



**HAL**  
open science

## **Influence de l'arasement des barrages sur l'histoire de vie des espèces amphihalines thalassotoques: cas de l'anguille et du flet de la Sélune**

Nils Teichert, Anne Lizé, Claudia Gerard, Laure-Sarah Virag, Hélène Tabouret, Gilles Bareille, Emma Robin, Jordane Prod'homme, Thomas Trancart, Anthony Acou, et al.

### ► To cite this version:

Nils Teichert, Anne Lizé, Claudia Gerard, Laure-Sarah Virag, Hélène Tabouret, et al.. Influence de l'arasement des barrages sur l'histoire de vie des espèces amphihalines thalassotoques: cas de l'anguille et du flet de la Sélune. MNHN; Rennes 1; OFB, Office Français de la Biodiversité. 2023. hal-04649509

**HAL Id: hal-04649509**

**<https://hal.inrae.fr/hal-04649509v1>**

Submitted on 16 Jul 2024

**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.



## **STATION MARINE**

DINARD

# Influence de l'arasement des barrages sur l'histoire de vie des espèces amphihalines thalassotoques : cas de l'anguille et du flet de la Sélune

Nils TEICHERT, Anne LIZÉ, Claudia GERARD, Éric FEUNTEUN  
et Alexandre CARPENTIER

Avec la contribution de :

Laure-Sarah VIRAG, Hélène TABOURET, Gilles BAREILLE, Emma ROBIN,  
Jordane PROD'HOMME, Thomas TRANCART, Anthony ACOU, DRUET Morgan

## Remerciements

*Ce projet de recherche a pu voir le jour grâce au soutien financier de l'Agence de l'Eau Seine Normandie, dans le cadre de l'APR Sélune (Convention n° 1083738(1)). La station marine de Dinard du MNHN a assuré la conception, le portage, l'animation, et la coordination de ce projet. Nous remercions chaleureusement Sarah Lejosne, Corentin Gouzien, ainsi que l'ensemble des personnels de la station marine de Dinard qui est intervenu en renfort durant les phases de terrain et de laboratoire, ainsi que les pilotes de bateau de la station marine.*

## Liste et affiliations des auteurs

**Structure porteuse du projet :** Station marine (CRESCO) du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Dinard, 38 rue du port blanc, 35800 DINARD

### **Coordinateurs :**

- Nils Teichert, MNHN, UMR BOREA, Station marine de Dinard
- Eric Feunteun, MNHN, UMR BOREA, Station marine de Dinard

### **Participants :**

- Anne Lizé, MNHN, UMR BOREA, Station marine de Dinard
- Alexandre Carpentier, UMR BOREA, Université de Rennes 1
- Claudia Gérard, UMR ECOBIO, Université de Rennes 1
- Laure-Sarah Virag, Station marine de Dinard
- Hélène Tabouret, IPREM, UPPA/CNRS
- Gilles Bareille, IPREM, UPPA/CNRS
- Emma Robin, Station marine de Dinard
- Jordane Prod'homme, Station marine de Dinard
- Thomas Trancart, UMR BOREA, Station marine de Dinard
- Anthony Acou, UAR OFB-CNRS-MNHN PatriNat, Pôle OFB-INRAE-Institut Agro-UPPA MIAME
- Morgan Druet, INRAE, UMR U3E

### **Financement :**

- Agence de l'Eau Seine Normandie
- Museum National d'Histoire Naturelle

### **Proposition de citation :**

*Teichert N., Lizé A., Gerard C., Virag L., Tabouret H., Bareille G., Robin E., Prod'homme J., Trancart T., Acou A., Druet M., Feunteun E. & Carpentier A. (2023). Influence de l'arasement des barrages sur l'histoire de vie des espèces amphihalines thalassotoques : cas de l'anguille et du flet de la Sélune. Rapport de recherche MNHN, Station Marine de Dinard – Agence de l'eau Seine Normandie. 89p.*

## Résumé

L'impact des barrages sur la continuité écologique est connu et largement documenté. Chez les espèces catadromes, en empêchant l'accès à l'amont, les obstacles créent des surdensités en aval induisant une forte compétition intraspécifique, ce qui peut donner lieu à une réduction de la croissance, une dégradation des conditions sanitaires et, in fine, à une baisse de la survie. Les barrages et leur mode de gestion contraignent aussi fortement la dynamique sédimentaire et les flux de nutriments avec une incidence sur la qualité des habitats de l'aval. Sur la Sélune, le démantèlement des barrages aura potentiellement deux effets sur les populations catadromes. 1) La recolonisation des habitats de l'amont devrait conduire à une diminution de la compétition intraspécifique et probablement une modification des traits de vie, des communautés parasites et du microbiote. 2) La restauration des flux sédimentaires inhérente à l'effacement des barrages aura également de probables répercussions sur la qualité des habitats de l'aval, notamment estuariens. On s'attend ici notamment à une modification de la fonction de nourricerie pour les poissons estuariens générée par la restauration des flux sédimentaires.

Ce projet a pour objectif de caractériser les traits de vie de deux espèces thalassotoques, l'anguille et le flet, en phase de pré-arasement. Le flet est principalement intégrateur des changements en aval des barrages à l'interface rivière-mer, alors que l'anguille intègre l'évolution de l'accessibilité et de la qualité des habitats de l'amont. Nous avons analysé le lien entre les traits de vie (âge, taille, poids, taux de graisse, condition, taux de croissance...), l'histoire de vie (habitat de croissance, dépendance à l'estuaire), la position trophique ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) et l'état sanitaire des poissons défini par des indices de condition, l'étude du microbiome de l'intestin et les communautés des métazoaires parasites des individus collectés.

Pour l'anguille, les résultats reflètent l'impact de la présence des barrages sur la population, avec une contribution majeure des secteurs aval et médian de la Sélune, ainsi qu'une mobilité contrainte et une croissance affectée par la présence des obstacles. Les traits de vie, le cortège de métazoaires parasites, ainsi que le microbiome, sont variables en fonction des secteurs du bassin. En conséquence, la modification de la répartition spatiale des anguilles suite à l'arasement devrait affecter ces différents paramètres biologiques, avec un impact probable sur la fitness des géniteurs en migration. Pour les flets, les résultats démontrent une variabilité interannuelle du cortège de parasites et de certains traits de vie dans la nourricerie estuarienne de la Sélune. Il est probable que la compétition interspécifique, la productivité estuarienne, ainsi que les flux de nutriments du bassin amont, affectent la mobilité, la condition morphologique, le taux de lipides dans les muscles, ainsi que la niche trophique des individus.

Dans l'ensemble, cette étude a permis de dresser un référentiel des traits de vie pour les deux espèces, constituant ainsi un point de référence pour la création d'une série temporelle. En effet, l'effacement des barrages n'est que le point de départ d'une trajectoire écologique tendant vers un nouvel équilibre de l'écosystème, marqué par la restauration des flux hydro-sédimentaires et des échanges accrus entre l'amont et l'aval du bassin versant. On s'attend donc à une modification progressive des traits d'histoire de vie des anguilles argentées en réponse au relâchement de la compétition et à l'accessibilité à de nouveaux habitats, mais également à des changements dans l'utilisation de l'espace et des ressources trophiques de l'estuaire par les flets, en lien avec les fluctuations naturelles des apports terrigènes.

## Sommaire

Résumé.....	3
Sommaire .....	4
<b>1. Introduction .....</b>	<b>5</b>
1.1. Contexte général.....	5
1.2. Objectifs.....	8
1.3. Approches méthodologiques.....	8
<b>2. Matériel et méthodes.....</b>	<b>12</b>
2.1. Stations et prélèvements .....	12
2.2. Description des traits d’histoire de vie.....	16
2.3. Analyse de la microchimie des otolithes.....	18
2.4. Analyse des isotopes stables.....	22
2.5. Analyse du microbiome intestinal.....	24
<b>3. Histoire de vie des anguilles .....</b>	<b>25</b>
3.1. Analyse des traits d’histoire de vie .....	25
3.2. Analyse des métazoaires parasites .....	30
3.3. Reconstruction des histoires de vie .....	39
3.4. Analyse du microbiote .....	50
<b>4. Histoire de vie des flets .....</b>	<b>54</b>
4.1. Analyse des traits d’histoire de vie .....	54
4.2. Analyse des parasites métazoaires .....	58
4.3. Variabilité des histoires de vie .....	60
4.4. Position des flets au sein du réseau trophique .....	66
4.5. Analyse du microbiote .....	69
<b>5. Conclusions opérationnelles.....</b>	<b>74</b>
5.1. Analyse des traits de vie des anguilles .....	74
5.2. Analyse des traits de vie des flets .....	75
5.3. Analyse du microbiote .....	77
<b>6. Perspectives de suivi .....</b>	<b>78</b>
<b>7. Productions associées au projet .....</b>	<b>79</b>
<b>8. Références bibliographiques .....</b>	<b>80</b>
<b>9. Annexes.....</b>	<b>88</b>

# 1. Introduction

## 1.1. Contexte général

La fragmentation des milieux aquatiques est une menace majeure pour la biodiversité des écosystèmes continentaux et représente un enjeu prioritaire des actions de conservation et de restauration (Dynesius *et al.*, 1994; Righton *et al.* 2021). Les barrages (plus de 100 000 en France) sont considérés comme l'un des principaux facteurs de déclin de la population d'anguilles (Feunteun, 2002; Adam *et al.*, 2008). Pour les espèces migratrices, la présence d'obstacles infranchissables réduit l'accès aux habitats de reproduction ou de croissance, et peut conduire au confinement des populations à des zones restreintes des bassins versants (Feunteun *et al.*, 1998; Laffaille *et al.*, 2003; Drouineau *et al.*, 2018). La réduction des surfaces d'habitats disponibles et l'accumulation d'individus en aval des obstacles conduisent à des conditions de surdensité, associées à une forte compétition intra-spécifique, qui peuvent affecter la croissance, la survie (Machut *et al.*, 2007) et la détermination sexuelle des anguilles en faveur des mâles (Costa *et al.*, 2008). Parmi les solutions proposées pour rétablir les conditions de libre circulation des espèces et des flux physiques et écologiques, l'élimination des obstacles est souvent citée comme la plus efficace sur le plan écologique, notamment vis-à-vis des poissons migrateurs (Hitt, Eyler & Wofford, 2012; Magilligan, Sneddon & Fox, 2017). Bien que les exemples d'arasement de barrage se multiplient en Amérique du Nord, ces actions de restauration sont relativement rares en Europe et nécessitent un suivi scientifique afin d'évaluer l'ampleur des effets écologiques et d'accompagner les futures actions de restauration (Ryan Bellmore *et al.*, 2017). L'arasement des barrages de la Sélune va profondément changer la dynamique fluviale à travers une augmentation de la surface des habitats accessibles, une modification des conditions d'habitat, de la continuité écologique, de la qualité physico-chimique et de la disponibilité des ressources trophiques pour les poissons migrateurs catadromes.

Ainsi, une approche comparative basée sur deux espèces catadromes, l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) et le flet (*Platichthys flesus*), avec des potentiels de dispersion contrastés permettra de constituer un retour d'expérience intégrateur de l'évolution des conditions d'accessibilité en amont, mais aussi des changements en aval des barrages à l'interface rivière-mer.

En rétablissant les conditions de libre circulation, l'effacement des barrages permet une recolonisation de l'amont des bassins versants, avec une cinétique dépendante des traits de vie et des capacités de dispersion des espèces. De par leur cycle de vie impliquant une utilisation successive des milieux marins et continentaux, les poissons amphihalins ont la

capacité de recoloniser rapidement les habitats nouvellement disponibles (Hitt *et al.*, 2012; Hogg *et al.*, 2015). Bien que des retours d'expériences soient disponibles pour les poissons amphihalins en Atlantique Nord, l'effet des arasements de barrages est majoritairement documenté pour les espèces anadromes, notamment les Salmonidés (Quinones *et al.*, 2015). Les cas d'études centrés sur des espèces catadromes sont rares et impliquent généralement la suppression de barrières partielles avec des franchissements occasionnels ou sélectifs (Hitt *et al.*, 2012; Watson *et al.*, 2018). Néanmoins, Hitt *et al.* (2012) ont démontré d'importantes modifications de la répartition spatiale des anguilles américaines, *Anguilla rostrata*, ainsi que de leurs traits de vie, à la suite de la suppression d'un barrage dans le parc National du Shenandoah. Les auteurs suggèrent notamment que la reconnexion des têtes de bassin pourrait modifier la proportion de femelles produites et leur fécondité, et *in fine* influencer la dynamique de la population. À notre connaissance, aucun retour d'expérience n'a encore documenté l'influence de l'arasement d'un barrage sur les traits d'histoire de vie et la dynamique d'un stock d'anguille européenne. Ainsi, l'ouverture du bassin de la Sélune représente un cadre expérimental inédit pour évaluer l'impact de la reconnexion d'un bassin versant entier (obstacles jusqu'à présent infranchissables) sur la dynamique de recolonisation et l'évolution des traits de vie des espèces catadromes sur une période longue, équivalente à la durée d'un cycle biologique.

De par son caractère ubiquiste, l'anguille européenne est capable de se développer dans de nombreux types d'habitat le long du bassin versant (Feunteun *et al.*, 2003; Daverat *et al.*, 2006). Les processus de colonisation sont complexes et font intervenir des comportements densité et ressources dépendants (Feunteun *et al.*, 2003) qui ont des conséquences sur la survie, les traits de vie et le succès reproducteur des anguilles (e.g. Boulenger *et al.*, 2015; Mateo *et al.*, 2017). L'anguille réalise l'essentiel de sa croissance pendant sa phase de vie continentale et possède une forte capacité de dispersion au sein des bassins versants. Après cette phase qui peut durer entre quatre et plus de trente années, elle entame une migration catadrome à un stade proche de la maturité (anguille argentée) pour se reproduire en mer des Sargasses (Righton *et al.*, 2016). *Anguilla anguilla* connaît un fort déclin depuis la fin des années 1970 en raison de multiples causes, incluant la réduction et l'uniformisation de l'habitat disponible pour la croissance des anguilles jaunes sous l'effet de la fragmentation (Adam *et al.*, 2008). La situation est d'autant plus préoccupante que les caractéristiques des habitats utilisés influencent les traits de vie, probablement via les conditions de croissance et de densité dépendance (Daverat *et al.*, 2012). En effet, les traits de vie des anguilles lorsqu'elles s'argentent avant leur départ en mer (âge, taille, poids, condition, taux de graisse, RGS, RHS, taux croissance... etc.) sont très variables et dépendent à la fois de leur génome et des conditions environnementales rencontrées.

