



HAL
open science

Développement d'outils de modélisation de la population d'anguille européenne prenant en compte la diversité des paramètres de dynamique par grande fraction d'aire de répartition continentale de l'espèce : Rapport final 2011

Patrick Lambert

► To cite this version:

Patrick Lambert. Développement d'outils de modélisation de la population d'anguille européenne prenant en compte la diversité des paramètres de dynamique par grande fraction d'aire de répartition continentale de l'espèce : Rapport final 2011. [Rapport de recherche] irstea. 2012, pp.103. hal-02599638

HAL Id: hal-02599638

<https://hal.inrae.fr/hal-02599638v1>

Submitted on 16 May 2020

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

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

Partenariat 2011 – **Domaine** : Espèces aquatiques continentales - Action n°11.1



Développement d'outils de modélisation de la population d'anguille européenne prenant en compte la diversité des paramètres de dynamique par grande fraction d'aire de répartition continentale de l'espèce

Rapport final 2011

P. Lambert

Janvier 2012

Contexte de programmation et de réalisation

La mise en œuvre du règlement communautaire relatif à la reconstitution du stock d'anguille européenne impose à chaque pays concerné la mise en place d'un plan de gestion par bassin constituant un habitat naturel historique pour l'anguille, devant être élaboré pour le 31/12/2008.

La rédaction de ces plans de gestion est rendue cependant difficile par la difficulté d'évaluer les stocks dans les bassins aux différentes écophases de l'anguille, et de cerner les niveaux d'impact occasionnés par les diverses activités sur la biomasse finale de géniteurs produite par le bassin et pouvant contribuer à la reproduction de l'espèce.

Le développement du modèle SED (Simple Eel Dynamics) en 2008 a permis d'approcher l'état du stock et sa vitesse de reconstitution en fonction de différentes hypothèses de réduction de la mortalité de la pêche légale et des autres sources de mortalité en faisant l'hypothèse que le stock ne fonctionnait qu'avec les anguilles vivant dans les bassins versants de la côte atlantique française. Ces résultats ont été intégrés dans la réflexion lors de la rédaction du plan national de gestion de l'anguille.

En 2009, nous avons proposé une généralisation en construisant un nouveau modèle MUED (pour Multi-Unit Eel Dynamics) qui permet de simuler la dynamique de plusieurs unités spatiales en relation par une unique courbe stock–recrutement.

Dans le même temps, la commission européenne a lancé un appel à service (MARE/2008/11) pour définir et valider les méthodes d'estimation de l'échappement utilisées dans les plans de gestion, en particulier, le modèle EDA utilisé en France. Le consortium européen constitué pour y répondre a proposé entre autres d'utiliser un modèle individus-centré pour construire des réalités virtuelles sur lesquelles seraient testées les procédures actuelles d'évaluation des stocks d'anguille. Dans ce contexte, nous avons décidé, en accord avec l'ONEMA, de réorienter le travail en poursuivant le développement de MUED sous forme d'un modèle individus-centré de génération de réalité virtuelle (CREPE).

Le présent rapport rassemble les développements entrepris sur les modèles MUED et CREPE.

L'auteur

Patrick Lambert

patrick.lambert@irstea.fr

Irstea Bordeaux

Unité de recherche Ecosystèmes estuariens et poissons migrateurs amphihalins

50 avenue de Verdun F - 33612 CESTAS cedex

Les correspondants

Onema : Direction de l'action scientifique et technique

Laurent Beaulaton, laurent.beaulaton@onema.fr

Cemagref Bordeaux

Unité de recherche Ecosystèmes estuariens et poissons migrateurs amphihalins

Patrick Lambert, patrick.lambert@irstea.fr

Droits d'usage :	Diffusion large
Couverture géographique :	Européen
Niveau géographique :	Européen
Niveau de lecture :	experts
Nature de la ressource :	Document

***Développement d' outils de modélisation de la population d'anguille européenne
prenant en compte la diversité des paramètres de dynamique par grande fraction d'aire
de répartition continentale de l'espèce***

P. Lambert

Sommaire

Résumé.....	5
Abstract	6
1. Introduction.....	9
2. Développement de CREPE	10
2.1. Objectif du modèle CREPE	10
2.2. Présentation du modèle CREPE.....	10
2.3. Test de 4 modèles d'évaluation de l'échappement utilisés en Europe (projet POSE).....	13
2.3.1. Présentation sommaire des modèles d'évaluation de l'échappement EDA, GEM, DemCam et SMEP II	13
2.3.2. Comparaison des résultats.....	14
2.3.3. Conclusion sur la fiabilité des modèles d'estimation de l'échappement	22
2.3.4. Bilan du jeu de données CREPE.....	22
2.4. Améliorations de CREPE.....	26
2.5. Exploration des hypothèses d'EDA à partir de simulations issues de CREPE.....	29
2.5.1. Stratégie de simulations CREPE.....	29
2.5.2. Résultats	30
2.6. Intérêt du couplage CREPE- EDA et perspectives pour CREPE	36
3. Développement de MUED	37
3.1. Objectif du modèle MUED	37
3.2. Présentation synthétique du modèle MUED	37
3.3. Résultats	38
4. Convergence entre CREPE et MUED	40
ANNEXE A : PRESENTATION DU MODELE CREPE	42
1. General features of the model	42
2. Time	42
3. River networks with lakes.....	42
3.1. Topology of the river networks.....	42
3.2. Drainage areas and catchment area	43
3.3. Creation of lakes	43
3.4. From surface network to linear network	44
3.5. Reach characteristics	45
3.5.1. Distance to the sea, to the source, Shreve and Strahler indexes of a reach.....	45
3.5.2. Wetted width of a reach	45
3.5.3. Tidal and saline intrusion lengths	46
3.5.4. Carrying capacity	47
3.6. Temperature time series	47
3.7. Obstacles to migration	48
4. Fishermen.....	50
4.1. Fishing effort.....	51
4.2. Fishing mortality	51
4.3. Cost and benefit of fishing	51

4.4.	Optimising fishing efforts	52
5.	Eel	53
5.1.	Artefact.....	53
5.2.	Age	53
5.3.	Length and weight relationship	53
5.4.	Biological processes.....	54
5.4.1.	Glass eel arrival.....	54
5.4.2.	Growth	56
5.4.3.	Standing stock mortality	58
5.4.4.	Population number	61
5.5.	Moving.....	62
5.5.1.	Diffusive movement.....	62
5.5.2.	Impact of obstacles.....	64
5.6.	Sexual differentiation and sex determinism.....	64
5.6.1.	Silvering	66
6.	Behaviour of scientists	71
6.1.	Electro-fishing scientist.....	71
6.2.	Fishery scientist.....	73
6.3.	Obstacle scientist.....	73
7.	CREPE model run.....	73
8.	Simulation for POSE model application.....	75
	ANNEXE B : PRESENTATION DU MODELE MUED	77
1.	Caractéristiques générales du modèle	77
1.1.	Structuration du modèle	77
1.2.	Spatialisation de la dynamique de population d'anguilles.....	77
1.3.	Surface des unités spatiales.....	78
1.4.	Relation taille masse	79
2.	Choix de représentation des processus.....	79
2.1.	Vieillessement –croissance	80
2.2.	Différenciation sexuelle et déterminisme du sexe	81
2.3.	Argenture	83
2.4.	Mortalités	84
2.4.1.	Mortalité naturelle.....	84
2.4.2.	Mortalité par pêche légale.....	85
2.4.3.	Mortalité autre que la pêche légale	85
2.4.4.	Formulation mathématique de la mortalité au stade anguille jaune.....	85
2.4.5.	Formulation mathématique de la mortalité au stade anguille argentée.....	89
2.5.	Reproduction.....	90
2.6.	Fécondité des femelles	92
2.7.	Dispersion des larves	94
	BIBLIOGRAPHIE.....	99

***Développement d'outils de modélisation de la population d'anguille européenne
prenant en compte la diversité des paramètres de dynamique par grande fraction d'aire
de répartition continentale de l'espèce***
P. Lambert

Résumé

Dans le cadre de la mise en œuvre du règlement européen relatif à la reconstitution du stock d'anguille européenne, nous avons développé deux modèles, l'un centré sur les individus appelé CREPE (Constructed Reality for Eel Population Exploration), l'autre matriciel à base de processus nommé MUED (Multi-Units Eel Dynamics).

Le premier a été utilisé dans un premier temps pour tester quatre modèles d'estimation de l'échappement utilisés dans différents pays sur un jeu de données virtuelles. Il a permis de montrer la nécessité de disposer d'informations suffisantes et d'avoir une certaine expertise pour garantir une calibration correcte des modèles. Dans un deuxième temps CREPE a été utilisé pour tester plus particulièrement le modèle français d'estimation de l'échappement EDA (Eel Density Analysis) sur plusieurs jeux de données (correspondant à des réseaux différents de stations de pêche électrique) pour 6 scénarios de mortalités anthropiques ou de diffusivité (dispersion des anguilles). L'estimation du stock d'anguilles jaunes par d'EDA s'avère parfois problématique avec des estimations irréalistes pour certains jeux de stations et avec des structures spatiales des erreurs risquant de biaiser l'impact des mortalités anthropiques au stade argenté. Pour limiter ces problèmes, il a été proposé de contraindre les courbes de réponse de certaines variables explicatives et de tenir compte de la taille totale du réseau hydrographique.

CREPE a été également utilisé pour explorer la valeur du taux d'argenture utilisé dans EDA et pour lequel on ne dispose que peu d'informations. La valeur actuelle fixée arbitrairement à 5 % semble faible par rapport à celle trouvée dans CREPE (6,5%).

Au final ce travail démontre tout l'intérêt de construire un modèle le plus raffiné possible tel que CREPE pour tester un modèle d'évaluation de stock le plus pragmatique possible tel qu'EDA.

Le modèle MUED, bien que développé antérieurement, peut être vu comme une perspective pour le modèle CREPE. En effet, la réflexion de MUED pour combiner plusieurs dynamiques continentales au travers d'une seule relation stock recrutement a permis de montrer toute l'importance du processus de dispersion des larves entre les différentes unités spatiales pour lequel très peu d'information est disponible.

Mots clés (thématique et géographique)

ANGUILLA ANGUILLA, MODELE DE DYNAMIQUE DE POPULATION,
EVALUATION DE STOCK

Development of models for European eel population dynamics integrating large scale variability of the different parameters in the continental range of the species
P. Lambert

Abstract

As part of the implementation of European regulation relating to the recovery of the European eel stock, we developed two models, one individual-based called CREPE (Constructed Reality for Eel Population Exploration), the other a matrix model based on process called MUED (Multi-Units Eel Dynamics).

CREPE was initially used to apply four models of evaluation of evaluation used in different countries on a virtual dataset. This application highlighted the need for sufficient information and for some expertise to ensure proper calibration of the models. In a second step CREPE was used to test more specifically the French escapement model EDA (Eel Density Analysis) on several virtual datasets (corresponding to different networks of stations for electric fishing) for 6 anthropogenic mortality or eel dispersion scenarios. The estimate of the stock yellow eels by EDA is sometimes problematic with unrealistic value for some datasets and with spatial errors structures that might bias the impact of anthropogenic mortalities at silver stage. To minimize these problems, it was proposed to force the response curves shape for some explanatory variables and to take into account the total area of the river network

CREPE was also used to explore the value of the rate of silver used in EDA and for which only few information is available. The present value arbitrarily set at 5% seems low compared to that found in CREPE (6.5%). As a conclusion this work demonstrates the interest of building a refined model as CREPE to test a pragmatic model for stock assessment as EDA.

MUED model, although previously developed, can be seen as a perspective for CREPE model. Indeed, the work to combine in MUED several continental dynamics with a single stock-recruitment relationship showed the importance of the larval dispersal process for which little information is available.

Mots clés (thématique et géographique)

ANGUILLA ANGUILLA, POPULATION DYNAMICS MODEL, STOCK EVALUATION

Développement d'outils de modélisation de la population d'anguille européenne prenant en compte la diversité des paramètres de dynamique par grande fraction d'aire de répartition continentale de l'espèce

P. Lambert

Synthèse pour l'action opérationnelle

La mise en œuvre du règlement communautaire relatif à la reconstitution du stock d'anguille européenne impose à chaque pays concerné la mise en place d'un plan de gestion par bassin constituant un habitat naturel historique pour l'anguille, devant être élaboré pour le 31/12/2008.

La rédaction de ces plans de gestion est rendue cependant difficile par la difficulté d'évaluer les stocks d'anguilles jaunes et argentées dans les différents bassins versants et de cerner les niveaux d'impact occasionnés par les diverses activités sur la biomasse finale de géniteurs produite par le bassin et pouvant contribuer à la reproduction de l'espèce.

Plusieurs modèles d'estimation de stock ont été développés en Europe pour répondre à ces questionnements. En particulier, le modèle EDA (Eel density analysis) a été mise en oeuvre lors de la définition et la post évaluation du plan français. Pour autant, la fiabilité de ces modèles est difficile à estimer. C'est la raison pour laquelle nous avons construit le modèle CREPE (Cronstructed Reality for Eel Population Explortaion). Cet outil génère des données virtuelles qui permettent de tester les modèles d'estimation de stock pour l'anguille. Dans cet esprit, CREPE synthétise sous forme d'un modèle centré sur les individus la « meilleure connaissance disponible actuellement » sur l'écologie et la dynamique d'une fraction d'une population d'anguilles dans un bassin versant. Parallèlement nous avons mené une réflexion sur un nouveau modèle MUED (pour Multi-Unit Eel Dynamics) qui permet de simuler la dynamique de plusieurs unités spatiales en relation par une unique courbe stock–recrutement. A terme, les deux approches sont appelées à converger.

L'utilisation de CREPE a montré que l'estimation du stock d'anguilles jaunes par d'EDA s'avère problématique avec des estimations irréalistes pour certains jeux de données (correspondant à des réseaux différents de stations de pêche électrique). Globalement EDA a tendance, dans les situations testées, à surévaluer le stock d'anguilles jaunes. Par ailleurs, des structures spatiales dans les erreurs risquent de biaiser l'évaluation de l'impact des mortalités anthropiques au stade argenté. Enfin CREPE a été utilisé pour explorer la valeur du taux de conversion des anguilles jaunes en anguilles argentées. La valeur actuelle fixée arbitrairement à 5 % dans EDA semble légèrement

plus faible par rapport à celle trouvée dans CREPE (6,5%), cette sous-estimation étant largement compensée par la surévaluation du stock d'anguilles jaunes.

Au final, ce travail a démontré tout l'intérêt de construire un modèle (le plus raffiné possible) pour tester un modèle d'évaluation de stock (le plus pragmatique possible). Il a permis de montrer qu'EDA reste une approche nécessitant encore une expertise pour éviter des applications non appropriées. Il rappelle toute l'importance de la sélection des stations de pêche électrique sans qu'il ait été possible de définir des critères de qualité pour le choix de ces stations. Pour limiter les problèmes d'estimations irréalistes, nous proposons de contraindre la forme des courbes de réponse de l'influence de la distance à la mer ou de la distance à la source (courbe logarithmique pour la première et courbe avec asynthopte pour la seconde). Ces possibles améliorations d'EDA pourraient efficacement être testées avec CREPE.

Développement d'outils de modélisation de la population d'anguille européenne prenant en compte la diversité des paramètres de dynamique par grande fraction d'aire de répartition continentale de l'espèce

P. Lambert

1. Introduction

La mise en œuvre du règlement communautaire relatif à la reconstitution du stock d'anguille européenne impose à chaque pays concerné la mise en place d'un plan de gestion par bassin constituant un habitat naturel historique pour l'anguille, devant être élaboré pour le 31 décembre 2008 et mis en application au 1^{er} juillet 2009.

L'objectif à long terme de ces plans de gestion est d'atteindre un taux d'échappement de géniteurs équivalent à 40 % de la biomasse que ce bassin aurait produit sans pressions anthropiques impactant cette espèce. Pour les états autorisant la pêche des anguilles de moins de 12 cm, il impose également que 60 % des captures des anguilles de moins de 12 cm soient réservés pour le repeuplement des eaux intérieures européennes en 2013, cette part devant dès 2009 atteindre 35 %.

La rédaction de ces plans de gestion n'a pas été aisée compte tenu de la difficulté d'évaluer les stocks dans les bassins aux différentes phases de l'anguille, et de cerner les niveaux d'impact occasionnés par les diverses activités humaines sur la biomasse finale de géniteurs produite dans chaque unité de gestion.

Le développement du modèle SED (Simple Eel Dynamics) a permis d'approcher l'état du stock et sa vitesse de reconstitution en fonction de différentes hypothèses de réduction de la mortalité de la pêche légale et des autres sources de mortalité (Lambert, 2008). Ce modèle repose sur l'hypothèse que le stock ne fonctionnait qu'avec les anguilles vivant dans les bassins versants de la côte atlantique française.

Nous avons proposé en 2009 de généraliser cette approche en construisant un nouveau modèle (MUED, pour Multi-Unit Eel Dynamics) qui permet de simuler la dynamique de plusieurs unités (secteur géographique, unité de gestion, bassin versant, ..) en interaction au travers d'une unique courbe stock –recrutement. Plus précisément, le travail s'était concentré sur les choix de structure du modèle et de représentation des processus biologiques sous-jacents à la dynamique de la population. Une première implémentation de ces processus, indépendamment les uns des autres, a

permis de produire un code sans erreurs. Toutefois le travail d'intégration dans une approche global restait à poursuivre. Il était également initialement prévu de tester des scénarios susceptibles d'aider au processus de gestion. En particulier, ce modèle devrait apporter un diagnostic à l'échelle du stock européen en prenant en compte les spécificités locales (gestion et biologie), outil nécessaire pour la post-évaluation des plans de gestions de l'anguille prévue en 2012.

Dans le même temps, la commission européenne a lancé un appel à service (MARE/2008/11) pour définir et valider les méthodes d'estimation de l'échappement utilisées dans les plans de gestion, en particulier, le modèle EDA utilisé en France. Le consortium européen constitué pour y répondre (le Cemagref et l'ONEMA en font partie) a proposé entre autres d'utiliser un modèle individus-centré pour construire des réalités virtuelles sur lesquelles seraient testées les procédures actuelles d'évaluation des stocks d'anguille (ICES, 2008). Dans ce contexte, nous avons décidé, en accord avec l'ONEMA, de réorienter le travail en poursuivant le développement de MUED sous forme d'un modèle individus-centré de génération de réalité virtuelle (CREPE).

Le présent rapport rassemble les développements entrepris sur les modèles MUED et CREPE. Les présentations détaillées sont renvoyées en annexe, celle de CREPE destinée à une utilisation dans la cadre d'un programme européen est en anglais.

Même si chronologiquement MUED a été développé avant CREPE, nous le présenterons dans un deuxième temps dans la mesure où il peut être considéré comme une réflexion préliminaire pour une version de CREPE intégrant plusieurs unités spatiales. Les modèles font l'objet d'une présentation détaillée en annexe.

2. Développement de CREPE

2.1. Objectif du modèle CREPE

L'idée initiale est de construire un modèle synthétisant au mieux les connaissances actuelles sur la dynamique de l'anguille dans les eaux continentales afin de tester les modèles d'évaluation de l'échappement utilisé dans les plans de gestion. En effet, la fourniture de plusieurs jeux de données correspondant à des situations où tout est connu (puisque produit par un modèle) offre la possibilité, au moins par défaut, d'une calibration des méthodes d'estimation de l'échappement.

2.2. Présentation du modèle CREPE.

Le modèle CREPE est un modèle individus-centré qui intègre donc naturellement les variabilités des individus et l'hétérogénéité spatiale du milieu de vie. Les individus simulés, au sens d'artefacts

informatiques, sont bien évidemment les anguilles (sous forme de super-individus, c'est-à-dire de groupes d'individus aux caractéristiques similaires) mais également les pêcheurs qui induisent des mortalités et les scientifiques, chargés de la collecte et de l'élaboration d'indicateurs. Le support de vie correspond à une unité de gestion anguille constituée de 5 bassins versants de taille et topologie différentes. Chaque bassin versant est un graphe orienté de tronçons de rivière dont les caractéristiques ont été calculées suivant des standards trouvés dans la littérature (présence de marée, intrusion saline, largeur, ...) et sur lesquels des lacs ont été ajoutés (par modification de tronçon de rivière pour autoriser des déplacements latéraux). Ont également été intégrés des obstacles à la migration qui d'une part limitent les déplacements vers l'amont ou vers l'aval et d'autre part induisent des mortalités. Enfin, à une échelle plus globale, une chronique de température basée sur un patron thermique vraisemblable permet d'introduire une variabilité temporelle dans les processus biologiques.

Le pas de temps est saisonnier (4 pas de temps par an).

La Figure 1 illustre le déroulement de la simulation. Plus précisément la Figure 2 montre la succession des processus concernant les anguilles au cours des quatre saisons d'une année de simulation. Les arrivées de civelles sont simulées suivant une chronique qui reproduit grossièrement le recrutement observé en Europe avec une période de fortes valeurs suivie par une décroissance exponentielle. A cette tendance on a ajouté une phase de stabilisation du recrutement à bas niveau et une période de recrutement croissant. La mortalité naturelle des anguilles dépend de leur taille mais également des conditions thermiques de l'année en cours. La mortalité par pêche dépend de la spatialisation de l'effort induite par les pêcheurs. La pêche à la civelle cible en hiver les individus de moins de 1 an, la pêche à l'anguille jaune intègre une courbe de sélectivité des engins et s'applique en été. La pêche à l'anguille argentée intègre également une courbe de sélectivité mais n'intervient que durant la migration catadrome (en hiver). L'impact des barrages constitue l'autre mortalité anthropique explicitement prise en compte. Le taux de croissance est calculé à partir d'un taux de croissance intrinsèque variable d'un individu à l'autre qui diminue de manière exponentielle avec l'âge. Il est ensuite modulé en fonction de la température de l'année en cours et des caractéristiques du tronçon de rivière (habitat) occupé par l'anguille. La différenciation sexuelle et la prise d'argenture dépendent de la taille suivant des lois gamma. Le déterminisme du sexe est fonction de la saturation de la capacité d'accueil du tronçon où il se déroule. Le déplacement des individus se fait de manière diffusive durant le printemps avec un coefficient de diffusion qui décroît suivant une fonction puissance de l'âge. Ainsi, l'essentiel des déplacements se déroule la première année de vie. Ces déplacements sont, dans un deuxième temps, entravés par la présence

éventuelle d'obstacles. La migration catadrome se déroule l'hiver. Tous les individus argentés dévalent jusqu'à la mer sur une seule saison en subissant les mortalités liées aux pêcheries d'anguilles argentées et aux obstacles.

Les pêcheurs chaque année en fin d'été adaptent pour chaque métier leur effort de pêche pour les quatre saisons suivantes en comparant leurs profits à court et moyen termes.

Ce modèle a été implémenté en langage java à l'aide du cadriciel SimAquaLife qui organise le codage des individus (AquaNism) et de leur processus.

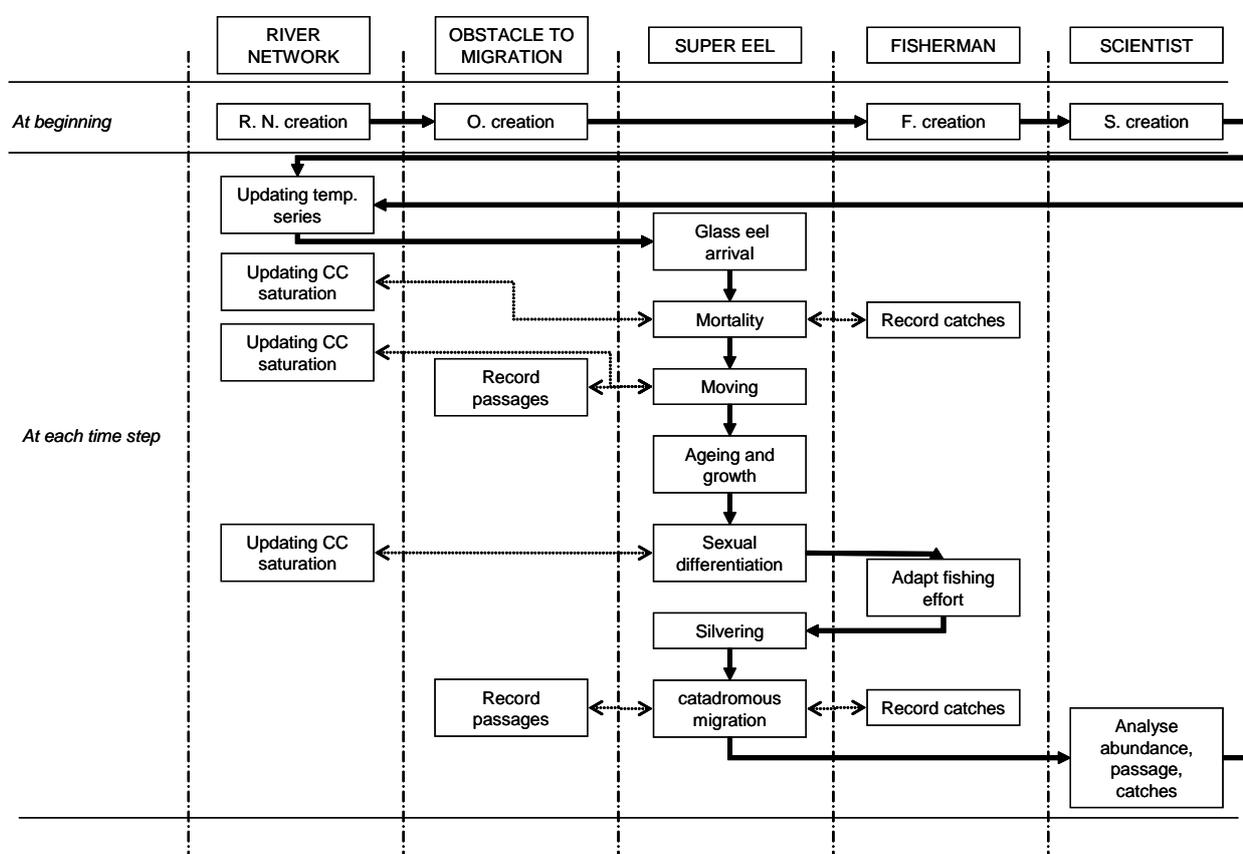


Figure 1: Diagramme de flux du modèle CREPE

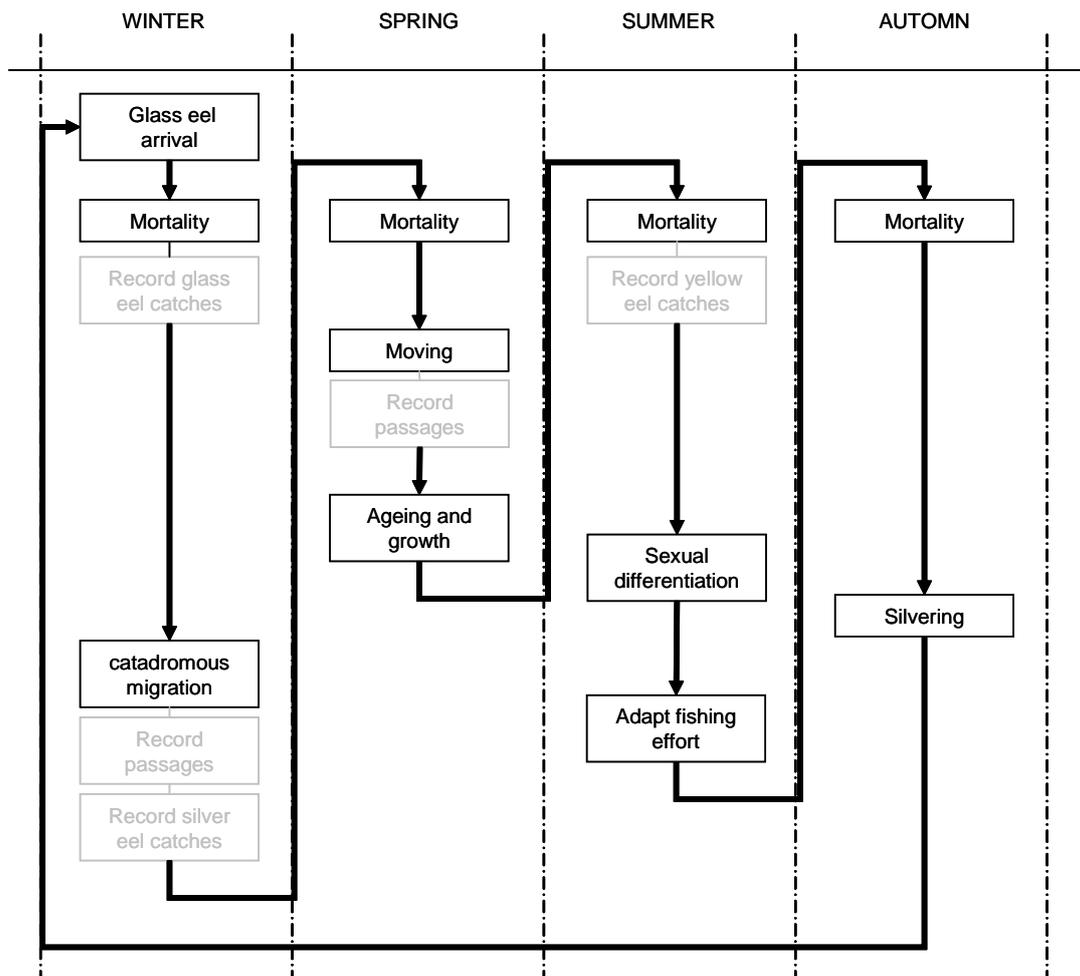


Figure 2: Diagramme de flux pour les anguilles dans le modèle CREPE

2.3. Test de 4 modèles d'évaluation de l'échappement utilisés en Europe (projet POSE)

2.3.1. Présentation sommaire des modèles d'évaluation de l'échappement EDA, GEM, DemCAM et SMEP II

Dans le cadre du projet POSE, quatre modèles d'évaluation d'échappement ont testés sur des données simulées par le modèle CREPE.

DemCam est un modèle structuré en stade, en âge et en taille pour un stock dans une masse d'eau considéré comme homogène. La formulation générale des principaux processus biologiques permet de simuler la démographie moyennant un nombre suffisant de données pour la calibration. Le modèle est déterministe avec un pas de temps annuel. Il intègre une mortalité densité dépendante au stade anguille, de la croissance des anguilles indifférenciée, mâle et femelle, des mortalités par pêche et une maturation taille dépendante. Il permet se simuler la situation pristine, actuelle et future.

EDA (Eel Density Analysis) est un cadre d'analyse des densités d'anguille mesurées lors de programme de suivi par pêche électrique. La démarche est basée sur le couplage de deux modèles linéaires additifs généralisés, l'un de présence/absence et l'autre pour les densités positives. Les variables explicatives sont soit environnementales soit liées à des impacts anthropiques. Le modèle permet alors d'extrapoler les densités à l'ensemble du réseau hydrographique. Le stock d'anguilles jaunes prédit est ensuite converti en échappement en anguilles argentées à l'aide d'un taux d'argenture.

GEM (German Eel Model) est un modèle développé pour décrire la dynamique de la fraction de population d'anguilles dans la rivière Elbe et plus précisément pour estimer l'échappement entre 2005 et 2007. Le modèle, structuré en âge, est calibré à partir des données disponibles. Il considère l'aire de production comme un unique compartiment sans prendre en compte par exemple les variations de croissance liées par l'habitat. Aucune régulation liée à la densité n'est incluse dans le modèle. Le modèle calcule le nombre d'anguilles argentées qui s'échappent chaque année ainsi que les mortalités de différentes natures (mortalité naturelle, pêche, prédation par les cormorans, turbine, pompage...) à partir d'un effectif d'anguilles de 1 an. GEM nécessite pour sa calibration une série chronologique longue (> 18 ans).

SMEP II est un logiciel développé pour modéliser la dynamique et l'exploitation des fractions de populations d'anguilles à l'échelle d'un bassin versant structuré spatialement. Il est basé sur trois composantes, un modèle de dynamique structuré en taille qui simulent les principaux processus biologiques (croissance, mortalité naturel, différenciation sexuelle, argenture, migration), un outil géomatique qui permet de définir la structure spatiale du modèle et de préparer les sorties du modèle, un outil statistique pour calculer les paramètres du modèle. Le processus de recrutement n'est pas explicitement simulé et nécessite en entrée une série chronologique des arrivées.

2.3.2. Comparaison des résultats

L'application des modèles d'évaluation s'est déroulée en deux étapes. Une première consistait à une application sans connaître l'échappement en anguilles argentées. Elle s'est terminée par la confrontation des résultats estimés par les modèles d'évaluation de l'échappement et ceux simulés par CREPE. Elle a donné lieu à des discussions entre modélisateurs pour tenter d'expliquer les problèmes rencontrés. La deuxième étape fut consacrée à une deuxième application avec une calibration plus fine, l'échappement étant maintenant connu. Elle avait pour but de démontrer la

faisabilité des modèles d'évaluation de l'échappement moyennant un effort important de calibration (même si ce dernier n'est pas toujours réalisable dans la réalité par manque de temps et de données)

2.3.2.1. Première application

La comparaison de l'échappement avec les données simulées par CREPE montre que SMEP II généralement surestime d'un facteur 5 à 18 durant la période de recrutement stable et élevé et par un facteur de 10 à 18 durant les phases de diminution et de recrutement stable faible (Figure 3)

Les résultats pour EDA (Figure 4) montrent un sous estimation d'un facteur 6, expliquée par un sous- échantillonnage des zones aval à fortes abondances d'anguilles (situation rencontrée également dans la réalité). La tendance générale est toutefois respectée même si les phases d'échappement stables sont difficiles à détecter.

GEM surestime les résultats de CREPE par un facteur de 40 durant la période initiale de recrutement stable élevé et d'un facteur 10 durant les périodes de déclin et de faible abondance (Figure 5)

DemCam réussit à simuler la tendance la tendance générale mais avec un facteur 3 en début de simulation et même légèrement supérieure en période de bas recrutement (Figure 6).

Par ailleurs les 3 modèles qui calcule l'échappement pristine échouent à prédire correctement les données simulées par CREPE (Figure 7). Par conséquent le ratio entre biomasse actuelle et pristine, élément clé pour la post-évaluation n'est pas satisfaisant et doit conduire à une utilisation avec prudence des modèles d'échappement, surtout quand l'application ne s'accompagne pas d'une expertise approfondie de la situation dans l'unité de gestion considérée.

