



HAL
open science

La plasticité phénotypique est-elle encore adaptative chez l'anguille européenne? Détermination des conditions l'environnement et de densité pour lesquelles la plasticité phénotypique présente un avantage évolutif

M. Olsommer

► To cite this version:

M. Olsommer. La plasticité phénotypique est-elle encore adaptative chez l'anguille européenne? Détermination des conditions l'environnement et de densité pour lesquelles la plasticité phénotypique présente un avantage évolutif. Sciences de l'environnement. 2016. hal-02604548

HAL Id: hal-02604548

<https://hal.inrae.fr/hal-02604548>

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.

**Université de Nice Sophia-Antipolis – Master SVS – Biologie et
Santé de l'Environnement – Spécialité Biologie Marine**

Mémoire de stage de Master deuxième année, année universitaire 2015-2016



Crédits photo : David Curnick ©

**La plasticité phénotypique est-elle encore adaptative chez l'anguille
européenne ? Détermination des conditions d'environnement et de densité
pour lesquelles la plasticité phénotypique présente un avantage évolutif**

Par : Maxime OLSOMMER

**Réalisé sous la direction des Dr. MATEO María (2^{nde} année thèse), DROUINEAU
Hilaire (PhD) et LAMBERT Patrick (HDR)**

Irstea - Groupement de Bordeaux

Unité EABX - Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux

50, avenue de Verdun

33 612 CESTAS Cedex

Résumé

Anguilla anguilla est une espèce catadrome panmictique caractérisée par une longue dérive larvaire passive, et une large répartition vers les côtes continentales européennes. Ces traits favorisent l'émergence d'une plasticité phénotypique adaptative. Basé sur une approche évolutive et évolutive, un modèle individu-centré (MaxEel) a été conçu pour illustrer dans quelles situations d'environnement, de densité d'individus, la plasticité phénotypique serait sélectionnée comme un mécanisme adaptatif malgré ses coûts. Une analyse exploratoire du modèle a été menée en analysant l'impact de cinq paramètres (intensités du coût et de la densité-dépendance, type de coût lié à la plasticité, répartition des larves dans les habitats de croissance et hétérogénéité environnementale) sur l'émergence de la longueur à l'argenture. Trois indicateurs ont été analysés : variance (σ^2), amplitude des normes de réactions et le coût qui y est lié. Nos résultats ont montré que la plasticité adaptative est optimale quand les intensités de coûts et de densité-dépendance sont modérées et une répartition homogène des larves d'anguille vers des bassins versants très contrastés. En absence de densité-dépendance, reflétant le déclin de la population, la plasticité phénotypique impliquerait une maladaptation partielle (à moindre mesure toujours adaptative, mais plus faible) qui conduirait à son extinction. Cette étude suggère qu'intensifier les mesures de gestions actuelles améliorerait son statut de conservation.

Mots-clés : Plasticité phénotypique ; adaptation ; Anguille européenne ; Longueur à l'argenture ; modèle individu-centré

Abstract

Anguilla anguilla is a catadromous and panmictic species characterized by a long and passive larval drift, and a large distribution along European continental coasts. These features promote the emergence of an adaptive phenotypic plasticity. Based on the evolutionary ecological approach, an individual-based model (MaxEel), was developed to depict in which environmental and density-dependence conditions, phenotypic plasticity would be selected as an adaptive mechanism despite its costs. A numerical exploration of the model was carried out to analyse the impact of five parameters (intensities of cost, and density-dependence, type of costs, distribution of larvae in the nursery habitats and environmental heterogeneity) on the emergence of length-at-silvering plasticity. Three indicators were analyzed : variance (σ^2), amplitude of reaction norms and related cost. Our findings showed that adaptive plasticity is optimal when density-dependence and cost intensities are moderate, and larvae are uniformly distributed within heterogeneous catchments. In absence of density-dependence, such as in depleted population, phenotypic plasticity could result in a partially maladaptation (still adaptive to a lesser extent but weaker) and could lead to the population extinction. This study suggests that intensifying the current management actions, could improve its conservation.

Keywords : Phenotypic plasticity ; adaptation ; European eel ; length-at-silvering ; individual-based-model

Table des matières

1. Introduction.....	1
2. Matériel et Méthodes	4
2.1. Présentation du modèle	4
2.1.1 Principe général.....	4
2.1.2 Concepts de construction du modèle	6
2.1.3. Détails du modèle.....	7
2.2. Exploration numérique du modèle	10
2.3. Analyses statistiques	11
3. Résultats	12
3.1. Evaluation de la stochasticité du modèle.....	12
3.2. Exploration numérique du modèle : quels paramètres favorisent l'émergence de la plasticité ?	12
3.3. Modèles linéaires des indicateurs	16
4. Discussion	19
4.1. Situations favorables à l'émergence de la plasticité phénotypique chez l'anguille européenne	19
4.2. Plasticité phénotypique adaptative ou maladaptative ?	22
4.3. Limites du modèle	23
4.4. Perspectives.....	24
Remerciements	26
Bibliographie.....	27
Annexes	29

1. Introduction

La plasticité phénotypique est définie comme étant la capacité d'un organisme, à partir d'un seul génotype, à produire plusieurs phénotypes en réponse à diverses conditions environnementales (Pigliucci, 2005). Il s'agit donc d'un ajustement du phénotype par rapport au milieu, qui est d'autant plus fort que l'individu est plastique. Cette faculté peut aussi bien être adaptative que non-adaptative (Ghalambor et al., 2007). Dans ce dernier cas, elle reflète simplement des réponses physiologiques face à l'environnement. En revanche, si elle est adaptative, celle-ci émerge du processus de sélection naturelle, et permet aux individus de s'adapter, d'augmenter leur succès reproducteur, face aux pressions de sélection environnementale. Ce mécanisme permet donc d'augmenter l'aptitude phénotypique (*fitness*) de l'individu et est transmissible à la descendance (Ernande et Dieckmann, 2004). Par aptitude phénotypique, nous entendons la capacité d'un phénotype à produire des descendants viables et matures, par rapport aux autres phénotypes issus au même moment, et de la même population. Autrement dit, il s'agit du succès démographique moyen du phénotype étudié (Danchin et al., 2005). L'hétérogénéité environnementale, et donc des pressions de sélection variables, et la densité-dépendance sont autant de caractéristiques favorisant l'émergence de la plasticité phénotypique (Ernande and Dieckmann, 2004).

La pression de sélection environnementale exercée sur la population peut être de deux natures : soit abiotique, soit biotique. Classiquement, lorsqu'une pression est abiotique, elle fait référence aux conditions physico-chimiques du milieu (i.e. température, salinité, luminosité, éléments (ultra-)traces, ...). En revanche, lorsque celle-ci est biotique, elle fait référence d'abord aux interactions biologiques, notamment interspécifiques et intra-spécifiques, qui ne sont pas à négliger puisque l'accès à la ressource (i.e. territoire, nutrition, ...) ou à la reproduction en dépendent. Les impacts anthropiques (contaminants, barrages, surpêche) constituent une autre source de pression sélective de plus en plus importante aujourd'hui. Ainsi, l'ensemble de ces pressions peuvent moduler le degré de la plasticité phénotypique.

La plasticité phénotypique et le gain d'aptitude phénotypique face à la variabilité environnementale peuvent s'étudier à travers des descripteurs quantifiables, appelées traits d'histoires de vie (Stearns, 1992), comme par exemple l'âge, la longueur ou la masse, qui influent sur la survie, la croissance et la reproduction des individus. Ces traits sont caractéristiques d'un stade de vie particulier (i.e. naissance, différenciation ou maturité sexuelle) et peuvent se manifester tant au niveau comportemental, que morphologique ou physiologique. La plasticité phénotypique adaptative permet donc à l'individu de « faire varier » la valeur du trait afin de s'adapter au mieux à l'environnement.

Ainsi, pour quantifier la plasticité d'un trait d'histoire de vie, on peut analyser la norme de réaction individuelle, c'est-à-dire la valeur que prendrait un trait sous divers niveaux d'une variable environnementale particulière. Elle n'est donc que le pattern graphique qui lie les

phénotypes (réponses) produits par un génotype sous ces différentes conditions (facteurs). De ce fait, plus sa variabilité est forte, plus le trait étudié sera plastique (Danchin et al., 2005).

Cette variation autour de la valeur d'un trait permise par la plasticité, a cependant un coût qui « atténue » le gain d'aptitude phénotypique que permet la plasticité (Ernande et Dieckmann, 2004). En effet, si aucun coût n'existait, tous les organismes exprimeraient cette plasticité. Selon DeWitt et al. (1998), ces contraintes intègrent différents types de coûts dont notamment ceux liés à la maintenance et à la production d'un trait plastique. Les coûts de maintenance réfèrent au maintien des mécanismes énergétiques, régulateurs et sensoriels qui induisent des réponses plastiques. En revanche, les coûts de production résultent de la différence à produire un trait d'un organisme plastique par rapport à un individu non-plastique. Les coûts conduisent à des contraintes écologiques (e.g : shift de l'avantage compétitif entre un groupe plastique et non-plastique) et évolutives (e.g : réduction du degré de plasticité) (DeWitt et al., 1998). Ainsi, pour être sélectionnée, le gain lié à la plasticité doit être supérieur au coût.

Le cas de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*, von Linne 1758) seule espèce de la famille des Anguillidae présente sur le territoire européen, est à ce titre très intéressant. D'abord d'un point de vue écologique, l'anguille est caractérisée par un cycle de vie de type catadrome, c'est-à-dire que les individus accomplissent leur phase de croissance dans les eaux continentales, alors que leur reproduction se déroule dans la mer des Sargasses, supposée aire unique de frai (**Figure 1**). Les larves planctoniques, appelées leptocéphales, transitent passivement par les courants, jusqu'aux talus continentaux européens puis entrent dans les eaux continentales, de la Norvège jusqu'à la Mauritanie où elles subissent une métamorphose pour devenir des civelles (Tesch, 2003). Au cours de leur colonisation des bassins versants (montaison), elles poursuivent leur croissance et se pigmentent devenant anguillettes, puis anguilles jaunes (Tesch, 2003). Leur phase de croissance en eau continentale dure de 4 ans au sud de l'aire de répartition jusqu'à une vingtaine d'années au nord. Vient ensuite la métamorphose en anguille argentée, à partir de laquelle elles redescendent le bassin versant (dévalaison) pour tenter de rejoindre l'aire de reproduction, la maturation s'opérant pendant la migration transocéanique. Lors de l'accouplement, tous les individus s'apparient aléatoirement, c'est-à-dire en régime panmictique (Als et al., 2011). Une telle situation se traduit par un brassage au hasard de tous les génotypes composant l'espèce en question. Cette panmixie combinée à une dérive larvaire passive, l'empêche de s'adapter aux contraintes environnementales locales.

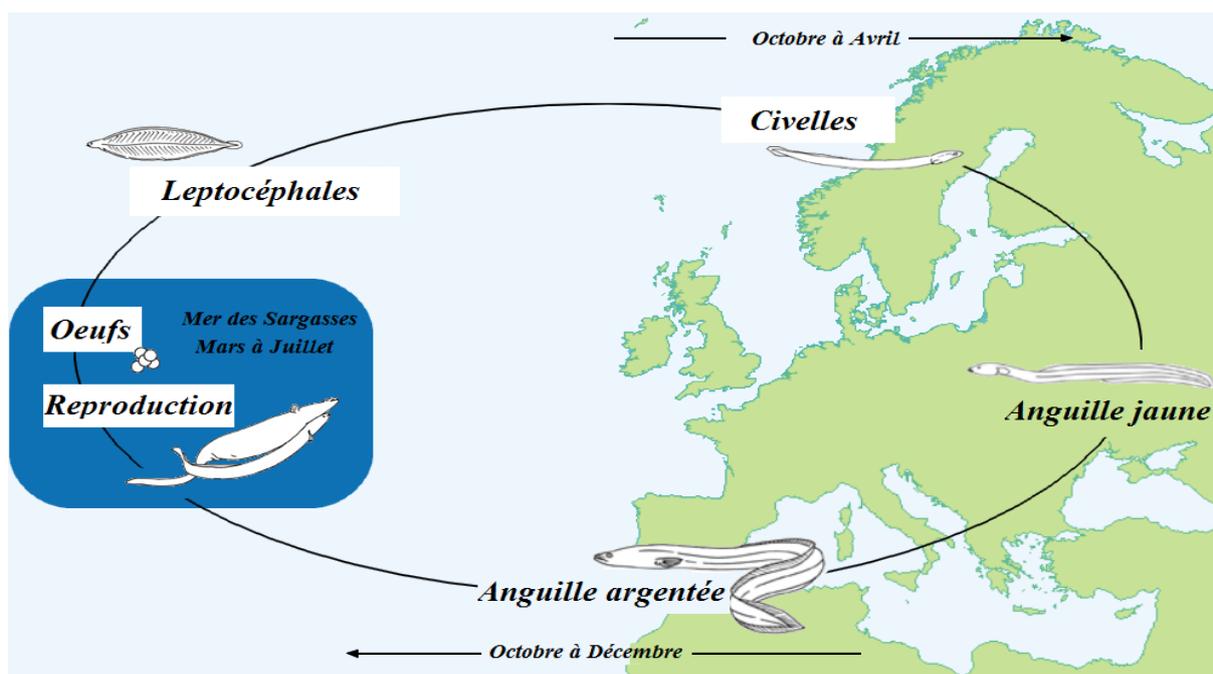


Figure 1 : Cycle de vie de l'anguille européenne (*A. anguilla*) (Dekker 2003, modifié).

