parmi ces modifications, la pigmentation est le marqueur externe le plus visible de la métamorphose. Son évolution a permis le découpage de la métamorphose en stades successifs chez le leptocéphale et chez la civelle (STRUBBERG, 1913; BERTIN, 1951; TESCH, 1977; ELIE, 1979; ELIE *et al.*, 1982).

Mais l'adaptation progressive de la civelle à l'eau douce est décrite par l'évolution du tractus digestif, dont le développement est indépendant du changement de pigmentation (CICCOTTI *et al.*, 1993). De même, la dentition (ELIE, 1979) et les otolithes (DE CASAMAJOR *et al.*, 2001) présentent des

variations de développement au sein d'un stade pigmentaire donné. La reprise d'alimentation post métamorphique intervient à des stades variés, et cette dernière semble principalement dépendante de la température (CHARLON et BLANC, 1983). Les stades pigmentaires ne sont donc pas des descripteurs écologiques stricts de l'adaptation progressive de la civelle au milieu continental, et les critères spécifiques de classification depuis le stade leptocéphale sont mal définis (YOUSON, 1988). Malgré ces imprécisions, l'utilisation des stades pigmentaires présente de nombreux avantages. En effet, la lecture des stades est rapide et la comparaison de l'avancement relatif de plusieurs échantillons permet de décrire les variations géographiques et saisonnières des processus de recrutement (ELIE, 1979; CANTRELLE, 1981; CHARLON et BLANC, 1982; GASCUEL, 1987; BOËTIUS et BOËTIUS, 1989; GUÉRAULT *et al.*, 1990, McGOVERN et McCarthy; 1992; DE CASAMAJOR, 1998).

. Plusieurs expérimentations de suivi de la pigmentation donnent de plus une idée de la durée des différents stades (TESCH, 1977; LECOMTE-FINIGER, 1983; CICCOTTI, 1993; PANU, 1929; YAHYAOU, 1983). Les mêmes auteurs décrivent également l'effet des paramètres environnementaux sur la durée des stades pigmentaires. Si l'effet de la température est reconnu par tous les auteurs, celui de la salinité reste un sujet controversé. STRUBBERG (1913), YAHYAOU (1983) et CICCOTTI *et al.* (1993) considèrent qu'elle n'a pas d'influence. Au contraire, PANU (1929) et LECOMTE-FINIGER (1983) considèrent que la salinité ralentit le processus. Cette incertitude concernant le rôle des facteurs environnementaux sur l'avancement de la pigmentation limite la portée des stades comme indicateurs relatifs de l'âge d'une civelle depuis la métamorphose, et donc les comparaisons qu'il est possible de faire entre populations de civelles à partir des stades pigmentaires.

L'objectif de cet article est d'analyser, à l'aide de cages suspendues en milieu fluvial ou estuarien, l'effet des paramètres environnementaux sur la cinétique de pigmentation des civelles. Cette étude présente une approche originale car elle est réalisée dans des conditions proches de celles du milieu naturel. Par la comparaison systématique des lots estuariens et fluviaux, elle tentera de préciser les résultats contradictoires concernant le rôle de la salinité sur la pigmentation. Elle tentera également de démontrer l'absence d'effet de la lecture des stades pigmentaires sur la cinétique de pigmentation.

9.2 Matériel et méthodes

Collecte des échantillons

Les expérimentations sont réalisées sur six échantillons de civelles capturées en estuaire de Vilaine (France) à l'aide de tamis poussés du 02 février au 19 mai 2000. Les trois premiers échantillons sont prélevés durant la période où est pratiquée une intense activité de pêche professionnelle (Briand *et al.*, In press), les trois suivants lors de campagnes expérimentales après la fermeture de la pêche (Tableau 1).

N° exp.	Date de début d'exp.	Nombre de mesures de salinité	Salinité moyenne en estuaire (min-max) (en g.l ⁻¹)	Température moyenne en fleuve (°C)	Température moyenne en estuaire (°C)	Débit moyen (m ³ / s)
1	2 fev	23	7,4 (0,2-29,2)	9,3	9,7	114
2	17 mar	15	11,7 (0,1-29,2)	10,3	10,7	95
3	8 avr	14	8,8 (0,1-27)	12,5	12,4	126
4	27 avr	9	2,5 (0,1-9,5)	16,5	16,1	160
5	10 mai	3	0,1 (0,1-0,1)	18,3	17,9	255
6	19 mai	5	6,1 (0,3-14,8)	17,9	17,8	66

Tableau 1. - Conditions environnementales rencontrées durant les expérimentations pour la comparaison des lots estuariens et fluviaux. [*Environmental factors encountered during the experiments aimed at comparing estuarine and fluvial samples.*]

Protocole expérimental

Pour chaque expérimentation, les civelles sont réparties aléatoirement en cinq lots. Un premier lot, entre 69 et 104 civelles, est utilisé pour déterminer la répartition des stades pigmentaires en début d'expérimentation. Deux lots sont laissés à reposer pendant une matinée dans un bac contenant de l'eau douce, deux autres sont placés dans un bac avec de l'eau de l'estuaire. Ces lots comprennent entre 100 et 150 civelles en début d'expérimentation. Les lots sont ensuite placés dans des cages en

filet de 2 mm de maille, les lots d'eau douce en amont du barrage estuarien d'Arzal dans une zone abritée des courants, les lots d'estuaire à 70 m à l'aval du barrage dans un milieu plus agité. Les cages sont suspendues par des cordes à un mètre du fond. En eau douce, la profondeur d'immersion des cages varie entre 1 et 2 m en fonction du niveau du fleuve. En estuaire, elle varie en fonction de la marée entre 2 et 9 m en estuaire. Les civelles ne sont pas alimentées artificiellement durant l'expérimentation.

Les stades pigmentaires sont déterminés à l'aide d'une loupe binoculaire ($\times 6,5$ à 10) d'après la classification de (ELIE *et al.*, 1982) (Tableau 2). Le suivi est réalisé trois fois par semaine sur un des lots (lot suivi) de chaque milieu. La mortalité est d'abord notée, puis la totalité du lot de civelles est anesthésiée au phénoxy-éthanol $1/\infty$ et la composition en stades pigmentaires est déterminée à partir de 70 civelles prélevées au hasard. Lorsque l'effectif est réduit à moins de 70 civelles du fait de la mortalité, l'ensemble du lot est analysé. Le deuxième lot (lot témoin), n'est retiré de l'eau que pour relever la mortalité. Les suivis sont arrêtés lorsque les stades avancés du lot suivi constituent plus de 80 % des individus.

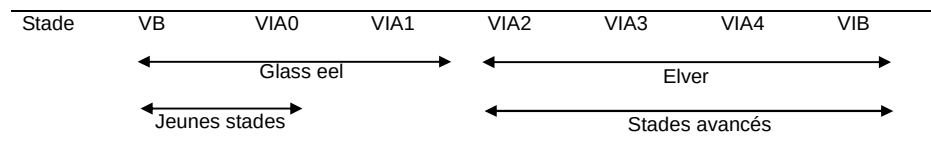


Tableau 2. – Classification des stades pigmentaires d'après Elie *et al.* (1982) et regroupements utilisés dans l'article. [*Pigment stages classification from Elie et al.(1982) and grouping used in this article.*]

Des échappements, liés à de mauvaises fermetures ou à des déchirures des cages, sont survenus dans quatre lots et ont provoqué des pertes importantes d'effectifs (Tableau 3).

Mesure des conditions environnementales

La salinité est mesurée à proximité des cages trois fois par semaine, le niveau de la mer et les ouvertures de vannes du barrage au moment du relevé sont notés. La température est relevée toutes les dix minutes par des sondes enregistreuses fixes plongées en eau douce et en estuaire à proximité des cages. Le contrôle à l'aide de sondes portatives enregistreuses montre une différence de moins de $0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ entre les données de la sonde de contrôle et les données de la sonde fixe.

Les débits sont mesurés au niveau du barrage d'Arzal c'est-à-dire à l'estuaire. Ils correspondent à la somme des écoulements calculés sur chaque unité d'écoulement du barrage sur une base de temps de dix minutes.

Analyses de l'évolution pigmentaire des lots

- Tout d'abord à la fin de chaque expérimentation sur des lots suivis, les stades pigmentaires du lot témoin associé sont examinés et comparés à ceux du lot suivi par un test du χ^2 pour les neuf paires de lots non concernés par les échappements.

- Ensuite, pour les six expérimentations, les lots suivis placés en eau douce et en eau salée sont comparés par un test du χ^2 . Compte tenu de la durée différente des expérimentations dans chaque milieu, la comparaison des lots suivis en eau douce et en eau salée est effectuée à la date où le premier des deux lots atteint 80% de stades avancés.

- Enfin, le délai de pigmentation est comparé entre expérimentations et entre lots d'une même expérimentation. De manière à éliminer les différences de distributions initiales des stades pigmentaires, le délai de pigmentation est défini comme le temps pour qu'un lot ayant 40 % de stades avancés (conditions initiales les plus avancées) atteigne 80 % (conditions finales les moins avancées). Ce délai de pigmentation est ensuite analysé par analyse de variance à l'aide d'un modèle avec un effet « salinité » discrétisé en trois classes ($<1/\infty$; $1-10/\infty$; $>10/\infty$) et un effet température laissé sous forme de variable continue.

Durée (jours)	milieu	Lot	Mort. J. %	Nb lect.	VB	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIB	Total	P (χ^2)
65	Est	S	1,0	28	0	0	3	13	31	2	0	49	NS
		T	0,6	1	0	0	4	11	61	0	0	76	
26	Fl	S	(a)	19	0	0	2	18	10	2	0	32	
		T	(b)	0									
36	Est	S	1,3	15	0	0	5	26	40	1	0	72	NS
		T	1,3	1	0	0	8	17	38	1	0	64	
36	Fl	S	1,5	15	0	0	0	27	54	1	0	82	NS
		T	1,3	2	0	0	1	27	46	4	0	78	
30	Est	S	(a)	13	0	1	3	10	18	2	0	34	
		T	1,7	2	1	3	8	24	63	6	0	105	
30	Fl	S	1,6	13	0	1	5	30	59	2	0	97	NS
		T	1,1	1	0	0	3	22	73	10	0	108	
19	Est	S	3,1	9	0	0	3	20	20	0	0	43	NS
		T	4,0	1	0	1	6	41	18	1	0	67	
21	Fl	S	1,1	8	0	0	3	28	45	0	0	76	NS
		T	1,4	1	0	1	1	24	41	3	0	70	
6	Est	S	4,3	2	0	0	6	34	34	0	0	74	NS
		T	5,4	1	0	1	6	29	29	1	0	66	
8	Fl	S	0,3	3	0	0	9	58	48	0	0	115	
		T	(a)	1	0	0	12	24	21	0	0	57	
17	Est	S	4,9	6	0	0	2	14	6	0	0	22	NS
		T	4,4	1	0	0	12	17	5	0	0	34	
17	Fl	S	3,2	6	0	0	0	32	29	0	0	61	NS
		T	1,7	1	0	0	1	51	44	0	0	96	

Tableau 3. - Comparaison des stades pigmentaires des lots suivis estuariens et fluviaux par rapport aux lots témoins en fin d'expérimentation. Durée : durée des expériences pour chaque milieu, Milieu Fl : fleuve, Est : estuaire, Lot S : lot suivi en lecture de stades pigmentaires, T : lot témoin laissé en place, Mort. J. % : mortalité moyenne journalière en pourcentage de l'effectif initial, (a) : échappement, (b) : perte du lot, Nb lect. : nombre de lectures pour les stades pigmentaires, VB, ..., VIB: effectif par stade, p (χ^2) : probabilité qu'il y ait une différence entre les lots témoins et lots suivis. [Comparison of pigment stages of estuarine and fluvial monitored samples against reference samples at the end of the experiment. Durée : experiment duration for each environment, Milieu Fl.: fluvial, Est.: estuary, Lot S : monitored sample, T : reference sample, Mort. J. % : daily mean mortality in percentage of the initial number, (a): escapement, (b) sample lost ,Nb lect. : number of pigment stage analysis, VB,..., VIB: number per stage, P (χ^2) : probability for a difference between reference and monitored sample.]

Analyse de la mortalité

La mortalité journalière est calculée comme la différence entre effectifs finaux et initiaux divisée par la durée d'expérimentation en jours. L'effet des variables expérimentales sur la mortalité journalière est recherché par GLM (procédure stepwise backward) à l'aide d'un modèle intégrant les effets milieu (fleuve ou estuaire), type de lot (suivi ou témoin), nombre de lecture (≤ 2 ou ≥ 3), salinité ($<1\text{‰}$; $1-10\text{‰}$ ou $>10\text{‰}$), température et débit. Ces deux derniers sont entrés comme variables continues.

Lors des épisodes de forte mortalité, le stade pigmentaire des civelles mortes est analysé et comparé à celui des civelles vivantes par un test du χ^2 .

Tous les traitements statistiques ont été réalisés avec Systat 8.0

9.3 Résultats

Conditions environnementales.

Les débits moyens de la Vilaine durant les expérimentations varient entre 66 et 230 m³/seconde. Les valeurs moyennes de salinité en estuaire, comprises entre 0,1‰ et 11,7 ‰ suivant les expérimentations, sont inversement corrélées au débit moyen ($r = -0,77$) (Tableau 1). La température moyenne augmente de 8,4°C à près de 18°C avec une différence entre estuaire et fleuve inférieure à

1 °C.

Mortalités et conditions environnementales.

La mortalité totale moyenne en fin d'expérimentation est de 46,6 % (+/- 8,9%). Cela correspond à une mortalité journalière de 2,3% (+/- 0,7%) en moyenne pour les 20 lots pour lesquels il n'y a pas eu d'échappement. Elle ne dépend pas de l'effet manipulation ni du nombre de lectures. Par contre, elle dépend du milieu ($p < 0,001$), avec des valeurs plus fortes en estuaire (2,9 %) qu'en fleuve (1,4%). Elle diminue pour les fortes salinités ($p < 0,01$), avec des valeurs moyennes de 1.3% pour les salinités de la classe 10-20 ‰ contre 2.1 et 2.8% pour les classes 0-1 et 1-10 ‰. Enfin, elle augmente avec le débit ($p < 0,01$) et la température ($p < 0,001$).

Les principales mortalités ponctuelles sont observées en estuaire pendant l'épisode de crue du 11 au 16 mai. Les civelles mortes ont des stades pigmentaires moins avancés que les vivantes (test χ^2 , $p < 0,001$).

Evolution des stades pigmentaires

Les stades pigmentaires en début d'expérimentation diffèrent entre les échantillons (test χ^2 , $p < 0,001$). La proportion de jeunes stades (VB+VIA0) en début d'expérimentation est comprise entre 88 et 99% pour les quatre premiers échantillons prélevés pendant la saison de pêche. Elle baisse ensuite entre 49 à 84% pour les civelles prélevées après la fin de la saison de pêche (Tableau 4). A l'arrêt des expérimentations, les stades avancés représentent entre 78 et 94 % de l'effectif total pour tous les lots estuariens et entre 86 et 99 % pour tous les lots fluviaux.

Echantillon	Origine	VA	VB	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIB
1 (2 février)	prof.	0	16	53	8	1	0	0	0
2 (17 mars)	prof.	0	8	69	7	3	0	0	0
3 (8 avril)	prof.	0	5	80	2	1	2	0	0
4 (27 avril)	exp.	0	1	67	10	2	0	1	0
5 (10 mai)	exp.	0	0	40	9	25	7	0	0
6 (19 mai)	exp. + sel.	0	0	40	13	13	0	0	0

Tableau 4. - Origine et constitution initiale en stades pigmentaires (en nombre) des échantillons collectés en estuaire de Vilaine, prof. : pêche professionnelle, exp. : pêche expérimentale, exp. + sel. : pêche expérimentale et sélection des plus jeunes stades. [Origin and initial composition of pigment stages (in numbers) for samples collected in the Vilaine estuary, prof. : commercial fishery, exp.: experimental trip, exp.+sel.=experimental trip and selection for the youngest stages.]

Effet de la manipulation

La comparaison, en fin d'expérimentation, des profils pigmentaires des lots suivis et témoins n'ayant pas subi d'échappement, (Tableau 3) montre que la manipulation des civelles n'influe pas sur la vitesse de pigmentation (test χ^2 , $p > 0,05$).

Effet de la température

La durée du suivi est inversement proportionnelle à la température moyenne ($r = -0,86$, $P < 0,001$) (Fig. 1). Même si on écarte les lots de fin de saison où une composition initiale faite de stades plus avancés pourrait expliquer une diminution de la durée de suivi, la même tendance est observée.

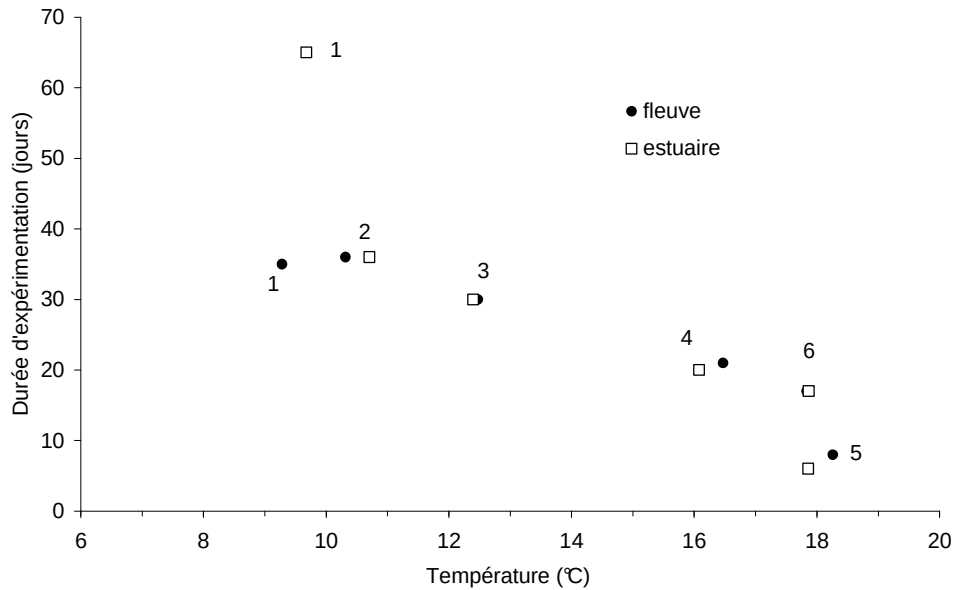


Fig. 1. – Durée des expérimentations pour atteindre 95% (86-99) de stades avancés en milieu fluvial et 89% (78-94) en estuaire en fonction de la température moyenne. Les nombres correspondent aux numéros d'expérience. [*Duration of experiment to reach 95% (86-99) of advanced stages in freshwater and 89% (78-94) in estuary, the number relates to the experiments.*]

Effet de la salinité

Trois cas sont distingués en fonction du débit.

Pour les expérimentations 2 et 6 correspondant à des périodes de faible débit fluvial et plus forte salinité en estuaire, les lots fluviaux évoluent plus rapidement que les lots estuariens (test χ^2 , $p < 0,05$).

Pour les expérimentations 1 et 3 réalisées dans des conditions de débit et de salinité intermédiaires, les lots estuariens présentent une plus forte proportion de jeunes stades, mais la différence n'est pas significative. Lors de l'expérimentation 1, le délai pour atteindre 80% de stades avancés est plus long de 30 jours en conditions estuariennes qu'en conditions fluviales.

Enfin dans les deux derniers cas (expérimentations 4 et 5), les lots en estuaire présentent des stades plus avancés que les lots du fleuve sans que cette différence ne soit significative. Ces expérimentations correspondent à des salinités nulles ou très faibles en estuaire (crue du 7 mai au 20 mai) (Fig. 2).

Au bilan, la différence en fin d'expérimentation du pourcentage de stades avancés entre les milieux fluvial et estuarien est corrélée avec le débit ($r = -0,89$, $P < 0,05$) (Fig. 3). Le délai de pigmentation augmente avec la salinité (GLM, $p < 0,01$), mais ne dépend pas de la température (GLM, $p > 0,05$) (Tableau 5, Fig. 4).

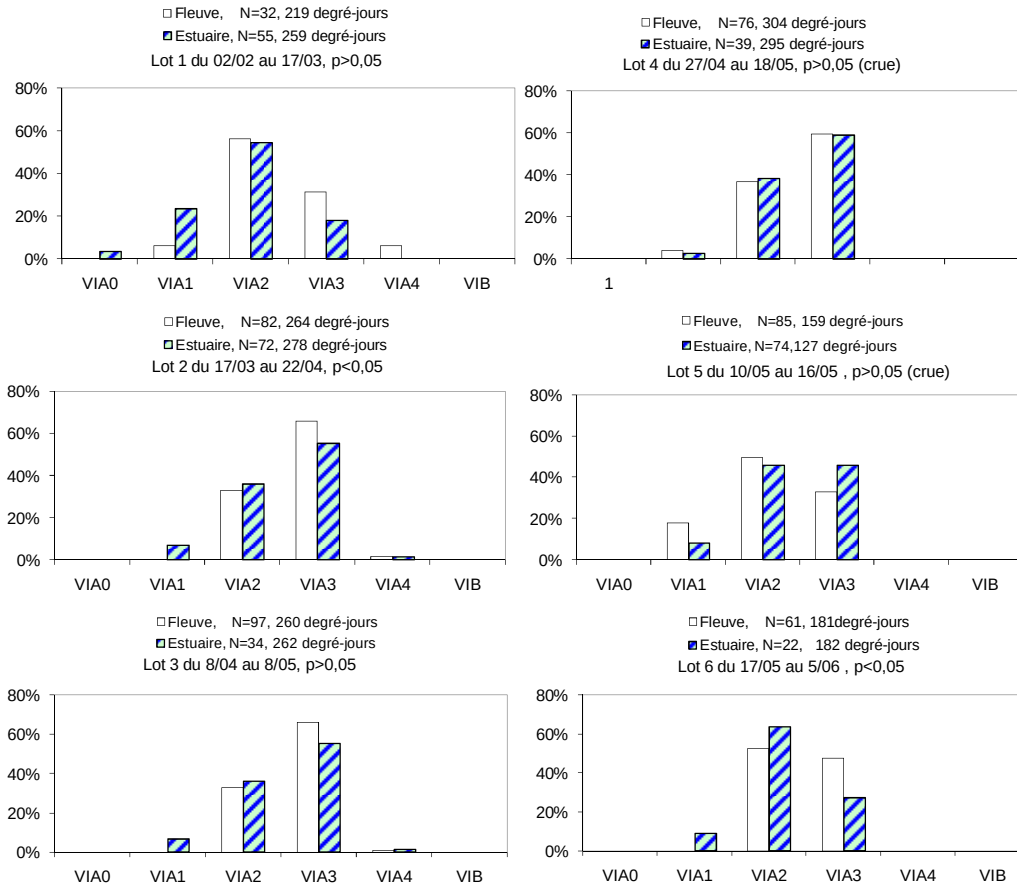


Fig. 2. – Histogrammes des fréquences relatives des différents stades pigmentaires pour la comparaison des lots suivis fluviaux et estuariens en fin d'expérimentation. N= nombre de civelles en fin d'expérimentation, température moyenne et salinité moyenne durant l'expérimentation, p = probabilité (χ^2) pour qu'il y ait une différence entre le lot estuarien et le lot fluvial. [Histograms comparing the relative frequencies of fluvial and estuarine samples at the end of the experiment. N= number of glass eel at the end of the experiment, mean temperature and salinity during the experiment, $p=\chi^2$ probability for a difference between fluvial and estuarine samples.]

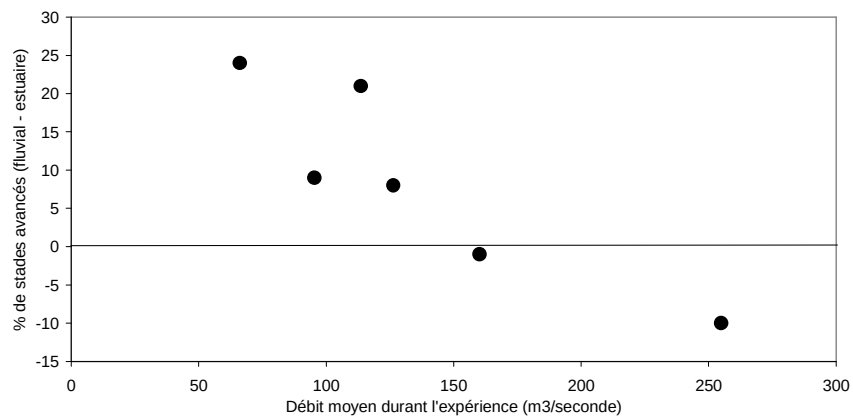


Fig. 3. – Effet du débit sur l'évolution différentielle de la pigmentation entre lots estuariens et fluviaux. [Effect of flow on the differential evolution of pigment stages between estuarine and freshwater samples.]

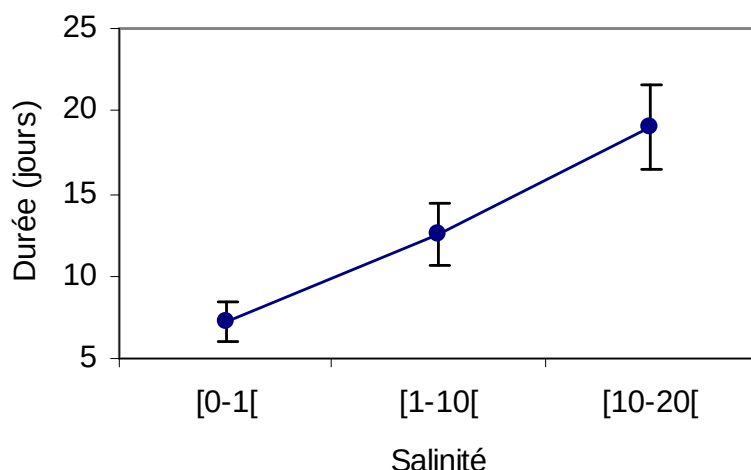


Fig. 4. – Ajustement des moindres carrés par GLM montrant l'effet de la salinité sur la durée nécessaire pour passer de valeurs proches de 20 % à des valeurs proches de 80 % de stades avancés pour les lots suivis en milieu estuarien et fluvial. *[GLM Least square means showing the effect of salinity on the duration necessary to pass from values close to 20 % to values close to 80 % of advanced stages for the monitored samples in estuarine and fluvial environment].*

N° lot	Zone	Date début	Stades avancés début (%)	Date fin	Stades avancés fin (%)	Durée (jours)	Tempér. moy. (°C)	Salinité moyenne g.l ⁻¹
1	Estuaire	25-févr	47	20-mars	78	24	10,0	11,9
	Fleuve	16-févr	47	25-févr	85	9	9,1	0,15
2	Estuaire	24-mars	44	11-avr	79	18	10,6	11,0
	Fleuve	22-mars	39	29-mars	81	7	10,3	0,14
3	Estuaire	20-avr	38	6-mai	82	16	13,4	7,19
	Fleuve	20-avr	38	2-mai	86	12	13,0	0,10
4	Estuaire	4-mai	51	11-mai	87	7	16,3	1,43
	Fleuve	2-mai	50	6-mai	88	4	15,7	-
5	Estuaire	11-mai	40	16-mai	82	5	18,0	0,09
	Fleuve	11-mai	40	16-mai	92	5	18,3	-
6	Estuaire	19-mai	20	31-mai	79	12	17,8	8,13
	Fleuve	19-mai	20	26-mai	78	7	18,4	-

Tableau 5. – Construction d'un jeu de données pour analyser l'effet de la température et de la salinité sur la durée nécessaire pour passer de conditions en début d'expérience aussi proches que possible de 40% de stades avancés à des conditions aussi proches que possible de 80% de stades avancés en fin d'expérience. *[Construction of a data set to analyze the effect of temperature and salinity on the duration necessary to pass from an initial pigment stage composition as close as possible to 40 % of advanced stages to final conditions as close as possible to 80 % of advanced stages.]*

9.4 Discussion

Nous pouvons tout d'abord valider notre protocole de mesure des civelles puisque la lecture répétée des stades n'altère pas la cinétique de la pigmentation (Tableau 3).

Nos résultats confirment ensuite l'effet de la température sur la cinétique de pigmentation détecté dans toutes les expériences de vieillissement chez la civelle (STRUBBERG, 1913; PANU, 1929; LECOMTE-FINIGER, 1983a; CICCOTTI *et al.*, 1993) (Fig. 3). Toutes ces expériences corroborent finalement que la température est un des principaux facteurs qui affecte la durée de la métamorphose chez les poissons (YOUSON, 1988).

Alors que l'analyse des corrélations montre clairement l'effet des températures sur la durée

d'expérimentation, l'analyse GLM du délai de pigmentation ne retient pas ce facteur comme significatif. Ce résultat surprenant est un artefact qui s'explique d'une part par la corrélation entre températures et salinités en estuaire : les deux expériences de fin de saison se font durant un épisode de crue, où les températures les plus élevées correspondent aux plus faibles salinités. La salinité explique donc la même part de variance que la température. D'autre part, l'absence d'effet des températures s'explique par la différence entre les conditions initiales des expérimentations, qui se traduit par l'allongement artificiel des délais de pigmentation en fin de saison (Tableau 5).

La comparaison de l'évolution des stades pigmentaires entre lots estuariens et fluviaux permet ensuite de montrer que la stabulation en milieu estuarien ralentit la pigmentation. Notre expérimentation, effectuée directement dans le milieu naturel, rend bien compte de l'évolution pigmentaire des civelles en estuaire ou en fleuve. Par contre, elle augmente l'incertitude concernant les conditions environnementales, notamment la salinité, qui varie avec la marée (Tableau 1). Malgré cette incertitude, la corrélation trouvée entre les débits du fleuve et l'évolution de la pigmentation est très probablement la conséquence directe de l'effet du débit sur la salinité en estuaire. A ce phénomène se rajoute une mortalité différentielle des jeunes stades, certainement liée aux courants violents qui règnent au pied du barrage.

Il est cependant possible que le milieu saumâtre puisse également affecter la pigmentation par d'autres mécanismes que celui de l'augmentation de salinité.

(SCHMIDT, 1909) dans son étude sur la métamorphose et la distribution des larves d'anguilles indique que la salinité semble ralentir la pigmentation sans pour autant qu'il puisse distinguer l'influence de cette dernière par rapport à l'influence exercée par des différences individuelles. La salinité apparaît clairement comme un facteur retardant la pigmentation chez (PANU, 1929) et (LECOMTE-FINIGER, 1983a; LECOMTE-FINIGER, 1983b). STRUBBERG (1913) indique que la salinité n'a pas d'importance essentielle lorsqu'on compare son effet à celui de la température. Pourtant, une nouvelle analyse de l'évolution du lot gardé en eau douce pendant 12 jours entre 16 et 24 °C et de celui placé en eau salée dans des conditions similaires de température, montre que l'effet de la salinité est faible mais significatif (test χ^2 , $p < 0,001$). Par contre, les résultats de (YAHYAUI, 1983) et (CICCOTTI *et al.*, 1993) montrent l'absence d'effet de la salinité sur le vieillissement pigmentaire des civelles méditerranéennes. Toutefois, des expérimentations ultérieures non publiées confirment que les civelles en eau douce ont un développement pigmentaire plus rapide que celles élevées en eau salée (test χ^2 , $p < 0,001$). (Ciccotti, comm. pers.).

La durée de la métamorphose s'explique chez de nombreuses espèces migratrices par l'importance des modifications physiologiques et morphologiques qui accompagnent le changement de milieu particulièrement pour les tissus et organes qui jouent un rôle dans l'osmorégulation (YOUSON, 1988). Il est difficile de voir dans le ralentissement de la métamorphose par la salinité une adaptation de la civelle permettant de retarder l'adaptation à un milieu hypo-osmotique. En effet, d'une part, EDELINE et ELIE (2003) démontrent que la reprise de croissance est plus rapide en eau salée qu'en eau douce. D'autre part, CICCOTTI *et al.* (1993) montrent que pour un stade pigmentaire donné, le développement de l'intestin et de l'estomac diffèrent chez des civelles acclimatées à l'eau douce ou à l'eau salée, et donc qu'il existe des mécanismes indépendants de la pigmentation pour assurer une tolérance aux variations de salinité.

Les expériences menées dans les conditions naturelles du milieu estuarien ou fluvial permettent de décrire l'effet des paramètres environnementaux sur la durée de passage d'un stade à l'autre, et sont donc la première étape vers la modélisation du processus de pigmentation.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Raymonde Lecomte et Eléonora Ciccotti pour leurs conseils et la fourniture de données, les pêcheurs Jean-Paul Bourse et Jean-Pierre Noël, pour leur aide lors des pêches expérimentales et la fourniture de civelles. Cet article fait partie du programme de suivi des migrations d'anguilles en Vilaine, financé par la région Bretagne, le ministère de l'environnement, l'agence de l'eau Loire Bretagne.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTIN L., 1951. - Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphroditisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses. 188 p. Paris: Payot.
- BOËTIUS I. & J. BOËTIUS, 1989. - Ascending elvers, *Anguilla anguilla*, from five European localities. Analyses of pigmentation stages, condition, chemical composition and energy reserves. *Dana*, 7: 1-12.
- BRIAND C., FATIN D., FEUNTEUN E. & FONTENELLE G., *In press*. - Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in a fished Atlantic estuary. *Fish. Man. Ecol.*
- CANTRELLE I., 1981. Etude de la migration et de la pêche des civelles (*A. anguilla* L. 1758) dans l'estuaire de la Gironde. Paris, 238 p., Thèse 3-ème cycle, Université Paris VI
- CHARLON N. & J. M. BLANC, 1982. - 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. *Archiv Hydrobiol.*, 93: 238-255.
- CHARLON N. & J. M. BLANC, 1983. - Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 2. Régime alimentaire et variations de quelques caractéristiques biochimiques en cours de migration. *Archiv Hydrobiol.*, 98: 240-249.
- CICCOTTI E., MACCHI E., ROSSI A., CATALDI E. & S. CATAUDELLA, 1993. - Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimation to freshwater and seawater : morphological changes of the digestive track. *J. Appl. Ichtol.*, 9: 74-81.
- DE CASAMAJOR M. N., 1998. Comportement migratoire de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour en fonction de la variabilité des conditions environnementales. 138 p. Thèse Univ. de Pau.
- DE CASAMAJOR M. N., LECOMTE-FINIGER R. & P. PROUZET, 2001. - 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. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 324: 1011-1019.
- EDELIN E. & P. ELIE 2003. - Is salinity choice related to growth in juvenile eel *Anguilla anguilla* ? *Cybum. In Press*.
- 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. 372 p. Thèse Univ. de Rennes.
- ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I. & N. CHARLON, 1982. - Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* (L.). *Vie Milieu*, 32: 149-157.
- GASCUEL D., 1987. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation. 204 p. Rap. ENSAR, Rennes.
- GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y., BEILLOIS P. & P. GRELLIER, 1991. Etude des montées tardives de civelles et des conditions de colonisation des bassins versants de Loire et de Vilaine (Février à Juin, 1990). 18p. Rap. IFREMER, Nantes.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983a. - Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille, *Anguilla anguilla*, L. 1758, des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion : Narbonnais et Roussillon. 203p. Thèse Univ. de Perpignan.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983b. - Evolution morphométrique et énergétique de la civelle (*Anguilla anguilla* L., 1758) en Méditerranée au cours de sa pigmentation. *Vie Milieu*, 33: 87-92.
- MCGOVERN P. & T. K. MCCARTHY, 1992. - Elver migration in the river Corrib system, western Ireland. *Irish Fish. Invest.*, 36: 25-32.
- PANU A., 1929. - Les pigments du tégument de l'anguille. Etude morphologique et biologique. 146 p. Thèse Fac. des sciences de Paris.
- SCHMIDT J., 1909. - Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel (*Anguilla vulgaris*, Turt.). *Medd. Komm. Havund. Fisk. Copenhagen, Ser Fisk.*, III: 1-17.
- STRUBBERG A. C., 1913. - The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. *Medd. Komm. Havund. Fisk. Copenhagen, Ser Fisk.*, 4: 1-11.
- TESCH F. W., 1977. - The eel. 429 p. (Chapman & Hall, eds), London.
- YAHYAOU A., 1983. - Etude comparée (croissance, recrutement, polymorphisme enzymatique) des populations Atlantiques et méditerranéennes (Maroc -France) des civelles d'*Anguilla anguilla* L. 1758. 176 p. Thèse Lab. de biologie marine, Perpignan.
- YOUSON J. H., 1988. - Fish metamorphosis, 135-196. *In* Fish Physiology, Volume XI, The physiology of developing fish, Part B, Viviparity and posthatching juveniles (Hoaret W. S. & D. J. Randall eds), San Diego.