Une autre particularité est que le déterminisme sexuel chez cette espèce est environnemental et qu'il varie, notamment, en relation avec la localisation des anguilles dans le bassin versant (Feunteun *et al.*, 2003; Geffroy & Bardonnnet, 2016) et en fonction d'obstacles à la migration (Feunteun *et al.*, 1998; Costa *et al.*, 2008). Les habitats de l'amont produisent

essentiellement des anguilles femelles, alors que les zones en aval produisent une forte proportion de géniteurs mâles. L'ouverture du bassin de la Sélune devrait fortement modifier la répartition des individus au sein du bassin versant et diminuer la compétition intra-spécifique, avec des effets sur la croissance, l'âge et la taille des anguilles argentées qui retournent en mer pour se reproduire. De plus, il est probable que, suite à l'effacement, la diminution de la densité à l'aval du barrage et l'accès aux zones amont réduisent la densité et la compétition intra-spécifique, entraînant une évolution du sexe ratio des géniteurs, une diversification des traits de vie, des stratégies d'histoire de vie et d'utilisation des habitats.

Les changements attendus sur la Sélune, initiés dans un objectif de renaturation du bassin versant, vont se traduire par une reconnexion des habitats situés en amont des barrages, mais également par une restructuration des habitats aquatiques de l'estuaire fluvial et de la petite baie du Mont Saint Michel. Ces processus devraient être perceptibles dès la phase de vidange avec un accroissement des flux sédimentaires et une modification des processus de dépôt sur la zone estuarienne. En effet, les retours d'expériences démontrent l'importance de quantifier les transformations s'opérant sur le fonctionnement des écosystèmes en aval des barrages arasés (Stanley & Doyle, 2003). La modification de la dynamique sédimentaire, des apports d'eau douce, de la qualité de l'eau, ainsi que des flux de nutriments peuvent avoir des conséquences fortes sur la composition des communautés d'êtres vivants, notamment de poissons, présentes en zones estuarienne et côtière (Laffaille *et al.*, 2000; Laffaille *et al.*, 2001b; Foley *et al.*, 2017). Ces zones soumises à l'influence des marées dynamiques constituent des habitats essentiels pour de nombreuses espèces de poissons, qui les utilisent en tant que zone de nurricerie durant leur phase juvénile (Laffaille *et al.*, 2001a; Cattrijsse & Hampel, 2006; Potter *et al.*, 2015; Teichert *et al.*, 2018a). Les changements induits par l'arasement des barrages vont probablement affecter la qualité des nurriceries, en modifiant les habitats, la qualité du substrat et les sources de nourriture disponibles, avec des répercussions sur la croissance et l'utilisation des habitats par les juvéniles. En effet, la qualité des nurriceries dépend de la qualité des assemblages de macrophytes des marais salés (Lefeuvre *et al.*, 2003; Laffaille *et al.*, 2005) qui sont eux-mêmes sous le contrôle de facteurs environnementaux tels les apports de nutriments, du pâturage ou des espèces envahissantes (Laffaille *et al.*, 2001a, 2005).

De par son cycle de vie, le flet est un bon intégrateur des conditions environnementales rencontrées à l'interface mer-rivière, où il est souvent considéré comme une espèce indicatrice (Amara *et al.*, 2009). En effet, le flet se reproduit en mer, puis les jeunes stades colonisent les estuaires et les parties aval des cours d'eau pour effectuer leurs premières années de croissance. Au cours de ces premières années, les juvéniles sont fortement dépendants des ressources benthiques et de la qualité physique des habitats (Amorim *et al.*, 2018). Par exemple, Amara *et al.* (2009) ont démontré une chute de la croissance et des conditions des juvéniles de flet dans les estuaires soumis à des stress anthropiques, avec des conséquences probables sur la survie et la production des nurriceries. Sur la petite baie du Mont Saint Michel, une première étude menée lors de la phase de pré-arasement a montré l'influence des

apports fluviaux dans le comportement alimentaire de cette espèce, suggérant une utilisation régulière des habitats fluviaux par les juvéniles de flet lors de leur phase de croissance (Le Bris *et al.*, 2018). Il est probable que la modification des conditions hydrologiques, des apports sédimentaires, ainsi que de la qualité de l'eau, au cours de la phase de vidange et d'arasement affecte la disponibilité et la qualité des habitats de nourricerie, ainsi que les sources trophiques utilisées en aval des barrages.

## 1.2. Objectifs

Ce projet a pour objectif de caractériser les traits de vie de deux espèces thalassotoques, l'anguille et le flet, en phase de pré-arasement afin de pouvoir quantifier par la suite l'effet de l'effacement des barrages. Le flet est principalement intégrateur des changements en aval des barrages à l'interface rivière-mer, alors que l'anguille intègre l'évolution de l'accessibilité et de la qualité des habitats de l'amont. Dans cette étude, nous analyserons le lien entre les traits de vie (âge, taille, poids, taux de graisse, condition, taux de croissance...), l'histoire de vie (habitat de croissance, dépendance à l'estuaire), la position trophique ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) et l'état sanitaire des anguilles argentées défini par des indices de condition, l'étude du microbiome de l'intestin et les communautés des métazoaires parasites des individus collectés.

Sur la Sélune, le démantèlement des barrages aura potentiellement deux effets sur les populations catadromes. 1) La recolonisation des habitats de l'amont devrait conduire à une diminution de la compétition intraspécifique, une modification des traits de vie, des communautés parasitaires et du microbiote, en particulier chez les anguilles. 2) Les flux de sédiments et de nutriments seront modifiés, avec des conséquences probables sur la qualité des habitats de l'aval, notamment estuariens. On s'attend ici à une modification de la fonction de nourricerie pour les poissons estuariens générée par la restauration des flux sédimentaires. L'étude simultanée du flet et de l'anguille permettra d'avoir une vision fonctionnelle relativement exhaustive des effets de l'arasement sur l'analyse des liens entre processus de colonisation à l'échelle de l'ensemble du bassin versant (l'anguille) et l'expression d'une fonction écologique essentielle : la nourricerie estuarienne vis à vis de l'espèce modèle le flet.

## 1.3. Approches méthodologiques

En bénéficiant du cadre expérimental exceptionnel offert par l'effacement des barrages, le présent projet propose la mise en place d'une combinaison de méthodes de pointe (Figure 1) pour développer des connaissances nouvelles en matière d'écologie de la restauration des populations d'anguilles et de flets dans un cours d'eau dégradé, et la conservation voire l'amélioration de la fonction écologique essentielle de nourricerie de la zone estuarienne.

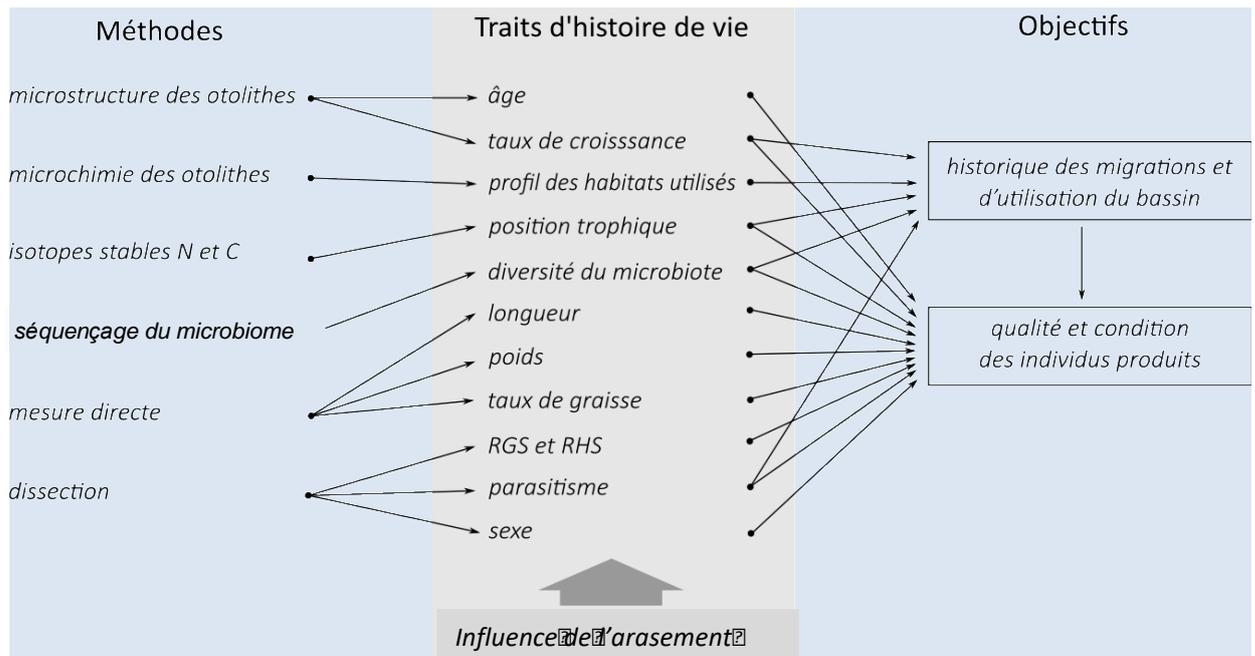


Figure 1 : Méthodes mises en place dans le cadre du projet afin de retracer l'histoire de vie et la diversité des traits des anguilles et des flets produits par le bassin versant de la Sélune.

L'analyse microchimique des otolithes représente un outil robuste pour retracer les changements de milieu et les origines des poissons au cours de leur vie, tant pour les espèces marines, qu'amphihalines ou continentales. L'ablation laser femtoseconde couplée à l'ICPMS (Spectrométrie de masse à plasma à couplage inductif) sont des méthodes de pointe, désormais maîtrisées, pour pouvoir caractériser les signatures élémentaires de zones très fines (5  $\mu\text{m}$  de largeur) des otolithes. Ces zones correspondent selon les espèces et les stades de développement à des périodes de quelques jours à quelques mois. Ainsi, il a été par exemple possible de montrer que les centres des otolithes de civelles d'anguilles présentaient des signatures élémentaires différentes de celles du stade larvaire marin (leptocéphales) (Martin *et al.*, 2010). L'analyse des ratio Sr/Ca et Ba/Ca est utilisée de manière courante pour retracer les changements de salinité au cours de la vie des poissons migrateurs (Tsukamoto & Nakai, 1998; Daverat & Tomas, 2006; Tabouret *et al.*, 2010; Teichert *et al.*, 2018b). L'analyse multi-élémentaire est également utilisée pour retracer les origines et les flux de poissons marins (e.g. Laugier *et al.*, 2015). L'étude proposée vise des avancées significatives sur la connaissance des mouvements intra-bassins versants dans une situation de blocage de la migration qui conduit à des accumulations à l'aval de barrages. Nous faisons ici l'hypothèse que le blocage de la migration sur l'axe principal de la Sélune conduit à des profils d'histoires de vie particuliers et une mobilité plus forte qu'en situation de continuité écologique.

Chez les poissons, 90% des bactéries composant le microbiome intestinal appartiennent aux phyla des Proteobacteria, des Bacteroidetes et des Firmicutes (Ghanbari, Kneifel & Domig, 2015; Merrifield & Rodiles, 2015). Cependant, les divers facteurs environnementaux (température, courants, et salinité) et physiologiques (âge, sexe, stade de croissance, nutrition,

état reproducteur, maladie, charge parasitaire etc.) ont un fort impact à la fois sur la diversité et la quantité de bactéries qui peut varier de  $10^6$  à  $10^9$  bactéries chez les poissons (Merrifield & Rodiles, 2015). De la même manière, le niveau trophique (par exemple prédateur ou herbivore) et les habitats dans lesquels les poissons se développent et vivent, induisent des signatures caractéristiques de l'environnement sur leur microbiome intestinal (Merrifield & Rodiles, 2015). Les variations de diversité, de quantité et de qualité du microbiome (i.e. présence/absence de bactéries pathogéniques) observées permettront ainsi de démontrer l'impact de l'arasement sur l'état physiologique de l'anguille et du flet. Le couplage des caractéristiques du microbiome avec les mesures de fitness (poids, taille, taux de croissance et état reproducteur) chez les individus avant et après arasement apportera aussi des indications sur leur niveau de stress physiologique. En effet, le stress physiologique se reflète par une diminution de la diversité et de la qualité du microbiome qui va de pair avec un taux de croissance réduit puisque les fonctions digestives ne sont plus remplies de manière optimale. Enfin, ces analyses permettront de déterminer les capacités plastiques de ces deux espèces de poissons lors des changements environnementaux induits pas l'homme.