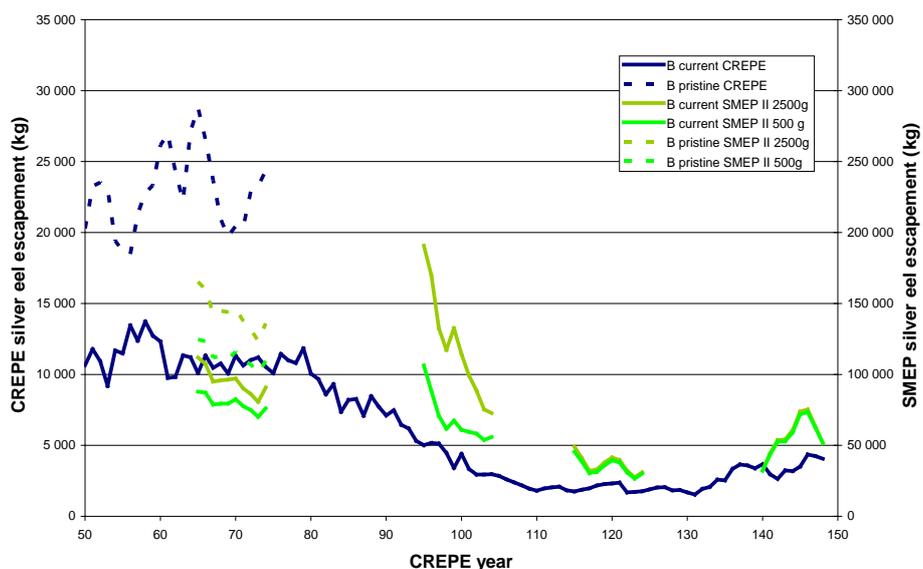


Figure 3 : Évolution de l'échappement en anguille argentée simulé par CREPE et calculé par SMEP II en situation actuelle et pristine

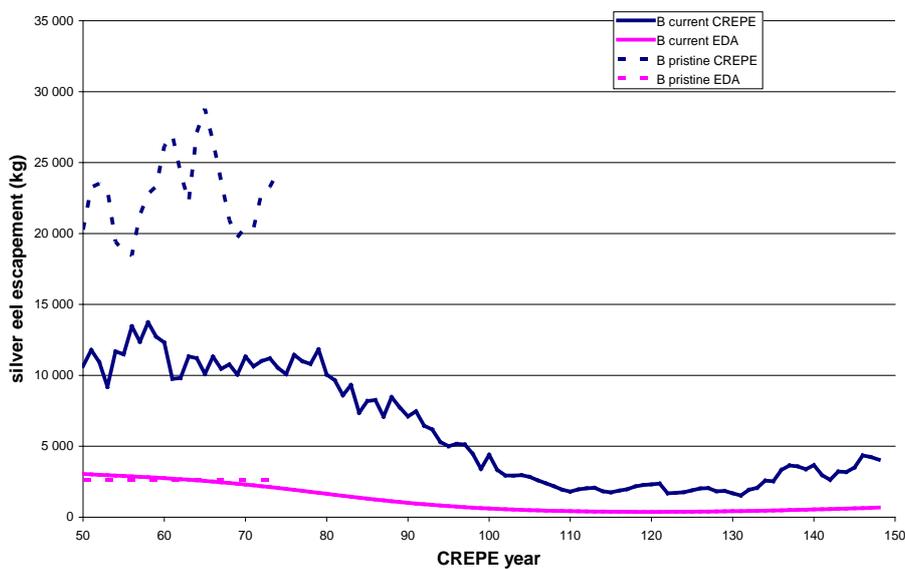


Figure 4 : Evolution de l'échappement en anguille argentée simulé par CREPE et calculé par EDA en situation actuelle et pristine

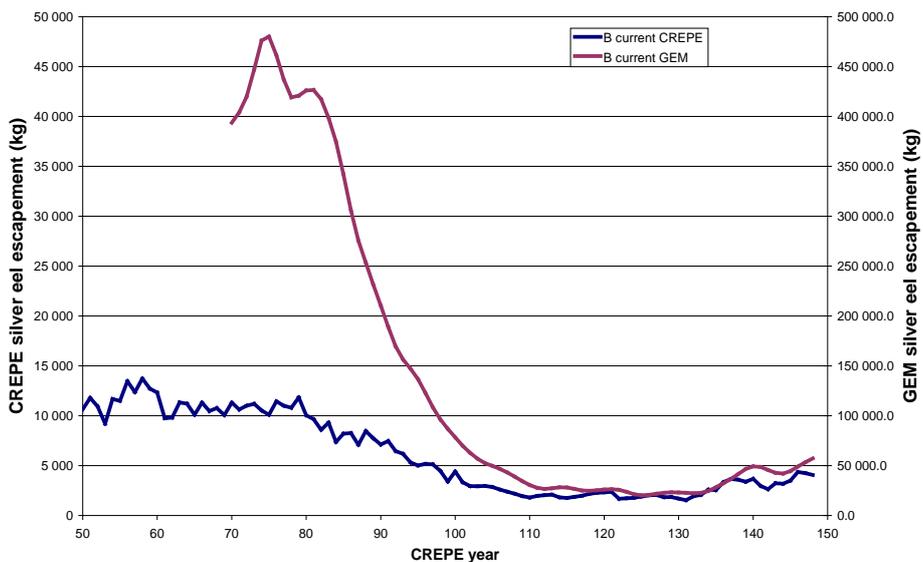


Figure 5 : Évolution de l'échappement en anguille argentée simulé par CREPE et calculé par GEM en situation actuelle

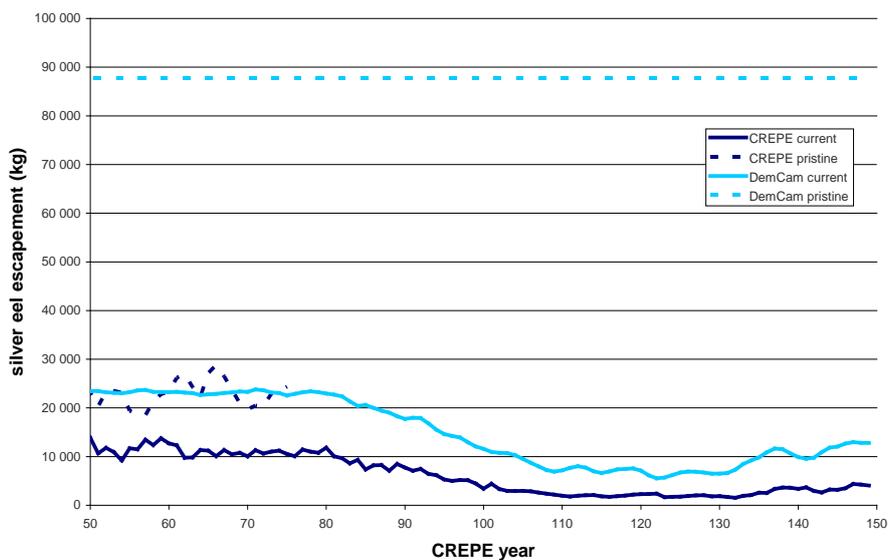


Figure 6 : Évolution de l'échappement en anguille argentée simulé par CREPE et calculé par DemCam en situation actuelle et pristine

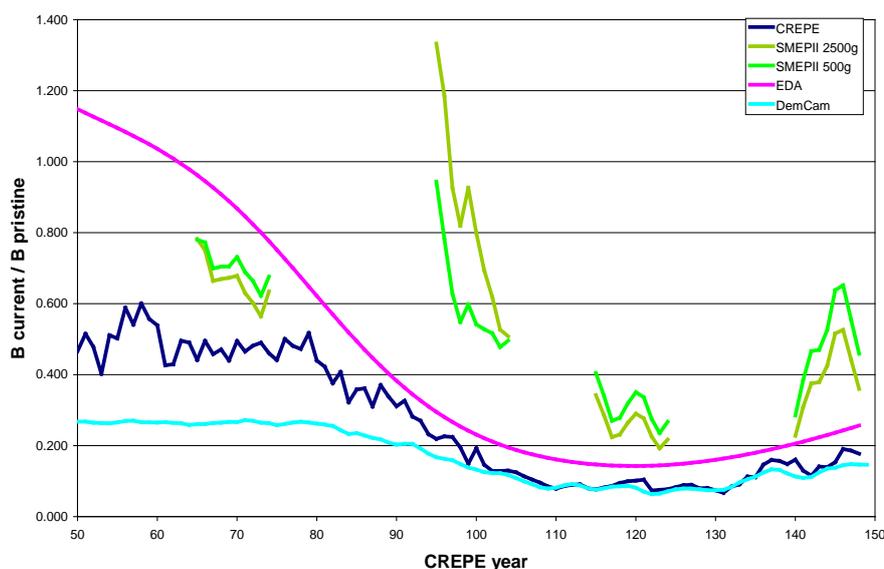


Figure 7 : Evolution du ratio entre l'échappement en biomasse en situation actuel et pristine simulé par CREPE et calculé par DemCam, EDA et SMEP II

2.3.2.2. Seconde application

L'application, dans un deuxième temps après échanges sur les caractéristiques de CREPE avec les concepteurs des modèles d'évaluation de l'échappement, a montré une convergence vers les sorties de CREPE.

Bien que DemCam surévalue encore l'échappement pristine par un facteur de 2, il prédit correctement l'échappement actuel avec une erreur de 9% et 13 % dans les fortes et faibles valeurs de recrutement (Figure 8). SMEP II prédit également un échappement qui est en moyenne 9 % en situation pristine et de 16 % en situation courante des valeurs simulées par CREPE (Figure 9).

EDA clairement surestime l'échappement pristine (facteur 3) mais produit des résultats en situation actuelle de l'ordre de 27% pour les forts recrutements et de 57 % pour les faibles recrutements par rapport à CREPE (Figure 10). Les résultats de GEM ont été également considérablement améliorés mais surestime encore par un facteur 10 pour les forts recrutements par un facteur 3 pour les faibles recrutements (Figure 11). Les ratios échappement actuel / échappement pristine ont été certes améliorés. SMEP II donne un ratio correct pour la période de fort recrutement mais le sous-estime ensuite. EDA et DemCam le sous-estiment systématiquement (Figure 12). Du point de vue de la gestion, une surestimation conduit à un optimisme qui peut s'avérer dangereux pour l'espèce. Au contraire une sous-estimation apparaît comme plus précautionneuse vis-à-vis du stock mais entraîne des conséquences sociales et économiques plus sévères que celle requises pour atteindre l'objectif.

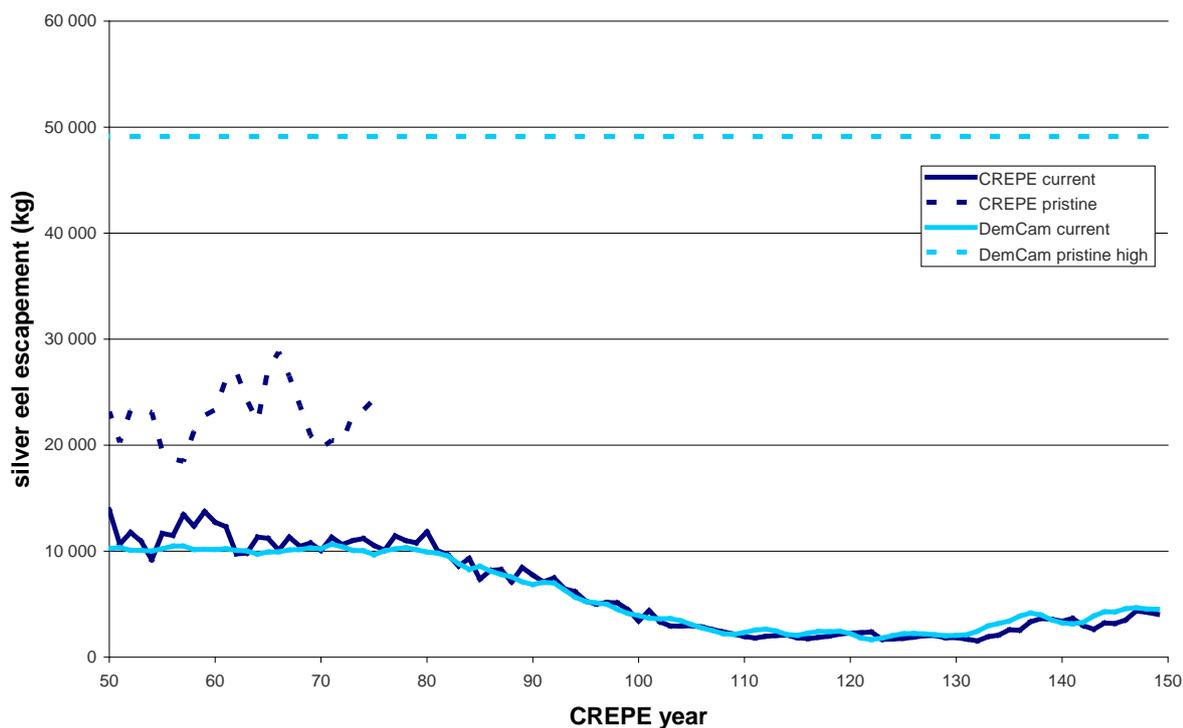


Figure 8 : Evolution de l'échappement en anguille argentée simulé par CREPE et calculé par DemCam en situation actuelle et pristine à l'issue de la deuxième phase de calibration

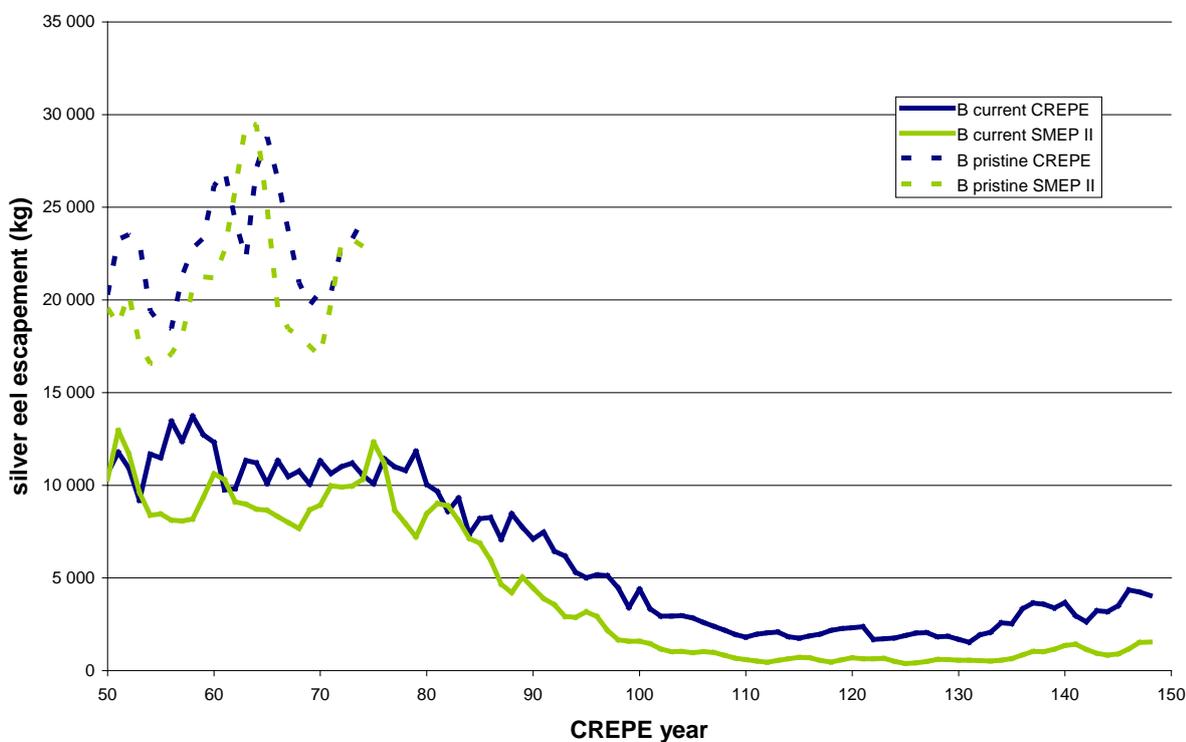


Figure 9 : Evolution de l'échappement en anguille argentée simulé par CREPE et calculé par SMEP II en situation actuelle et pristine à l'issue de la deuxième phase de calibration

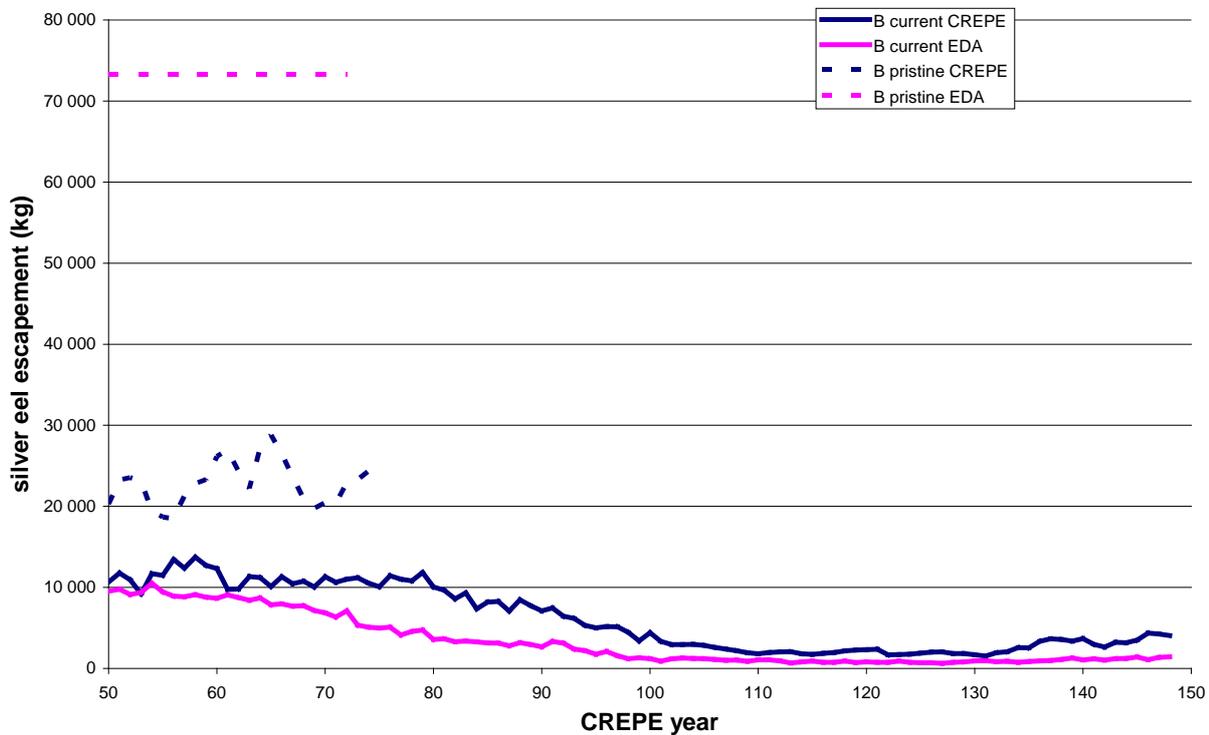


Figure 10 : Evolution de l'échappement en anguille argentée simulé par CREPE et calculé par EDA en situation actuelle et pristine à l'issue de la deuxième phase de calibration

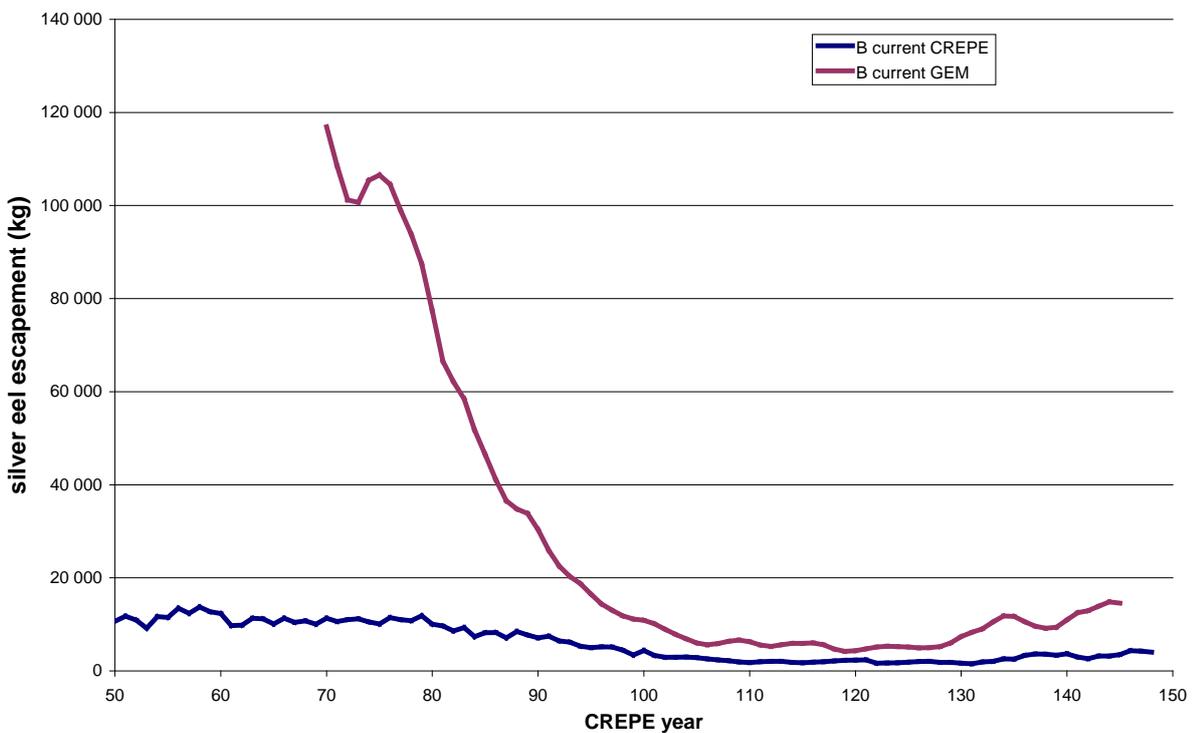


Figure 11 : Evolution de l'échappement en anguille argentée simulé par CREPE et calculé par GEM en situation actuelle à l'issue de la deuxième phase de calibration

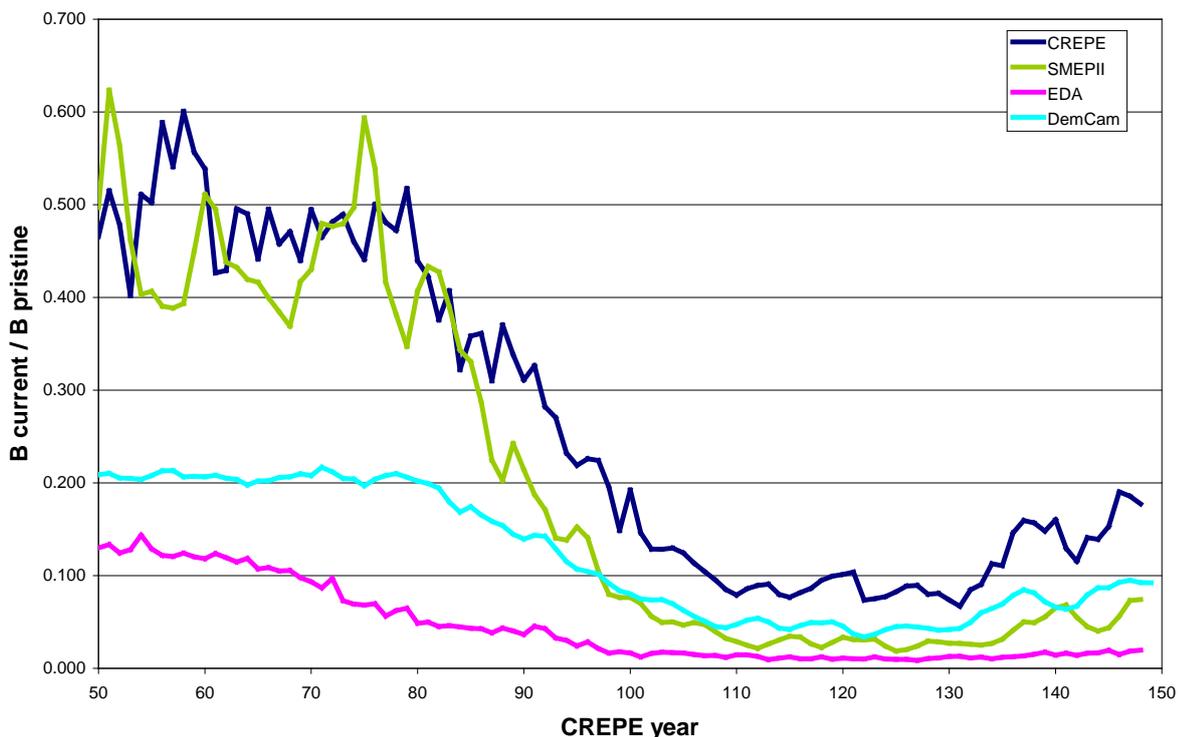


Figure 12 : Evolution du ratio entre l'échappement en biomasse en situation actuel et pristine simulé par CREPE et calculé par DemCam, EDA et SMEP II a l'issue de la deuxième phase de calibration

Cette comparaison montre que les quatre modèles testés ont le potentiel de calculer un échappement proche des valeurs simulées par CREPE dans la situation virtuelle où toute l'information nécessaire aux modèles est disponible. La transposition à une situation réelle reste toutefois moins optimiste puisque, dans la plupart des applications et surtout pour les modèles à base de processus, des valeurs par défaut des paramètres sont utilisés. En particulier, la mortalité s'avère être un processus très sensible pour l'évaluation de l'échappement. A noter également que GEM, DemCam et SMEP II requièrent impérativement en entrée des données de recrutement fiables. Dans le présent travail, les données de recrutement étaient disponibles en valeurs absolues et sans incertitude de mesure. Dans la réalité, seuls des indices d'abondances présentant des variances élevées sont disponibles, fragilisant l'application simple de ces modèles

Il est intéressant de noter que l'application des modèles à dynamique explicite a conduit à introduire des processus de mortalité avec compensation pour les anguillettes sédentaires ou des différences de croissance entre male et femelle qui n'existaient pas dans CREPE. Cela prouve que des modèles avec des hypothèses différentes et pas nécessairement consistantes peuvent produire des résultats similaires. Les conséquences éventuelles de tels choix de modélisation, non-justifiés à posteriori,

devraient être considérées dans les recommandations de gestion que l'on est amené à faire à la suite de l'utilisation de ces modèles.

2.3.3. Conclusion sur la fiabilité des modèles d'estimation de l'échappement

Ce travail d'application montre que, pour au moins trois des quatre modèles testés (EDA, SMEP II et DemCam), un niveau suffisant d'exactitude peut être atteint dès l'instant où suffisamment de connaissances expertes sur le fonctionnement de la population et suffisamment de données pour la calibration et le tuning des modèles sont disponibles. Pour la quatrième (GEM), ce travail de tuning à une nouvelle situation que celle de l'Elbe pour lequel il a été conçu doit être poursuivi. Dès à présent, ce travail montre toute la difficulté d'une application « en aveugle » des modèles d'évaluation de l'échappement. Il est bien évidemment plus facile de détecter des erreurs ou d'ajuster des processus quand on a une idée des sorties à obtenir et que l'on a accès à tous résultats intermédiaires.

Pour autant, le défi à relever dans le cadre des plans de gestion nationaux est bien d'appliquer ces modèles dans un grand nombre de cas (plus d'une centaine d'unités de gestion anguille en Europe), dans des situations où l'information est restreinte et dans un laps de temps court qui limite des investigations fines. Pour faire face, il serait certainement utile de continuer à utiliser CREPE pour générer de nouveaux jeux de données correspondant à des hypothèses biologiques différentes de fonctionnement de la population ou à des scénarios de gestion particuliers. Cela permettra de tester la robustesse des modèles d'évaluation de l'échappement et l'intérêt (et la confiance) de ces outils dans le processus de gestion.

Enfin, le travail sur la précision des estimations d'échappement reste à faire puisque pour l'instant aucun des modèles d'évaluation ne calcule d'incertitudes associées aux prédictions.

2.3.4. Bilan du jeu de données CREPE

Lors de ce travail, suite aux échanges avec les autres modélisateurs, des spécificités du jeu de données simulé par CREPE ont été identifiées qui pourraient expliquer les difficultés d'application des modèles d'évaluation de l'échappement. Ces spécificités pourraient également être révélatrices d'erreurs de codage ou de choix de simulations malencontreux dans CREPE.

Tout d'abord, dans CREPE, l'essentiel du stock est concentré dans les parties aval des bassins versants. Cette structuration spatiale est observée dans les bassins versants réels mais aurait pu être exagérée d'une part par la simulation strictement diffusive du processus de colonisation après le stade civelle et d'autre part par la technique de codage en super-individus.

Ensuite, le taux de croissance dans CREPE est relativement élevé puisqu'il correspond à des bassins situés sud du Golfe de Gascogne. Plus problématique est la variabilité lognormale utilisée pour définir les taux individuels de croissance. Bien qu'issu des travaux de Daverat *et al.* (, in press) ce choix de simulation conduit pour quelques super-individus à des taux de croissance théoriques anormalement élevés (Figure 13). Pour autant, les taux effectifs dans la simulation (calculés à partir des suivis par pêche électrique et non par à partir des suivi de pêcheries biaisés par la sélectivité des engins de pêche) sont conformes à l'expertise actuelle sur la croissance de l'anguille (Figure 14), l'argenture précoce des animaux à croissance rapide limitant l'effet de la variabilité lognormale.

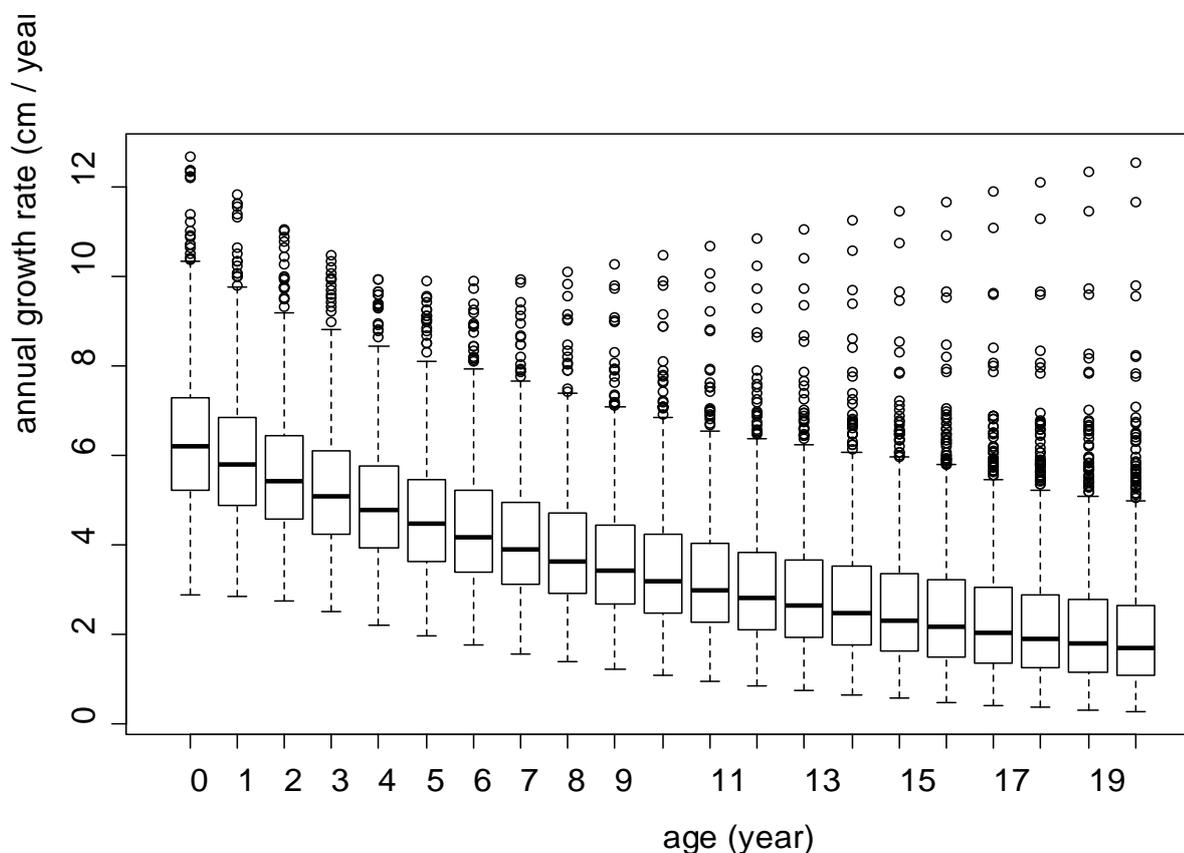


Figure 13 : Variabilité théorique du taux de croissance pour 1000 individus avec les paramètres utilisés dans la simulation CREPE

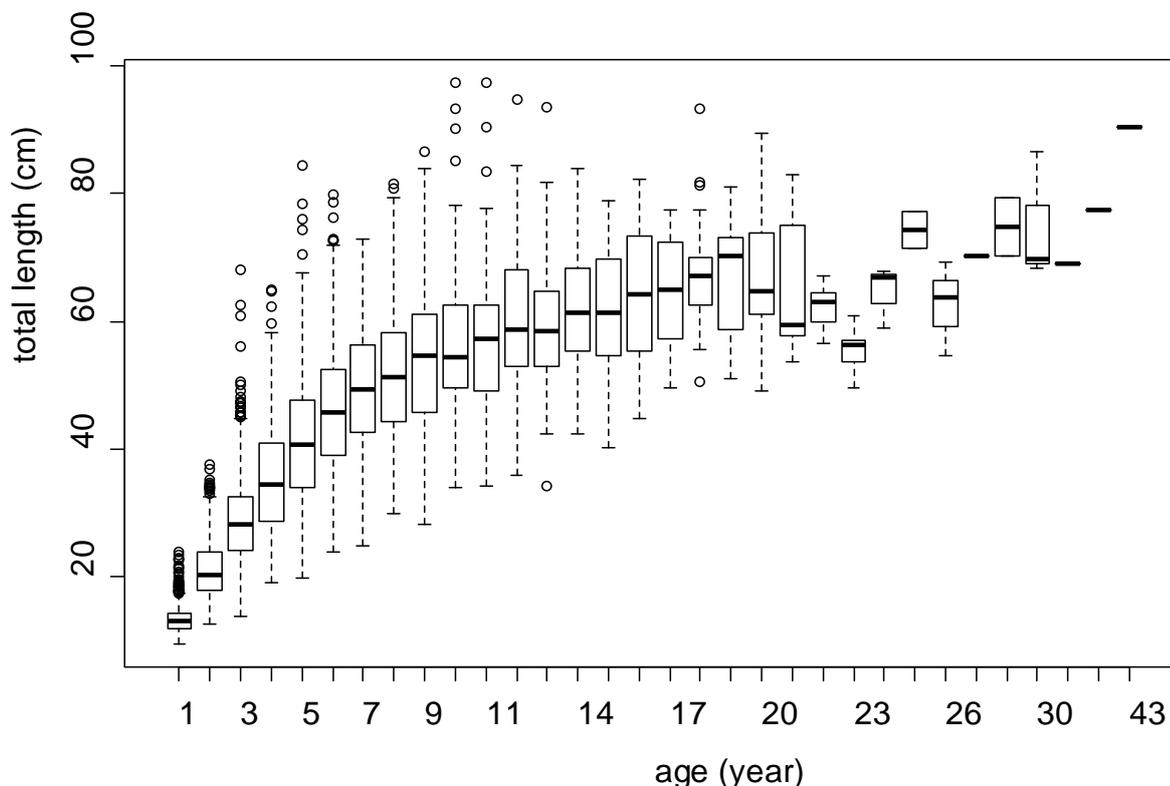


Figure 14 : Longueur aux âges dans le suivi par pêche électrique simulé dans CREPE

Enfin, le taux de mortalité naturelle dans CREPE est vraisemblablement trop élevé pour être capturé par les modèles d'estimation de l'échappement. Cette surestimation est la conséquence d'une part de l'amplification par deux exponentielles successives des erreurs d'ajustement, même faibles, dans l'interprétation des résultats de Bevacqua *et al.* (2011) et d'autre part du choix d'un taux de mortalité plus élevé pour les indifférenciés que pour les mâles et les femelles, valeur qui conduit à une diminution drastique de l'abondance des cohortes dans les premières années de leur vie (Figure 15 à Figure 17). Ce point, même si il peut être considéré comme en dehors des caractéristiques écologiques acceptables de l'anguille, montre au moins toute l'importance de procédures d'identification des situations extrêmes qui ne correspondent pas aux applications standards avec les paramètres par défaut des modèles d'évaluation de l'échappement.