BRIAND C., FATIN D. et LAMBERT P., 2004. Effets de la salinité et de la température sur la cinétique de pigmentation des civelles (*Anguilla anguilla*). *Cybium*, 28, 247-254.

- 10 Un modèle structuré en stade pour prédire l'effet de la température et de la salinité sur le développement de la pigmentation de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla*).

RESUME

Le processus de développement pigmentaire de la civelle d'anguille *Anguilla anguilla* du stade VB à VIA3 a été modélisé par des fonctions gamma cumulatives. Ces fonctions ont varié en fonction des facteurs température et salinité dont les effets ont été ajustés par des fonctions béta. Nous avons montré que la température accélérât la pigmentation, alors que la salinité agissait comme un facteur secondaire, ralentissant la pigmentation. Le modèle ajuste le développement de 15 échantillons gardés à des températures et salinités différentes en rivière de Vilaine, mais aussi des échantillons suivis dans d'autres lieux et à d'autres époques en Europe. Il permet la prédiction des durées de résidence estuariennes pour les civelles, en hiver et au printemps, dans les estuaires de l'Atlantique.

A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel *Anguilla anguilla* pigmentation development

C. BRIAND^{*†}, D. FATIN^{*}, E. CICCOTTI[‡] AND P. LAMBERT[§]

^{*}*Institution d' Aménagement de la Vilaine, 56130 La Roche-Bernard, France,*

[‡]*Dipartimento di Biologia, Università degli Studi "Tor Vergata", Via della Ricerca Scientifica, 00133 Rome, Italy and* [§]*CEMAGREF, Unité Ressources Aquatiques Continentales, F-33612 Cestas Cedex, France*

(Received 2 August 2004, Accepted 7 April 2005)

The pigmentation development process of glass eels *Anguilla anguilla* from stage V_B to VI_{A3} was modelled by gamma cumulative functions. These functions varied with respect to the factors temperature and salinity whose effects were adjusted by beta functions. Temperature was shown to accelerate pigmentation, while salinity acted as a secondary factor slowing down the pigmentation. The model fits the development of 15 samples kept at various temperatures and salinities in the Vilaine River, as well as samples monitored at other dates and places in Europe. It allows the prediction of the duration of estuarine residency for glass eels, in winter and spring, in the Atlantic estuaries.

© 2005 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: *Anguilla anguilla*; European eel; glass eel; pigment stage; salinity; temperature.

INTRODUCTION

Metamorphosis from the larval to the juvenile stage in fishes involves important morphological, ecological and physiological changes, more evident in those teleosts that show pelagic larvae *v.* benthic adults. Such is the case of the anguillids, whose larva is the leptocephalus, a distinctive long-lived larval stage well adapted to the pelagic life in the ocean (Hulet, 1978; Hulet & Robins, 1989), that shows a unique developmental strategy among teleosts, with regards to its metabolic rate, growth and osmoregulation (Bishop *et al.*, 2000; Bishop & Torres, 2001).

During metamorphosis, leptocephali decrease in size and wet mass as the internal gelatinous matrix is degraded and replaced by developing muscles and bones (Kawakami *et al.*, 1999; Pfeiler, 1999). The willow leaf-like shaped larvae begin to acquire the eel like shape and most structures such as the gut, skin, gill and kidney become more developed during this transition from the larval stage to the adult-like glass eel stage (Hulet & Robins, 1989).

[†]Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33 2 9990 8844; fax: +33 2 9990 8849; email: cedric.briand@lavilaine.com

The progressive pigmentation of skin and internal tissues is also concentrated during metamorphosis from fully-grown larvae to the juvenile phase (Hulet & Robins, 1989; Tsukamoto, 1990) and the larvae progressively lose their typical fully transparent bodies (Schmidt, 1909; Robins, 1989; Smith, 1989) with only scattered melanophores (Castle, 1997). In the genus *Anguilla*, this most visible marker has, therefore, supported the stage classification of the metamorphosis process from leptocephalus (stages I–IV) to the glass eel (stages V and VI), corresponding to the reaching of the eel-like body form (Tesch, 2003). The glass eel to elver phase covers stages V_A with no pigmentation except a spot on the caudal fin, V_B with the early development of the pigmentation on the skull and VI_{A0} with development of pigmentation along the base of dorsal fin, and with the first pigment cells beyond the skull spot (Bertin, 1951; Elie *et al.*, 1982). The next stages VI_{A1}, VI_{A2}, VI_{A3}, VI_{A4} and VI_B (Strubberg, 1913; Bertin, 1951; Elie, 1979; Elie *et al.*, 1982) are based on development of surface and branchiostegal pigmentation.

Together with these morphological changes, catadromous eels of the genus *Anguilla* perform a remarkable migration from their spawning areas in the ocean drifting to continental areas, where they recruit to freshwater habitats. In particular, *Anguilla anguilla* (L.) are thought to spawn panmictically in subtropical waters of the Atlantic Ocean, in the Sargasso Sea with their larval migration route from the centre of the spawning ground to the European and North African coasts extending for >6000 km.

It is thought today that metamorphosis onset occurs between stage I and II, the first morphological modifications (Cieri, 1999) coinciding with the moment when leptocephali reach the continental slope (Tesch, 1980), and its end occurs at stage VI_B when glass eels have achieved their estuarine migration and juvenile growth begins (Lecomte-Finiger, 1983; Jegstrup & Rosenkilde, 2003).

An important contribution to the understanding of the larval history of glass eels has been given by the interpretation of otolith microstructure, that provides a precise description of the migration timing from the ocean to the rivers (Tzeng & Tsai, 1994; Martin, 1995; Arai *et al.*, 1997; De Casamajor *et al.*, 2003), as well as an ecological interpretation of the transition between sea and estuary in the course of the ascent season (De Casamajor *et al.*, 2001a). Recruitment, besides occurring in a changing environment such as the estuary, corresponds to several behavioural changes, that include a shift from pelagic to benthic habits and a shift from vertical movements related to the use of selective tidal stream transport (McCleave & Wippelhauser, 1987) to an active counter current migration (Creutzberg, 1958). At the anatomical level, this transition brings about morphological and physiological modifications, that occur simultaneously with the development of organs associated with the achievement of metamorphosis (Hulet & Robins, 1989).

Osmoregulation compensative mechanisms occurs as consequence of the transition from a hypertonic to a hypotonic medium (Ciccotti *et al.*, 1993; Birrell *et al.*, 2000). Swimbladder activation (Hickman, 1981) is related to the change in the migration mechanism. Overall completion of metamorphosis includes pigmentation (Panu, 1929a; Pankhurst, 1983), which is the only visually obvious process allowing the discrete description of a continuous irreversible change. Therefore, if at the individual level it provides an indication of the amount of

time spent since the pigment process was triggered, at the population level the stage classification has often supported many geographical and seasonal descriptions of the coastal and estuarine recruitment process, for several species of the genus *Anguilla* (Elie, 1979; Cantrelle, 1981; Charlon & Blanc, 1982; Haro & Krueger, 1988; Boëtius & Boëtius, 1989; De Casamajor, 1998; Jellyman *et al.*, 1999).

The spatial or temporal comparisons of samples and the ecological interpretation of the time and space migration dynamics as inferred from pigment stages composition, however, are not straightforward. In fact, several uncertainties such as the individual variability of the metamorphosis, the variation in stage duration and most of all, the influence of environmental factors on the pigmentation process limits the ecological interpretations derived from pigment stages (Strubberg, 1913; Lecomte-Finiger, 1983; Tsukamoto, 1990; Ciccotti *et al.*, 1993; Dou *et al.*, 2003).

Recently, both salinity and temperature, key variables in estuaries during glass eels ascent, were confirmed to be factors influencing the development of pigmentation, and their role was described, while the experimental handling process was shown not to influence the pigmentation process (Briand *et al.*, 2004). Based on these results and some additional experiments, the objectives of this study were to: (1) propose a model describing the evolution of pigment stages with reference to temperature and salinity, (2) test the predictive model for glass eel pigment stages in other experiments and (3) discuss the applications for this model, in the general objective of providing a tool for the understanding and description of spatial and temporal dynamics of glass eels recruitment in estuarine systems.

MATERIALS AND METHODS

EXPERIMENTAL PLAN

Fifteen samples of glass eels were collected using commercial fishing boats in the Vilaine Estuary, during and after the commercial fishing season in 2000 and 2001 (see Table I for sample collection dates). Two glass eel samples were maintained *in situ* in the estuary, in fresh water upstream of the Arzal Dam (F_1 to F_6) and downstream of the dam (E_2 to E_6) respectively, in cages of 2 mm mesh-size held 1 m from the bottom with a rope (Briand *et al.*, 2004). Four samples (R_1 to R_4), collected in 2001, were maintained in laboratory conditions, *i.e.* kept in the refrigerator in the dark. These additional experiments were necessary to force the model to express positive values at low temperatures and thus describe conditions encountered in French estuaries in January and February. Temperature was recorded every 6 min with probes in each site, and varied from 4.8 to 19.1° C in fresh water, 5.4 to 20.1° C in the estuary, and from 0.4 to 4.9° C in the laboratory. The salinity was recorded close to the cages three times a week. Salinity was zero in fresh water and varied cyclically according to the discharge and tide from 0.1 to 29.2 in the estuary. The salinity was kept constant in the laboratory from 0 to 26.6 (Table I).

SAMPLE EXAMINATION

The samples were examined three times a week for pigment developmental stages. All glass eels were retrieved from each lot and anaesthetized with phenoxy ethanol at a concentration of 1‰. About 70 glass eels were collected randomly from each lot, and

TABLE I. List of samples, experimental conditions and daily mortalities

Sample	Collection date	Duration (days)	Mean salinity (range)	Mean temperature (° C)	Number of daily analysis	Daily mortality (% day ⁻¹)
Fresh water						
F ₁	28 January 2000	45	0	8.3	20	1.2 _a
F ₂	2 February 2000	40	0	8.7	16	
F ₃	17 March 2000	36	0	10.3	14	1.5
F ₄	8 April 2000	30	0	12.3	12	1.6
F ₅	27 April 2000	21	0	16.4	9	1.1
F ₆	10 May 2000	5	0	18.1	3	0.3
Estuary						
E ₂	2 February 2000	65	7.4 (0.2–29.2)	9.7	29	1.0
E ₃	17 March 2000	36	11.7 (0.1–29.2)	10.7	16	1.3 _a
E ₄	8 April 2000	30	8.8 (0.1–27)	12.3	14	
E ₅	27 April 2000	21	2.5 (0.1–9.5)	15.9	10	3.1
E ₆	10 May 2000	7	0.1 (0.1–0.1)	18.2	4	4.3
Refrigerator						
R ₁	26 January 2001	121	6.4	3.9	18	0.5
R ₂	2 February 2001	57	6.8	2.1	10	1.5
R ₃	27 April 2001	16	0	1.7	3	0.1
R ₄	27 April 2001	34	26.6	2.1	4	1.9
Model testing						
V ₁	3 April 1912 ^b	84	16	18	3	
V ₂	3 April 1912 ^b	133	16	12	3	
V ₃	15 December 1993 ^c	64	36	16.5	7	
V ₄	15 December 1993 ^c	64	0	16.5	7	

^aEscapement from the cages.

^bStrubberg (1913).

^cE. Ciccotti (unpubl. data).

reintroduced after pigmentation examination. Epidermal pigmentation was assessed according to the sequence defined by Elie *et al.* (1982). This classification, that defines seven stages, was chosen in relation to the fact that it reviews preceding classifications, in particular Strubberg (1913) that considers six stages. The experiments were progressively stopped when stages VI_{A2} and VI_{A3} represented $>80\%$ of the proportion of all the stages. The pigment stages observed during the study were V_B to VI_{A3} . As the stages VI_{A4} were rare ($<1\%$) they were included in the VI_{A3} counts.

Mortality was evaluated at the end of the trial for each experimental batch. Daily mortality was calculated as the total mortality during the experiment, divided by the duration of the experiment.

MODELLING

The modelling of pigmentation process was based on stage transition models. The series of pigment stages obtained for each sample was transformed to calculate the cumulative percentage of glass eels having reached a particular stage over time. The progressive ageing was then simulated for $VI_{A0 \text{ cum}}$ to $VI_{A3 \text{ cum}}$ by a gamma cumulated distribution function (G) whose scale parameter was set to 1 for all cumulated stages (Manly, 1990). Four parameters of shape ($p_1, \dots, p_4$) were thus fitted: $VI_{A0 \text{ cum}} = G(\phi; p_1, 1)$, $VI_{A1 \text{ cum}} = G(\phi; p_2, 1)$, $VI_{A2 \text{ cum}} = G(\phi; p_3, 1)$ and $VI_{A3 \text{ cum}} = G(\phi; p_4, 1)$. The duration of one pigment stage was therefore considered as a random variable following a gamma function.

The variable ϕ , 'pigmentation time', was calculated as the cumulative sum from the beginning of the experiment of the days corrected with the product of an efficient daily temperature and an efficient daily salinity. The practical meaning of this formulation can be explained as follows: daily salinities and temperatures fully relevant for the pigmentation process would correspond to efficient daily temperatures and efficient daily salinities equal to 1 and each day would contribute for 1 to the pigmentation time. When salinity or temperature conditions are less favourable, the efficient daily salinity or the efficient daily temperature are lower than 1 and one day counts for <1 for the pigmentation time. The choice of a product expresses the interacting effect of each factor on the pigmentation process. The physiological optimum for growth is found at $22\text{--}23^\circ\text{C}$ for yellow eels (Sadler, 1979) and glass eels (Elie & Daguzan, 1976). This optimum in growth could also apply for other morphological development such as pigmentation. As the range of temperatures explored in the experiments ($0.5\text{--}20^\circ\text{C}$) was below this optimum, beta cumulative distribution curves were chosen for both temperature and salinity to allow the expression of a wide variety of asymmetrical sigmoid responses. Limits of this beta curve were set out of the range of experimental temperatures and salinities, to ensure that the lack of flexibility of beta curves near their boundaries did not bias the model. Therefore, the 'efficient daily temperature' $T_{\text{eff}}(\theta_i; p_5, p_6)$ was calculated from daily temperatures with a beta cumulative distribution function of boundaries 0 and 30. The efficient daily salinity $S_{\text{eff}}(\sigma_i; p_7, p_8)$ was calculated from average salinity with a (1-beta) cumulative distribution function of boundaries of 5 and 40‰.

As pigment stages differed between samples at the beginning of the experiment, the pigmentation time of each sample was corrected by adding an initial pigmentation time ϕ_0 , that was calculated as the mean of inverse gamma functions for stages $VI_{A0 \text{ cum}}$ to $VI_{A3 \text{ cum}}$ calculated with parameters (p_1 to p_4) from the initial pigment stages composition of the sample.

Model fitting was performed by minimization of the square distance between experimental and modelled data (function `lsqcurvefit` of Matlab). The performance of the whole model, and each sample, was determined by R^2 and mean absolute errors.

MODEL VALIDATION

The model prediction was then tested against other laboratory experiments, carried out by other authors and selected because they had detailed records of salinities and

temperatures, whose range was within the range tested in the model. Experiments V_1 and V_2 were drawn from Strubberg's (1913) experiment. He kept samples of glass eels in aquaria in the laboratory and a cellar and provided detailed account of temperature, salinity and evolution of pigment stages as summarized in Table 1. As temperatures were not provided from 83 to 133 days for the laboratory experiment, a 100% VI_{A3} , the final composition of the sample, was considered as already reached after 83 days.

The model was based solely on VI_{A1} and VI_{A3} cumulated data, because the stage VI_{A1} , proposed by Elie *et al.* (1982), groups the VI_{A1} , VI_{A2-1} and VI_{A2-2} pigment stages described by Strubberg (1913).

Samples V_3 and V_4 were based on a laboratory trial carried out with glass eels collected during their ascent in December 1994 at the mouth of the River Tiber (Central Italy) and kept for 60 days at controlled temperatures 16.5 and 21° C, and at salinities 0 and 35 (E. Ciccotti, unpubl. data). Samples were examined for pigmentation at 3 and 7 days from acclimation and then at 14 days intervals up to the end of the experiment, following anaesthesia. In this trial, Boëtius's (1976) classification of five stages (A–E) was used, therefore data were converted to Elie *et al.*'s (1982) classification as following $A = V_B$, $B = VI_{A0} + VI_{A1}$, $C = VI_{A2} + VI_{A3}$ and $D = VI_{A4}$.

STAGE DURATION DERIVED FROM THE MODEL

In stage transition models, the use of a gamma distribution implies that the mean time of entry to a stage is equal to the parameter p value (Manly, 1990). As in the present model, this mean time of entry was not related to a duration but rather to the 'pigmentation time', the duration of each pigment stage was converted into days from the ratio between p values (ϕ) for each stage and daily pigmentation time ($\phi \text{ day}^{-1}$) calculated from constant values of temperature and salinity.

RESULTS

IN SITU EXPERIMENTS

In fresh water and the estuary, the pigment stages evolved from 83% (range 49–99%) of glass eel stages V_B and VI_{A0} at the beginning, to 0.5% (range 0–2.9%) at the end (Table II). The duration of the experiments shortened from 40 to 65 days for the samples collected in January and February to 21–36 days for those collected in March and April and was finally reduced to 5 to 7 days for the last experiments in May. This reduction was the consequence of the shift in initial stage composition (χ^2 , d.f. = 20, $P < 0.001$), with more advanced stages at the end of the season (Table II). It was also correlated with the increase in water temperature from 8.3 to 18.2° C ($r = -0.86$, $P < 0.001$).

LABORATORY EXPERIMENTS

In the laboratory samples, the pigment stages evolved from 52% (range 14–90%) of V_B – VI_{A0} at the beginning of the experiments, to 28% (range 4–81%) at the end. Due to high mortalities, the experiments started in January and February were ended after 121 and 57 days, before stages VI_{A2} and VI_{A3} reached 80% of the total sample. The last two samples had shorter durations and were

TABLE II. Initial and final pigment stages detailed distributions for *in situ* experiments used in the model (see Table I for samples)

Sample		Stages %*				
		V _B	VI _{A0}	VI _{A1}	VI _{A2}	VI _{A3}
Fresh water						
F1	Start	34	64	0	2	0
	End	0	1	9	66	24
F2	Start	40	49	10	1	0
	End	0	0	6	63	31
F3	Start	17	72	8	3	0
	End	0	0	0	33	67
F4	Start	21	74	2	1	2
	End	0	1	5	31	63
F5	Start	11	73	12	3	1
	End	0	0	4	37	59
F6	Start	5	44	11	31	9
	End	0	0	8	46	46
Estuary						
E2	Start	40	49	10	1	0
	End	0	0	6	27	67
E3	Start	24	64	8	4	0
	End	0	0	7	36	57
E4	Start	13	82	2	1	2
	End	0	3	9	29	59
E5	Start	2	82	12	3	1
	End	0	0	3	35	62
E6	Start	0	49	11	31	9
	End	0	0	8	50	42
Refrigerator						
R1	Start	30	59	10	1	0
	End	2	15	46	37	0
R2	Start	81	9	9	1	0
	End	50	31	19	0	0
R3	Start	7	7	27	27	32
	End	3	0	35	44	18
R4	Start	7	7	27	27	32
	End	0	9	24	50	17

*Stages correspond to the pigmentation sequence defined by Elie *et al.* (1982).

composed of >90% of VI_{A1}–VI_{A3} stages in 16 days in fresh water and 34 days in the estuary (Tables I and II).

MORTALITY

The samples comprised 100 to 279 glass eels at the beginning of the experiment, and 32 to 159 (mean = 70) at the end. The daily mortality varied from 0.3 to 4.3% day⁻¹ in the cages and 0.1 to 1.9% day⁻¹ in the refrigerator. The largest mortalities occurred in estuary during the flood period and concerned the samples E₅ and E₆ (Table I).

MODELLING

A common model for all experiments provided a good fit of 728 points corresponding to the results of 11 678 glass eels distributed in 15 experiments (Fig. 1). Splitting into locations, the model was adjusted on 296, 292 and 140 points, corresponding to the repartition in four cumulated stages of 4969, 4566 and 2143 glass eels, analysed on 74, 73 and 35 occasions for the freshwater, estuary and laboratory samples respectively.

The R^2 between observed and simulated data was 0.93. It varied from 0.87 to 0.96 among samples. It was similar for fresh water (range 0.87–0.96) and the estuary (range 0.87–0.95) and was higher for the laboratory (range 0.93–0.96). The model mean absolute error was 7%, varying from 5 to 9% among samples, 6 to 9% for *in situ* samples and 5 to 7% for laboratory samples. From $VI_{A0 \text{ cum}}$ to $VI_{A3 \text{ cum}}$ mean absolute error was 5.2, 8.3, 8.1 and 6.0% respectively.

The parameters of the model allowed the description of stage durations with parameters p_1 to p_4 being the mean pigmentation time necessary for passage from stage V_B to stages VI_{A0} to VI_{A3} [Fig. 2(a)]. The parameters values and their range were fitted as following: $p_1 = 0.267$ (0.204–0.331), $p_2 = 0.835$ (0.680–0.991), $p_3 = 1.560$ (1.302–1.819) and $p_4 = 3.682$ (3.168–4.195). The notion of ‘pigmentation time’ allowed the use of the same model in experiments whose durations varied from 6 days to 3 months. The pigmentation time was fitted on both temperature and salinity, with temperature being the main factor and salinity acting as a secondary factor slowing down the pigmentation (Fig. 2(b)). Parameters p_5 and p_6 corresponding to ‘efficient daily temperature’ were calculated as $p_5 = 4.566$ (3.808–5.324) and $p_6 = 8.141$ (6.043–10.239).

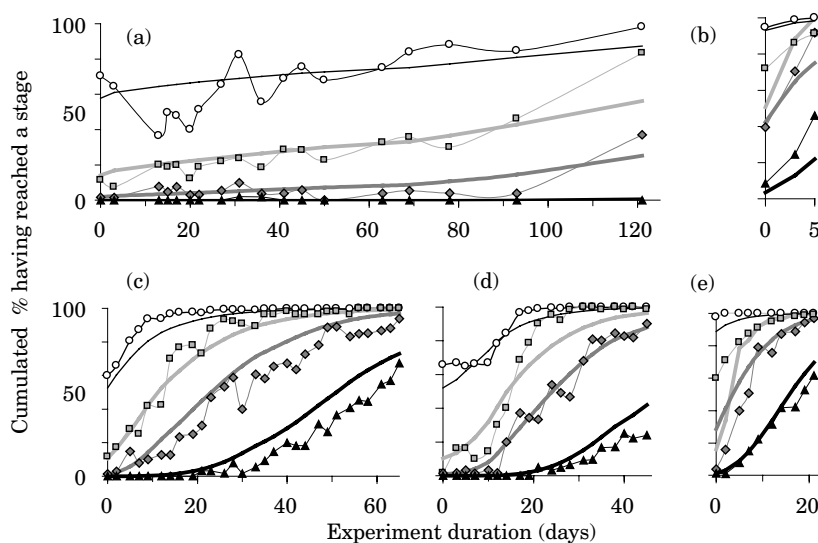


FIG. 1. Calibration of the model illustrated on five samples, for observed (—○—) and modelled (—) cumulative distributions, *i.e.* cumulative percentage of glass eels having reached particular stage over time for stages VI_{A0} (—; ○), VI_{A1} (—; □), VI_{A2} (—; ◇) and VI_{A3} (—; ▲). Experiments in (a) refrigerator (R_1 ; 3.9°C, salinity 6.4), (b) fresh water (F_6 ; 18.1°C, salinity 0.0), (c) estuary (E_2 ; 9.7°C, salinity 7.4), (d) fresh water (F_1 ; 8.3°C, salinity 0.0) and estuary (e) (E_3 ; 15.9°C, salinity 2.5).

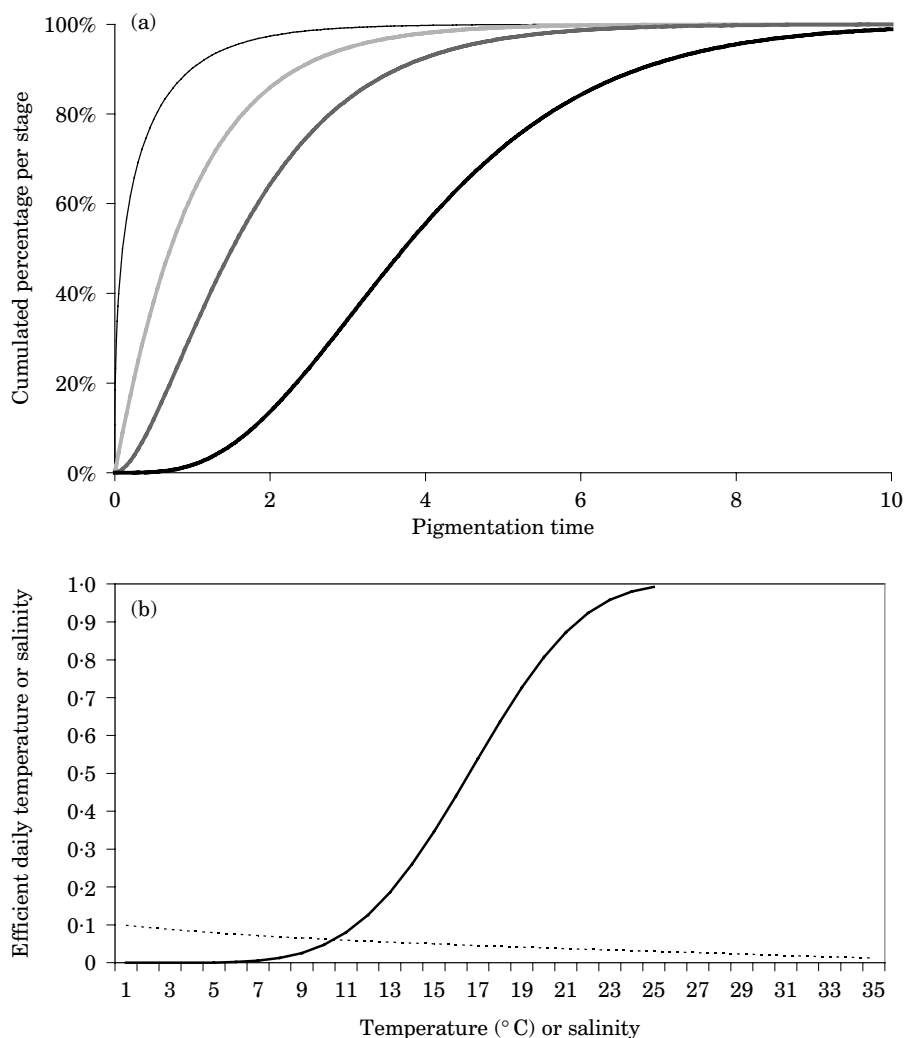


FIG. 2. (a) Modelling of stage duration by gamma functions for cumulative distributions of stages VI_{A0} (---), VI_{A1} (—), VI_{A2} (···) and VI_{A3} (—) according to pigmentation time (cumulative sum from the beginning of the experiment of the days corrected with the product of an efficient daily temperature and an efficient daily salinity). (b) Correspondence between observed daily temperature and efficient daily temperature (—) and between observed daily salinity and efficient daily salinity (---).

Parameters p_7 and p_8 corresponding to 'efficient daily salinity' were calculated as $p_7 = 0.071$ (0.050–0.092) and $p_8 = 0.456$ (0.332–0.580).

MODEL TESTING

The data provided by the two additional laboratory experiments were fitted by the model. V_1 and V_2 corresponded to 1230 and 1085 glass eels analysed on three occasions and split into nine cumulated stage values. The calculated R^2 was 0.97

and 0.74 and the mean absolute residual was 5 and 12%. V_3 and V_4 corresponded each to 300 glass eels analysed on seven occasions and split into 21 cumulated stage values. The calculated R^2 was 0.93 and 0.86 and the mean absolute residual was 5% and 10% (Fig. 3).

STAGE DURATION DERIVED FROM THE MODEL

The following result describes the model output for stage duration at constant temperature and salinity. In fresh water, the duration from stage V_B to VI_{A0} would be 20, 3 and 2 days for 5, 10 and 15° C respectively. From stage V_B to VI_{A3} , these durations would be extended to 240, 40 and 20 days. With a salinity of 20, the durations would be nearly doubled (Fig. 4).

DISCUSSION

EFFECT OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON PIGMENTATION DEVELOPMENT

Both pigmentation evolution and modelling clearly confirm that temperature was the main factor controlling the dynamics of pigmentation during the *in situ* stay of glass eel batches, both in the estuarine and in the fluvial sites. This result is in accordance with the other experiments carried out on *A. anguilla* glass eels (Strubberg, 1913; Panu, 1929a; Lecomte-Finiger, 1983; Ciccotti *et al.*, 1993), as well as *Anguilla japonica* Temminck & Schlegel (Dou *et al.*, 2003).

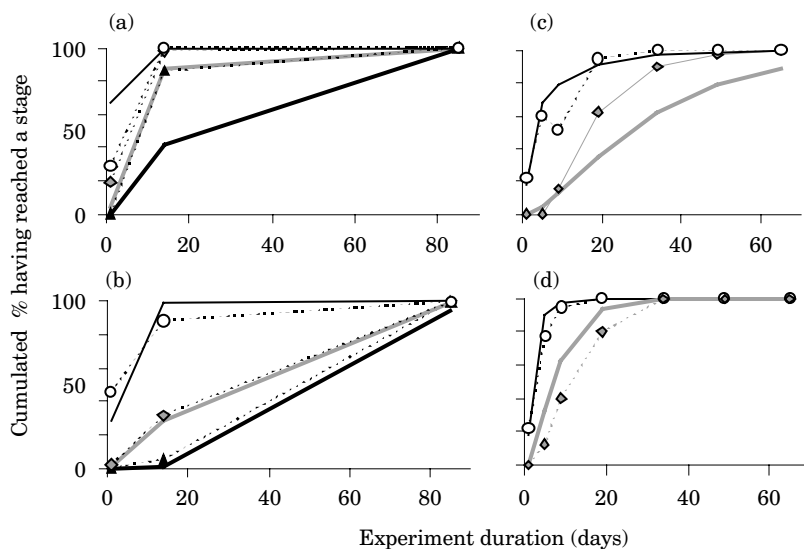


FIG. 3. Validation of the model with glass eels collected elsewhere in Europe, for observed (—○—) and modelled (—) cumulative distributions of stages VI_{A0} (—; ○), VI_{A2} (—; ◆) and VI_{A3} (—; ▲). (a) Strubberg (1913) (18° C, salinity 16), (b) Strubberg (1913) (12° C, salinity 16), (c) E. Ciccotti (unpubl. data) (15° C, salinity 36) and (d) E. Ciccotti (unpubl. data) (15° C, salinity 10).

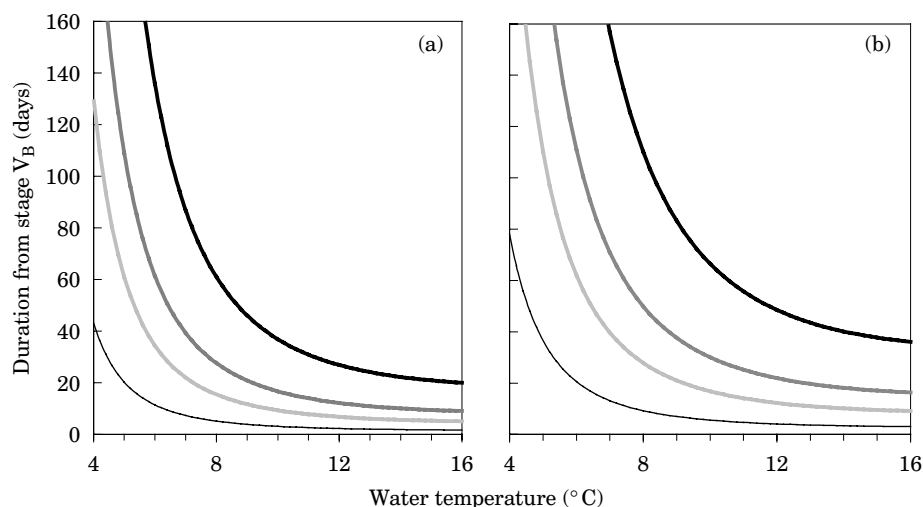


FIG. 4. Stage durations derived from the model. Durations from stage V_B to VI_{A0} (—), VI_{A1} (—), VI_{A2} (—) and VI_{A3} (—), for salinities of (a) 0 and (b) 20.

The effect of salinity was less easy to recognize in the natural conditions, because of the continuous tide-related variation of salinity, besides the possibility that the estuarine environment influences pigmentation rates by factors other than salinity. At a general level in the model, however, salinity acted as a secondary factor slowing down pigmentation, and higher salinities, related to estuarine conditions in the *in situ* experiments, were in fact related to less advanced pigmentation trends (Briand *et al.*, 2004), as also reported by other authors (Panu, 1929*b*; Lecomte-Finiger, 1983).

Environmental factors such as temperature or salinity influence eel metamorphosis, and related events *via* the pituitary-thyroid axis (Vilter, 1946; Ozaki *et al.*, 2000; Jegstrup & Rosenkilde, 2003), that controls basic physiological processes, including growth and environmental adaptation. Increased temperatures trigger metamorphosis through thyroid stimulation (Eales, 1985; Leloup & De Luze, 1985; Eales & Shostak, 1986; Mellinger, 1994; Power *et al.*, 2001). Temperatures could, however, also directly influence duration of metamorphosis shortening it by an increased metabolic rate (Youson, 1988).

The explanation of the role of salinity is less straightforward. Glass eels maintained in full salinity can develop fully and fresh water is not necessary for the completion of metamorphosis (Schmidt, 1909) as illustrated by the widespread occurrence of glass eels in fully saline conditions (Antunes & Tesch, 1997) or of yellow eels without a freshwater phase (Tsukamoto *et al.*, 1998; Tzeng *et al.*, 2001; Arai *et al.*, 2003). Acclimation by yellow eels to high salinities induces, as does temperature, significant stimulation of thyroid hormone secretion and of peripheral conversion of T4 to T3 (Leloup & De Luze, 1985). In glass eels, on the other hand, it was shown that the production of a protein containing thyroid hormone levels was twice as high in fresh water than in salt water (Monaco *et al.*, 1981). In both cases, the higher thyroid activity could be the response to the osmoregulatory challenge.

PIGMENTATION TIME

The product of the two variables 'efficient daily salinity' and 'efficient daily temperature' takes account of the interacting effect of the two factors, *i.e.* even if the salinity is favourable, a low temperature will result in a low pigmentation time. The beta function adjusting the temperature effect allows the great variability of speeds of transition between stages to be illustrated. The beta function adjusting the salinity makes it possible to modulate the effect of temperature by a light retarding effect for large salinities [Fig. 2(b)].

The pigmentation time was considered as independent from the individual level, the pigment stage and the experiment. Indeed, the model was not related to the individual level, and the times an individual spends at each stage were independently distributed (Manly, 1990). Although there might be some individual variability in the pigmentation (Schmidt, 1909), the model was adjusted on a modal value calculated on the splitting of a mean number of 63 glass eels in five stages. In practice, stage transition models seldom allow the individual level to be considered (Kempton, 1979).