L'intérêt de réaliser des suivis parasitologiques chez l'anguille et le flet est multiple. En effet, les métazoaires parasites constituent des marqueurs naturels permettant par exemple : de discriminer les stocks de poissons (ex. Dupont & Crivelli, 1988), de retracer leurs déplacements (ex. Wielgoss *et al.*, 2010), d'appréhender la qualité du milieu en tant qu'indicateurs de nombreux types de pollution (Sures, 2004), et de mieux comprendre l'utilisation de l'habitat et l'écologie alimentaire (Thomas, Guégan & Renaud, 2007). La valeur indicatrice des différentes espèces de parasite chez l'anguille européenne a été démontrée par Filippi *et al.* (2013) à l'aide de la méthode IndVal. Cette dernière détecte les changements d'abondance des parasites et montre que, selon les espèces, leur occurrence varie en fonction de la station (salinité), de la saison, du stade d'argenture et de la taille des anguilles. Par ailleurs, les parasites entraînent toujours une diminution de fitness de leur hôte, ne serait-ce que parce qu'ils prélèvent directement ou indirectement une partie de leurs réserves énergétiques (Thomas *et al.*, 2007). Dans ces conditions, il est probable que le stress environnemental associé à la phase de vidange (dépôt de sédiment, contamination...) affecte différemment la condition physiologique des individus selon les caractéristiques de leur parasitofaune, elle-même influencée par les stress environnementaux et la biodiversité des espèces libres (potentiellement hôtes intermédiaires, paraténiques et/ou définitifs). Dans la Sélune, on s'attend à des modifications des communautés parasitaires en fonction de l'origine des anguilles argentées dans le bassin versant et des traits de vie des individus. En effet, les caractéristiques des habitats peuvent influencer sur les communautés parasitaires avec des effets indirects sur la fitness des individus géniteurs (e.g., Filippi *et al.*, 2013 ; Gérard *et al.*, 2013).

Une des interactions les plus importantes entre les espèces dans l'organisation d'un écosystème concerne les relations trophiques (Hette-Tronquart & Belliard, 2014). Classiquement décrites sur la base des régimes alimentaires des espèces, elle peuvent également être caractérisées par l'utilisation de biomarqueurs, et notamment les rapports

isotopiques du carbone (C) et de l'azote (N) (Stock & Semmens, 2016). Le principe repose sur l'analyse au spectromètre de masse de tissus, généralement du muscle, permettant d'en quantifier les isotopes stables (i.e.  $^{13}\text{C}$ ,  $^{12}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ,  $^{14}\text{N}$ ). Lors de l'assimilation d'un aliment par un consommateur, les isotopes plus lourds (i.e. qui possèdent plus de neutrons, i.e.  $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$ ) vont circuler moins rapidement dans les processus métaboliques, conduisant à une bioaccumulation de ceux-ci dans l'organisme aussi appelé « enrichissement », qui se traduit par une augmentation des ratios  $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$  et  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  (notés respectivement par convention  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$ ) entre deux niveaux trophiques. Ce phénomène est appelé le « fractionnement isotopique » (Hette-Tronquart & Belliard, 2014). Ce qui fait de ces mesures isotopiques des traceurs biologiques, c'est l'observation d'une remarquable constance de ces taux d'enrichissement relatif entre deux niveaux trophiques. On observe notamment dans les milieux aquatiques des taux d'enrichissement pour l'azote d'environ 2.5‰ entre les producteurs et les consommateurs primaires, 3.4‰ entre les producteurs et les consommateurs supérieurs (Minagawa & Wada, 1984) et de l'ordre de 1‰ pour le carbone (Fry & Sherr, 1989), quel que soit le niveau trophique (Figure 2). Ces taux sont généralement appelés Trophic Enrichment Factors (TEF) (Stock & Semmens, 2016) et vont pouvoir être utilisés pour replacer les espèces les unes par rapport aux autres dans le réseau trophique.

Dans le cas plus général d'espèces ayant un régime alimentaire constitué de différentes sources ou proies, c'est le mélange de ces signatures qui constituera celle du prédateur, proportionnellement à l'importance relative de ces dernières.

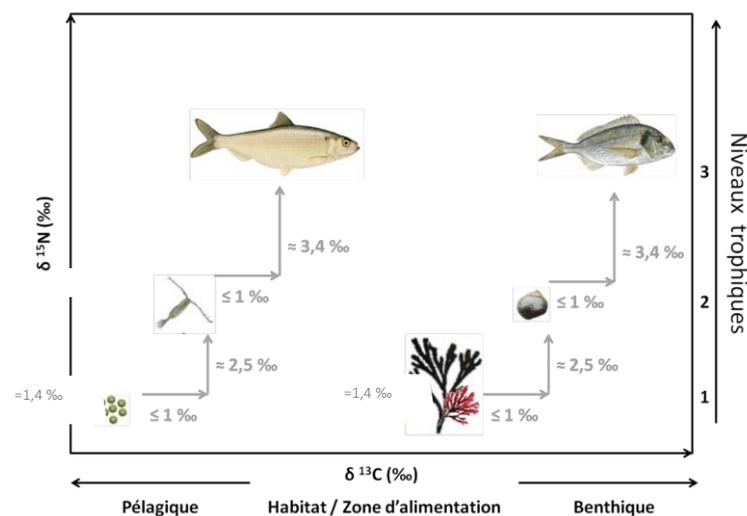


Figure 2 : Schéma des ratios isotopiques théoriques, taux d'enrichissement trophique (TEF) interspécifiques selon les ratios isotopiques du C et du N, comprenant deux sources, deux consommateurs primaires et secondaires d'un réseau trophique marin.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Stations et prélèvements

#### 2.1.1. Stations de prélèvement

Les flets et les anguilles ont été capturés sur 10 stations réparties sur la Sélune et ses principaux affluents (Figure 3), entre la zone estuarienne de la Baie du Mont Saint Michel et les secteurs les plus amont actuellement colonisés par les anguilles (St 9 sur le Beuvron). La station 1 correspond à la petite baie du Mont Saint Michel. Il s'agit d'une zone intertidale polyhaline (salinité comprise entre 18 et 30). La station 2 est située à la confluence entre l'estuaire de la Sée (st 10) et de la Sélune (st 3). La salinité de ces stations est très variable en fonction des marées et correspond généralement à celle d'une zone mésohaline (salinité comprise entre 5 et 18), voire une zone oligohaline quand les apports d'eau douce sont importants. La station 4 est située en zone estuarienne oligohaline (salinité comprise entre 0.5 et 5) et la station 5 est en eau douce sous l'influence de la marée dynamique. Les autres stations sont situées en eau douce sur la Sélune (St 6) et ses principaux affluents (St 7, 8 et 9). La Sélune en amont des barrages de la Roche qui Boit et de Vezin n'a pas fait l'objet d'échantillonnage dans le cadre du projet, car ces secteurs sont quasiment inaccessibles pour les anguilles (Petit et *al.* 2017).

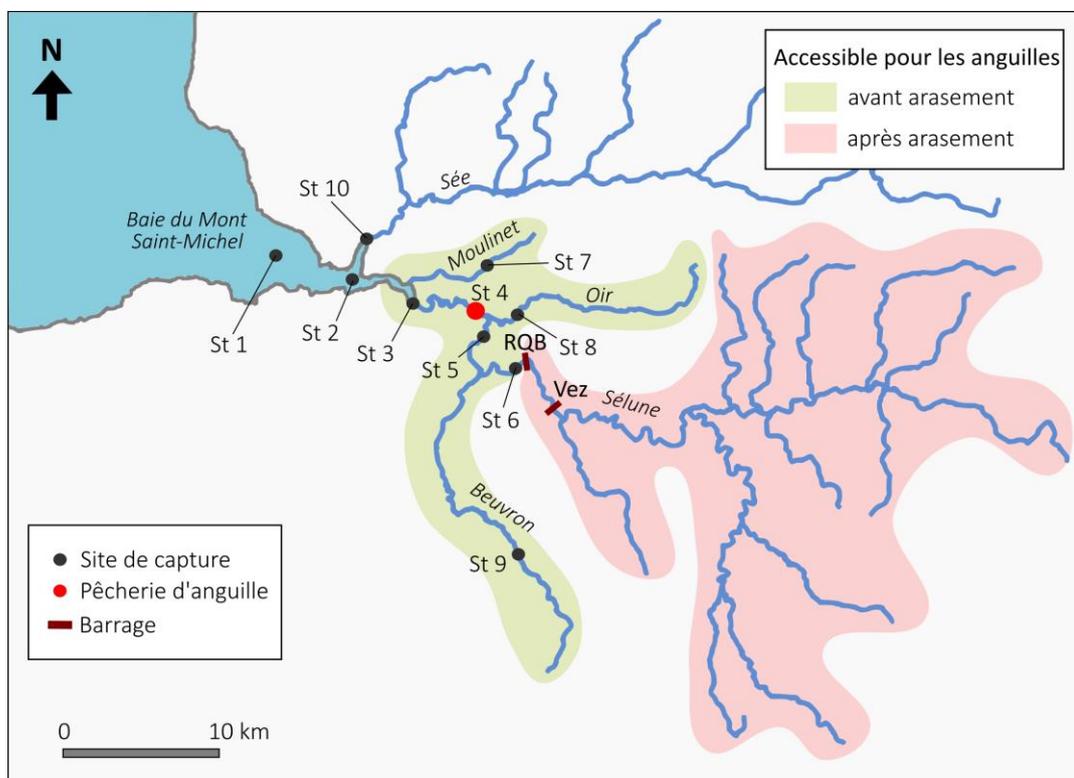


Figure 3: Cartographie de stations de prélèvement des anguilles et des flets sur le bassin versant de la Sélune.

Le flet est une espèce amphihaline utilisant les milieux estuariens et l'aval des cours d'eau comme zone de nourricerie durant les premières années de vie. Les flets sont observés sur toute la zone estuarienne du bassin de la Sélune (St 1, 2, 3, 4 et 10), ainsi qu'en aval de l'Oir (St 8) et de la Sélune (St 5). **La station 3 a été sélectionnée comme station de référence pour l'analyse des traits d'histoire de vie des flets** car elle présente de fortes abondances en juvéniles 0+ (Le Bris *et al.*, 2018) et n'est pas directement influencée par les apports fluviaux de la Sée. Cette station est donc susceptible de refléter, de façon non biaisée, les modifications du fonctionnement de la nourricerie induite par l'arasement des barrages de la Sélune.

Les anguilles jaunes sont essentiellement réparties sur les stations d'eau douce (St 6, 7, 8 et 9), mais sont également observées sur la zone estuarienne oligohaline (St 4 et 5). Le présent projet se concentre essentiellement sur l'étude des traits de vie des anguilles argentées (géniteurs en migration) provenant du bassin versant. Par conséquent, **la station 4 a été sélectionnée comme station de référence pour l'analyse des traits d'histoire de vie des anguilles argentées**, car les individus capturés en cours de migration sur cette zone peuvent potentiellement provenir de l'ensemble du bassin versant amont (incluant les affluents de l'Oir et du Beuvron). L'analyse des traits de vie de ces individus est donc à même de fournir une image synthétique du fonctionnement de la population au sein du bassin versant de la Sélune.

Différentes méthodes de prélèvement ont été mises en place en fonction des espèces ciblées et des caractéristiques des milieux (salinité, profondeur, influence des marées... etc.). La collecte des échantillons biologiques a été réalisée lors de campagnes spécifiques, mais également par le biais de prélèvements opportunistes en lien avec d'autres programmes de recherche et de suivi des communautés.

### 2.1.2. Échantillonnage des anguilles

- *Capture des anguilles argentées*

La fraction argentée de la population d'anguilles (individus rejoignant la mer après la phase de croissance continentale) est intégratrice des conditions rencontrées à l'échelle du bassin versant et procure donc un ensemble pertinent d'informations pour évaluer la réponse du stock d'anguille à la reconnexion du fleuve. La capture des anguilles argentées a nécessité le développement d'une pêcherie scientifique en aval du bassin versant de la Sélune (en aval de la confluence avec l'Oir et le Beuvron) entre les mois de septembre et décembre des années 2019 et 2020 (Druet *et al.*, 2021). Cette action a été réalisée dans le cadre du programme de suivi « Recolonisation de la Sélune ». Le protocole de suivi expérimental (filet de type tézelle) a permis de caractériser la phénologie de la migration, ainsi que les paramètres démographiques des anguilles en migration de reproduction avant l'arasement des barrages. Aux cours de 23 sessions nocturnes, un total de 283 anguilles a été capturé (93 en 2019, 190 en 2020), dont 29 anguilles jaunes, 13 anguilles en cours d'argenture et 241 anguilles argentées. Un sous-échantillon aléatoire de 75 anguilles argentées (35 en 2019 et 40 en 2020) a été prélevé dans le cadre du présent projet afin de réaliser des analyses complémentaires en laboratoire : 1)

description des traits d'histoire de vie, 2) étude du cortège parasitaire, 3) analyse des otolithes, 4) analyse isotopique des muscles, et 5) analyse microbiote intestinal.

- *Capture des anguilles jaunes*

En complément des anguilles argentées, des individus sédentaires (anguilles jaunes) ont été capturés sur 6 stations du bassin versant (St 4, 5, 6, 7, 8 et 9) afin de décrire les signatures individuelles des stations connexes (i.e. microchimie des otolithes). Sur la station 4, cinq anguilles jaunes ont été prélevées à l'automne 2020 parmi les captures réalisées dans le cadre de la pêche scientifique d'anguilles argentées. Les autres stations ont été échantillonnées à l'automne 2019 dans le cadre du réseau d'observatoire de la Sélune (i.e. pêches toutes espèces et indice abondance anguille) mis en place par l'U3E. Cinq anguilles jaunes par station ont été prélevées afin de décrire les signatures élémentaires spécifiques aux stations de capture.

### 2.1.3. Échantillonnage des flets

Les flets ont été échantillonnés sur les stations 1, 2, 3, 4, 5, 8 et 10 (Figure 3) à l'aide de différentes méthodes en fonction des caractéristiques du milieu. Les stations de la baie du Mont Saint Michel (St 1) et de la petite baie (St 2) ont été échantillonnées à l'aide d'un chalut à perche tracté par une embarcation afin de prospecter ces secteurs à marée haute. Les stations estuariennes de la Sée (St 10) et de la Sélune (St 3) ont été échantillonnées à pied à l'aide d'un haveneau durant la marée basse. La présence de la pêche d'anguille argentée (St 4) a permis la capture opportuniste de plusieurs flets. Finalement, des prélèvements ont été réalisés par pêche à l'électricité sur les stations situées en eau douce en aval de la Sélune (St 5) et en aval de l'Oir (St 8) dans le cadre du réseau d'observatoire de la Sélune.