Des études établies sur la population de l'anguille européenne ont montré que la valeur de certains de ces traits était corrélée à des gradients environnementaux. Effectivement, son taux de croissance, s'avérait être non-seulement plus faible dans les eaux dulcicoles que les eaux saumâtres (estuariennes) (Daverat et al., 2006), mais aussi fortement variables entre individus d'un même stade (Jellyman, 2001). L'âge et la taille atteinte lors de leur migration vers l'Océan Atlantique, sont également variables (Jellyman, 2001). De plus, les femelles grandissent plus lentement que les mâles, mais ont en revanche une taille à l'argenteure supérieure. Par ailleurs, on observe une majorité de femelles en amont des bassins versants. Ainsi, les études suggéraient que ces femelles étaient caractérisées par une stratégie de vie basée sur une maximisation de la taille (Helfman et al., 1987). La grande aire de répartition, la dérive larvaire passive et la panmixie limite les possibilités d'adaptation locale. Ainsi, la plasticité phénotypique de cette espèce pourrait constituer une réponse adaptative face à la variabilité environnementale qui expliquerait totalement, ou à moindre mesure, partiellement la variabilité phénotypique observée. Ainsi, de récents travaux (Drouineau et al., 2014; Mateo et al., submitted) montrent que la plupart des patrons issus de la littérature peuvent être reproduits si l'on suppose qu'il existe bien une plasticité adaptative.

Dans ce travail, nous nous posons malgré tout la question, de préciser dans quelles conditions d'environnement et de dynamique des populations, une telle plasticité a pu être retenue par la sélection naturelle. De plus, cette espèce est en fort déclin depuis les années 80 (Dekker, 2003), à tel point qu'elle est classée depuis 2008 en danger critique d'extinction (indice CR.) par l'UICN (statut réactualisé en 2014). Un plan de gestion initié par l'Europe impose au niveau de chaque unité de gestion une amélioration de la qualité des habitats et une réduction de toutes les mortalités anthropiques. Devant ces nouvelles conditions, nous nous posons également la question de savoir si la plasticité sélectionnée dans des conditions de forte abondance, reste une adaptation dans un contexte d'effondrement de la population, sachant que la densité-dépendance est un facteur favorisant l'émergence de la plasticité phénotypique.

L'objectif de ce travail inclus dans la thèse « *La plasticité phénotypique chez l'anguille européenne : réponse adaptative à la variabilité environnementale ?* » (menée par Maria MATEO, deuxième année de doctorat à IRSTEA Bordeaux) est donc d'explorer, par le biais de la modélisation, dans quelle situation (i) d'environnement, (ii) de densité d'individus, (iii) de coût de plasticité, la plasticité phénotypique a pu être sélectionnée par l'environnement, c'est-à-dire dans quelle situation, le gain d'aptitude phénotypique lié à la plasticité phénotypique, compense son coût. Dans un second temps, en vue du contexte de déclin de population menée éventuellement par les pressions anthropiques (Dekker, 2003), nous chercherons à voir si cette adaptation n'est pas devenue une maladaptation étant donnée la forte densité-dépendance dans la dynamique des populations de l'anguille (Bevacqua et al., 2011). Finalement, les mesures de gestion déjà entreprises sur cette espèce pourront alors être correctement réajustées si besoin, et se révéler plus efficaces.

Pour répondre à ces questions, une approche théorique par construction puis exploration d'un modèle individu-centré a été conduite. L'hypothèse de départ suit celle de la thèse décrite ci-dessus, et consistera donc de partir du principe que la plasticité phénotypique est adaptative chez l'anguille européenne.

2. Matériel et Méthodes

2.1. Présentation du modèle

La description du modèle suit le protocole ODD (Overview, Designs and Details) proposé par Grimm et al. (2006). Le modèle a été développé en Python version 3.5.1 (van Rossum, 2016) en utilisant l'éditeur Spyder.

2.1.1 Principe général

Objectif

MaxEel est un modèle individu-centré stochastique (*Individual Based Model* ou *IBM*). L'objectif général du modèle est de simuler l'évolution d'une norme de réaction, la longueur à maturité dans divers environnements, afin d'explorer dans quelles conditions, la plasticité phénotypique peut-être sélectionnée comme réponse adaptative pour l'anguille européenne malgré les coûts de mise en œuvre. Il s'agit également de voir si cette réponse adaptative demeure d'une adaptation dans un contexte d'effondrement des effectifs.

Variables d'état et échelles temporelle

Echelle temporelle : Le modèle a un pas de temps annuel (unité discrète), au cours de laquelle ont lieu une succession de processus (survie, croissance, maturation, reproduction).

Entités : Le modèle est composé de trois entités différentes : les individus, les bassins versants et la Mer des Sargasses. Les individus uniquement femelles, sont décrits par plusieurs variables d'état comprenant leur âge, l'identité du milieu où ils vivent, et leur norme de réaction, c'est-à-dire la longueur à laquelle ils matureront dans chacun des bassins versants.

L'environnement est constitué de trois bassins versants, dans lesquels les individus vont grandir jusqu'à leur maturation. Une fois ce stade atteint, ces derniers sortent du bassin versant en question pour aller se reproduire et donner de nouveaux individus dans la Mer des Sargasses. Chaque bassin versant est caractérisé par un taux de croissance (Pauly, 1980) et de mortalité (Bevacqua et al., 2010) dépendant tous deux de la température du milieu. Le nombre d'individus est limité par une capacité portante afin de mimer une situation de ressources limitées.

La mer des Sargasses contient les nouveaux individus (leptocéphales) issus de la reproduction et n'ayant pas encore de bassin versant attribué. La répartition des leptocéphales dans chaque milieu est réalisée via un tirage suivant une distribution multinomiale, reflétant ainsi leur déplacement passif à ce stade de vie.

Vue d'ensemble des processus et leur déroulement

A chaque pas de temps, 6 processus successifs ont lieu :

- (i) distribution aléatoire des individus (larves) de la mer des Sargasses vers les bassins versants.
- (ii) survie des individus dans les bassins versants.
- (iii) développement (croissance) des individus dans les bassins versants selon une courbe de Von Bertalanffy (Drouineau et al., 2014).
- (iv) maturation des individus en fonction de leur norme de réaction.
- (v) reproduction des individus matures ; le nombre de descendants étant une fonction de leur taux de fécondité, et du type de coût liée à la plasticité de leur norme.
- (vi) naissance des individus qui sont caractérisés par une future norme de réaction variable héritée de leur mère, après d'éventuelles mutations.

Finalement, l'ensemble de ces processus se répète et la simulation se termine lorsque nous arrivons au bout de la durée définie dans notre modèle. L'information tirée de l'ensemble des sous-modèles peut être synthétisée dans la figure 2 ci-dessous.

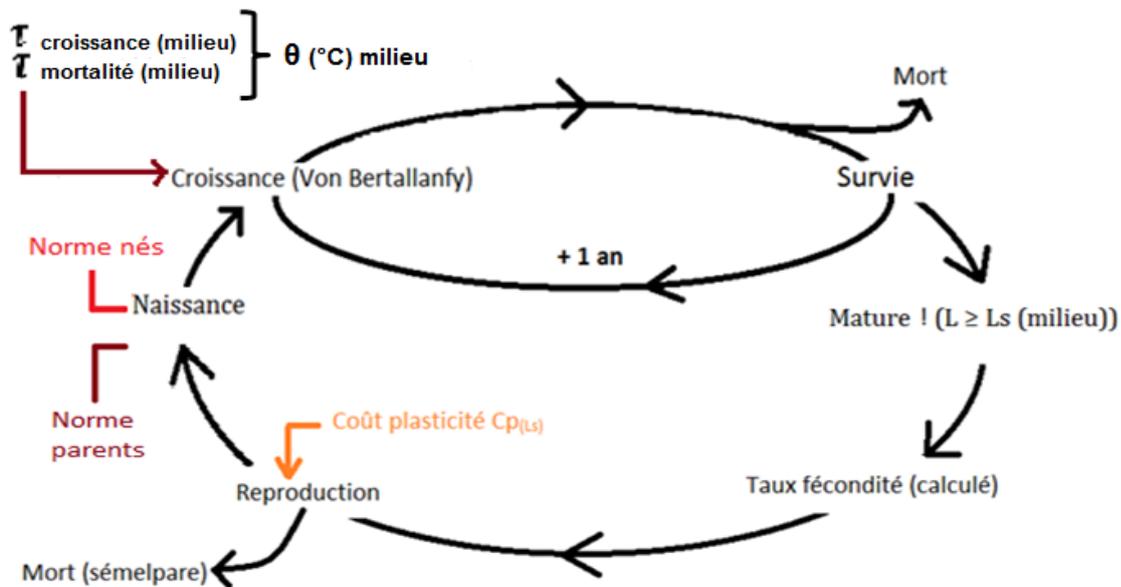


Figure 2: Implémentation du cycle de vie du modèle individu-centré de l’anguille européenne, exposant les processus intervenant à chaque étape et leur transitions.

2.1.2 Concepts de construction du modèle

Principes de base

Une approche individu-centrée est utilisée dans notre modèle afin de décrire les normes de réactions du trait à ce niveau.

Emergence : Le modèle permet de suivre l’émergence ou non d’une norme plastique par la sélection naturelle.

Adaptation : Les individus n’ont pas de mécanismes d’adaptation propres. Seules leurs normes de réaction, plastique ou non, issue de la sélection naturelle, leur permet d’être adapté à leur environnement ou non.

Détection : Dans notre modèle, les individus détectent automatiquement s’ils ont atteint la longueur à maturité correspondant au milieu. Si c’est le cas, ils se dirigent directement hors de l’environnement construit pour achever leur cycle de vie par le biais de la reproduction.

Interaction : Les interactions entre individus se produisent à deux niveaux de la dynamique des populations : au travers de d’une mortalité naturelle densité-dépendante dans les bassins, et de la capacité d’accueil.

Stochasticité : Les processus stochastiques interviennent à différents moments. Premièrement, au cours de la distribution des larves entre bassins versants via un tirage multinomial et au moment de l’initialisation par tirage d’une norme pour les individus initiaux. Deuxièmement, dans le taux de survie des individus (tirage aléatoire suivant la loi de Bernoulli) après avoir terminé leur phase de croissance. Enfin, lors de la dernière phase du cycle de l’anguille, la norme transmise à chaque descendant différente ou non de leurs parents, dépend d’une loi

normale centrée sur 0 et d'écart-type σ 0,01 (cf. ci-dessous : **Table 1** et en détail dans *Entrées du modèle*).

Observations : A la fin de chaque simulation, on récupère la norme de réaction de tous les survivants, puis on calcule la variance de leur norme, leurs amplitudes ainsi que le coût lié à la plasticité phénotypique. Les moyennes de ces trois indicateurs (notés respectivement σ^2 , A et Cp) sont alors calculées sur l'ensemble de ces individus. Les deux premiers indicateurs fournissent des informations sur le degré de plasticité des normes sélectionnées, et le troisième sur les coûts qui y sont liées.

2.1.3. Détails du modèle

Phase d'initialisation

À l'instant initial t_0 , la population est constituée de N individus dont la norme est générée par des tirages dans des lois uniformes entre 40cm et L_∞ . La capacité portante des trois bassins versantes est fixée à 1000 individus.

Entrées du modèle

Notre modèle se compose 19 paramètres d'entrée figurant dans la table 1. L'essentiel des valeurs choisies provient de la littérature.

Table 1: Liste et description des paramètres d'entrées du modèle. Les paramètres variant entre chaque simulation figurent *en italique*, en plus de leur valeur par défaut. Les paramètres présentés entre crochets correspondent à une valeur par milieu (e.g : [milieu1; milieu2; milieu3]).