The model was also considered as independent from pigment stages, in other words the influences of salinity and temperature on the ontogenetic processes were considered the same for all stages. Indeed, the enhancement of the osmoregulatory ability might not be sufficient to exert a large difference from stage V_B to stage VI_{A3} . For glass eels kept at ambient temperatures ranging from 9 to 18° C, a significant change in the drinking rate was observed, but only after 3 months in salt water, and 5 months in fresh water (Birrell *et al.*, 2000), that is, for durations longer than the present experiments. Moreover, the development of the oesophagus, an important osmoregulatory organ was shown to be partly independent from pigmentation (Ciccotti *et al.*, 1993). Ontogenetic processes are continuous and 'stage' does not imply an instantaneous state (Youson, 1988). In the case of the transition from glass eel to elver, steps are defined by pigment stages, but these do not give information on the biological or physiological state of a glass eel (Jegstrup & Rosenkilde, 2003).

Similarly the use of the same pigmentation time for all experiments implies a lesser adjustment than if separate pigmentation times were used for each experiment. This confers, however, predictive capabilities to the model under a wide range of environmental conditions.

PIGMENTATION MODELLING

In this study the fishing location was in the Vilaine Estuary, 12 km from the sea. This short distance and the heavy fishing pressure (Briand *et al.*, 2003) resulted in a majority of V_B and VI_{A0} pigment stages throughout the season (Table II). These conditions helped the building of a model using gamma distributions, because there was a single peak in numbers of glass eels entering the population at time zero (Manly, 1990). The progressive ageing of the sample collected in the estuary from February to April was corrected with the use of an initial pigmentation time calculated from the initial pigment stages composition. A sample consisting of multiple waves of glass eels having entered the estuary (*i.e.* with several peaks in number entering at time zero) would therefore not have been well described, and

this may explain the higher mean absolute residuals observed in the validation experiments V_1 and V_2 (Fig. 3).

The model should be used to describe samples collected in estuaries in winter and springtime with temperatures ranging from 0 to 20° C. Accordingly, the model should be used for salinities ranging from 0 to 27. With a salinity of 35, the validation experiment V_4 was out of the model range and had a lesser adjustment (higher mean absolute residual) with an exacerbated slowing down effect (Fig. 3). Other experiments would therefore be needed to analyse pigmentation kinetics in the sea.

Similarly, other experiments would be needed to extend the model to the first stage V_A whose importance was stressed near the mouth of the estuary (Charlon & Blanc, 1982) and to the two last and longest stages VI_{A4} and VI_B (Strubberg, 1913; Ciccotti *et al.*, 1993).

MODEL APPLICATIONS

The space and time dynamics of the glass eels migration in a given site results from three different interacting features. The first feature is inherent to the overall composition of the glass eel cohort, that depends on the developmental stage as well as on the physiological state of the single individuals (Boëtius & Boëtius, 1989; Désaunay & Guérault, 1997). De Casamajor *et al.* (2001b) did not observe any significant difference in the quality and physiological state of successive runs of unpigmented glass eels arriving at the Biscay Bay coast in the course of a season. Therefore it is possibly that the timing of arrival near the coast mostly determines the variation in the estuarine sojourn, mirrored in the developmental level and hence in the pigmentation stages of the glass eel groups collected in the estuary (Jellyman *et al.*, 1999; De Casamajor *et al.*, 2001a).

The second and strongest factor is extrinsic, and is represented by the hydrological dynamics of the water masses in the estuary, that drives the upstream transport of glass eels when they are in their passive phase and facilitate or oppose their active swimming performances when in the colonization stage (Gascuel, 1986; McCleave & Wippelhauser, 1987). As a consequence, the same glass eel cohort can evolve in different pigmentation clusters if the migratory shoal breaks up in relation to unfavourable hydrological conditions in the estuary (Elie & Rochard, 1994; De Casamajor *et al.*, 2000).

At a third level, the single estuarine abiotic conditions (*e.g.* temperature, salinity variations turbidity and current speed) influence the individuals, in that they affect their specific developmental pace but also because they might condition their individual response to environmental stimuli (Edeline *et al.*, 2004).

On the whole, most authors unanimously report a major time frequency, *i.e.* a 2 week cycle of the waves of invasion of glass eels. This periodicity of ascent is evident from abundance trends in most estuaries (Jellyman, 1979; Sorensen & Bianchini, 1986; Ciccotti *et al.*, 1995) as well as from the pigmentation frequency composition of glass eel samples (Elie, 1979; Boëtius & Boëtius, 1989). This periodicity in the peaks of abundance and in the glass eels pigmentation composition can change or level out in relation to abnormalities in the migration progress such as quantitative reductions, ecological disturbances or fishing pressure.

Within an estuary, the timing of arrival will determine the temporal variation in recruitment strength; hydrological factors will modulate the spatial and temporal dynamic of migration, while abiotic factors will determine pigment stage evolution, which could also be related to behavioural response such as settlement. Monitoring of temperatures and salinities allows the evolution of pigment stages of a sample collected at one place in the estuary and at repeated intervals to be modelled. For each stage, it is possible to add the pigmentation time necessary to reach this stage to the pigmentation time corresponding to the temperatures and salinities recorded between each sampling date, and predict a change in pigment stages. The difference between predicted and observed values provides an idea for the net increase or decrease for each stage. These variations are the consequence of recruitment, migration, mortality and settlement processes that could in turn be modelled, and fitted on the data.

The seasonal variation of pigment stages would then provide an ecological descriptor of the migration course allowing fast and affordable monitoring of the waves of glass eels entering the estuary. It could therefore be used in field studies, as the tool to trace out the migratory pattern, but also describe the anthropogenic pressures applied to glass eels. For instance, for glass eel fisheries, pigment stage collected at different space and time could be included in a model used to predict and post-evaluate the effect of fishing regulations.

We would like to thank R. Poole for correcting the manuscript.

References

- Antunes, C. & Tesch, F. W. (1997). Eel larvae (*Anguilla anguilla* L.) caught by R. V. "Heincke" at the European continent slope in autumn 1991. *Ecology of Freshwater Fish* **6**, 50–52.
- Arai, T., Otake, T. & Tsukamoto, K. (1997). Drastic change in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* **161**, 17–22.
- Arai, T., Kotake, A., Ohji, M., Miller, M. J., Tsukamoto, K. & Miyazaki, N. (2003). Occurrence of sea eels of *Anguilla japonica* along the Sanriku Coast of Japan. *Ichthyological Research* **50**, 78–81.
- Bertin, L. (1951). *Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphroditisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses*. Paris: Payot.
- Birrell, L., Cramb, G. & Hazon, N. (2000). Osmoregulation during the development of glass eels and elvers. *Journal of Fish Biology* **56**, 1450–1459. doi: 10.1006/jfbi.2000.1271
- Bishop, R. E. & Torres, J. J. (2001). Leptocephalus energetics: assembly of the energetic equation. *Marine Biology* **138**, 1093–1098.
- Bishop, R. E., Torres, J. J. & Crabtree, R. E. (2000). Chemical composition and growth indices in leptocephalus larvae. *Marine Biology* **137**, 205–214.
- Boëtius, I. & Boëtius, J. (1989). Ascending elvers, *Anguilla anguilla*, from five European localities. Analyses of pigmentation stages, condition, chemical composition and energy reserves. *Dana* **7**, 1–12.
- Boëtius, J. (1976). Elvers, *Anguilla anguilla* and *Anguilla rostrata* from two Danish localities. Size, body weight, developmental stage and number of vertebrae related to the time of ascent. *Meddelester fra Danmarks Fiskeri- og Havundersogelser* **7**, 199–220.
- Briand, C., Fatin, D., Feunteun, E. & Fontenelle, G. (2003). Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in a fished Atlantic estuary. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 377–384.

- Briand, C., Fatin, D. & Lambert, P. (2004). Effets de la salinité et de la température sur la cinétique de pigmentation des civelles (*Anguilla anguilla*). *Cybium* **28**, 247–254.
- Cantrelle, I. (1981). Etude de la migration et de la pêche des civelles (*A. anguilla* L. 1758) dans l'estuaire de la Gironde. PhD Thesis, Université Paris VI, Paris.
- Castle, P. H. J. (1997). Garden eel leptocephali: character, generic identification, distribution, and relationship. *Bulletin of Marine Science* **60**, 6–22.
- Charlon, N. & Blanc, J. M. (1982). 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. *Archiv für Hydrobiologie* **93**, 238–255.
- Ciccotti, E., Macchi, E., Rossi, A., Cataldi, E. & Cataudella, S. (1993). Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimation to freshwater and seawater: morphological changes of the digestive track. *Journal of Applied Ichthyology* **9**, 74–81.
- Ciccotti, E., Ricci, T., Scardi, M., Fresi, E. & Cataudella, S. (1995). Intraseasonal characterization of glass eel migration in the River Tiber: space and time dynamics. *Journal of Fish Biology* **47**, 248–255.
- Cieri, M. D. (1999). Migration, growth, and early life history of the American eel (*Anguilla rostrata*). PhD Thesis, University of Maine.
- Creutzberg, F. (1958). Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.). *Nature* **181**, 857–858.
- De Casamajor, M. N. (1998). Comportement migratoire de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour en fonction de la variabilité des conditions environnementales. PhD Thesis, Université de Pau et des pays de l'Adour, Paris, France.
- De Casamajor, M. N., Prouzet, P. & Lazure, P. (2000). Identification des flux de civelles (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques de l'estuaire de l'Adour. *Aquatic Living Resources* **13**, 411–420.
- De Casamajor, M. N., Lecomte-Finiger, R. & Prouzet, P. (2001a). 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. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* **324**, 1011–1019.
- De Casamajor, M. N., Lecomte-Finiger, R. & Prouzet, P. (2001b). Détermination de l'état d'amaigrissement des civelles (*Anguilla anguilla*) en migration en zone côtière et estuarienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* **324**, 345–353.
- De Casamajor, M. N., Lecomte-Finiger, R. & Prouzet, P. (2003). Caractéristiques biologiques des civelles (*Anguilla anguilla*) lors de la transition en estuaire. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **368**, 109–124.
- Désaunay, Y. & Guérault, D. (1997). Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystems productivity. *Journal of Fish Biology* **51**, 317–339.
- Dou, S., Miller, M. J. & Tsukamoto, K. (2003). Growth, pigmentation and activity of juvenile Japanese eels in relation to temperature and fish size. *Journal of Fish Biology* **63**, 152–165. doi: 10.1111/j.1095-8649.2003.00211.x
- Eales, J. G. (1985). The peripheral metabolism of thyroid hormones and regulation of thyroidal status in poikilotherms. *Canadian Journal of Zoology* **63**, 1217–1231.
- Eales, J. G. & Shostak, S. (1986). Influences of temperature and pH on free T4 and free T3 in charr and trout plasma. *General and Comparative Endocrinology* **61**, 272–277.
- Edeline, E., Dufour, S., Briand, C., Fatin, D. & Elie, P. (2004). Thyroidal status is related to migratory behavior in glass eels of *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* **282**, 261–270.
- 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. PhD Thesis, Université de Rennes, France.
- Elie, P. & Daguzan, J. (1976). Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* (poisson téléostéen anguilliforme) élevées expérimentalement à diverses températures au laboratoire. *Annales de la Nutrition et de l'Alimentation* **30**, 229–244.

- Elie, P. & Rochard, E. (1994). Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **335**, 81–98.
- Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I. & Charlon, N. (1982). Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. *Vie et Milieu* **32**, 149–157.
- Gascuel, D. (1986). Flow carried and swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **40**, 321–326.
- Haro, A. & Krueger, W. H. (1988). Pigmentation, size, and migration of elvers (*Anguilla rostrata*, Lesueur) in a coastal Rhode Island stream. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 2528–2533.
- Hickman, R. A. (1981). Densities and swimbladder development of juvenile American eels *Anguilla rostrata* (Le Sueur) as related to energetics of migration. *Journal of Fish Biology* **18**, 507–517.
- Hulet, W. H. (1978). Structure and functional development of the eel leptocephalus *Ariosoma balearicum* (de la roche, 1809). *Philosophical Transaction of the Royal Society London* **282**, 107–138.
- Hulet, W. H. & Robins, R. (1989). The evolutionary significance of the leptocephalus larvae. In *Fishes of the Western North Atlantic*, Vol. 2 (part 9) (Böhlke, E. A., ed.), pp. 669–679. New Haven, CT: Sears Foundation for Marine Research.
- Jegstrup, I. M. & Rosenkilde, P. (2003). Regulation of post-larval development in the European eel: thyroid hormone level, progress of pigmentation and changes in behaviour. *Journal of Fish Biology* **63**, 168–175. doi: 10.1046/j.1095-8649.2003.00138.x
- Jellyman, D. J. (1979). Upstream migration of glass eel (*Anguilla* sp.) in the Waikato river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **13**, 13–22.
- Jellyman, D. J., Chisnall, B. L., Bonnett, M. L. & Sykes, J. R. E. (1999). Seasonal arrival patterns of juvenile freshwater eels (*Anguilla* spp.) in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **33**, 249–261.
- Kawakami, Y., Mochioka, N., Kimura, R. & Nakazono, A. (1999). Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid content and migration adaptability of Japanese glass-eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **238**, 1–19.
- Kempton, R. A. (1979). Statistical analysis of frequency data obtained from sampling an insect population grouped by stages. In *Statistical Distributions in Scientific Work* (Ord, J. K., Patil, G. P. & Tailie, C., eds), pp. 401–418. Fairland, MD: International Cooperative Publishing House.
- Lecomte-Finiger, R. (1983). Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille, *Anguilla anguilla*, L. 1758, des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion: Narbonnais et Roussillon. PhD Thesis, Université de Perpignan, France.
- Leloup, J. & De Luze, A. (1985). Environmental effects of temperature and salinity on thyroid function in Teleost fishes. In *The Endocrine System and the Environment* (Follet, B. K., Ishii, S. & Chandola, A., eds), pp. 23–32. Tokyo: Japan Scientific Society Press.
- Manly, B. F. J. (1990). *Stage Structured Populations* (Usher, M. B., ed.). London: Chapman & Hall.
- 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.
- McCleave, J. D. & Wippelhauser, G. (1987). Behavioral aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eel. *American Fisheries Society Symposium* **1**, 138–150.
- Mellinger, J. (1994). Le rôle des hormones thyroïdiennes dans le développement des poissons. *Bulletin de la Société Zoologique de France* **119**, 315–324.
- Monaco, F., Roche, J., Carducci, C., Carlini, F., Cataudella, S., Felli, P., Andreoli, M. & Dominici, R. (1981). Influence du changement d'habitat (eau de mer et eau douce)

- sur la biosynthèse de la thyroglobuline in vivo chez des civelles d'anguilles atlantiques, *Anguilla anguilla* L. *Compte Rendu Séances Société de Biologie et de ses Filiales* **175**, 452–456.
- Ozaki, Y., Okumura, H., Kazeto, Y., Ikeuchi, T., Ijiri, S., Nagae, M., Adachi, S. & Yamauchi, K. (2000). Developmental change in pituitary-thyroid axis, and formation of gonads in leptocephali and glass eels of *anguilla* spp. *Fisheries Science* **66**, 1115–1122.
- Pankhurst, N. W. (1983). Retinal development in larval and juvenile European eel, *Anguilla anguilla* (L.). *Canadian Journal of Zoology* **62**, 335–343.
- Panu, A. (1929a). Les pigments du tégument de l'anguille. Etude morphologique et biologique. PhD Thesis, Faculté des sciences de Paris, Paris.
- Panu, A. (1929b). Sur l'influence des caractères physico-chimiques du milieu sur l'évolution du pigment et l'état physiologique de l'anguille. *Comptes Rendus de la Société Biologique* **101**, 279–281.
- Pfeiler, E. (1999). Developmental physiology of elopomorph leptocephali. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* **123**, 113–128.
- Power, D. M., Llewellyn, L., Faustino, M., Nowell, M. A., Björnsson, B. T., Einarsdottir, I. E., Canario, A. V. M. & Sweeney, G. E. (2001). Thyroid hormones in growth and development of fish. *Comparative Biochemistry and Physiology C* **130**, 447–459.
- Robins, C. R. (1989). The phylogenetic relationship of the anguilliform fishes. In *Fishes of the Western North Atlantic*, Vol. 2 (part 9) (Böhlke, E. A., ed.), pp. 9–23. New Haven, CT: Sears Foundation for Marine Research.
- Sadler, K. (1979). Effect of temperature on the growth and survival of the European eel, *Anguilla anguilla* L. *Journal of Fish Biology* **15**, 499–507.
- Schmidt, J. (1909). Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel (*Anguilla vulgaris*, Turt.). *Meddelester fra Kommissionen for Havundersøgesler, serie Fiskeri Copenhagen* **III**, 1–17.
- Smith, D. G. (1989). Introduction to leptocephali. In *Fishes of the Western North Atlantic*, Vol. 2 (part 9): *Leptocephali* (Böhlke, E. A., ed.), pp. 657–677. New Haven, CT: Sears Foundation for Marine Research.
- Sorensen, P. W. & Bianchini, M. L. (1986). Environmental correlates of the freshwater migration of elvers of the American eel in a Rhode Island brook. *Transactions of the American Fisheries Society* **115**, 258–268.
- Strubberg, A. C. (1913). The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. *Meddelester fra Kommissionen for Havundersøgesler, serie Fiskeri Copenhagen* **4**, 1–11.
- Tesch, F. W. (1980). Occurrence of eel *Anguilla anguilla* larvae west of the European continental shelf, 1971–1977. *Environmental Biology of Fishes* **5**, 185–190.
- Tesch, F.-W. (2003). *The Eel* (Thorpe, J. E., ed.), 3rd edn. London: Blackwell Publishing.
- Tsukamoto, K. (1990). Recruitment mechanism of the eel, *Anguilla japonica*, to the Japanese coast. *Journal of Fish Biology* **36**, 659–671.
- Tsukamoto, K., Nakai, I. & Tesch, F. W. (1998). Do all freshwater eels migrate? *Nature* **396**, 635.
- Tzeng, W. N. & Tsai, Y. C. (1994). Change in otolith microchemistry of the Japanese eel *Anguilla japonica*, during its migration from the ocean to the rivers of Taiwan. *Journal of Fish Biology* **45**, 671–683.
- Tzeng, W. N., Wang, C. H., Wickström, H. & Reizenstein, M. (2001). Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic sea. *Marine Biology* **137**, 93–98.
- Vilter, V. (1946). Action de la Thyroxine sur la métamorphose larvaire de l'anguille. *Comptes Rendus de la Société Biologique* **140**, 783–785.
- Youson, J. H. (1988). First metamorphosis. In *Fish Physiology*, Vol. XIB (Hoar, W. S. & Randall, D. J., eds), pp. 135–196. New York: Academic Press.

Partie 4 :Modélisation de la dynamique de population

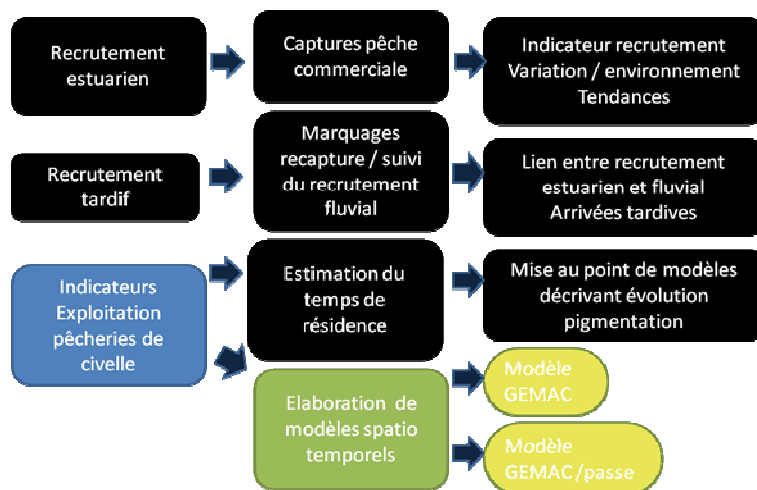
Les données et le modèle de pigmentation décrits dans les deux parties précédentes sont maintenant utilisés pour développer le modèle GEMAC (glass eel model to assess compliance). A la base du modèle GEMAC se trouve la nécessité de développer une méthode permettant d'évaluer les impacts anthropiques en estuaire, à la fois dans les zones riches et pauvres en données. Le modèle se base sur le concept que la capturabilité des civelles est relative au volume de l'estuaire. Elle va augmenter si les civelles se concentrent dans une zone restreinte de l'estuaire. Le rapport entre le volume d'eau filtré par la pêcherie (effort de pêche) et le volume de l'estuaire est utilisé pour calculer la mortalité par pêche.

Le modèle GEMAC a fait l'objet de plusieurs versions, la version 1.0 a été développée dans le cadre du projet SLIME <http://www.diadfish.org/english/SLIME.htm>. La version 2.0 a été développée et testée sur les estuaires de la Loire, de la Gironde et du Tibre. Elle intègre les temps pigmentaires dans la matrice des effectifs et gère leur évolution par des matrices de transition. Elle est présentée au chapitre 11

La version 2.1 du modèle GEMAC est une adaptation développée sur la Vilaine qui inclue les montées sur la passe à anguille.

Chapitre 11. BEAULATON L. and BRIAND, C., 2007. Effect of management measures on glass eel escapement. ICES journal of Marine Science, 64, 1402-1413.

Chapitre 12. BRIAND C., BEAULATON, FATIN D., non publié. Transition of behaviour and density dependent migration at the glass eel (*Anguilla anguilla*) stage. Non publié



11 Effet des mesures de gestion sur l'échappement de civelles.

Laurent Beaulaton, Cédric Briand.

RESUME

Les stocks d'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*) ont décliné de manière continue depuis 1980. Un modèle, GEMAC, nommé Glass Eel Model to Assess Compliance, a été développé avec pour objectif d'évaluer les impacts anthropiques sur les civelles en estuaire et évaluer l'effet des mesures de gestion, d'aider les initiatives de restauration du stock. Le modèle est décrit puis appliqué à deux estuaires avec des pressions anthropiques contrastées, la Vilaine et la Garonne. Il évalue la proportion de civelles sédentarisées relativement à une situation sans impact avec le %S/R courant ou pristine (%S/R0). Le % S/R estimé (%S/R0) est de 5,5% (1,1%) pour la Vilaine et 78 % (19%) pour la Garonne, en accord avec les différents niveaux de pression anthropique dans ces deux estuaires. Une analyse de sensibilité montre que l'évaluation du %S/R est précise, et que dans les contextes pauvres en données, le %S/R est sous évalué, comme le requiert l'approche de précaution. Sept scénarios de gestion sont explorés, tous visant à réduire de moitié la pression anthropique, mais en fait menant à différents niveaux d'échappement de civelles, depuis presque zéro jusqu'à une augmentation d'un facteur 13. Cette variation met en exergue le besoin d'évaluer avec attention l'efficacité des mesures implémentées dans un contexte estuarien.

Effect of management measures on glass eel escapement

Laurent Beaulaton and Cédric Briand

Beaulaton, L., and Briand, C. 2007. Effect of management measures on glass eel escapement. – ICES Journal of Marine Science, 64:

Stocks of European eel (*Anguilla anguilla*) have declined continuously and steadily, since 1980. A model, GEMAC, namely Glass Eel Model to Assess Compliance, has been developed with the objective of assessing anthropogenic impacts on glass eels in estuaries and evaluating the effects of management measures, to support initiatives aimed at helping the eel stocks recover. The model is described and applied to two estuaries with contrasting anthropogenic pressures: the Vilaine and the Garonne. It assesses the proportion of settled glass eels relative to a non-impacted situation with current (%S/R) or pristine recruitment (%S/R₀). The estimated %S/R (%S/R₀) is 5.5% (1.1%) for the Vilaine and 78% (19%) for the Garonne, in accord with the different levels of anthropogenic pressure in these two estuaries. A sensitivity analysis shows that the assessment of %S/R is accurate, and that in a data-poor context, the %S/R is under-assessed, as required by the precautionary approach. Seven management scenarios are explored all aiming to halve the anthropogenic pressure, but in fact leading to different levels of glass eel escapement, from almost zero to a 13-fold increase. This variation emphasizes the need for the estuarine context of eel stock management to be carefully evaluated for effectiveness when implementing management measures.

Keywords: anthropogenic mortality, fisheries management, GEMAC, glass eel, process-based model.

Received 3 January 2007; accepted 29 April 2007.

L. Beaulaton: CEMAGREF, "Estuarine ecosystems and diadromous fish" Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France. C. Briand: Institution d'Aménagement de la Vilaine, Boulevard de Bretagne, 56 130 La Roche Bernard, France. Correspondence to L. Beaulaton: tel: +33 5 57 89 27 17; fax: +33 5 57 89 08 01; e-mail: laurent.beaulaton@bordeaux.cemagref.fr

Introduction

The continuous and steady decline in glass eel (*Anguilla anguilla*) recruitment and more generally in European eels has given rise within ICES, and the worldwide scientific community, to grave concern about the status of eels (ICES, 2000; Dekker *et al.*, 2003; FAO EIFAC and ICES, 2006). Among the reasons suggested for the decline, some apply specifically to the glass eel stage: industrial water intake, habitat modification and reduction, migration barriers such as dams and diversions, and fisheries. The last are concentrated in the Bay of Biscay (87% of European glass eel fisheries), where 76% of recruitment of the species occurs (Dekker, 2000b). The direct mortality factors encountered at the glass eel stage do not decrease with declines in the resource: as prices increase, fisheries remain attractive whereas other mortality factors such as industrial water intake remain constant.

In 1997, the glass eel fisheries employed more than 1200 professional fishers, generated a turnover of €68 million, and ranked as the most important in terms of income of Bay of Biscay fisheries, ahead of sole (*Solea solea*), European hake (*Merluccius merluccius*), European anchovy (*Engraulis encrasicolus*), and langoustine (*Nephrops norvegicus*) fisheries (Castelnaud, 2000). The European Commission has stressed the need to develop management plans for each river basin (as laid out in the EU Water Framework Directive 2000/60/EC) and all life stages (CEC, 2005). Within river basins, the estuary is the practical management unit for the glass eel stage. The objective of the model we have developed is to provide a basic framework with which to assess anthropogenic impacts on the glass eel stage in estuaries.

Here, we describe the GEMAC model, Glass Eel Model to Assess Compliance, and apply it to two river basins, the Vilaine and the Garonne, with different anthropogenic pressure: a dam closes the estuary and an intensive fishery is prosecuted in the Vilaine, and a moderately intensive fishery with industrial water intake only is the situation in the Garonne. A sensitivity analysis of the model is also conducted, and the model is applied to aggregated data derived from administrative sources, which are more readily available than highly detailed data from research projects, to assess the utility of the model in a data-poor context. Finally, management scenarios are tested, their impact on glass eel stock is analysed, and the consequences on spawner output are discussed.

Methods Model

GEMAC is a spatially explicit, biological process-based model that can be applied on a daily time-scale. It is used to investigate how glass eel fisheries and industrial water intake affects the number of settled glass eels in an estuary with either current or pristine levels of recruitment, under different management regimes. It also helps to derive proxies for management purposes, and can be run in data-poor situations. The processes handled by the model are recruitment, pigmentation, settlement, migration, natural mortality, and fisheries and industrial water intake. The model has been developed in R (R Development Core Team, 2005). An earlier version of the model is described in detail in the SLIME project (Dekker *et al.*, 2006). A full description of GEMAC 2.0, which is used here, is provided in the Appendix, so only the main concepts are given below.

Daily recruitment

Daily recruitment can either be real data or can be fitted to the common trend in recruitment found throughout Europe (Dekker *et al.*, 2006).

Pigmentation

Glass eels are separated into stages according to the classification of Elie *et al.* (1982), by pigmentation. The pigmentation stage structure is calculated from pigmentation time, reflecting a glass eel's experience of environmental conditions (temperature, salinity) in the estuary (Briand *et al.*, 2005a). The movement of glass eels from one pigmentation class to the next requires a transition matrix derived from daily values of temperature and salinity in the estuary.

Settlement

Glass eels settle in an estuary according to their pigmentation time. Settlement means an adoption of a benthic behaviour, typical of yellow eels. From then on, they are assumed to be inaccessible to the fishery and industrial water intake.

Migration

Glass eels migrate upstream in the estuary, from one area to the next. Migration is handled with a transition matrix. The probability of changing area is inversely proportional to the length of the area, and directly proportional to migration speed, which is assumed to be constant over the whole study area. Glass eel migration speed can be determined empirically using the methods described in Beaulaton and Castelnaud (2005), or estimated by the model.

Natural mortality

As natural mortality has an equivalent role in the model as anthropogenic mortality or settlement, this parameter needs to be fixed. Data on natural mortality of eels are scarce. Berg and Jorgensen (1994) found daily mortalities from stocking experiments of 0.31 g 0+ eels ranging from 0.0138 to 0.0233. Bisgaard and Pedersen (1991) assessed a daily mortality of 0.0049 from marking experiments on <15 cm eels. An average value of 0.01 is used for daily instantaneous natural mortality in this study.

Fisheries and industrial water intake

We consider glass eel fishing and losses attributable to industrial water intake as analogous to filtering particles from a fluid. The filtration rate corresponds to the volume filtered by a fishery or an industrial water intake divided by the volume of the area. Allowing for a concentration factor, the filtration rate is considered to be equivalent to an estimate of instantaneous mortality caused by fishing or the intake of water by industry.

Model output

The main output of the model is a management target, which has been defined in terms of both mortality and biomass (Sissenwine and Shepherd, 1987; Mace, 1994). The model mortality target is the proportion of settled glass eels per recruit relative to non-impacted conditions (%S/R), defined as follows:

$$\%S/R = \frac{(\text{escapement})_{F,F'}}{(\text{escapement})_{F=0,F'=0}}.$$

For each area, the escapement corresponds to the number of settled glass eels added to the number of the glass eels alive on the last day of the simulation (see Appendix). Escapement is computed for given fishing effort and industrial water intake. To calculate escapement in non-impacted conditions (no fishing, no industrial water intake), we fixed the instantaneous rate of anthropogenic mortality (F and F') to zero, ran GEMAC again, and computed the escapement associated with these new conditions.

This target is the easiest to handle because it is defined in relative scale, so does not need absolute recruitment to work. As the historical decrease in recruitment is not considered in the target, it is also less subject to density-dependent processes. However, as the first draft of the proposal of European regulation (CEC, 2005) suggests a target biomass, another output is calculated: the proportion of settled glass eels relative to pristine conditions (%S/ R_0). We decided simply to multiply the %S/R by a coefficient (θ_r) representing the decrease in recruitment from a pristine state. Following the recommendations of the EIFAC/ICES working group on eels (FAO EIFAC and ICES, 2006), θ_r is the decrease in recruitment from the level of the current year compared with 100% of the mean level during the period 1950–1979. The recruitment level was calculated with the GEMAC recruitment model (Dekker *et al.*, 2006), which provides indices of recruitment from 1950 to 2004.

Case studies

The model is applied separately to two well-studied and documented watersheds (Figure 1) with contrasting human pressures: the heavily fished and dammed Vilaine estuary, and the large, open estuary of the Garonne basin, which is moderately fished but has a nuclear power plant that extracts water for cooling purposes.

The Vilaine basin

The Vilaine catchment (10 400 km², NW France, 47°30'N 2°29'W) has an intensive, small pushnet (2 × 1.13 m²) fishery for glass eels located just below an estuarine dam, 12 km from the river mouth, with the maximum number of boats operating at night ranging from 87 to 114 boats between 1999 and 2004. The study is therefore focused on the estuary below the dam. Information on catch and effort per day has been collected from logbook surveys, commercial surveys, and boat censuses (Briand *et al.*, 2003). Point estimates by mark-recapture of estuarine stock sizes are available with data on pigment stage structures in 1999, 2000, and 2002–2004 (Briand *et al.*, 2005b). The estuary is modelled using just one area and data from the fishing seasons 1998/1999 to 2003/2004.

The Garonne basin

The Gironde is the tidal part of the Garonne basin (81 000 km², SW France, 45 35'N 1°05'W). It consists of a large brackish estuary (450 km²) plus the fresh-water tidal part of the Garonne River, the Dordogne River and its tributary, and the Isle River (60 km² in all). Fishing for glass eels takes place in both brackish and fresh-water tidal areas. In 1999, in the brackish estuary, 74 fishers caught 40.6 t using large pushnets (maximum 14 m²). Upstream in the fresh-water tidal river, 75 fishers caught 8.3 t using two kinds of gear: small pushnets (2 × 1.13 m²) used by 74 fishers yielding 7.5 t, and scoopnets (1.13 m²) used by 24 fishers (one of them also using pushnets) yielding 0.8 t (Beaulaton and Castelnaud, 2007). Catch and effort were annually recorded from a group of cooperative fishers (representing 22% of glass

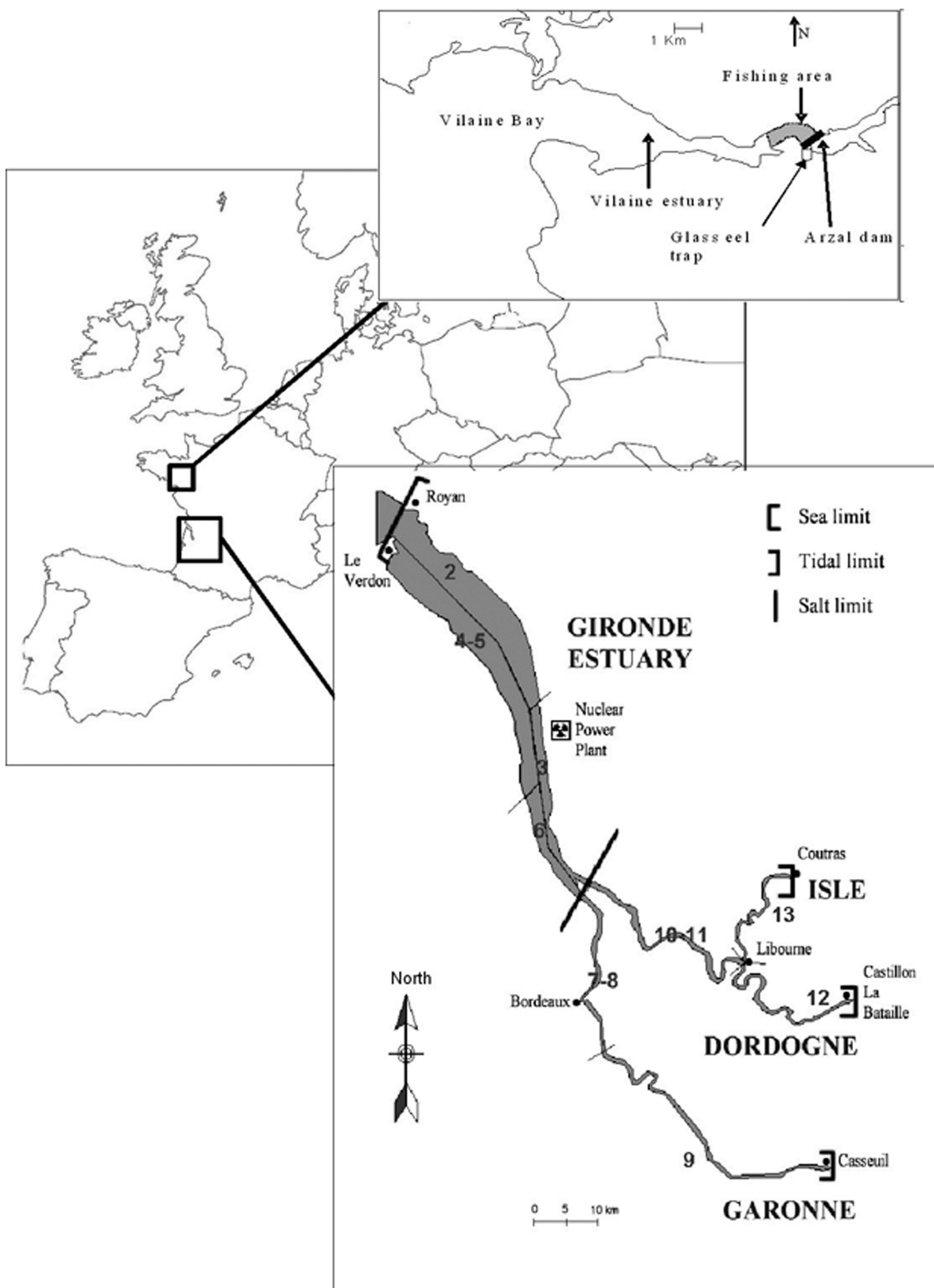


Figure 1. Map showing the areas of the case studies: the Vilaine estuary (upper map) and the Gironde (lower map). The Gironde areas are given by numbers. The Garonne axis consists of areas 4–5, 6, 7–8, and 9 and the Dordogne axis of areas 2, 3, 10–11, 12, and 13.

eel fishers in 1999) and extrapolated to the whole population (Beaulaton and Castelnaud, in press). Independent stock surveys have been conducted in the brackish estuary, giving monthly estimates of density (Girardin *et al.*, 2005). The number of fishers and their spatial distribution is estimated annually from information gathered by fisher associations and the CEMAGREF cooperative fishermen's network. A nuclear power plant (area 3) pumps $12.6 \times 10^6 \text{ m}^3$ of water per day from the brackish estuary for cooling purposes. Roqueplo *et al.* (2000) estimated that 15% of glass eels circulating in the cooling system died during a week. This equates to $1.89 \times 10^6 \text{ m}^3$ per day in which all glass eels are killed. The nuclear power plant is the main industrial water intake and at maximum capacity can pump $168 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, the same order of magnitude as the mean Dordogne river discharge ($277 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). It is assumed to be the only significant industrial water intake in the Gironde.