- *Prélèvements au chalut à perche*

Sur la baie du Mont Saint Michel et la petite baie, des captures de flet ont été réalisées avec un petit chalut à perche (1.5 m) selon le protocole établi pour les évaluations DCE des masses d'eau de transition. La perche utilisée était conforme aux exigences du protocole DCE (ouverture du filet, 1.46m x 0.45m), ainsi que le filet constitué de maillages successifs, 20mm, 16mm, puis 10mm en cul de chalut (AFNOR 2011). Des traits de 10 à 15 min ont été réalisés contre le courant, à une vitesse de chalutage comprise entre 1,5 et 2,5 nœuds.

Sur le secteur de la baie du Mont Saint Michel (St 1), les prélèvements ont été réalisés à l'automne 2019 dans le cadre du réseau de surveillance de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau pour les masses d'eau de transition de la façade Manche-Atlantique. La masse d'eau FRHT05 a été échantillonnée par le bureau d'étude SEANEO et a permis la collecte de juvéniles de flets qui ont été mis à disposition pour la présente étude.

Sur le secteur de la petite baie, au niveau de la confluence entre la Sée et la Sélune (St2), des campagnes d'échantillonnages spécifiques ont été réalisées en collaboration avec l'Agrocampus Ouest (H. Le Bris) afin de collecter des juvéniles de flet et de décrire les assemblages de poissons. Un total de 8 traits de chalut a été réalisé sur ce secteur durant le

programme (4 à l'automne 2019 et 4 à l'automne 2020). Les poissons capturés ont été mis à disposition de l'Agrocampus Ouest afin de poursuivre l'analyse des communautés estuariennes de la petite baie, telle que débutée en 2015 (Le Bris *et al.*, 2018). Les flets ont été conservés par le MNHN afin d'alimenter le présent programme.

- *Prélèvements au haveneau*

Les stations estuariennes de la confluence (St 2), de la Sée (St 10) et de la Sélune (St 3) ont été échantillonnées à pied durant la marée basse à l'aide d'un haveneau. Cette méthode non quantitative a permis le prélèvement de juvéniles de flets, mais également des autres espèces de poisson présentes sur les stations afin de reconstituer le réseau trophique au niveau de la zone de nourricerie estuarienne. Les prélèvements ont été réalisés de manière opportuniste en trainant le haveneau sur le fond jusqu'à l'obtention d'un minimum de 30 flets juvéniles sur la station 3. Cette station a été sélectionnée comme station de référence pour la description des traits de vie dans la zone de nourricerie. Sur les autres stations, l'effort d'échantillonnage a été limité à la capture d'environ 5 individus par espèce présente sur la station. Ces prélèvements ont été réalisés au mois de septembre 2019 (15/09/19) et septembre 2020 (16/09/20) afin de limiter les biais liés à la période d'échantillonnage.

- *Prélèvements par pêche à l'électricité*

Les stations situées en eau douce sur l'Oir (St 8) et à l'aval de la Sélune (St 5) ont été échantillonnées par pêche à l'électricité à l'automne 2019, dans le cadre du réseau d'observatoire de la Sélune. Pour chaque station, 5 flets juvéniles ont été prélevés afin de décrire le cortège de métazoaires parasites et d'analyser les signatures élémentaires des otolithes.

#### **2.1.4. Prélèvements associés au réseau trophique**

En complément des prélèvements opportunistes de poissons capturés lors des échantillonnages au haveneau et à la tézelle sur les stations estuariennes de la Sélune, des prélèvements faunistiques et floristiques ont été réalisés en automne 2019 (auxquels ont été rajoutés les flets de la station 3 en automne 2020). Ces prélèvements visent à décrire le réseau trophique de la zone de nourricerie des flets en aval de la Sélune. Ainsi, les sources de matière organique (matière organique particulaire), le microphytobenthos et les composants du réseau trophique (poissons, macrofaune benthique, plantes...) en aval de la Sélune ont également été échantillonnés à la même saison et la même année (automne 2019). La comparaison entre 2019 et 2020 des niches trophiques des flets de la station 3 a également été réalisée.

#### **2.1.5. Prélèvement d'eau**

Enfin, des prélèvements d'eau (2 fois 1,5 l) ont été effectués aux stations 1, 2, 3, 5, 6 et 8. Une fois prélevés, ces échantillons d'eau ont été stockés à -20°C jusqu'à la filtration. La moitié de ces prélèvements a été filtrée avec un système de filtration pour matière en suspension (Nalgène) et un filtre stérile en nitrate de cellulose (pores de 0,2 µm) (Sartorius). Une fois l'eau

de chaque échantillon filtré, le filtrat a été récupéré à l'aide de pinces fines préalablement désinfectées à l'Hypochlorite de sodium (3,6%) et rincé à l'eau Milli-Q. Entre chaque filtration, le système a été nettoyé par quatre bains successifs : à l'hypochlorite de sodium (3,6%), à l'éthanol (70%), suivi de deux rinçages à l'eau Milli-Q. Le filtrat de chaque échantillon a ensuite été stocké dans un tube stérile de 2 ml et stocké à -20°C jusqu'à extraction de l'ADN.

## 2.2. Description des traits d'histoire de vie

Les traits d'histoire de vie des anguilles et des flets ont été décrits pour les individus capturés en 2019 et 2020.

### 2.2.1. Mesures biométriques

- *Biométrie des anguilles*

Chaque anguille a été mesurée (TL, mm) et pesée (TW, g) pour déterminer le coefficient de condition de Fulton (K) selon la formule suivante:  $10^5 \times TW / TL^3$  (Fulton, 1904). Les anguilles ont ensuite été disséquées pour déterminer leur sexe sur la base de l'observation macroscopique des gonades (Colombo, Grandi & Rossi, 1984). Les poids des gonades (IWG, g) et du foie (IWL, g) ont été déterminés afin de calculer les indices gonado-somatique (GSI) et hépato-somatique (HSI). Ces indices sont définis comme les rapports du poids des gonades ou du foie par rapport au poids total de l'individu ( $GSI = IWG / TW \times 100$  et  $HSI = IWL / TW \times 100$ ). Alors que le GSI reflète le niveau de maturation des gonades et l'investissement dans la reproduction, le HSI est un proxy des réserves lipidiques qui sont notamment impliquées dans la maturation des gonades et la migration marine.

Dans cette étude, le coefficient de condition de Fulton (K) a été privilégié car son mode de calcul ne repose pas sur les données acquises. Il permet donc de comparer directement les valeurs calculées entre différentes études, contrairement aux approches basées sur la condition marginale des individus estimée par les résidus d'une relation taille-poids (Jakob et al. 1996, Blackwell et al. 2000). Néanmoins, les estimations de condition obtenues par les deux approches sont fortement corrélées (test de corrélation de Pearson,  $n = 74$ ,  $r = 0.95$ ,  $P < 0.001$ ). Le coefficient de condition de Fulton (K) a été présenté en tant que référence dans ce rapport afin de faciliter la comparaison avec les études post-arasement. Les données initiales pourront toutefois être remobilisées a posteriori pour effectuer des comparaisons avec de futures études.

- *Biométrie des flets*

Les flets ont été mesurés (TL, mm) et pesés (TW, g) afin de déterminer le coefficient de condition de Fulton (K).

### 2.2.2. Estimation de l'âge et de la croissance

- *Microstructure des otolithes d'anguille*

Les otolithes sagittaux des anguilles argentées ont été extraits et inclus dans de la résine époxy (Araldite 2020), puis poncés progressivement le long du plan longitudinal et polis jusqu'à ce que le primordium soit atteint (Acou *et al.*, 2013). L'âge des anguilles (AGE) a été estimé sous une loupe binoculaire en comptant le nombre d'annuli à partir de la marque de métamorphose, qui est supposée refléter le début de la phase continentale. Les lectures d'âge ont été réalisées indépendamment par deux opérateurs afin d'estimer le coefficient de variation pour chaque otolithe. Dans les cas où les estimations différaient entre les deux comptages, une lecture simultanée a été réalisée par les deux opérateurs afin de définir une estimation consensuelle de l'âge de l'individu. Le dénombrement des stries a été réalisé le long du plus grand transect entre le nucléus et le bord externe de l'otolithe. La distance séparant chaque strie a ensuite été mesurée ( $\mu\text{m}$ ) sur une prise de vue photographique à l'aide du logiciel ImageJ (Rueden *et al.*, 2017).

Le taux de croissance annuel (GR,  $\text{mm}\cdot\text{an}^{-1}$ ) durant la phase continentale a été calculé selon la formule suivante :  $\text{GR} = (\text{TL} - 65) / \text{AGE}$ , où 65 mm est la taille moyenne au recrutement.

- *Microstructure des otolithes de flets*

Les otolithes sagittaux des flets juvéniles capturés sur la station 3 (zone de nourricerie de référence sur la Sélune) ont été extraits et inclus dans de la résine thermoplastique (Crystalbond<sup>TM</sup> 509), puis poncés progressivement le long du plan longitudinal et polis jusqu'à ce que le primordium soit atteint. Chez les flets juvéniles, le dépôt des stries reflète une structure journalière (Amara *et al.*, 2009) et peut donc être utilisé afin de déterminer l'âge des individus avec une définition journalière. Afin de se focaliser sur la phase de vie dans la zone de nourricerie, les stries journalières ont été dénombrées à partir de la fin de la période de métamorphose, qui coïncide avec la période d'installation des post-larves dans la zone de nourricerie. La fin de la métamorphose a été identifiée comme la première strie continue sur l'ensemble de l'otolithe, après l'apparition des primordia secondaires caractéristiques de la phase de métamorphose. Le dénombrement des stries a été réalisé le long du plus grand transect indépendamment par deux opérateurs afin d'estimer le coefficient de variation pour chaque otolithe. Dans le cas où le coefficient de variation excédait un seuil de 0.07, les otolithes ont été recomptés par les deux opérateurs. Si le coefficient excédait à nouveau ce seuil, l'otolithe était exclu afin de limiter les erreurs de comptage.

La durée de vie post-installation (AGE<sub>j</sub>) a été estimée en moyennant les stries dénombrées par les deux opérateurs. La date d'installation a été estimée en retranchant la durée de vie post-installation à la date de capture des individus. Finalement, la distance séparant chaque strie a ensuite été mesurée ( $\mu\text{m}$ ) sur une prise de vue photographique à l'aide du logiciel ImageJ (Rueden *et al.*, 2017).

Le taux de croissance moyen post-installation (GR<sub>j</sub>,  $\text{mm}\cdot\text{jour}^{-1}$ ) sur la zone de nourricerie a été calculé selon la formule suivante :  $\text{GR}_j = (\text{TL} - \text{TL}_{\text{instal}}) / \text{AGE}_j$ , où  $\text{TL}_{\text{instal}}$  correspond à la taille

théorique à la fin de la métamorphose. Cette taille a été estimée par extrapolation de la régression linéaire entre la taille du poisson et la taille de l'otolithe. La même procédure a été utilisée afin d'estimer le taux de croissance du dernier mois dans la zone de nourricerie.

### **2.2.3. Description des métazoaires parasites**

La recherche des métazoaires parasites (externes et internes) a été réalisée sur un total de 20 anguilles jaunes, 74 anguilles argentées et 105 flets juvéniles (frais ou congelés). Après examen minutieux de la surface corporelle des poissons pour détecter d'éventuels ectoparasites, les organes suivants ont été prélevés et disséqués sous la loupe binoculaire : les 2 yeux, les 4 paires de branchies, le cœur, le foie, le tractus digestif, la rate et, uniquement dans le cas des anguilles, la vessie natatoire (les flets en sont dépourvus). L'intérieur de la cavité générale a également été observé sous la loupe binoculaire. Tous les métazoaires parasites ont été dénombrés et identifiés sur des critères morpho-anatomiques : d'après Fomena & Bouix (1997) pour les Myxozoaires, Ogawa & Egusa (1976) pour les Monogènes, Khalil, Jones & Bray (1994) pour les Cestodes, Golvan (1969) et Brown, Chubb & Veltkamp (1986) pour les Acanthocéphales, et Moravec (1994) pour les Nématodes.

Les paramètres parasitologiques utilisés pour décrire la structure des communautés parasitaires sont la prévalence (P %, nombre d'individus parasités par une espèce donnée x 100 / nombre total d'individus examinés), l'abondance moyenne (A, nombre moyen de parasites d'une espèce donnée par individu en considérant l'ensemble des individus examinés qu'ils soient parasités ou non), l'intensité moyenne (I, nombre moyen de parasites d'une espèce donnée par individu parasité) et la richesse spécifique moyenne (RS, nombre moyen d'espèces de parasites par individu hôte) (Bush *et al.*, 1997). Les moyennes sont accompagnées d'un intervalle de confiance à 95 %,  $IC_{0.05}$ , qui est calculé pour les prévalences selon la méthode de Newcombe (1998).

## **2.3. Analyse de la microchimie des otolithes**

Comme précisé précédemment, les otolithes d'anguille et de flet ont été inclus dans la résine époxy, puis poncés progressivement le long du plan longitudinal pour les anguilles et sur le plan transversal pour les flets afin de décrire la composition élémentaire le long d'un transect d'otolithe.