Nom du paramètre	Description	Valeur de référence	Deuxième valeur	Troisième valeur	Référence
T	Durée d'une simulation	1000			
N	Nombre d'individus au temps t_0	1000			
Capacity	Capacité portante des milieux	1000			
Lmatmin	Longueur à maturité minimale	40			De Leo et Gatto (1995)
Lmatmax	Longueur à maturité maximale	76,2			De Leo et Gatto (1995)
L_∞	Longueur asymptotique	76,2			De Leo et Gatto (1995)
<i>Distr</i>	<i>Distribution des individus dans les milieux</i>	<i>[1/3 ; 1/3 ; 1/3]</i>	<i>[3/5 ; 1/5 ; 1/5]</i>	<i>[1/5 ; 1/5 ; 3/5]</i>	
Mref	Mortalité naturelle de référence	0,138			Dekker (1999)
Tref	Température de référence	11,4			Mitchell et Jonas (2005)
<i>T</i>	<i>Température des milieux</i>	<i>[Tref ; Tref ± 0.5]</i>	<i>[Tref ; Tref ± 5]</i>	<i>[Tref ; Tref ± 2]</i>	
<i>A</i>	<i>Intensité de la densité-dépendance</i>	<i>0</i>	<i>0,00005</i>	<i>0,0001</i>	<i>Drouineau et al. (2014)</i>
<i>a1</i>	<i>Coefficient de régression de fécondité</i>	<i>8846</i>			<i>Andrello et al. (2011) ; Melià et al. (2006)</i>

A	Coefficient de régression de fécondité	1,387			Andrello et al. (2011) ; Melià et al. (2006)
B	Coefficient de régression de fécondité	3.2			Andrello et al. (2011)
C	<i>Intensité du coût à la plasticité</i>	0	0,5	1	Ernande et Dieckmann (2004)
B	<i>Type de coût de plasticité</i>	0	0,5	1	Ernande et Dieckmann (2004)
proba_mutation	Probabilité que le trait du descendant soit différent des parents	0,01			Drouineau et al. (2014)
Σ	Ecart-type de la norme du trait	0,05			Drouineau et al. (2014)
τ survie	Taux de survie des individus naissants	1,310.10 ⁻⁷			

Sous-modèles

Croissance, taux intrinsèques de croissance et de mortalité : Quand les individus ont été assignés dans leur milieu, ils commencent à grandir en fonction des conditions environnementales imposées du bassin-versant. Ainsi, chaque individu suit une loi de croissance de Von Bertalanffy (1938) (Drouineau et al., 2014) donnée par l'équation ci-dessous :

$$1) L_{(i,j)} = L_{\infty} [1 - e^{K(j)(A-A_0)}]$$

où $L_{(i,j)}$ est la longueur de l'individu i dans le milieu j et L_{∞} est le paramètre de longueur asymptotique décrit dans la table 1. A correspond à l'âge de l'individu à l'instant t . K correspond au taux de croissance instantané dans le bassin versant, lié à sa température, et suit l'équation de Pauly (1980) tel que :

$$2) \log_{10} M = -0,0066 - 0,279 \log_{10} L_{\infty} + 0,6543 \log_{10} K + 0,4634 \log_{10} T$$

$$\text{d'où: } K = e^{\frac{\log 10}{0,6543*(\log_{10}M+0,279\log_{10}L_{\infty}-0,4634\log_{10}T+0,0066)}}$$

avec T , la température du bassin. M est le taux de mortalité instantané du bassin qui est une fonction de la température selon la formule adaptée de Bevacqua et al. (2010) :

$$3) M = Mref * e^{-E/kT}$$

$$M = Mref * e^{\left(\frac{E * (T - Tref)}{k * (T + 273,15) * (Tref + 273,15)}\right)}$$

Ces taux doivent inclure une mortalité naturelle de référence ($Mref$) couplée à une température ($Tref$). Pour ce faire, la valeur de cette mortalité naturelle correspond à celle décrite par Dekker (1999) et comprend l'ensemble des stades de vie de l'espèce. La valeur de la température de référence a été estimée au Lac Rautjärvi (Evo, Finlande). Ce lac est composé lui-même de trois bassins (« Alinen Rautjärvi », « Keskinen Rautjärvi » et « Ylinen Rautjärvi »).

Du fait de la difficulté d'obtenir de telles données, nous avons décidé de nous appuyer sur la température de l'air recensée cette année (1955), facteur évalué comme un bon proxy de la température de l'eau. Pour ce faire, la base de données « CRU TS 2.1 data set » (CRU TS pour *Climate Research Units Time-series*) (Mitchell et Jones 2005) qui a collecté des données de températures en plusieurs points dans le monde de 1901 à 2002 a été utilisée. Les coordonnées (en degré décimaux (D.D)) du centre de chacun de ces bassins finnois ont ensuite été déterminées pour positionner le barycentre. Ainsi, la valeur recherchée correspond à la moyenne estivale 1955 localisé en ce point.

Survie des individus : La survie est modélisée selon un tirage de Bernouilli, pour lequel la probabilité de survie est donnée par l'équation de dynamique des populations classique avec un terme de densité-dépendance.

$$4) Pr = e^{-(M+\alpha N)}$$

où N correspond au nombre d'individus présents dans le bassin-versant j, et α à l'intensité de densité-dépendance des individus (**Table 1**). Si les individus survivent et n'ont pas encore atteints la longueur à l'argenteure pour le milieu, ils continuent de grandir en prenant un an de plus (à l'âge A+1). En revanche, s'ils ont au moins atteint cette longueur, alors ils sortent du bassin pour aller se reproduire.

Fécondité : Si un individu a acquis la taille à maturité nécessaire pour le milieu L_s , sa fécondité est donnée par une relation allométrique, fonction puissance de sa longueur :

$$5) F = a_1 + a * L_s^b ;$$

où a_1 , a et b sont les coefficients de régression déterminés par Andrello et al. (2011) et Melià et al. (2006) (**Table 1**).

Coût de la plasticité : Lorsque les individus se reproduisent, le nombre d'œufs obtenu est pondéré par le coût lié à la plasticité du trait, afin de refléter des situations de compromis face à l'environnement rencontré. Pour cela, le coût d'une norme pour un individu dans le bassin i est calculée à partir de la relation suivante (modifiée de Ernande et Dieckmann (2004)).

$$6) Cp = \frac{L_s(i)^\beta}{\sum_{j=1}^3 0,33 * L_s(i)^\beta} * c * \frac{distr[i]^\beta}{\sum_{j=1}^3 0,33 * distr[j]^\beta}$$

avec $L_{s(i)}$, la valeur de la norme pour le bassin i, c l'intensité du coût et $distr[i]$ la probabilité qu'un individu soit envoyé vers le milieu i. Le terme β mis en exposant, exprime un type de coût (DeWitt et al., 1998). Quand $\beta = 0$, il s'agit d'un coût de maintenance : il s'exprime par rapport à la capacité du trait de l'individu à rester plastique. Quand $\beta = 1$, il s'agit d'un coût de production : celui-ci s'exprime à chaque fois que le trait se forme.

Calcul du nombre de descendants : Le nombre de descendants est calculé comme une fonction de la fécondité F et du coût Cp. Pour prendre en compte un taux de survie des œufs, F est pondéré en la multipliant par un terme τ :

$$7) \tau = \frac{1}{[a_1 + a * L_s(60)^b]} * \left(\frac{L_\infty - L_s(60)}{L_\infty} \right)^{-\frac{M_{ref}}{K_{ref}}}$$

ce terme τ permet qu'en moyenne, une femelle de 60cm non-plastique et placée dans un bassin de référence produise un descendant. Il évite une explosion du nombre d'individu. K_{ref}

représente le taux de croissance instantané du bassin de référence résultant du couple Mref-Tref.

Norme des descendants : Les descendants obtiennent une norme de réaction pouvant différer de leurs parents. Pour chaque valeur de la norme, l'occurrence d'une mutation est issue d'un tirage de Bernouilli de probabilité 0,05. S'il y a mutation, la nouvelle valeur est alors issue d'un tirage aléatoire.

$$8) L_s(i) = L_s(i) * e^{(X \sim N(0, \sigma))}$$

où le trait transmis obéit à une loi de probabilité normale centrée sur 0 et d'écart-type 0,01 (σ).

Répartition des larves dans les bassins versants : La répartition des larves entre bassins versants se produit dès lors que les individus naissent (les larves) avec leur norme de réaction du trait. Pour refléter réellement cette étape du cycle de vie, les individus se dispersent aléatoirement en suivant une loi de probabilité multinomiale.

2.2. Exploration numérique du modèle

L'exploration numérique du modèle permet de déterminer les principales sources de variations des sorties observées parmi l'ensemble des paramètres posé dans notre modèle, c'est-à-dire celles qui influencent fortement sur l'émergence de la plasticité phénotypique.

Cinq variables d'entrées ont été identifiées, dont la liste des valeurs, en plus de celles choisies dans le scénario de référence, est illustrée plus haut dans la table 1 (4^{ème} colonne « Valeurs de paramètres variant »). Pour les paramètres α contrôlant l'intensité de densité-dépendance, c l'intensité du coût et β le type de coût, une valeur nulle, intermédiaire et forte ont été choisies respectivement. Quand $\alpha = 0$, il s'agit d'un scénario sans densité-dépendance ; avec $\alpha = 5,0 \cdot 10^{-5}$ puis $\alpha = 1,0 \cdot 10^{-4}$, des scénarii avec une densité-dépendance de plus en plus forte. Pour $c = 0$, il n'y a aucune intensité de coût (et donc aucun coût global, équation 6)) pour un individu à être plastique ; puis des situations avec $c = 0,5$ et $c = 1$, correspondent à des situations d'intensité de coût intermédiaire et maximale. Pour $\beta = 0$, le coût engendré est seulement dû au maintien de la plasticité du trait, alors qu'à $\beta = 1$, le coût est au contraire dû uniquement à la production du trait plastique. Lorsque $\beta = 0,5$, il s'agit d'une situation de mélange entre ces deux types de coût. Le paramètre ΔT détermine le contraste environnemental entre les bassins versants le plus chaud (i.e. le plus favorable) et le plus froid, le dernier bassin versant correspondant toujours à un milieu avec la température de référence (**Table 1**). Ces milieux peuvent porter un contraste de façon très atténué ($\Delta T = 0,5$, valeur de référence), plus marqué ($\Delta T = 2$) ou très fort ($\Delta T = 5$). Enfin, pour le paramètre contrôlant la répartition des larves, trois scénarii ont été créés : une distribution égale entre les trois bassins (distr = [1/3 ; 1/3 ; 1/3]), inégale vers le milieu le moins favorable (distr = [3/5 ; 1/5 ; 1/5]) et inégale vers le plus favorable (distr = [1/5 ; 1/5 ; 3/5]).

Toutes les combinaisons de ces valeurs expliquées ci-dessus, nous ont permis de construire la totalité de nos scénarii, soit 243 combinaisons ($3^5 = 243$ combinaisons). Enfin, le

modèle étant stochastique, dix réplicats ont été réalisés pour chaque combinaison, résultant de 2430 simulations. Pour chaque combinaison, les normes de réaction de la longueur à l'argenteure de chaque survivant ont été utilisées pour calculer trois indicateurs.

2.3. Analyses statistiques

Une première analyse exploratoire a été réalisée afin de confirmer si la plasticité phénotypique du trait est sélectionnée comme réponse adaptative malgré les conditions environnementales, de densité-dépendance et de coût. Pour ce faire, l'utilisation de statistiques univariées a d'abord été nécessaire. Toutes les données ont été testées pour vérifier la normalité et l'homoscédasticité des trois indicateurs, en utilisant respectivement le test de Shapiro-Wilk et le test de Bartlett. La condition de normalité ayant été respectée dans notre première analyse, un test t de conformité a été utilisé sur chaque indicateur, pour savoir si les processus stochastiques étaient clairement visibles. Dans nos analyses suivantes, qui consistaient à regarder l'influence de chaque paramètre sur les trois indicateurs, ces conditions n'étaient pas respectées. En conséquence des tests non-paramétrique de Kruskal-Wallis ont été employés. Un test *post-hoc* de Nemenyi a été ensuite utilisé pour déterminer quelles étaient les modalités ces différences se produisaient.

Par la suite, un modèle linéaire a été réalisé pour chaque indicateur afin d'explorer l'impact des paramètres sur ce trait. Une procédure itérative selon le critère d'information d'Akaike (*Akaike Information Criterion (AIC)*) a été utilisée pour construire les trois modèles les plus pertinents (**Table 1**).