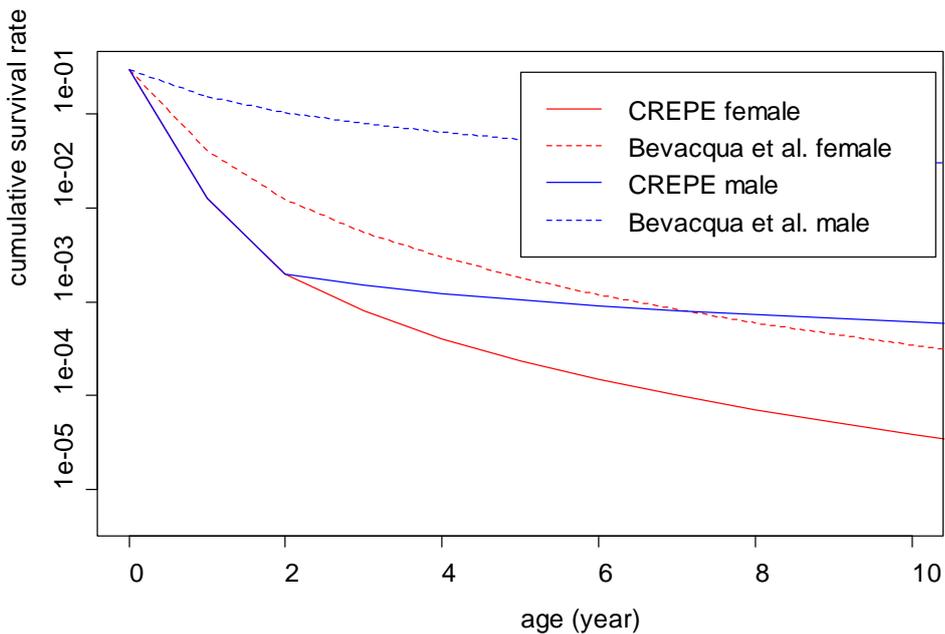


Figure 15 : Comparaison de la survie cumulée des mâles et des femelles (en échelle logarithmique) entre le modèle de Bevacqua et al. (2011) de et la simulation dans CREPE pour des conditions de forte densité (90% de la saturation de la capacité d'accueil dans CREPE)

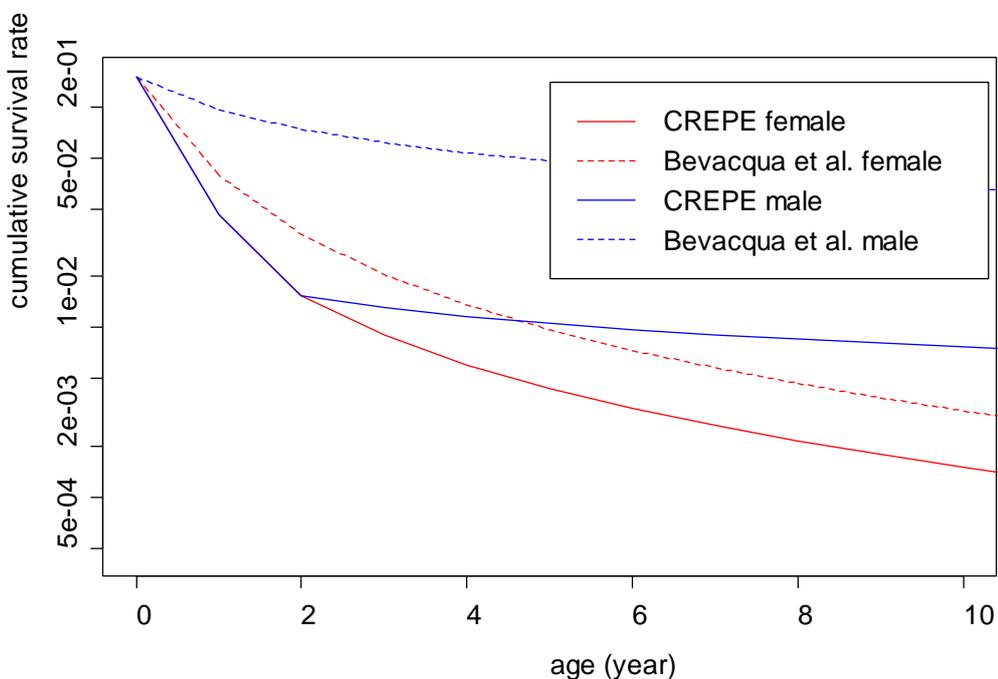


Figure 16 : Comparaison de la survie cumulée des mâles et des femelles (en échelle logarithmique) entre le modèle de Bevacqua et al. (2011) de et la simulation dans CREPE pour des conditions de densité moyenne (50 % de la saturation de la capacité d'accueil dans CREPE)

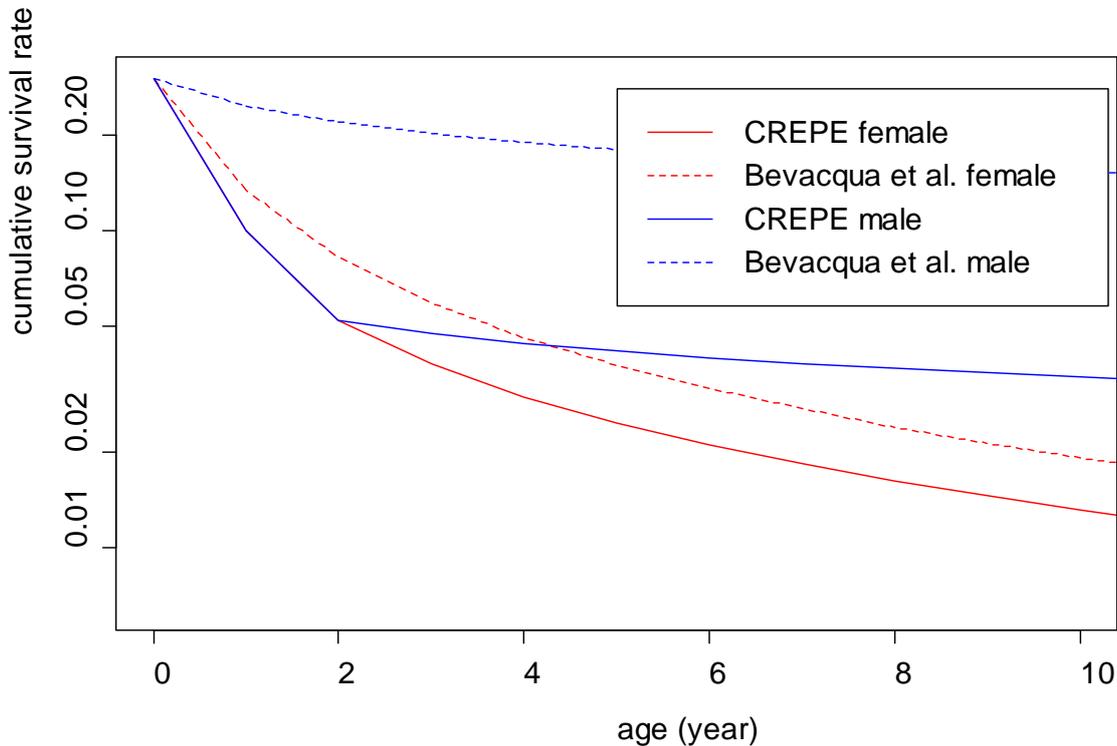


Figure 17 : Comparaison de la survie cumulée des mâles et des femelles (en échelle logarithmique) entre le modèle de Bevacqua et al. (2011) de et la simulation dans CREPE pour des conditions de faible densité (10 % de la saturation de la capacité d'accueil dans CREPE)

2.4. Améliorations de CREPE

Suite au projet POSE, l'incohérence dans le référencement temporel des sorties du modèle CREPE ainsi que la gestion des flux de nombres pseudo-aléatoires (pour permettre plusieurs exécutions identiques d'un même jeu de paramètres lors de l'exploration itérative des résultats) ont été solutionnées.

La paramétrisation du processus de mortalité a fait l'objet d'une correction en prenant comme minimum de $\log(a_m)$ des indifférenciées la moyenne des valeurs des mâles et des femelles, soit 49,04 au lieu de 50,00.

Le patron thermique a été modifié pour correspondre à des conditions observées au niveau de l'estuaire de la Loire (Figure 18). Par rapport à celui utilisé dans le projet POSE (correspondant à une localisation au sud du Golfe de Gascogne) le mois de mai est plus chaud, le mois d'octobre plus frais. La moyenne est plus faible de 0.4°C conduisant à diminuer la mortalité naturelle. La somme des températures supérieures à 13°C (grandeur utilisée dans le processus de croissance) est de plus de 2°C inférieure, ralentissant la croissance.

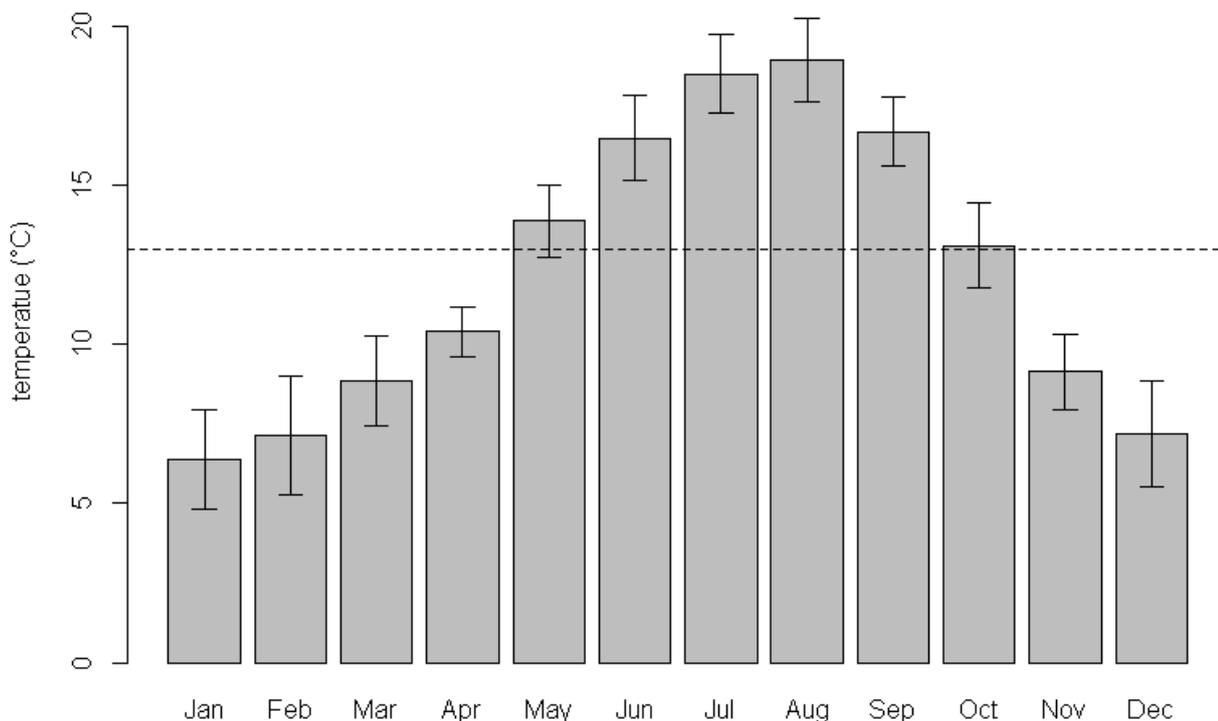


Figure 18 : Nouveau patron thermique utilisé pour les simulations

Une nouvelle unité spatiale (Figure 19) a été créée qui évite le cas très particulier d'un réseau hydrographique réduit à un tronçon.

Ensuite, les caractéristiques des bassins versants ont été enrichies en intégrant une composante géologique et la pente (et donc l'altitude) de chaque tronçon. Les cellules au nord et à l'est correspondaient à des substrats non calcaires, celles du quartier sud ouest étant calcaires. Ensuite, pour chaque tronçon a été calculée la surface relative de bassin versant amont en zone calcaire. La pente a été simulée en fixant, pour chaque bassin versant, un profil en long d'équilibre suivant une exponentielle (Figure 20).

Les tronçons correspondant à des lacs ou des zones soumises à marée ont été écartés du choix des stations de pêche électrique. Les critères de profondeur (< 2m), de distance à la source (> 5 km) et de distance à la mer (< 200 km) ont été maintenus.

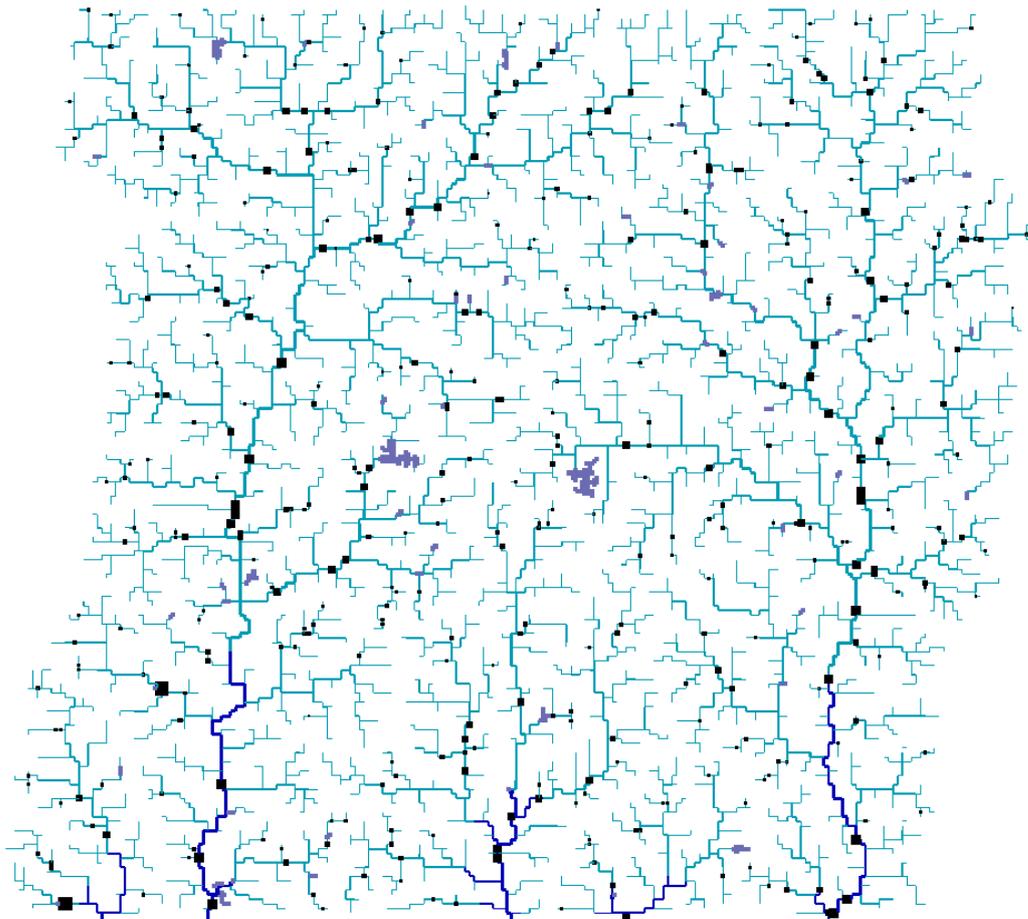


Figure 19 : Nouvelle unité spatiale utilisée (les carrés noirs correspondent aux barrages)

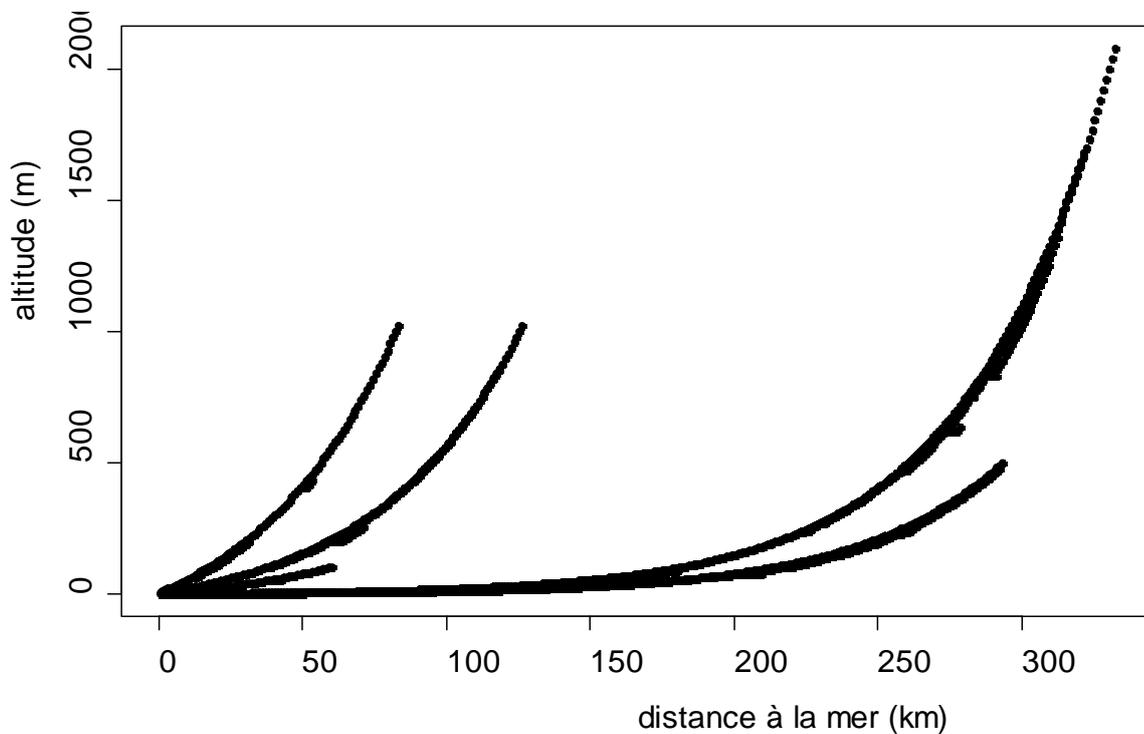


Figure 20 : Profil en long des 5 bassins versants de l'unité spatiale

2.5. Exploration des hypothèses d'EDA à partir de simulations issues de CREPE

L'objectif de cette partie est de tester la fiabilité des prédictions d'EDA face d'une part à la variabilité des localisations des stations de pêche électrique et d'autre part à des niveaux différents de pressions anthropiques et de diffusivité.

2.5.1. Stratégie de simulations CREPE

Pour tester l'influence de la mortalité anthropique, nous avons considéré des situations

- avec pêche et barrages (situation de référence, scénario 0)
- sans pêche ni barrages (scénario 1)
- avec pêche sans barrages (scénario 2)
- sans pêche et avec barrages (scénario 3)

Pour tester l'influence de la diffusivité, nous avons considéré les valeurs de diffusivité à l'âge 0 suivantes, 1150 (valeur de référence, scénario 0), 2300 (scénario 4), 575 (scénario 5) année km⁻², en considérant les barrages et les pêcheries comme dans la situation de référence.

Pour tester l'influence de la localisation des stations de pêche, pour chacun des 6 scénarios, 10 jeux de stations différents ont été tirés aléatoirement. La stratégie de simulation est résumée dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Stratégie de simulations

<i>scénario</i>	<i>Pêche</i>	<i>Barrages</i>	<i>Diffusivité (an km⁻²)</i>	<i>Stations de pêche</i>
0	avec	avec	1150	x 10 jeux
1	sans	sans	1150	x 10 jeux
2	avec	sans	1150	x 10 jeux
3	sans	avec	1150	x 10 jeux
4	avec	avec	2300	x 10 jeux
5	avec	avec	575	x 10 jeux

Les différences entre les prédictions d'abondance d'anguilles jaunes par EDA et celles simulées par CREPE ont été comparées sur les tronçons utilisés pour caler les modèles statistiques (tronçons de

pêches électriques) et sur l'ensemble des tronçons. Indépendamment de l'application EDA, le taux d'argenture à l'échelle de l'unité spatiale a été regardé

Cette analyse a été réalisée pour quatre années de simulation

- t=70 correspondant à la fin de la période de fort recrutement stable,
- t=100 correspondant à la fin de la période de recrutement décroissant,
- t=120 correspondant à la fin de la période de faible recrutement stable,
- t=145 correspondant à la fin de la période de recrutement croissant.

2.5.2. Résultats

Le Tableau 1 montre la variabilité des modèles sélectionnées. Finalement, il n'existe pas un modèle qui marche pour tous les cas. Le choix quasi systématique de la variable distance à la mer (distance_sea) confirme logiquement la structuration spatiale de la distribution depuis l'aval de la répartition des anguilles dans un réseau hydrographique. Distance relative (relative_distance) et surface amont du bassin versant (up_area) sont également souvent sélectionnées et viennent compléter l'explication de la distribution des anguilles par des caractéristiques que l'on peut relier aux dimensionnements des tronçons. Pour autant la sélection des variables, surface relative de bassin versant amont en zone calcaire (pCalcareous) et pente (slope_mean) ou altitude (elevation) qui n'interviennent pas dans la simulation des processus du modèle CREPE, tempère l'interprétation écologique précédente. En effet, on aurait pu spéculer (finalement à tort dans notre cas) que le caractère calcaire du bassin versant amont assurant une meilleure croissance était favorable à l'installation des anguilles. Une fois de plus, on ne peut que rappeler que corrélation ne vaut pas causalité ! A noter également que les scénarios sans barrages (1 et 2) sélectionnent tout de même la variable nombre de barrages à l'aval (cs_nbdams). Ceci s'explique par la forte corrélation de cette variable avec la distance à la mer et doit questionner sur l'utilisation d'EDA pour évaluer l'échappement en situation pristine.

avancer que ce n'est pas uniquement un problème de choix de variables puisque le modèle 127-126 a conduit 4 fois à des extrapolations acceptables et 3 fois à des extrapolations erronées.

Dans les huit cas acceptables du scénario de référence, les profils d'erreur aux quatre dates considérées bien que variables conduisent le plus souvent à des surestimations (Figure 21). Cette tendance à la surestimation exprimée en nombre de jeux de station conduisant à ce biais (Figure 22) semble exister sans être aussi évidente pour les scénarios 2 à 5. Seul le scénario 1 conduit à des sous-estimations, l'absence de mortalités anthropiques conduisant vraisemblablement à des densités plus élevées dans les parties aval mal prises en compte par EDA.

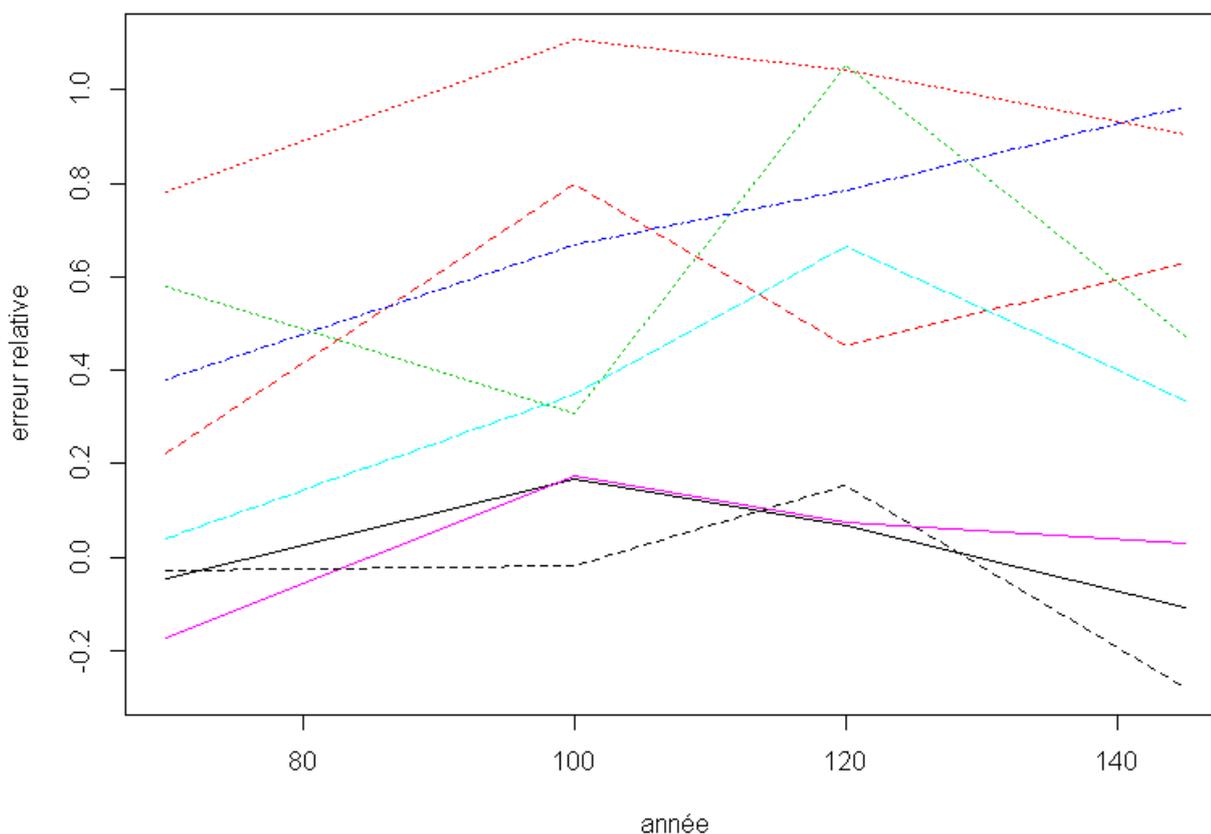


Figure 21 : Profil d'erreurs relatives sur l'ensemble des tronçons pour les 8 sur les 10 jeux de données ayant abouti à des estimations acceptables pour le scénario de référence.

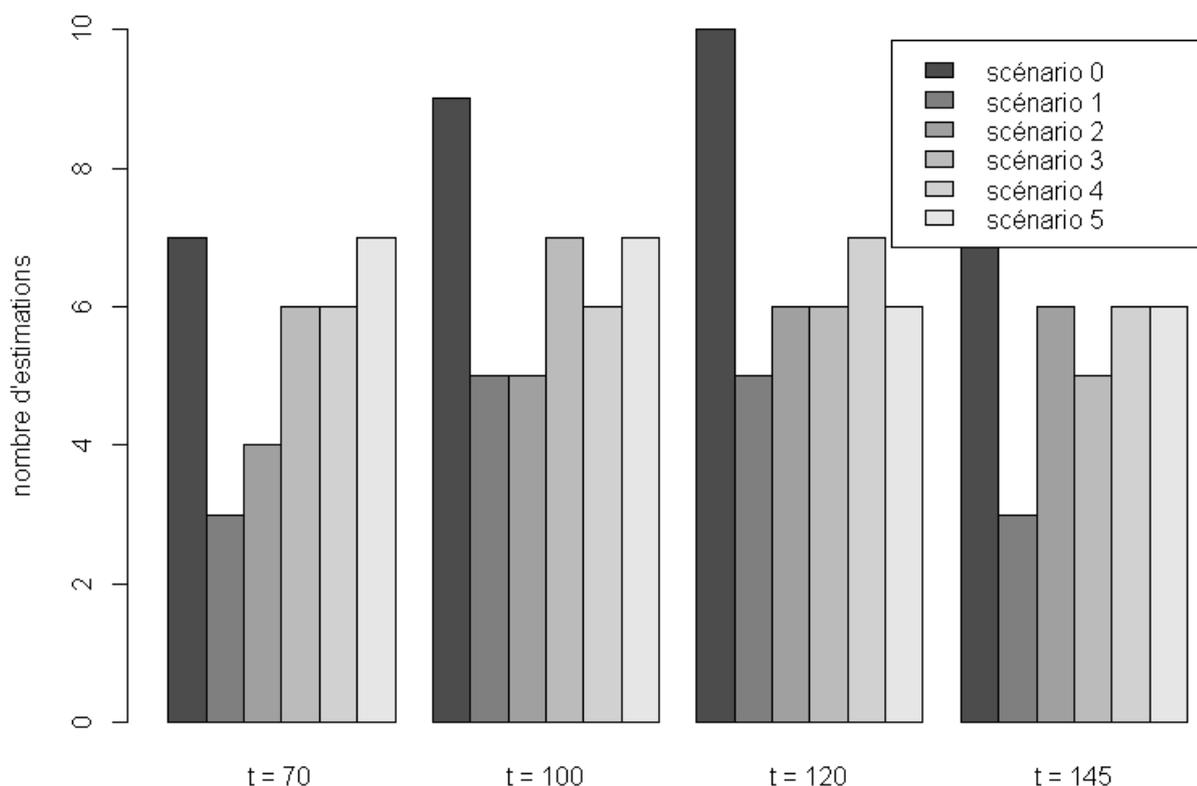


Figure 22 : Nombre de jeux de données conduisant à des surestimations de l'abondance d'anguilles jaunes pour les 6 scénarios testés et à 4 dates.

La Figure 23 illustre la distribution des anguilles jaunes simulée par CREPE pour le scénario de référence pour un jeu de stations (ne conduisant pas à des estimations irréalistes). L'essentiel des individus se retrouve dans la partie aval des 5 réseaux hydrographiques avec des abondances importantes dans les drains principaux. EDA estime globalement un stock de 344 752 au lieu de 145 550 simulé par CREPE. Par contre la structure spatiale de l'erreur entre EDA et CREPE montre clairement que les abondances à l'aval des drains principaux des grands réseaux sont sous-estimées alors que celles des drains principaux des réseaux petits et moyens et celles des drains amont des grands réseaux sont surestimées (Figure 24). Ce résultat est du d'une part à l'extrapolation de la courbe de réponse de la variable de dimensionnement (up_area) pour des valeurs non explorées par le jeu de stations de pêche et d'autre part à la non prise en compte de l'importance relative du recrutement entre les différents réseaux de l'unité spatiale. Pour répondre à ces problèmes, il est

envisageable de contraindre la forme de la courbe de réponse et d'intégrer la « dimension totale du réseau hydrographique » comme variable explicative au niveau du tronçon.