### **2.3.1. Analyse de la composition élémentaire**

Pour les deux espèces de poissons, la composition élémentaire (K, Ca, Be, Al, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Sr, Mo, Ag, Cd, Ba, Pb, U) des otolithes a été quantifiée à l'aide d'une ablation laser femtoseconde (LA, IR 1030 nm ; Alfamet-Novalase, France) couplée à un ICP-MS (DRCII ; Perkin Elmer, Shelton). L'ablation a été réalisée du nucleus jusqu'au bord de l'otolithe avec une stratégie de balayage raster précédemment décrite par Tabouret *et al.* (2011) à une fréquence de 50 Hz, avec un diamètre de faisceau laser de 25  $\mu\text{m}$  et une vitesse de 5  $\mu\text{m/s}$ . Le profil

élémentaire résultant consiste en des mesures successives réparties chaque 5  $\mu\text{m}$  le long de l'otolithe (Figure 4). Cette stratégie représente le meilleur compromis pour abattre suffisamment de matériel pour détecter les éléments, tout en gardant une résolution spatiale fine (Tabouret et al., 2011). L'analyse de trois références certifiées NIST614, NIST612 et NIST610 (National Institute of Standards and Technology, USA) a assuré la quantification. Le calcium a été utilisé comme étalon interne pour tenir compte des variations de la quantité de matériau d'ablation et d'énergie laser dans le rendement d'ablation. La précision analytique a été mesurée avec les matériaux de référence d'otolithes certifiés pour poissons NIES22 (National Institute for Environmental Studies, Japan; Yoshinaga, Nakama, Morita, & Edmonds, 2000) et FEBS-1 (National Research Council Canada, Canada). Les compositions élémentaires ont été exprimées sous forme de rapports élémentaires massiques.

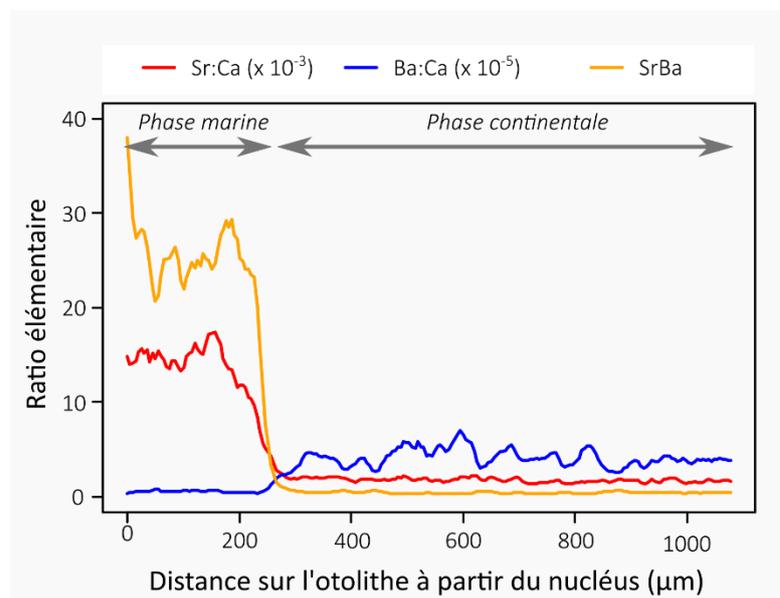


Figure 4: Exemple d'un profil élémentaire d'une anguille argentée capturée sur la Sélune (SEL-102) obtenu à l'aide d'une ablation laser femtoseconde couplée à un ICP-MS. Le ratio Sr:Ca est élevé durant la phase marine, puis décroît fortement au cours de la vie continentale. Le ratio de Ba:Ca présente le patron inverse.

Bien qu'un large panel d'éléments traces ait été initialement recherché (K, Ca, Be, Al, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Sr, Mo, Ag, Cd, Ba, Pb, U), seule les concentrations en Sr, Ba et Mg sont apparues au-dessus des limites de détection. L'assimilation du Mg dans la matrice des otolithes est généralement influencée par des processus physiologiques, si bien que les concentrations enregistrées dans les otolithes ne reflètent pas nécessairement les conditions du milieu environnant (e.g. Mg, Limburg et al., 2018). En conséquence, cet élément a été écarté des analyses afin de se focaliser sur les mesures de Ba et Sr, dont les processus d'incorporation dans les otolithes sont plus stables au cours de la vie des individus (Daverat et al., 2005; Hüsey et al., 2021).

### 2.3.2. Analyse des profils élémentaires des anguilles

Les profils élémentaires en Sr:Ca et Ba:Ca enregistrés le long des transects d'otolithes ont été utilisés pour déduire les changements d'habitat, en se focalisant uniquement sur la phase continentale des profils (Figure 4).

Dans une première étape, les profils élémentaires ont été segmentés pour produire des segments homogènes qui sont supposés représenter des phases sédentaires au sein d'habitats distincts. Pour chaque otolithe, la série temporelle bivariée en Sr:Ca et Ba:Ca a été segmentée selon la méthode proposée par Lavielle (1999) et mise en œuvre par Patin *et al.* (2020) pour identifier des modalités de comportement individuel. Cette approche détecte les points de changement dans les séries chronologiques afin d'identifier des phases stationnaires, qui ont été interprétées ici comme des phases résidentes pendant la vie de l'anguille (Figure 5). Une longueur de segment minimale de quatre mesures (c'est-à-dire une longueur de 20  $\mu\text{m}$  sur l'otolithe) a été spécifiée pour le processus de segmentation afin d'éviter une sur-segmentation. Cette durée représente environ un mois au début de la phase continentale, mais peut refléter près de trois mois à la fin de vie des anguilles les plus âgées.

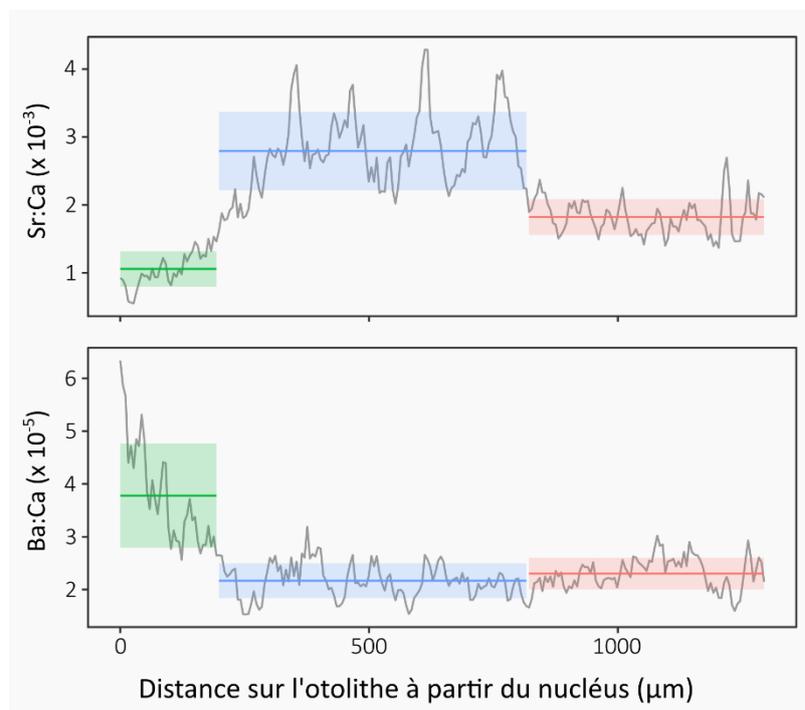


Figure 5: Exemple d'un profil élémentaire bivarié (Sr:Ca et Ba:Ca) d'une anguille argentée capturée sur la Sélune (SEL-198) obtenu après la procédure de segmentation. Chaque segment est supposé refléter une période sédentaire dans un habitat distinct.

Dans une deuxième étape, les moyennes des ratios en Sr:Ca et Ba:Ca des segments terminaux des anguilles jaunes (dernier site de résidence connu, stations 4, 5, 6, 7, 8 et 9) ont été comparées aux caractéristiques environnementales des stations, afin 1) de vérifier la concordance entre les signatures élémentaires des otolithes et celles de l'eau, et 2) de rechercher la présence de gradients de concentrations en Sr et Ba sur le bassin de la Sélune.

Cette approche suppose que la signature au bord de l'otolithe, qui est la dernière période de la vie du poisson, indique la signature chimique du type d'habitat où vivait le poisson au moment de sa capture. Des tests de corrélation ont été réalisés afin de vérifier la concordance entre les signatures élémentaires des otolithes et la chimie de l'eau, ainsi que pour caractériser les relations entre les signatures des otolithes et la distance à l'embouchure de la Sélune.

Finalement, une méthode de regroupement de type K-means a été utilisée pour déterminer des groupes de segments avec des signatures en Sr:Ca et Ba:Ca comparables pour l'ensemble des individus. Le nombre optimal de groupes a été sélectionné en utilisant le critère de la somme des carrés. Pour aider à l'interprétation des groupes, les signatures des segments marginaux des otolithes des anguilles jaunes capturées sur la Sélune et les affluents (St 4, 5, 6, 7, 8 et 9) ont été projetées sur le plan bivarié (Sr:Ca et Ba:Ca). Les groupes obtenus par la méthode de K-means ont ensuite été utilisés pour reconstituer les déplacements successifs des anguilles au cours de leur phase de vie continentale.

### **2.3.1. Analyse de la composition élémentaire des otolithes de flets**

Les profils élémentaires en Sr:Ca et Ba:Ca enregistrés le long des transects d'otolithes ont été utilisés pour déduire la position des flets au sein du continuum estuarien au cours du dernier mois précédent la capture.

Un modèle prédictif a été réalisé afin de modéliser la distance à la mer en fonction des ratios élémentaires quantifiés sur les bords marginaux des otolithes (10 $\mu$ m, environ 2 jours). Des modèles additifs généralisés (GAMs) ont été réalisés afin de considérer la réponse non linéaire de la distance à la mer en fonction des ratios Sr:Ca et Ba:Ca. Quatre modèles ont été ajustés afin de modéliser la distance à la mer en fonction : 1) du ratio Sr:Ca, 2) du ratio Ba:Ca, 3) de l'effet additif des ratios Sr:Ca et Ba:Ca, et 4) de l'interaction entre les ratios Sr:Ca et Ba:Ca.

Les ratios élémentaires mesurés sur les bords marginaux des otolithes ont été séparés en deux sous-échantillons. Le premier sous-échantillon a été utilisé pour l'ajustement des modèles. Il comprend un échantillon aléatoire de 15 individus capturés sur la station 3 et l'ensemble des individus capturés sur les autres stations. Le second sous-échantillon a été utilisé pour réaliser une validation des modèles sur des données indépendantes. Il comprend les individus de la station 3 qui n'ont pas été utilisés pour l'étape d'ajustement. En conséquence, les capacités prédictives des modèles ont uniquement été évaluées à partir des individus capturés sur la station 3 qui représente le secteur focal de l'étude. Le nombre réduit d'individus capturés sur les autres stations ne permet pas de mettre en place une approche similaire et justifie d'utiliser prioritairement ces individus pour l'étape d'ajustement des modèles.

L'ajustement des modèles a été évalué sur critère d'Akaike (AIC), du coefficient de détermination ajusté ( $R^2_{adj}$ ), ainsi qu'en calculant l'erreur moyenne de positionnement des prédictions par rapport à la station de capture (km). Cette dernière métrique a été calculée à

partir du sous-échantillon d'ajustement, ainsi que pour le sous-échantillon de validation afin d'évaluer les capacités de prédiction du modèle.

Le meilleur modèle a ensuite été retenu afin de prédire les positions des flets sur le continuum estuarien avec les mesures réalisées sur 150µm à partir du bord de l'otolithe. Cette distance correspond à une échelle de temps d'environ un mois avant la capture des individus, en accord avec le taux de remplacement (turnover) des isotopes stables dans les muscles des juvéniles de poissons (Herzka, 2005). Les positions prédites (distances à la mer) ont ensuite été utilisées afin de calculer des indicateurs décrivant le positionnement et la mobilité des individus dans l'estuaire au cours du mois précédent la capture. Pour chaque individu, les métriques suivantes ont été calculées :

- **La distance moyenne à la mer** (km) correspond à la moyenne des positions prédites par le modèle. Elle reflète la position moyenne occupée par l'individu sur le gradient estuarien au cours du mois précédent la capture.

- **La distance moyenne à la station de capture** (km) correspond à la moyenne des distances entre les positions prédites par le modèle et la station de capture. Elle reflète la dispersion de l'individu autour de la station de capture au cours du dernier mois.

- **L'étendue longitudinale utilisée** (km) correspond à la distance séparant les positions extrêmes (i.e. amont et aval) prédites par le modèle. Elle reflète l'étendue du continuum estuarien utilisé par l'individu au cours du mois précédent la capture.

- **La distance parcourue** (km) correspond à la somme des distances séparant deux positions consécutives prédites par le modèle. Elle reflète la distance parcourue par l'individu dans l'estuaire au cours du mois précédent la capture.

## 2.4. Analyse des isotopes stables

### 2.4.1. Prélèvement et préparation des échantillons

Les échantillonnages pour l'élaboration du réseau trophique ont été réalisés de façon opportuniste dans l'estuaire de la Sélune (stations 2, 3 et 10) et la petite baie (station 1), permettant de couvrir les différents niveaux trophiques établis à partir des connaissances des sites et de leur fonctionnement (Figure 3). Les estuaires sont l'exemple typique d'écosystèmes d'interface terre mer : il est donc primordial de prendre en compte à la fois les apports terrestres et marins, et notamment pour ce qui concerne les réseaux trophiques, les « sources » possibles (i.e. les sources de matières organiques essentiellement représentées par les producteurs primaires). Les échantillons [eaux douces et marines (matière organique particulaire), végétation et invertébrés] ont été prélevés sur les différentes stations en automne 2019 (ainsi que des flets de la station 3 en automne 2020). Les prélèvements de végétation sont constitués de feuilles et de tiges vivantes complétées si possible par des prélèvements de matière sèche (litière), plusieurs des espèces d'intérêt dans l'étude des

chaînes trophiques étant détritivores (e.g. *Orchestia gammarellus*). Les invertébrés ont été échantillonnés en chasse à vue, au filet haveneau en même temps que les poissons pour les invertébrés marins «pélagiques », en creusant la vase à la bêche pour les invertébrés marins benthiques fouisseurs.