Les analyses de variance qui en découlent ont été réalisées par un test de Fisher pour estimer quels paramètres étaient significatifs, puis entre chaque modalité d'un paramètre et leurs interactions, par un test *post-hoc* de Tukey. Pour valider chacun des modèles, l'étude graphique de la normalité par la droite de Henry (*Quantile-Quantile plot* en anglais), de l'homoscédasticité, de l'indépendance et des points extrêmes a été rigoureusement regardée (**Annexes**). Ceci a requis par ailleurs la transformation logarithmique des réponses de chaque modèle.

Toutes les analyses statistiques ont été appliquées avec le logiciel R 3.3.0. Les conditions d'applications propres à chaque test ont été vérifiées avec un intervalle de confiance de 95 % (I.C_{95%}). En conséquence « * », « ** » et « *** » indiquent des valeurs *P* comprises dans des intervalles de [0,01 ; 0,05], [0,001 ; 0,01[, et [0 ; 0,001[respectivement. Un résultat non-significatif est figuré par l'annotation « > 0,05 ».

3. Résultats

3.1. Evaluation de la stochasticité du modèle

La moyenne logarithmique de chaque combinaison a été calculée pour les trois indicateurs, représentées par les fréquences de distributions (**Figure 3**). Chaque moyenne ayant été obtenue à partir des dix réplicats. Afin de remarquer si les processus stochastiques sont significativement observables, chaque distribution est regardée par rapport à la moyenne logarithmique globale de chaque indicateur (représentée par les droites jaunes). Les tests t de conformité effectués indiquaient que la composante stochastique de notre modèle est non-négligeable, quel que ce soit l'indicateur. En effet, la moyenne de la distribution de chacun des trois indicateurs sortait de l'intervalle de confiance de sa moyenne logarithmique globale ($\bar{\sigma}^2_{\text{intra}} = -0,48$, I.C_{95 %} $\sigma^2 = [0,63 ; 0,67]$; $\bar{A}_{\text{intra}} = 0,80$, I.C_{95 %} $A = [1,28 ; 1,32]$; $\bar{C}_{\text{ptra}} = -2,50$, I.C_{95 %} $C_p = [-1,34 ; -1,40]$).

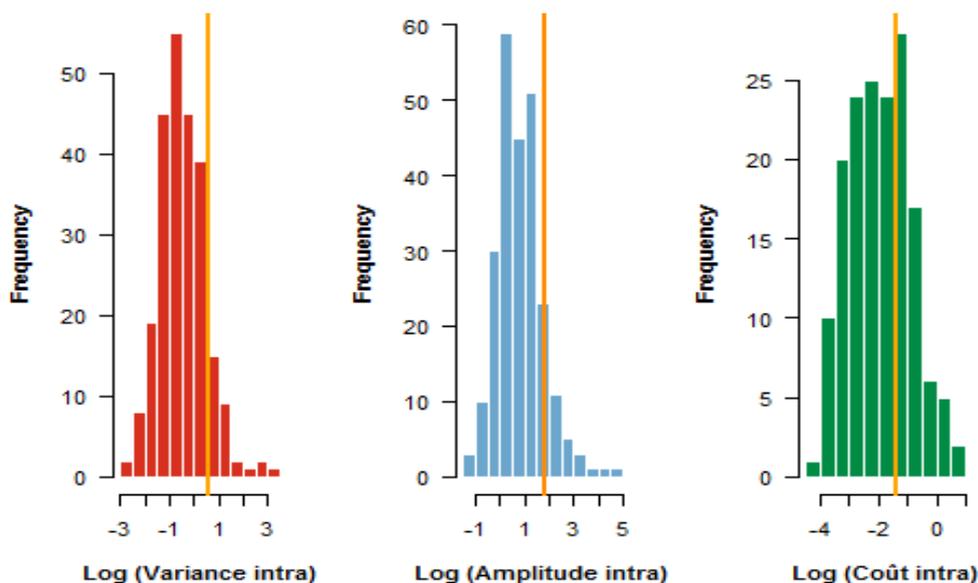


Figure 3: Fréquence absolue du logarithme des trois indicateurs intragroupes de la norme de réaction du trait. La droite jaune indique la moyenne logarithmique correspondante globale (toute combinaison confondue).

3.2. Exploration numérique du modèle : quels paramètres favorisent l'émergence de la plasticité ?

Intensité du coût à la plasticité phénotypique

Le test de Kruskal-Wallis permet de montrer que les trois indicateurs de sortie sont significativement différents selon l'intensité du coût ($\chi^2_{\sigma^2} = 827$; ddl = 2 ; $P = ***$) ($\chi^2_A = 821$; ddl = 2 ; $P = ***$) ($\chi^2_{C_p} = 1711$; ddl = 2 ; $P = ***$) (**Figure 4**). Une intensité de coût

nul n'engendre pas de coûts, ce qui maximise l'émergence de la plasticité phénotypique du trait étudié chez les anguilles d'Europe. Toutefois, nous remarquons qu'elle se maintient à un niveau non-négligeable lorsque l'intensité du coût est maximale (à $c = 1$, $\sigma^2 \neq 0$). Selon notre formule (Ernande et Dieckmann, 2004), le coût correspond à une pénalité sur le nombre de descendants. Nous remarquons que qu'avec un coût maximal, chaque individu perd quasiment 0,5 descendants, alors que l'on a fixé le modèle pour qu'un individu de 60cm produise en moyenne un descendant. Le coût est donc loin d'être négligeable.

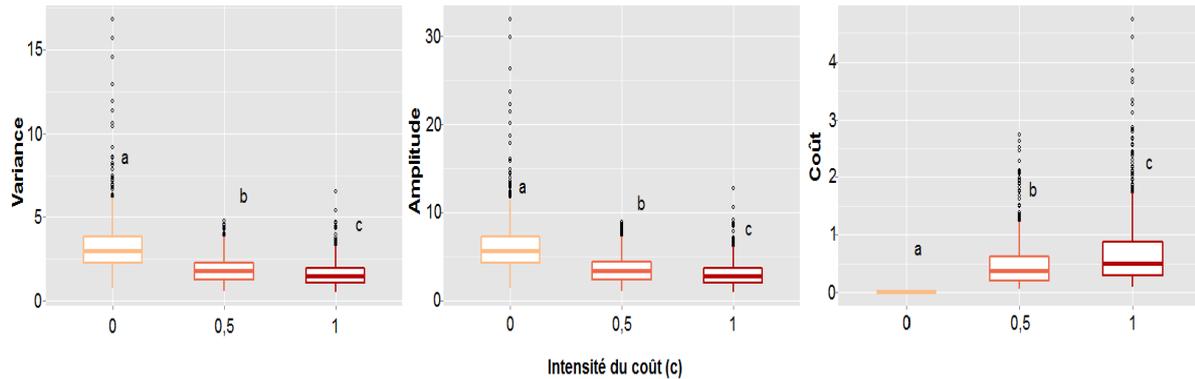


Figure 4: Comportement de la variance (σ^2), de l'amplitude (A) et du coût lié à la plasticité du trait (C_p) selon les trois valeurs de l'intensité du coût « c » ($n = 2430$). Les lettres indiquées illustrent la significativité des résultats entre les modalités des résultats si elles diffèrent.

Intensité de la densité-dépendance

Lorsque l'on s'intéresse au comportement de nos indicateurs face à ce second paramètre, nous observons des différences significatives et allant dans un sens croissant ($\chi^2_{\sigma^2} = 31$; ddl = 2 ; $P = ***$) ($\chi^2_A = 32$; ddl = 2 ; $P = ***$) ($\chi^2_{C_p} = 7,6$; ddl = 2 ; $P = ***$). La plasticité phénotypique est d'autant plus marquée et coûteuse que l'intensité de densité-dépendance est forte (**Figure 5**). De plus, il est intéressant d'observer que dans une situation où les individus ne sont pas soumis à la densité-dépendance, σ^2 , A et C_p sont toujours présents (à $\alpha = 0$: σ^2 , A et $C_p \neq 0$). Ceci traduit que la variabilité environnementale peut être suffisante pour que la plasticité puisse être sélectionnée d'une part, et qu'une absence d'intensité de densité-dépendance serait une situation désavantageuse à l'émergence de cette plasticité d'autre part.

Cependant, σ^2 et A se démarquent de façon similaire en deux niveaux : à intensité de densité-dépendance nulle et non-nulle ($P_{(0-0,0001)} = ***$; $P_{(0-0,00005)} = ***$), pouvant expliquer un effet limité du paramètre. Tandis que C_p ne semble pas varier à une intensité intermédiaire ($P_{(0,0,00005)} > 0,05$; $P_{(0,00005-0,0001)} > 0,05$), démontrant qu'il est aussi coûteux à ce niveau pour les anguilles de produire une norme plastique que dans une situation sans densité-dépendance.

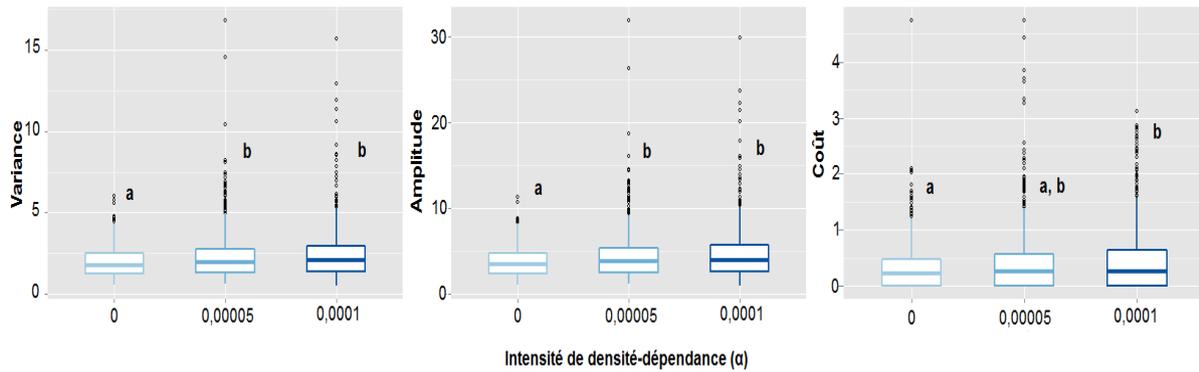


Figure 5: Comportement de la variance (σ^2), de l'amplitude (A) et du coût lié à la plasticité du trait (C_p) selon les trois valeurs de l'intensité de densité-dépendance (α) ($n = 2430$). Les lettres indiquées illustrent la significativité des résultats entre les modalités si elles diffèrent.

Distribution des larves dans les bassins versants

Une répartition homogène des leptocephales dans les bassins versants semble être la meilleure condition pour l'émergence de la plasticité phénotypique du trait (**Figure 6**). En effet, σ^2 et A se distinguent vis-à-vis des deux autres situations ($P_{(\text{favorable au milieu chaud} - \text{homogène})} = *$; $P_{(\text{favorable au milieu froid} - \text{homogène})} = *$). En revanche, quel que soit le mode de répartition des larves d'anguilles vers les milieux, le coût est vraisemblablement identique ($\chi^2_{\text{Coût}} = 3,2$; ddl = 2 ; $P > 0,05$). Dans ce sens, et à l'étude seul de ce paramètre, une situation de répartition identique des larves confirme être la meilleure condition à l'émergence de cette plasticité.

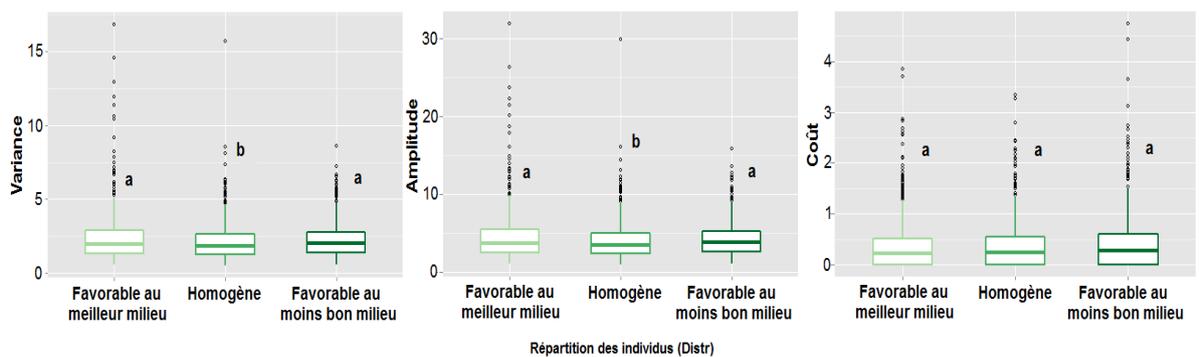


Figure 6: Comportement de la variance (σ^2), de l'amplitude (A) et du coût lié à la plasticité du trait (C_p) selon les trois valeurs de la répartition des leptocephales parmi les trois milieux issus du modèle ($n=2430$). « Favorable au meilleur milieu » indique une répartition plus importante des larves d'anguille dans ce milieu, de même pour la condition « Favorable au moins bon milieu ». « Homogène » signifie que ces larves sont réparties identiquement dans les trois bassins versants. Les lettres indiquées illustrent la significativité des résultats entre les modalités si elles diffèrent.