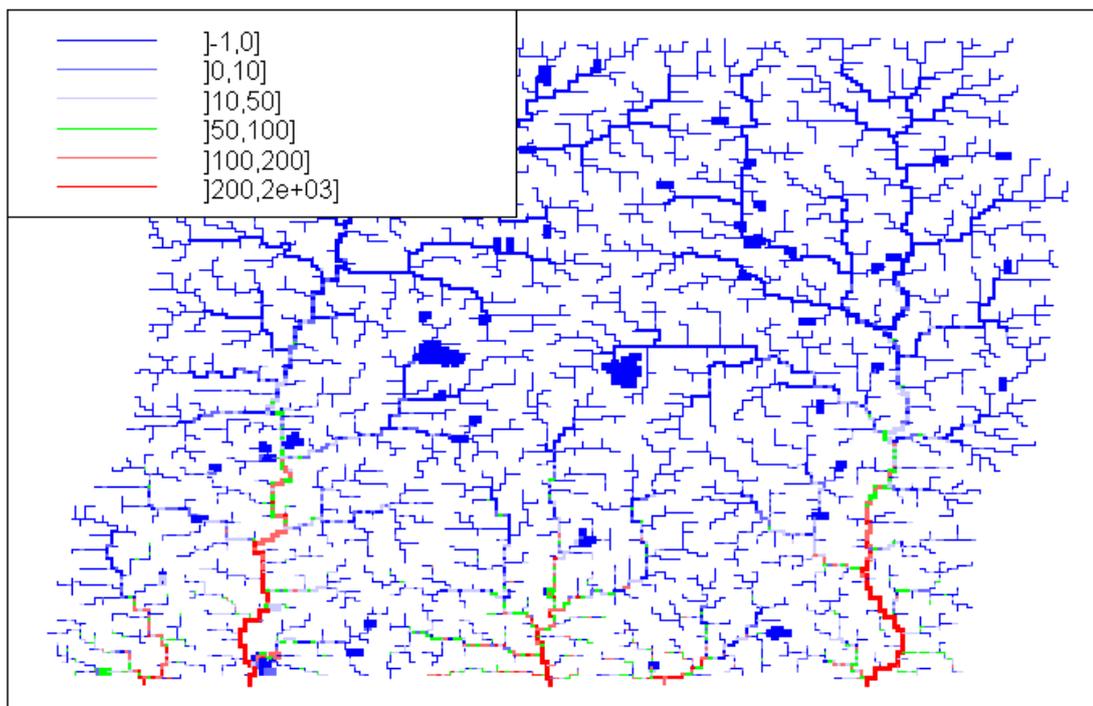


Figure 23 : Cartographie des abondances d'anguilles jaunes (en nombre d'individus par tronçon) simulé par CREPE pour le scénario de référence à la date 100

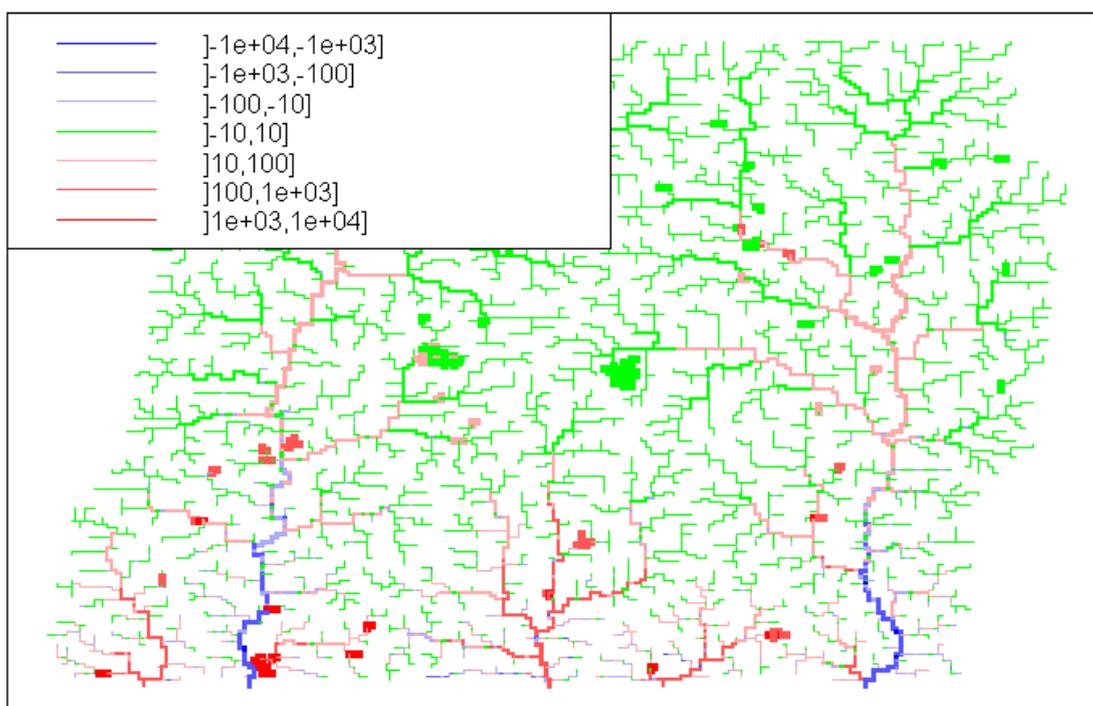


Figure 24 : Cartographie des erreurs d'estimation d'abondances d'anguilles jaunes par EDA (estimation EDA – simulation CREPE en nombre d'individus par tronçon) pour le scénario de référence à la date 100

Dans EDA, la conversion du nombre d'anguilles jaunes qui potentiellement s'échappent en anguilles argentées (avant mortalités anthropiques à ce stade) se fait par un « taux d'argenture ». Compte tenu de la faible quantité d'informations disponibles sur ce sujet, un taux a été fixé arbitrairement à 5 %. CREPE peut également être utilisé pour explorer la variabilité de ce taux. L'évolution temporelle de ce taux présente des cycles liés vraisemblablement aux variations du recrutement lissées par la variabilité des durées de vie continentales des anguilles (Figure 25). Le taux moyen sur l'ensemble de la simulation est de 6,5 %. Les scénarios induisent également des variations, plus au mois marquées en fonction de la période (Tableau 2).

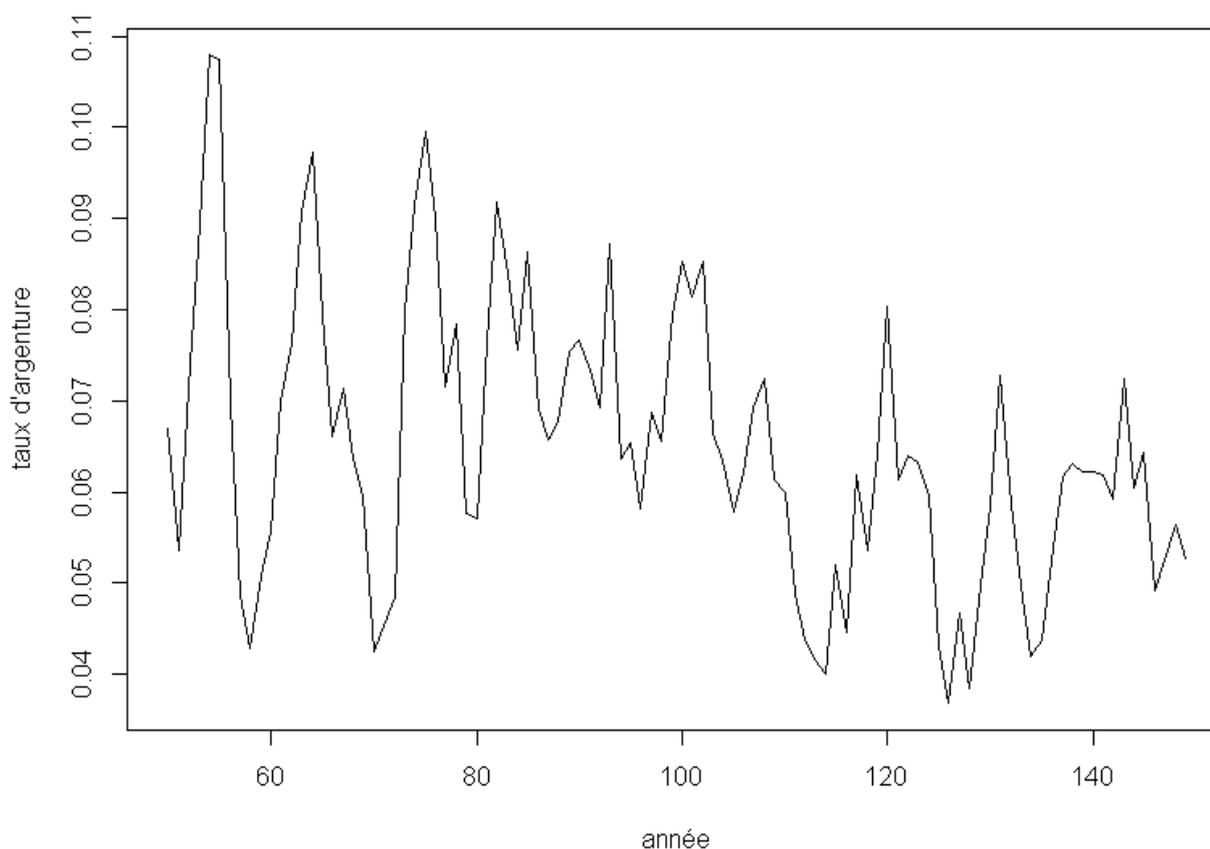


Figure 25 : Evolution du taux global d'argenture calculé à partir des données simulées dans CREPE pour le scénario de référence et un jeu de stations ne conduisant pas à des estimations irréalistes

Tableau 3 : Taux d'argenture calculé à 4 dates à partir des données simulées dans CREPE pour les 6 scénarios testés et un jeu de stations ne conduisant pas à des estimations irréalistes

Année	Scénario					
	0	1	2	3	4	5
70	0.04	0.07	0.05	0.08	0.04	0.05
100	0.09	0.10	0.09	0.11	0.09	0.09
120	0.08	0.10	0.08	0.11	0.07	0.09
145	0.06	0.08	0.06	0.08	0.06	0.07

2.6. *Intérêt du couplage CREPE- EDA et perspectives pour CREPE*

Ce travail a démontré tout l'intérêt de construire un modèle (le plus raffiné possible) pour tester un modèle d'évaluation de stock (le plus pragmatique possible). Il a permis de montrer qu'EDA reste une approche nécessitant encore une forte expertise pour éviter des applications non appropriées. EDA est clairement et volontairement un modèle piloté par les données. C'est sa force mais cela le rend évidemment dépendant de la qualité des données. Peut-être faudrait-il envisager d'inclure un peu plus d'expertise en forçant la forme des courbes de réponse de certaines variables (sans chercher à expliciter les mécanismes sous-jacents comme dans un modèle à base de processus). Dans cet esprit on pourrait proposer que l'influence de la distance à la mer suive une fonction logarithmique ou que la distance à la source suive une courbe présentant une asymptote vers les grandes valeurs. Là encore CREPE pourrait être utile pour explorer les contraintes que l'on pourrait imposer à EDA. CREPE a été également utilisé pour explorer la valeur d'un paramètre – le taux d'argenture – utilisé dans EDA et pour lequel on ne dispose que peu d'informations. La valeur fixée arbitrairement actuellement à 5 % semble faible par rapport à celle trouvée dans CREPE. Rappelons que cette sous-estimation est largement compensée par la surestimation du stock d'anguilles jaunes.

Dans le même esprit que pour la mortalité et la dispersion des anguilles, l'impact de la croissance et de l'argenture, les deux autres processus biologiques clef de la dynamique, devra être testé pour finaliser l'analyse de la fiabilité du modèle EDA.

Indépendamment des modèles d'évaluation du stock, l'exploration intensive (test de quelques milliers de combinaisons de paramètres) des dynamiques simulées par CREPE reste à faire. Elle pourra se faire à l'aide de SimExplorer, outil informatique dédié à ce genre d'analyse, en cours de développement à Irstea de Clermont-Ferrand. Cette exploration permettra, en dégagant une typologie des dynamiques dans l'espace des paramètres, d'enrichir la compréhension du fonctionnement d'une fraction de population d'anguille dans un réseau hydrographique.

A terme, il est envisageable d'intégrer la simulation des processus de reproduction et de dispersion des larves dans CREPE. Ce travail pourrait s'appuyer sur les réflexions menées lors du développement du modèle MUED présenté dans le chapitre suivant.

3. Développement de MUED

3.1. Objectif du modèle MUED

L'objectif du modèle MUED (Multi-Unit Eel Dynamics) est d'essayer de spatialiser la dynamique de la population d'anguille en couplant les dynamiques de la phase continentale de plusieurs fractions de population avec un processus de reproduction commun. L'objectif ultime est de tester l'articulation des plans de gestion régionalisés.

3.2. Présentation synthétique du modèle MUED

Le modèle MUED est structuré en âge continental, en groupe de taux de croissance, en sexe et en unité spatiale (Mer Baltique, Mer du Nord continentale, Iles Britanniques, Océan Atlantique continentale, Méditerranée). La capacité spatiale de chaque unité spatiale est déterminée à partir des estimations d'habitat potentiel pour les anguilles trouvées dans la littérature.

Le pas de temps est annuel.

Les processus biologiques simulés sont présentés dans un diagramme de flux (Figure 26). La croissance en taille est linéaire mais intègre une variabilité sous forme d'une distribution normale des taux de croissance. Une relation longueur-masse permet de calculer les biomasses d'anguille. La différenciation sexuelle et l'argenture dépendent de la taille. Les proportions d'individus qui changent d'état (de différenciée à différenciée, de jaune à argentée) sont calculées suivant des lois gamma. La proportion d'individus qui deviennent mâles parmi ceux qui se différencient est calculée avec une fonction logistique de la saturation de la capacité d'accueil de chaque unité spatiale. La mortalité prend en considération les composantes naturelles, liée à la pêche et liée aux autres sources de mortalité anthropique. Une formulation mathématique de ce processus a été proposée sans tentative pour l'instant de calage sur des estimations réelles de mortalité. La reproduction est simulée par une relation stock-recrutement de Beverton et Holt associée à une relation de fécondité. Les paramètres de la relation stock-recrutement sont fixés en supposant qu'un œuf sur 10 000 atteint sous forme de civelles les côtes européennes en l'absence de mécanisme densité-dépendant, et que les unités spatiales à saturation de leur capacité d'accueil produisent 95 % de mâles. Le principe de la simulation des larves est de considérer que les larves au large des côtes se distribuent suivant une loi beta (en fonction d'une position comprise entre 0 et 1 et qui pourrait

correspondre à la latitude) et que les arrivées de civelles dans chaque unité correspondent à l'intégrale de cette distribution entre deux positions. La calibration des chroniques d'indice de recrutement, correspondant aux cinq unités spatiales considérées, passe par la considération d'hypothèses de distribution des arrivées dans les années 70, i.e. position du mode dans une ou l'autre des unités spatiales ou une absence de mode avec un écart-type fixé à 0,4. Seule l'hypothèse d'un mode au « milieu » de zone Iles Britanniques dans les années 1970 ne conduit pas à des modes rejetés aux limites de l'espace (position 0 ou 1). Le mode de la loi beta est quasiment constant au cours du temps. La variance ne semble pas liée à l'oscillation nord atlantique mais suit plutôt une courbe logistique de l'abondance totale des arrivées de civelles.

Dans cette approche, les processus de déplacement ne sont pas intégrés et les phénomènes densité-dépendants sont simulés à l'échelle globale de l'unité spatiale.

Le modèle MUED a été implémenté sous forme matriciel dans Matlab.

3.3. *Résultats*

La première simulation du modèle MUED en ne considérant aucune mortalité anthropique montre un échappement en nombre majoritairement dominé par les femelles quelques soient les unités spatiales (Figure 27). Cela pose question pour la zone méditerranéenne, réputée produire essentiellement des mâles. Malgré une capacité d'accueil de cette unité spatiale, à l'évidence sous évaluée par le manque d'information sur les habitats potentiels de nombreux pays du pourtour méditerranéen, la simulation du processus de dispersion amène trop peu d'individus pour saturer la capacité d'accueil et produire des quantités importantes de mâle. De même, la zone baltique, même si elle produit majoritairement des femelles, connaît un échappement en mâle non négligeable. Cela devrait inciter à remettre en cause qu'à très faible saturation, 5 % des anguilles qui se différencient deviennent des mâles. Il est toujours possible d'ajuster, par essai-erreur, les paramètres pour retrouver les sorties souhaitées. Par exemple, en considérant un seuil de saturation pour le déterminisme du sexe 100 fois plus faible pour la Méditerranée, on obtient un échappement largement dominé par les mâles. Mais avant de retenir ce genre de solution, une réflexion plus en profondeur, en particulier sur les sex ratio en situation pristine (sans mortalité anthropique) devrait être entreprise pour justifier ces choix. D'autant plus, que récemment, les différences d'indice de recrutement entre les unités spatiales sur lesquelles repose le calage du processus de dispersion ont été remises en cause (ICES, 2010).

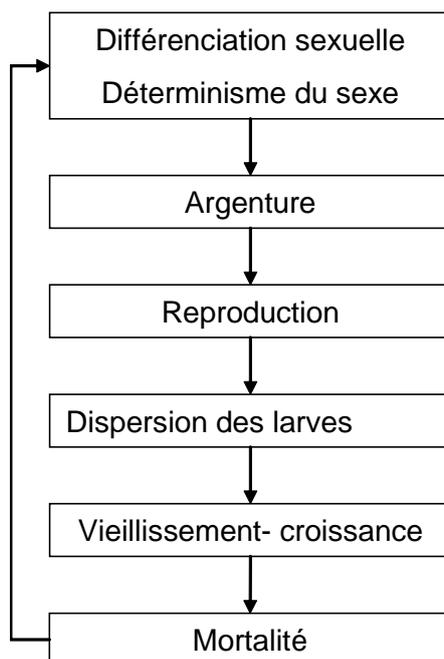


Figure 26 : Diagramme de flux du modèle MUED

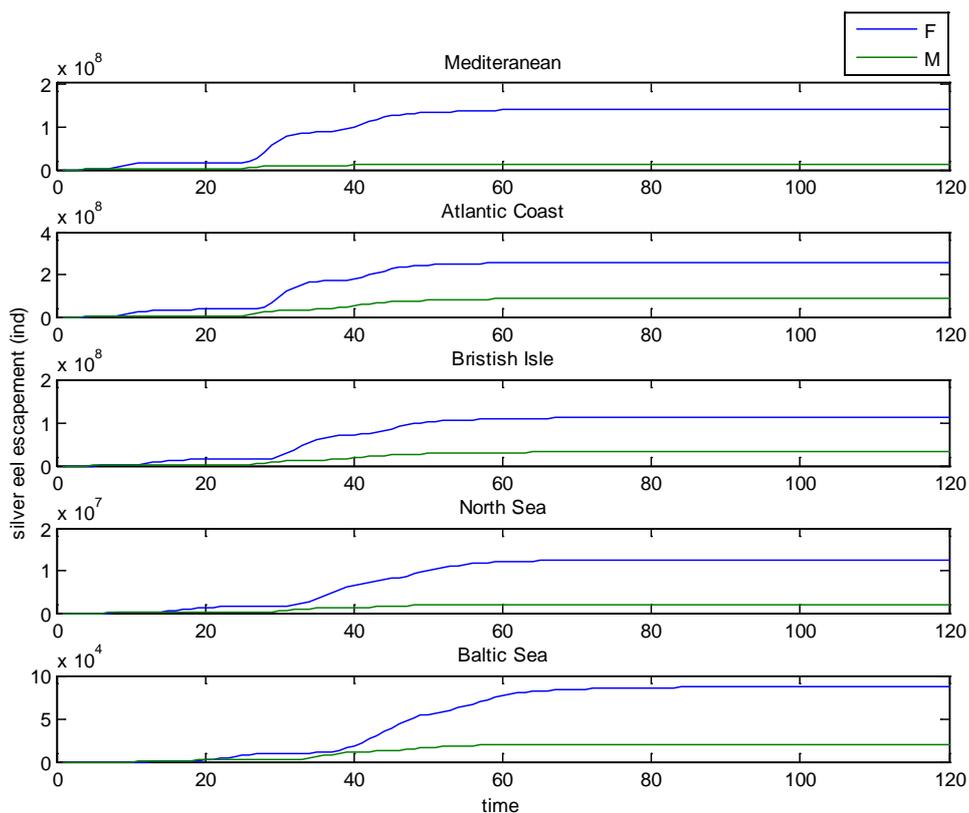


Figure 27 : Evolution de l'échappement en anguille argentée pour les cinq unités spatiales considérées pour la version de référence de MUED sans mortalité anthropique

4. Convergence entre CREPE et MUED

Il est clair que les deux approches ayant conduit au développement des modèles CREPE et MUED sont conceptuellement parallèles. MUED avait pour ambition d'envisager la dynamique à l'échelle du stock, c'est-à-dire de combiner les dynamiques de plusieurs unités spatiales. CREPE a été conçu comme outils pour tester les modèles d'évaluation de l'échappement utilisé dans les plans nationaux de restauration de l'anguille. A ce titre, il s'est focalisé sur une unité spatiale qui correspond à une unité de gestion anguille.

Initialement, le travail a débuté par le développement de MUED. Suite à une demande issue du processus de gestion (demande de la commission européenne pour mettre au point des méthodes d'évaluation des stocks), le projet CREPE a été imaginé. Cela a conduit à délaisser MUED même si les réflexions pour MUED ont été utiles pour la conception de CREPE.

Dans les deux approches, la volonté a été d'être le plus exhaustif dans la représentation des connaissances sur les processus biologiques mis en jeu. Cette stratégie apparaît logique pour un modèle comme CREPE qui vise à construire une réalité virtuelle, suffisamment complexe pour éprouver d'autres modèles, sans pour autant chercher une calibration sur le réel. Par contre, cette démarche apparaît moins opportune pour MUED qui devait s'inscrire dans un travail de post évaluation internationale des plans de gestion. C'est la raison pour laquelle, nous avons proposé dans un autre contexte (évaluation de l'intérêt des transferts de civelles entre unités de gestion) une version moins sophistiquée, baptisée multiSED, gardant le caractère procustéen de SED à une approche combinant plusieurs unités spatiales. C'est certainement vers ce type d'approche qu'il faudra dans l'avenir concentrer nos efforts pour disposer d'un outil opérationnel pour l'évaluation à l'échelle européenne.

Par contre, la réflexion de MUED pour combiner les dynamiques continentales au travers d'une seule relation stock recrutement a permis de montrer de suite toute l'importance du processus de dispersion des larves entre les différentes unités spatiales. Actuellement très peu d'information sont disponibles et cette question mériterait des travaux de recherche spécifiques. A terme, en s'inspirant des travaux sur MUED, il est envisageable de combiner plusieurs CREPE dans un même modèle même si les temps de calcul risquent d'en limiter les applications.

Enfin, même si les deux approches sont à classer dans les modèles à base de processus MUED et CREPE reposent sur des technologies de programmation différentes, matricielle pour le premier, centrée sur les individus pour le second. A terme, on peut imaginer que MUED s'apparente au

modèle agrégé de CREPE, permettant une exploration plus rapide mais moins en profondeur de la dynamique de la population d'anguilles simulée par l'approche individus-centrée de CREPE.

ANNEXE A : PRESENTATION DU MODELE CREPE

NOTA BENE : Cette présentation est issue du rapport POSE. Toutefois une erreur dans la partie 4.5.1 a été corrigée.

1. General features of the model

The aim of this model is not to simulate an actual study case but rather to reify and test our knowledge of eel dynamics in river basins. The intention is to capture the main characteristics of the eel dynamics while escaping criticisms based on regional particularities. However, it is based on review of the scientific literature on European eel, in order to be biologically meaningful and therefore to be acceptable to eel ecologists and managers.

The CREPE (Constructed Reality for Eel Population Exploration) model has been designed to incorporate present understanding of biological processes, management contexts, data availability and quality in river networks. Since this virtual approach provides the ideal data-rich situation, as all assessment/management scenarios are programmed into the data and therefore completely understood, the datasets produced by CREPE constitute benchmarks against which all models can be tested. Furthermore, at the conclusion of POSE, these benchmark datasets can be made available to become a standard to test other models developed in the future.

CREPE model was implemented in object-oriented language JAVA by using the modelling framework SimAquaLife (Dumoulin 2007).

2. Time

The time step is the season (4 time steps per year). Year starts with winter. The simulation duration lasts 150 years.

3. River networks with lakes

3.1. Topology of the river networks

The modelled space corresponds to a simple eel management unit (EMU) composed of five random river networks. The number of river network was arbitrary fixed at 5.

The networks were constructed using a diffusion-limited aggregation model (Masek and Turcotte 1993). The initial grid was based on a 200*200 square cell lattice. A cell is supposed to represent an area of 1 km². Five river mouths were randomly located on the south side of the grid. Random walkers were introduced randomly on that grid and each two-dimensional random walk proceeded until the walker found a drainage network on which to accrete. This model with a headward growth of river networks generates patterns remarkably similar to actual drainages, with statistical features (frequency-order bifurcation ratio, stream length-order network fractal dimension) which agree with actual networks (Masek and Turcotte 1993). It also reproduces the spatial interaction of river network in terms of size and therefore captures part of the complexity of an EMU with several basins.

3.2. *Drainage areas and catchment area*

We modified the algorithm to also simulate drainage areas. Drainage is the area of land upstream of the lowermost point of the reach and local drainage is the area of drainage specific to the reach, excluding the drainage from reaches further upstream. The catchment area corresponds to drainage area at the river network outlet.

The surrounding cells of a new accreted cell become the local drainage area of that cell. The drainage area of a cell (*da*) is calculated by adding the local drainage areas of all the upstream cells.

3.3. *Creation of lakes*

The global abundance of surface-water bodies in our constructed catchments was based on the Pareto distribution fitted by Downing et al. (2006) on a worldwide database. In this analysis the number of ponds and lakes > 0.001 km² in the world N_t is estimated to be in the neighbourhood of 304 million. It is possible to calculate the density (number per 10⁶ km²) of water bodies within the size range $[A_{\min}, A_{\max}[$

$$d_{[A_{\min}, A_{\max}[} = \frac{-N_t k^c (A_{\max}^{-c} - A_{\min}^{-c})}{A_{earth}}$$

where $k = 0.001$ the location parameter, $c = 1.06079$ the shape parameter of the Pareto distribution and $A_{earth} = 1.5 \cdot 10^2$ (10⁶ km²), the earth's continental land surface. The mean size of water bodies within the size range $[A_{\min}, A_{\max}[$ is equal to

$$\bar{A}_{[A_{\min}, A_{\max}]} = c \frac{A_{\max}^c A_{\min} - A_{\max} A_{\min}^c}{(c-1)(A_{\max}^c - A_{\min}^c)}$$

Table 1 presents the results for different constructed eel management units. Since the unit cell is 1 km², we only simulate water bodies with mean size superior or equal to 2 km².

Table 1: Distribution of water bodies according to their area based on Downing et al. (2006) analysis for three eel management units of different sizes

A_{\min} (km ²)	A_{\max} (km ²)	\bar{A} (km ²)	density (nb per 10 ⁶ km ²)	Size of constructed eel management unit (nb 1km ² cells)		
				10 x 10	100 x 100	200 x 200
0.001	0.01	0.0025	1 849 480	185	18 495	73 979
0.01	0.1	0.025	160 790	16	1 608	6 432
0.1	1	0.25	13 979	1	140	559
1	5	2.0	1 090	0	11	44
5	10	7	126	0	1	5
10	20	14	60	0	1	2
20	100	40	45	0	0	2
100	1000	250	9	0	0	0

The principle of lake creation is to randomly draw a seed within the river cells and to transform upstream river cells into lake cells until reaching the designated water body size. To this end, it is necessary to first simplify the river network (transform cells with Shreve index of 1 to drainage zones) to avoid connections between river reaches when creating lakes.

3.4. From surface network to linear network

Each cell is transformed into a river reach, connected with a single downstream reach (except for the outlet which has no downstream reach), with one or several upstream reaches (several in case of confluence) and in case of water bodies with lateral reaches. Reach length λ_{reach} is fixed at 1 km. The drainage areas become attributes of the reach and no more spatial localisation are taken into account (except for screen display).

Figure 28 presents the five virtual river networks used in this study. It was created on a 200 x 200 grid, 9670 zones correspond to rivers and 231 to lakes, 30 099 to drainage zones. The five basins have 1, 96, 740, 3789 and 5275 reaches, respectively.

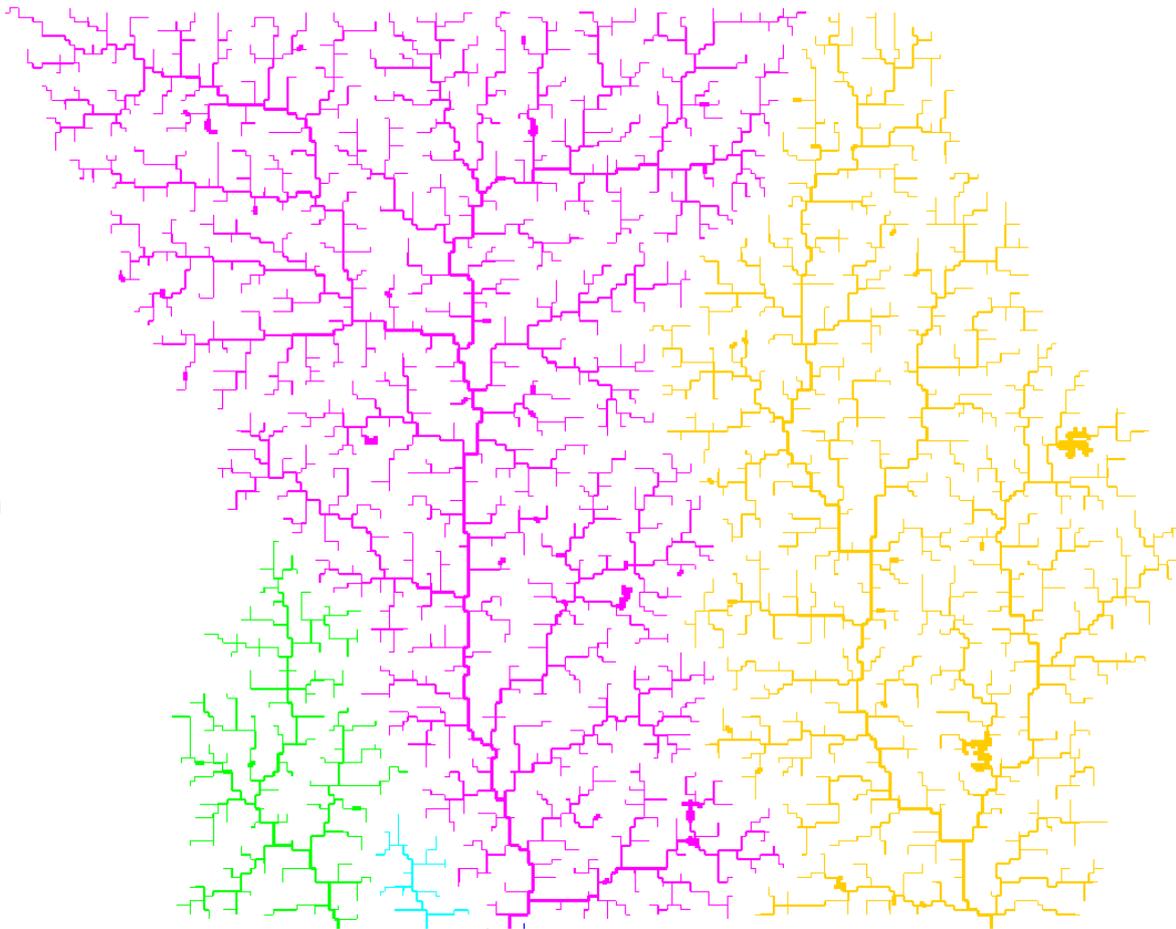


Figure 28: Virtual river networks used in CREPE simulation (the arrow indicates the 1 reach river network)

3.5. *Reach characteristics*

3.5.1. *Distance to the sea, to the source, Shreve and Strahler indexes of a reach*

Based on the river network topology, the distance to the sea (corresponding to the most downstream reach), distance to the source (i.e. the top of the most upstream reach), Shreve index (i.e. the number of sources located upstream of a given reach, ref) and Strahler order (Strahler 1957) are calculated.

3.5.2. *Wetted width of a reach*

The width W (in m) of a reach is calculated with the formula proposed by McGinnity et al. (in prep):

$$W = 10^{0.22734 da^{0.20045} sh^{0.25939}} - 1$$

where da is the drainage area (in ha) of the reach and sh is the Shreve index.

3.5.3. Tidal and saline intrusion lengths

Combining Prandle's equations (2004), the length of tidal intrusion in an estuary, L_{tide} (m), is expressed with the following equation:

$$L_{tide} = 2460(12.8)^{5/4} \left(\frac{\alpha}{\xi} \right)^{1/2} Q^{1/2}$$

where α is the lateral slope of an assumed triangular cross section of the estuary Q is the river flow ($m^3 s^{-1}$) and ξ is the tidal elevation amplitude (m). Therefore, the length of tidal intrusion is a function of the square root of the river flow if tidal elevation amplitude and lateral slope are constant in a given eel management unit.

Considering discharge to be proportional to catchment area A , we used the following relationship:

$$L_{tide} = a_{tide} A^{1/2}$$

Based on French data in EurEFish 1.0 (Nicolas, Lobry et al. 2010), where a_{tide} is evaluated as 0.62 with A in km^2 and L in km. Note that a linear model on log transformed data gives a power of 0.33, instead 0.5.

Again combining Prandle's equation (2004) we obtained a theoretical expression for the length of saline intrusion:

$$L_{saline} = \frac{2(12.8)^2 \alpha^{4/5}}{fU_T U_0} Q^{4/5}$$

where U_T is the tidal velocity amplitude, U_0 is the residual (river) velocity, f is the bed friction coefficient and α , as previously, is the lateral slope of an assumed triangular cross section of the estuary.

Considering that discharge is proportional to catchment area, we used the following relationship:

$$L_{saline} = a_{saline} A^{4/5}$$

Based on French data in EurEFish 1.0, a_{saline} is evaluated as 0.10, with A in km^2 and L in km. Note that a linear model on log transformed data gives a power of 0.21, far from 0.8 for the saline intrusion and a negative power for the ratio.

These figures are calculated for the main stream of the estuary. To also simulate tides in the tributaries we considered the ratio of these lengths to the distance to the source.

A reach r_i is influenced by the tide if:

$$\frac{d_i^{sea}}{d_i^{source}} < \frac{L_{tide}}{d_0^{source}}$$

and influenced by the salted tide if:

$$\frac{d_i^{sea}}{d_i^{source}} < \frac{L_{saline}}{d_0^{source}}$$

where d_i^{sea} is the distance to the sea for the reach i , d_i^{source} and d_0^{source} are the distances to the source for the reach i and the outlet, respectively.

3.5.4. Carrying capacity

In the present version, the carrying capacity cc_i of the reach i is arbitrary fixed at 50 kg ha^{-1} for all reaches. This value corresponds to a mean value of observed biomass in a catchment and not to maximum biomass measured in downstream reaches close to 250 kg ha^{-1} . This parameter is used in the “mortality of the standing stock” and “sex determinism” processes.

3.6. Temperature time series

In order to take into account annual variations in biological processes due to varying environmental conditions, we simulated a monthly time series of temperature (air temperature as proxy for water temperature: Erickson and Stefan 2000). To this end, we extract an air temperature pattern, i.e. mean and standard deviation for each month, (Figure 29) for a localisation (grid identifier : 25474) extract from CRU TS 2.1 (Mitchell and Jones 2005) data set of monthly observed climate for the period 1901-2000.

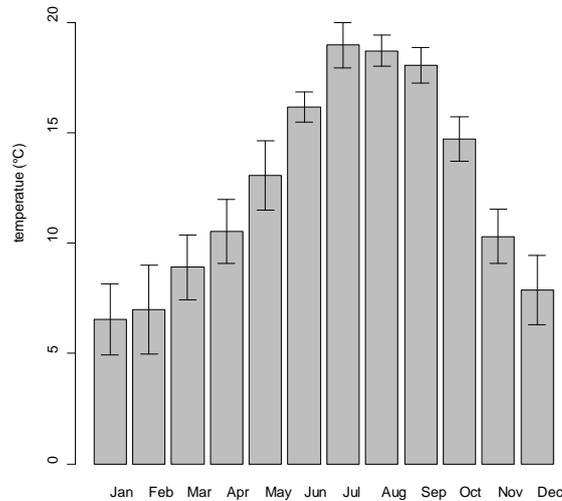


Figure 29 : Pattern of monthly temperatures (mean and standard deviation) used in time series simulation to provide some seasonal and inter-annual variation in environmental conditions

For every winter (start of the year), we drew monthly temperatures from a normal distribution with mean and standard deviation from the values of the considered month in the temperature pattern (Figure 2). We added an autocorrelation with the previous month to avoid sharp changes in temperature.