For our study, we used data from the fishing season 1998/1999, but disregarding scoopnet fisheries because such fishing effort has been mainly transferred to small pushnets; the use of small pushnets began in 1996. For the 1998/1999 season, scoopnet catches were <2% of the total (Beaulaton and Castelnaud, in press).

The two banks of the estuary and the corresponding rivers are considered independent in hydrographic terms, leading us to consider the Gironde as two separate estuaries (the Garonne and the Dordogne axes). This assumption is supported by the morphology of the estuary, with one channel per bank and several islands, and by the analysis of glass eel migration speed (Beaulaton and Castelnaud, 2005).

Calibration of the model

GEMAC uses seven groups of parameters, either estimated from external references or calibrated by model optimization:

- (i) *Pigmentation*. Seven parameters to convert temperature and salinity into pigmentation time and four parameters to turn pigmentation time into pigmentation stage. Values were estimated from experimental data (Briand *et al.*, 2005a).
- (ii) *Filtration*. Daily filtration capacities of a boat or an industry. For the fishery, one parameter for the Vilaine estuary and two for the Gironde, for large and small pushnets, respectively. The concentration factor (see Appendix) is mixed with these parameters, which are calibrated by optimization. The daily instantaneous filtration induced by the nuclear power plant on the Gironde is fixed to the mean volume pumped by the power plant and corrected for glass eel survival (see above and Appendix).
- (iii) *Volume*. One parameter for each area, i.e. one for the Vilaine estuary and nine for the Gironde, fixed to the estimated water volume of each area.
- (iv) *Settlement*. Two parameters for the gamma cumulative distribution function. These parameters are calibrated by optimization for the Gironde, and the same values are assigned to the Vilaine estuary.
- (v) *Recruitment*. A common trend is used for both case studies (Dekker *et al.*, 2006). It uses latitude, basin surface, temperature, discharge, and tide to provide an index of relative abundance. Scale parameters are used to convert this relative abundance into absolute abundance. As six years are explored for the Vilaine basin, six scaling parameters (one

for each year) are required. For the Gironde, two scaling parameters are required, one for each bank. In the Vilaine, because of the intensive fishing pressure, escapement is mostly outside the fishing season. The percentage of recruitment in April is modelled with six additional parameters (one for each year) to account for late recruitment variations. Scale and late recruitment parameters are calibrated by optimization.

(vi) *Natural mortality*. One parameter, fixed.

(vii) *Migration*. The length of each area is used as input. One parameter for glass eel speed is calibrated by optimization in the Gironde.

We optimized a weighted error sum of squares with the “L-BFGS-B” method of Byrd *et al.* (1995), which allows variables to be constrained within lower and upper bounds. For the Vilaine estuary, the optimization is therefore conducted on 13 parameters (1 for filtration and 12 for recruitment) in fitting a stock estimate, daily catch, total annual catch, and stage structure. For the Gironde, the optimization is on seven parameters (two for filtration, two for settlement, two for recruitment, and one for migration), fitting daily observed catch, daily observed catch per unit effort (cpue) as an abundance index, and daily density data from a scientific survey.

Sensitivity analysis

The influence of parameters on the main output, i.e. %S/R, is tested using a uniform random sample of parameter values in a range of 15% around their calibrated value. Fishing filtration, volume, settlement, recruitment, mortality, and migration parameters are sampled, and provide 500 combinations of parameters from which to compute %S/R. The value of the parameter is expressed in a relative way, i.e. its value is divided by the calibrated value. The values of %S/R are analysed by GLM with quasi-likelihood, logit link, and a variance equal to $\mu^2/(1 - \mu)^2$. This method is adapted for percentages (McCullagh and Nelder, 1989). We used a GLM to predict the effect of an increase of 1% of each parameter on the %S/R scaled by its predicted value in the absence of any change. Results are expressed in terms of relative change in %S/R, and the effect of parameter variations is compared between the Vilaine and the Gironde.

Application of GEMAC in data-poor contexts

A major obstacle to management in this way is that few estuaries are monitored as intensively as the Vilaine and the Gironde. In our case, in the absence of scientific survey data, the only data available would have come from the fishery administration, and at best the effort would have been estimated from the annual number of fishers. Therefore, we tested the effect of using such limited aggregated data on the %S/R. To produce more realistic and better estimates with these aggregated data, effort is set to zero during legal weekly closures. Other parameters were kept to their calibrated value, and %S/R was computed and compared with %S/R values computed with more accurate daily data.

Test of management measures

In the EU's proposed regulation (CEC, 2005), one of the measures suggested is a reduction of 50% of fishing effort. We extended this suggestion to cover industrial water intake too, and used GEMAC to test the effects on glass eel escapement. A reduction of 50% of

both fishing effort and industrial water intake might be achieved by the following:

- (i) *Licence control*. The number of fishers and the industrial intake are halved.
- (ii) *Fortnightly closure*. All anthropogenic impacts are banned either for the first or the second fortnight of a month and authorized for the other. Two scenarios are therefore possible, depending on which fortnight is closed.
- (iii) *Daily closure*. All anthropogenic impacts are banned during even days and authorized during odd days.
- (iv) *Seasonal closure*. The length of the season is reduced. Fishing is authorized for some 5 months per season from 15 November to 15 April. The fishing season can be reduced by opening later and/or closing earlier. A fishing closure in the middle of a season is unlikely. We tested the following open seasons: November 15 to January 31 (early opening); January 01 to March 15 (middle season opening); February 01 to April 15 (late opening). Industrial water intake is also banned during fishing closure.

Results

GEMAC outputs and goodness-of-fit

In the Vilaine, the Pearson correlation between observed and predicted values can be summarized as follows: 0.5 for the stock estimated by mark and recapture; >0.99 for the total annual catch; 0.32–0.74, depending on year, for pigment stage structures; 0.63 and 0.79 for daily catches in 1998/1999 and 1999/2000, the only two seasons for which daily data are available. From 1998/1999 to 2003/2004, the mean %S/R is 5.5% and varies from 2% to 10% according to the length of the fishing season and the strength of late recruitment. The mean %S/ R_0 is 1.1% and ranges from 0.3% (2001/2002) to 2.8% (1998/1999) (Table 1).

For the Gironde, the correlation between observed and predicted catches, cpue, and density range from 0.85 to 0.94, 0.63 to 0.73, and 0.58 to 0.86, respectively, depending on area. The %S/R is estimated as 78%, and %S/ R_0 as 19% (Table 1).

Calibrated parameters

For the Vilaine, annual recruitment as estimated by the model decreases from 17.2 to 7.4 t from 1998/1999 to 2004/2005. April recruitment ranges from 0.1% to 11.2% of the seasonal total recruitment and is within the range of values observed from 1987 to 1995. Values are larger for the Gironde in 1998/1999, where the recruitment calculated on the Garonne axis is 84.0 t and on the Dordogne axis is 52.3 t, giving a total recruitment of 136 t for the whole Gironde (Table 1).

The filtration rate is calculated to be $1.4 \times 10^5 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1} \text{ boat}^{-1}$ for the pushnet fishery in the Vilaine, about ten times larger than daily filtration estimates for the similar small pushnet fishery in the Gironde, $1.4 \times 10^4 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1} \text{ boat}^{-1}$. However, the latter corresponds to a shorter fishing duration: 1.6 h in the Gironde vs. 4.3 h in the Vilaine. The daily filtration of large pushnet boats in the Gironde estuary (Table 1) is estimated to be $2.0 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1} \text{ boat}^{-1}$.

The mean pigmentation time of the settlement function was 2.25 and the variance 0.135, corresponding to an intermediate pigmentation time between that necessary for passage from stage VB to VI_{A2} (1.56), and from stage VB to VI_{A3} (3.68). As the two parameters were correlated and other combinations fitted the Vilaine data too, values derived for the Gironde are used for the Vilaine.

The glass eel migration speed in the Gironde is taken as 6.1 km d^{-1} .

Sensitivity analysis

The %S/R distributions obtained with re-sampled parameters are normally distributed and the modes (and ranges) are 5.5 (4.5–7.0)% for the Vilaine and 78 (73–83)% for the Gironde (Figure 2). The associated coefficients of variation are 9.4% and 2.3%, respectively. GLM predicted and observed values agree well for the Vilaine estuary ($r = 0.995$) and the Gironde ($r = 0.998$). GLM analysis provides estimates of the influence of each parameter and classifies them for each basin (Figure 3). The first result (except for the April parameter used in the Vilaine) showed that an increase of 1% of a parameter changed the %S/R by $<0.2\%$ of its value.

For the Vilaine estuary, late recruitment had the greatest impact on results. An increase of 1% in this parameter increased the %S/R

Table 1. Comparison of Vilaine estuary and Gironde characteristics, inputs, and results.

Parameter	Vilaine estuary	Gironde
Characteristics		
Basin surface	10 400 km ²	81 000 km ²
Estuary volume	$3.5 \times 10^7 \text{ m}^3$	$3.9 \times 10^9 \text{ m}^3$
Inputs		
1999 recruitment	17 t	136 t
Official number of fishers	163	149
1999 catch	15.3 t	44.1 t
Fishing filtration (including concentration factor)		
Small pushnet	$1.4 \times 10^5 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1} \text{ boat}^{-1}$	$1.4 \times 10^4 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1} \text{ boat}^{-1}$
Large pushnet		$2.0 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1} \text{ boat}^{-1}$
Industrial water intake (corrected from glass eel induced mortality)		$1.89 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1}$
Results		
%S/R	5.5%	78%
%S/ R_0	1.1%	19%

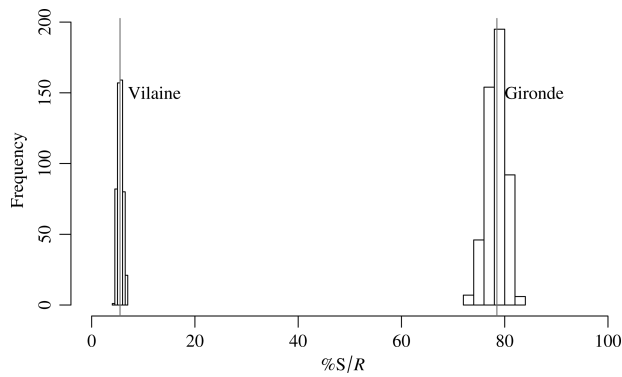


Figure 2. Distribution of %S/R for the 500 parameters randomly sampled in a range of 15% around their calibrated values for the Vilaine estuary and for the Gironde. The vertical lines are the %S/R corresponding to the calibrated parameters, i.e. 5.5% and 78% for the Vilaine and the Gironde, respectively.

from 0.002% to 0.97% of its value, and the response was proportional to the calibrated value. The %S/R sensitivities to variations in total recruitment, natural mortality, and filtration parameters were next, but variation in settlement parameters had little or no influence on the model output. For the Gironde, the large pushnet filtration was the most important parameter, and natural mortality one of the least influential. As expected, in both cases, increasing filtration parameters led to declines in %S/R, whereas increasing the volume and the natural mortality

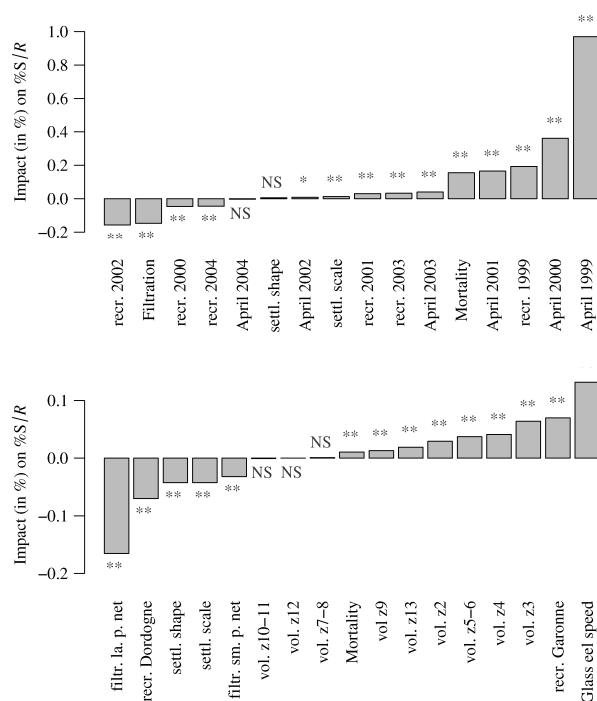


Figure 3. Sensitivity analysis: change (in %) of %S/R when each parameter is in turn increased by 1% as predicted by the GLM for the Vilaine estuary (upper panel) and for the Gironde (lower panel). The label “April 1999” means late recruitment in the 1998/1999 season; “filtr. la. p. net”, large pushnet filtration; “filtr. sm. p. net”, small pushnet filtration; “vol. Z2”, Volume of area 2; “settl.”, settlement; NS, non-significant; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

parameters increased the %S/R. In the Gironde, a faster glass eel migration speed parameter increased the %S/R. Scaling recruitment parameters (annual for the Vilaine and by bank for the Gironde) could either increase or decrease the %S/R, depending on the situation.

Application of GEMAC in data-poor contexts

The annual number of fishers in the Vilaine estuary according to official data is 163 (Table 1). Using this figure, %S/R reduces from 5.5% to 3.9%. In the Gironde, the annual numbers of fishers are 74 and 75 for large and small pushnet fisheries, respectively (Table 1). Calculated from these data, the %S/R reduces from 78% to 64%.

Test of management measures

The results of management scenarios clearly showed that all measures halving fishing and industrial effort were not equivalent (Figure 4). This difference was striking for the Vilaine estuary, where only early opening performed well and allowed a %S/R of 73% to be reached. A mid-season opening scenario was the second best performer, allowing %S/R to reach 16%. No other scenario yielded a %S/R > 9%. For the Gironde, licence control, fortnightly closure, daily closure, and early opening were almost equivalent, with a %S/R of around 87%. Late opening provided the greatest increase in %S/R (90%), and mid-season opening yielded the last increase, 83%.

Discussion

Calibration and results of the models

Like many process-based models, GEMAC has a large set of parameters to fit and is difficult to calibrate. For this reason, some parameters have been fixed, decreasing the number of free parameters. The Vilaine estuary and the Gironde model are therefore not fully optimized, so the results should be considered with care. For instance, a different rate of natural mortality could lead to differing results. However, catches, stage structure, and stock for the Vilaine model and catches, cpue, and densities for the Gironde model were well predicted.

For the Vilaine estuary, empirical measurements gave an estimated filtration rate of $49\,536\text{ m}^3\text{ d}^{-1}\text{ boat}^{-1}$ (CB, unpublished data). In the Isle River (area 13 of the Gironde), measurements made during four fishing trips in 2005 gave a mean filtration rate of $15\,482\text{ m}^3\text{ d}^{-1}\text{ boat}^{-1}$ (N. Susperrégui, pers. comm.). The ratio between the observed and the optimized filtration gives a concentration factor of 2.8 for the Vilaine estuary, and close to 1 for the Isle River.

In the Vilaine, a value of concentration factor of 2.8 seems feasible for the following reasons: (i) the fishery is mostly in the upper part of the fishing area and concentrated near the estuarine dam; (ii) the measurement of filtration rate was made during experimental trips, which are less intensive than commercial fishing. In the open Isle River, the concentration factor being close to 1 indicates that fishers do not fish glass eels in concentrated patches.

No observations of filtration capacity of large pushnets were available. The optimized filtration rate for the large pushnet was 140-fold greater than the filtration of the small pushnet in the Isle River. This is a plausible value, because the gear is six times larger, fishing duration is 3–6 times longer, and boats using large pushnets are more powerful and use tidal currents that can be stronger in the estuary than in the Isle River. Fishers deploying

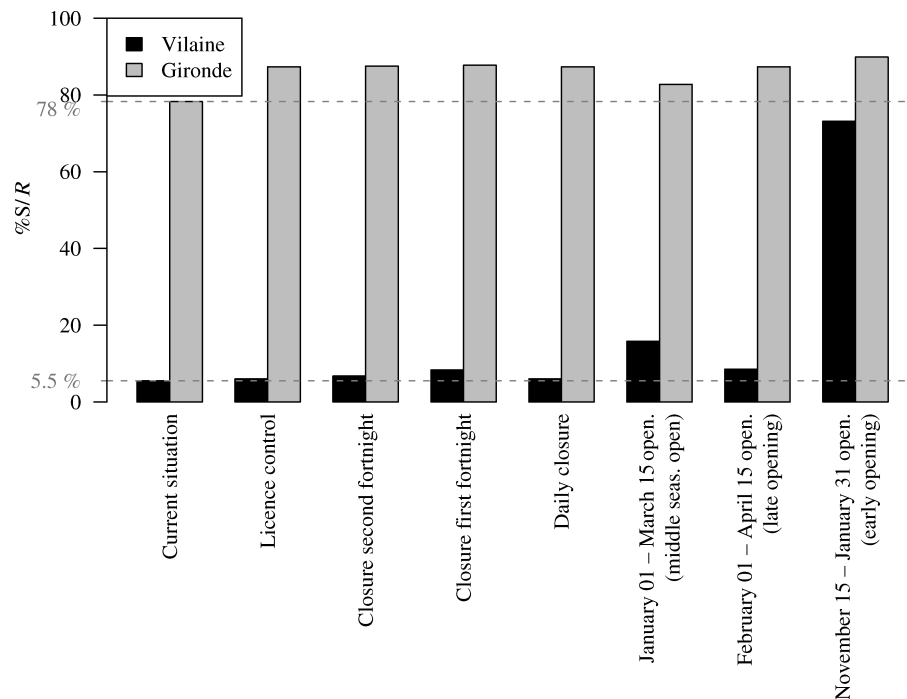


Figure 4. Effect of different management measures on %S/R in the Vilaine estuary and in the Gironde. Dashed horizontal lines are the current level of %SPR for the Vilaine estuary (5.5%) and the Gironde (78%).

large pushnets can also benefit from a small increase in concentration of glass eels near the banks (Lambert, 2005).

Glass eel migration speed has been estimated as $3\text{--}4\text{ km d}^{-1}$ in the Gironde (Beaulaton and Castelnaud, 2005), whereas the optimized value was 6.1 km d^{-1} . However, in the model, glass eel speed is not a true migration speed in the sense that it is only a proportionality coefficient to turn distance within a given segment of the estuary into a probability of moving to a different area. This probability is assumed constant from one area to the next and constant over time, irrespective of the time already spent by a glass eel in the departure area. It would be more realistic if this probability were to be drawn from a skewed distribution according to the duration spent by a glass eel in a specific area.

The calibrated settlement parameters led to maximum settlement at the VI_{A2} stage, although in the model, settlement can be observed as early as stage VB, especially in downstream areas in the Gironde where young stages are most abundant. This result is in accord with settlement events believed to occur at the VI_{A2} stage in the Vilaine (Briand *et al.*, 2005b). Settlement at this stage makes sense, because Jegstrup and Rosenkilde (2003) showed that the T4 thyroid hormone level in glass eels begins to decrease from stage VI_{A2} , and Edeline *et al.* (2004, 2005) confirmed that decreasing T4 levels corresponded to reduced migration both in experimental and field data.

Our sensitivity analysis shows that natural mortality has only a minor influence on %S/R. However, the range of values tested was just 15%, at around 0.01, despite the greater uncertainty associated with the value of natural mortality. The value of daily mortality chosen in this model (0.01) corresponds to a medium value compared with literature values, which are as high as 0.0233 (Berg and Jorgensen, 1994) and as low as 0.0049 (Bisgaard and Pedersen, 1991; Adam, 1997).

As expected, the values of %S/R are strikingly different between basins. Consistent with this study, annual exploitation rates $>95\%$

have been estimated in the Vilaine estuary, according to glass eel trap monitoring (Briand *et al.*, 2005b). These values can be compared with $(1 - \%S/R)$, which is also slightly more than 95%. However, exploitation rate and %S/R are not equivalent, even if they are closely related. In fact, $(1 - \%S/R)$ is smaller than the exploitation rate because it accounts for that fraction of fished glass eels that would have died in an unfished environment. Therefore, both values indicate that most of the recruited glass eels are fished in the Vilaine estuary during the fishing season and that the only possible escapement is after fishing season closure in late April and May.

In contrast, in the large, open Gironde estuary, the value of $(1 - \%S/R)$ (22%) indicates a less intense fishery, although no independent estimate can confirm this figure. In the Adour estuary, close to the Gironde and also undammed, where a small pushnet fishery operates both in the marine and the fluvial part of the estuary, the mean exploitation rate of the marine fishery for the years 1998–2004 was estimated to be 16.4% (Bouvet *et al.*, 2006), although the exploitation rate of the river fishery was unknown. The exploitation rate in the Gironde would, therefore, be of the same order of magnitude as the Adour marine fishery. For other eel species, rates of exploitation have been estimated at 30–50% for the *Anguilla rostrata* elver fisheries from the East River (Nova Scotia, Canada; Jessop, 2000), 44–75% for the *Anguilla japonica* elver fisheries from Shuang-chi River (Taiwan; Tzeng, 1984). These figures show that glass eel fisheries vary from one place to another. Notwithstanding, we have demonstrated with our model that the ratio between filtered volume and estuary volume is a good proxy of fishing mortality, so a cut in carrying capacity (i.e. estuary volume) will lead to an increase in fishing pressure through the increase in the volume ratio. Moreover, when carrying capacity is reduced by the construction of a dam, the concentration factor may increase, as for the Vilaine estuary.

Sensitivity analysis

Our model does not seem to be too sensitive to parameter uncertainty, as shown by our sensitivity analysis (Figure 3). The predicted distributions of %S/R are close to their calibrated values (low coefficients of variation) when the parameters are varied by 15% around the calibrated value (Figure 2). This is further illustrated by the influence of a 1% change in all parameters except April recruitment, which changed %S/R by <0.2% of its fitted value.

April recruitment has a greater influence; an increase of just 1% leads to a relative %S/R variation ranging from 0% to nearly 1%. This greater influence is explained by the fact that a glass eel recruited in April will have a better probability of escaping the fishery. As such, the response is directly proportional to the calibrated value.

Settlement parameters are one of the least important factors for the Vilaine estuary, whereas they play a major role in the Gironde (Figure 3). This is a consequence of the difference in fishing pressure in the two estuaries. In the Vilaine, variation in these parameters does not change the fact that glass eels are caught before settling during the fishing season and escape the fishery when it stops. For the Gironde, the volumes of areas 10–11, 12, and 7–8 are not significant because of the absence of (or low) anthropogenic pressure in these areas. Glass eel migration, however, is a key parameter. Its increase leads to faster upstream migration, preventing large pushnets from catching glass eels and explaining its positive influence on %S/R. Improved definition (see Appendix) might be possible, and would enhance the precision of our estimate of %S/R.

Application of GEMAC in data-poor contexts

For both case studies, replacement of daily counts of fishers by an official annual number leads to underestimating %S/R, by 7% and 18% for the Vilaine and Gironde, respectively, as a consequence of the overestimation of fishing effort. In fact, fishers do not fish every day, despite what we consider when using administration data. This smaller %S/R is in accord with a precautionary approach. The estimated %S/R is, however, not too far from the likely real value. This implies that for most estuaries, knowing the extent of the fishing area, the corresponding volume, the number of licences, and the duration of the fishing season might make it possible to provide a reasonable estimate of %S/R at the glass eel stage. The same applies for industrial water intake, for which filtered volumes are generally known. Any improvement from these raw data will permit more refined estimates to be made. For long estuaries, with several fishing areas, for instance the Loire River, an estimation of glass eel migration speed would be needed.

Test of management measures

In both case studies, licence control and fortnightly or daily closure lead to a smaller increase in %S/R than a seasonal closure scenario. However, depending on the basin and on the month when fishing is banned, a seasonal scenario can also be the least effective. As expected, if the closed period is during peak migration (the early opening scenario in both basins), %S/R increases more, whereas closure outside this peak migration period (late opening scenario for the Vilaine estuary, mid-season opening for the Gironde) can lead to less effective management. The impressive increase in the %S/R for the early opening scenario in the Vilaine estuary is a perfect illustration of this fact. However, the cost to the fishery would be a large decrease in landings from a

cumulative catch for 6 years of 70 to 22 t, if the early opening scenario were to be invoked. Clearly, the socio-economic consequences of such scenarios need to be evaluated.

General discussion

A dozen European eel population dynamics models exist, from the large scale “procrustean” model of Dekker (2000b) and Åström and Dekker (2007), to a purely theoretical model (Lambert and Rochard, 2007) and case-specific models (Sparre, 1979; Gatto *et al.*, 1982; De Leo and Gatto, 1995; Dekker, 2000a; Lambert *et al.*, 2006; Aprahamian *et al.*, 2007; Bevacqua *et al.*, 2007). Among them, just four (Dekker, 2000b; Aprahamian *et al.*, 2007; Bevacqua *et al.*, 2007; Lambert and Rochard, 2007) address the glass eel stage, and no model estimates glass eel anthropogenic mortality, despite needing it as input. GEMAC, therefore, fills a gap in European eel modelling effort. In its principles, it is similar to other process-based models such as SMEP (Aprahamian *et al.*, 2007) and Globang (Lambert and Rochard, 2007). The processes handled are similar, pigmentation being considered as a growth/ageing process. GEMAC benefits from migration processes developed in models such as the glass eel estuarine migration model SEGPA (Lambert, 2005), because this process is poorly implemented in GEMAC and migration speed seems to be one of the key parameters of our model. Conversely, GEMAC can be used to improve or complement other models that handle the whole glass eel stage poorly, if at all. In the framework of implementation of any management plan for eels, all stages need to be considered.

%S/R is the main output of GEMAC and can be related to %SPR (percentage spawner-per-recruit), representing the actual proportion of spawners produced by a basin relative to non-impacted conditions through multiplying similar percentages occurring at other life stages (yellow, silver) and produced by some of the other models cited above. The settlement phase, from settled glass eel to yellow eel, will also have to be considered because it can be seen as a critical phase. However, to our knowledge, no model explicitly considers evaluation of that phase, and GEMAC is the only model that specifically takes into account mortality at the glass eel stage.

Our results show that GEMAC can be used for an initial assessment of the anthropogenic impact at the glass eel stage. It can also help to test management scenarios and develop management proxies (e.g. the number of boats, filtration capacities), so guiding the implementation of initial management measures. Upon reaching these first steps, management will need to evaluate the impact of the measures taken. Either the model is able to produce secondary outputs that can be compared with observations and assess whether observations match predictions, or other indicators should be developed, e.g. monitoring the abundance of 0+ eels. For GEMAC, pigment stage structure could be used as a secondary output. When anthropogenic mortality is high (as in the Vilaine), glass eels are killed before they pigment. Therefore, large relative catches of young, unpigmented glass eels can indicate high pressure on the stock. However, this index is not sufficiently precise for management implementation. Another solution would be to survey glass eel density and fishing effort closely and to run the model again with the new data. Density data would allow more precise fitting of recruitment and daily anthropogenic pressure (e.g. fishing effort) information, so allowing assessment of anthropogenic impacts with greater precision. As GEMAC runs on an annual basis, the assessment can be

done from one year to another. However, additional development is needed for the model to be run during the course of a season to permit fine adjustment of management measures, e.g. deciding on earlier closure of the fishery. This implies accurate prediction of recruitment by the end of a season having known the level of recruitment at the start of the season.

The current proposal for management plans (CEC, 2005) only expresses the management target in terms of biomass. However, a target %SPR could be an easier short-term goal to manage (FAO EIFAC and ICES, 2006). The EIFAC/ICES Working Group on eel advocated an %SPR (F_{lim}) limit of 30% and a cautious %SPR (F_{pa}) of 50% (ICES, 2001) based on a target taken from other species. A recent study on European eels suggests that a %SPR > 60% would restore the eel stock (FAO EIFAC and ICES, 2006). Whatever the chosen target, the Vilaine estuary with a %S/R of 5.5% is well below any target suggested, and this is without considering the additional anthropogenic impacts that affect the stock at the yellow and silver eel stages. For the Gironde, the glass eel fisheries and the nuclear power plant alone are not large enough to exceed the target 60%. However, the anthropogenic impact on yellow and silver eel stages should be added to the value calculated here, i.e. yellow eel fisheries, and the effects of turbines and pollution.

Considering the proportion of settled glass eels relative to pristine conditions (%S/ R_0), both the Vilaine and Gironde estuaries are far from the biomass target suggested by CEC (2005), and this is without taking into account yellow or silver eel anthropogenic mortality. This is because of the decrease in glass eel recruitment since the start of the 1980s (Moriarty, 1990; Beaulaton and Castelnaud, 2007). The decline in recruitment is so large that it is unlikely that the biomass target will be reached soon. However, we here used a coefficient of decrease in glass eel recruitment to convert %S/R into %S/ R_0 . As such, we implicitly raised the cautious hypothesis that there was no density-dependent mortality in the past. To our knowledge, there is no evidence for or against this phenomenon for glass eels.

The escapement of settled glass eels is too low to permit the biomass target to be reached in either of the two estuaries. This finding, for estuaries in the central and most heavily recruited part of the distribution of the species (Dekker, 2003), supports a conclusion that immediate and massive increase in silver eel escapement is urgently needed for there to be any chance at all of recovering the European eel stock.

Acknowledgements

We acknowledge the input of Patrick Lambert in discussing the model, help in the formulation of some processes, and advice on sensitivity analysis, and Denis Fatin for his fieldwork on the Vilaine. We also thank Karin E. Limburg, Derek W. Evans, and two referees for valuable comments on the submitted version.

References

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 doctorat en hydrobiologie, Université Paul Sabatier, Toulouse III. 353 pp.

Aprahamian, M. W., Walker, A. M., Williams, E., Bark, A., and Knights, B. 2007. On the application of models of European eel *Anguilla anguilla* production and escapement to the development of Eel Management Plans: the River Severn. ICES Journal of Marine Science, 64: 000–000.

Åström, M., and Dekker, W. 2007. When will the eel recover? A full life cycle model. ICES Journal of Marine Science, 64: 000–000.

Beaulaton, L., and Castelnaud, G. 2005. The efficiency of selective tidal stream transport in glass eels entering the Gironde (France). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 378/379: 5–21.

Beaulaton, L., and Castelnaud, G. Abundance trends of glass eels (*Anguilla anguilla*) between 1978 and 1999 from fisheries data in the Gironde basin, France. In Eels at the Edge. Ed. by J. M. Casselman, and D. K. Cairns. American Fisheries Society Symposium, 58 (in press).

Berg, S., and Jorgensen, J. 1994. Stocking experiments with 0+ eel (*Anguilla anguilla*) in Danish streams: post-stocking movements, densities and mortality. In Rehabilitation of Freshwater Fisheries, pp. 314–325. Ed. by I. G. Cowx. Blackwell Scientific, Oxford. 485 pp.

Bevacqua, D., Melia, P., Crivelli, A. J., Gatto, M., and De Leo, G. A. 2007. Multi-objective assessment of conservation measures for the European eel (*Anguilla anguilla*): an application to the Camargue lagoons. ICES Journal of Marine Science, 64: 000–000.

Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Her Majesty's Stationery Office, London.

Bisgaard, J., and Pedersen, M. I. 1991. Mortality and growth of wild and introduced cultured eels (*Anguilla anguilla* (L.)) in a Danish stream, with special reference to a new tagging technique. Dana, 9: 57–69.

Bouvet, J.-C., Prouzet, P., and Bru, N. 2006. Quantification de la biomasse saisonnière de civelles (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour et estimation du taux d'exploitation saisonnier de la pêche professionnelle au tamis poussé. Ifremer, Paris. 38 pp.

Briand, C., Fatin, D., Ciccotti, E., and Lambert, P. 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., Fatin, D., Feunteun, E., and Fontenelle, G. 2005b. Estimating the stock of glass eels in an estuary by mark-recapture experiments using vital dyes. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 378/379: 23–36.

Briand, C., Fatin, D., Fontenelle, G., and Feunteun, E. 2003. Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in an Atlantic exploited estuary. Fisheries Management and Ecology, 10: 377–384.

Byrd, R. H., Lu, P., Nocedal, J., and Zhu, C. 1995. A limited memory algorithm for bound constrained optimization. SIAM Journal on Scientific Computing, 16: 1190–1208.

Castelnaud, G. 2000. Localisation de la pêche, effectifs de pêcheurs et production des espèces amphihalines dans les fleuves français. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 357/358: 439–460.

CEC. 2005. Proposal for a Council regulation establishing measures for the recovery of the stock of European Eel. com(2005): 472 final – 2005/0201 (CNS).

De Leo, G. A., and Gatto, M. 1995. A size and age-structured model of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 52: 1351–1367.

Dekker, W. 2000a. Impact of yellow eel exploitation on spawner production in lake IJsselmeer, The Netherlands. Dana, 12: 17–32.

Dekker, W. 2000b. A Procrustean assessment of the European eel stock. ICES Journal of Marine Science, 57: 938–947.

Dekker, W. 2003. On the distribution of the European eel (*Anguilla anguilla*) and its fisheries. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 60: 787–799.

Dekker, W., Casselman, J. M., Cairns, D. K., Tsukamoto, K., Jellyman, D. J., and Lickers, H. 2003. Worldwide decline of eel resources necessitates immediate action. Fisheries, 28: 28–30.