Les poissons ont été disséqués afin d'en prélever les muscles. Un accent particulier a été mis sur le flet, focus de l'étude. Nous avons donc fait en sorte de réaliser un nombre de réplicats supérieur pour cette espèce. Pour les autres taxa, 3 à 10 réplicats ont été réalisés pour chaque site. Les échantillons de crustacés ont subi une décarbonatation afin d'éliminer un biais possible sur le rapport C/N. Cependant cette manipulation peut aussi modifier la valeur de  $\delta^{15}\text{N}$  (cf. infra) (Bunn, Loneragan & Kempster, 1995), c'est pourquoi nous avons ajouté un réplicat non décarbonaté afin de surveiller d'éventuelles fluctuations de ces valeurs et les corriger le cas échéant.

- Cas particulier de la matière organique particulaire de l'eau :

L'eau récupérée a été filtrée sur des filtres GF-F (préalablement carbonisés pendant 4h à 450°C afin d'en éliminer toute trace de C) grâce à une pompe à vide. À la fin de la filtration, le filtrat a été rapidement décarbonaté avec de l'HCl 10% (jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de bulles), puis rincé à l'eau distillée.

- Cas particulier du microphytobenthos :

La couche superficielle (environ 5 mm) de la vase où des taches brunes se sont développées à marée basse a été récupérée. Le sédiment a été déposé dans une bassine (environ 1 cm d'épaisseur) et laissé exposé à la lumière pendant 2 h. Le sédiment a ensuite été entièrement recouvert par un filet nylon de 100  $\mu\text{m}$ , puis par une fine couche de sable (environ 5mm) (le sable a été tamisé entre 63 et 250  $\mu\text{m}$  et carbonisé à 550°C pendant 5h). L'ensemble a été laissé à la lumière pendant environ 12h pour permettre aux diatomées mobiles du sédiment de migrer à la surface du sable à travers le filet nylon. La couche superficielle du sable (environ 2mm) a été raclée afin de récupérer le microphytobenthos. Cette couche (microphytobenthos plus sable > 63  $\mu\text{m}$ ) a été tamisée avec de l'eau de mer filtrée sur un filet nylon de 45  $\mu\text{m}$  afin de ne récupérer que les algues benthiques. Ensuite, ce filtrat est passé sur un filtre GF-F (préalablement carbonisé pendant 4h à 550°C) grâce à une pompe à vide. A la fin de la filtration, le filtrat a été rapidement décarbonaté avec un peu d'HCl 10% puis rincé à l'eau distillé.

Les échantillons sont ensuite conservés au congélateur avant d'être lyophilisés et broyés. Une biomasse précise ( $\pm 0,001$  mg) de chaque échantillon et différente selon son origine (Tableau 1) est déposée dans des capsules en étain. Les échantillons décarbonatés ont été encapsulés dans de l'argent car l'acide est susceptible de réagir avec l'étain. Seuls les filtrats n'ont pas été broyés, un poinçon a permis d'en prélever des fragments qui ont été directement encapsulés.

Tableau 1 : Quantité de matière à encapsuler par type de tissu pour être détectable par le spectromètre.

Type de tissus	Quantité de matière
Animal	0.3-0.4 mg
Végétal	0.6-0.7 mg
Filtre	> 0.6 mg

Ces capsules sont enfin analysées au spectromètre de masse (EA-IRMS) (Isoprime, Micromass, UK) au laboratoire LIENSs de la Rochelle : analyse du ratio des isotopes stables du carbone  $^{12}\text{C}$  et  $^{13}\text{C}$  noté  $\delta^{13}\text{C}$  et ceux de l'azote  $^{14}\text{N}$  et  $^{15}\text{N}$ , noté  $\delta^{15}\text{N}$  où  $\delta X = (R \text{ échantillon} / R \text{ référence}) - 1) \times 1000$ ,  $\delta X$  étant  $\delta^{13}\text{C}$  ou  $\delta^{15}\text{N}$  et R, le ratio  $^{13}\text{C} : ^{12}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N} : ^{14}\text{N}$  de l'échantillon et du matériau de référence. Il s'agit du Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) pour le C et de l'azote atmosphérique pour le N. Les valeurs (ratios isotopiques) sont exprimées en ‰  $\pm$  l'erreur standard (sd).

Une procédure de délipidation aurait pu s'avérer nécessaire si le rapport C/N (obtenu lors de l'analyse) avait été nettement supérieur à 3. Cela n'a pas été le cas pour nos échantillons.

#### 2.4.2. Analyse des données

Afin de décrire le réseau trophique à partir de la position des taxa les uns par rapport aux autres, un biplot des signatures en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  a été réalisé. Dans un second temps, les tailles des niches trophiques des flets du site 3 ont été comparées entre 2019 et 2020 à partir d'une estimation de densité de Kernel à 95% en utilisant les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  (Eckrich *et al.*, 2020). Ont été générés 1 000 répliqués de taille de niche isotopique de type bootstrap pour déterminer les différences significatives entre les années, sur la base d'intervalles de confiance à 95 % non chevauchants. Les analyses ont été réalisées sur R v. 4.0.5 (R Core Team, 2018) à l'aide du package 'rKIN' pour l'estimation des densités de Kernel des niches isotopiques (Eckrich *et al.*, 2020) et du package 'boot' pour les bootstraps (Canty & Ripley, 2017).

### 2.5. Analyse du microbiome intestinal

Un sous-échantillon d'individus (15 flets et 21 anguilles) a été sélectionné pour réaliser l'analyse du microbiote intestinal. Les prélèvements du microbiote contenu dans la paroi intestinale, considéré comme résidant, et dans les fèces, microbiote transitoire, ont été réalisés et l'ADN total extrait pour les 21 anguilles ( $N_{\text{paroi}} : 13$ ,  $N_{\text{fèces}} : 18$ ) et 18 flets ( $N_{\text{paroi}} : 9$ ,  $N_{\text{fèces}} : 14$ )

sélectionnés. En parallèle, le microbiote contenu dans l'eau de 6 stations de la Sélune (st. 1, 2, 3, 5, 6 et 8) a également été filtré (cf. 4.1.5) et l'ADN total extrait, pour déterminer l'origine des bactéries retrouvées dans les parois et/ou fèces des anguilles et des flets. L'ADN total extrait de chaque échantillon a ensuite été envoyé à séquencer à Eurofins Genomics avec les amorces V1-V3 (fwd : AGAGTTTGATCATGGCTCAG, rev : GTATTACCGCGGCTGCTG (Weisburg et al., 1991; Leser et al., 2002) spécifiques aux bactéries.

Des analyses de diversité alpha (indices de diversité Observé, de Shannon, Pielou-Evenness, Faith-PD) et beta (indices unweighted- et weighted-unifrac, Jaccard et Bray-Curtis) ont ensuite été réalisées, ainsi qu'une analyse d'abondance (ANCOM-BC, Lin & Pedada, 2020; Lin et al., 2022) pour les échantillons de microbiote de paroi intestinale et de fèces des anguilles et des flets. Le microbiote de la paroi et des fèces des anguilles a été analysé selon les facteurs suivants : différences avec le microbiote de l'eau, sexe (mâle ou femelle), longueur totale, poids, le  $\delta^{13}\text{C}$ , le niveau trophique ( $\delta^{14}\text{N}$ ), l'indice de condition de Fulton, et la présence de parasites des branchies, intestinaux et/ou de la vessie natatoire. Le microbiote de la paroi et des fèces des flets a été analysé selon les facteurs suivants : différences avec le microbiote de l'eau, stations de capture des flets sur la Sélune (St 3, 5, et 8), longueur totale, poids, le  $\delta^{13}\text{C}$ , le niveau trophique ( $\delta^{14}\text{N}$ ), l'indice de condition de Fulton, et la présence de parasites intestinaux.

### **3. Histoire de vie des anguilles**

Durant les deux années de l'étude, un total de 30 anguilles jaunes et 74 anguilles argentées ont été analysées.

#### **3.1. Analyse des traits d'histoire de vie**

L'analyse des traits d'histoire de vie a été réalisée sur la base des 74 anguilles argentées collectées au niveau de la pêcherie scientifique en 2019 et 2020 (Station 4). En conséquence, ces anguilles argentées reflètent les conditions rencontrées à l'échelle du bassin versant et constituent un stade pertinent pour évaluer la réponse du stock d'anguille à la reconnexion du fleuve.

##### **3.1.1. Sexe ratio des anguilles argentées**

Le sexe ratio a été déterminé par l'observation macroscopique des gonades. Il révèle une population globalement équilibrée avec 54% de males pour les deux années de suivi. Bien que la proportion de males soit légèrement supérieure à l'automne 2020 (Figure 6), le sexe ratio ne présente pas de différences significatives entre les deux années (Test de proportion,  $X^2 = 2.5$ , d.d.l = 1,  $p = 0.11$ ).

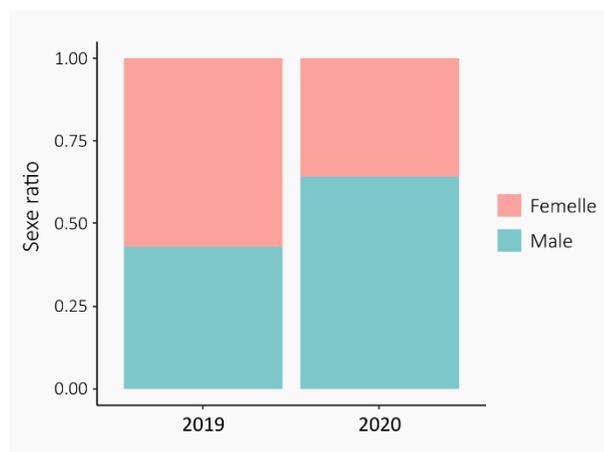


Figure 6 : Sexe ratio évalué à partir de l'observation macroscopique des gonades des anguilles argentées de la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

### 3.1.2. Taille et poids des anguilles argentées

Les anguilles argentées capturées dans le cadre de la pêcherie ont une taille comprise entre 321 et 480 mm pour les mâles, alors que les femelles mesurent entre 445 et 946 mm. Le poids des mâles est compris entre 41 et 220 g, alors que celui des femelles varie entre 148 et 1463 g (Tableau 2). La taille et le poids des anguilles argentées sont significativement supérieurs chez les femelles, mais ne présentent pas de différence significative entre les deux saisons de migration (Figure 7 ; les résultats des ANOVAs sont présentés dans l'Annexe 1).

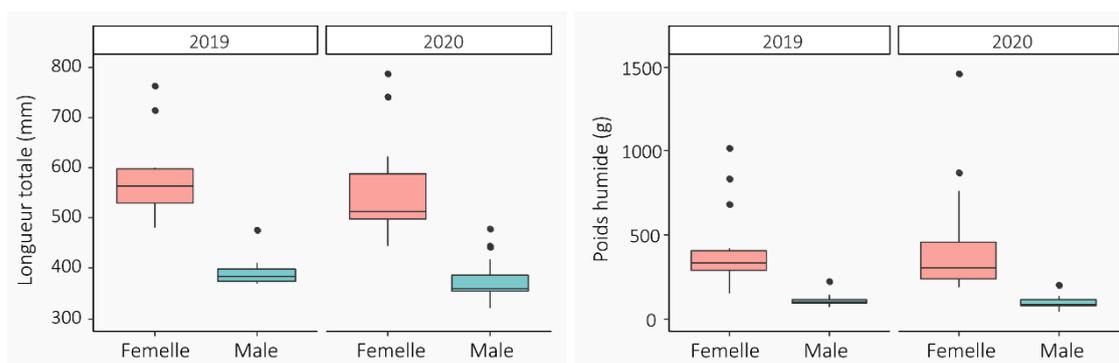


Figure 7 : Longueur totale (mm, à gauche) et poids (g, à droite) des anguilles argentées capturées sur la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

### 3.1.3. Condition corporelle des anguilles argentées

La condition corporelle des anguilles argentées au départ de leur migration a été évaluée sur la base du coefficient de condition de Fulton K (Figure 8, encart de gauche) et du rapport C:N (Figure 8, encart de droite) qui est un proxy de la teneur lipidique des muscles. Le coefficient de condition des mâles était sensiblement inférieur à celui observé chez les femelles

(Tableau 2), mais ne présentait pas de différences significatives entre les deux saisons de migration 2019 et 2020 (les résultats de l'ANOVA sont présentés dans l'Annexe 1). Le rapport C:N variait entre 4.07 et 11.06 et ne présentait pas de différence significative entre les sexes et les saisons (ANOVA présentée dans l'Annexe 1).

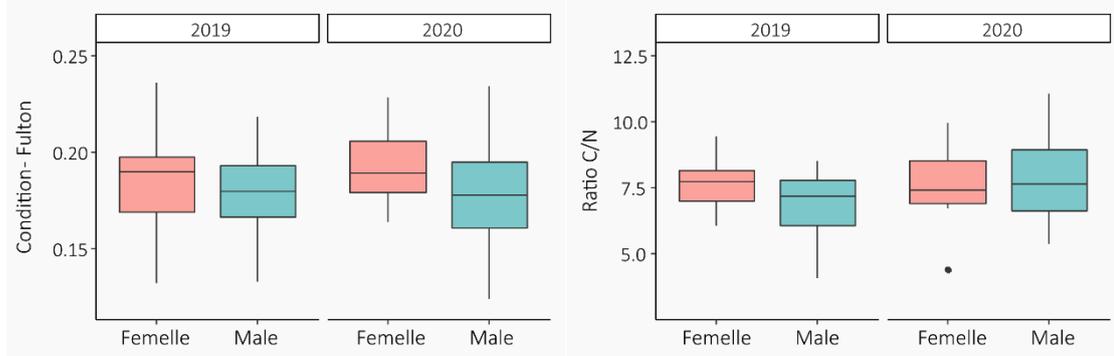


Figure 8 : Coefficient de condition de Fulton (à gauche) et ratio C:N (à droite) des anguilles argentées capturées sur la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

### 3.1.4. Rapport gonado- et hépato- somatique des anguilles argentées

Le rapport gonado-somatique (RGS) reflète l'investissement dans la reproduction au moment de la dévalaison des anguilles argentées (Figure 9, encart de gauche). Le RGS des femelles représentait en moyenne 1.8 % du poids total des individus, alors que le RGS des males était significativement inférieur (Tableau 2). Indépendamment du sexe, les valeurs de RGS de la saison 2020 étaient significativement inférieures à celles observées en 2019 (ANOVA présenté dans l'Annexe 1). Le rapport hépato-somatique (RHS) est un proxy de la quantité de lipides stockés dans le foie des anguilles au départ de la migration (Figure 9, encart de droite). Ce rapport était sensiblement plus élevé chez les femelles que chez les males (Tableau 2), mais ne présentait pas de différences significatives entre les deux saisons de migration (ANOVA présentée dans l'Annexe 1).