3.7. *Obstacles to migration*

An obstacle is characterized by probabilities of the eel passing downstream or upstream, and the mortality induced when fish pass downstream or upstream. Each obstacle is associated with a list of records which summarize the fish counting at the dam.

We fixed the density of obstacles at 0.01 obstacles per km², i.e. 400 obstacles were created in the simulated eel management unit. The locations were chosen randomly among the river reaches (Figure 30). We considered that 25% of these obstacles are equipped with turbines and then induced mortality during the downstream passage.

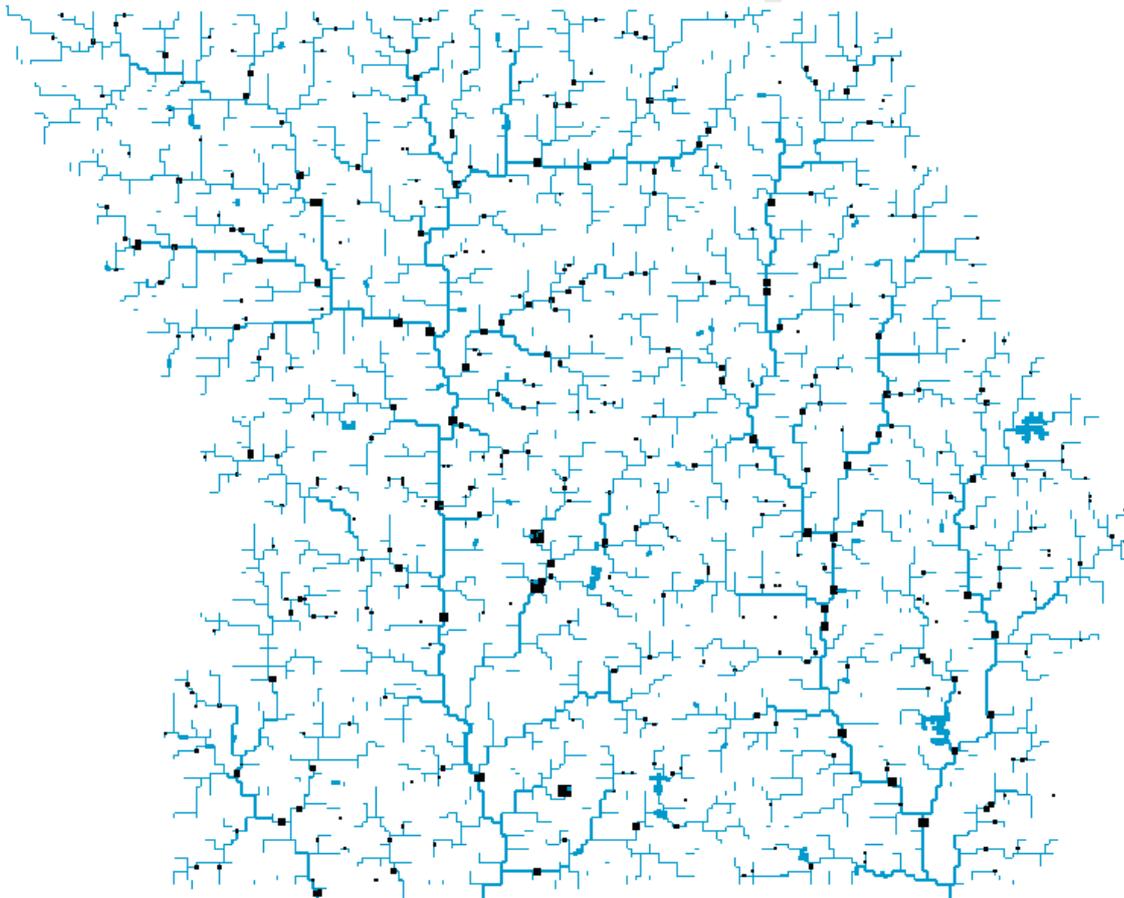


Figure 30: Location of dams (black squares) in the river networks

The probability of upstream and downstream passage, and mortality rates were drawn at random from normal distributions derived as follows.

Gomes and Larinier (2008) provided the following formulae for downstream mortality in dams with turbines $0.0467L^{1.53}D_t^{-0.48}R_t^{0.6}$ where L is the length of eel (m), D_t the turbine diameter (m) and R_t the rotation speed of the turbine (rpm). We simplified this into a power relationship $a_{down}L^{1.53}$. Based on the Gomes and Larinier (2008) dataset of D_t and R_t , a_{down} is distributed following a normal distribution $N(0.63,0.38)$. We considered that half of river discharge flowed through the turbine. Therefore, the downstream mortality $m_{down,k}$ of obstacle k , is:

$$m_{down,k} = \frac{a_{down,k}}{2} L^{1.53}$$

as illustrated in Figure 31

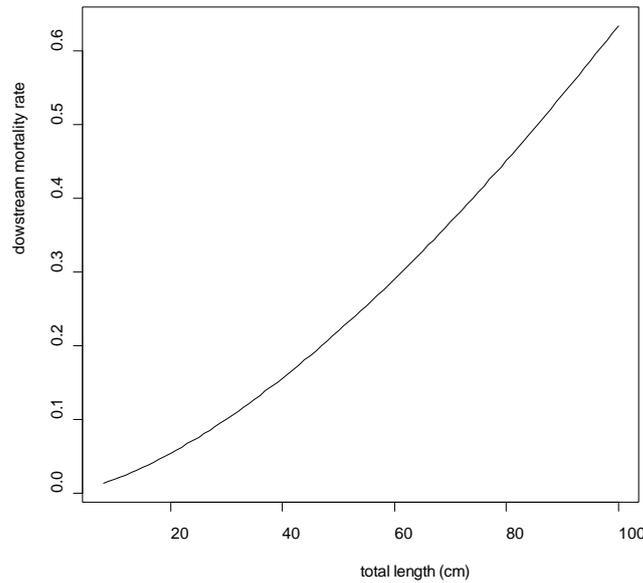


Figure 31 : Evolution of downstream mortality rates according to fish length in a dam with turbine

No data are available for the upstream mortality $m_{up,k}$ in dams with or without turbines. Therefore, we postulated the following relationship for both types of obstacles:

$$m_{up,k} = a_{up,k} L$$

with $a_{up,k}$ drawn from a normal distribution $N(0.10, 0.05)$.

Probabilities of passage were simply drawn from normal distributions: $N(0.70, 0.15)$ for upstream passage ($p_{up,k}$), and $N(0.90, 0.5)$ for downstream passage ($p_{down,k}$), without taking variation according to fish length. To avoid any computational difficulties, mortality rates and passage probabilities were forced to range between 0 and 1.

The impact of obstacles is simulated during the “glass eel arrival”, “moving” and “catadromous migration” processes. Information on fish that pass the dam during these processes is recorded in the obstacle records, which are available to the “obstacle scientist” (see § 6.3).

4. Fishermen

At the start of the model run, fishermen divide up the river basin amongst themselves so that no spatial overlap between fishermen occurs, i.e. each reach is fished by only one fisherman. A fisherman can fish several reaches but only within one catchment.

Equal class intervals of sea distance are defined after having fixed the number of fishermen in the longest river network. Then a fisherman fish all the reaches corresponding to a sea distance class in a catchment

With 20 fishermen in the longest river network (default value), 48 fishermen are created in the simulated EMU.

4.1. *Fishing effort*

Each fisherman performs three metiers targeting glass eels, yellow eels and silver eels, respectively. He operates three fishing efforts f_{glass} , f_{yellow} and f_{silver} in non-defined arbitrary units (for example corresponding to a number of fishing days or a filtered volume per reach for glass eel, or to numbers of nets per reach for yellow and silver eels per reach). The impact of each fishing action is spatially restricted to the reach where the gears are set, i.e. only the eels within that reach are vulnerable to that gear.

Note that f_{glass} quickly becomes null for fishermen who do not fish in tidal zone since they are not able to catch any glass eel (see § on optimising fishing effort).

4.2. *Fishing mortality*

Glass eel and silver eel fishing mortalities are simulated during the corresponding movement processes: “glass eel arrival” and “catadromous migration”. The yellow eel fishing mortalities are simulated during the specific “mortality” process of yellow eels.

4.3. *Cost and benefit of fishing*

The costs of fishing, $cost_{glass}$, $cost_{yellow}$ and $cost_{silver}$ are considered to be strictly proportional to the fishing efforts,

$$cost_i = f_i priceEffort_i$$

where i , taking *glass*, *yellow* or *silver*, corresponds to the metiers and $priceEffort_i$ the unit cost of one metier effort. There will be fixed costs to operating a fishing company, for having a boat and gears. Lowering their usage in part-time fishing, however, will probably lengthen the number of years these fixed assets can be used. Consequently, all costs become proportional to the fishing efforts.

$priceEffort_{yellow}$ and $priceEffort_{silver}$ were both fixed at 100 €/year (Personal communication to Sipke Bootsma, commercial fisherman, Hindeloopen, the Netherlands). $priceEffort_{glass}$ was fixed at 175 €/year (pers. Comm. Gérard Castelnaud, Cemagref, Bordeaux, France).

The income of fishing was based on a fixed price of 366 €/kg for glass eel ($priceEel_{glass}$), 5.75 €/kg for yellow eel ($priceEel_{yellow}$) and 5.0 €/kg for silver eel ($priceEel_{silver}$). The two first figures corresponded to the mean prices between 2000 and 2010 (ICES 2011), and the silver eel value was fixed at a little cheaper than the yellow eel price (after Moriarty and Dekker 1997; Dekker 2004).

4.4. Optimising fishing efforts

Each fisherman keeps track of his fishing efforts and profits in short-term and long-term memories for the three métiers. The short-term memory corresponds to the last value or to the average of the last three values. The long-term memory is equal to the average of the last 30 values. This choice was based on frequent conversations with many fishermen across Europe, who clearly distinguished between the current and a few (3) preceding years, while contrasting this to their father's situation, one generation (30 years) ago. The length of short-term memory for the yellow eel fishery was 3 years whereas only the latter value was used for glass eel and silver eel fisheries. In effect, and in contrast to the yellow eel fishery, over-exploiting migrating eels (glass eels or silver eels) in a particular year has no consequence for the fisherman in the next year. Glass eel and silver eel fishermen around Europe know that perfectly well, and therefore optimise their effort on the spot, rather than on historical information. These memories were implemented by simply using a list of the last 30 figures.

Whenever the short-term profits exceed the long-term profits for a métier, the new fishing effort f_i is set equal in the short-term memory; otherwise f_i is set to the fishing effort in the long-term memory. A multiplicative lognormal variability $e^{N(0, \sigma_f)}$ is then added, since both short-term and long-term memories deviate. σ_f was fixed at 0.1.

If the profits of a métier are negative or null for 3 consecutive years, the fisherman stops practising this métier.

During the model populating phase, the fishing efforts were kept constant at a low level for 10 years to avoid closing fisheries when eel abundances were still low. After that period, the fishing efforts were optimised until the model reached quasi-stable efforts.

5. Eel

5.1. Artefact

Eels are implemented as super-individuals (Rose, Christensen et al. 1993; Scheffer, Baveco et al. 1995), with the amount of individuals within a super-eel having the same biological characteristics and the same behaviours, except that mortality affects only a proportion of them at the same time.

5.2. Age

The oceanic phase of the life cycle is not included in the model. The continental age of super-eel i is noted A_i . The birth season is fixed at spring.

$A_i = 0$ corresponds to the age from time at estuarine arrival to the first birthday, $A_i = 1$ corresponds to the age during the second year in continental waters.

5.3. Length and weight relationship

We used an allometric relationship between length (in cm) and weight (in gram):

$$W_i = aL_i^b$$

Parameters a and b were averaged over the relationships found in literature with a geometric mean for a and an arithmetic mean b (as W and L relationship is linear in $\log(a)$ and b) (Table 2).

Table 2: Review of length-weight relationships from published studies, based on collections of undifferentiated (Und.), male and female eels

Hydrosystem	Stage	Sex	a	b	Reference
Ffraw River	yellow	Und. & male	$5.41 \cdot 10^{-4}$	3.3730	(Sinha and Jones 1967)
		female	$13.80 \cdot 10^{-4}$	3.1054	
Rhyd-hir River		Und. & male	$10.83 \cdot 10^{-4}$	3.1920	
		female	$18.47 \cdot 10^{-4}$	2.9916	
Glaslyn River		Und. & male	$7.139 \cdot 10^{-4}$	2.2948	
		female	$19.03 \cdot 10^{-4}$	3.0238	
Mediterranean lagoon	yellow	Und.	$5.25 \cdot 10^{-4}$	3.37	(Melià, Bevacqua et al. 2006)
		male	$11.50 \cdot 10^{-4}$	3.15	
		female	$8.71 \cdot 10^{-4}$	3.22	
	silver	mixed	$11.91 \cdot 10^{-4}$	3.15	
Rhine River	yellow	mixed	$11.47 \cdot 10^{-4}$	3.11	(Yahyaoui, Freyhof et al. 2004)

Swedish west coast	yellow	mixed	$5.90 \cdot 10^{-4}$	3.21	(Svedäng 1999)
Mediterranean lagoon	yellow	male	$5.926 \cdot 10^{-4}$	3.28	(Ximenes 1986)
Atlantic marsh	yellow	mixed	$8.116 \cdot 10^{-4}$	3.19	(Lee 1979)
Mediterranean lagoon	yellow	mixed	$3.516 \cdot 10^{-4}$	3.37	(De Leo and Gatto 1995)
Mediterranean lagoon		mixed	$2.70 \cdot 10^{-4}$	3.46	(Gatto and Rossi 1979)
Aquaculture	yellow	mixed	$1.85 \cdot 10^{-4}$	3.63	(Knights 1982)
Grand Lieu Lake	yellow	mixed	$7.19 \cdot 10^{-4}$	3.24	(Adam and Elie 1993)
Mean			$9.1842 \cdot 10^{-4}$	3.1813	

5.4. *Biological processes*

5.4.1. *Glass eel arrival*

The time series of glass eel recruitment in the simulated EMU is split into several time periods

1. the initial phase for populating and stabilizing the model (50 years)
2. a period with a constant level of glass eel recruitment (25 years)
3. a period of decreasing recruitment – the ‘crash’ (30 years)
4. another period of stable recruitment (20 years)
5. a period of increasing recruitment (25 years)

The nominal annual recruitment before the crash, i.e. in periods 1 and 2, was set at 10 million glass eels. However, year-to-year variation in glass eel recruitment was introduced into the time series by applying a log-normal stochasticity with standard deviation of 0.3, corresponding to the year-to-year variation in the observed time series of glass eel recruitment in Europe outside North Sea between 1980 and 2000 (ICES 2011).

The decline in recruitment during the ‘crash’ is simulated according to an exponential coefficient of decrease set to 0.0961, based on the observed glass eel recruitment data in Europe except North Sea during 1980-2000 (ICES 2011). The increase in recruitment, the ‘recovery’, is simulated according to an exponential coefficient of increase fixed at half the coefficient of decrease.

Proportions of 1000 super-eels were added every winter to each basin in proportion to their catchment area. Each super-eel within a year-class could have an equal or stochastic (lognormal distribution) amount of eels.

5.4.1.1. Glass eel movement

The first settlements of glass eels (first locations of super eels) are randomly drawn amongst the tidal reaches of the catchment in order to simulate an upstream oriented migration in the tidal zone with a random settlement.

On the way to settlement, the super eels experience the impact of obstacles and the glass eel fishery in each reach they pass.

5.4.1.2. Glass eel natural mortality

The glass eel natural mortality coefficient M_{glass} is fixed at 4.81 year^{-1} as estimated in Lambert (2008). This figure leads to a mortality rate of 70% during a migration season (a quarter of the year). To ensure compatibility with glass eel fishing mortality (see next §), the natural mortality is converted into km^{-1} by considering the length of the path to the settlement destination.

5.4.1.3. Glass eel fishing mortality

The glass eel fishing mortality coefficient in the reach j equals $F_{glass,j} = q_{glass} f_{glass,j}$ where q_{glass} is the glass eel fishery catchability and $f_{glass,i}$ is the effort exerted by the fisherman who fishes in reach j .

The catchability q_{glass} was fixed at $0.08 \text{ km}^{-1} \text{ effort unit}^{-1}$ in order to ensure an exploitation rate (ratio between total catch and glass eel abundance) around 20% corresponding to the minimum value for an open-estuary fishery (Beaulaton and Briand 2007).

The amount of eels within a super-eel i located in reach j decreases by a number $N_{dead,i}$ drawn at random from a multinomial distribution with parameters N_i the number of eels in super-eel i , and probability

$$1 - e^{-(F_{glass,i,j} + M_{i,j})\lambda_{reach}}$$

where λ_{reach} is the reach length (1km). Of those, the number of glass eel caught by a fisherman equals:

$$C_{glass,i} = \frac{F_{glass,j}}{F_{glass,j} + M_{i,j}} N_{dead,i},$$

5.4.1.4. Impact of obstacles

At each obstacle k encountered by an eel, a Bernoulli distribution with probability $p_{up,k}$ determines whether the eel successfully passes upstream or not. Otherwise, the amount of eels within a super-eel i is reduced by a number drawn at random from a multinomial distribution with parameters for the number of eels in the super eel N_i and probability $m_{up,k}$.

The number of eels passing the obstacle $N_i(1 - m_{up,k})$ is also recorded in the record list of the obstacle.

5.4.2. Growth

The annual growth rate of a super eel combines an intrinsic growth rate, an age effect, a year effect (through the sum of monthly temperatures above 13°C) and a habitat effect (Daverat, Beaulaton et al. submitted). The intrinsic growth rate and age effect are specific to each individual (Yokouchi, Daverat et al. in prep). The annual growth rate $gr_i(t, h)$ for the super-eel i located in reach j during the year t is calculated by the following equation:

$$gr_{i,j}(t) = e^{a_{0,i}} e^{a_{1,i}A_i} e^{a_2 \sum T(t)>13} e^{a_3 \frac{DSea_j}{DSea_j + DSource_j}} e^{a_{4,j}}$$

where $a_{0,i}$ is the intrinsic growth rate of the super-eel, $a_{1,i}$ is the coefficient related to age and specific to one super-eel, a_2 is the coefficient (the same for all the super-individuals) related to the annual sum of monthly temperatures above 13°C, a_3 is the coefficient related to the relative distance between sea and source of the reach j and $a_{4,j}$ is for the habitat type of reach j .

Based on the findings of Daverat et al. and Yokouchi et al., we fixed:

$$a_{0,i} \sim N(1.560, 0.25),$$

$$a_{1,i} \sim N(-0.067, 0.03),$$

$$a_2 = 0.0076 \text{ and}$$

$$a_3 = -0.2642$$

Daverat et al. (submitted) described habitat according to depth, relative distance to the sea and salinity. The growth rate of eels in a lake is probably lower than in a nearby river because the home ranges in lakes are much larger than in rivers (Minns 1995). However, there are very few data on which to model such relative growth rates, so in our approach we simply consider:

$$a_{4,j} = \begin{cases} -1.11 & \text{for lake} \\ 0.09 & \text{for salted habitat} \\ 1 & \text{otherwise} \end{cases}$$

In this case, the growth rate of eels is one third less in lake and 10% higher in saline habitats than the rate of eels in rivers. The growth process in saline habitat near the sea is illustrated in Figure 32.

We assumed no differences in growth rates between undifferentiated, male and female eels, and that there was no density dependent effect on growth rates.

The body length of each super-eel starts at $L_0 = 7\text{cm}$, and increases each spring by the growth rate by using the previous formulae.

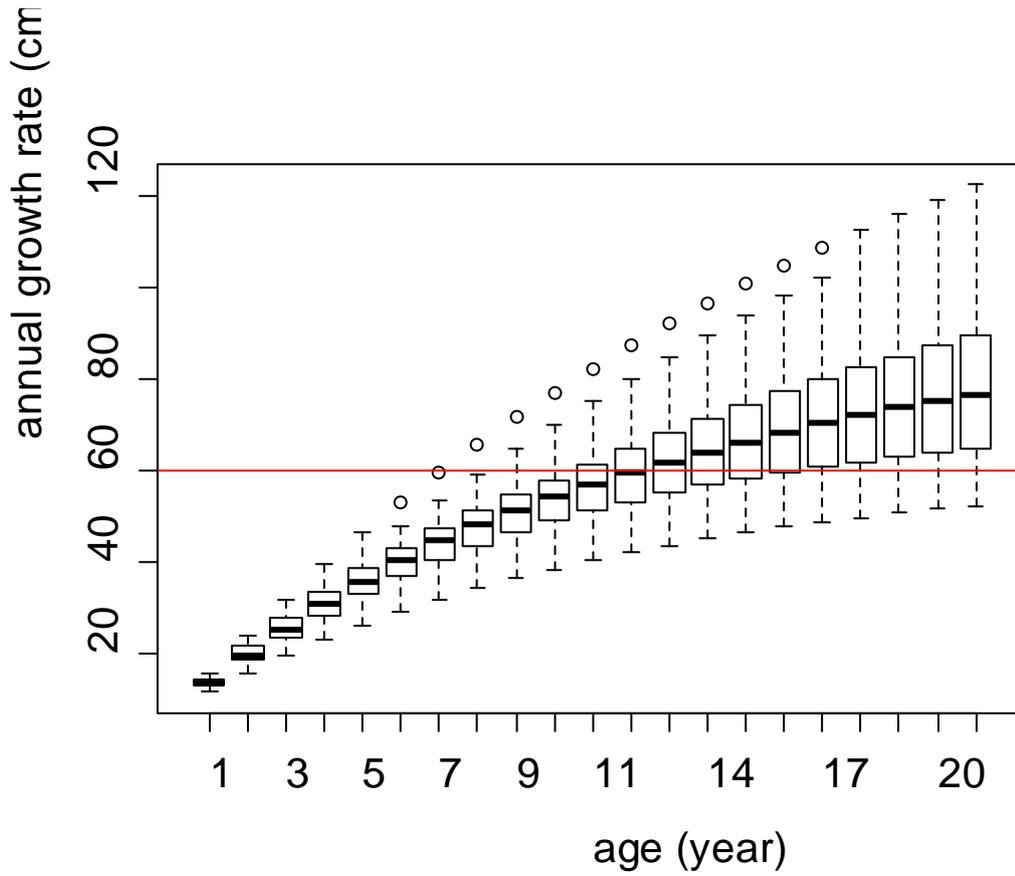


Figure 32: Simulated length for fish in saline habitat near the sea (relative distance 5%) with a constant year effect ($\sum T_{(t)>13} = 23$). The horizontal red line indicates the mean length threshold for a female to silver

5.4.3. Standing stock mortality

5.4.3.1. Natural mortality

From Bevacqua et al. (2010) (Table 3), we assumed an exponential mortality coefficient M_i (year⁻¹) for the super-eel i scaled with body mass W_i (g) and annual average of water temperature T (K):

$$M_i = a_M e^{-E/kT} W_i^b$$

where a_M is a proportionality coefficient, $e^{-E/kT}$ is the Boltzmann–Arrhenius factor, k is the Boltzmann constant ($8.62 \cdot 10^{-5}$ eV K⁻¹), E (eV) is the activation energy and b is an allometric exponent.

Table 3: Coefficient of mortality parameters found by Bevacqua et al. (2010). The values presented in parentheses for males and females are the 90% Confidence Intervals for E and b .

Parameter	Density	Female	Male
E		1.24 (0.80 – 1.72)	1.22 (.72 to 1.72)
$\log(a_M)$	High	50.8	49.7
	Intermediate	50.4	49.3
	Low	49.9	48.5
b		-0.46 (-0.56 to -0.36)	

We fitted a logistic function to predict a_M supposing that high density corresponds to 90% of carrying capacity saturation, intermediate density to 50 % and low density to 10 % based on the following formula, the results of which are presented in Figure 6.

$$\log(a_M) = \frac{1.46}{1 + e^{-4.55(\text{sat} - .05)}} + \begin{cases} 49.64 \text{ for females} \\ 48.44 \text{ for males} \end{cases}$$

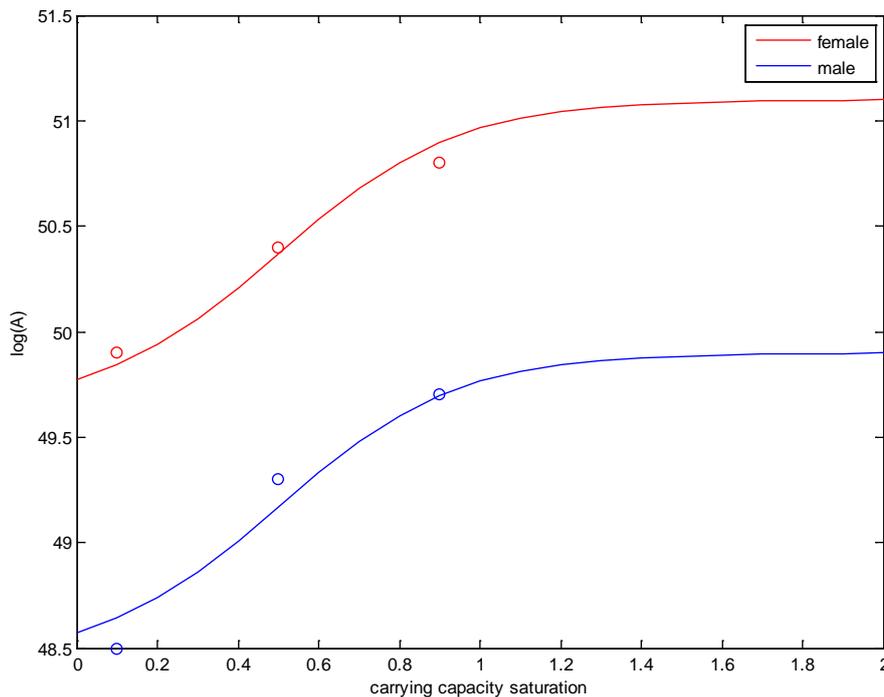


Figure 33: Putative evolution of $\log(a_m)$ for female (red line) and male (blue line) yellow eels, according to carrying capacity saturation. The three open circles from left to right in each colour correspond to estimates of $\log(a_m)$ found by by Bevacqua et al. (2010) for low, intermediate and high densities, respectively.

Bevacqua et al (2010) did not provide any information for undifferentiated eels. Therefore, we supposed a higher value of 50.0 for the minimum of $\log(a_M)$.

We applied an annual coefficient since it was not possible to seasonalise this mortality coefficient. Indeed, for a fish that does not growth, the sum of seasonal coefficients

$$M_{winter} + M_{spring} + M_{summer} + M_{autumn} = a_M \left(e^{\frac{-E}{kT_{winter}}} + e^{\frac{-E}{kT_{spring}}} + e^{\frac{-E}{kT_{summer}}} + e^{\frac{-E}{kT_{autumn}}} \right) W^b$$

is different of the annual value $M = a_M e^{\frac{-E}{k \frac{T_{winter} + T_{spring} + T_{summer} + T_{autumn}}{4}}} W^b$.

5.4.3.2. Yellow eel fishing mortality

The fishing mortality coefficient in the reach j is:

$$F_{yellow,j} = q_{yellow} f_{yellow,j} \delta_{yellow} (L_i)$$

where q_{yellow} is the yellow eel fishery catchability, $f_{yellow,j}$ is the effort exerted by the fisherman who fishes in reach j , and $\delta_{yellow} (L_i)$ indicates the length-selectivity of the yellow eel fishing gear (the same for all yellow eel fishermen).

Beaulaton (2008) simulated the selectivity curve of an eel pot with a logistic function:

$$\delta_{yellow} (L) = \frac{1}{1 + e^{\frac{\kappa_{yellow} - L}{\zeta_{yellow}}}}$$

where κ_{yellow} , the length at 50% selective, varied from 19 to 32 cm (median 24 cm) and, ζ_{yellow} , the slope of the logistic function varied between 1.6 and 2.7 cm (median 1.8) in the Gironde. Bevacqua et al.(2009) proposed a logistic function based on the trunk section of the eel to simulate fyke net selectivity. With the average length-weight relationship, the following formula is obtained:

$$\delta_{yellow} (L) = \frac{1}{1 + e^{-e^{-1.65-06ms} (9.1842 \cdot 10^{-2} L^{2.1813} - e^{3.26+0.09ms})}}$$

where ms is stretched-mesh size in mm.

In CREPE, we used the eel pot selectivity with Beaulaton's median parameters, which are similar to the selectivity of a 15mm fyke net (Figure 34).

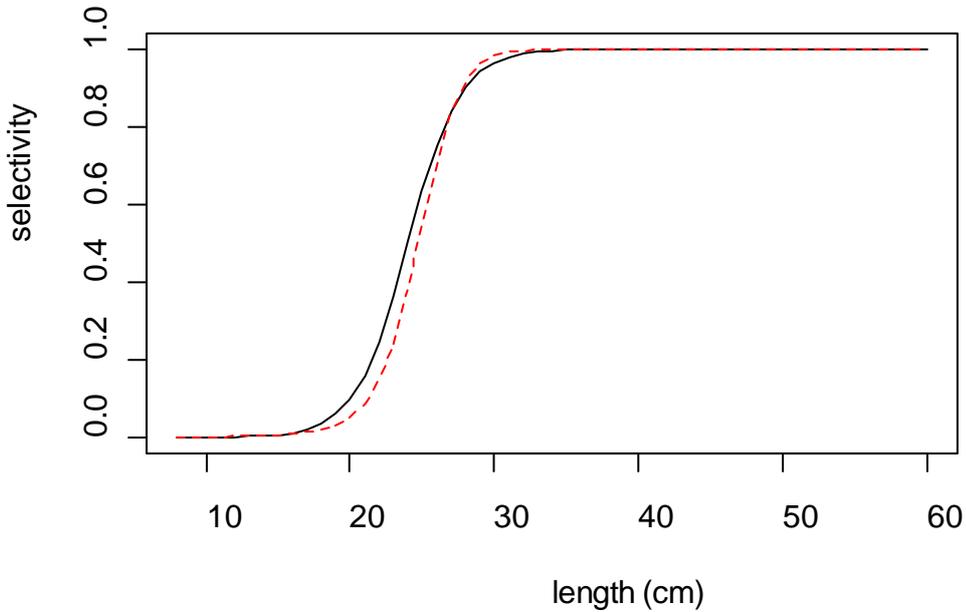


Figure 34: Selectivities of an eel pot used in Gironde (Beaulaton 2008) and a fyke net of 15mm stretched-mesh size (Bevacqua, De Leo et al. 2009) for yellow eel.

The parameter q_{yellow} was tuned so that the fishing yield (in biomass) from the yellow eel fishery was approximately twice that of the silver eel fishery (Dekker 2000), resulting in $q_{yellow} = 0.045 \text{ year}^{-1}$ for 20 fishers.

5.4.4. Population number

The amount of eels within a super-eel i located in reach j decreases each season by a number $N_{dead,i}$ drawn at random from a multinomial distribution with parameters N_i the number of eels in super-eel i , and probability

$$1 - e^{-(F_{yellow,i,j} + M_{i,j})\Delta_{season}}$$

where Δ_{season} is the duration of a season (0.25 year). Of those, the number of yellow eels caught by a fisherman equals:

$$C_{yellow,i} = \frac{F_{yellow,i,j}}{F_{yellow,i,j} + M_{i,j}} N_{dead,i}$$

These catches are reported in the fisherman's catch records (list).

5.5. Moving

5.5.1. Diffusive movement

In CREPE, yellow eel movements (upstream or downstream) occur during spring. After glass eel arrival (which implicitly includes an advective component within the tidal reaches), displacements are simulated as non-orientated movements among contiguous reaches. These movements are characterised by a diffusivity coefficient δ which depends on eel age a . This diffusivity coefficient is represented by a power function $\delta = 230a^{-0.8544}$, after Ibbotson et al.(2002) (Figure 35).

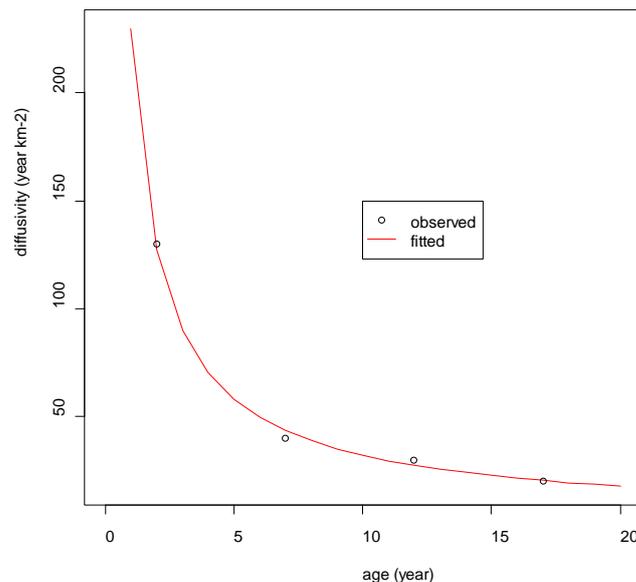


Figure 35: Evolution of diffusivity according to age (the observed values correspond to those reported by Ibbotson et al. (2002))

Fish migration is impaired in this river catchment by several weirs and sluices (White and Knights 1997). Therefore, the diffusivity at age 0 was increased to $1150 \text{ km}^2 \text{ year}^{-1}$ to simulate a free dispersal ($\delta = 1150a^{-0.8544}$). With this modification the root mean square of fish location is changed from 15 km to 56 km.

A diffusion process can be simulated with a ‘random walk’ (DeAngelis and Yeh 1984; Okubo and Levin 2001) where the number of basic displacements before age A_i is related to diffusivity by the following equation:

$$N_{moving} (A_i) = \frac{2A_i\delta(A_i)}{\lambda_{reach}^2}$$

where λ_{reach} is the reach length (in CREPE this length is the same for all reaches). Therefore the number of basic displacements at age A_i is:

$$n_{moving} (A_i) = \frac{2}{\lambda_{reach}^2} (A_i\delta(A_i) - ((A_i - 1)\delta(A_i - 1)))$$

$$n_{moving} (A_i) = \frac{2300}{\lambda_{reach}^2} (A_i^{0.1456} - (A_i - 1)^{0.1456})$$

With a 1 km reach length, 65% of basic displacements occur during the first year of life (Table 3). At that age, a third of the fish are located 15 km upstream of their arrival reach and 5% of individuals have already exceeded the 40th km of migration.