Variabilité de la température entre milieux

L'environnement abiotique de chacun des trois milieux, représenté par des écarts de température entre le milieu le plus froid et le plus chaud, révèle que plus ils sont contrastés plus la plasticité phénotypique du trait se manifeste ($P_{\text{Variance (0,5 - 5)}} = **$; $P_{\text{Amplitude (0,5 - 5)}} = ***$) (**Figure 7**). Cependant, il est judicieux d'observer que ce paramètre ne prend effet qu'à deux niveaux : entre milieux identiques et très contrastés ($P_{(0,5 - 2)} > 0,5$; $P_{(2 - 5)} > 0,5$).

Par ailleurs, de même que dans l'analyse du paramètre précédent, il existe bien un coût à la plasticité de ce trait (σ^2 et $A \neq 0$), mais identique quelle que soit le contraste environnemental entre les milieux ($\chi^2_{\text{Coût}} = 3,1$; $\text{ddl} = 2$; $P > 0,05$).

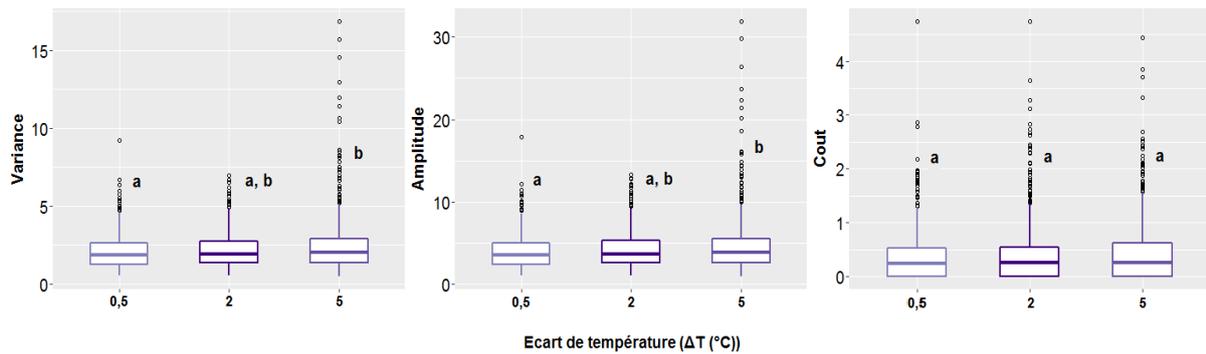


Figure 7: Comportement de la variance (σ^2), de l'amplitude (A) et du coût lié à la plasticité (C_p) du trait selon les trois valeurs de l'écart entre le milieu le plus froid et le plus chaud (ΔT ($^{\circ}\text{C}$)) ($n=2430$) (e.g : $\Delta T = 5$ correspond à des milieux très contrastés, ou encore à la combinaison [Tref ; Tref \pm 5]). Les lettres indiquées illustrent la significativité des résultats si elles diffèrent entre les modalités.

Type de coût lié à la plasticité

Le type de coût lié à la plasticité, dernier paramètre variant à analyser, ne semble agir sur aucun des trois indicateurs choisis ($\chi^2_{\text{Variance}} = 0,50$; $\text{ddl} = 2$; $P > 0,05$) ($\chi^2_{\text{Amplitude}} = 0,56$; $\text{ddl} = 2$; $P > 0,05$) ($\chi^2_{\text{Coût}} = 0,40$; $\text{ddl} = 2$; $P > 0,05$) (**Figure 8**). L'émergence de la plasticité de ce trait ne dépend donc pas du type de coût.

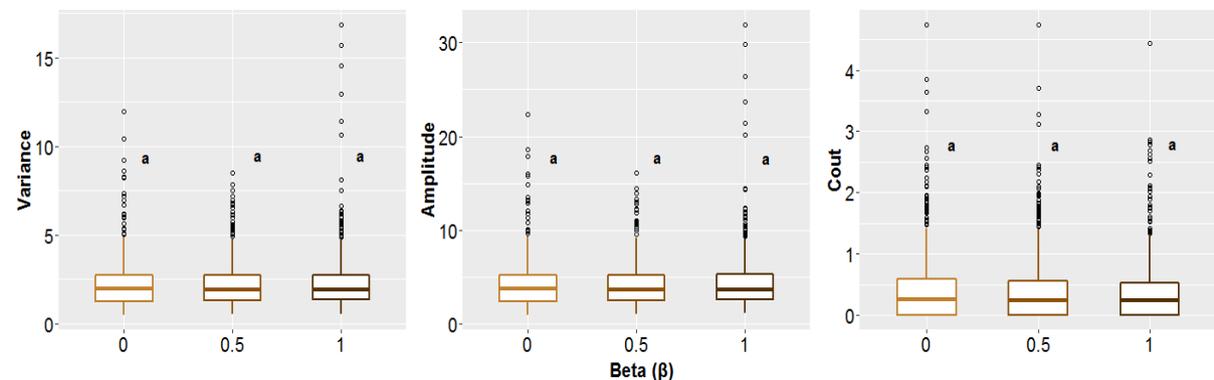


Figure 8: Comportement de la variance (σ^2), de l'amplitude (A) et du coût lié à la plasticité (C_p) du trait selon les trois valeurs de type de coût à la plasticité (β) ($n=2430$). Conformément à la formule d'Ernande et Dieckmann (2004), un coût de maintenance équivaut à $\beta = 0$, et un coût de production à $\beta = 1$. Les lettres indiquées illustrent la significativité des résultats si elles diffèrent entre les modalités.

3.3. Modèles linéaires des indicateurs

L'analyse des modèles linéaires a été effectuée pour chaque indicateur dans le but d'explorer l'impact des paramètres sur la norme de la longueur à l'argenture des anguilles d'Europe. Cette analyse montre que la constante d'intensité du coût c est le paramètre qui conditionne largement, et sans surprise, la sélection d'une norme plastique, pour les modèles σ^2 et A, ce qui n'est pas le cas du modèle Cp (**Table 2, Variance expliquée (%)**). Ces deux premiers modèles répondent négativement à ce paramètre, confirmant que plus le coût est élevé moins la plasticité est sélectionnée.

L'intensité de la densité-dépendance α explique avec beaucoup moins de poids la variance des indicateurs étudiés (environ 1,5%), montrant qu'elle constitue le paramètre secondaire dans l'émergence de la plasticité du trait. Ce paramètre agit positivement sur les modèles σ^2 , A et Cp. Ainsi, plus la densité-dépendance des individus est importante, plus cette plasticité est prononcée et coûteuse.

La similarité des environnements, en terme de température ΔT , explique encore moins la variance des données observées (environ 0,7%). Elle agit qualitativement de la même manière que l'intensité de densité-dépendance. Par conséquent, plus les environnements diffèrent plus la plasticité phénotypique du trait se manifeste et est coûteuse.

De façon toute aussi moins importante (environ 0,45%), la distribution aléatoire des leptocéphales dans les trois bassins versants indique que la plasticité du trait est d'autant plus favorisée que la répartition est homogène. Ce qui n'est pas le cas entre situations où les larves s'orientent préférentiellement dans un milieu ($P_{(F1 - F3)} = **$). Face à une telle situation, ce résultat pourrait expliquer une situation de compromis, résidant de l'interaction entre une distribution homogène des larves et une intensité de coût modérée (modèles σ^2 et A : $P_{(c = 0,5 : \text{distr} = \text{Homogène})} = *$) et non avec la densité-dépendance (modèles σ^2 et A : $P_{(\alpha : \text{distr} = \text{Homogène})} > 0,05$).

Pourtant, une intensité de densité-dépendance nulle ($\alpha = 0$), peut s'apparenter à un effondrement de la population d'anguille européenne. Une interaction négative avec ce paramètre conditionne un environnement dans lequel une diminution de la densité-dépendance rend la plasticité d'autant moins adaptative que la population est abondante. Ce paramètre interagit dans ce sens avec la distribution des individus dans les bassins versants. Seule une situation où cette distribution est biaisée vers le milieu le moins favorable avec une intensité de densité-dépendance non-nulle ($\alpha = 5,0 \cdot 10^{-5}$) est significative (modèles σ^2 et A : $P_{(\alpha = 5,0 \cdot 10^{-5} : \text{distr} = F1)} = *$). Ceci confirme logiquement que les individus se répartissant de façon plus importante (et donc une plus grande abondance) dans un environnement peu favorable à l'émergence de la plasticité du trait va de pair avec une plasticité maladaptative.

Il est à remarquer par ailleurs que les modèles σ^2 et A sont sensibles aux mêmes paramètres et avec rigoureusement les mêmes proportions de variance expliquées pour chacun d'eux. Le modèle A semble cependant ne pas dépendre de l'interaction comprenant l'intensité du coût et la similarité des milieux (modèle A : « $c : T$ »).

La méthode de construction des LM établie par le critère d'information d'Akaike renseigne par ailleurs qu'il n'a pas été nécessaire de produire des modèles parcimonieux plus

complexes qu'avec des interactions d'ordre deux. Ces interactions n'expliquent pour autant qu'une très faible part de variation (< 1 % pour chacune d'entre elles).

Finalement, les deux premiers modèles, σ^2 et A, sont en pouvoir d'expliquer 37 % de la variance observée du trait, et 7,4 % pour le modèle Cp.

Table 2: Analyse des écarts du meilleur modèle linéaire (par la méthode du critère d'information d'Akaike) expliquant la variance (σ^2), l'amplitude (A) et le coût lié à la plasticité (Cp), respectivement. « F1 » correspond à la situation « Favorable au moins bon milieu », et « F3 » à la situation « Favorable au meilleur milieu ». Le modèle nul correspond à un modèle sans effet d'un paramètre afin de déterminer l'intercept. Certaines interactions n'ont pas été affichées malgré avoir été incluses avec parcimonie, du fait de leur non-significativité ($P > 0,05$). La part de variance expliquée d'un paramètre pour un modèle, prend en compte les trois modalités.

Modèle	Paramètre	Modalité	Coefficient estimé (pente)	Variance expliquée (%)	P
σ^2	Nul (intercept)		0,96		***
	c	0	0	33	
		0,5	-0,58		***
		1	-0,75		***
	α	0	0	1,4	
		$5,0 \cdot 10^{-5}$	0,15		***
		$1,0 \cdot 10^{-4}$	0,18		***
	ΔT	0,5	0	0,73	
		2	0,064		> 0,05
		5	0,19		***
	distr	F3	0	0,33	
		F1	-0,048		> 0,05
		Homogène	-0,12		*
	c : distr	0,5 : Homogène	0,13	0,34	*
		1 : Homogène	0,09		> 0,05
		0,5 : F1	0,12		*
		1 : F1	0,16		**
	c : ΔT	0,5 : 5	-0,12	0,26	*
		1 : 5	-0,12		*
		0,5 : 2	-0,0043		> 0,05
		1 : 2	-0,0082		> 0,05
	α : distr	$5,0 \cdot 10^{-5}$: Homogène	0,01	0,24	> 0,05
		$1,0 \cdot 10^{-4}$: Homogène	-0,071		> 0,05
		$5,0 \cdot 10^{-5}$: F1	-0,10		*
		$1,0 \cdot 10^{-4}$: F1	-0,047		> 0,05

A	Nul (intercept)		1,60		***
	c	0	0	33	
		0,5	-0,58		***
		1	-0,74		***
	α	0	0	1,4	
		$5,0 \cdot 10^{-5}$	0,14		***
		$1,0 \cdot 10^{-4}$	0,18		***
	ΔT	0,5	0	0,75	
		2	0,064		> 0,05
		5	0,19		***
	distr	F3	0	0,34	
		F1	-0,047		> 0,05
		Homogène	-0,12		*
	c : distr	0,5 : Homogène	0,13	0,32	*
		1 : Homogène	0,090		> 0,05
		0,5 : F1	0,12		*
		1 : F1	0,15		**
	α : distr	$5,0 \cdot 10^{-5}$: Homogène	0,0080	0,26	> 0,05
		$1,0 \cdot 10^{-4}$: Homogène	-0,07		> 0,05
		$5,0 \cdot 10^{-5}$: F1	-0,10		*
		$1,0 \cdot 10^{-4}$: F1	-0,044		> 0,05
Cp	Nul (intercept)		-1,33		***
	c	0	0	4,59	
		0,5	0		> 0,05
		1	0,39		***
	α	0	0	1,51	
		$5,0 \cdot 10^{-5}$	0,17		***
		$1,0 \cdot 10^{-4}$	0,31		**
	ΔT	0,5	0	0,68	
		2	0,10		*
		5	0,16		***
	distr	F3	0	0,59	
		F1	0,14		**
		Homogène	0,051		> 0,05

4. Discussion

L'objectif de cette étude était de déterminer dans un premier temps, les conditions les plus favorables d'environnement, de dynamique des populations et de coût lié à la plasticité qui permettaient de sélectionner la plasticité phénotypique individuelle. Dans un second temps, du fait de la forte densité-dépendance qui dirige la population de l'anguille européenne couplée à son crash démographique actuel, savoir si la plasticité adaptative ne serait pas devenue une maladaptation. Une telle situation ne ferait que renforcer le besoin de mesures de restauration drastiques pour cette espèce. Pour cela, nous avons utilisé une approche de modélisation théorique à partir d'un modèle IBM simulant l'évolution d'une norme de réaction par la sélection naturelle.