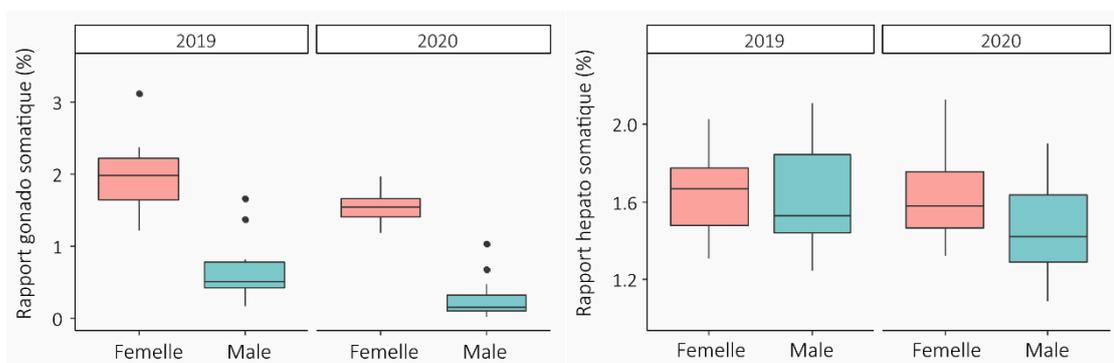


Figure 9 : Rapport gonado-somatique (RGS, à gauche) et rapport hépato-somatique (RHS, à droite) des anguilles argentées capturées sur la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

### 3.1.5. Niveau trophique des anguilles argentées

Le niveau trophique a été évalué sur la base des isotopes de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) contenu dans les muscles des anguilles argentées (Figure 10). Le niveau trophique des mâles était significativement supérieur à celui observé chez les femelles (Tableau 2), mais ne présentait pas de différences significatives entre les deux saisons de migration (ANOVA présentée dans l'Annexe 1). Ce résultat suggère notamment que la part de proies de type poisson dans l'alimentation des mâles est plus élevée que celle consommée par les femelles, dont le régime alimentaire se rapproche de prédateurs invertébrés.

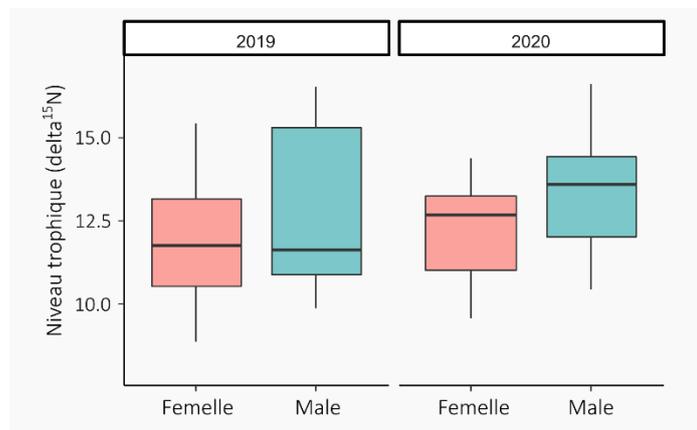


Figure 10 : Niveau trophique ( $\delta^{15}\text{N}$ ) des anguilles argentées capturées sur la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

### 3.1.6. Age à la dévalaison et croissance des anguilles argentées

L'âge des anguilles argentées a été estimé par le dénombrement des microstructures (annuli) présentes sur les otolithes (Figure 11 encart de gauche). L'âge des femelles au début de la migration de reproduction variait entre 8 et 27 années alors que celui des mâles était compris entre 5 et 14 années (Tableau 2). Au-delà des différences significatives entre sexes, l'âge à la dévalaison ne présentait pas de différences significatives entre les deux saisons de migration (ANOVA présentée dans l'Annexe 1). Le taux de croissance moyen durant la phase continentale (Figure 11 encart de gauche) ne présentait pas de différences significatives entre les sexes et les deux saisons de migration (ANOVA présenté dans l'Annexe 1). Le taux de croissance était compris entre 23.1 et 76.4 mm par année pour l'ensemble des individus analysés au cours des deux saisons de migration.

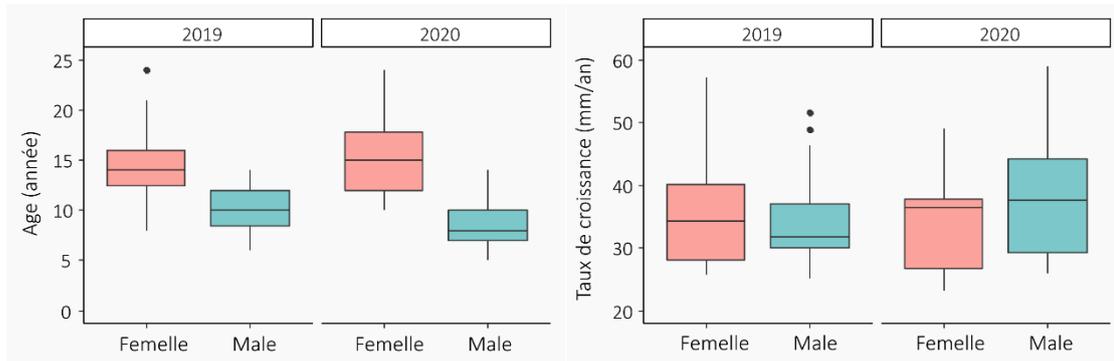


Figure 11 : Age des individus estimé par l'observation des microstructures des otolithes (année, à gauche) et croissance moyenne durant la phase continentale (mm/an, à droite) des anguilles argentées capturées sur la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

### 3.1.7. Synthèse des traits d'histoire de vie des anguilles argentées

Le Tableau 2 présente un résumé synthétique des traits d'histoire de vie observés chez les mâles et les femelles des anguilles argentées capturées sur la Sélune au cours des deux saisons de migration. Dans l'ensemble, les traits d'histoire de vie des anguilles argentées présentent des différences significatives entre les sexes en raison du fort dimorphisme sexuel observé chez cette espèce. En effet, la taille et l'âge à la dévalaison sont généralement plus élevés chez les femelles que chez les mâles. De même, l'investissement dans la reproduction est plus important chez les femelles (production d'ovocytes) que chez les mâles. Au-delà des différences entre sexe, les valeurs des traits d'histoire de vie sont globalement stables entre les deux années de migration. Ce résultat suggère que les traits observés peuvent servir de paramètres de référence pour décrire les caractéristiques de la population d'anguilles argentées avant l'effacement des barrages de la Sélune.

Tableau 2 : Synthèse des traits d'histoire de vie mesurés chez les anguilles argentées capturées sur la Sélune à l'automne 2019 et 2020. Les moyennes sont présentées  $\pm$  erreur standard.

Trait d'histoire de vie	Femelles			Males		
	moyenne	minimum	maximum	moyenne	minimum	maximum
Longueur totale (mm)	586.18 $\pm$ 19.71	445.0	946.0	380.2 $\pm$ 5.6	321.0	480.0
Poids (g)	419.01 $\pm$ 47.7	148.0	1463.0	100.05 $\pm$ 5.33	41.0	220.0
Condition - Fulton	0.19 $\pm$ 0	0.1	0.2	0.18 $\pm$ 0	0.124	0.234
Rapport C:N	7.65 $\pm$ 0.19	4.4	9.9	7.48 $\pm$ 0.24	4.07	11.06
Rapport hépato-somatique (%)	1.64 $\pm$ 0.04	1.3	2.1	1.52 $\pm$ 0.04	1.09	2.11
Rapport gonado-somatique (%)	1.8 $\pm$ 0.07	1.2	3.1	0.39 $\pm$ 0.06	0.01	1.66
Niveau trophique (delta15N)	11.93 $\pm$ 0.29	8.9	15.4	13.14 $\pm$ 0.3	9.87	16.59
Age à la dévalaison (année)	15.32 $\pm$ 0.76	8.0	27.0	9.1 $\pm$ 0.4	5.00	14.00
Croissance moyenne (mm/an)	36.23 $\pm$ 1.72	23.2	60.7	37.78 $\pm$ 1.77	25.15	76.40

## 3.2. Analyse des métazoaires parasites

### 3.2.1. Description des parasites observés

Sur l'ensemble des deux campagnes d'échantillonnage 2019 et 2020, la recherche de métazoaires parasites a été réalisée chez 94 anguilles (20 jaunes et 74 argentées) provenant de 4 stations (St. 4 et 5 = eau oligohaline, St. 6 et 8 = eau douce), et a révélé la présence de 10 espèces de métazoaires parasites (1 Myxozoaire, 1 Monogène, 1 Cestode, 4 Nématodes et 3 Acanthocéphales) (Tableau 3). Toutes ces espèces ont déjà été répertoriées chez *Anguilla anguilla* dans des eaux douces et saumâtres (Jakob *et al.*, 2016; Moravec & Scholz, 2015, pour revues). Aucun trématode n'a été enregistré parmi les 39 espèces décrites chez *A. anguilla*, probablement en raison de la trop faible salinité des stations échantillonnées (Jakob *et al.*, 2009; Jakob, Walter & Hanel, 2016).

La prévalence totale est de 76.6% (CI 67.1-84.0%) et l'intensité moyenne est de  $9.61 \pm 2.87$  parasites par anguille parasitée. Chaque anguille parasitée héberge 1 à 4 espèces de métazoaires parasites avec une richesse spécifique moyenne de  $1.69 \pm 0.20$ . Les parasites utilisent tous l'anguille comme hôte définitif (Hd) et ont été trouvés sur les branchies, dans le tractus digestif et dans la vessie natatoire ; aucun parasite n'était présent dans les yeux, le cœur, le foie et la rate (Tableau 3).

La communauté parasitaire est dominée par deux espèces introduites : *Anguillicoloides crassus*, nématode hématophage de la vessie natatoire (64.9%, CI 54.8-73.8%), et *Pseudodactylogyrus* sp., monogène brouteur de l'épithélium branchial (29.8%, CI 21.5-39.7) (Tableau 3). Ces deux espèces sont reconnues comme pathogènes pour l'anguille européenne (Woo, Leatherland & Bruno, 2006; Kennedy, 2007 pour revues). Les autres parasites sont des espèces indigènes de prévalence < 10%, parmi lesquelles 3 espèces osmotrophes du genre *Acanthocephalus* dans l'intestin dont la prévalence totale est de 11.7% (CI 6.7-19.8%). A l'exception de *Pseudodactylogyrus* sp. dont la larve oncomiracidium recherche activement son hôte, les métazoaires parasites enregistrés chez l'anguille sont tous transmis par voie trophique : via l'ingestion des spores produites chez l'annélide oligochète *Tubifex tubifex* dans le cas du myxozoaire *Myxidium giardii*, et via l'ingestion des hôtes intermédiaires (Hi) ou paraténiques (Hp) (e.g., copépodes, ostracodes, aselles, larves d'insectes, gastéropodes, amphibiens, petits poissons) dans celui des helminthes (Tableau 3). L'utilisation de ces derniers comme bioindicateurs écologiques est préconisée, non seulement à l'échelle de l'anguille (e.g., régime alimentaire, déplacements), mais aussi à celle des écosystèmes (e.g., qualité environnementale, niveau de pollution, dynamique des chaînes alimentaires, biodiversité des espèces libres ; ex. Cone, Marcogliese & Watt, 1993; Eira *et al.*, 2009; Filippi *et al.*, 2013).

Tableau 3 : Communauté de métazoaires parasites chez 94 anguilles européennes (20 jaunes et 74 argentées) de la Sélune : microhabitat (MH), régime alimentaire, prévalence (P%) et intensité parasitaire (I), mode d'infestation. CI: intervalle de confiance ; Abrév. = abréviation ; G = branchies, I = intestin, S = vessie natatoire ; CF = chymivore, H = hématophage, O = osmotrophe, SB = brouteur de surface ; Hi = hôte intermédiaire host, Hp = hôte paraténique.