Table 3: Number of simulated basic moving according to age

Age (year)	Number of basic moving
1	2300
2	244
3	155
4	115
5	93
6	78
7	68
8	60
9	54
10	49
11	45
12	42
13	39
14	36
15	34
16	32

17	31
18	29
19	28
20	26

5.5.2. *Impact of obstacles*

The impact of obstacles is simulated after computation of the destination reach, i.e. after the simulation of all the basic displacements, to avoid multiple passing over the obstacle induced by a strictly Brownian movement.

At each obstacle k encountered, a Bernoulli distribution with probability $P_{up,k}$ for upstream movement or probability $P_{down,k}$ for downstream movement determines the passing success in the appropriate direction. When the probability is less than the critical value the movement stops. When passage occurs, the amount of eels within a super-eel j is reduced by a number drawn at random in a multinomial distribution with parameters for the number of eels in the super-eel N_i and probability $m_{up,k}$ or $m_{down,k}$ depending on the direction of movement.

The number of eel passing the obstacle $N_i(1-m_{up,k})$ or $N_i(1-m_{down,k})$ is also recorded in the record list of the obstacle.

5.6. *Sexual differentiation and sex determinism*

We considered that sexual differentiation, as the change from undifferentiated to male or female eel, depends on length but not age (Melià, Bevacqua et al. 2006) and takes place during the summer. We assumed that the proportion of fish that have differentiated before length L follows a gamma cumulative distribution function of length $\Gamma(L|\mu_{sd},\sigma_{sd})$ with mean μ_{sd} and standard deviation σ_{sd} . Melià et al. (2006) estimated a length at differentiation of 20.4 cm with bootstrapping standard deviation of 3.8 cm. We used these values for μ_{sd} and σ_{sd} (Figure 36).

The conditional probability that a super-eel differentiates in the summer t (at length $L_i(t)$) where it was undifferentiated the previous summer $t-1$ (when its length was $L_i(t-1)$), equals:

$$\gamma_{sd}(t) = 1 - \frac{1 - \Gamma(L_i(t) | \mu_{sd}, \sigma_{sd})}{1 - \Gamma(L_i(t-1) | \mu_{sd}, \sigma_{sd})}$$

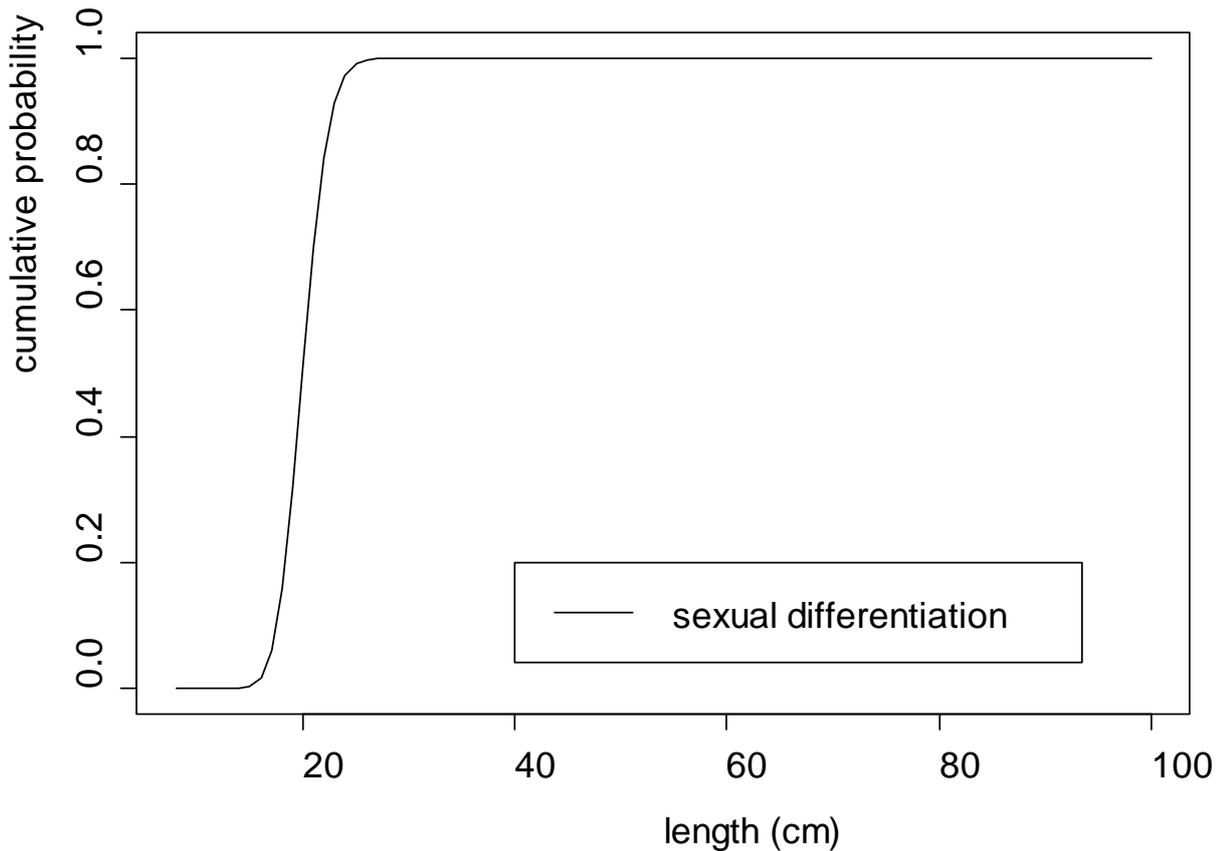


Figure 36: Probability distributions for an eel of given length to be differentiated

Sex determinism in European eels, i.e. becoming male or female, is considered to occur during development in response to environmental factors (Wiberg 1983). Classically, female production is supposed to be favoured at low population densities (Davey and Jellyman 2005). The probability for a super-eel i located in reach j that differentiates during summer t to become male was calculated with a logistic function according to the relative saturation of the reach's carrying capacity $sat_j(t)$:

$$pm_i(t) = pm_{\min} + \frac{pm_{\max} - pm_{\min}}{1 + e^{-\log(99) \frac{sat_j(t) - s_{50}}{s_{99} - s_{50}}}}$$

where pm_{\min} and pm_{\max} are minimum and maximum probabilities that the eel will become male, S_{50} is the saturation level that produces $\frac{pm_{\min} + pm_{\max}}{2}$, and S_{99} is the saturation level that produces $0.99(pm_{\min} + pm_{\max})$ of males amongst the differentiating eels. Without any quantitative information, we fixed pm_{\min} to 5 %, pm_{\max} to 95 %, S_{50} to 60 % and S_{99} to 90 %. The shape of this probability with respect to the relative saturation of the carrying capacity of the reach is shown in Figure 37.

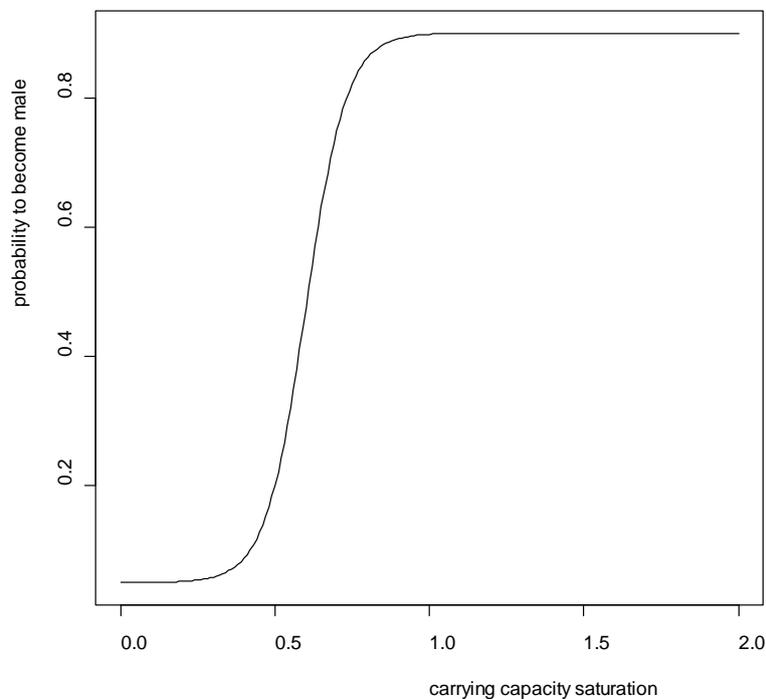


Figure 37 : Evolution of the probability of an undifferentiated eel becoming male according the saturation of carrying capacity of the reach

Note that $S_{99} = +\infty$, $pm_{\min} = 0$, $pm_{\max} = 1$ and $\mu_{sd} = 0$ are equivalent to simulating a genotypic determinism (i.e. at or before conception) with an equilibrated recruitment sex ratio.

5.6.1. Silvering

Silvering, as a change from yellow stage to silver stage, is supposed to depend only on length (Vollestad 1992) and takes place during winter (Durif, Dufour et al. 2005). We assumed that the

probability that a fish silvers before length L follows a gamma cumulative distribution function of length with mean and standard deviation different between the sexes:

$$\begin{aligned} \text{females } & \Gamma\left(L - L_{sf \min} \mid \mu_{sf}, \sigma_{sf}\right) \text{ and,} \\ \text{males } & \Gamma\left(L - L_{sm \min} \mid \mu_{sm}, \sigma_{sm}\right). \end{aligned}$$

The parameter for $L_{s \min}$ truncates the silvering at a minimum length in order to prevent the formula resulting in silver super-eel that are too short compared to reality.

As for sexual differentiation, the probability that a female super-eel i silvers during the winter t (at length $L_i(t)$), given that it was still yellow the previous winter $t-1$ (when its length was $L_i(t-1)$) equals:

$$\gamma_{sf}(t) = 1 - \frac{1 - \Gamma\left(L_i(t) - L_{sf \min} \mid \mu_{sf}, \sigma_{sf}\right)}{1 - \Gamma\left(L_i(t-1) - L_{sf \min} \mid \mu_{sf}, \sigma_{sf}\right)}$$

For a male super-eel, the probability is:

$$\gamma_{sm}(t) = 1 - \frac{1 - \Gamma\left(L_i(t) - L_{sm \min} \mid \mu_{sm}, \sigma_{sm}\right)}{1 - \Gamma\left(L_i(t-1) - L_{sm \min} \mid \mu_{sm}, \sigma_{sm}\right)}$$

We fixed $L_{sf \min}$ and $L_{sm \min}$ to 30 cm since silver eels below this length are rare (Vollestad 1992).

We fixed the mean silvering length parameter of female and male eels, μ_{sf} and μ_{sm} , to the mean length of silver eels reported by Vollestad (1992), i.e. 62 cm and 41 cm, respectively. We arbitrarily fixed σ_{sf} and σ_{sm} to 10 and 5 cm to take into account the higher variability in length at maturity observed for females (Vollestad 1992; Bevacqua, Melià et al. 2006) (Figure 38).

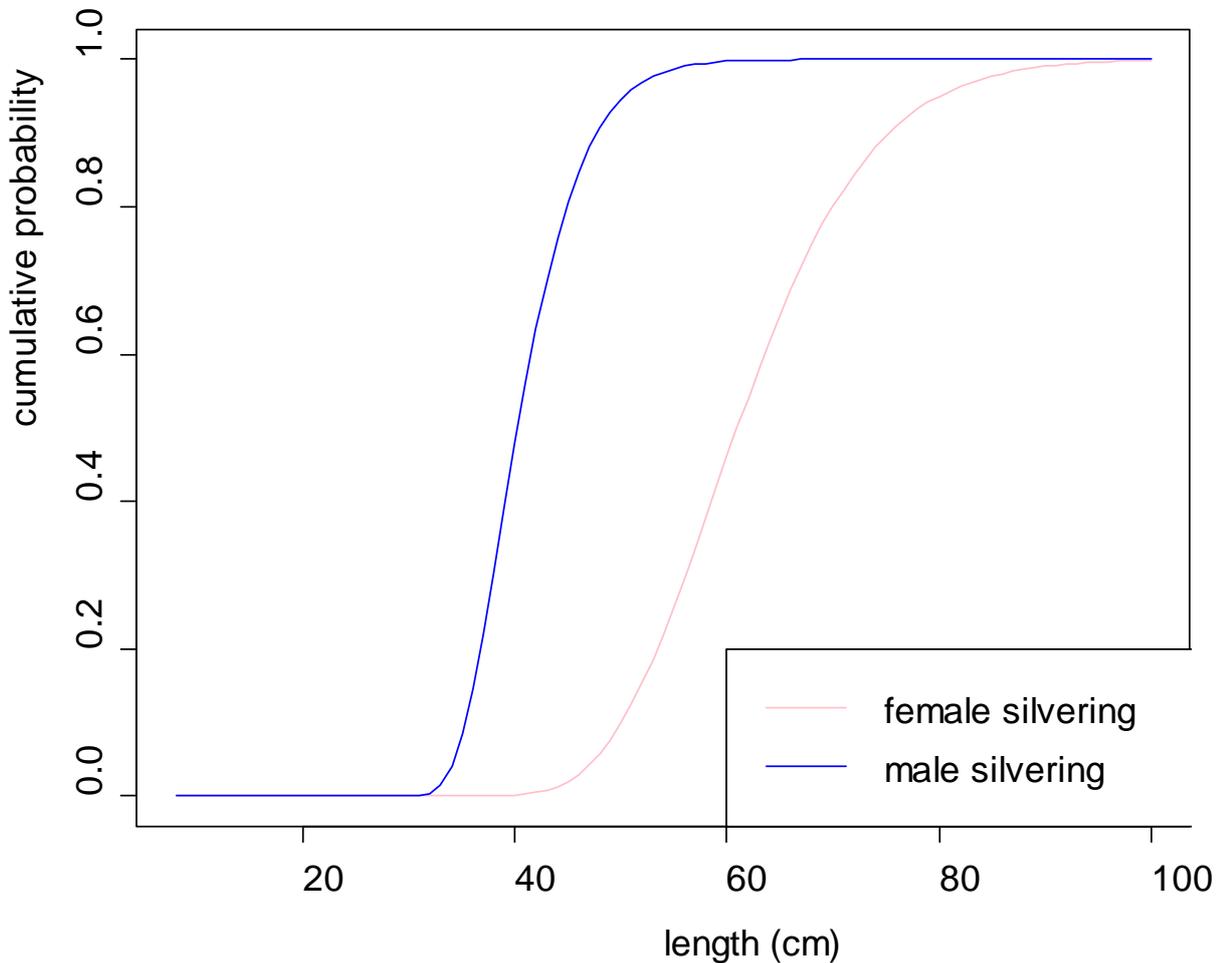


Figure 38: Probability distributions for female (pink line) and male (blue line) eels of given length to silver

At the end of winter, silver super-eels migrate immediately to the outlet of the catchment (and are then removed from the population and counted in the main output of the model). On their way out, they experience the impact of obstacle and the silver eel fishery in each reach they pass.

5.6.1.1. Silver eel fishery mortality

The fishing mortality coefficient in the reach j for the super-eel of length L_i equals:

$$F_{silver,i,j} = q_{silver} f_{silver,j} \delta_{silver} (L_i)$$

where q_{silver} is the silver eel fishery catchability, $f_{silver,j}$ is the effort exerted by the fisherman who fishes in reach j , and $\delta_{silver}(L_j)$ (explored further below) indicates the length-selectivity of the silver eel fishing gear (the same for all silver eel fishermen).

$$\delta_{silver}(L_i) = \frac{1}{1 + e^{\frac{\kappa_{silver} - L_i}{\zeta_{silver}}}}$$

with $\kappa_{silver} = 40 \text{ cm}$ and $\zeta_{silver} = 2.4 \text{ cm}$ (Figure 39). This corresponds to the average of the minimum legal sizes listed in Table 6 of Moriarty (1996), i.e. 50% selective at 40 cm, and 25% selective at 37 cm.

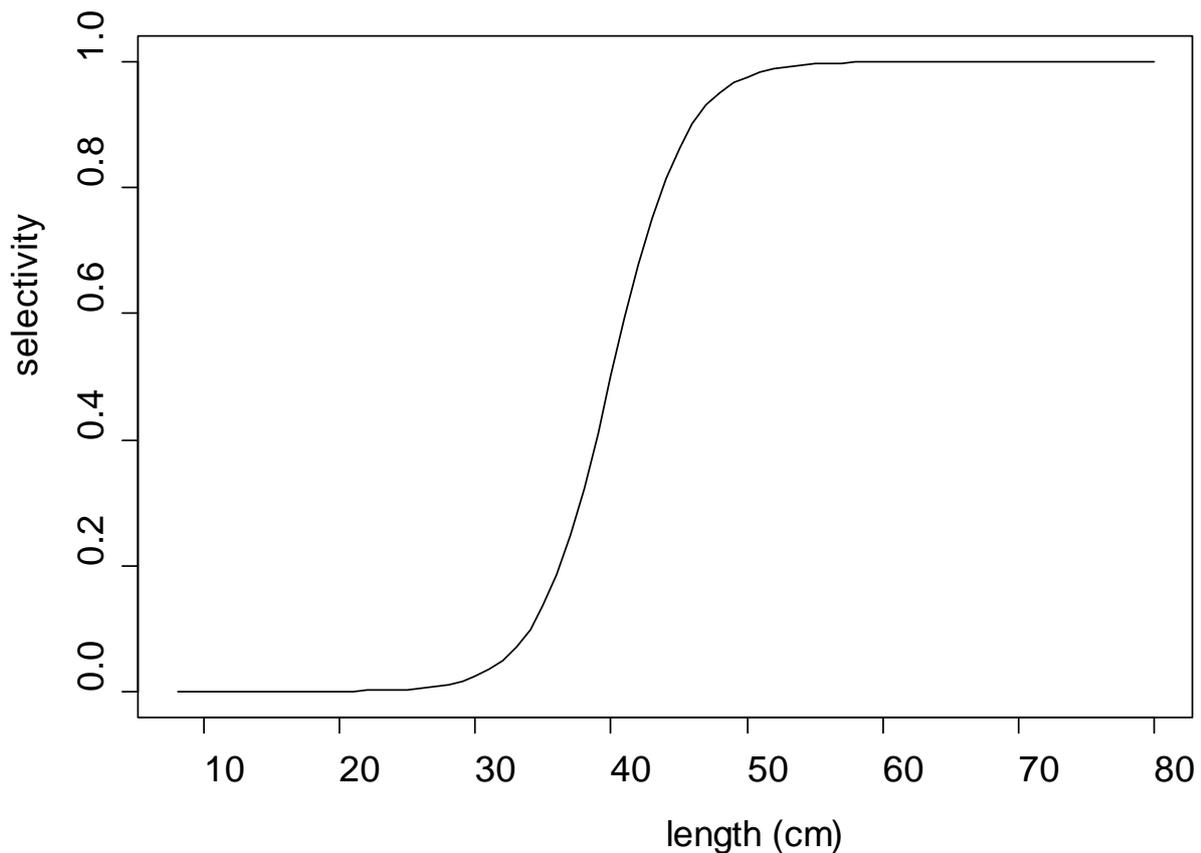


Figure 39: Selectivity curves for silver eel fisheries, after Moriarty (1996)

The catchability for the silver eel fishery, q_{silver} was tuned so that the silver eel escapement (in biomass) was approximately half the silver eel fishing yield (Dekker 2000) - resulting in $q_{silver} = 0.008 \text{ km}^{-1}$ for 20 fishers.

During catadromous migration, natural mortality is set at $M_{silver} = 0.0 \text{ km}^{-1}$.

Note that F_{glass} , M_{glass} , F_{silver} and M_{silver} for the silver eel quantify the mortalities according to the distance of the river they have to pass on their way to the sea, and are thus expressed in units of km^{-1} . On the contrary, yellow eel mortalities are expressed in year^{-1} since they are applied to a standing stock over the duration of the fishing season.

The amount of silver eels within a super-eel i when passing the reach j decreases by a random number $N_{dead,i}$ drawn at random from a multinomial distribution with parameters for the number of eels in a super-eel i and probability $1 - e^{-F_{silver,j} \lambda_{reach,j}}$ where $\lambda_{reach,j}$ is the length of reach j .

$N_{dead,i}$ is also the number of silver eel caught by the fisherman who fish in reach j .

5.6.1.2. Impact of obstacles

For each reach j with a downstream obstacle k that the silver-eel passes, the amount of eels within a super-eel i is reduced by a number drawn at random from a multinomial distribution with parameters for the number of eels in the super-eel N_i and probability $m_{down,k}$. The probability of downstream passage is not taken into account in this process ($P_{down,k}$ is forced to 1) in order to force all the silver eels to leave the catchment the season they become silver, i.e. none regress to the yellow stage after first transforming to the silver stage.

The number of eel passing the obstacle $N_i (1 - m_{down,k})$ is also recorded in the record list of the obstacle.

6. Behaviour of scientists

The simulation of scientists is based on the virtual ecologist concept (Berger, Wagner et al. 1999). They are used as the interface between the CREPE virtual world and the stock assessment models. Three scientists were created: the electro-fishing scientist, the fishery scientist and the obstacle scientist

6.1. *Electro-fishing scientist*

The aim of the electro-fishing scientist is to perform electro-fishing operations in a selection of reaches and to analyse the length distribution of yellow eels.

We fixed the density of electro-fishing stations to 0.005 stations per km² as this is similar to the value observed in the French electro-fishing survey (see EDA chapter for BDMAP presentation). In order to distribute the electro-fishing stations in the parts of the river basin where electro-fishing would be practical and where eels were likely to be found, a total of 200 stations were randomly distributed in reaches where the depth is lower than 2 m, the distance to sea is less than 150 km and the distance to source is greater than 5 km (Figure 40). The length of each fishing station was fixed at 100 m, and the width was either the width of reach for those less than 10 m wide, or to 10 m for wider larger reaches. The fishing operations took place during autumn.

We defined the reliability (combination of accuracy and precision of sampling and estimation methods) of an electro-fishing estimate of local population size as the ratio between the estimate based on the electro-fishing operation and the actual number of fish present in the fishing station. This reliability in the model was drawn from a log-normal distribution (Figure 41) where the mean

μ_e and standard deviation σ_e of the normal distribution were -0.05 and 0.1, respectively.

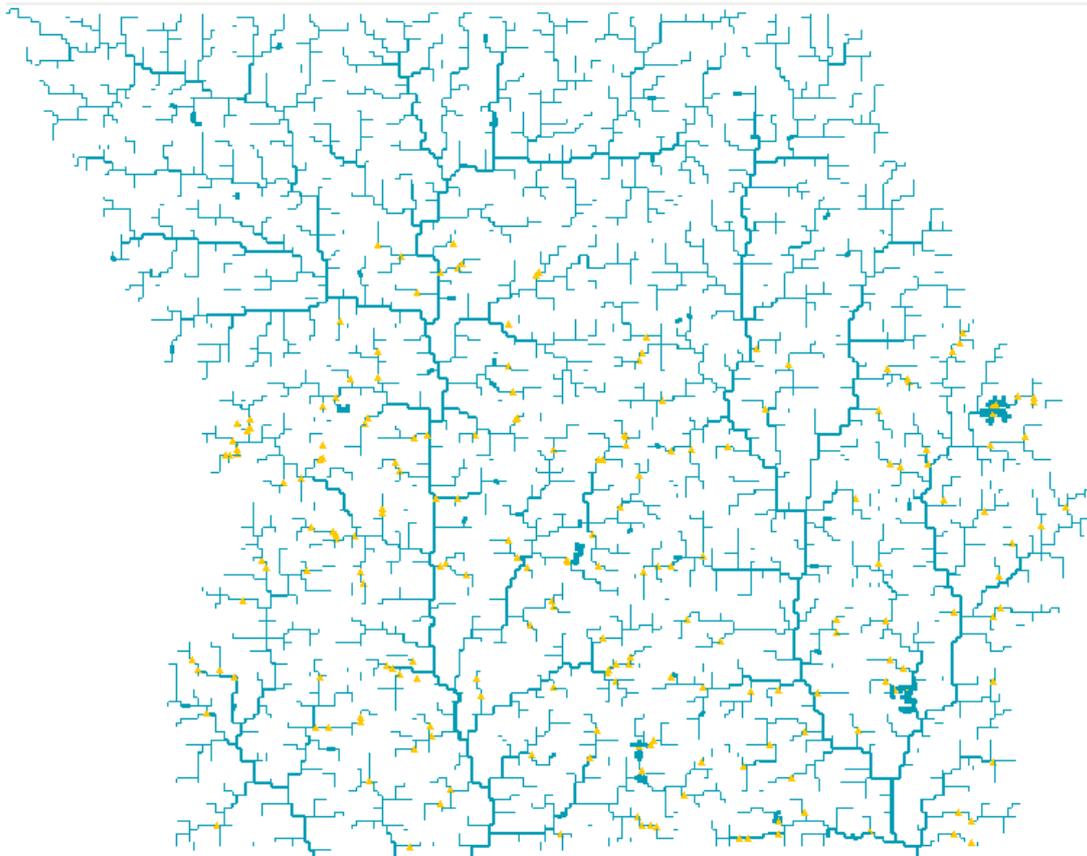


Figure 40: Location of electro-fishing stations (orange triangle) in the river networks

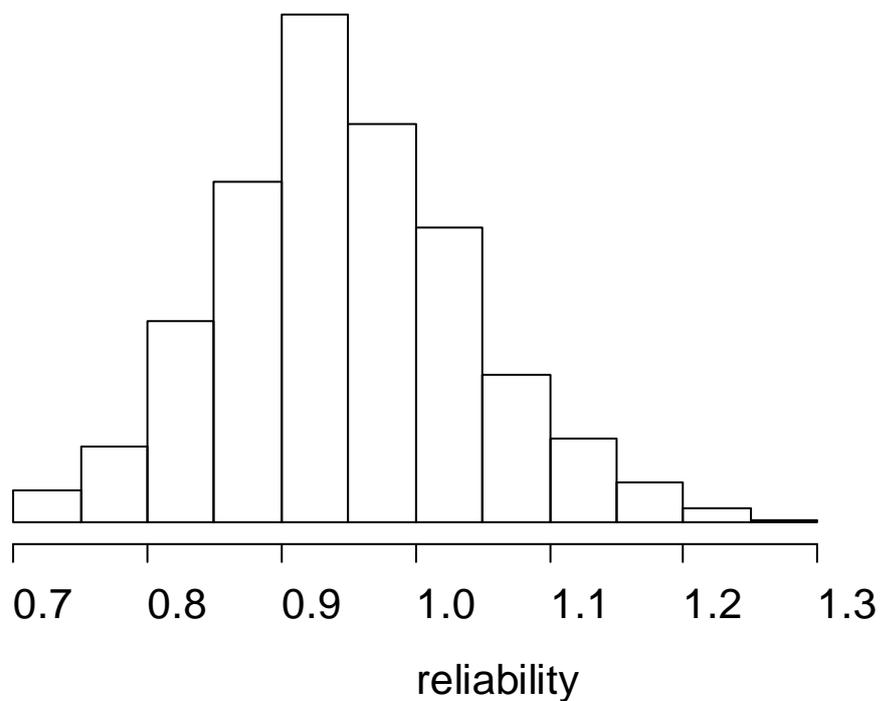


Figure 41: The normal distribution of the reliability of the local population estimate used to simulate electro-fishing operations

The estimate derived from the electro-fishing catch of the number of fish present in a station is then the amount of eel in a reach times the product of reliability and the ratio between the fishing station surface and the reach surface.

No selectivity according to fish length was taken into account in this electro-fishing operation simulation.

With the selected parameters, the proportion of electro-fishing operations with presence of eel was around 15% during periods of high abundance of eel (first years of simulation) and around 5% during periods of eel scarcity. These values are less than the 30% observed in the French survey during the last 20 years.

6.2. *Fishery scientist*

The fishery scientist gathers information from fishery records produced during the “glass eel arrival”, “standing stock mortality” and “catadromous migration” processes. The scientist calculates the total catch and effort for each fisherman on an annual basis. He also collects biological information (length, weight, gender, stage ...) of fish for a sub-sample of the catches

6.3. *Obstacle scientist*

The obstacle scientist follows the passage of eels over the dams by analysing the records produced during the simulation of the impacts of the obstacle. He is not used for POSE simulations.

7. CREPE model run

The flow chart in Figure 42 illustrates the scheduling of the processes in CREPE simulation at each time step. Figure 43 shows more precisely the succession of biological processes for a super-eel during the four seasons of a year.

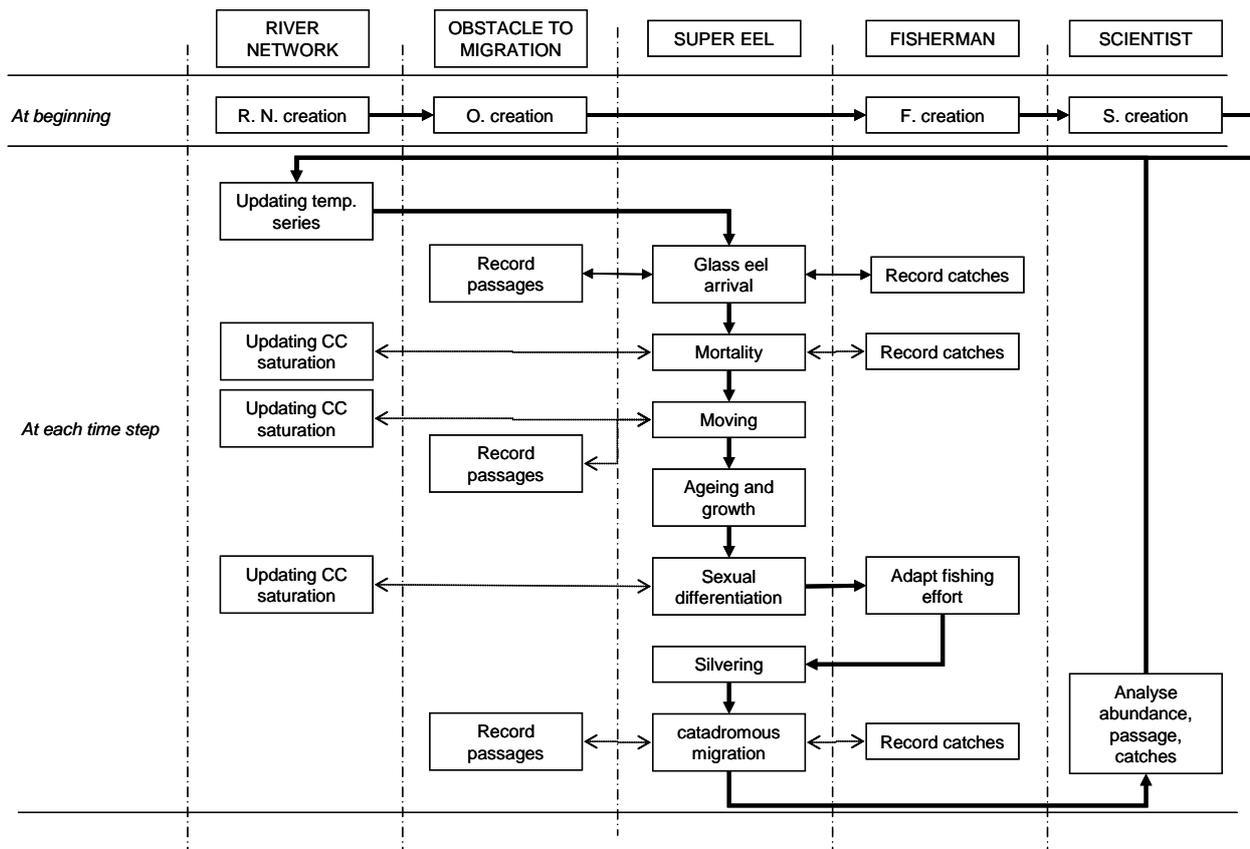


Figure 42: Flow chart of processes in CREPE simulation

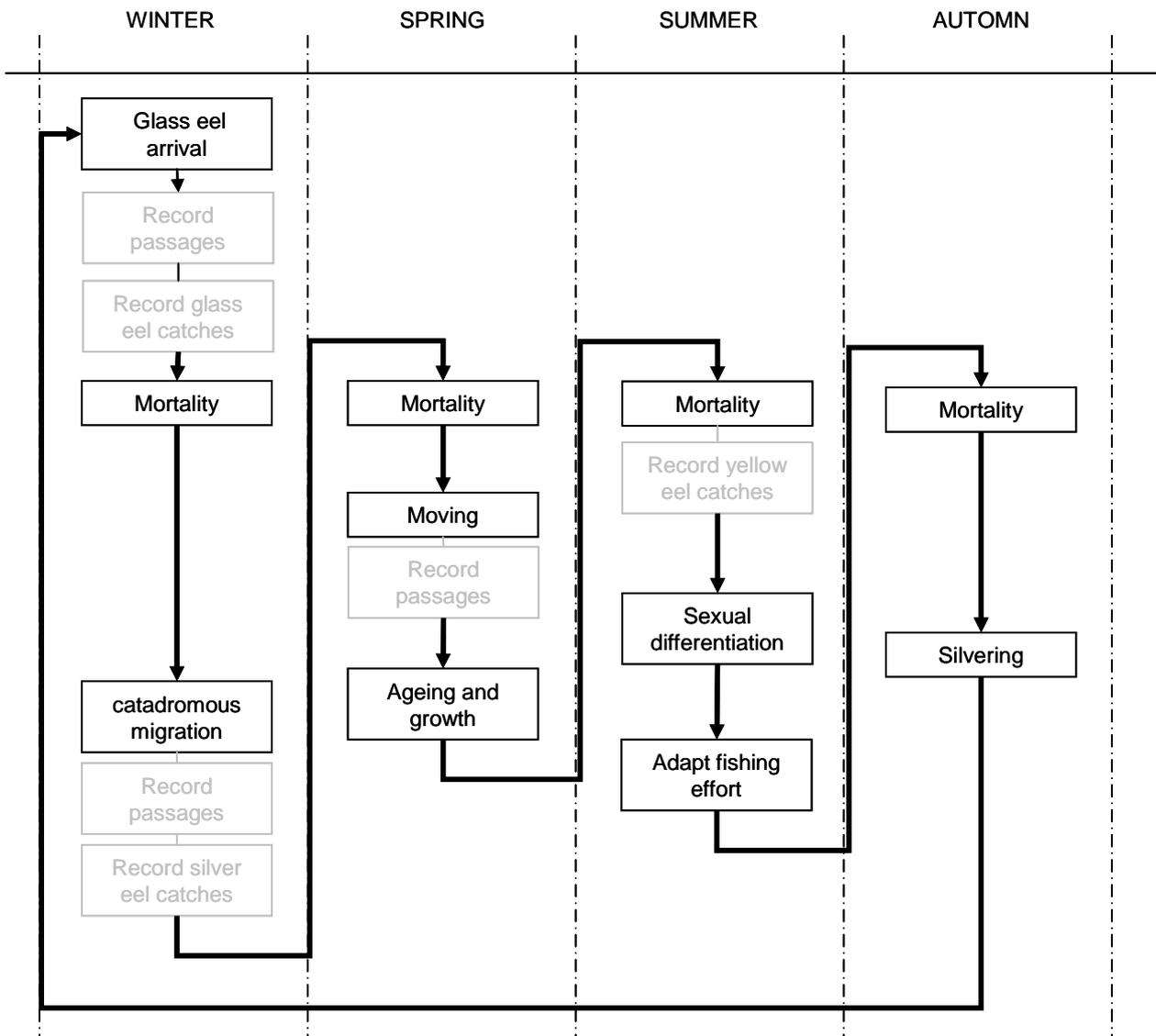


Figure 43: Flow chart for super-eel processes during a year of simulation (4 time steps)

8. Simulation for POSE model application

In POSE project, the aim of CREPE simulations was to produce a test dataset from a truly “data-rich” scenario, with which the other models in POSE could be tested in terms of the accuracy and precision of their estimates of the biomass and mortality indicators.