4.1. Situations favorables à l'émergence de la plasticité phénotypique chez l'anguille européenne

Intensité du coût à la plasticité

L'analyse qualitative de notre modèle individu-centré a montré logiquement que la constante d'intensité du coût c , était le paramètre prépondérant dans l'évolution de la norme du trait d'intérêt de l'anguille européenne (**Table 2**). La plasticité était d'autant plus sélectionnée que cette intensité, et donc que le coût global, était faible (**Figure 4**). Quand c augmentait, la plasticité individuelle s'atténuait graduellement, et les normes tendaient vers un unique phénotype moyen quel que soit l'environnement rencontré (Ernande et Dieckmann, 2004). Ainsi, lorsque le coût était maximal, la probabilité de produire le phénotype optimal dans chaque environnement disparaissait. Dans ces situations, la longueur à l'argente n'est optimale dans aucun des milieux, les individus ne sont donc pas « parfaitement » adaptés à leur environnement, mais leur longueur à l'argente est un compromis entre les différents milieux. Cependant, à intensité de coût maximale ($c = 1$), la plasticité persistait mais à moindre degré. Dans ce cas précis, une interprétation possible serait que malgré le fort coût existant, les individus n'expriment qu'une étroite gamme de taille à l'argente correspondant aux phénotypes les plus avantageux : l'enveloppe du compromis se réduit.

A l'inverse, cette plasticité était maximale quand le coût était nul (**Figure 4**). Une telle situation ne peut exister dans la nature puisqu'elle supposerait l'absence de toutes contraintes. Ceci n'est cependant pas réaliste d'un point de vue évolutif, puisque tous les individus produiraient une gamme illimitée de phénotypes dans l'environnement et pourraient donc systématiquement adopter la longueur optimale. Ils développeraient une plasticité « infinie » dans le temps, et « parfaite » exprimant la meilleure valeur du trait quel que soit le type d'environnement exploité (DeWitt et al., 1998). Il existe donc obligatoirement des coûts à la plasticité. Ainsi, l'analyse exploratoire du modèle montrait que la plasticité n'a pu être sélectionnée que si les coûts n'étaient pas trop forts, bien que ceux-ci existaient nécessairement.

Intensité de densité-dépendance

Bien que l'effet de ce paramètre était moins conséquent que l'intensité du coût (**Table 2**), la densité-dépendance favorisait l'émergence de la plasticité (**Figure 5**) comme Pfennig et Murphy (2002) avaient réussi à le montrer chez deux espèces de crapauds (*Spea bombifrons* et *S. multiplicata*). L'intensité de densité-dépendance correspondait à l'intensité des interactions entre individus. Plus cette intensité était importante, plus la compétition intra-spécifique s'intensifiait dans les bassins versants. Et donc, plus rares sont les ressources, et plus leurs quêtes seront coûteuses. Ainsi, à forte densité-dépendance, les individus ont donc tout intérêt à adopter des stratégies de survie différentes, et la capacité d'une anguille à exprimer une longueur à l'argenteur plastique pourrait être un tel mécanisme adaptatif. Plus généralement, Ernande et Dieckmann (2004) avaient montré que la densité-dépendance était un facteur favorisant l'émergence d'une plasticité. Une intensité de densité-dépendance moyenne ($\alpha = 5,0 \cdot 10^{-5}$) et forte ($\alpha = 1,0 \cdot 10^{-4}$) montraient néanmoins un effet similaire dans la plasticité phénotypique mais aussi pour le coût (**Figure 5**). Dans ce cas, nous avons déterminé qu'une situation d'intensité de densité-dépendance moyenne ($\alpha = 5,0 \cdot 10^{-5}$) favorisait l'émergence de la plasticité du trait.

Variabilité de la température entre milieux

L'hétérogénéité environnementale des trois bassins versants indiquait que la plasticité phénotypique de la longueur à l'argenteur était davantage sélectionnée si les milieux étaient contrastés par leur température (**Figure 7**) ce qui était cohérent avec la littérature (Pigliucci, 2005). En effet, ces auteurs ont montré que la plasticité phénotypique adaptative pouvait être associée à un environnement très contrasté. Dans notre modèle écologique, si les bassins versants étaient globalement homogènes ($\Delta T \approx 0$), les individus y seraient adaptés en convergeant vers la production d'un seul phénotype. Les individus n'auraient donc pas besoin d'être plastiques et une perte de cette plasticité aurait dû être observée, ce que nous n'avons pas constaté dans notre analyse ($\Delta T = 0,5$; **Figure 7**). Ceci pourrait s'expliquer du fait que ce paramètre était secondaire dans nos modèles linéaires (part de variance expliquée $< 1\%$; **Table 2**), ou que nous n'avons pas simulé de situations avec des milieux à température rigoureusement identiques ($\Delta T = 0$). Une autre raison est que dans le même temps, d'autres facteurs pouvaient favoriser l'émergence de la plasticité, notamment un coût nul et la densité-dépendance forte.

Par ailleurs, le fait d'avoir remarqué une interaction négative entre le contraste des bassins versants et l'intensité du coût (modèle σ^2 , $c : \Delta T$) pouvait expliquer une éventuelle diminution dans le gain en aptitude phénotypique. En fait, plus les bassins étaient hétérogènes, plus les longueurs à l'argenteur optimales dans chacun des bassins versants divergeaient : les normes devaient être de plus en plus plastiques. Si dans le même temps, les intensités de coûts augmentaient, l'avantage procuré par la plasticité tendait à diminuer. Un compromis entre avantages et coûts s'observait de nouveau.

Répartition des leptocéphales dans l'environnement

Le modèle a montré que l'émergence de la plasticité du trait était favorisée lorsque les larves se répartissaient de façon homogène dans les bassins versants (**Figure 6**). Quand les leptocéphales se répartissaient de façon importante vers un milieu, la plasticité était moins marquée. Une explication possible est que dans une situation de répartition non-homogène, les individus tendent à s'adapter préférentiellement à l'environnement vers lequel ils ont le plus de chance d'arriver. Dès lors, la plasticité ne présente plus d'avantage évolutif. D'autre part, on observe d'une interaction négative de ce paramètre avec l'intensité de densité-dépendance, clairement visible quand les larves se dirigeaient vers le milieu le moins avantageux (**Table 2**). Dans ce cas précis, une adaptation au milieu vers lesquels les individus vont le plus n'est pas optimale puisque ce milieu est défavorable, mais les anguilles ne peuvent pas non plus le « négliger » puisqu'elles ont de fortes chances d'y arriver : une norme plastique présente l'avantage de pouvoir s'adapter aux milieux les plus favorables sans pour autant délaisser le milieu moins favorable mais dans lequel les individus ont plus de chance d'arriver.

La distribution des individus interagissait aussi avec l'intensité du coût (**Table 2**) mais de façon positive. Donc, l'émergence semblait être d'autant plus favorisée que les individus étaient distribués équitablement dans les milieux et que l'intensité du coût était forte. En effet, un coût fort permettait d'acquérir une plus large expression de la plasticité, mais pose de fortes contraintes. Au final, la meilleure situation de compromis entre ces trois paramètres comprenait une distribution homogène des larves dans les milieux avec une intensité de coût et de densité-dépendance modérées (**Figures 4,5,6 et Table 2**).

Type de coût liée à la plasticité

Aucun type de coût ne semblait influencer sur l'émergence de la plasticité du trait chez l'anguille européenne (**Figure 8**). Dans la littérature, les contraintes de coût étaient généralement observées comme faibles (Hendry, 2016), pouvant être représentés dans notre étude dans une situation d'intensité de coût modérée (i.e. $c = 0,5$). Elles permettaient essentiellement de réguler et donc de maintenir la machinerie de la plasticité phénotypique depuis des niveaux inférieurs (i.e. génétiques) (DeWitt et al., 1998). Or, au travers de l'exploration de notre modèle, il semblerait que le coût de production était identique à celui de la maintenance dans la variation des normes individuelles du trait (**Figure 8**). De plus, les coûts de production ne devraient pas être considérés comme des coûts liés à la plasticité si les organismes produisant obligatoirement un phénotype et ceux qui le produisent de façon facultative utilisent la même énergie (contrainte physiologique) pour l'exprimer (DeWitt, 1998). Au contraire, Ernande et Dieckmann (2004) affirmaient que les coûts de production liés à la plasticité sont ceux payés en plus, pour un même phénotype, par rapport à des individus qui ne sont pas plastiques. Par ailleurs, ils ont montré que ces coûts de production étaient proportionnels à la fréquence des milieux dans lequel le phénotype cible est préféré.

Au travers de cette analyse, les études sur les types de coûts étant rares, la littérature ne nous permettait pas de savoir quel type de coût prépondérerait. Une analyse exploratoire complémentaire pour répondre à ce sujet devrait être menée par la suite.

En conclusion, nous sommes en mesure de répondre à la première question de notre problématique, à savoir quelles sont les situations de densité d'individus, d'environnement et de coût lié à la plasticité, l'émergence de la plasticité phénotypique de la longueur à l'argentine chez l'anguille européenne étaient la plus favorable. En incluant les situations de compromis, il s'agit d'une situation globale où l'intensité de coût et de densité-dépendance sont faibles ou modérées ($c = 0,5$; $\alpha = 5,0 \cdot 10^{-5}$), dont les trois bassins versants sont très hétérogènes ($\Delta T = 5$) et accueillent les leptocéphales avec la même proportion (distr = [1/3 ; 1/3 ; 1/3]).

Sur un aspect statistique, nous avons utilisé des analyses de variance sur les sorties de nos simulations. Il faut être prudent quant à l'interprétation des p-values associées. En effet, pour de tels modèles, il suffit d'augmenter le nombre de simulations pour détecter la moindre différence (White et al., 2014) et donc conduire à des résultats significatifs erronés. Cependant, la plupart des analyses faites étaient largement incluses dans le seuil de significativité ($P = ***$), ce qui ne devrait pas remettre en cause la majorité des différences observées dans cette étude. De plus, comme recommandé par White et al. (2014), nous avons largement interprété la valeur des coefficients de régression, qui sont eux insensibles à cet artefact numérique.

4.2. Plasticité phénotypique adaptative ou maladaptative ?

Nous avons discuté jusqu'ici des conditions dans lesquelles la plasticité pouvait être sélectionnée comme réponse adaptative, et nous avons vu que la densité-dépendance favorisait l'émergence de normes plastiques. Nous abordons maintenant la deuxième question : une telle adaptation ne devient-elle pas maladaptative dans un contexte d'effondrement de la population où les relations intra-spécifiques influent de moins en moins sur la dynamique des populations ?

L'effondrement que connaît la population d'anguille européenne pouvait s'apparenter dans notre modèle écologique par une intensité de densité-dépendance nulle (i.e. avec $\alpha = 0$). Si la plasticité disparaissait dans une situation sans densité-dépendance, cela signifierait qu'elle n'est plus une solution adaptée. Or, nous avons remarqué qu'elle était maintenue à un niveau non-négligeable (**Figure 5**), bien qu'inférieur. Donc, cela démontre que la plasticité, même en situation de population en déclin, ne peut être considérée comme une maladaptation, mais qu'elle est sans doute malgré tout trop élevée et donc engendrée des coûts superflus. Ghalambor et al. (2007) ont évoqué que des maladaptations pouvaient se produire lorsque les stress environnementaux, quelle que soit leur nature, étaient extrêmes. Dans notre étude, le

stress correspondait à une absence de densité-dépendance. Sans présence de densité-dépendance, les individus devraient exprimer des réponses plastiques plus petites et donc des coûts moindres : le compromis serait déplacé.