Dekker, W., Pawson, M., Walker, A., Rosell, R., Evans, D., Briand, C., Castelnaud, G., et al. 2006. Restoration of the European Eel Population; Pilot Studies for a Scientific Framework in Support

- of Sustainable Management: SLIME. Report of FP6–project FP6–022488. 19 pp.
- Edeline, E., Bardonnet, A., Bolliet, V., Dufour, S., and Elie, P. 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.
- Edeline, E., Dufour, S., Briand, C., Fatin, D., and Elie, P. 2004. Thyroid status is related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. *Marine Ecology Progress Series*, 282: 261–270.
- Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I., and Charlon, N. 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* (Poisson, Téléostéens, Anguilliforme). *Vie et Milieu*, 32: 149–157.
- FAO EIFAC and ICES. 2006. Report of the 2006 session of the Joint EIFAC/ICES Working Group on Eels. FAO/ICES, Rome/Copenhagen. EIFAC Occasional Paper, 38. ICES Document CM 2006/ACFM: 16. 352 pp.
- Gatto, M., Laniado, E., and Rossi, R. 1982. The management of eels in the Valli di Comacchio lagoon. *Oceanologica Acta*, sp: 303–307.
- Girardin, M., Castelnaud, G., and Beaulaton, L. 2005. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde: suivi des captures 2003. Etude de la faune circulante 2004. CEMAGREF, Cestas Etude, 98. 195 pp.
- ICES. 2000. Report of the ICES Advisory Committee on Fisheries Management 1999. ICES Cooperative Research Report, 236: 393–405.
- ICES. 2001. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels. ICES/EIFAC, St Andrews, Canada. ICES Document CM 2001/ACFM: 03. 87 pp.
- Jegstrup, I. M., and Rosenkilde, P. 2003. Regulation of post-larval development in the European eel: thyroid hormone level, progress of pigmentation and changes in behaviour. *Journal of Fish Biology*, 63: 168–175.
- Jessop, B. M. 2000. Size, and exploitation rate by dip net fishery, of the run of American eel, *Anguilla rostrata* (LeSueur), elvers in the East River, Nova Scotia. *Dana*, 12: 43–57.
- 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, Université Bordeaux 1. 219 pp.
- Lambert, P., Beaulaton, L., Daverat, F., and Rigaud, C. 2006. Assessment of eel stock status in Garonne and Dordogne water bodies by analysing length structures. ICES Document CM 2006/J: 07. 13 pp.
- Lambert, P., and Rochard, E. Identification of the inland population dynamics of the European eel using a pattern-oriented modelling. *Ecological Modelling*, in press (doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.03.033).
- Mace, P. M. 1994. Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 110–122.
- McCullagh, P., and Nelder, J. A. 1989. Generalized Linear Models. Chapman and Hall, London.
- Moriarty, C. 1990. European catches of elver of 1928–1988. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, 75: 701–706.
- R Development Core Team. 2005. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roqueplo, C., Lambert, P., Gonthier, P., and Mayer, N. 2000. Estimation de la mortalité des civelles de la Gironde après leur passage dans le circuit de refroidissement de la Centrale nucléaire du Blayais. Etude CEMAGREF, Groupement de Bordeaux. Etude n°58. 56 pp.
- Sissenwine, M. P., and Shepherd, J. G. 1987. An alternative perspective on recruitment overfishing and biological reference points. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 913–918.
- Sparre, P. 1979. Some necessary adjustment for using the common methods in eel assessment. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 174: 41–44.
- Tzeng, W. N. 1984. An estimate of the exploitation rate of *Anguilla japonica* elvers immigrating into the coastal waters off Shuang-Chi River, Taiwan. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica*, 23: 173–180.

Appendix

Description of GEMAC 2.0

The model is a process-based model, handling sequentially:

- (i) recruitment
- (ii) pigmentation
- (iii) mortality/settlement
- (iv) migration.

The number of glass eels in the estuary is stored in an array of three dimensions, $N_{d,\pi,j}$, d being the day, π the pigmentation time class (see below), and j the area.

Recruitment

Each day, new glass eels recruit into the estuary, and they enter the model within an initial pigmentation time class π_0 and in some area j_0 (R_{d,π_0,j_0}). The daily recruitment has been fitted separately from the model and corrected using a scaling parameter R_0 :

$$N_{d,\pi_0,j_0} = N_{d-1,\pi_0,j_0} + R_0 R_{d,\pi_0,j_0} \text{ or} \\ N_{d,\pi,j} = N_{d-1,\pi,j} \text{ for } \pi \neq \pi_0 \text{ and } j \neq j_0.$$

Pigmentation

Pigmentation time structure is calculated from gamma cumulative function (Briand *et al.*, 2005a). First, mean daily temperatures and salinities are centred to a range between 0 and 1.

$\theta_{d,j}$ = daily transformed temperature

$d_{d,j}$ = daily transformed salinity

Then, they are beta-transformed and multiplied to calculate the daily pigmentation time in area j ($\Phi'_{d,j}$).

$$\Theta_{d,j}(\theta_{d,j}; p_5; p_6) = \text{beta}(\theta_{d,j}; p_5; p_6) \\ \text{beta function of parameters } p_5, p_6$$

$$\Delta_{d,j}(d_{d,j}; p_7; p_8) = 1 - \text{beta}(d_{d,j}; p_7; p_8) \\ \text{beta function of parameters } p_7, p_8$$

$$\varphi'_{d,j} = \Theta_{d,j}(d_{d,j}; p_7; p_8) \Delta_{d,j}(d_{d,j}; p_7; p_8) \\ \text{daily pigmentation time in area } j$$

Glass eels are separated into 121 0.1 classes (π_n), from class [0,0.1[to class [11.9,12[and a 12+ class. Each day the probability of changing from one class (π_n) to the next (π_{n+i}) $\text{prob}_{\pi_n, \pi_{n+i}}$ is

calculated as follows:

$$\text{prob}_{\pi_n, \pi_{n+i}} = \max \left(0, \frac{\min(\pi_{n,e} + \varphi'_{d,j}, \pi_{n+i,e}) - \max(\pi_{n,b} + \varphi'_{d,j}, \pi_{n+i,b})}{\pi_{ne} - \pi_{nb}} \right),$$

$\pi_{n,b}$ and $\pi_{n,e}$ being the beginning and end limits of class π_n .

This formula assumes that glass eels are distributed uniformly within one class. Daily probabilities are computed for all π_n , π_{n+i} classes ($i > 0$, $n+i \leq 121$). They are stored in an array with four dimensions $T_{d,j,\pi,\pi}$. The changes in pigment time are calculated each day.

$$N_{d,\pi,j} = \sum_{\pi} (N_{d,\pi,j} * T_{d,j,\pi,\pi}).$$

A pigmentation stage structure can be deduced from the population array (N), because it is structured by pigmentation time. Glass eels reaching one pigmentation stage (VI_{A0cum} = glass eels being at or more advanced than stage VI_{A0}) are estimated for one day, one area, and one pigmentation time class using the mid-pigmentation time of this class (φ_{π}) as input to the gamma cumulated functions (Γ) corresponding to this stage:

$$VI_{A0cum} = \Gamma(\varphi_{\pi}; p_1; 1) N_{d,\pi,j};$$

$$VI_{A1cum} = \Gamma(\varphi_{\pi}; p_2; 1) N_{d,\pi,j};$$

$$VI_{A2cum} = \Gamma(\varphi_{\pi}; p_3; 1) N_{d,\pi,j};$$

$$VI_{A3cum} = \Gamma(\varphi_{\pi}; p_4; 1) N_{d,\pi,j}$$

where p_1 – p_4 are shape parameters of each cumulative stage function.

These calculations are repeated over the classes and are used to calculate the pigment stage composition for 1 d and one area. For instance, the number of glass eels at stage VI_{A0} can be computed as follows:

$$VI_{A0} = VI_{A0cum} - VI_{A1cum}.$$

Mortality/settlement

This part of the model is written classically (Beverton and Holt, 1957).

$$N_{d,\pi,j} = N_{d-1,\pi,j} e^{-Z_{d,\pi,j}}, Z_{d,\pi,j} = M + F_{d,j} + F'_{d,j} + S_{d,\pi,j},$$

where M is the natural mortality, $F_{d,j}$ the fishing mortality, $F'_{d,j}$ the industry water intake mortality, and $S_{d,\pi,j}$ is the settlement. The presence of a dimension in the subscript (e.g. π) indicates that the quantity varies over that dimension (e.g. pigmentation time class).

The fishing mortality or the industrial water intake mortality is calculated from the ratio of the total volume filtered by either fishery ($\Psi_{d,j}$) or industrial water intakes ($\Psi'_{d,j}$) and the volume of the estuarine zone (V_j), corrected by the factor ψ . This factor

is a glass eel concentration factor for the fishery and the percentage of glass eels killed by industry water intake.

$$F_{d,j} = \frac{\psi \Psi_{d,j}}{V_j}$$

$$F'_{d,j} = \frac{\psi' \Psi'_{d,j}}{V_j}.$$

For fishing mortality, the total volume filtered ($\Psi_{d,j}$) can be split into the mean volume filtered by each boat and by the total number of boats.

Settlement is calculated from a gamma function (Γ) with parameters p_{10} and p_{11} . The proportion of glass eels settling each day, in each area, for each pigmentation class ($\text{prob}_{d,\pi,j}$) corresponds to the conditional probability of settling between pigmentation time $\varphi_{\pi} - \varphi'_{d,j}$ and φ_{π} , φ_{π} being the mid-pigmentation time of class π and $\varphi'_{d,j}$ the daily pigmentation time in area j (see above):

$$\text{prob}_{d,\pi,j} = 1 - \frac{1 - \Gamma(\varphi_{\pi}, p_{10}, p_{11})}{1 - \Gamma(\varphi_{\pi} - \varphi'_{d,j}, p_{10}, p_{11})}.$$

Settlement rate ($S_{d,\pi,j}$) is deduced from this proportion ($\text{prob}_{d,\pi,j}$).

$$S_{d,\pi,j} = \ln(1 - \text{prob}_{d,\pi,j}).$$

Migration

The migration is handled with a transition matrix T . Each cell $T_{i \rightarrow j}$ of this matrix corresponds to the probability of a glass eel moving each day from area i to area j . The proportion $T_{i \rightarrow j}$, area j being adjacent to area i , depends on glass eel migration speed (v), and the length of area i (L_i):

$$T_{i \rightarrow j} = \frac{v}{L_i}.$$

For an area j not adjacent to area i , $T_{i \rightarrow j}$ is zero. When area i has more than one adjacent area (for confluence), $T_{i \rightarrow j}$ is weighted according to the relative rate of discharge of each river joining. The special case $j = i$ describes the proportion of glass eels staying in area i each day:

$$T_{i \rightarrow i} = 1 - \sum_{j \neq i} T_{i \rightarrow j}.$$

Some outputs of the model

The number of glass eels present on day d in area j is assessed by summing the pigment time dimension

$$N_{d,j} = \sum_{\pi} N_{d,\pi,j}, \text{ number of glass eels.}$$

The number caught, pumped, dead, or settled at day d in area j is computed using the Baranov equation:

$$C_{dj} = \frac{\sum_{\pi} N_{d-1,\pi,j} F_{dj} (-e^{-Z_{d,\pi,j}})}{Z_{d,\pi,j}},$$

daily catch in area j ;

$$C_{dj} = \frac{\sum_{\pi} N_{d-1,\pi,j} F'_{dj} (1 - e^{-Z_{d,\pi,j}})}{Z_{d,\pi,j}},$$

daily pumping mortality in area j ;

$$CS_{dj} = \frac{\sum_{\pi} N_{d-1,\pi,j} S_{d,\pi,j} (1 - e^{-Z_{d,\pi,j}})}{Z_{d,\pi,j}},$$

daily settlement in area j ;

$$CM_{dj} = \frac{\sum_{\pi} N_{d-1,\pi,j} M_{d,\pi,j} (1 - e^{-Z_{d,\pi,j}})}{Z_{d,\pi,j}},$$

daily natural mortality in area j .

Escapement (E) of glass eels is the number of glass eels settled during all simulations, plus the number alive on the last day (d_{∞}):

$$E = \sum_{d,j} CS_{dj} + \sum_j N_{d_{\infty},j}.$$

doi:10.1093/icesjms/fsm071

12 Transition in behaviour and density dependent migration at the glass eel (*Anguilla anguilla*) stage.

Cédric Briand, Laurent Beaulaton, Denis Fatin (non publié).

Transition de comportement et migration densité dépendante au stade civelle (*Anguilla anguilla*).

Résumé.

Les « cordons » de civelles, rassemblement de bancs de civelles nageant à contre courant près de la rive, étaient probablement la conséquence d'un phénomène densité-dépendant, permettant aux civelles d'accroître leur zone de dispersion à partir de leur zone d'accumulation estuarienne à la limite du transport tidal. De 1996 à 2005, dix années de suivi du recrutement estuarien et fluvial en estuaire de Vilaine montrent que lorsque le recrutement varie d'un facteur 3.2 (entre 22.4 t et 7t), les montées sur la passe varient d'un facteur 146 (entre 700 kgs et 5 kgs). Nous montrons à l'aide de la modélisation que cette observation n'est pas la conséquence de changements intervenus dans le recrutement ou la pêche de civelle, et qu'il est nécessaire d'inclure un phénomène densité-dépendant pour expliquer la migration sur une passe-piège. Le modèle prédit aussi qu'un changement de comportement intervient en estuaire pour permettre la migration vers la passe, et ce dernier est cohérent avec les délais observés entre l'arrêt de la pêcherie et les premières montées sur la passe, et la sous représentation des jeunes stades pigmentaires dans la passe. Il permet également de simuler les estimations de stock plus réduites obtenues lors de marquages recaptures de civelles sur la passe. Les conséquences de la densité dépendance et le modèle comportemental sont discutés.

Summary

The « cordons » of glass eels, schooling of glass eel migrating against the current near the banks of the rivers where probably the consequence of a density dependent behaviour, allowing the glass eels to increase their dispersal range from the accumulation place at the limit of tidal transport. From 1996 to 2005, ten years of monitoring of fluvial and estuarine recruitment in the Vilaine estuary show that when recruitment varies of a factor 3.2 (from 22.4 t to 7t), the ascent at the ladder vary of a factor 146 (from 700 kgs to 5 kgs). With a model, we show that this observation cannot be the consequence of change in recruitment or glass eel fishery, and that it is necessary to include a density dependent mechanism to explain the migration to the ladder. The model also predicts that a change in behaviour takes place in the estuary to enable the migration to the trap-ladder, and that the latter is consistent with the delays observed between the end of the fishery and the first ascent at the trapping ladder. It also permits to simulate the lower stock values obtained from marking recaptures of glass eel at the trapping ladder. The consequences of density dependent and the behavioural model are discussed.

Introduction

« In the downstream part of the Loire, the cordons are several kilometers long almost uninterrupted, and half a meter to a meter wide ... each glass eel, struggling to progress, profits from the effort of neighbours and the whole community » (1951). This observation is no longer made in our rivers. The most recent analysis by the ICES/EIFAC Working Group on Eel shows that this recruitment dropped by 97 to 99% at the extreme limits of the eel distribution area (Baltic Sea, North Sea and Mediterranean Sea) and by 90 to 92% within the central part of its distribution area (Bay of Biscay and British Isles) (Ices, 2008 in prep.).

The trend in glass eel recruitment of the European eel (*Anguilla anguilla*) is evaluated from a few long-term series. Monitoring of recruitment in Europe is based on various methods: analyses of glass-eel fishery catches are the main source of data in the Biscay area; monitoring of trapping ladders is often done where no glass eel fisheries occur exist, in the British Isles and in some rivers in Northern Europe; scientific fishing surveys are carried out in the North Sea, Baltic and Biscay areas. When looking at the recruitment data series throughout Europe, 15 out 40 series come from trapping ladders monitoring (Ices, 2006). Moreover, 14 out of 21 of new stations are envisioned for glass eel monitoring at European scale through a large project (Dekker, 2002). This monitoring is based on the following hypothesis: there is a linear relationship between arrival of recruits from the sea and the number of

glass eels (or young yellow eel) ascending the ladders. However, if we assume that some social factors could facilitate the riverine migration of glass eels ("cordons") or that density-dependent migrating behaviours could be triggered by the absence of available habitats within an estuary, then this assumption turns false and the decreasing trend reflected by those series could be more severe than the real recruitment in the estuary.

Putting forward density-dependence requires to assess an estuarine stock, and to detect temporal change in the relation between riverine and estuarine migrations. This is feasible in the Vilaine where a trapping ladder monitors the glass eels migrating to freshwater and where daily values of the estuarine stock are predicted by the GEMAC model (Beaulaton et Briand, 2007). This model fits marking-recapture results and predicts that the standing stock first builds up when the fishery is closed, and then decreases in May as settlement and mortality overtake recruitment (Briand *et al.*, 2006b).

However, this model only considers the processes taking place within the estuary. Hence, we modified it to include the migration to the trapping ladder. The modification relies on the assumption that a change in behaviour takes place in springtime, which allows glass eels to migrate to the river system by using, the trapping ladder. We separate the estuarine stock into two subunits: an «active» sub-unit of stock capable of ascending the trapping ladder, and another «passive» subunit, made of glass eels freshly arrived in the estuary (Gascuel, 1986). Experimental evidence of the presence of such two sub-units are provided in Briand (2006b). Both are using selective tidal stream transport to progress in the estuary.

In the remainder of this article:

- the «active» term only refers to the 'activation' of a change in behaviour before entering freshwaters, as described by Deelder (1958) not a vertical migration as stated by Bureau Du Colombier (2007),
- the fishing seasons *e.g.* 1997-1998 will be named after the second year *e.g.* 1998,
- we will focus on glass eels, thus no conclusions will be given about density dependence at the yellow eel stage.
- we will shortly present the modified GEMAC model, the ten years of data used to calibrate the model, the results corresponding to the fitting of the model, and last demonstrates that in view of the historical data on seasonal recruitment and results from marking-recapture stock estimation, a density-dependent glass eel migration must have existed in the Vilaine estuary.

Material, methods and data of the model.

Material and methods.

A dam closes the Vilaine estuary 12 kms upstream from the river mouth. Hydraulic conditions near the gates of the dam block upstream fish migrations. A commercial glass eel fishery is concentrated downstream of the dam. The water volume of the fishing area is about $2.05 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ when calculated for a 80 tidal coefficient (Figure 1). Fishing is carried out by 100 to 130 boats, trawling 1.2-m diameter nets of 2-mm stretched mesh attached to either side of the boats. The nets can be placed either just beneath the water surface or up to 8 m deep. The fishery is stopped on Sunday nights. The duration of the fishing seasons is given in **table 2**. The daily total catch from the fishery and the number of boats fishing at night are analysed from 1996 to 2000 (Briand *et al.*, 2003). Monthly landings, collected by the fisheries administration from the fish dealers have been used since 2001. The filtered water volume by all nets, which measures the fishing effort, is calculated every day from the number of boats, the surface of fishing gears (2.262 m^2), the boat speed, and the total duration of the fishery corrected for the time of net withdrawal. After 2001, the seasonal trend of the number of fishing boats is modelled using a polynomial model fitted on regular counts of the number of boats at anchor on the fishing ground. The fishing duration per night is calculated from the local regulatory system limiting the access to the fishing ground to zero to six hours per day depending upon tide and the day of the week. The duration of tows (79% of the time of fishing when at the surface and 76% when placed deeper in the water column) and the filtration speed ($2.97 \text{ m}^3/\text{s}$ SD 0.61) are derived from 94 experimental sampling operations (unpublished data). From those values, durations of 0.8 and a filtration speed of $3.2 \text{ m}^3/\text{s}$ are chosen as representative of the current condition during the fishing season.

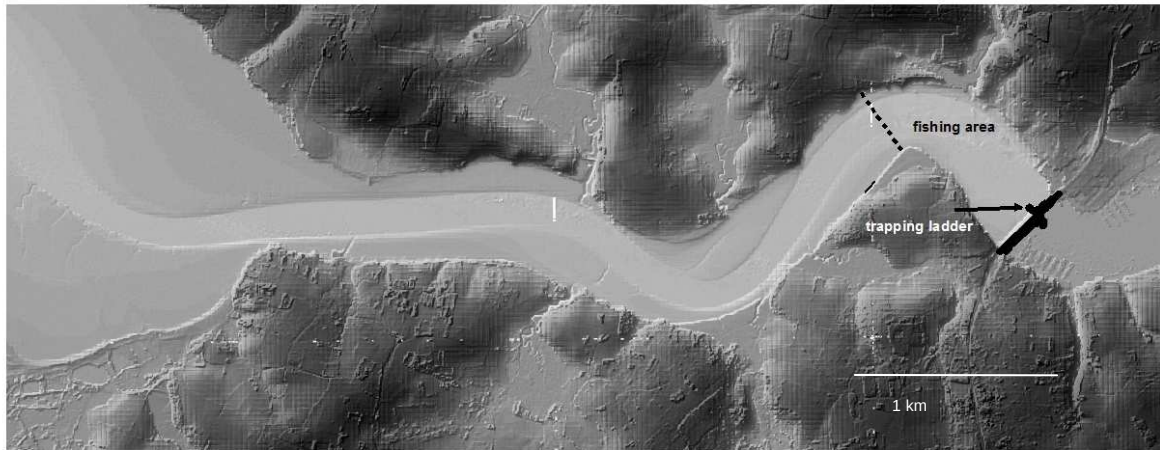


Figure 1.- Map of the Vilaine estuary showing the position of the fishing area and of the trapping ladder.

The dam is equipped with an eel trapping-ladder that is regularly monitored (every one or three days) during the main migration. After the end of the fishing season, marking recapture experiments are carried out from the ladder and within the estuary during experimental surveys (Table 1). Glass eel are marked using rhodamine B, Bismark brown and neutral red vital dyes. The initial experimental protocol (Briand *et al.*, 2006b), changed so that release and recapture were done during the same tide. From 2002, total stock estimations are done with a mean quantity of 5481 glass eel (SD 4097). Later than 2003, the too few glass eels ascending the trapping-ladders led us stop marking-recapture using trap glass eels.

For biological analyses, 134 samples have been collected at regular intervals at the trapping-ladder, either in the estuary during experimental fishing or from commercial fishermen (Table 1). Pigmentation stages are classified according to the classifications of Elie *et al.* (1982). Glass eels were analysed alive, anaesthetized with phenoxy-ethanol up to 1999 and eugenol (clove oil) later on. The minimum number of glass eels in the sample is 50 with a mean number of 80 in all analyses. When glass eels are collected at the trapping-ladder, they are separated from young yellow eels (stage VII) with a net of 3 mm stretched mesh size, so that pigment stages only represent the glass eel fraction of the stock.

The lengths of glass eels have been measured since 2000. Four to eight samples per year are measured to the nearest mm. A sine regression is applied to consider the seasonal change in size (Guérault *et al.*, 1995; Désaunay et Guérault, 1997). The maximum of the sine is calculated to detect year to year change in the energetic status of glass eels, as size is correlated to dry weight (Désaunay et Guérault, 1997). No dry weights data are collected as a routine because this measure injures the glass eels.

The river discharge is measured at the Arzal dam. Salinities are calculated from a model using tidal coefficients and flow as linear predictors. Daily temperatures are taken in the estuary every ten minutes and averaged per day.

Season	N. Exp fishing. (trip)	N. Pigm stage ladder ⁵	N. «active» stock m&r	N. Pigm stage estuary ¹	Total stock m&r
1996	0	0	0	8	0
1997	0	5	0	13	0
1998	0	7	4	16	0
1999	18 (18)	20	5	17	15
2000	15 (15)	24	4	16	10
2001	0	3	0	10	0
2002	10 (20)	8	1	15	2
2003	15 (26)	8	5	6	4
2004	15 (40)	8	0	2	2
2005	20 (60)	10	0	7	8

Table 1. - Fishing trips and number of samples used for biological analyses and marking recapture. N Exp fishing (trip)=number of experimental fishing trip, N Pigm stage ladder=number of samples collected at the ladder for pigmentation, N. «active» stock m&r = number of marking recaptures experiment using glass eels collected at the ladder. N Pigm stage estuary = number of pigment stages in the estuary

Model.

The model processes by daily steps in the following order: (1) recruitment, (2) ageing (pigment time change), (3) migration, (4) transition of behaviour, mortality, migration to the ladder and settlement.

(1) The recruitment model is built as in Beaulaton and Briand (2007). It is converted into an absolute value by multiplying by a scale parameter.

The annual variability in seasonal recruitment has an important effect on the number of glass eels that escape the fishery and later ascend the trapping-ladder after the end of the fishing season. The monthly distribution in the recruitment model is modified so that the April recruitment matches the historical median of historical glass-eel catches (1987-1995). At that period, the fishery was extended to April. The proportion of April catches in total recruitment is used as a parameter in the model. Fitted values are compared to historical data.

(2) The pigmentation time is the sum of daily pigmentation times calculated from temperature and salinity of each day (Briand *et al.*, 2005) and categorised into 0.1 classes. The effect brought by daily temperatures and salinities on pigmentation time is calculated by a transition matrix, which allows the transition from one class of pigment stages to the next (Beaulaton et Briand, 2007).

The structure in pigment stages is calculated daily with gamma cumulated functions (Briand *et al.*, 2005). The calculation is made on four cumulated stages $VIA_{0c} \dots VIA_{3c}$, which correspond to the number of glass eels having reached a given stage, for instance all stages more advanced than VIA_0 for VIA_{0c} .

(3) Because there is only one fishing area in the Vilaine estuary, we only chose to model one area; hence migration coefficients that are structurally present in the GEMAC model are set to zero.

(4) The stock is splitted into two fractions, «active» and «passive», according to the ability of glass eel to migrate on the trapping ladder. The transition rate from «passive» to «active» behaviour is based on pigmentation time, and corresponds to the daily probability for a glass eel to enter the «active» phase (eq. 1). At the end of the active phase, the proportion of glass eel which settle every day is calculated from a similar gamma function based on the change in pigmentation time (Beaulaton et Briand, 2007). From the settled phase, we assume that glass eels have reached a benthic lifestyle, which is typical of yellow eels, and that they are no longer accessible to the glass eel fishery.

The instantaneous rate of removal from the estuary (Z) is composed of three components: fishing

⁵ November to May

mortality, settling and natural mortality. For the «active» fraction of the stock, a fourth component, the migration on the ladder is added to the model.

As in the previous version of the model, the filtration rate corresponds to the volume filtrated by the fishery divided by the volume of the area. It is considered as an estimate of the fishing effort. It can be underlined that filtration rates are >1 if the volume filtrated by the fishery is larger than the volume of the area. A concentration factor is used to relate the filtration rate to the instantaneous rate of mortality. The instantaneous (daily) rate of natural mortality is fixed as 0.01.

The instantaneous rate of migration on the ladder is calculated as the product of two functions and a scaling coefficient. The first function depends on tide coefficients, as the migration on the ladder depends on tide, and is maximum 3 days before high tide. A linear response is expected but a gamma function is used to avoid log transformed negative values during optimisation. The cross correlation between migrating numbers and tidal coefficients indicates that migrating peaks occur 3 days before high tide. The second function describes a logit response on the daily level of «active» stock to induce a density-dependent effect. At low «active» stock levels, the migration rate (expanded to the active stock) remains low; it increases with larger active stock levels (eq. 2).

The numbers caught by the fishery, killed by natural causes and the individuals that ascended the ladder are calculated from the standing stock and mortality rates (eq. 3). The escapement corresponds to the addition of settled glass eels, trapping-ladder catches and of the glass eels remaining in the estuary in the last day of computation.

Model calibration

The model is calibrated on 10 years using 6 different sets of data: daily catch or monthly catch and seasonal catch, stage structure at the trapping-ladder, stage structure in the estuary, daily catch and seasonal total catch at the trapping-ladder, «active» and total stock estimations from marking recaptures.

The filtration and settlement parameters are set to the level calibrated by Beaulaton et Briand (2007). The scale recruitment parameters are fitted again on ten years of data to describe the local trend in catch. The fitting is only restricted to values observed during the fishing season. This calibration provides the trend in recruitment. On this basis, we calibrate 10 parameters for late recruitment, two parameters describing the transition «passive» to «active» state (eq. 1), and five parameters used to describe the migration to the ladder (eq. 2).

To demonstrate that a density-dependence is necessary to explain the relation between estuarine recruitment after the end of the fishing season and the ascent of glass eel on the ladder, we calibrate the model again. This time, we set the shape parameter of the logistic function for settlement to zero, so the migration rate is kept constant at 0.5 whatever the level of active stock may be. The quality of adjustment of the model is defined as the Akaike Information Criteria (AIC). It is based on the residual sum of squares between modelled and observed values and the number of parameters. Thus, 27 parameters are used in the model with density dependence and 25 parameters in the model without. As the number of observation is small, AIC second order correction for small sample sizes is used (Burnham et Anderson, 2002).

Results

Fishing and trap surveys.

Total catches from the fishery have decreased by a factor 3 in ten years (**Table 2**). The duration of the fishing season has diminished of 40 days when compared to 1997 although the fishing effort remained steady. The number of glass eels ascending the ladder represent between 0.07 and 3.9 % of the glass eel caught by the fishery.

Season (y-1,y)	Beginning of fishing season (y -1)	End of the fishing season (y)	Fishery catch (T)	Estimated recruit. (T)	Estimated arrival after the fishing season (kg)	Annual fishing effort (1000 h)	Glass eel trap catches (Nov-May) (kg)	Glass eel Experimental fishery (kg)
1996	15-nov	15-apr	22.4	24.5	2117	15.3	333	
1997	15-nov	30-apr	22.6	23.9	117	28.9	53	
1998	15-nov	06-apr	17.9	22.9	4720	36.0	691	
1999	15-nov	02-apr	15.3	17.0	1573	34.8	243	0+198
2000	15-nov	15-apr	14.2	14.9	532	26.7	72	0+54
2001	15-nov	30-mar	8.2	8.5	480	35.8	59	
2002	15-nov	23-mar	15.9	16.0	225	37.3	15	0+84
2003	15-nov	23-mar	9.2	10.2	685	28.6	74	161+44.5
2004	15-nov	27-mar	7.2	7.4	164	34.0	5	84+86.1
2005	1-dec	20-mar	7.0	7.1	513	36.4	38	0+213

Table 2. - Fishing regulations, amount of glass eels caught at the ladder and in the estuary, and model output for recruitment for ten years of data. When two numbers are present in the last column; the first one is for glass eels caught in experimental fishing within the fishing season, the second represents experimental catches after the end of the fishing season.

The number of glass eels collected at the trapping ladder dropped by 146, from 691 kg in 1998 to a minimum of 5 kg in 2004. From 1999 and after the end of the fishing season, experimental sampling trips carried out in the estuary have led to catch 54 to 198 kg of glass eels. Some trips also occurred in 2003 and 2004 (**Table 2**).

At the trapping ladder, the glass eels display almost always a lower proportion of V_B and VI_{A0} stages than in the estuary, as shown by the significant difference found in 23 of 26 samples collected the same day in the estuary and in the trapping-ladder (test for equal proportion, $P < 0.01$).

The estimations of the stocks by mark-recapture are shown in **Table 3**; all results before 1998 are detailed in Briand *et al.*, (2006b).

Date	Dye type	Origin and recapture	Bath duration (h)	Stock estimation (kg)		
				inf	mean	sup
11-Apr.-02	NR	estuary-estuary	4	2	77	2
13-Apr.-02	RB	trap-trap	4	17	68	33
24-Apr.-02	RB	estuary-estuary	4	5	23	8
30-March-03	RB	estuary-estuary	4	7	179	7
1-Apr.-03	NR	trap-estuary	4.5	4	57	4
16-Apr.-03	RB	estuary-estuary	4.5	24	169	35
03.-Apr-03	NR	trap-trap	4.5	11	138	13
30-Apr.-03	RB	estuary-estuary	4	7	109	9
3-Apr.-04	RB	estuary-estuary	4	13	128	16
18-Apr.-04	NR	estuary-estuary	4.2	3	48	4
21-Apr.-04	RB	estuary-estuary	3.5	29	164	46
24-March-05	RB	estuary-estuary	2.7	23	171	32
30-March-05	NR	estuary-estuary	3	21	190	27
5-Apr.-05	RB	estuary-estuary	2	24	96	47
8-Apr.-05	NR	estuary-estuary	2	7	130	8
20-Apr.-05	RB	estuary-estuary	2	17	157	22
22-Apr.-05	NR	estuary-estuary	2.4	28	137	47
25-Apr.-05	NR	estuary-estuary	3	15	106	21
6-May-05	RB	estuary-estuary	2	8	75	9

Table 3. - Summary of marking-recaptures from 2002 to 2005. NR=neutral red 0.01 g.l⁻¹, , RB=rhodamine B 0.05 g.l⁻¹, inf/sup 95 % confidence intervals to add or retrieve from the estimation.

The maximum size of glass eels inferred by the sine regression was 75.7, 72.0, 77.5, 76, 72.6 and 74.8 for seasons 2000 to 2005 respectively.

Parameter calibration.

Considering the same six-year data set used by Beaulaton and Briand (2007), the total and late recruitment values fitted in the model are similar as they are also constrained by total catches from the fishery and the marking recapture stock estimations.

The seasonal distribution of total recruitment per month from November to April is 0.8, 4.9, 22.4, 45.8, 21.7 and 3.6 %. It does not differ from historical values 1987-1995 0.2, 5.5 , 21.9, 38.8, 28.7, 4.2 (Chi square, $p > 0.05$). The level of April recruitment calculated in the model ranges from 1.38% to 22.8 % of the total recruitment; and the maximum is outside the bounds of the historical series (0.6-18.6%). The frequency of low April recruitments (<3%) is large in the model (4/10) while it was only observed once in the historical series (1/9). So, it seems that the fitting of the model produced extreme values, both high and low for late recruitment (**Figure 2**).

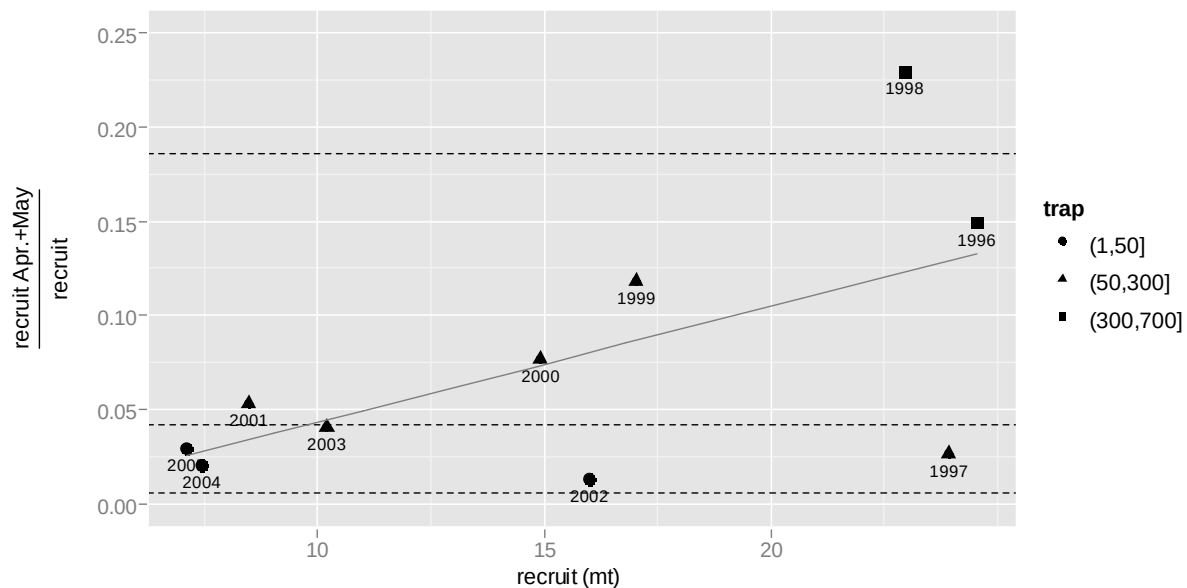


Figure 2.- Trend in late recruitment fitted in the model, plain line = linear regressions, dashed lines = minimum, median and maximum value of the historical series 1987-1995.

The proportion of April recruitment in the model shows a decreasing trend in time (test T $p < 0.001$) with low percentages of recruitment being observed since 2000.

Total fishery catches are well adjusted ($r = 0.998$) (**Figure 3**). The correlation between daily observed and predicted catches from the fishery varies from 0.48 (1998) to 0.76 (2000) for the five years when logbooks were available.

The low correlation of 0.48 in 1998 is due to the modelling of the very large late run, which leads to overestimate the standing stock and catches in March and underestimate it at the beginning of the season (**Figure 4**, 1998). Experimental fishing data are underestimated, with correlations ranging from 0.06 to 0.85 for the six years with experimental fishing. This underestimation comes from glass eel that build up, just downstream the dam at the end of the fishing season.