The same simulation was run for all POSE models to ensure results comparison. The outputs have been adapted to suit the particular requirements of each of these models. These adaptations are described for EDA model.

Two files were written by the electro-fishing scientist for the EDA application. The first (EDASurvey.csv) corresponds to the results of the fishing operations (characteristics of electro-fishing stations and number of fish by 15 cm length classes) and is intended to calibrate EDA. The second (reachSurvey.csv) gathers the characteristics of the river networks (characteristic for all reaches) and is used by EDA to extrapolate eel density to the whole EMU.

By comparison with reality, the CREPE simulation is

- poor in reach description (no elevation and no land cover) but these factors, presently not integrated in the CREPE processes, will not be good explanatory variables of yellow eel densities,
- rich in the knowledge of the impact of dams because the average mortality during downstream migration is well known for all the reaches, and
- optimistic since the electro fishing survey is identical in terms of location and reliability over time.

ANNEXE B : PRESENTATION DU MODELE MUED

1. Caractéristiques générales du modèle

1.1. Structuration du modèle

Le modèle est structuré

- En âge continental, associé à l'indice i (avec i variant de 0 à $i_{\max} = 20$)
- En groupe de croissance
- En sexe
- En unité spatiale.

Le pas de temps est annuel.

Dans cette approche, les processus de déplacement ne sont pas intégrés et les phénomènes densité-dépendants sont simulés à l'échelle globale de l'unité spatiale.

1.2. Spatialisation de la dynamique de population d'anguilles

Plusieurs niveaux de spatialisation peuvent être envisagés.

- 3 grandes régions : Nord, Ouest et Sud caractérisées par des temps de génération différents (Vollestad, 1992) qui permettent de lisser la variabilité environnementales annuelles par les effets « stockage » et « portfollio » (Secor, 2007 ; ICES, 2009b ; Secor et al., 2009) telles qu'utilisées dans la réflexion sur les stratégies à large échelle de déplacement d'animaux pour soutenir la population.
- 5 régions utilisées pour l'analyse les séries chronologiques de recrutement (ICES, 2008) et sur lesquels pourraient s'appuyer la post-évaluation des plans de gestion à l'échelle internationale (ICES, 2009a): Mer Baltique (BS), Mer du Nord continentale (NS), Iles Britanniques (BI), Océan Atlantique continentale (AO), Méditerranée (MS). Il serait également envisageable d'ajouter des stocks cryptiques correspondant aux régions où la présence de l'anguille est avérée mais pour lesquelles peu d'informations ne sont disponibles (Norvège, façade sud de la Méditerranée)
- Les unités de gestion anguilles définies dans les plans de gestion de chaque état membre (au nombre de 10 en France).
- Les bassins versants de l'aire de répartition de l'anguille en Europe.

Pour une première application, cinq unités spatiales ($un = 5$) correspondant aux grandes régions de l'aire de colonisation de l'anguille seront considérées.

1.3. Surface des unités spatiales

Actuellement, nous disposons d'une estimation de ces surfaces au travers du rapport de Moriarty et Dekker (1997), des plans de gestion nationaux et des rapports nationaux du EIFAC -ICES Working group on eel. Nous avons considéré les surfaces potentielles (surfaces de plans d'eau, d'eau courante, d'eau salée fermées et ouvertes accessibles divisée par le pourcentage d'obstruction artificielle) et estimé que les surfaces pour la France étaient à 80 % sur la façade atlantique le reste en zone méditerranéenne, que les surfaces pour l'Espagne étaient également réparties entre ces deux zones, que les surfaces pour Danemark et la Suède étaient également réparties entre la Mer du Nord et la Mer Baltique. Les résultats sont présentés dans le Tableau 3.

Tableau 4 : Surface d'habitat potentiel pour les 5 régions

Unité spatiale	Surface d'habitat (km ²) potentiel (d'après Moriarty & Dekker, 1997)	(d'après ICES, 2009a)	Actuel d'après les plans de gestion nationaux	moyenne
Mer Baltique (BS), Mer du Nord continentale (NS)	23 016 45 807	81 264 33 886	65 725 44 380	56 668 41 358
Iles Britanniques (BI)	10 227	23 375	22 447	18 683
Océan Atlantique continentale (AO)	4 630	7 554	8 488	6 891
Méditerranée (MS)	8 781	-	3 924	6 353

Cette analyse montre la disparité des évaluations en fonction des sources d'information. Il est fort vraisemblable que les surfaces d'habitat pour la unité spatiale « Mer Méditerranée » sont sous-évaluées compte tenu de l'absence de données pour certains pays. Il serait souhaitable de développer une méthode de calcul homogène des habitats potentiels pour l'anguille (à la rigueur des surface en eau) à l'échelle de l'aire de colonisation à partir par exemple du réseau hydrographique européen tel que la CCM (Vogt et al., 2007).

Les autres caractéristiques d'habitat (température, vitesse du courant, nature du substrat, richesse trophique, ...) d'une unité spatiale ne sont pas explicitement intégrées dans le modèle. Le processus de mortalité naturelle (voir paragraphe 2.4), en fonction de sa formulation peut conduire à définir

une capacité d'accueil maximale (Dhondt, , 1988) qui revient à résumer ces caractéristiques. Le processus de déterminisme du sexe (paragraphe 2.2) quant à lui s'appuie directement sur des valeurs de biomasse pour chaque unité qui peuvent être interpréter comme des mesures des caractéristiques de l'unité spatiale.

1.4. Relation taille masse

Il existe une relation allométrique entre la longueur et la masse des anguilles $W = aL^b$ avec W la masse en g et L la longueur totale en cm. A partir de la synthèse bibliographique (Tableau 4), nous avons déterminé une courbe médiane en s'inspirant de la technique proposée par Murphy et al. (1990). Le principe est de calculer des masses aux tailles pour les relations disponibles, puis de prendre la médiane des valeurs et enfin d'ajuster une nouvelle relation allométrique. On obtient $a = 10,37 \cdot 10^{-4}$ et $b = 3,1780$.

Tableau 5 : Synthèse des relations allométriques entre masse et longueur totale

Hydrosystème	Stade biologique	sexe	a	b	référence	
Rivière Ffraw	jaune	Ind. et mâle	$5,41 \cdot 10^{-4}$	3,3730	(Sinha & Jones, 1967)	
		femelle	$13,80 \cdot 10^{-4}$	3,1054		
Rivière Rhyd-hir		Ind. et mâle	$10,83 \cdot 10^{-4}$	3,1920		
		femelle	$18,47 \cdot 10^{-4}$	2,9916		
Rivière Glaslyn		Ind. et mâle	$7,139 \cdot 10^{-4}$	2,2948		
Lagune méditerranéenne	jaune	femelle	$19,03 \cdot 10^{-4}$	3,0238	(Melià et al., 2006b)	
		Ind. mâle	$5,25 \cdot 10^{-4}$	3,37		
		femelle	$11,50 \cdot 10^{-4}$	3,15		
Rhin	argenté	confondu	$8,71 \cdot 10^{-4}$	3,22	(Yahyaoui et al., 2004)	
	jaune	confondu	$11,91 \cdot 10^{-4}$	3,15		
Côte suédoise	ouest	jaune	confondu	$11,47 \cdot 10^{-4}$	3,11	(Svedäng, 1999)
			confondu	$5,90 \cdot 10^{-4}$	3,21	

2. Choix de représentation des processus

Le modèle revient à simuler plusieurs fois la succession des processus biologiques suivants

- La différenciation sexuelle et le déterminisme du sexe
- L'argenture

- La reproduction
- La dispersion des larves entre les unités spatiales
- Le vieillissement- croissance
- La mortalité

2.1. Vieillessement –croissance

La croissance est considérée comme linéaire jusqu'à l'argenteure chez l'anguille européenne (Sinha & Jones, 1967 ; Barak & Mason, 1992 ; Aprahamian, 2000), chez les anguilles néozélandaises (Chisnall & Hayes, 1991 ; Jellyman, 1997) et pour l'anguille australienne (Walsh et al., 2006). Nous estimons en effet que le ralentissement avec l'âge de la croissance observé au niveau de la population est dû au départ plus précoce des animaux à croissance rapide (Sparre, 1979). Par contre, il nous a semblé important de tenir compte de la variabilité individuelle de croissance, importante chez l'anguille. Nous avons alors supposé, avec Francis et Jellyman (1999), que toutes les anguilles suivent la même courbe de croissance mais que chaque individu a ses propres paramètres de croissance invariant au cours de sa vie. Dans ce cas la taille L_p du poisson p à l'âge i s'écrit

$$L_p = a_1 + b_1 i + (a_2 + b_2 i) \varepsilon_p$$

où les paramètres (a_1, b_1) définissent la taille moyenne comme une fonction linéaire l'âge, (a_2, b_2) décrivent l'écart-type des longueurs à un âge donné, ε_p représente la variabilité interindividuelle des tailles aux âges (valeur tirée d'une distribution gaussienne centrée réduite).

Pour gagner en temps de calcul, au lieu de laisser ε_p varier continument, il a été tiré aléatoirement parmi 20 nombres équiprobables (le $i/40$ quantile d'une distribution normale avec $i = 1, 3, \dots, 39$) (Francis & Jellyman, 1999). Ainsi toute anguille d'une cohorte est associée à un groupe de croissance, à l'intérieur duquel tous les poissons suivent la même relation taille—âge. A la création d'une cohorte, il y a un nombre équivalent d'individus dans chaque groupe de croissance.

Nous n'avons pas tenu compte de différences de croissance entre les sexes souvent observés (Sinha & Jones, 1967 ; Holmgren & Mosegaard, 1996 ; Davey & Jellyman, 2005) considérant qu'elles étaient la conséquence des temps de séjours continentaux différents entre mâles et femelles et de la variabilité individuelle de la croissance.

On considère une distribution des tailles initiales constantes dans toutes les unités spatiales $a_1 = 7$ et $a_2 = 0,6$. Les moyennes des taux de croissance sont fixées pour respecter des croissances plus

faibles au nord qu'au sud, l'écart-type a été calculé pour garder un coefficient de variation constant égal à 0,1.

Figure 44 : Moyenne b_1 et écart-type b_2 des taux de croissance dans chaque unité spatiale

Unité spatiale	b_1 (cm/an)	b_2 (cm/an)
Mer méditerranée	6	0,6
Océan Atlantique	5	0,5
Iles Britanniques	4	0,4
Mer du Nord	3	0,3
Mer Baltique	2	0,2

2.2. *Différenciation sexuelle et déterminisme du sexe*

La différenciation sexuelle correspond au passage du stade indifférencié au stade sexuellement différencié (mâle ou femelle). Nous avons considéré que ce processus dépendait exclusivement de la longueur (Melià et al., 2006a) en suivant une loi log normale Γ de moyenne μ_s et d'écart-type σ_s . La proportion d'individus qui se différencie entre les tailles L et $L + \Delta L$ est donc égale à

$$p_s(L, L + \Delta L) = 1 - \frac{1 - \Gamma(L + \Delta L | \mu_s, \sigma_s)}{1 - \Gamma(L | \mu_s, \sigma_s)}$$

Il est admis que la différenciation sexuelle intervient entre le stade civelle et avant que les anguilles atteignent une taille de 33 cm (Parsons et al., 1977 ; Colombo & Grandi, 1996 ; Roncarati et al., 1997). Melià et al. (2006a) estiment au travers d'ajustement de courbes de croissance que la taille moyenne à la différenciation sexuelle varie suivant les lagunes étudiées entre 20.4 et 26.9 cm.

Comme valeurs de départ et quelque soit l'unité spatiale, μ_s a été fixé à 20 cm, σ_s à 5 cm. Ainsi les anguilles se différencient entre 11 et 35 cm (Figure 45).

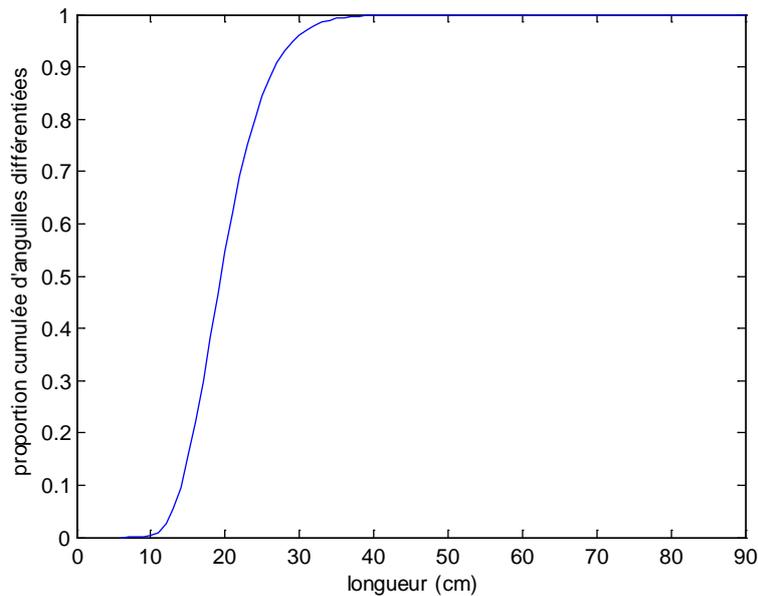


Figure 45 : Evolution de la proportion cumulée d'anguilles différenciées en fonction de la longueur

Parmi les animaux qui se différencient, une proportion va devenir mâle. Le déterminisme du sexe dépend de l'environnement, principalement de la densité d'anguille au moment de la différenciation (Bertin, 1951 ; Wiberg, 1983 ; Davey & Jellyman, 2005).

Nous avons simulé ce processus avec une relation logistique de la saturation de la capacité d'accueil des bassins versants. La proportion $p_m(L, L + \Delta L)$ d'anguilles indifférenciées qui deviennent mâles entre les tailles L et $L + \Delta L$ est alors égale

$$p_m(L, L + \Delta L) = \frac{p_s(L, L + \Delta L)}{1 + e^{\log(19) \left(\frac{\sum(N(L)\alpha L^\beta) - \eta_{50}}{\eta_{95} - \eta_{50}} \right)}}$$

celles qui deviennent femelles $p_f(L, L + \Delta L) = p_s(L, L + \Delta L) - p_m(L, L + \Delta L)$, avec η_{50} et η_{95} les saturations de la capacité d'accueil qui conduisent respectivement à 50 et 95 % de mâles parmi les anguilles qui se différencient.

Pour fixer les valeurs de η_{50} et η_{95} nous nous sommes inspirés des seuils proposés par Robinet et al. (2007) à l'échelle de petits bassins versants aux densités locales du lieu de capture. Une biomasse de moins de 5 kg ha⁻¹ est associée à des pourcentages de femelles de 95 % dans le flux d'anguilles argentées, une biomasse de plus 100 kg ha⁻¹ à 5 % de femelles. En première approximation, nous

avons pris $\eta_{50} = 5S$ et $\eta_{95} = 10S$ avec η_{50} , η_{95} en tonnes et S la surface de l'unité spatiale en km^2 (voir Tableau 3). La Figure 45 représente l'évolution du pourcentage de mâle en fonction de la biomasse pour les 5 unités spatiales considérées.

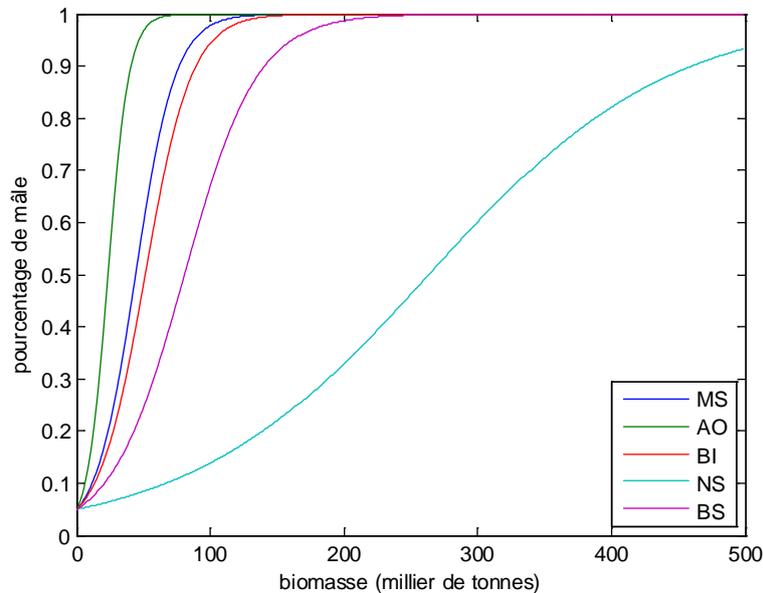


Figure 46 : Evolution du pourcentage de mâle en fonction de la biomasse pour les 5 unités spatiales

2.3. Argenture

L'argenture correspond au passage du stade anguille jaune différenciée au stade anguille argentée. Nous avons considéré que ce processus dépendait exclusivement de la longueur (Vollestad, 1992) en suivant une loi log normale Γ de moyenne μ_f et d'écart-type σ_f pour les femelles et μ_m et d'écart-type σ_m pour les mâles. Nous avons également une taille minimum L_a en dessous de laquelle aucune anguille ne s'argente. La proportion d'individus femelles qui se s'argente entre L et $L + \Delta L$ et est donc égale à

$$p_{af}(L, L + \Delta L) = 1 - \frac{1 - \Gamma(L + \Delta L - L_a | \mu_f - L_a, \sigma_f)}{1 - \Gamma(L - L_a | \mu_f - L_a, \sigma_f)}$$

Et pour les mâles

$$p_{am}(L, L + \Delta L) = 1 - \frac{1 - \Gamma(L + \Delta L - L_a | \mu_m - L_a, \sigma_m)}{1 - \Gamma(L - L_a | \mu_m - L_a, \sigma_m)}$$

Cette formulation diffère de l'approche de De Leo et Gatto (1995) et Bevacqua et al. (2006) dans la mesure où elle autorise une dissymétrie de la courbe en fonction de la taille et qu'elle impose un taux de maturation maximale à 1 pour les deux sexes.

Les paramètres du processus d'argentures sont fixés à partir des valeurs moyennes de Vollestad (1992), 61 cm pour les femelles et 42 cm pour les mâles (avec un longueur minimum de 30 cm), et de valeurs arbitraires de dispersion (10 cm pour les femelles et 5 cm pour les mâles) (Lambert et al., 2006). L'évolution de l'argenteure est précisée par la Figure 47.

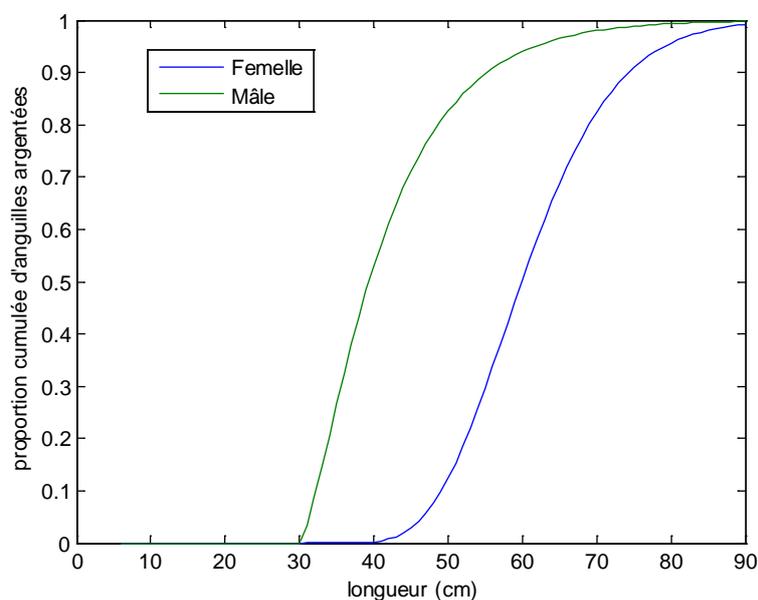


Figure 47 : Evolution de la proportion cumulée d'anguilles argentées en fonction de la longueur

2.4. Mortalités

2.4.1. Mortalité naturelle

Elle reste encore mal connue bien qu'étant un processus clé de la dynamique de la population d'anguilles. Le plus souvent (Lambert, 2005), un coefficient de mortalité est fixé conduisant à un taux de mortalité constant au cours de la vie de l'animal. Pourtant, il est fort probable que la mortalité soit plus importante pour les plus jeunes stades. C'est pourquoi De Leo et al. (1995) et Bevacqua et al (2007) utilisent une loi de Weibull basée sur l'âge des anguilles et que Lambert (2008) considère plusieurs coefficients pour les différentes phases du cycle de vie. Plus récemment, Bevacqua et al (in prep) en s'appuyant sur une synthèse bibliographique de la mortalité chez les poissons proposent d'exprimer le coefficient de mortalité par une relation allométrique de la masse des anguilles.

Il n'est pas à exclure que des régulations densité dépendantes compliquent ce processus de mortalité.

Bevacqua et al. (2007) ont été obligés d'introduire un mécanisme de compensation (relation de Beverton et Holt) dans la mortalité des anguillettes pour ajuster leur modèle de dynamique au cas de la fraction de population dans le système camarguais. Lobon-Cervia et al. (2008) mettent en évidence dans une rivière cantabrique une forte régulation densité dépendante dans le stock d'anguilles jaunes dans le réseau hydrographique. Ce point est toutefois encore l'objet de controverse et son impact est minimisé dans le fonctionnement actuel de la population soumis à un déficit de recrutement (ICES, 2009a). Enfin, Lambert (2008) montre que la prise en compte d'une mortalité dépendant de la densité au stade anguille sur la dynamique du modèle Aström et Dekker (2007) conduit à une relation stock-recrutement dépendante.

2.4.2. Mortalité par pêche légale

Dans le modèle de Dekker (2000) ou de Lambert (2008), des coefficients de mortalité ont été fixés pour chaque stade correspondants aux principales pêcheries : civelles, anguilles jaunes et anguilles argentées. Ils sont estimés à partir d'estimation des tonnages débarqués.

2.4.3. Mortalité autre que la pêche légale

La mortalité autre que la pêche légale regroupe les mortalités engendrées par les prélèvements liés au braconnage, par les obstacles à la migration (turbines), par les pompages (y compris assec), par les modifications de l'habitat et par les conditions sanitaires des individus (contamination chimique, parasitose induite par l'homme).

Quasiment pas d'information à l'échelle d'un stock n'est disponible concernant ces mortalités autres que la pêche légale. Lambert (2008) à partir d'avis d'expert a proposé une valeur de 6.7 % par an sur la durée de la vie continentale de l'anguille (équivalent à la moitié de la mortalité naturelle de l'anguille jaune) auquel se rajoute une mortalité lors de la phase de reproduction de l'ordre de 50% pour tenir compte des problèmes de contamination et d'infestation d'*Anguillicola crassus*. Les mortalités liées à la perte d'habitat qui relèvent d'un mécanisme de densité dépendance n'ont pas été intégrés dans ce travail.

2.4.4. Formulation mathématique de la mortalité au stade anguille jaune

D'une manière générale, la variation d'effectif par incrément de taille est proportionnelle à l'abondance. Le coefficient de proportionnalité est constant ou bien dépend lui-même de l'effectif

(effet densité dépendant) ou de la taille de l'individu (évolution de la mortalité au cours de la vie de l'animal ; sélectivité d'une pêcherie).

Ainsi, on a considéré

- un coefficient de mortalités anthropiques autre que la pêche, indépendant de la taille et de l'abondance : H_1
- un coefficient de mortalité naturelle qui dépend de la taille par une fonction puissance : M_2L^b , $b = -1$ soit une décroissance hyperbolique du coefficient de mortalité (Bevacqua, comm. pers). Si $b = 0$, on retrouve une mortalité indépendante de la taille,
- un coefficient de mortalité à la pêcherie de civelles : $\frac{F_3}{1 + e^{a_3(L-L_3)}}$ avec $a_3 = 3,06$ et $L_3 = 7.5$
la taille où 50% anguilles échappent à la pêcherie civellière (Figure 48)
- un coefficient de mortalité à la pêcherie d'anguilles jaunes : $\frac{F_4}{1 + e^{-a_4(L-L_4)}}$. D'après Beaulaton (2008) a_4 varient entre 1 et 3,5 et L_4 entre 15 et 35 cm dans le système girondin et bien plus encore à l'échelle européenne. Les valeurs par défaut sont respectivement 2 et 25 (Figure 5). Dans cette première version, les valeurs par défaut seront utilisées même si des sélectivités par unité spatiales pourraient être considérées (par exemple par ordre de sélectivité croissante MS, AO, BI, NS et BS)
- un coefficient de mortalité qui dépend de l'abondance pour simuler une régulation densité dépendante dans l'unité spatiale : Z_5N

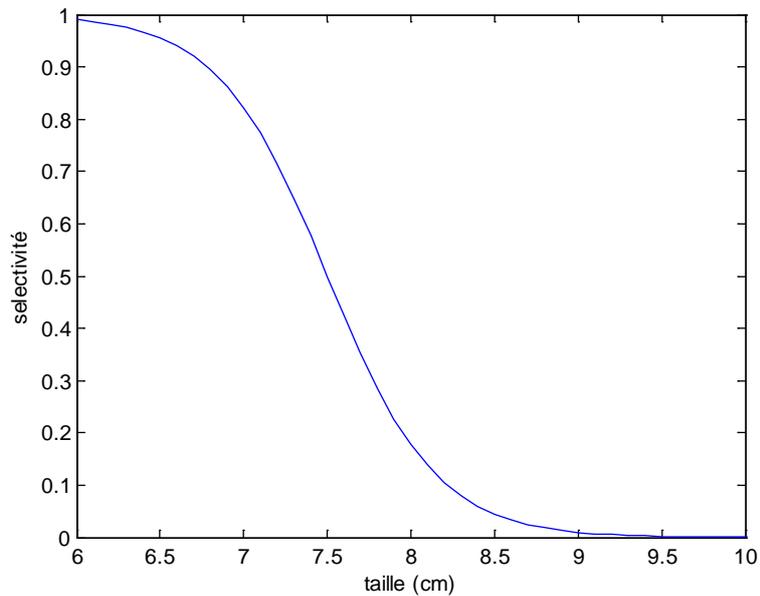


Figure 48 : Courbe de sélectivité de la pêche civellière

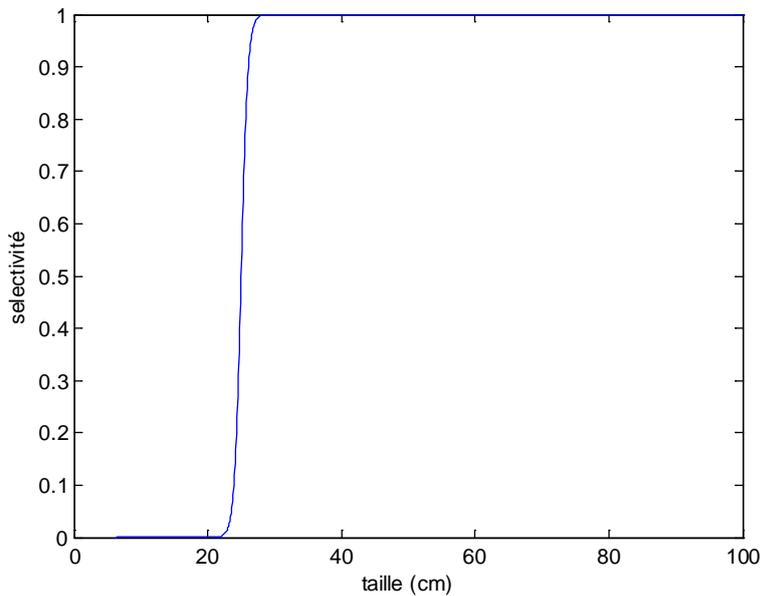


Figure 49 : Courbe de sélectivité par défaut pour la pêche d'anguilles jaunes

La variation d'effectif par incrément de taille s'écrit donc

$$\frac{dN}{dL} = - \left(H_1 + M_2 L^b + \frac{F_3}{1 + e^{a_3(L-L_3)}} + \frac{F_4}{1 + e^{a_4(L-L_4)}} + Z_5 N \right) N \quad (0.1)$$

Nous n'avons pas été en mesure de résoudre complètement cette équation. Par contre, en négligeant l'effet de la densité sur la mortalité ($Z_5 = 0$), la solution entre L_0 et L s'écrit

$$N = N_0 e^{-\left(H_1(L-L_0) + \frac{M_2}{b+1}(L^{b+1} - L_0^{b+1}) + F_3 \left((L-L_0) - \frac{1}{a_3} \log \left(\frac{e^{a_3(L-L_3)} + 1}{e^{a_3(L_0-L_3)} + 1 \right) \right) + F_4 \left((L-L_0) + \frac{1}{a_4} \log \left(\frac{e^{-a_4(L-L_4)} + 1}{e^{-a_4(L_0-L_4)} + 1 \right) \right) \right)}$$
 si $b \neq -1$

$$N = N_0 e^{-\left(H_1(L-L_0) + M_2 \log \left(\frac{L}{L_0} \right) + F_3 \left((L-L_0) - \frac{1}{a_3} \log \left(\frac{e^{a_3(L-L_3)} + 1}{e^{a_3(L_0-L_3)} + 1 \right) \right) + F_4 \left((L-L_0) + \frac{1}{a_4} \log \left(\frac{e^{-a_4(L-L_4)} + 1}{e^{-a_4(L_0-L_4)} + 1 \right) \right) \right)}$$
 si $b = -1$

Si maintenant on néglige l'effet de la taille sur la mortalité ($b = F_3 = F_4 = 0$) alors la solution de l'équation (0.1) entre L_0 et L s'écrit

$$N = \frac{N_0 e^{-(H_1+M_2)(L-L_0)}}{1 + \frac{Z_5}{Z_1} \left(1 - e^{-(H_1+M_2)(L-L_0)} \right) N_0}$$

On retrouve l'équation compensatoire de Beverton et Holt.

$$N = \frac{\alpha N_0}{1 + \beta N_0}$$

avec $\alpha = e^{-(H_1+M_2)(L-L_0)}$ et $\beta = \frac{Z_5}{H_1 + M_2} \left(1 - e^{-(H_1+M_2)(L-L_0)} \right)$ et une asymptote de production égale à

$$\frac{\alpha}{\beta} = \frac{H_1 + M_2}{Z_5 \left(e^{(H_1+M_2)(L-L_0)} - 1 \right)}$$

Maintenant nous avons combiné les deux approches en calculant des coefficients de mortalités équivalents entre L_0 et L .

$$Z_{eq} = \frac{H_1(L-L_0) + \frac{M_2}{b+1}(L^{b+1} - L_0^{b+1}) + F_3 \left((L-L_0) - \frac{\log \left(\frac{e^{a_3(L-L_3)} + 1}{e^{a_3(L_0-L_3)} + 1 \right)}{a_3} \right) + F_4 \left((L-L_0) + \frac{\log \left(\frac{e^{-a_4(L-L_4)} + 1}{e^{-a_4(L_0-L_4)} + 1 \right)}{a_4} \right)}{L - L_0}$$

ou

$$Z_{eq} = \frac{H_1(L - L_0) + M_2 \log\left(\frac{L}{L_0}\right) + F_3 \left((L - L_0) - \frac{\log\left(\frac{e^{a_3(L-L_3)} + 1}{e^{a_3(L_0-L_3)} + 1}\right)}{a_3} \right) + F_4 \left((L - L_0) + \frac{\log\left(\frac{e^{-a_4(L-L_4)} + 1}{e^{-a_4(L_0-L_4)} + 1}\right)}{a_4} \right)}{L - L_0}$$

pour respectivement $b \neq -1$ et $b = -1$

Ensuite, par analogie avec l'équation de Beverton et Holt, on a pu écrire

$$N = \frac{N_0 e^{-Z_{eq}(L-L_0)}}{1 + \frac{Z_5}{Z_{eq}} (1 - e^{-Z_{eq}(L-L_0)})} N_0$$

Ce qui permet d'avoir une relation avec une mortalité qui dépend et de la taille et de la densité mais qui mériterait une analyse fine de l'erreur commise par rapport à une résolution numérique de l'équation différentielle.

Le calcul des captures d'une pêcherie repose sur l'équation suivante

$$\frac{dC}{dL} = \frac{F}{1 + e^{-a(L-L_i)}} N(L)$$

Cette équation n'a pas de solution analytique sauf dans le cas simple de coefficients de mortalité indépendants de la taille et de la densité. Sa résolution passe donc par des algorithmes de résolution numérique (méthode de Range-Kutta de la fonction ode45 de Matlab).