La distribution des individus interagissait négativement avec la densité-dépendance (**Table 2**). Une diminution de cette densité-dépendance rendait la plasticité d'autant moins adaptative que la population était répartie, de façon asymétrique dans le bassin versant le moins propice au développement des anguilles ($P_{(\alpha = 5,0.10^{-5} : \text{distr} = F1)}$). Nous supposons donc que sous cette condition, les interactions intra-spécifiques qui devenaient plus importantes conduisaient à une plus forte mortalité. Par conséquent, la maladaptation aggrave le statut actuel de cette espèce. Plusieurs causes pourraient expliquer ce déclin (surpêche, pollution, barrages, ...). A ce jour, seul Bevacqua et al., (2012) ont fait référence à un déclin engendrant une éventuelle maladaptation chez l'anguille européenne. Selon ces auteurs, la surpêche agirait comme pression de sélection anthropique. Elle ne sélectionnerait que les individus à croissance lente en supprimant ceux qui grandiraient rapidement. Bien que nous n'ayons pas simulé de pression de pêche dans notre modèle, du fait que la densité-dépendance était un des deux facteurs principaux explicatifs (cf. section précédente), nous suggérerions que la plasticité de la longueur à maturité de ces anguilles soit de nature densité-dépendante.

Il existait donc bien une situation où la plasticité phénotypique adaptative chez cette espèce, pouvait faire que la plasticité devienne en partie maladaptative. Pour remédier à cela, une condition serait que la sélection naturelle purge les organismes maladaptatifs pour ne garder que les individus adaptés aux milieux, donc non-plastiques. L'inconvénient est qu'une fois la population restaurée, les individus seraient de nouveau maladaptés. Une seconde solution, plus active, a été proposée par Chevin and Lande (2009) qui ont montré que les coûts démographiques dus à ce phénomène pouvaient être réduits si une brusque sélection directionnelle se mettait en place. Il conviendrait donc *in natura* d'intensifier les mesures de gestion déjà entreprises afin de contrer cette maladaptation. Etant donné que les milieux de croissance de ces anguilles sont déjà fortement impactés par les pressions anthropiques, des conditions favorables aux anguilles seraient appréciées. Ainsi, une diminution de la pression de pêche ou des barrages hydroélectriques, ou une restauration écologique des habitats s'avèreraient toutes aussi efficaces dans la mesure où elles seraient effectuées très rapidement (vis-à-vis de la sélection naturelle). Dans tous les cas, cette moins bonne adaptation au situation de population en déclin, ne ferait qu'aggraver la situation et donc augmenter le besoin de restauration de la population.

4.3. Limites du modèle

L'exploration du modèle écologique individu-centré établi, nous a permis de récolter des informations globales sur les paramètres qui influençaient l'émergence de la plasticité de la taille à argenture chez l'anguille européenne. Cependant, ce modèle reste assez théorique dans la mesure où la plupart des paramètres de dynamique des populations n'étaient pas fixés

sur des observations (nombre d'individus, capacité d'accueil des milieux, taux de survie des larves) et les processus pris en compte étaient simplifiés. Il serait plus judicieux par la suite de calibrer ces valeurs, afin que nos observations soient plus correctes. Ce modèle était aussi simplifié puisque nos résultats ne prenaient en compte que des anguilles femelles. Une telle simplification n'était pas conforme avec la réalité puisqu'en plus de négliger plus d'interactions intra-spécifiques, les deux sexes adoptent des stratégies de vie différentes (Helfman et al., 1987). Ces stratégies auraient certainement montré des normes de réaction plastiques différentes susceptibles de moduler l'effet de nos paramètres étudiés.

De plus, l'environnement créé était très virtuel puisque représenté seulement par trois bassins versant. Si davantage de bassins versants étaient créés, nous pourrions supposer que les réponses plastiques seraient d'autant plus marquées mais complexes à analyser, notamment dans l'effet de la distribution des larves et du contraste environnemental (quelles combinaisons imposer ?).

Une limite importante de notre modèle était qu'il ne prenait pas en compte les différences génétiques entre les individus, autres que celles de la norme. Or, des études récentes ont montré chez une espèce proche, l'anguille américaine (*Anguilla rostrata*, Lesueur 1817), l'existence d'un potentiel polymorphisme génétique corrélé aux gradients environnementaux et concernant notamment le taux de croissance. Ces patrons de polymorphismes émergeraient d'une sélection spatialement variable ou de sélection conditionnelle (intra-générationnelle) d'habitat, mais les individus seraient mélangés de nouveau à chaque génération du fait du polymorphisme. Les taux de croissance influant malgré tout sur l'aptitude phénotypique des individus, ils peuvent impacter également sur l'émergence de la plasticité. Les travaux de Mateo et al. (Mateo et al., submitted) postulent l'existence de ce type particulier de sélection chez l'anguille européenne, au travers d'un autre modèle individu-centré (GenEvEel). Cette auteure a montré notamment que la plasticité phénotypique et le polymorphisme génétique seraient sélectionnés pour une variation de l'environnement. Pour aller plus loin dans notre travail, il faudrait tenir compte de ce polymorphisme dans notre modèle d'une part. Il serait aussi judicieux d'inclure les mâles en plus des femelles d'autre part, qui adoptent des stratégies de vie basées respectivement sur la reproduction (croissance rapide, mais individus plus petits) et la survie (individus plus grands mais croissance lente) (Helfman et al., 1987).

4.4. Perspectives

Ultérieurement, nous devons complexifier notre modèle si nous souhaitons obtenir des résultats plus justes dans les conditions les plus favorables de l'émergence de la plasticité du trait étudié. Cela passerait tout d'abord par une étude sur les modèles de dispersion larvaire. Les larves dérivant passivement au gré des courants atlantiques, l'influence de ces courants n'est pas à négliger. En effet, les leptocéphales d'anguilles européennes sont dirigés vers le continent européen depuis le Golfe Stream puis par le courant Nord Atlantique, ou encore vers les Azores via le contre-courant subtropical (Pujolar et al., 2014). Il serait donc

très intéressant de modéliser les courants marins connus pour influencer sur le déplacement de ces larves, qui expliqueraient, de façon plus réaliste, la large gamme de phénotypes produits dans la taille à argenture des individus. Mais aussi dans un contexte de réchauffement climatique, où ces courants seraient quelque peu modifiés pouvant alors perturber l'arrivée des larves sur les côtes continentales.

Deuxièmement, il s'agirait d'inclure au même moment une phase de croissance larvaire (stade I leptocephale) qui a bien été illustré par Tesch (2003) avant qu'ils n'amorcent leur métamorphose. Bien que peu d'information sur ce stade de vie particulier soit accessible, du fait de leur grande aire de répartition et les fluctuations abiotiques remarquables de l'Océan Atlantique, nous sommes en droit de formuler l'hypothèse que la plasticité individuelle du trait pourrait être déjà induite à ce moment. Pour ce faire, il sera important de modéliser l'environnement marin. Cette perspective serait présente avant que la répartition des larves dans les bassins versants ait lieu.

Ensuite, nous pourrions ajouter une relation de parasitisme, très connue au sein de la population d'anguille dans les environnements dulcicoles (e.g. *Anguillicola crassus*) (Aguilar et al., 2005). En effet, la virulence du parasite implique une diminution de la survie de son hôte, à moins qu'il augmente ses coûts de résistance. Quelle que soit la stratégie adoptée par l'hôte, son aptitude phénotypique serait probablement plus faible. Ce type d'interactions a déjà été montré comme une cause de déclenchement des processus plastiques. Inclure cette interaction spécifique améliorerait largement le cadre de notre modèle dans les conditions d'émergence de la plasticité phénotypique de cette espèce. En même temps, étant donné que la surpêche semblerait être une cause potentielle de la maladaptation chez cette espèce (Bevacqua et al., 2012), il serait tout aussi judicieux d'ajouter un terme de mortalité correspondant. Dans notre modèle, ces processus interviendraient au moment du calcul de la croissance et de la survie des individus. Comme ces deux fonctions dépendantes de la mortalité, la formule de Bevacqua et al. (2010) devra être modifiée. Toutefois, cette perspective devra être relativisée puisqu'elle manque encore d'informations plus robustes.

En conclusion, l'analyse exploratoire d'un modèle écologique individu-centré nous a permis de fournir des éléments de réponses aux questions que nous nous posions, à savoir, les conditions les plus favorables à l'émergence de la plasticité phénotypique chez *A. anguilla*, en se basant sur l'étude de la taille à argenture. Ces conditions impliquaient surtout l'intensité du coût lié à la plasticité, et à moindre mesure, l'intensité de densité-dépendance. Bien que cette analyse était purement descriptive, nous avons également réussi à déterminer un cas particulier où cette plasticité adaptative pouvait conduire à une maladaptation ($\alpha = 0$). Pour atteindre entièrement nos objectifs de travail, deux grands axes sur lesquels nous avons discutés, restent à explorer : la sélection spatialement variable et les pressions de sélection anthropiques. Si ces processus sont intégrés dans notre modèle, de nouvelles mesures de gestion sur cette espèce pourraient être proposées et s'avérer très certainement plus efficaces que celles entreprises actuellement.

Remerciements

Mes premiers remerciements s'adressent naturellement à mes deux tuteurs, María MATEO et Hilaire DROUINEAU pour leur accueil au sein d'IRSTEA Bordeaux, et pour m'avoir proposé un sujet de stage très intéressant dans la richesse des connaissances et de la réflexion qu'ils m'ont apporté. Leur extrême gentillesse et bonne humeur m'ont permis d'être très bien encadré tout au long de ces six mois de stage. Un grand bravo à María qui a accompli avec succès sa toute première expérience en tant qu'encadrante, tant dans l'organisation du travail que dans l'attitude à adopter. Je remercie aussi Hilaire, concepteur principal du modèle MaxEel, ingénieur de recherche particulièrement doué au-delà de ses champs d'études. Mes connaissances déjà acquises en écologie évolutive et en modélisation se sont développées de façon conséquente. Ils m'ont appris à acquérir davantage un esprit critique avec calme et beaucoup de recul.

Je tiens ensuite à remercier Maud PIERRE, assistante ingénieur en statistiques, de m'avoir éclairé sur les analyses statistiques qui m'ont permis d'élargir mon bagage en dans la résolution de problèmes statistiques. Ainsi que Patrick LAMBERT, ingénieur de recherche dans la conception du stage pour ses conseils et son regard critique dans ma réflexion m'ont permis d'avancer correctement mon travail.

Mes remerciements s'adressent chaleureusement à Joanna VEGA, Marion PHILIPPON, Marie-Ange BOURNAZEL, Julie NEURY-ORMANNI et Armand POLI également stagiaires dans la même unité de recherche que la mienne pour leur soutien, leur bonne humeur et leur présence agréable. Mais aussi à Clémence GAUDART, ingénieure transfert, et Bérenger LEVÊQUE, doctorant en 3^{ème} année en chimie environnementale.

Enfin, je remercie profondément mes parents et beaux-parents ainsi que ma sœur Marie et ma fiancée Andréa, pour leur soutien inestimable, qui ont été la force principale pour réussir ce stage d'approfondissement à la recherche et sans qui l'acheminement de mon cursus universitaire n'aurait pu être accompli avec la même volonté.