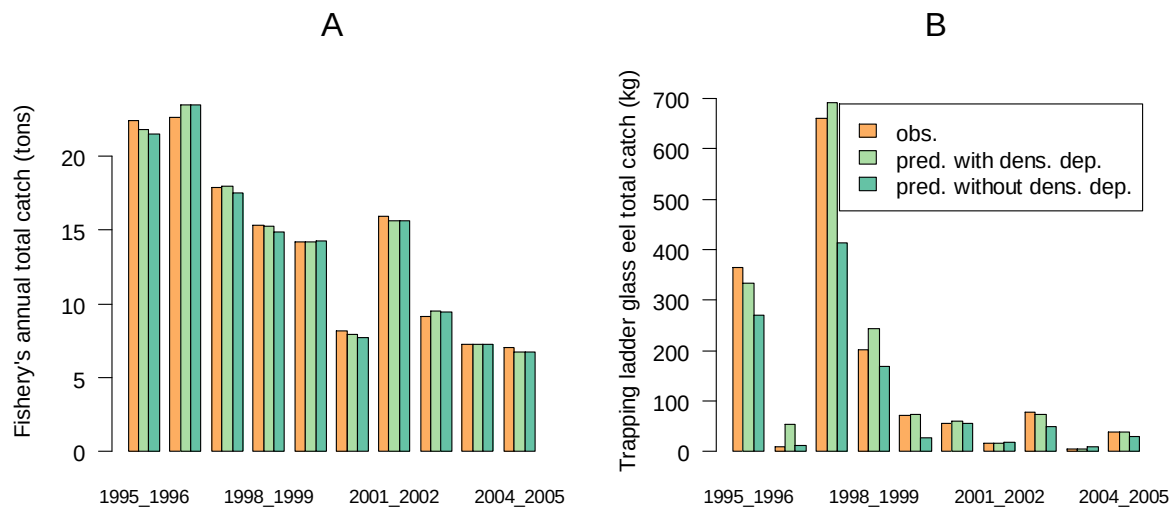
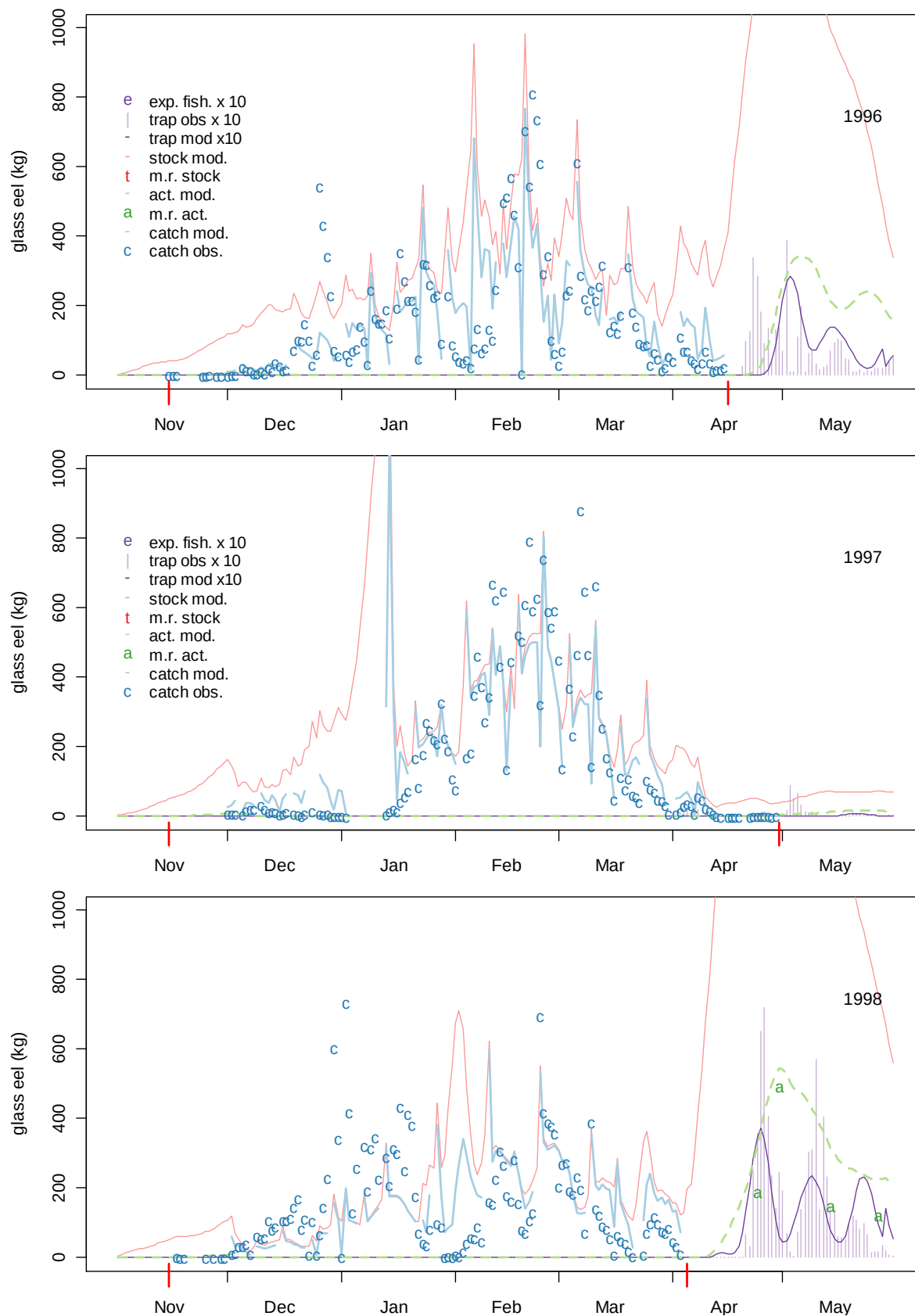
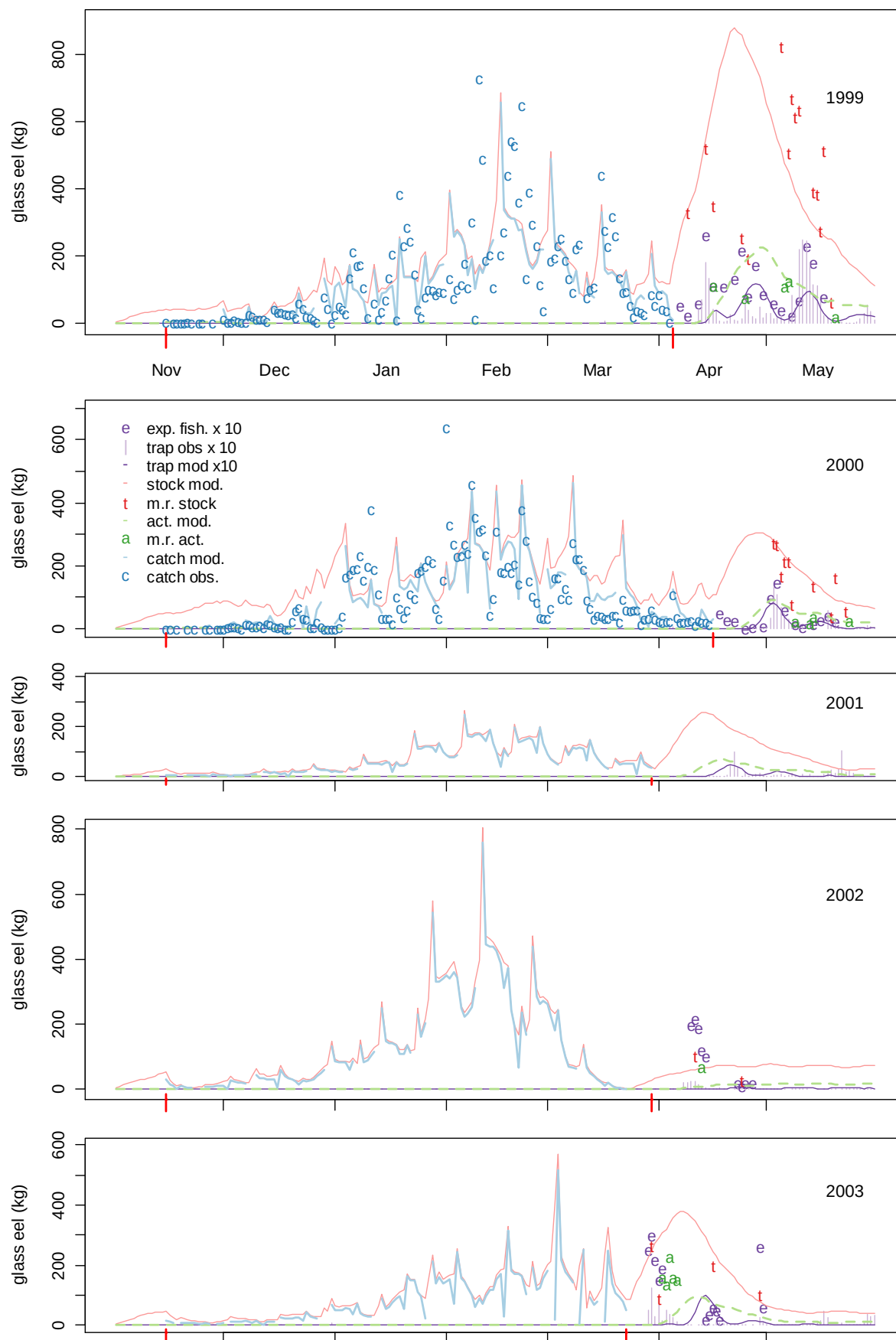


Figure 3.- Observed and predicted values for (A) the total catch of the fishery (metric tons) and (B) the total trapping-ladder catch between November and May (kg).

The amount of glass eels caught at the trapping ladder are well adjusted ($r = 0.994$). The only weaker adjustment is for 1997 (53 kg predicted vs 8 kg observed) (**Figure 3**). This bad calibration might be the consequence of a biased evaluation of the total catches of the fishery at the end of the season; indeed, as too few boats were fishing, the extrapolation process could have been less reliable from a sub sample of fishermen (Briand *et al.*, 2003). If, for this reason, the landings have been under evaluated, then the model will have under evaluated late recruitment too, and this would explain the difference between observed and modelled trapping-ladder migration.

The good overall correlation between daily observed and predicted values of ascent at the trapping-ladder ($r = 0.71$), hinders a change in the model fit per year. For the first five years, except for 1997, there is a good prediction in the migration peaks on the eel pass, which induces a good correlation between daily predicted and observed values for four years ($r = 0.46$ to 0.82). After 2000, the prediction becomes bad ($r = -0.05$ to 0.31). Two main reasons can be suggested. First, there is no structure in the run because of the very weak migration, and the migration peaks cannot be predicted. For instance, from 2000 to 2005, there was only one peak per year, while five were observed in 1998, and predicting daily ascents of 100 g is probably more difficult than predicting ascents of 30 kgs and more (**Figure 4**). Second, from 2000, we could no longer get the logbooks or daily catch statistics, which prevented us from considering the real trend in effort and possible escapement at the end of the season.





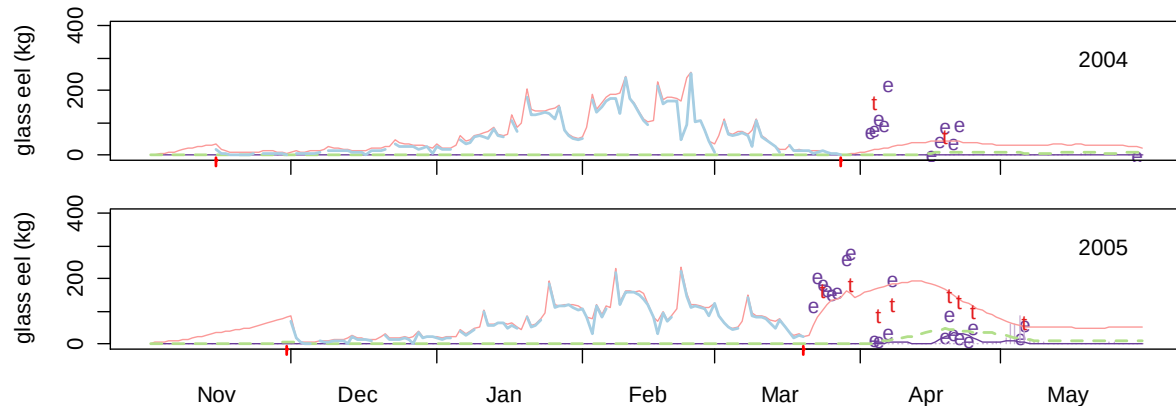


Figure 4. - Observed and predicted data in kg or 10kg (x10) for ten years of data, (e) exp fish x 10= experimental fishing; (l) trap x10 = trapping ladder catches; trap mod x10 = trapping-ladder modelled catches; stock mod= standing stock modelled in the estuary, (t) m.r. stock= estuarine stock estimated from marking recaptures, act. mod. =«active» stock modelled in the estuary, (a) m.r act. = «active» stock estimated from marking recapture, catch mod = total catches from the fishery predicted by the model, catch obs. =total catches from the fishery predicted by the model, red vertical lines on the X axis indicate the beginning and end of the fishing season.

The model accounts for the delay between estuarine and fluvial migration. It is absolutely clear that a delay exists before glass eels can ascend the ladder (**Figure 4**). Glass eels never ascend on Sundays when the fishery is prohibited each week. For the ten-year study, an upstream migration on the ladder only occurred once (March 1997) while the fishery was operating. This event happened after a rare extreme flooding period that dispersed glass eels together with a low fishing efficiency. After the end of the fishing season, glass eels did not use the trapping-ladder from five days to two weeks; meanwhile, they were present sometimes in very large numbers as attested by marking recaptures and experimental fisheries CPUE. However, the model fails to predict the exact date when the migration starts: between -6 days and +4 days from the observed first ascent according to the year (**Figure 4**).

The parameters for the Gamma function setting the transition from passive to «active» behaviour were fitted at 16.8 and 0.11 (corresponding to p_{12} and p_{13} respectively eq. 1). In practice, this corresponds to a change a transition to «active» behaviour when 50% of glass eels reach stage VIA₁ and a settlement takes place before 50 % of glass eel reach the VIA₃ stage (**Figure 5A**).

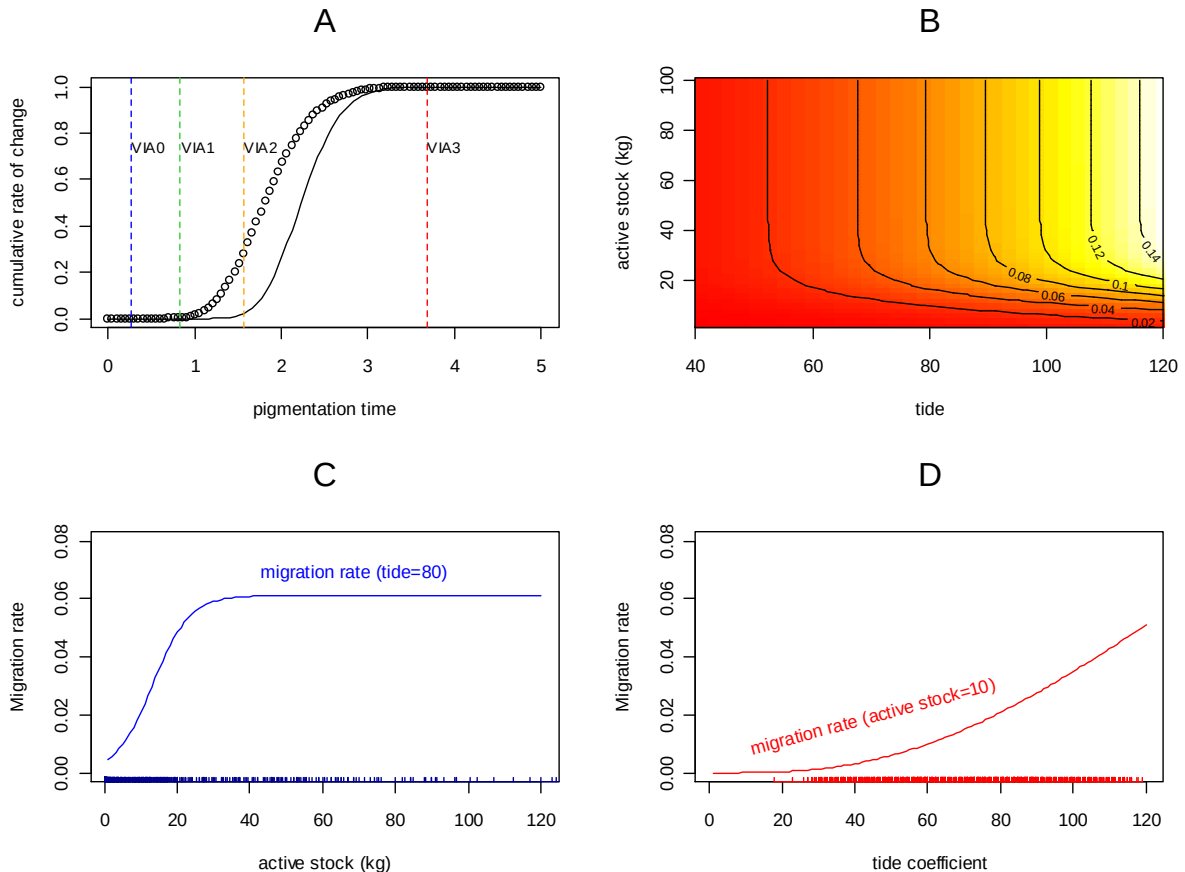


Figure 5.- **A/** Transition of behaviour towards the «active» (circles) and benthic phases (settlement – solid line) according to the pigmentation time and the mean time for transition between pigment stages. **B/** Density-dependent migration illustrated by the relation between the migration rate on the trapping ladder and both the tide coefficient and «active» stock. **C/** Migration rate as in B with an «active» stock level of 10 kg, daily active stock values fitted in the model are located on the X axis. **D/** Migration rate as in B with a tidal coefficient of 80, tidal values used in the model are drawn on the X axis.

The parameters for the migration function have been fitted at 186 and 98.6 for p14 and p15 which corresponds to an increase in migration rate with tidal strength (**Figure 5 D**). The parameters for density-dependence have been fitted at 0.2, 13.3 for p17 and p18 respectively, which for a tidal coefficient of 80 corresponds to a very low but not null migration rate (0.3%) when the active stock is zero and a migration rate of 6% of the active stock when the active stock is larger than 35 kgs (eq. 2, **Figure 5 C**). The mean value of active stock in the estuary (17.5 kg) is close to p18 (13.5 kg), but the maximum value modelled for Active Standing Stock is 546 kg and 95 values are larger than the 120 kg, the range of the graph (**Figure 5 C**). So, the model does not describe any increase in migration rate (or trapping-ladder efficiency) beyond 40 kg.

The model without density-dependence does not fit well, and it is not possible to explain both large and low migrations at the ladder. The sum of squares of differences between observed and predicted values is larger for the total stock, the active stock and the trapping-ladder annual ascent, which indicates that the model could not explain both stock estimation and trapping-ladder ascents. Hence, this leads to a compromise with a lesser fit for both observations. The weaker fit of the model without density-dependence is indicated by the AIC (7.98) that is larger than 2.94 in the model with density-dependence.

Young stages VB et VIA0 represent about 80 to 90 % of the samples collected in the estuary during the fishing season (**Figure 6, Figure 7**), which is the consequence of the high fishing pressure. When the fishery is closed, these percentages drop down to a value of 20 % in May. However, a low proportion (<20 %) of stages older than VIA2 remains present. This pattern is well predicted by the model.

Compared with the estuary, a typical run at the trapping-ladder is made of a larger proportion of stages older than VIA₁. In April, during the first days of ascent, the difference between estuarine and "trap" stages is not always significant. Later on, the proportion of stages VIA₁ and VIA₂ increases drastically and is always higher than in estuarine samples. At the end of the glass eel run, the predicted stages reach 25 % of stages VA₂ and VIA₃ in May, while for some years this value can be much higher in observed stages (50 to 80 %). A very large proportion of VIA₂ means that the migration to the ladder is close to being finished. However, several waves of rejuvenation are observed when the migration is monitored for a long period. They are not so clearly simulated by the model but could be the consequence of some glass eels remaining and pigmenting within the channel that joins the estuarine ramp to the holding tank ramp. Indeed, this wave pattern was never observed in the estuary.

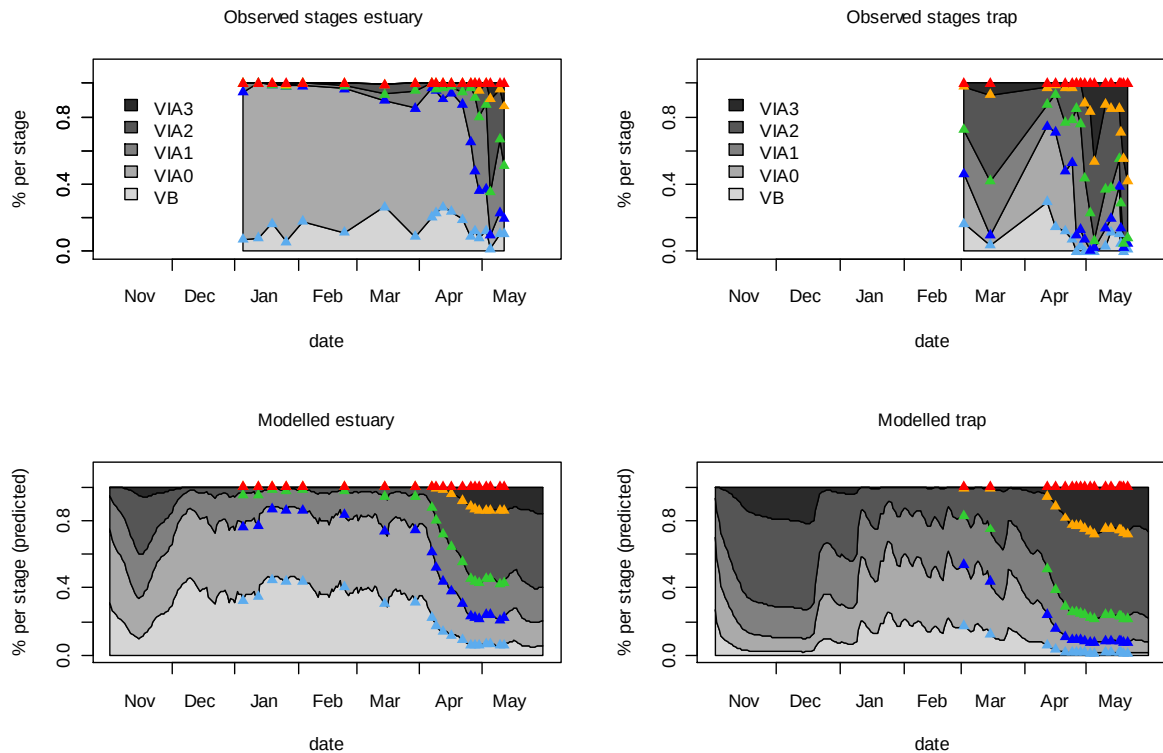


Figure 6. - Observed and predicted values of pigment stages at the trapping-ladder and in the estuary in 1998-1999. Triangles correspond to sample collection.

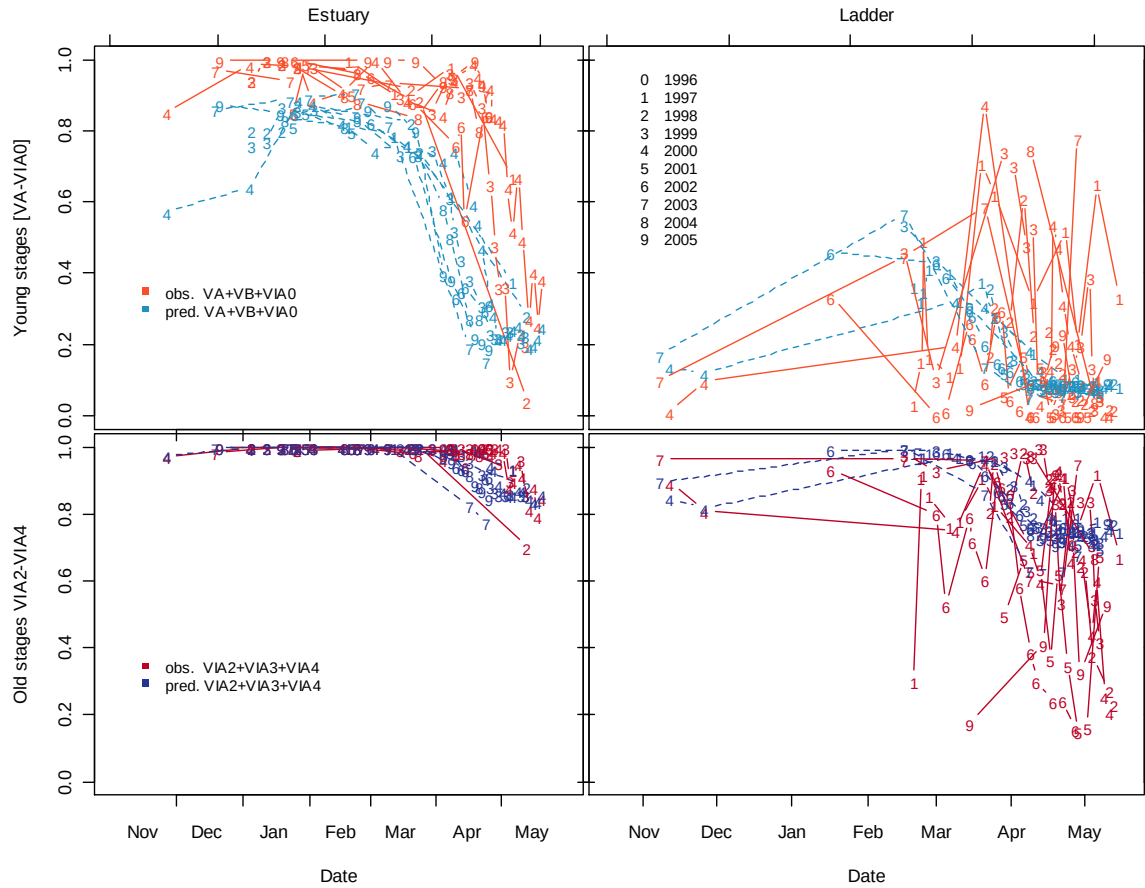


Figure 7. - Time trend of predicted and observed values for young stages ($\leq$ VIA0 top) and old stages ($\geq$ VIA2 bottom) of glass eels in the Vilaine estuary (left) and at the trapping-ladder (right) for ten years of data.

The « active » phase is very short, less than one week for temperatures $> 12^{\circ}\text{C}$. The trapping-ladder main migration lasts usually three weeks (Briand *et al.*, 2006b). This short duration would be in accordance with the duration of two weeks of the « cordons » (Bertin, 1951) (**Figure 8**).

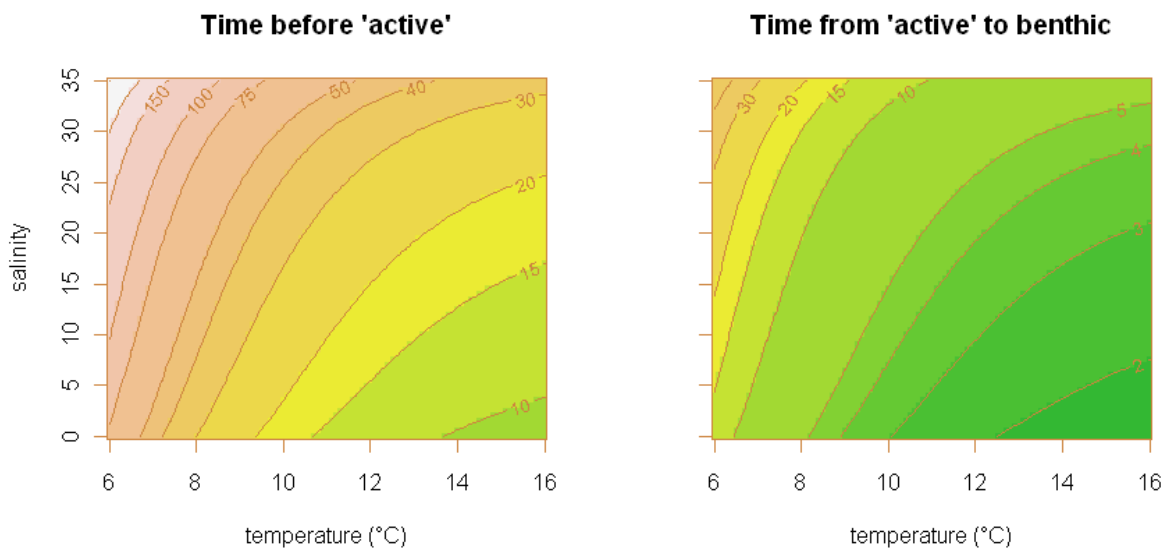


Figure 8. - Duration of the «active» phase of glass eels (in days) at constant temperatures and salinities.

Discussion.

Change in behaviour

The model describes a two-stage migration, with glass eels first using a selective tidal stream transport to progress within the estuary (Schmidt, 1906; McCleave et Wippelhauser, 1987), and then shifting to a more active counter-current swimming migration to enter freshwater. Similar observations have been made at barriers (Deelder, 1958; Creutzberg, 1961; Gascuel, 1986; Pease *et al.*, 2003). The presence of a delay between estuarine and fluvial migration corresponds to the time necessary to change behaviour (Pease *et al.*, 2003). Our results support the fact that the delay before this transition could be described by pigmentation time (Briand *et al.*, 2005), which is based on the cumulated sums of transformed values of daily temperatures and salinity. This pigmentation time can be used as a metric to describe the change in pigmentation. It could also describe some internal change in the glass eel.

A change in the physiological status of glass eel has been described in the Vilaine in 2003 (Edeline *et al.*, 2004). The switch to an «active» behaviour is clearly linked with an increase in thyroid hormones (TH), triiodothyronine (T_3) and Thyroxine (T_4) as glass eels collected at the trapping ladder display a higher ($T_3 + T_4$) content. Glass eels collected while swimming in the estuary during flood tides have a lower thyroid hormones level than glass eels collected at the trapping-ladder. The role of thyroid hormones on locomotor activity has also been confirmed in experimental studies where swimming or climbing glass eels have a higher TH content than resting ones (Jegstrup et Rosenkilde, 2003; Edeline *et al.*, 2005; Imbert, 2008). Additionally, a rising temperature induces an increase in the synthesis of TH in *A. anguilla*, which supports a model based on pigmentation time (Briand *et al.*, 2005) for which the main driver is water temperature (Leloup et De Luze, 1985). For salmonids, the decrease in aggressivity and the schooling phase of smolts is also stimulated by an increase in TH (Iwata, 1995; Hutchison et Iwata, 1998). A similar mechanism of social facilitation might exist in glass eels although climbing activity does not seem to depend on experimental densities tests (Imbert, 2008).

The accumulation of glass eels in the upstream section of the estuary has been noted by Cieri (1999) and Edeline (2007). Most glass eels will settle near the area of accumulation (Edeline *et al.*, 2007). Together with the one-year delay before the resumption of migration at the yellow eel stage (Sloane, 1984; Moriarty, 1986; Haro et Krueger, 1991; Lobón-Cerviá *et al.*, 1995), this result fits with the short duration of the active phase found in this study and earlier marking-recapture experiments (Briand *et al.*, 2006b).

When collected at the bottom of the estuary, glass eels have lower TH levels than those caught when swimming or ascending the ladder (Edeline *et al.*, 2004). The T_3/T_4 levels indicating the level of degradation of thyroid hormones are higher in bottom glass eels than in both “trap” and “flood tide” glass eels. This result would be consistent with the fact that glass eels settle after a surge in thyroid content followed by an increased degradation.

The difference in pigmentation development between samples collected at a trapping-ladder and in the estuary was already reported in other studies (Guérault *et al.*, 1990; Pease *et al.*, 2003). It could also be the result of a higher thyroid hormones level that increases the pigmentation process (Vilter, 1945, 1946; Jegstrup et Rosenkilde, 2003). Bureau du Colombier (2007) and Edeline (2007) state that the migration potential of glass eels could be determined at the entrance to the estuary by analysing their energetic status. Some glass eels may have also a different TH status from the beginning. However, it is difficult to explain the difference in $V_B + VI_{A0}$ stage proportion between “trap” and estuarine samples because a simple increase in pigmentation rate would affect all stages. Both the migration delay and the difference in young stages are better explained by a change in behaviour after a while. This assumption is further supported by experimental results where individuals that stay on the bottom of an experimental flume show a lower proportion of pigmented stages (VI_{A1} , VI_{A2} and more) than «active» ones (Bureau Du Colombier *et al.*, 2007). The same study also shows that, for a given stage, the «active» behaviour is also related to the individual dry weight, which would reflect the energetic status of glass eels. The triggers for migration are probably governed by a complex regulation, which we tried to render with a model that splits the stock into two groups although a continuous change probably takes place through a range of individual variability.

The pigmentation model (Briand *et al.*, 2005) does not reflect the individual variability as it was fitted at the population level. But, it looks useful to test the plausibility of alternative hypotheses. For instance, in the estuary, we cannot explain the low frequency of old stages (Figure 7), or the

rejuvenation that takes place sometimes in April and May (**Figure 6**) without modelling a large turnover of glass eels in the estuary through the settlement function. Moreover, the annual variability may be difficult to describe; for instance, the model fails to consider the large proportion of old stages at the trapping-ladder at the end of the season for some years (1998, 2000, 2001, 2002 **Figure 7**).

Density-dependence.

The direct argument in favour of density-dependence is that within 10 years, the ascending runs at the ladder have been reduced by 146 while the recruitment « only » dropped by 3.2. In the following paragraph, we try to suggest some mechanisms other than density-dependence that could explain this observation. (1) A change in the fishing period. (2) A decrease in the proportion of April recruits in time. (3) A bias in the model adjustment. (4) Bias in marking-recapture estimation. (5) A bias due to more experimental fishing from 1999 to 2005. (6) A change in environmental factors (discharge, temperature). (7) A change in the energetic status of glass eels brought by oceanic factors.

(1) Various changes have occurred in the fishing period: shortening the fishing season by 40 days in March-April should have increased the number of escapees and the proportion of glass eels at the trapping-ladder when compared with the total fishery catch. The reverse situation is observed with “trap” catches that represent 1.5 % of the catch of the fishery in the first five years when the fishery was closed in April, and only 0.4% after 2000 onward when the fishery was stopped in March.

(2 & 3) A seasonal change in recruitment has been observed from year to year in some studies (Désaunay *et al.*, 1993; Dekker, 1998; Beaulaton, 2008), with larger NAO values bringing earlier recruitments (Beaulaton, 2008). Changes in recruitment are accounted by the model that is fitted on marking-recapture stock estimations. The percentage of April recruitment fitted by the model shows a declining trend in time. The values for April recruitment are either very low or very high when compared with the historical series available, which fits badly with the catch of the fishery in 1998 when April recruitment and catches look overestimated (**Figure 4**). To sum up, the presence of a trend in late recruitment accounts for a larger part of the variation of catch at the ladder than density-dependence alone. But despite of this trend, the model with density-dependence remains the best model, when tested against a model without density-dependence. In fact, the model probably tends to underestimate the effect of density-dependence. Thus, the examination of seasonal change in recruitment strengthens the assumption of a density-dependence influence.

(4) A systematic overestimation or underestimation of the size of the estuarine stock does not alter the inter annual change in the relation between the estuarine stock and the catches at the ladder.