2.4.5. Formulation mathématique de la mortalité au stade anguille argentée

Les anguilles sont supposées ne pas changer de taille durant la migration de dévalaison. Cette mortalité est donc strictement dépendante du temps. En fait on reprend les équations du stade jaune en négligeant la mortalité naturelle dépendant de la taille, la mortalité densité-dépendante et en ne considérant qu'une mortalité par pêche avec une sélectivité à gauche et une autre source de mortalité.

$$\frac{dN^a}{dt} = - \left(H_6 + \frac{F_7}{1 + e^{-a_7(L-L_7)}} \right) N^a$$

$$N^a(L) = N_0^a(L) e^{-\left(H_6 + \frac{F_7}{1 + e^{-a_7(L-L_7)}} \right) (t-t_0)}$$

2.5. Reproduction

Ce phénomène cherche à expliquer la variation du recrutement R en fonction du stock parental S . Le principe est alors de suivre l'évolution du recrutement issu du stock parental jusqu'à un certain stade de développement. On suppose par ailleurs que le recrutement initial est proportionnel au stock parental $R_0 = aS$.

Deux hypothèses sont classiquement émises. La première considère un coefficient de mortalité proportionnel à l'effectif de géniteurs. Cela correspond par exemple aux cas de cannibalisme ou lorsque l'intensité de la prédation des juvéniles est indirectement fixé par la densité des géniteurs ou par l'importance de la dépose des œufs. La variation du recrutement s'écrit alors:

$$\frac{dR}{dt} = -(b + cS)R$$

$$\left[\log(R) \right]_{aS}^R = -(b + cS) \left[t \right]_{t_0}^t$$

Après quelques calculs algébriques, on obtient

$$R = aS e^{-(b+cS)(t-t_0)}$$

En posant $\alpha = \log(a) - b(t - t_0)$ et $\beta = c(t - t_0)$, on retrouve la formulation classique de l'équation de Ricker (1954)

$$R = S e^{\alpha - \beta S}$$

Dans la seconde hypothèse, le coefficient de mortalité dépend de l'effectif du recrutement. On est dans le cas de compétition pour la ressource par les juvéniles. La variation du recrutement s'écrit alors

$$\frac{dR}{dt} = -(b + cR)R$$

$$\left[\log \left(\frac{b + cR}{R} \right) \right]_{aS}^R = \left[t \right]_{t_0}^t$$

Après quelques calculs algébriques, on obtient

$$R = \frac{a e^{-b(t-t_0)} S}{\left(1 + \frac{ca}{b} (1 - e^{-b(t-t_0)})\right) S}$$

En posant $\alpha = a e^{-b(t-t_0)}$ et $\beta = \frac{ca}{b} (1 - e^{-b(t-t_0)})$, on retrouve la formulation classique de l'équation de Beverton et Holt (1957)

$$R = \frac{\alpha S}{1 + \beta S}$$

avec une asymptote égale $\frac{\alpha}{\beta} = \frac{b}{c(e^{b(t-t_0)} - 1)}$.

Deriso (1980) propose une reformulation plus générique de ces équations

$$R = \alpha S (1 - \gamma \beta S)^{1/\gamma}$$

qui permet de simuler le modèle de Beverton et Holt si $\gamma = -1$ ou le modèle de Ricker avec $\gamma \rightarrow 0$.

Dans de nombreux cas de dynamique de population, des reproductions nulles ont été mises en évidence pour des valeurs très faibles de stock parental (Kramer et al., 2009). Cet effet dépensatoire ou effet Allee (1931) est lié à des problèmes sociaux au moment de la reproduction. Il est suspecté pour la population d'anguille (Dekker, 2004) même si les données de stock parental sur lesquelles s'appuie sa mise en évidence ont été récemment critiquées (ICES, 2009a).

Simplement, Chen et al. (2002) proposent de remplacer S par $S - S_{offset}$ dans les formules précédentes pour des valeurs de stocks parentaux inférieurs à une valeur seuil S_{offset} .

$$R = \begin{cases} 0 & \text{si } S < S_{offset} \\ \frac{(S - S_{offset}) e^{\alpha - \beta(S - S_{offset})}}{1 + \beta(S - S_{offset})} & \text{si } S > S_{offset} \\ \alpha (S - S_{offset}) (1 - \gamma \beta (S - S_{offset}))^{1/\gamma} & \end{cases}$$

Pour éviter des discontinuités au niveau de S_{offset} qui compliquent l'ajustement, Dekker (2004)

utilise pour son ajustement la formule suivante $R = \frac{\alpha S^\delta}{1 + \beta S^\delta}$ avec δ le paramètre de dépensation.

Dans cette première application on utilisera la formulation suivante

$$R = 0 \quad \text{si } S < S_{offset}$$

$$R = \frac{\alpha (S - S_{offset})}{1 + \beta (S - S_{offset})} \quad \text{si } S > S_{offset}$$

2.6. Fécondité des femelles

La fécondité estimée chez l'anguille européenne varie de 0.7 à 2.6 millions d'œufs pour des femelles mesurant entre 63 et 79 cm (Boëtius & Boëtius, 1980). Amin (1998) estime une fécondité moyenne à $1.48 \cdot 10^6$ par femelle de taille comprise entre 56 et 80 cm. Plus récemment, van Ginneken (2005) trouvent un nombre d'œufs par femelle variant entre 772 000 et 3 945 000 pour des femelles de longueur comprise entre 69 et 85,8 cm. Avec ces quelques points, on peut ajuster une courbe de fécondité

$$f = 4.56 \cdot 10^{-5} L^{5.6570}$$

avec f la fécondité en nombre d'œufs et L la taille en cm.

Une synthèse des relations de fécondité avec la taille pour l'anguille américaine (*A. rostrata*) donne la formule médiane suivante

$$f = 24,294 L^{2.8507}$$

avec f et L dans les mêmes unités (Lambert et al., 2011). En appliquant cette formule on obtient des fécondités absolues entre 2,84 et 6.46 pour des individus dont la longueur est comprise entre 60 et 80 cm, valeur plus élevée qu'avec la formule précédente.

Comme valeur d'essai, nous avons fixé α à 10^{-4} ce qui revient à dire qu'un œuf sur 10 000 atteint, en l'absence de mécanisme densité-dépendant, le stade leptocéphale sur les côtes européennes. Cette valeur semble plausible puisque, sans tenir compte de la mortalité au stade œuf,

Bonhommeau et al. (2009) considèrent que moins de 2 larves pour 1000 survivent à la migration transocéanique.

L'estimation du deuxième paramètre repose sur l'hypothèse que l'asymptote de cette relation stock-recrutement correspond à la saturation des unités spatiales quand elles produisent 95 % de mâles. En considérant un coefficient de mortalité de $0,138 \text{ an}^{-1}$, on obtient une asymptote est de l'ordre de 2 milliards de leptocéphales, ce qui donne un β égal à $4,93 \cdot 10^{-14}$ avec les effectifs d'œufs et de leptocéphales en millions (Figure 50).

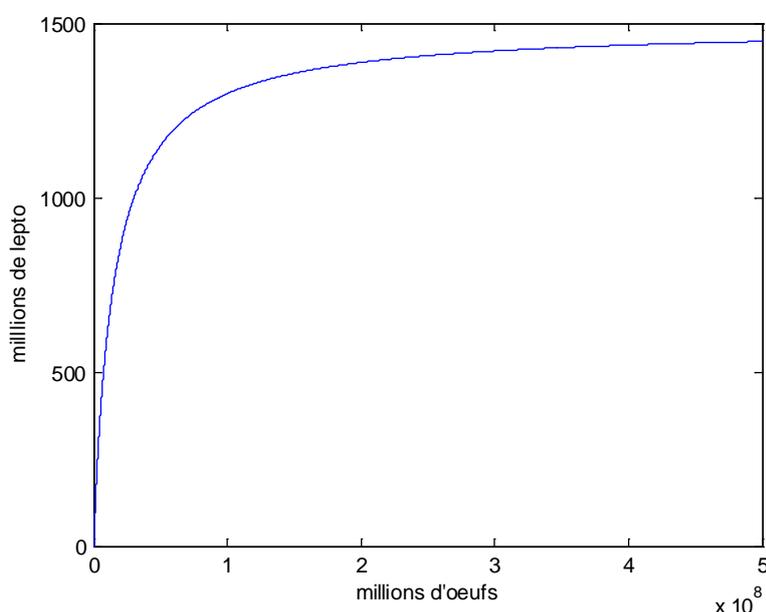


Figure 50 : relation stock-recrutement pour l'anguille européenne

L'estimation du deuxième paramètre repose sur l'hypothèse d'une asymptote de cette relation stock-recrutement égale au recrutement qui conduit à l'échelle de la population à produire 95 % de mâle considérant qu'à cette valeur la dispersion des leptocéphales est maximale et que le coefficient de mortalité vaut $0,138 \text{ an}^{-1}$.

La relation stock-recrutement est également sous dépendance de l'environnement. Dekker (2004) a testé l'influence de l'oscillation nord atlantique sur le ratio R/S. Il est évident que le changement climatique risque de jouer un rôle.

La prise en compte de cette influence se fait naturellement en intégrant dans le b des équations stock-recrutement des termes correspondant aux facteurs de l'environnement. On peut écrire par exemple

$$b = b_0 + b_1 NAO + b_2 T + \dots$$

Dans le cas d'une relation de Ricker, cela revient à considérer une mortalité surnuméraire indépendante de la relation stock recrutement. En effet l'équation devient

$$R = a S e^{-(b_0 + cS)(t-t_0)} e^{-b_1 NAO(t-t_0)} e^{-b_2 T(t-t_0)} e^{-\dots}$$

Et l'on retrouve l'approche de Chen et Irvine (2001).

Dans le cas de courbe de Beverton et Holt, la prise en compte de l'environnement est un peu complexe puisqu'elle induit non seulement des mortalités surnuméraires mais modifie également l'asymptote de production.

$$R = \frac{a e^{-b_0(t-t_0)} S}{\left(1 + \frac{ca}{b} \left(1 - e^{-(b_0 + b_1 NAO + b_2 T + \dots)(t-t_0)}\right) S\right)} e^{-b_1 NAO(t-t_0)} e^{-b_2 T(t-t_0)} e^{-\dots}$$

Il n'y a pas d'évidence pour intégrer les facteurs de l'environnement dans l'équation de Deriso, à moins de considérer des mortalités surnuméraires.

Au final, on peut écrire :

$$R = \begin{cases} 0 & \text{si } S \leq S_{\text{offset}} \\ \frac{a e^{-b_0(t-t_0)} (S - S_{\text{offset}}) e^{-b_1(t-t_0)NAO} e^{-b_2(t-t_0)T} e^{-\dots}}{\left(1 + \frac{ca}{b} \left(1 - e^{-(b_0 + b_1 NAO + b_2 T + \dots)(t-t_0)}\right) (S - S_{\text{offset}})\right)} & \text{si } S > S_{\text{offset}} \end{cases}$$

Que l'on peut simplifier en

$$R = \begin{cases} 0 & \text{si } S \leq S_{\text{offset}} \\ \frac{\alpha (S - S_{\text{offset}}) e^{-(\alpha_1 NAO + \alpha_2 T + \dots)}}{\left(1 + \beta \left(1 - e^{-(\alpha_0 + \alpha_1 NAO + \alpha_2 T + \dots)}\right) (S - S_{\text{offset}})\right)} & \text{si } S > S_{\text{offset}} \end{cases}$$

2.7. Dispersion des larves

Ce processus correspond à la répartition des larves entre les différentes unités spatiales considérées dans le modèle.

Le principe est de considérer que les larves au large des côtes se distribuent suivant une loi beta (en fonction d'une position comprise entre 0 et 1 et qui pourrait correspondre à la latitude) dont le mode

et la variance reste à fixer. Ainsi on retrouve grossièrement les résultats des simulations de transports océaniques de Kettle et Haines (2006) avec des arrivées majoritairement entre le entre 30°N et 60°N. Les arrivées de civelles dans chaque unité correspondent alors à l'intégrale de cette distribution entre deux positions. Dans un premier temps, et en l'absence d'information complémentaire, l'espace est décomposé en 5 parties de taille équivalente

Nous disposons actuellement de 5 chroniques d'indice de recrutement correspondant aux 5 unités spatiales suivantes, Mer méditerranée, Océan Atlantique, Iles Britanniques, Mer du Nord et Mer Baltique (ICES, 2009a). Chaque série a été standardisée par la moyenne des valeurs obtenues dans les années 70. Ces séries constituent des indices d'abondance relative. Pour pouvoir les agréger, il est donc nécessaire de fixer pour chaque série un facteur d'échelle qui correspond à la pondération de chaque série dans la somme totale. Pour calculer ces facteurs d'échelle, nous avons considéré 6 hypothèses de distribution des arrivées dans les années 70 : le mode situe dans une unité spatiale ou une absence de mode, l'écart-type étant fixé à chaque fois à 0,4 (Figure 51). Les facteurs d'échelle pour chaque hypothèse sont présentés dans le Tableau 5.

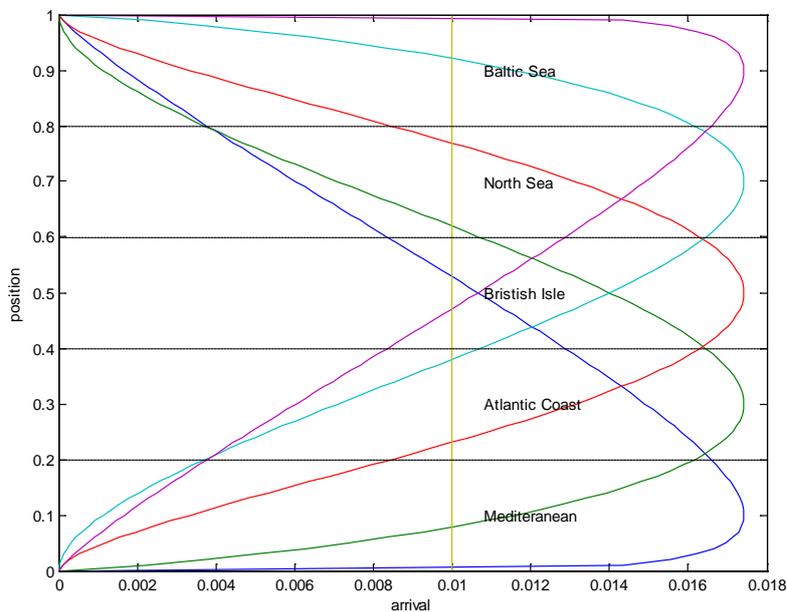


Figure 51 : Distributions hypothétiques des arrivées dans les années 1970

Tableau 6 : Facteurs d'échelle pour les 6 hypothèses de positionnement du mode dans les années 70 (l'effectif des arrivées est fixé à 1000)

Hypothèse du mode dans les années 70	du Mer méditerranée	Facteur d'échelle pour les séries	Océan Atlantique	Iles Britannique	Mer du Nord	Mer Baltique

			S		
Mer méditerranée	3,35	2,97	2,13	1,21	0,35
Océan Atlantique	2,12	3,41	2,77	1,43	0,27
Iles Britanniques	0,72	2,58	3,41	2,58	0,72
Mer du Nord	0,27	1,42	2,77	3,41	2,12
Mer Baltique	0,35	1,21	2,13	2,97	3,35
Pas de mode	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00

Armé de ces facteurs il est alors possible de calculer pour chaque année les valeurs du mode et de la variance de la distribution beta correspondant au mieux aux proportions d'arrivées dans chaque unité spatiale. Les évolutions de ce mode et de cette variance sont analysées en fonction du temps, de l'abondance totale ou du NAO (Figure 52 et Figure 53). Dans le premier cas, on cherche une tendance d'évolution, dans le second l'idée est d'imaginer une contraction de la distribution quand l'abondance diminue, le troisième teste l'hypothèse d'une influence des conditions océaniques hivernales sur le patron de répartitions des arrivées. Le NAO hivernale (de décembre à mars) est fourni par le Climate Analysis Section, NCAR, Boulder, USA (Hurrell, 1995).

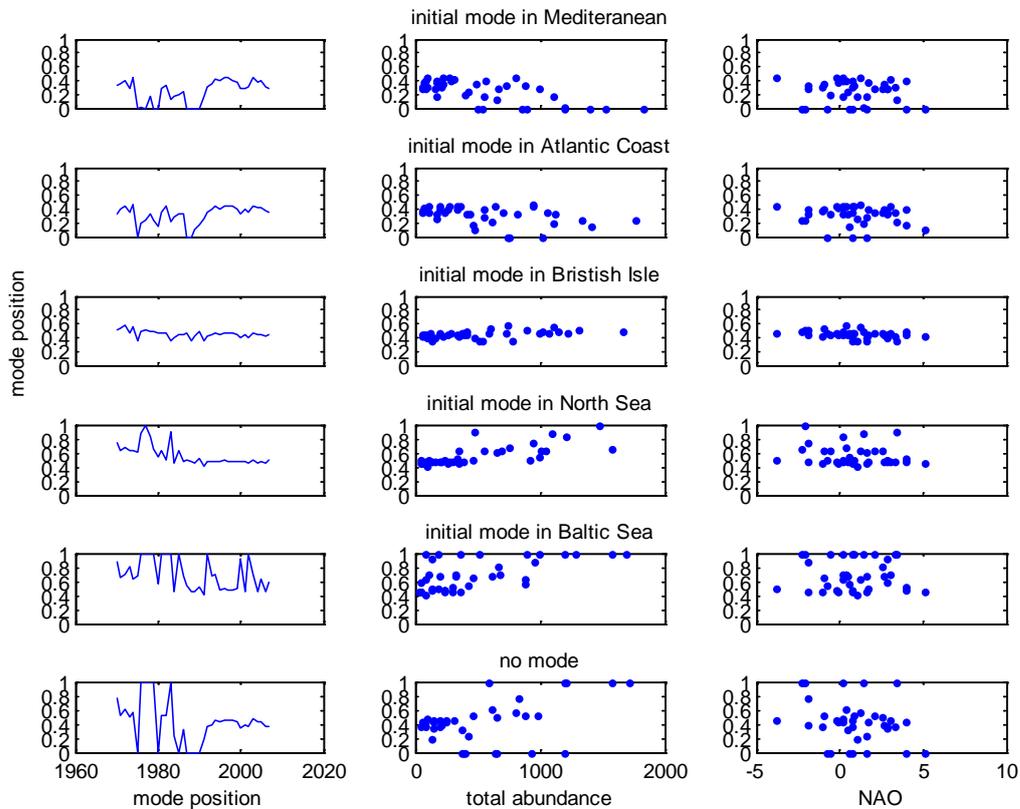


Figure 52 : Evolution du mode de la distribution beta des arrivées en fonction du temps, de l'abondance totale et du NAO

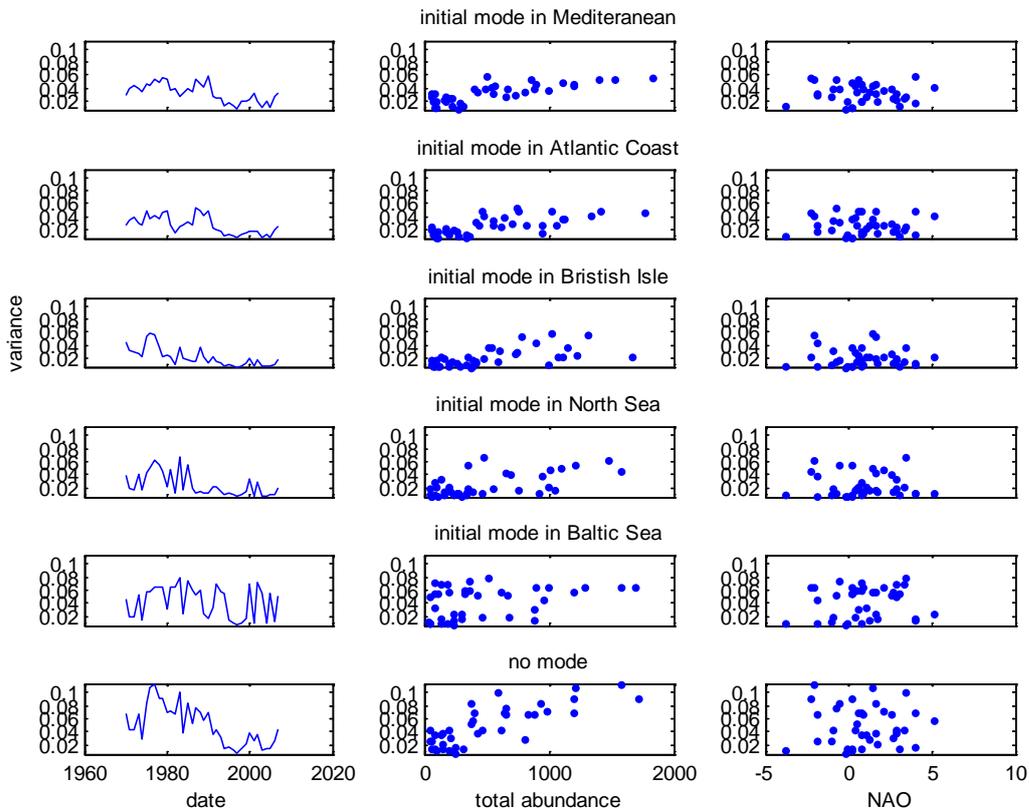


Figure 53 : Evolution de la variance de la distribution beta des arrivées en fonction du temps, de l'abondance totale et du NAO

Seule l'hypothèse d'un mode au « milieu » de zone Iles Britanniques dans les années 1970 ne conduit pas à des modes rejetés aux limites de l'espace (position 0 ou 1) et est retenue dans la suite du travail. Le mode est quasiment constant au cours du temps et la variance suit grossièrement une courbe logistique d'équation

$$v = \frac{0,037}{1 + e^{\frac{-\log(99)(N_T - 266,6)}{(1734,34 - 266,6)}}$$

Au bilan, il est possible de comparer les indices issus des séries chronologiques des arrivées de civelle et ceux recalculés par la méthodologie présentée (Figure 54).

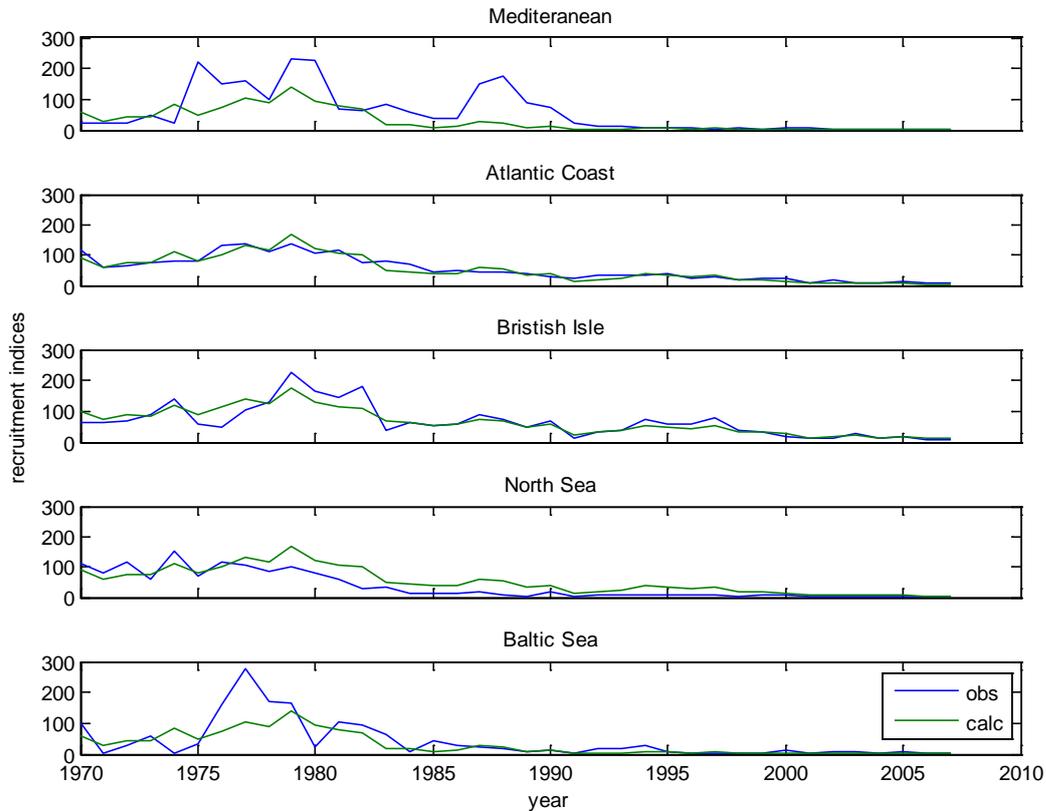


Figure 54 : Comparaison des évolutions des indices de recrutement observé et calculé dans l'hypothèse d'un mode au niveau des Iles Britannique

Depuis, les différences de recrutement entre les zones ont été remises en cause. Seule la Mer du Nord semble maintenant se distinguer du reste de l'Europe (ICES, 2010). Ce résultat doit conduire à remettre en cause la représentation du processus de dispersion des larves, vraisemblablement en le simplifiant (arrivées des larves au prorata des surfaces des unités spatiales sans variation en fonction du niveau d'arrivée).

BIBLIOGRAPHIE

- Allee W.C. (1931) *Animal aggregations: a study in general sociology*. University of Chicago Press
- Amin E.M. (1998) Observations on reproduction techniques applicable to the European eel (*Anguilla anguilla* L.). In *Genetics and Breeding of Mediterranean Aquaculture Species* (Bartley, D., and Basurco, B., eds), . 223-234, CIHEAM-IAMZ
- Aprahamian M.W. (2000) The growth rate of eel in tributaries of the lower River Severn, England, and its relationship with stock size. *Journal of Fish Biology* 56, 223-227
- Aström M., and Dekker W. (2007) When will the eel recover? A full life-cycle model. *Ices Journal of Marine Science* 64, 1491-1498
- Barak N.A.E., and Mason C.F. (1992) Population density, growth and diet of eels, *Anguilla anguilla* L., in two rivers in eastern England. *Aquaculture and Fisheries Management* 23, 59-70
- Beaulaton L. (2008) Systèmes de suivi des pêches fluvio-estuariennes pour la gestion des espèces : Construction des indicateurs halieutiques et évaluation des impacts en Gironde. 384, Institut national polytechnique de Toulouse
- Bertin L. (1951) *Les anguilles, variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme, juvénile, sexualité, migrations, métamorphoses*. Payot
- Bevacqua D., Melià P., Crivelli A.J., De Leo G.A., and Gatto M. (2006) Timing and rate of sexual maturation of European eel in brackish and freshwater environments. *Journal of Fish Biology* 69, 200-208
- Bevacqua D., Melià 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, 1483-1490
- Bevacqua D., Melià P., de Leo G.A., and Gatto M. (2011) Intra-specific scaling of natural mortality in fish: The paradigmatic case of the European eel. *Oecologia* 165, 333-339
- Beverton R.J.H., and Holt S.J. (1957) *On the dynamics of exploited fish populations*. Her majesty's stationery Office
- Boëtius I., and 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
- Bonhommeau S., Le Pape O., Gascuel D., Blanke B., Tréguier A.M., Grima N., Vermard Y., Castonguay M., and Rivot E. (2009) Estimates of the mortality and the duration of the trans-Atlantic migration of European eel *Anguilla anguilla* leptocephali using a particle tracking model. *Journal of Fish Biology* 74, 1891-1914
- Chen D.G., and Irvine J.R. (2001) A semiparametric model to examine stock-recruitment relationships incorporating environmental data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58, 1178-1186
- Chen D.G., Irvine J.R., and Cass A.J. (2002) Incorporating Allee effects in fish stock-recruitment models and applications for determining reference points. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59, 242-249
- Chisnall B.L., and Hayes J.W. (1991) Age and growth of shortfinned eels (*Anguilla australis*) in the lower Waikato basin, North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25, 71-80
- Colombo G., and Grandi G. (1996) Histological study of the development and sex differentiation of the gonad in the European eel. *Journal of Fish Biology* 48, 493-512
- Daverat F., Beaulaton L., Poole R., Lambert P., Wickstrom H., Anderson J., Hizem B., Elie P., Yalçın-özdilek S., and Gumus A. (in press) One century of eel growth: temperature and habitat effects. *Ecology of Freshwater Fish*

- Davey A., and Jellyman D. (2005) Sex determination in freshwater eels and management options for manipulation of sex. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15, 37-52
- 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. (2000) A Procrustean assessment of the European eel stock. *Ices Journal of Marine Science* 57, 938-947
- Dekker W. (2004) Slipping through our hands. Population dynamics of the European eel. 186, University of Amsterdam
- Deriso R.B. (1980) Harvesting strategy and parameter estimation for age-structure model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37, 268-282
- Dhondt A.A. (1988) Carrying capacity: a confusing concept. *Acta Oecologica* 9, 337-346
- Downing J.A., Prairie Y.T., Cole J.J., Duarte C.M., Tranvik L.J., Striegl R.G., McDowell W.H., Kortelainen P., Caraco N.F., Melack J.M., and Middelburg J.J. (2006) The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography* 51, 2388-2397
- Francis R.I.C.C., and Jellyman D.J. (1999) Are mean size data adequate to monitor freshwater eel fisheries? *Marine and Freshwater Research* 50, 355-366
- Holmgren K., and Mosegaard H. (1996) Implications of individual growth status on the future sex of the European eel. *Journal of Fish Biology* 49, 910-925
- Hurrell J.W. (1995) Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: Regional temperatures and precipitation. *Science* 269, 676-679
- ICES (2008) Report of the 2008 session of the joint EIFAC/ICES Working Group on Eels. Leuven. ICES/EIFAC
- ICES (2009a) Report of the 2009 session of the joint EIFAC/ICES Working Group on Eels. Göteborg. ICES/EIFAC
- ICES (2009b) Report of the Study Group on Anguillid Eels in Saline Waters (SGAESAW), 16-18 March 2009, Sackville, Canada; 3-5 September 2009, Gothenburg, Sweden. 183
- ICES (2010) Report of the 2010 session of the joint EIFAC/ICES Working Group on Eels. Hamburg. ICES/EIFAC
- Jellyman D.J. (1997) Variability in growth rates of freshwater eels (*Anguilla*, spp.) in New Zealand. *Ecology of Freshwater Fish* 6, 108-115
- Kettle A.J., and 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
- Kramer A., Dennis B., Liebhold A., and Drake J. (2009) The evidence for Allee effects. *Population Ecology* 51, 341-354
- Lambert P. (2005) Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation. 224, Bordeaux I
- Lambert P. (2008) Évaluation des effets possibles de différents niveaux de réduction des impacts sur le temps de restauration du stock d'anguille européenne. 15, Cemagref
- 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. In *Annual science conference ICES*
- Lambert P., Verreault G., Lévesque B., Tremblay V., Dutil J.-D., and Dumont P. (2011) Détermination de l'impact des barrages sur l'accès de l'anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata*) aux habitats d'eau douce et établissement de priorités pour des gains en habitat. vi +42
- Lobon-Cervia J., and Iglesias T. (2008) Long-term numerical changes and regulation in a river stock of European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biology* 53, 1832-1844

- Melià P., Becacqua D., Crivelli A.J., Panfili J., De Leo G.A., and Gatto M. (2006a) Sex differentiation of the European eel in brackish and freshwater environments: a comparative analysis. *Journal of Fish Biology* 69, 1228-1235
- Melià P., Bevacqua D., Crivelli A.J., De Leo G.A., Panfili J., and Gatto M. (2006b) Age and growth of *Anguilla anguilla* in the Camargue lagoons. *Journal of Fish Biology* 68, 876-890
- Moriarty C., and Dekker W., eds (1997) *Management of the European eel*.
- Murphy B.R., Brown M.L., and Springer T.A. (1990) Evaluation of the relative weight (W_r) index, with new applications to walleye. *North American Journal of Fisheries Management* 10, 85-97
- Parsons J., Vickers K.U., and Warden Y. (1977) Relationship between elver recruitment and changes in the sex ratio of silver eels *Anguilla anguilla* L. migrating from Lough Neagh, Northern Ireland. *Journal of Fish Biology* 10, 211-229
- Ricker W.E. (1954) Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 11, 559-623
- Roncarati A., Melotti P., Mordenti O., and Gennari L. (1997) Influence of stocking density of European eel (*Anguilla anguilla*, L.) elvers on sex differentiation and zootechnical performances. *Journal of Applied Ichthyology* 13, 131-136
- Secor D.H. (2007) The year-class phenomenon and the storage effect in marine fishes. *Journal of Sea Research* 57, 91-103
- Secor D.H., Kerr L.A., and Cadrin S.X. (2009) Connectivity effects on productivity, stability, and persistence in a herring metapopulation model. *ICES Journal of Marine Science* 66, 1726-1732
- Sinha V.R.P., and Jones J.W. (1967) On the age and growth of the freshwater eel (*Anguilla anguilla*). *Journal of Zoology* 153, 99-117
- Sparre P. (1979) Some necessary adjustment for using the common methods in eel assessment. In *Eel research management* (Thurow, F., ed), 41-44, Conseil international pour l'exploration de la mer
- Svedäng H. (1999) Vital population statistics of the exploited eel stock on the Swedish west coast. *Fisheries Research* 40, 251-265
- van Ginneken V., Vianen G., Muusze B., Palastra A., Verschoor L., Lugten O., Onderwater M., van Schie S., P. N., van Heeswick R., Eding E., and van den Thillart G. (2005) Gonad development and spawning behaviour of artificially-matured European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Anim. Behav.* 55, 203-218
- Vogt J., Soille P., de Jager A., Rimavici E., Melhl W., Foisneau S., Bodis K., Dusart J., Paracchini M.L., Haastrup P., and Bamps C. (2007) A pan-European river and catchment database. 120, Joint Research Centre-Institute for Environment and Sustainability
- Vollestad L.A. (1992) Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel - Environmental effects and phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology* 61, 41-48
- Walsh C.T., Pease B.C., Hoyle S.D., and Booth D.J. (2006) Variability in growth of longfinned eels among coastal catchments of south eastern Australia. *Journal of Fish Biology* 68, 1693-1706
- Wiberg U.H. (1983) Sex determination in the European eel (*Anguilla anguilla*, L.). A hypothesis based on cytogenetic results, correlated with the findings of skewed sex ratios in eel culture ponds. *Cytogenetics and Cell Genetics* 36, 589-598
- Yahyaoui A., Freyhof J., and Steinmann I. (2004) Diversité ichtyologique et biologie d'*Anguilla anguilla* L., 1758 (Actinopterygii, Anguillidae) dans le Rhin moyen. *Zoologica baetica* 15, 39-60

Onema
Hall C – Le Nadar
5 square Félix Nadar
94300 Vincennes
01 45 14 36 00
www.onema.fr

Cemagref
Parc de Tourvoie
BP 44,
92163 Antony cedex
01 40 96 61 21
www.cemagref.fr