Bibliographie

- Aguilar, A., Álvarez, M.F., Leiro, J.M., et Sanmartín, M.L. (2005). Parasite populations of the European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the Rivers Ulla and Tea (Galicia, northwest Spain). *Aquaculture* 249, 85–94.
- Als, T.D., Hansen, M.M., Maes, G.E., Castonguay, M., Riemann, L., Aarestrup, K., Munk, P., Sparholt, H., Hanel, R., et Bernatchez, L. (2011). All roads lead to home: panmixia of European eel in the Sargasso Sea: *Molecular Ecology* 20, 1333–1346.
- Andrello, M., Bevacqua, D., Maes, G.E., et De Leo, G.A. (2011). An integrated genetic-demographic model to unravel the origin of genetic structure in European eel (*Anguilla anguilla* L.) : Genetic-demographic model for the European eel. *Evolutionary Applications* 4, 517–533.
- Bevacqua, D., Melià, P., De Leo, G.A., et Gatto, M. (2010). Intra-specific scaling of natural mortality in fish: the paradigmatic case of the European eel. *Oecologia* 165, 333–339.
- Bevacqua, D., Andrello, M., Melià, P., Vincenzi, S., De Leo, G.A., et Crivelli, A.J. (2011). Density-dependent and inter-specific interactions affecting European eel settlement in freshwater habitats. *Hydrobiologia* 671, 259–265.
- Bevacqua, D., Capoccioni, F., Melià, P., Vincenzi, S., Pujolar, J.M., De Leo, G.A., et Ciccotti, E. (2012). Fishery-Induced Selection for Slow Somatic Growth in European Eel. *PLoS ONE* 7, e37622.
- Chevin, L.-M., et Lande, R. (2009). When do adaptive plasticity and genetic evolution prevent extinction of a density-regulated population ? *Evolution* 64, 1143–1150.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., et Cézilly, F. (2005). *Ecologie comportementale : Cours et Questions de réflexion* (Paris).
- Daverat, F., Limburg, K.E., Thibault, I., Shiao, J.-C., Dodson, J.J., Caron, F., Tzeng, W.-N., Iizuka, Y., et Wickström, H. (2006). Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species, *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Marine Ecology Progress Series* 231–241.
- Dekker, W. (1999). A Procrustean assessment of the European eel stock. *ICES Journal of Marine Science* 57, 938–947.
- Dekker, W. (2003). On the distribution of the European eel (*Anguilla anguilla*) and its fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 787–799.
- DeWitt, T.J. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity: tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *Journal of Evolutionary Biology* 11, 465–480.
- DeWitt, T.J., Sih, A., et Wilson, D.S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 77–81.
- Drouineau, H., Rigaud, C., Daverat, F., Lambert, P., et Fisk, A. (2014). EvEel (evolutionary ecology-based model for eel) : a model to explore the role of phenotypic plasticity as an adaptive response of three temperate eels to spatially structured environments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71, 1561–1571.
- Ernande, B., et Dieckmann, U. (2004). The evolution of phenotypic plasticity in spatially structured environments: implications of intraspecific competition, plasticity costs and environmental characteristics: The evolution of phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology* 17, 613–628.

- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P., et Reznick, D.N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21, 394–407.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S.K., Huse, G., et al. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198, 115–126.
- Helfman, G.S., Facey, D.E., Hales Jr., L.S., et Bozeman Jr., E.L. (1987). Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium* 1, 42–56.
- Hendry, A.P. (2016). Key Questions on the Role of Phenotypic Plasticity in Eco-Evolutionary Dynamics. *Journal of Heredity* 107, 25–41.
- Jellyman, D. (2001). The influence of growth rate on the size of migrating female eels in Lake Ellesmere, New Zealand. *Journal of Fish Biology* 58, 725–736.
- Mateo, M., Lambert, P., Tétard, S., Castonguay, M., Ernande, B., et Drouineau, H. (submitted). Cause or consequence? Exploring the role of phenotypic plasticity and genetic polymorphism in the emergence of phenotypic spatial patterns of the European eel. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Pauly, D. (1980). On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal Du Conseil* 39, 175–192.
- Pfennig, D.W., et Murphy, P.J. (2002). How fluctuating competition and phenotypic plasticity mediate species divergence. *Evolution* 56, 1217.
- Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution* 20, 481–486.
- Pujolar, J.M., Jacobsen, M.W., Als, T.D., Frydenberg, J., Munch, K., Jónsson, B., Jian, J.B., Cheng, L., Maes, G.E., Bernatchez, L., et al. (2014). Genome-wide single-generation signatures of local selection in the panmictic European eel. *Molecular Ecology* 23, 2514–2528.
- Stearns, S.C. (1992). *The Evolution of Life Histories* (Oxford ; New York: OUP Oxford).
- Tesch, F.-W. (2003). *The eel* (Oxford, UK: Blackwell Science).
- White, J.W., Rassweiler, A., Samhouri, J.F., Stier, A.C., et White, C. (2014). Ecologists should not use statistical significance tests to interpret simulation model results. *Oikos* 123, 385–388.

Annexes

Modèles linéaires

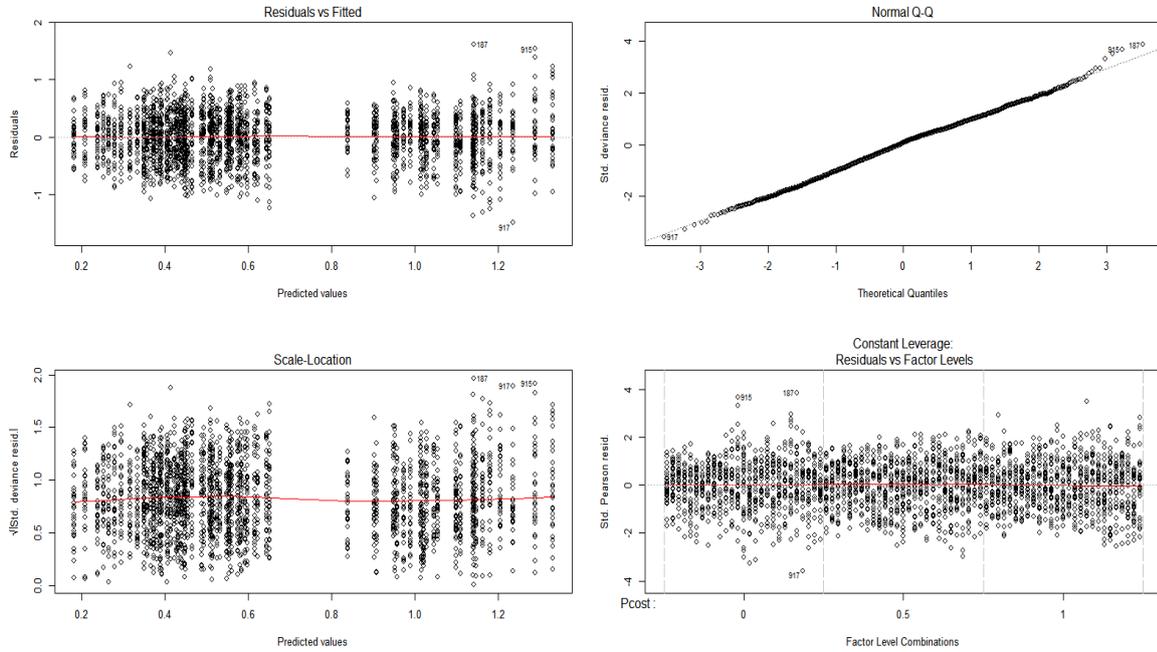


Figure supplémentaire 1 : Validation du modèle linéaire de la variance σ^2 . Les graphiques de gauche représentent l'homoscédasticité. Les droites rouges étant rectilignes, l'homoscédasticité est vérifiée. Le graphique en haut à droite indique la normalité du modèle linéaire. Les points étant quasiment tous sur la droite de Henry, cette deuxième condition a été validée. Enfin, le graphique en bas à droite montre les valeurs aberrantes (ou « outliers ») par modalité, tout facteur confondu (ici, trois). Comme la droite est également rectiligne, il n'existe pas de tels points.

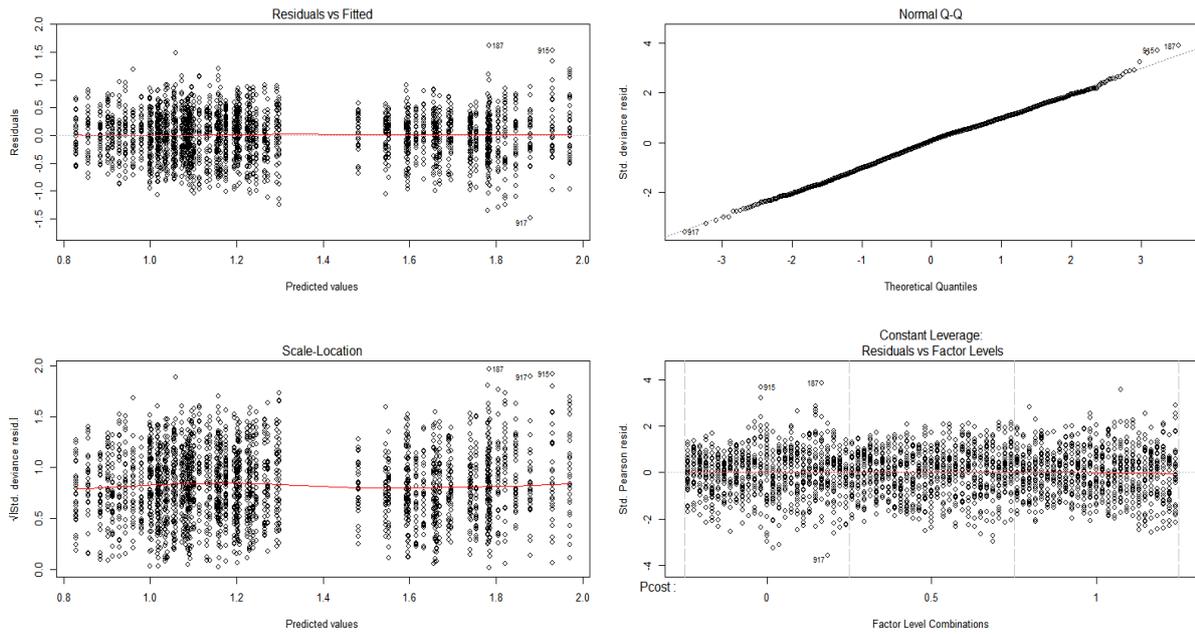


Figure supplémentaire 2 : Validation du modèle linéaire de l'amplitude A. Les graphiques de gauche représentent l'homoscédasticité. Les droites rouges étant rectilignes, l'homoscédasticité est vérifiée. Le graphique en haut à droite indique la normalité du modèle linéaire. Les points étant quasiment tous sur la droite de Henry, cette deuxième condition a été validée. Enfin, le graphique en bas à droite montre les valeurs aberrantes (ou « outliers ») par modalité, tout facteur confondu (ici, trois). Comme la droite est également rectiligne, il n'existe pas de tels points.

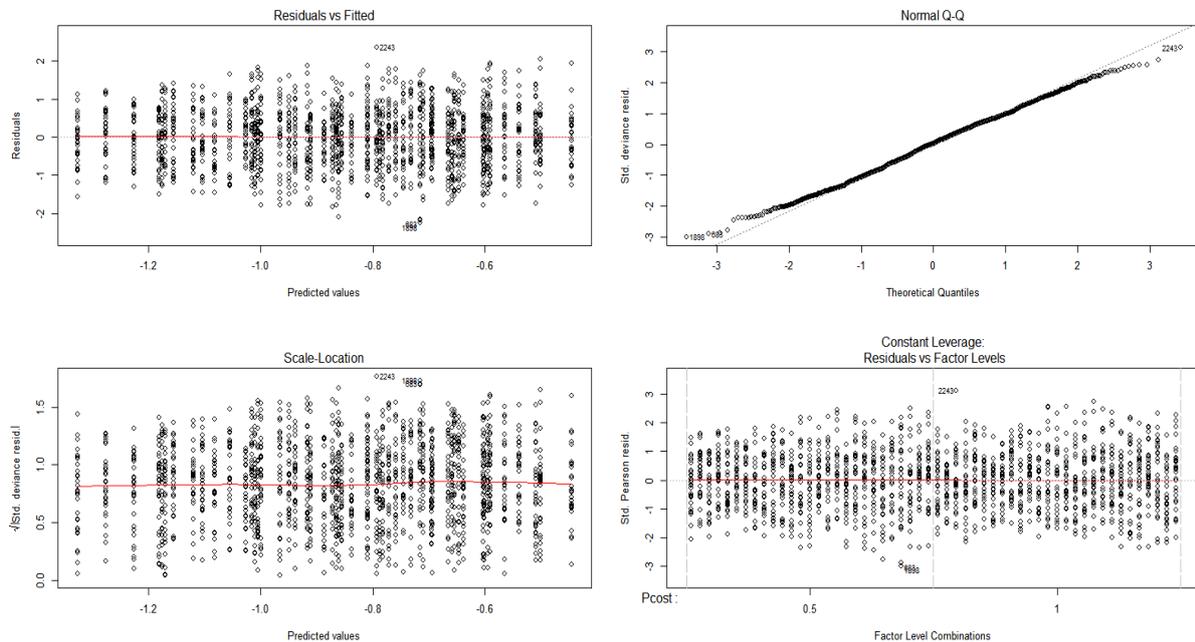


Figure supplémentaire 3 : Validation du modèle linéaire Cp. Les graphiques de gauche représentent l'homoscédasticité. Les droites rouges étant rectilignes, l'homoscédasticité est vérifiée. Le graphique en haut à droite indique la normalité du modèle linéaire. Les points étant quasiment tous sur la droite de Henry, cette deuxième condition a été validée. Enfin, le graphique en bas à droite montre les valeurs aberrantes (ou « outliers ») par modalité, tout facteur confondu (ici, trois). Comme la droite est également rectiligne, il n'existe pas de tels points.