(5) Experimental fisheries reduce the number of glass eels available in the estuary while those catches are considered in the model. It may also modify the behaviour of glass eels, and hence, explain a lower run to the ladder since 1999. However, the “trap” catches were significantly higher during experimental fishing (t-test $p < 0.05$), as those days were chosen for favourable tides. When comparing with close days without fishery, an experimental fishery had a similar catch to the night before ($N=45$, t-test $p=0.86$) or the day after ($N= 44$, t-test $p=0.99$). Furthermore, the model was fitted on six years among which five with experimental fishing. In 2001, no experimental fishing was done, but the three-fold drop in recruitment, compared with 1998, was together with an eleven-fold drop in trapping-ladder catches. So, the effect of experimental fishery is not supported by the data.

(6) The trend level of ascent at the ladder is neither correlated to temperature nor flow (Spearman's Rho $p > 0.1$). Rising temperatures lead to faster change in pigmentation and this effect is accounted in the model.

(7) The role of energetic store on vertical migration was demonstrated in an experimental study (Bureau Du Colombier *et al.*, 2007). The authors speculate that a lower dry weight of glass eels arriving from the sea could indicate an increase in the estuarine settlement process. Glass eels' weights have been used as an indicator for their energetic status. We also assume that the size of glass eels can be an indicator of the change in the energetic status from year to year, inasmuch it shows the same seasonal evolution (Désaunay et Guérault, 1997) and is obviously related with weight (Boëtius et Boëtius, 1989; De Casamajor *et al.*, 2006): shorter glass eels being lighter. However, the size of glass eels was not correlated with ascent (Spearman's Rho $p > 0.1$), the largest size corresponding to one of the minimum runs (2001-2002).

As a consequence, the density-dependent effect, probably underestimated in the model, is the only likely explanation for the observed trend. It probably acts beyond an «active» stock of 40 kg, which is the plateau of the density-dependent effect fitted in the model (**Figure 5C**).

The mechanism for density-dependence is based on an increase in migration rate to the ladder when the number of «active» recruits increases. The stock of active glass eels is linearly related to the recruitment and standing stock, with a modulation in the kinetic by temperatures and salinities. So, we could have thought to base the density-dependence process on the standing stock. However, a simple dependence on the standing stock would have led to model larger ascending runs during the winter than actually observed, as the daily recruitment in February can be of a similar level as the standing stock accumulated for one month in April. The density-dependence could also act on the number of glass eel shifting to the «active» phase. However, this result does seem to be supported by marking recaptures.

Density-dependence is the expression of a spatial or temporal fluctuation in processes such as growth, survival, reproduction and movement according to the variation in numbers. At the population level, these compensatory density-dependent processes work by reducing the growth of the population when the density is getting high. Density-dependent density-dependence acts as a negative feedback at low population size (Rose *et al.*, 2001).

Where the recruitment is high, reaching a threshold limit of “acceptable” density could trigger the schooling behaviour of glass eel. Then, some individuals would use a short active migration to colonize a wider range of habitats before their settling takes place. On the contrary, in places where density is lower, the risks and energy expenditure associated with short runs are avoided, and glass eels settle in the more productive estuarine habitats. Since this behaviour would then reduce the density-dependent (compensatory) mortality occurring in the juvenile phase (Vøllestad et Jonsson, 1988; De Leo et Gatto, 1996; Bevacqua *et al.*, 2007; Lobón-Cerviá et Iglesias, 2008), the density-dependent migration is probably a density-dependent mechanism at the population level.

The negative feedback at low population size will increase if mortalities at the place of settlement are higher. The combination of high fishing pressure and decreasing recruitment throughout the French estuaries may have increased the mortality at the population level. Density dependent migration rates (escapement) from the fishing areas will have diminished along with the stock.

From an ecological perspective, density-dependent migration at the glass eel stage might be viewed as a “social facilitation” mechanism. This mechanism might help the species to cope with the variations in density at recruitment between the Biscay area where densities are high, and the limit of the species distribution in the Baltic and the Mediterranean.

The consequences of this behaviour on the further colonisation of freshwater habitats are probably limited. Indeed, the mechanisms that trigger the riverine migration of young yellow eels seem to differ from the density-dependent migration observed at the glass eel stage. The migration of young yellow eels might be triggered by an increase agonistic behaviours and “social stress” (Knights, 1987) of the smallest individuals, which would induce a migratory restlessness (Imbert, 2008). Density-dependent migration would result in the colonisation of “free habitats” (Feunteun *et al.*, 2003). Such a colonisation has been observed in the Vilaine, where eel densities increased at the periphery of a saturated area, during the re-colonisation by yellow eels after the construction of the trapping-ladder (Briand *et al.*, 2006c).

Density-dependence is often ignored in threatened species when population are small relative to historical levels, but it may still exist at low carrying capacity (Achord *et al.*, 2003). The Vilaine is located at the place where landings of glass eels still remain among the highest ones in Europe because the estuary has been hampered of 50 km by a dam. Hence, it is not surprising that we still find density-dependence processes at that place even if recruitment has been reduced twenty fold since the 1970's.

Acknowledgements.

This work was conducted using R software. We would like to acknowledge the work of many persons for estuarine fishing and trap monitoring. Special thanks to Patrick Lambert for providing some hint to calculate transition functions, and giving advice for the manuscript. Thanks to Willem Dekker and the participants of EU funded project SLIME for which GEMAC was initiated.

References

- ACHORD S., LEVIN P. S. et ZABEL R. W., 2003. Density-dependent mortality in Pacific salmon: the ghost of impacts past?
doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00438.x. Ecology Letters, 6, 335-342.
- BEAULATON L., 2008. Système de suivi des pêches fluvio estuariennes pour la gestion des espèces : construction des indicateurs halieutiques et évaluation de simipacts en Gironde, pp. 384, Institut national polytechnique de Toulouse, Toulouse.
- BEAULATON L. et BRIAND C., 2007. Effect of management measures on glass eel escapement. ICES J. Mar. Sci.
- BERTIN L., 1951. Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses, pp. 188. Payot, Paris.
- BEVACQUA D., MELIA P., CRIVELLI A. J., GATTO M. et DE LEO G. A., 2007. Multi-objective assessment of conservation measures for the European eel (*Anguilla anguilla*): an application to the Camargue lagoons. ICES J. Mar. Sci.
- BOËTIUS I. et BOËTIUS J., 1989. Ascending elvers, *Anguilla anguilla*, from five European localities. Analyses of pigmentation stages, condition, chemical composition and energy reserves. Dana, 7, 1-12.
- BRIAND C., BEAULATON L. et BAISEZ A., 2006a. Gemac : a glass eel model to assess compliance.
- BRIAND C., FATIN D., FEUNTEUN E. et FONTENELLE G., 2003. Estuarine and fluvial recruitment of European glass eel in a fished Atlantic estuary. Fish. Man. Ecol., 10, 377-384.
- BRIAND C., FATIN D., CICCOTTI E. et LAMBERT P., 2005. A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel *Anguilla anguilla* pigmentation development. J Fish Biol, 67, 995-1009.
- BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006b. Estimating the stock of glass eels in an estuary by mark-recapture experiments using vital dyes. Bull Fr Pêche Piscic, 378, 23:46.
- BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006c. Effect of re-opening of a migratory axis for eel at a watershed scale (Vilaine river, Southern Brittany). Bull Fr Pêche Piscic, 378, 67:86.
- BUREAU DU COLOMBIER S., BOLLIET V., LAMBERT J. G. D. et BARDONNET A., 2007. Energy and migratory behaviour in glass eels (*Anguilla anguilla*). Physiol Behav, 92, 684-690.
- BURNHAM K. P. et ANDERSON D. R., 2002. Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach, pp. 488 p. Springer Verlag, New-York, USA.
- CIERI M. D., 1999. Migration, growth, and early life history of the American eel (*Anguilla rostrata*), University of Maine.
- CREUTZBERG F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.) in a tidal area. Netherlands Journal of sea Research, 1, 257-338.
- DE CASAMAJOR M. N., LECOMTE-FINIGER R. et PROUZET P., 2006. Passé marin des civelles d'*Anguilla anguilla* en migration dans l'estuaire de l'Adour. Marine larval past of glass eel *Anguilla anguilla* migrating in the Adour estuary. Vie Milieu, 56, 1-8.
- DE LEO G. A. et GATTO M., 1996. Trends in vital rates of the European eel: evidence for density dependence? Ecol Appl, 6, 1281-1294.
- DEELDER C. L., 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. J Cons Int Explor Mer, 24, 135-146.
- DEKKER W., 1998. Long-term trend in the glasseels immigrating at Den Oever, The Netherland. Bull Fr Pêche Piscic, 349, 199:214.
- DEKKER W., 2002. Monitoring of glass eel recruitment : thematic overview, pp 262, Institute for fisheries research RIVO, IJmuiden, The Netherlands.
- DEKKER W., PAWSON M., WALKER A., ROSELL R., EVANS D., BRIAND C., CASTELNAUD G., LAMBERT P., BEAULATON L., ÅSTRÖM M., WICKSTRÖM H., POOLE W. R., MCCARTHY T., BLASZKOWSKI M., DE LEO G. A. et BEVACQUA D., 2006 Restoration of the European eel population; pilot studies for a scientific framework in support of sustainable management: SLIME.
- DÉSAUNAY Y. et GUÉRAULT D., 1997. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystems productivity. J Fish Biol, 51, 317-339.
- DÉSAUNAY Y., GUÉRAULT D. et LECOMTE-FINIGER R., 1993. Variation of the oceanic larval migration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eel from a two year study in the Vilaine estuary (france). In 8 th session of the EIFAC Working Party on eel.
- EDELIN E., 2007. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. Mar Ecol Prog Ser, 341, 229-232.

- EDELIN E., BEAULATON L., LE BARH R. et ELIE P., 2007. Dispersal in metamorphosing juvenile eel *Anguilla anguilla*. Mar Ecol Prog Ser, 344, 213–218.
- EDELIN E., DUFOUR S., BRIAND C., FATIN D. et ELIE P., 2004. Thyroidal status is related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. Mar Ecol Prog Ser, 282, 261-270.
- EDELIN E., BARDONNET A., BOLLIET V., DUFOUR S. et ELIE P., 2005. Endocrine control of *Anguilla anguilla* glass eel dispersal : effect of thyroid hormones on locomotor activity and rheotactic behavior. Horm Behav, 48, 53-63.
- ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I. et CHARLON N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. Vie Milieu, 32, 149-157.
- FEUNTEUN E., LAFFAILLE P., ROBINET T., BRIAND C., BAISEZ A., OLIVIER J.-M. et ACOU A., 2003. A Review of Upstream Migration and Movements in Inland Waters by Anguillid Eels: Toward a General Theory. In Eel biology (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 181-190. Springer, Tokyo.
- GASCUEL D., 1986. Flow carried and swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. Helgolander Meeresunters, 40, 321-326.
- GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y., BEILLOIS P. et GRELLIER P., 1990. Etude des montées tardives de civelles et des conditions de colonisation des bassins versants de Loire et Vienne, pp 18p.
- GUÉRAULT D., DÉSAUNAY Y., LECOMTE FINIGER R., GRELLIER P. et BEILLOIS P., 1995. Biometry and otolithometry of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels : towards a model for seasonal variation. In VIII th SEI Congress, OVIEDO.
- HARO A. et KRUEGER W. H., 1991. Pigmentation, otolith rings, and upstream migration of juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) in a coastal Rhode Island stream. Can J Zool, 69, 812-814.
- HUTCHISON M. J. et IWATA M., 1998. Effect of thyroxine on the decrease of aggressive behaviour of four salmonids during the parr-smolt transformation. Aquaculture, 168, 169-175.
- ICES, 2006. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels, Rome, Italy.
- ICES, 2008 in prep. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels, Leuven, Belgique.
- IMBERT H., 2008. Relationships between locomotor behavior, morphometric characters and thyroid hormone levels give evidence of stage-dependent mechanisms in European eel upstream migration. Hormone and Behaviour.
- IWATA M., 1995. Downstream migration behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: a review. Aquaculture, 135, 131-139.
- JEGSTRUP I. M. et ROSENKILDE P., 2003. Regulation of post-larval development in the European eel: thyroid hormone level, progress of pigmentation and changes in behaviour. J Fish Biol, 63, 168-175.
- KNIGHTS B., 1987. Agonistic behaviour and growth in the European eel, *Anguilla anguilla* L., in relation to warm-water aquaculture. J Fish Biol, 31, 265-276.
- LELOUP J. et DE LUZE A., 1985. Environmental effects of temperature and salinity on thyroid function in Teleost fishes. In The endocrine system and the environment (eds B. K. Follet, S. Ishii et A. Chandola), pp. 23-32. Japan Sci. Soc. Press, Tokyo.
- LOBÓN-CERVÍÁ J. et IGLESIAS T., 2008. Long-term numerical changes and regulation in a river stock of European eel *Anguilla anguilla*. Freshwater Biol.
- LOBÓN-CERVÍÁ J., UTRILLA C. G. et RINCÓN P. A., 1995. Variations in the population dynamics of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) along the course of a Cantabrian river. Ecol Freshwat Fish, 4, 17-27.
- MCCLEAVE J. D. et WIPPELHAUSER G., 1987. Behavioral aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eel. Trans Am Fish Soc, 1, 138-150.
- MORIARTY C., 1986. Riverine migration of young eels *Anguilla anguilla* (L.). Fish Res, 4, 43-58.
- PEASE B. C., SILBERSCHNEIDER V. et WALFORD T., 2003. Upstream migration by glass eels of two *Anguilla* species in the Hacking River, New South Wales, Australia. Trans Am Fish Soc, 33, 47-61.
- ROSE K. A., COWAN J. H., WINEMILLER K. O., MYERS R. A. et HILBORN R., 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis
doi:10.1046/j.1467-2960.2001.00056.x. Fish Fish, 2, 293-327.
- SCHMIDT J., 1906. Contribution to the life history of the eel (*Anguilla vulgaris*, Flem.). Rapports et procès-verbaux des réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 5, 137-274.
- SLOANE R. D., 1984. Distribution, abundance, growth and food of freshwater eels (*Anguilla* spp.) in the Douglas River, Tasmania. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 35, 325-339.

- VILTER V., 1945. Comportement de la thyroïde dans la métamorphose de la civelle d'anguille. C. R. Soc. Biol., 615-616.
- VILTER V., 1946. Action de la Thyroxine sur la métamorphose larvaire de l'anguille. C. R. Soc. Biol., 783-785.
- VØLLESTAD L. A. et JONSSON B., 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river : evidence for density-dependent mortality, and development of a model for predicting yield. J Anim Ecol, 57, 983-997.

Annex: Notations used for GEMAC and equations in the model

The version 1.0 of the model (Briand *et al.*, 2006a) is detailed in the SLIME project <http://www.diadfish.org/english/SLIME.html> (Dekker *et al.*, 2006). The version 2.0 is presented in (Beaulaton et Briand, 2007; Beaulaton, 2008). Here, we provide the change from version 2.0 to the version 2.1 where active and passive subunits of behaviour are modelled in the estuary. When applied to the Vilaine, there is only one sector considered, and no migration, so the writing is simplified, even if the model is structurally built to model several areas.

(1) Change from «passive» to «active»

Transition rate from passive to «active» migration and from active to settled phase corresponds to the conditional probability for a glass eel to settle or become active for each pigment time class between pigment times $\pi - \varphi'_d$ and π . This conditional probability is based on a gamma function (Γ).

Transition rate from passive to «active»

$$tau_{d,\pi} = 1 - \frac{1 - \Gamma(\pi, p_{12}, p_{13})}{1 - \Gamma(\pi - \varphi'_d, p_{12}, p_{13})}$$

Transition rate from «active» to «settled»

$$prob_{\pi,d} = 1 - \frac{1 - \Gamma(\pi, p_{10}, p_{11})}{1 - \Gamma(\pi - \varphi'_d, p_{10}, p_{11})} \quad S = -\ln(1 - prob_{\pi,d}) \quad S = \text{Settling rate.}$$

The model was built with the assumption that all glass eels of class π are in the center of the class.

(2) Migration towards the ladder

The daily migration rate to the ladder is computed from tidal coefficient of day d-d' and the level of «active» stock into the estuary. This rate is multiplied by the «active» subunit of stock to calculate the daily ascent at the trapping ladder.

$$mig_d = -\log(1 - mig_{tide} * mig_{dens} * p_{18})$$

$$mig_{tide} = \Gamma\left(tide_{d-3}, \left(\frac{p_{14}}{p_{15}}\right)^2, \frac{p_{15}^2}{p_{14}}\right)$$

$$mig_{dens} = \frac{1}{1 + e^{-p_{16}(Active_d - p_{17})}}$$

Where p_{14} and p_{15} are the mean and standard deviation of the gamma distribution.

To test the model in the absence of density dependence, the parameter p_{16} is set to zero.

(3) Process computation

$$P_{d,\Pi} = P_{d-1,\Pi} + R_0 R_d$$

recruitment for «passive» glass eel

$$A_{d,\Pi} = A_{d-1,\Pi}$$

recruitment for «active» glass eel

$$P_{d,\pi} = \sum_{\pi} \left(P_{d,\pi} * T_{\pi_{d,\pi},\pi} \right) \text{ and } A_{d,\pi} = \sum_{\pi} \left(A_{d,\pi} * T_{\pi_{d,\pi},\pi} \right) \text{ change in pigment time (* matrix product)}$$

$$P_{d,\pi} = P_{d,\pi} e^{-Z_d} (1 - \tau_{d,\pi}) \quad \text{mortality and transition towards «active»}$$

$$Z_d = M + F_d \quad \text{mortality for «passive» glass eel}$$

$$A_{d,\pi} = A_{d,\pi} e^{-Z'_{d,\pi}} + P_{d,\pi} e^{-Z_{d,\pi}} \tau_{d,\pi} \quad \text{mortality, migration and settlement for «active» glass eel}$$

$$Z'_{d,\pi} = Z_d + \text{mig}_{d,\pi} + S_{d,\pi} \quad \text{apparent mortality rate for «active» glass eel}$$

$$C_d = \sum_{\pi} \left(P_{d-1} F_d \frac{(1 - e^{-Z_d})}{Z_d} + A_{d-1,\pi} F_d \frac{(1 - e^{-Z'_{d,\pi}})}{Z'_{d,\pi}} \right) \quad \text{daily catch}$$

$$CM_d = \sum_{\pi} \left(P_{d-1} M \frac{(1 - e^{-Z_d})}{Z_d} + A_{d-1,\pi} M \frac{(1 - e^{-Z'_{d,\pi}})}{Z'_{d,\pi}} \right) \quad \text{number dead from natural causes}$$

$$CS_{dj} = \sum_{\pi} \left(A_{d-1,\pi} S_{d,\pi} \frac{(1 - e^{-Z'_{d,\pi}})}{Z'_{d,\pi}} \right) \quad \text{daily settled numbers}$$

$$CA_d = \sum_{\pi} \left(A_{d-1,\pi} \text{mig}_d \frac{(1 - e^{-Z'_{d,\pi}})}{Z'_{d,\pi}} \right) \quad \text{daily ascent on the trapping ladder}$$

$$N_d = A_d + P_d = \sum_{\pi} A_{d,\pi} + \sum_{\pi} P_{d,\pi} \quad \text{Total number of glass eels in the estuary (standing stock)}$$

π pigment time class

d day

d' delay in days for maximum correlation between migration on the trapping ladder and tide

R_d recruitment index for $j=1$

R_0 scale parameter to convert the recruitment index to absolute recruitment

$N_{d\pi}$ numbers for d, π

$A_{d\pi}$ «active» stock numbers for d, π

$P_{d\pi}$ «passive» stock numbers for d, π

$T_{\pi_{d,\pi},\pi}$ pigmentation time transition matrix (see (Beaulaton et Briand, 2007))

$S_{d,\pi}$ instantaneous settling rate

M instantaneous rate of natural mortality

F_d instantaneous rate of fishing mortality

$\text{mig}_{d\pi}$ instantaneous rate of migration on the trapping ladder

$\tau_{d\pi}$ transition rate to the «active» phase

C_d capture by the fishery

CM_d natural mortality

$CS_{d\pi}$ settlement

Z_d instantaneous mortality rate for the «passive» phase

$Z'_{d\pi}$ instantaneous disappearance rate for «active» stock

p_{10}, p_{11} parameters to calculate the settlement gamma cumulated distribution

p_{12}, p_{13} parameters to calculate the transition to «active» stock with a gamma cumulated distribution

p_{14}, p_{15} parameters corresponding to mean and SD of the gamma cumulated distribution to calculate migration rate from tide coefficient of three days before

p_{16}, p_{17} parameters corresponding to the logistic function used to calculate migration rate from «active» stock of the day (density dependence)

p_{18} parameter used to scale the daily migration

tide $d-3$ daily tide coefficient corresponding to $d-3$

Partie 5 :Discussion générale

La discussion générale fait la synthèse des connaissances acquises dans cette thèse, elle apporte également un complément sur les éléments apportés par le modèle GEMAC 2.1 en terme de gestion : quelles seront les conséquences de décisions de gestion, à la fois au niveau du stock estuarien mais aussi sur le recrutement fluvial (migrations sur la passe d'Arzal). Cette analyse détaille ensuite les décisions de gestion locale de la pêcherie de civelles, et fait une analyse des perspectives de recherche à l'issue de cette thèse.

13 Discussion générale.

Migration des civelles sur la passe

Cette thèse reconstitue en plusieurs étapes un modèle probable de la migration des civelles dans l'estuaire de la Vilaine. Quatre éléments non discutables ressortent du suivi de la phase civelle en estuaire : il existe un délai entre l'arrêt de la pêche et le début de la migration fluviale ; les stades pigmentaires de la passe et de l'estuaire diffèrent ; ils sont composés en majorité de stades relativement jeunes ; les marquage-recaptures sur la passe donnent des estimations de stock beaucoup plus faibles que les marquage-recaptures en estuaire.

Sur la base de toutes ces observations, nous avons construit un modèle avec trois comportements successifs, « passif », « actif » et « sédentaire ». Ce modèle explique à la fois la structure en stades en estuaire et dans la passe, ainsi que leurs différences, la fréquence élevée de stades peu avancés en estuaire, des estimations de stock actif autour de 10 % du stock total, les délais de migration sur la passe, les captures de la pêche, les captures expérimentales, et les montées sur la passe.

Il existe des incertitudes sur la dynamique d'évolution pigmentaire (voir discussion chapitre 10), sur l'interprétation des marquages-recapture (voir discussion chapitre 5), sur la description d'un phénomène mettant probablement en œuvre une forte variabilité individuelle par un modèle compartimenté, dans lequel tous les individus passent par les trois phases successives (voir discussion chapitre 12). De même, le niveau de mortalité naturelle est incertain (Chapitre 11), et le choix d'une autre valeur pourrait modifier le calage des paramètres de transition vers la phase active et de sédentarisation. Mais une modification du modèle ne remettrait probablement pas en cause les résultats suivants qui restent vrais sur la Vilaine dans les conditions de recrutement et densité de civelles observées entre 1996 et 2005 :

- Il existe une phase « active » de courte durée (de l'ordre d'une semaine au printemps). Le passage vers cette phase nécessite une modification de comportement, probablement liée au statut thyroïdien (Edeline *et al.*, 2004). Elle est suivie par la sédentarisation des civelles qui arrêtent alors leur migration pour plusieurs mois.
- Il est nécessaire de faire l'hypothèse d'une migration densité-dépendante pour décrire proprement les migrations sur la passe.
- L'évolution pigmentaire peut être modélisée par un modèle par stades et décrire de manière cohérente l'évolution pigmentaire des civelles à la fois dans l'estuaire et sur la passe.

Il n'existe que très peu de calculs d'efficacité de passes à anguille, du fait de l'absence de migration orientée chez l'anguille. L'efficacité moyenne de la passe d'Arzal est estimée à 4% du stock actif, à la fois à partir des estimations de stock et des taux moyens de recaptures. Les efficacités de passe par rapport au stock actif calculées par le modèle sont du même ordre (asymptote à 6% pour un coefficient de marée de 80).

L'efficacité de la passe est calculée à 30 % du stock estuarien de civelles arrivées après la saison de pêche par marquage-recaptures. Celles calculées par le modèle sont beaucoup plus faibles entre 2 et 20 % sur 10 ans. Cette différence vient probablement du fait que l'estimation du stock estuarien des marquage-recaptures se base sur la valeur maximale de stock estimée en marquage-recaptures alors que la deuxième se base sur le recrutement total calibré par le modèle. Il est également probable que le calage du modèle ait surévalué le stock estuarien, et sous-évalué l'efficacité de la passe les années de fortes montées (voir discussion chapitre 12). Ces résultats sont similaires à ceux de Jessop (2000) qui, par marquage-recaptures, a calculé une efficacité de 20% obtenues sur le site aval (4 passes) et 40% sur le site amont (3 passes) d'une rivière de Nouvelle-Ecosse.

Considérations écologiques

La civelle, une des phases juvéniles de l'anguille, réalise l'adaptation entre le milieu océanique, où

elle a un comportement pélagique calé sur un rythme nycthéméral (Castonguay et McCleave, 1987) et un milieu continental où elle passe successivement d'une migration faisant l'usage sélectif des courants de flots (McCleave et Wippelhauser, 1987), à une éventuelle phase « active » de migration à contre-courant, puis à une phase benthique typique du stade anguille jaune (Tesch et Rohlf, 2003).

La migration dans les estuaires et vers l'eau douce pourrait être apparue chez les espèces tropicales comme un mécanisme permettant de profiter de la productivité plus forte des zones d'eau douces tropicales (Edeline, 2007).

Chez *Anguilla anguilla* et *Anguilla rostrata*, espèces tempérées proches, la diminution exponentielle des densités d'anguilles en fonction de la distance à la mer (Smogor *et al.*, 1995; Ibbotson *et al.*, 2002) implique que la majorité des anguilles sont situées à l'aval des fleuves et dans les estuaires. De récents travaux montrent d'ailleurs l'existence d'anguilles effectuant l'ensemble de leur cycle en eau salée (Tsukamoto *et al.*, 1998; Morisson *et al.*, 2000; Tsukamoto et Arai, 2001; Jessop *et al.*, 2002; Arai *et al.*, 2003; Arai *et al.*, 2006; Daverat *et al.*, 2006). Pour autant, ces observations ne remettent pas en cause le caractère amphihalal de l'anguille. On trouve dans tous les bassins une part de la population d'anguilles qui effectue une migration en eau douce, parfois sur une grande distance (Feunteun *et al.*, 2003) et la part des anguilles purement marines est faible (Daverat *et al.*, 2006).

La migration utilisant les courants de marée (McCleave et Kleckner, 1982) conduit à concentrer les civelles en amont des estuaires, au niveau où le transport par les courants de marée n'est plus efficace (Lambert, 2005; Edeline *et al.*, 2007), sauf pour les individus désynchronisés (Edeline *et al.*, 2004) ou ceux se sédentarisant avant l'arrivée en eau douce, par exemple sous l'influence de facteurs environnementaux défavorables (voir Lambert, 2005 pour discussion).

Cette concentration des individus se fait dans les conditions naturelles dans la zone dulçaquicole des estuaires, et la pénétration continentale doit être encore renforcée par la migration active. Cette dernière a probablement été plus importante par le passé si on considère le mécanisme de migration densité-dépendant, et les informations disponibles historiquement sur la présence de cordons de civelles dans les estuaires (Bertin, 1951). Ce comportement de colonisation des eaux douces, qui est ensuite poursuivi au stade anguille jaune, doit forcément s'être traduit par un gain de fitness (capacité à participer à la reproduction pour un génotype) (Arai *et al.*, 2006). Or, cette migration s'établit d'abord en terme de coûts: coût de la migration, coût plus important de l'osmorégulation en eau douce qu'en estuaire, coût lié à la productivité moindre des eaux douces tempérées quand on les compare aux estuaires (Edeline, 2007). On ne sait pas cependant si la migration vers l'eau douce se traduit par une diminution de la prédation (Cieri, 1999).

Les avantages de l'utilisation d'un transport tidal sélectif sont évidents en termes énergétiques. La concentration des civelles en amont des estuaires est probablement l'un des revers de l'utilisation de ce comportement. On peut donc supposer que le rôle de la phase active serait de disperser les civelles au moment où l'élévation des températures printanières permet l'augmentation de productivité des milieux aquatiques proches de l'estuaire. La dispersion des civelles avant leur reprise alimentaire assurerait ainsi une diminution de la compétition intraspécifique et une augmentation de la fitness. Cette migration de dispersion pourrait ne pas être nécessaire dans les zones de faibles densités à la périphérie de l'aire de répartition de l'espèce, ce qui expliquerait la présence d'un mécanisme densité-dépendant. Dans ces zones de faibles densités, il y aurait un gain évolutif pour les civelles à ne pas migrer à la périphérie des estuaires.

De nos jours, les densités printanières de civelles dans les estuaires sont probablement aussi en dessous du seuil générant le phénomène de densité-dépendance. C'est du moins ce que semblent montrer les expérimentations réalisées sur la dispersion de la civelle en Gironde (Edeline *et al.*, 2007), à l'endroit où s'exerçait autrefois la pêche historique à l'aide de tamis à main sur les cordons de civelles, et où cette pêche a quasiment disparu de nos jours. La disparition des tamis à main dans la plupart des estuaires de la façade Atlantique traduit probablement un changement dans la capturabilité des civelles, et l'abandon du phénomène conduisant à concentrer les civelles sur les rives en amont des estuaires.

De même, on peut spéculer que la chronologie du passage en phase benthique est déterminée de manière à maximiser la survie au niveau d'une cohorte de civelle qui colonise le milieu continental. L'arrêt de la migration pour plusieurs mois (Chapitres 7, 12, Briand *et al.*, 2003; Briand *et al.*, 2006)

permet probablement aux civelles de reconstituer leur réserves énergétiques avant de reprendre une éventuelle migration sous l'influence de la pression liée à la compétition intraspécifique.

La phase active de la migration des civelles est courte (moins d'une semaine à 12 °C Chapitre 12). Cette durée est confirmée par l'analyse des marquage-recaptures (Chapitre 7). Il est possible qu'un stock de civelles plus important puisse augmenter la durée de cette phase, car les observations sur la passe d'Arzal montrent que la durée de la migration augmente avec l'intensité de la migration, et qu'au contraire il perd sa cohérence lorsque les densités sont faibles.

Interprétation des résultats provenant d'un milieu artificialisé.

Il convient de noter que les observations faites dans un estuaire bloqué très en aval par un barrage à marée constituent une image biaisée d'un système naturel. Il existe en effet des contraintes liées au comportement d'escalade d'une passe à civelle (Linton *et al.*, 2007), et à la difficulté d'en trouver l'entrée. Ces conditions sont différentes de celles rencontrées dans un estuaire non bloqué où l'influence tidale s'estompe peu à peu vers l'amont. Il est également probable que dans une situation classique, avec une arrivée graduelle et continue des civelles, certains des phénomènes observés n'auraient pas pu être mis en évidence, notamment ceux qui concernent les délais de migration.

Conséquences de la migration densité dépendance au stade civelle sur les séries de recrutement de civelles en Europe.

Il est aussi possible que les séries de recrutement d'Anguille européenne basées sur des suivis de passes aient connu une chute plus importante du recrutement que celles basées sur un suivi du recrutement au niveau estuarien. Ce résultat pourrait expliquer la chute très importante des captures de civelles sur la passe de l'Ems en Allemagne, pour laquelle les montées de 2000 (avant l'arrêt complet du suivi) étaient seulement égales à 0.11 % des montées sur la période de 1960-1970. Ce pourcentage, très faible, traduit une chute de recrutement beaucoup plus marquée que la chute calculée sur d'autres sites où le niveau actuel serait plutôt de l'ordre de 1 à 5 % de la période la période de 1960-1970.

Gestion.

Le raffinement progressif des méthodes de calcul ne change pas les conclusions sur l'intensité de pêche.

Les premières hypothèses au chapitre 5 sont les suivantes : absence de mortalité naturelle, arrivées tardives de une tonne entre 1996 et 2000 et efficacité de la passe de 50%. Le taux d'exploitation varie entre 99.4% et 95.6 % du stock total. L'absence d'échappement à la pêcherie de Vilaine durant la saison de pêche est rapportée indirectement, par le calcul du volume filtré et par l'augmentation des captures lors des nuits de relève (chapitre 5 et chapitre 6).

Le modèle GEMAC conduit ainsi à calculer un équivalent du %SPR⁶ au stade civelle %S/R (sédentarisées par recrue) de 5.5% (2 à 10% sur cinq ans).

L'intégration de la migration sur la passe sur dix années dans le modèle conduit à calculer des valeurs similaires de 2 à 10% sur la période commune du modèle (1999-2003 : **tableau 1**). En 1997 le %S/R de 0.8% correspond à une pêche rallongée de quinze jours (jusqu'à fin avril), et en 1998 celui de 25% à la simulation d'arrivées tardives exceptionnelles. Les taux d'exploitation sur les dix années varient entre 78.1 et 99.7 %.

⁶ Nombre de géniteur par recrue produit dans les conditions actuelles divisé par le nombre de géniteurs par recrue produits dans les conditions sans impact anthropique.

	Recrutement (kg)	Captures obs. (kg)	Passe obs. (kg)	Sédentarisation (kg)	Echappement (kg)	Arrivées tardives (kg)	%S/R(%)	Efficacité passe (%)	Taux d'exploitation (%)
1995_1996	24555	22402	333	1347	2000	2117	12.5	15.7	91.2
1996_1997	23920	22656	53	64	139	117	0.8	45.4	94.7
1997_1998	22962	17923	691	3007	4156	4720	25.0	14.6	78.1
1998_1999	17022	15300	243	1099	1397	1573	10.9	15.5	89.9
1999_2000	14907	14200	72	382	510	532	4.6	13.6	95.3
2000_2001	8479	8160	59	339	419	480	6.5	12.4	96.2
2001_2002	15989	15941	15	116	199	225	1.7	6.6	99.7
2002_2003	10206	9171	74	421	536	685	8.0	10.8	89.9
2003_2004	7435	7237	5	111	136	164	2.6	2.9	97.3
2004_2005	7111	7029	38	182	268	513	6.1	7.3	98.8

Tableau 1.- Résultats concernant la gestion de la pêcherie de la Vilaine, les montées sur la passe concernent la période novembre-mai.

Quels que soient les modèles considérés, la conclusion ne change pas. Les %S/R entre 1.7 % et 25 %, en moyenne 9 % sont largement inférieurs au taux de renouvellement des générations (Ices, 2006). Le S/R moyen est de 5.5 %, c'est-à-dire que 5.5 % des civelles échappent à toute mortalité et atteignent la phase suivante.

Les conséquences de ce type de résultat peuvent être analysées en considérant les hypothèses suivantes :

- un rendement net reproductif de 15.2 civelles par géniteurs (Åström et Dekker, 2007),
- une survie « naturelle » de 4 % entre la phase civelle et la phase anguille argentée (hypothèse basse 2% à hypothèse haute 11%) (GRISAM, 2007 non publié)
- aucune autre mortalité d'origine anthropique entre les stades anguille jaunes et anguilles argentées (ce qui n'est pas le cas),

D'après ces chiffres, on peut calculer que si l'ensemble de l'Europe présentait les niveaux d'exploitation de la Vilaine, le stock serait divisé par 30 à chaque génération d'anguilles, et entre 10 et 60 si on considère les incertitudes sur les survies en phase civelle.

Scénarios de gestion

Le modèle GEMAC v2.1 peut être utilisé pour simuler les conséquences de la gestion, non plus seulement sur le % S/R, mais aussi sur les montées dans la passe. Les recrutements des années 1995-1996 et 2004-2005 sont utilisés pour illustrer les conséquences de la baisse du recrutement sur les échappements et migrations. Deux recrutements de 5.9 et 3.5 tonnes sont simulés pour donner une idée des conséquences de gestion au niveau actuel du recrutement (en 2007 et 2008, le recrutement estuarien s'établit à 7.7 et 5.1 tonnes respectivement). Pour le recrutement à 5.9 trois hypothèses de recrutement tardif sont effectuées: min= 0.02, médiane=0.45, max=0.15 % du recrutement total. Les calculs pour 3,5 tonnes sont illustrés avec une arrivée médiane. L'effort de filtration est obtenu à partir d'un modèle de prédiction du nombre de navires calé sur les cinq années 2000-2005. Le nombre de navires est fixé à zéro lors des nuits de relève.

La seule mesure efficace sur la Vilaine est donc une gestion de la date d'arrêt de pêche (BEAULATON et BRIAND, 2007). En conséquence le %S/R, le % de biomasse et les montées sur la passe sont calculées en fonction de la date d'arrêt de pêche.

L'examen des % S/R (Figure 2) montre que, quel que soit le niveau de recrutement estuarien, la pêche doit être arrêtée vers la fin janvier pour permettre une exploitation compatible avec une production de géniteurs permettant le renouvellement des générations.

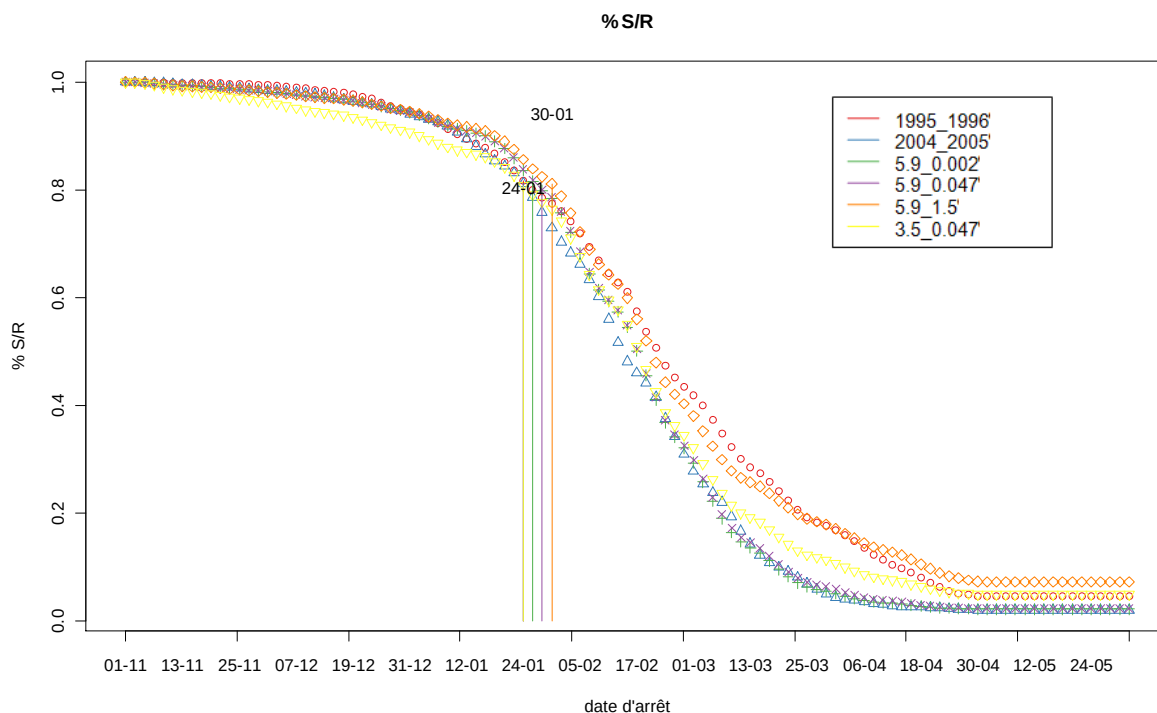


Figure 1.- Illustration de la variation du %S/R en fonction de la date d'arrêt de la pêche pour l'année 1995-1996, 2004-2005 et pour les scénarios de gestion de 2007. Trois hypothèses de recrutement tardif (mini –médiane-maxi) pour une capture totale de la pêche à 5,9 tonnes et une hypothèse médiane pour une capture totale de la pêche de 3,5 tonnes. Les dates correspondent à la date d'arrêt permettant d'atteindre la cible de 80 % S/R.

A court terme, il est impossible d'atteindre le niveau de 40% S/R_0 ⁷ (Figure 2). Même en 1995/1996, la fermeture complète de la pêche n'aurait pas permis d'atteindre ce niveau car le recrutement était déjà à moins de 40% du niveau des années 1970. L'échappement actuel se situe en fait à moins de 1% de % S/R_0

⁷ Equivalent du pourcentage de biomasse pour le stade civelle - ou 40% de l'échappement des années avant la chute du recrutement (voir chapitre 11).

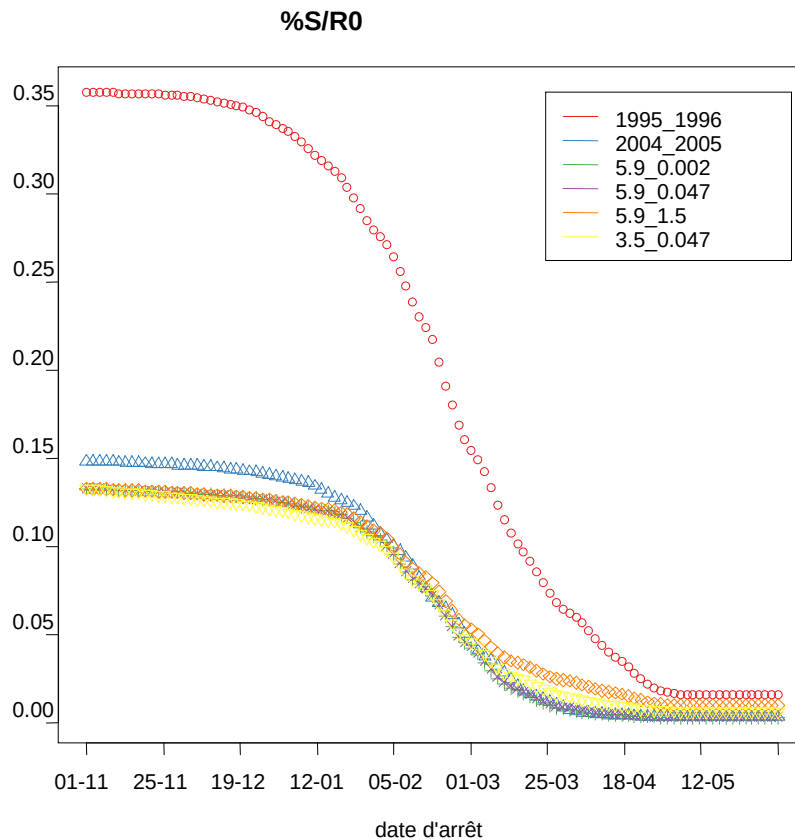


Figure 2.- Illustration de la variation du % S/R_0 en fonction de la date d'arrêt de la pêche, pour l'année 1995-1996, 2004-2005 et pour les scénarios de gestion en 2007. Trois hypothèses de recrutement tardif (mini –médiane -maxi) pour une capture totale de la pêche à 5,9 tonnes et une hypothèse médiane pour une capture totale de la pêche de 3,5 tonnes. Même une fermeture de la pêche ne permet pas l'atteinte de la cible de 40% de biomasse.

L'analyse de l'échappement de civelles vers la passe permet d'analyser la gestion par rapport à un éventuel niveau de saturation du bassin, pour lequel on pourrait justifier l'exploitation par la pêche de civelles en raison de processus de compensation. Contrairement au %S/R, les montées sur la passe sont sensibles au niveau du recrutement.

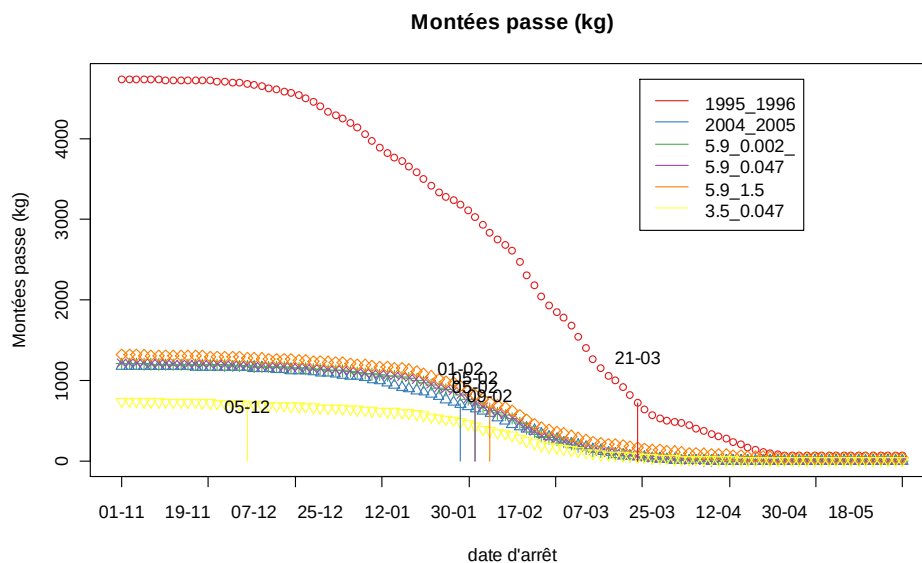


Figure 1.- Illustration de la variation de montées sur la passe en fonction de la date d'arrêt de la pêche, pour l'année 1995-1996, 2004-2005 et pour les scénarios de gestion de 2007. Trois hypothèses de recrutement tardif (mini –médiane-maxi) pour une capture totale de la pêche à 5,9 tonnes et une hypothèse médiane pour une capture totale de la pêche de 3,5 tonnes. Les dates correspondent à la date d'arrêt permettant d'atteindre la cible de 700 kg sur la passe.

L'atteinte d'un échappement de 700 kg (cible locale fixée par le COGEPOMI) aurait été permise par un arrêt le 21/03 en 1995/1996. Pour un recrutement global de 5.9 tonnes, la fermeture est requise début février. Pour un niveau de recrutement de 3.5 tonnes, l'atteinte de la cible nécessite une fermeture début décembre, c'est à dire en pratique la fermeture de la pêche.

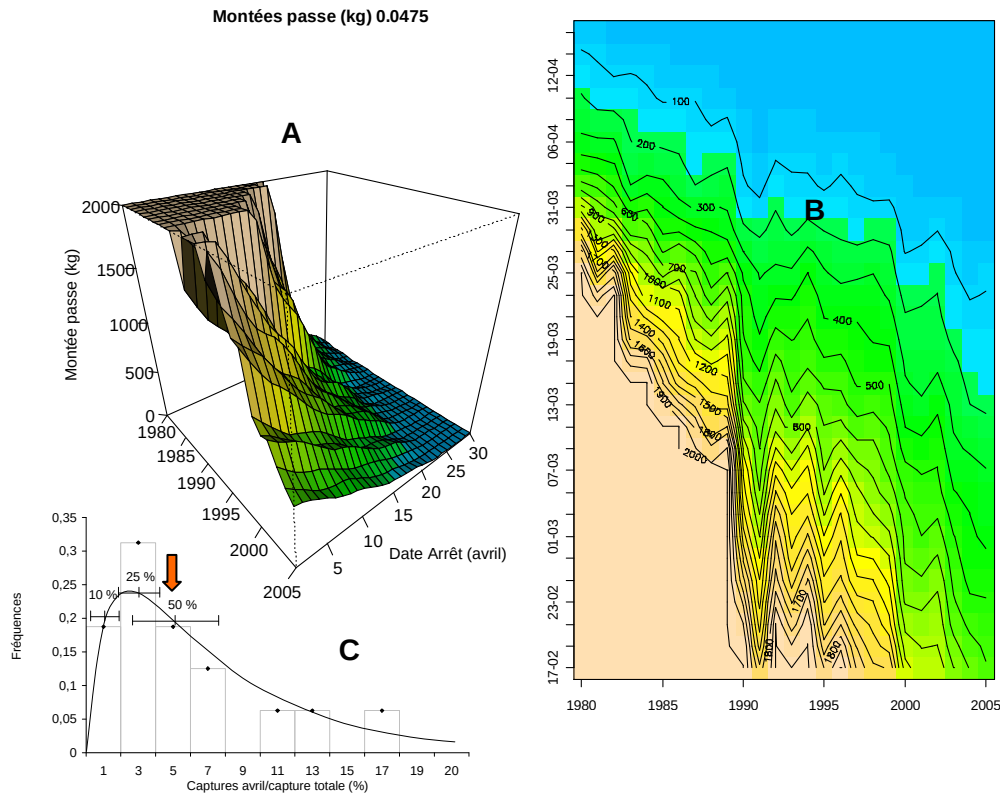


Figure 5.- Quelles montées historiques sur la passe en fonction de la date d'arrêt de pêche ? A = montée sur la passe en fonction de la date d'arrêt en avril. B = même graphique mais en plan avec une gamme de dates d'arrêt plus large. C Distribution historique des arrivées tardives et illustration de l'hypothèse d'arrivée tardive médiane.

Pour des arrivées tardives correspondant à la médiane des observations historiques, l'arrêt de la pêche au 15 avril (en fonction de l'arrêté préconisant la date d'arrêt des pêcheries en France) n'aurait pas permis de dépasser 100 kg de montées sur la passe même dans les années 80 (Figure 5). Un arrêt le 25 mars aurait permis un échappement de 700 kg à la fin des années 1980 et un arrêt le 10 mars aurait permis ce niveau d'échappement dans les années 1990. **Ainsi, dans les contextes de type intensif du type de la Vilaine, la réglementation nationale en vigueur n'a probablement jamais été adaptée.**

Historique de la gestion locale

Le Comité de Gestion des Poissons Migrateurs est une instance de gestion qui rassemble l'administration, les pêcheurs en eau douce et les pêcheurs professionnels pour proposer en préfecture des décisions concernant la gestion des poissons migrateurs. L'assistance aux décisions de gestion est étroitement associée au travail de cette thèse.

A partir de 1996, le suivi de la passe à civelle a permis de mesurer le nombre de civelles migrant vers la Vilaine. La gestion locale s'est naturellement basée sur une cible en échappement fluvial. La première des cibles a été choisie en fonction de la température de l'eau avec un arrêt de la pêche basé sur l'atteinte d'une température de 12°C. Le choix de cette cible permettait un arrêt plus précoce de la pêche quand les conditions de migration étaient favorables. Cette procédure a été abandonnée en 2001 car elle conduisait en pratique à des contestations difficiles à gérer au plan local sur la valeur réelle de la température et ne garantissait pas une cible d'échappement.

En 1996 et 1998, de fortes montées sur la passe se sont traduites par une colonisation importante du bassin versant en amont avec des densités très larges mesurées sur l'aval du bassin versant (entre 0 et 50 km de rivière) et sur les parties intermédiaires du fleuve (50-100 km) (BRIAND *et al.*, 2006a). Le recrutement de 1998 (700 kg) a donc, à partir de 2001, été considéré comme la cible de gestion du COGEPOMI.

Des mesures de pêches expérimentales avec transport ont été tentées entre 2000 et 2005 et ont permis d'enrayer la chute du recrutement fluvial (Figure 1).

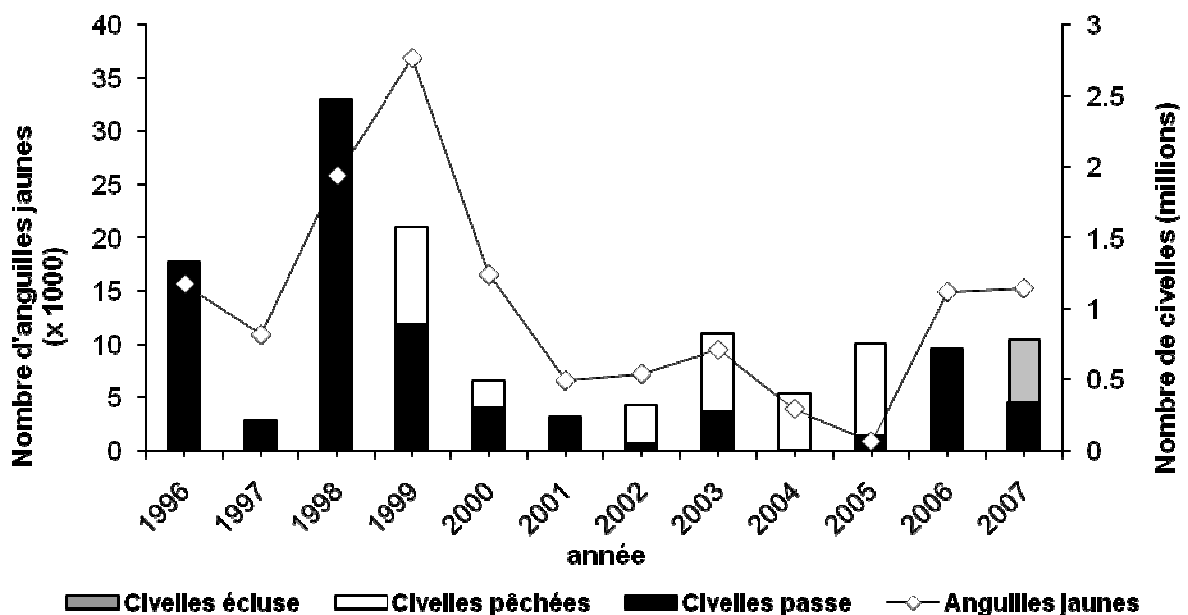


Figure 1. Montées sur la passe et échappement de civelles vers le fleuve sur la période 1996-2007.

Mais les très faibles survies des civelles transportées sur des ruisseaux et la chute continue des densités ont montré l'échec de ces mesures (Briand et Fatin, 2006). Les raisons d'une mortalité très importante des civelles après transport ne sont pas clairement établies. Mais le mode de pêche, même lors de captures expérimentales à vitesse réduite est probablement l'une des causes. Au final, sur la base des résultats observés, il a été proposé de stopper les actions de transport à partir de 2005.

Année	Début de saison	Fin de saison	Cible d'échappement (règle de décision)
1996	15-nov	15-avr	
1997	15-nov	30-avr	
1998	15-nov	06-avr	stop 12 °C
1999	15-nov	02-avr	stop 12 °C
2000	15-nov	15-avr	stop 12 °C
2001	15-nov	30-mars	700 kg passe
2002	15-nov	23-mars	700 kg passe
2003	15-nov	23-mars	700 kg passe
2004	15-nov	27-mars	600 kg passe
2005	1-dec	20-mars	400 kg passe + 400 kg estuaire
2006	1-dec	23-mars	300 kg passe + 400 kg estuaire
2007	1-dec	10-mars	Diminution jusqu'au 15 février en trois ans
2008	26-nov	11-mars	Instruction ministérielle de ne plus modifier la gestion

Tableau 2.- Résumé concernant la gestion de la pêcherie civellière de Vilaine

Outre les mesures de transport, entre 2000 et 2005, des prédictions de gestion ont été basées sur la simulation de l'échappement estuarien. Les mesures calculées ont sous estimé les migrations sur la passe, du fait d'arrivées tardives faibles et de la négligence des processus densité-dépendants. Dès 2003 cependant, les prédictions ont montré que les mesures de gestion ne permettaient pas l'atteinte de la cible d'échappement, et la gestion s'est faite en acceptant une cible d'échappement plus réduite alors que les données de densité du bassin montraient que la population était déjà en forte diminution (Briand *et al.*, 2006) (Tableau 2).

La mise au point des modèles GEMAC v2.0 et v2.1 a permis de simuler les conséquences possibles des décisions de gestion, en terme de %S/R (sédentarisées par recrue), % S/R₀ et d'échappement fluvial. En 2006 et 2007, les résultats du modèle ont été présentés et ont permis d'obtenir le recul progressif de la date d'arrêt de la pêche de 10 jours pendant trois années successives. En 2007, l'attente d'instructions pour l'application du plan de gestion a bloqué le processus. Pour 2009, les instructions nationales sont de revenir à 5 mois de pêche, et d'établir un quota individuel par pêcheur.

En prenant un peu de recul, ces éléments illustrent que la fourniture d'éléments scientifiques, même extrêmement détaillés, ne se traduit que par des prises de décisions marginales (gain de 1 mois sur 6 en 10 ans) face à l'intérêt économique et social du maintien d'une pêcherie de civelle. La division par trois du recrutement estuarien, l'échappement très faible vers le fleuve, n'ont pas conduit à prendre les décisions de gestion durable de l'espèce, peut-être du fait de l'absence de mécanismes assurant la compensation financière des acteurs. D'autres estuaires sont très probablement dans une situation proche de celle de l'estuaire de la Vilaine, soit parce qu'ils sont bloqués par des barrages, soit parce qu'ils sont exploités dans la zone d'accumulation où le volume d'eau est généralement réduit. On peut supposer que si les mêmes mécanismes de décision sont maintenus pour la gestion, il n'y aura pas, dans ces estuaires non plus, de décisions menant à la gestion durable de l'espèce.

Or, les calculs montrent que si le recrutement descend au niveau de 3.5 tonnes, il ne sera plus possible sur une année moyenne d'atteindre la cible de 700 kg qui pourrait permettre la saturation de l'aval du bassin de la Vilaine, et ce même avec une fermeture complète de la pêcherie de civelles. Les modèles intégrant la phase océanique montrent également que les niveaux de % SPR requis pour une restauration sont très importants (Åström et Dekker, 2007) ; Lambert unpublished).

En conclusion, l'ensemble des trois éléments suivants: (i) la chute continue des arrivées de civelles, (ii) les taux de mortalité extrêmement faibles requis pour une reconstitution du stock et, (iii) les simulations de cette thèse montrant qu'il est peu probable que même l'arrêt des pêches permette un échappement fluvial comparable à celui observé 10 années auparavant alors que les taux

d'exploitation étaient de l'ordre de 95%, plaide pour une fermeture des pêcheries de civelles et la suppression de toutes les autres sources de mortalité anthropique.

Sans doute, cette thèse qui a eu le double privilège (?) de se dérouler sur une décennie mais aussi en lien direct avec des possibles applications sur le terrain, montre aussi la limite des travaux scientifiques appliqués à la gestion d'activités humaines sur des écosystèmes produisant des ressources écologiques, économiques et sociales. On peut craindre qu'à l'instar d'autres travaux, sa portée voire ses enseignements arrivent trop décalés par rapport aux réalités socio-politiques et que les décisions de gestion arrivent trop tardivement dans la lente et inexorable descente du stock d'Anguille européenne pour que cette espèce puisse se restaurer un jour.

Perspectives

Les résultats de marquage recapture, et les modèles pointent tous vers une « sortie » de la phase de migration et le début d'une phase benthique chez les civelles en estuaire, étape à laquelle les investigations et les modèles de cette thèse s'arrêtent. A l'heure actuelle, les conditions de survie pendant cette phase sont très mal connues. On connaît des ratios de rendement par recrue pour les milieux où les civelles ont été transportées, puis recapturées aux stades anguilles jaunes ou argentées mais les survies calculées ne concernent pas que la phase civelle. Les mortalités entre la phase civelle et la phase exploitée de l'anguille sont difficiles à appréhender car les jeunes anguillettes ont une forte propension à migrer et coloniser de nouveaux milieux, et car il existe probablement à la fois des effets densité dépendants sur la migration et sur la mortalité. Pourtant la relation entre niveau de mortalité, habitat, densité et dispersion est une question majeure, notamment pour appréhender la question de la survie lors de la phase continentale de l'espèce anguille.

Bibliographie

- ARAI T., KOTAKE A. et MCCARTHY T. K., 2006. Habitat use by the European eel *Anguilla anguilla* in Irish waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67, 569-578.
- ARAI T., KOTAKE A., OHJI M., MILLER M. J., TSUKAMOTO K. et MIYAZAKI N., 2003. Occurrence of sea eels of *Anguilla japonica* along the Sanriku Coast of Japan. *Ichthyological Research* 50, 78-81.
- ÅSTRÖM M. et DEKKER W., 2007. When will the eel recover? A full life cycle model. *ICES Journal of Marine Science*, 64, 1491-1498.
- BERTIN L., 1951. Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses, pp. 188. Payot, Paris.
- BRIAND C. et FATIN D., 2006. Analyse des tendances de stock d'anguilles jaunes du bassin versant de la vilaine par pêches électriques, pp 9p, Institution d'Aménagement de la Vilaine, La Roche Bernard.
- BRIAND C., MOUNAIX B., FATIN D. et FEUNTEUN E., 2003. Stock contribution of springtime and autumn glass eel recruitments : results based on otolith structure. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 368, 27-42.
- BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006. Effect of re-opening of a migratory axis for eel at a watershed scale (Vilaine river, Southern Brittany). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 378, 67:86.
- CASTONGUAY M. et McCLEAVE J. D., 1987. Vertical distributions, diel and ontogenetic vertical migration and net avoidance of leptocephali of *Anguilla* and other common species in the Sargasso Sea. *Journal of Plankton Research*, 9, 195-214.
- CIERI M. D., 1999. Migration, growth, and early life history of the American eel (*Anguilla rostrata*), University of Maine.
- DAVERAT F., LIMBURG K. E., THIBAUT I., SHIAO J. C., DODSON J. J., CARON F., TZENG W.-N., IIZUKA Y. et WICKSTRÖM H., 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.
- EDELIN E., 2007. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Marine Ecology Progress Series*, 341, 229-232.

- EDELINE E., BEAULATON L., LE BARH R. et ELIE P., 2007. Dispersal in metamorphosing juvenile eel *Anguilla anguilla*. Marine Ecology Progress Series, 344, 213–218.
- EDELINE E., DUFOUR S., BRIAND C., FATIN D. et ELIE P., 2004. Thyroidal status is related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. Marine Ecology Progress Series, 282, 261-270.
- FEUNTEUN E., LAFFAILLE P., ROBINET T., BRIAND C., BAISEZ A., OLIVIER J.-M. et ACOU A., 2003. A Review of Upstream Migration and Movements in Inland Waters by Anguillid Eels: Toward a General Theory. In Eel biology (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 181-190. Springer, Tokyo.
- IBBOTSON A., SMITH J., SCARLETT P. et APRAHAMIAN M. W., 2002. Colonisation of freshwater habitat by the European eel *Anguilla anguilla*. Freshwater Biology, 47, 1696-1706.
- ICES, 2006. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels, Rome, Italy.
- JESSOP B. M., 2000. Estimates of population size and instream mortality rate of American eel elvers in a Nova Scotia river. Transactions of the American Fisheries Society, 129, 514:526.
- JESSOP B. M., SHIAO J.-C., IZUKA Y. et TZENG W. N., 2002. Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. Marine Ecology Progress Series, 233, 217-229.
- LAMBERT P., 2005. Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation., pp. 219, Université Bordeaux 1, Bordeaux.
- LINTON E. D., JONSSON B. et NOAKES D., 2007. Effect of water temperature on the swimming and climbing behaviour of glass eels, *Anguilla* spp. Environmental Biology of Fishes, 78, 189-192.
- McCLEAVE J. D. et KLECKNER R. C., 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). Journal du conseil. Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 40, 262-271.
- McCLEAVE J. D. et WIPPELHAUSER G., 1987. Behavioral aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eel. Transactions of the American Fisheries Society, 1, 138-150.
- MORISSON W., SECOR D. H. et PICCOLI P. M., 2000. Estuarine habitat use by Hudson river American eel. AFS pre print.
- SMOGOR R. A., ANGERMEIER P. L. et GAYLORD C. K., 1995. Distribution and abundance of American eels in Virginia streams : test of null models across spatial scales. Transactions of the American Fisheries Society, 124.
- TESCH F. W. et ROHLF N., 2003. Migration from Continental Waters to the Spawning Grounds. In Eel biology (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 223-234. Springer, Tokyo.
- TSUKAMOTO K. et ARAI T., 2001. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitat. Marine Ecology Progress Series, 220, 265-276.
- TSUKAMOTO K., NAKAI I. et TESCH F. W., 1998. Do all freshwater eels migrate? Nature, 396, 635.

Remerciements.

Mes premiers remerciements vont à Denis Fatin, qui a assuré avec rigueur la majeure partie du suivi de terrain sur la Vilaine. Je voudrais ensuite remercier Michel Allanic, Directeur de l'Institution d'Aménagement de la Vilaine pour avoir mené cet établissement vers une gestion environnementale responsable, et avoir permis le travail scientifique sur l'anguille. Je voudrais également remercier les administrateurs de l'Institution d'Aménagement de la Vilaine, qui ont également permis ce travail.

Je voudrais également remercier les personnes avec qui j'ai pu collaborer au cours de mes différents travaux : Dominique Boussion, Jean Pierre Porcher, Eric Edeline, Patrick Lambert, Laurent Beaulaton, Gérard Castelnaud, Sylvain Bonhommeau, Eleonora Ciccotti, Pascal Laffaille, Béatrice Mounaix, Brice Sauvaget, Agnès Bardonnnet avec qui j'ai pu partager le secrétariat du GRISAM, tous les stagiaires que j'ai pu encadrer, et toutes les personnes avec qui j'ai pu travailler, que ce soit au sein de l'Institution d'Aménagement de la Vilaine, ou en dehors de l'établissement, et notamment au sein des groupes GRISAM et CIEM.

Enfin je voudrais remercier mes directeurs de thèse Guy Fontenelle et Eric Feunteun qui ont eu l'impossible tâche de m'encadrer et m'ont assisté dans la rédaction de ce document, l'Ecole Doctorale «VAS» qui a permis que ce travail aboutisse enfin, Agnès Bardonnnet, Willem Dekker, Pierre Elie et André Forest pour leur relecture et leurs conseils.

Annexe :

Autres travaux relatifs à l'anguille non publiés dans le cadre de cette thèse

- BRIAND C., FATIN D. et LEGAULT A., 2002. Role of odour on the efficiency of an eel, *Anguilla anguilla*, ladder and trap. *Environmental Biology of Fishes*, 65, 473-477.
- BRIAND C., MOUNAIX B., FATIN D. et FEUNTEUN E., 2003. Stock contribution of springtime and autumn glass eel recruitments : results based on otolith structure. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 368, 27-42.
- BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. et FEUNTEUN E., 2006. Effect of re-opening of a migratory axis for eel at a watershed scale (Vilaine river, Southern Brittany). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 378, 67-86.
- EDELIN E., DUFOUR S., BRIAND C., FATIN D. et ELIE P., 2004. Thyroidal status is related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. *Marine Ecology Progress Series*, 282, 261-270.
- FEUNTEUN E., LAFFAILLE P., ROBINET T., BRIAND C., BAISEZ A., OLIVIER J.-M. et ACOU A., 2003. A Review of Upstream Migration and Movements in Inland Waters by Anguillid Eels: Toward a General Theory. In *Eel biology* (eds K. Aida, K. Tsukamoto et K. Yamauchi), pp. 181-190. Springer, Tokyo.
- FONTENELLE G., BRIAND C. et FEUNTEUN E., 2001. Eel management in France : How are we to face the dilemma of a european wide species ? *Journal of Taiwan Fisheries Research*, 9, 237-250.
- LAFFAILLE P., BRIAND C., FATIN D., LAFAGE D. et LASNE E., 2004. Point sampling abundance of European eel (*Anguilla anguilla*) in freshwater areas. *Archiv für Hydrobiologie*, 162, 91-98.
- SAUVAGET B., FATIN D. et BRIAND C., 2003. Contamination par *anguillicola crassus* de cinq populations d'anguilles (*Anguilla anguilla*) du littoral de Bretagne Sud (France). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 368, 21-26.

Développement de GEMAC dans le cadre du projet FP6 SLIME

- DEKKER W., PAWSON M., WALKER A., ROSELL R., EVANS D., BRIAND C., CASTELNAUD G., LAMBERT P., BEAULATON L., ÅSTRÖM M., WICKSTRÖM H., POOLE W. R., MCCARTHY T., BLASZKOWSKI M., DE LEO G. A. et BEVACQUA D., 2006. Restoration of the European eel population; pilot studies for a scientific framework in support of sustainable management: SLIME.
- BRIAND C., BEAULATON L. et BAISEZ A., 2006. Gemac : a glass eel model to assess compliance.

Application du modèle GEMAC à l'estuaire du Tibre

- CICCOTTI E., 2007. New ecological methods for the assessment of glass eel (*Anguilla anguilla*) recruitment, for the sustainable management of this resource. In report n. 6A21. Università Degli Studi Di Roma, Italy.

Rapports relatifs au développement du modèle EDA (Eel density Analysis)

- LEPREVOST G., 2007. Développement d'un indicateur pour caractériser l'impact migratoire sur le stock d'anguille européenne à l'échelle des bassins. In *Mémoire technique ONEMA-IAV.*, pp. 174, Rennes.
- HOFFMANN M., 2008. Modélisation de l'impact des ouvrages sur les densités d'anguilles, dans le bassin Loire-Bretagne, pp 81, Onema.

RESUME

Cette thèse analyse dix années de données concernant la migration et l'exploitation des civelles en estuaire de Vilaine. La mise au point de méthodes de traitements des données de carnets de pêche permet l'estimation des captures journalières de la pêcherie. Leur analyse par des méthodes de séries chronologiques et par GLM montre que les captures totales journalières de la pêcherie de Vilaine sont peu sensibles aux facteurs de l'environnement, à part pour l'effet bloquant de températures inférieures à 6°C et l'effet modulateur des marées.

La mise au point de méthodes de marquage-recaptures permet d'obtenir des estimations du stock estuarien après l'arrêt de la pêcherie. La réponse différente des civelles au marquage en fonction de leur origine (passe ou estuaire) permet de proposer un modèle où deux fractions comportementales sont distinguées dans l'estuaire : des civelles en phase de migration portée et des civelles en migration active avec un comportement rhéotactique plus marqué. La fraction active n'apparaît qu'après un délai nécessaire à la transition de comportement. Après avoir fait la démonstration de l'effet de la température et de la salinité sur la dynamique de pigmentation des civelles, ces facteurs sont intégrés dans un modèle permettant de prédire l'évolution pigmentaire du stade VB au stade VIA3.

En combinant les données collectées et le modèle pigmentaire, le modèle GEMAC (glass eel model to assess compliance) est développé pour évaluer les impacts anthropiques sur les civelles dans les estuaires. Le modèle est appliqué à la Vilaine et la Gironde puis adapté pour prendre en compte la transition de comportement des civelles en estuaire vers le comportement actif et les montées sur la passe.

Ce modèle est utilisé pour prédire sur dix années de données les captures, les recrutements annuels et saisonniers, l'évolution pigmentaire des civelles, la transition de comportement et le caractère densité dépendant des montées sur la passe au stade civelle. Les conséquences sur la gestion de cette ressource européenne sont analysées.

ABSTRACT

This thesis analyzes ten years of data concerning the migration and the exploitation of glass eel in the Vilaine river estuary. The development of methods of data processing of logbooks allows us to estimate daily catches of the fishery. Their analysis by time-series and GLM methods shows that the environmental conditions have little influence on daily total catches in this estuary, except for water temperatures <6°C that stop eel activities, and a modulator effect of tides.

Specific methods of marking-recaptures allow to obtain estimations of the estuarine stock after the end of the fishing season. The different ways how the glass-eels react depend on where they come from (eel pass facilities or estuary). This result leads to propose a model in which two behavioral fractions are distinguished within the estuary: glass eel using only selective tidal stream transport and active migrants (displaying a stronger rheotactic behavior). The active fraction only happens after a delay allowing for the transition of behavior.

Once demonstrated the temperature and salinity effects on the dynamics of pigmentation of elvers, these factors are integrated into a model allowing to predict the evolution of pigmentation from the stage VB to the stage VIA3.

By combining both the collected data and the pigmentation model, the GEMAC model (glass eel model to assess compliance) is developed to estimate the anthropogenic impacts on the glass eel in estuaries.

The model is applied to the Vilaine and the Gironde, and adapted to consider the progressive shift in behavior of estuarine glass-eels towards an active behavior, and the migration on the ladder. This model is used for a ten year period to predict catches, annual and seasonal recruitments, the pigmentation evolution, the transition of behavior and density-dependence effect on the upstream migration of glass eels on the fish pass. The consequences on the management of this European resource are analyzed and discussed.