Espèces de métazoaires parasites	Abrév.	MH	Régime	P% (CI)			I ± CI		
				Toutes	Jaunes	Argentées	Toutes	Jaunes	Argentées
MYXOZOA									
<i>Myxidium giardii</i> (Cepede, 1906) (cysts)	<i>Mgia</i>	G	-	9.6 (5.1-17.2)	10.0 (2.8-30.1)	9.5 (4.7-18.3)	11.56 ± 8.72	16.50 ± 36.58	10.14 ± 10.72
MONOGENA									
<i>Pseudodactylogyrus</i> sp. Gusev, 1965	<i>Pseu</i>	G	SB	29.8 (21.5-39.7)	10.0 (2.8-30.1)	35.1 (25.2-46.5)	5.32 ± 2.83	3.00 ± 0.00	5.50 ± 3.05
CESTODA									
<i>Bothriocephalus claviceps</i> (Goeze, 1782)	<i>Bcla</i>	I	O	2.1 (0.6-7.4)	5.0 (0.9-23.6)	1.4 (0.2-7.3)	1.00 ± 0.00	1.00	1.00
NEMATODA									
<i>Anguillicoloides crassus</i> (Kuwahara, Niimi et Hagaki, 1974)	<i>Acra</i>	S	H	64.9 (54.8-73.8)	40 (21.9-61.3)	71.6 (60.5-80.6)	4.57 ± 0.85	3.88 ± 2.52	4.68 ± 0.93
<i>Paraquimperia tenerrima</i> (Linstow, 1878)	<i>Pten</i>	I	CF	5.3 (2.29-11.9)	10.0 (2.8-30.1)	4.1 (1.4-11.3)	2.60 ± 2.38	1.00	3.67 ± 3.82
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	<i>Racu</i>	I	CF	1.1 (0.2-5.8)	-	1.4 (0.2-7.3)	1.00	-	1.00
<i>Spinitectus inermis</i> (Zeder, 1800)	<i>Sine</i>	I	CF	2.1 (0.6-7.4)	-	2.7 (0.7-9.3)	17.00 ± 68.85	-	17.00 ± 68.85
ACANTHOCEPHALA									
<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller, 1780)	<i>Aang</i>	I	O	2.1 (0.6-7.4)	-	2.7 (0.7-9.3)	2.50 ± 2.15	-	2.50 ± 2.15
<i>Acanthocephalus clavula</i> Dujardin, 1845	<i>Acla</i>	I	O	8.5 (4.4-15.9)	5.0 (0.9-23.6)	9.5 (4.7-18.3)	8.38 ± 9.12	1.00	9.43 ± 10.41
<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller, 1776)	<i>Aluc</i>	I	O	4.3 (1.7-10.4)	-	5.4 (2.1-13.1)	9.50 ± 12.85	-	9.50 ± 12.85

Nos données montrent que la communauté de métazoaires parasites est influencée par le stade de développement (anguille jaune vs argentée) (Permanova, 9999 permutations,  $n = 74$ ,  $F = 3.14$ ,  $P = 0.011$ ) (Tableau 3). En effet, les anguilles jaunes sont moins parasitées que les anguilles argentées, à la fois en termes de prévalence [60.0% (CI 38.7-78.1) vs. 81.1% (CI 70.7-88.4)], d'intensité parasitaire ( $6.17 \pm 4.08$  vs  $10.30 \pm 3.36$ ) et de richesse spécifique ( $1.14 \pm 0.48$  vs  $1.77 \pm 0.20$ ) avec au total 6 vs 10 espèces de métazoaires parasites (Tableau 3). Ces différences s'expliquent en partie par la probabilité croissante de rencontrer un plus grand nombre et une plus grande diversité de parasites au cours du temps (Dogel, Petrushevski & Polyanski, 1961).

Compte tenu de l'influence du stade de développement sur le cortège parasitaire et du faible nombre d'anguilles jaunes prélevées au cours des deux campagnes, nous traiterons séparément les données de parasitologie sur les anguilles jaunes et les anguilles argentées dans la suite du document.

### 3.2.2. Parasitisme des anguilles jaunes

Au total, 20 anguilles jaunes ont été échantillonnées dans 4 stations (St. 4, 5, 6 et 8 ; 5 individus par station) sur les deux campagnes de 2019 ( $N = 15$ ) et 2020 ( $N = 5$ ). Au total, 12 d'entre elles étaient parasitées par une à trois espèces de métazoaires parasites parmi les 6 enregistrées (cf. paramètres parasitologiques dans le paragraphe précédent). L'espèce dominante est le nématode *A. crassus* avec une prévalence totale de 40.0% (CI 21.9-61.3)

(Tableau 3). La communauté parasitaire des anguilles jaunes varie selon les stations (Permanova, 9999 permutations,  $n = 20$ ,  $F = 2.02$ ,  $P = 0.025$ ) (Tableau 4, Figure 12). Aucun parasite n'est présent dans la station 8 à l'exception du myxozoaire *M. giardii*, et les 3 autres stations comportent uniquement des helminthes dont *A. crassus* qui est présente dans chacune d'elles.

Le faible échantillonnage impose de considérer ces résultats préliminaires avec prudence et nécessite des études à plus grande échelle pour pouvoir les expliquer. Il ne permet pas non plus de comparer les deux campagnes entre elles, dans la mesure où seules 5 anguilles jaunes ont été prélevées en 2020 et uniquement dans la station 4.

Tableau 4 : Prévalence (P%) et intensité parasitaire (I) chez 20 anguilles jaunes de la Sélune. CI : Intervalle de confiance. Abréviations des 6 espèces de métazoaires parasites dans tableau 1.

N°	Station	Salinité	N	P% (CI)	I $\pm$ CI	Range	Parasites
4	Rozel	0.5 - 5	5	60.0 (23,1-88,2)	3.00 $\pm$ 1.84	2-3	<i>Acra</i> , <i>Pseu</i>
5	Ducey	0.5 - 5	5	60.0 (23,1-88,2)	3.67 $\pm$ 4.24	1-5	<i>Acra</i> , <i>Pten</i>
6	Pont du bateau	0	5	80.0 (37.6-96.4)	5.25 $\pm$ 4.99	2-10	<i>Acra</i> , <i>Acla</i> , <i>Bcla</i> , <i>Pten</i>
8	Moulin de Geins	0	5	40.0 (11.8-76.9)	16.50 $\pm$ 36.58	8-25	<i>Mgia</i>

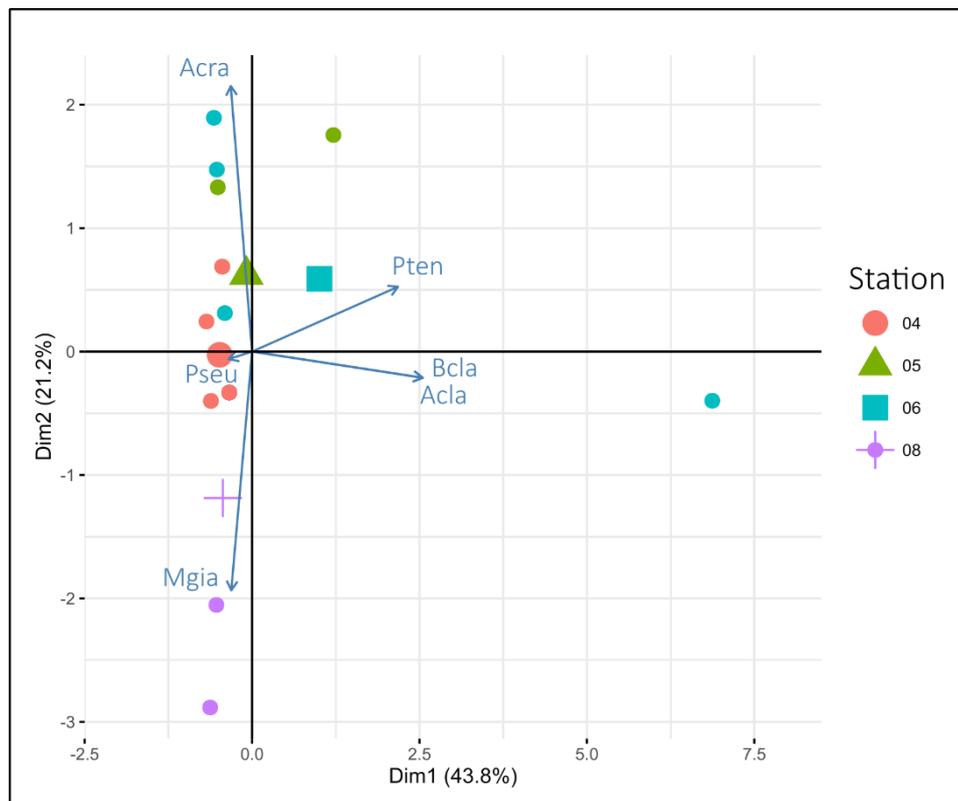


Figure 12 : Analyse en composantes principales des abondances parasitaires [ $\log(A+1)$ ] des anguilles jaunes en fonction des stations de capture (St. 4 et 5 : oligohalines, St. 6 et 8 : dulcicoles). Abréviations des espèces de métazoaires parasites dans le Tableau 3.

### 3.2.3. Parasitisme des anguilles argentées

Sur les 74 anguilles argentées, toutes échantillonnées sur la station 4 (zone estuarienne oligohaline sous l'influence de la marée dynamique), 60 sont parasitées par 1 à 4 espèces de métazoaires parasites parmi les 10 enregistrées au cours des deux campagnes de prélèvement (Tableau 3). Comme mentionné précédemment, la prévalence totale est de 81.1% (CI 70.7-88.4), l'intensité parasitaire de  $10.30 \pm 3.36$  parasites et la richesse spécifique de  $1.77 \pm 0.20$  espèces par anguille argentée parasitée. Les trois taxons dominants de la communauté parasitaire, i.e., *A. crassus*, *Pseudodactylogyrus* sp. et *Acanthocephalus* spp. (Tableau 3), sont les mêmes que dans d'autres études telles que celle réalisée sur des anguilles argentées de cinq stations du Nord de l'Europe (programme Eeliad) par Gérard *et al.* (2013).

Dans les paragraphes ci-après, nous détaillerons : i) comment la communauté de métazoaires parasites des anguilles argentées varie en fonction de l'année de prélèvement, du sexe et du site principal de résidence pendant la croissance (estuaire, aval, intermédiaire et amont) ; ii) quelle perte de fitness est mise en évidence chez les anguilles parasitées via l'impact des parasites sur les paramètres biométriques et différents indices de condition (K Fulton, C/N, Rapports hépato-somatique et gonado-somatique).

- *Influence de l'année des prélèvements (2019 vs. 2020)*

La communauté de métazoaires parasites des anguilles argentées diffère significativement selon l'année des prélèvements (Permanova, 9999 permutations,  $n = 74$ ,  $F = 2.95$ ,  $P = 0.010$ ). La prévalence totale de parasites est supérieure en 2020 par rapport à 2019 ( $P = 0.042$ ), tout comme leur abondance moyenne ( $P < 0.001$ ) (Tableau 5). On constate la même tendance pour chacun des 3 taxons dominants de la communauté. En effet, la prévalence et l'abondance de *A. crassus* ( $P = 0.034$  et  $P < 0.001$  respectivement) et de *Pseudodactylorygus* sp. ( $P = 0.034$  et  $P < 0.001$ ) augmentent significativement entre 2019 et 2020 (Tableau 5). Concernant *Acanthocephalus* spp., seule l'abondance est significativement plus élevée :  $1.79 \pm 2.45$  en 2020 (vs  $1.11 \pm 1.92$  en 2019) ( $P = 0.015$ ), la différence n'étant pas significative pour la prévalence : 15.4% (7.3-29.7) en 2020 vs 11.4% (4.5-26.0) en 2019 ( $P = 0.617$ ).

L'augmentation du parasitisme enregistrée de 2019 à 2020 peut être liée à différents facteurs en lien avec le cycle des trois principaux taxons de métazoaires parasites et leur mode d'infestation des anguilles argentées. Elle suggère une consommation accrue de proies parasitées par *A. crassus* (Hi = copépodes, ostracodes, Hp = gastéropodes, petits poissons et amphibiens) et *Acanthocephalus* spp. (Hi = aselles, Hp = petits poissons) (Moravec & Scholz, 2015), qui peut être le reflet de modifications dans les communautés d'invertébrés et de vertébrés de la Sélune (et/ou dans le changement du comportement alimentaire des anguilles). Une étude réalisée sur le Rhin a ainsi montré que les changements dans la composition faunistique de crustacés dus à la rupture anthropique d'une barrière biogéographique se répercutaient sur la composition de la parasitofaune intestinale des anguilles (Thielen *et al.*,

2007). En ce qui concerne *Pseudodactylogyryrus*, non transmis par voie trophique, l'augmentation de sa prévalence et de son abondance suppose que les anguilles argentées ont été plus souvent au contact d'une plus grande quantité de larves oncomiracidia, ce qui peut s'expliquer de façon multifactorielle, e.g., influence de la température et de la qualité de l'eau, fluctuations saisonnières du nombre de parasites, déplacement des anguilles... L'optimum thermique favorable à l'éclosion des œufs et au développement de *Pseudodactylogyryrus* se situe entre 20 et 25°C, le temps de génération étant alors de 10-12 jours (Kennedy, 2007). Au-delà de 30°C, le nombre de monogènes diminue, et à 35°C, ils disparaissent tous en 5 jours (Tanaka, Satoh & Matsuyama, 2009). L'influence de la température sur *Pseudodactylogyryrus* peut expliquer les fluctuations saisonnières observées en milieu naturel (Tanaka *et al.*, 2009) et peut être à l'origine des différences observées dans la Sélune entre 2019 et 2020. La dégradation de la qualité de l'eau (e.g., hypoxie, acidification) et/ou la présence de substances toxiques dans l'eau (e.g., cyanotoxines, polluants tels que pesticides, métaux lourds...) peuvent aussi affecter l'éclosion des œufs, la survie des larves oncomiracidia lors de la phase libre et/ou celle des adultes présents sur les branchies des anguilles (Williams & MacKenzie, 2003). De façon générale, la qualité de l'eau influence la composition des communautés de métazoaires parasites dans la mesure où ceux-ci sont au contact de l'eau au moins à un moment de leur vie (ectoparasites, stades libres des méso- et endo-parasites), ce qui est le cas de toutes les espèces enregistrées chez l'anguille dans la Sélune (ex. Williams & MacKenzie, 2003; Marcogliese & Pietrock, 2011 pour revues).

Tableau 5 : Prévalence (P%), abondance (A) et intensité (I) de métazoaires parasites chez 74 anguilles argentées de la Sélune en 2019 (N = 39) et 2020 (N = 35). Abréviations dans tableau 1. CI: intervalle de confiance.

Parasite	2019			2020			
	Taxa	P% (CI)	A ± CI	I ± CI	P%	A ± CI	I ± CI
Mgia		14.3 (6.3-29.4)	1.06 ± 1.47	7.40 ± 11.40	5.1 (1.4-16.9)	0.87 ± 1.56	17.00 ± 55.94
Pseu		22.9 (12.1-39.0)	1.29 ± 1.41	5.63 ± 5.97	46.2 (31.6-61.4)	2.51 ± 1.92	5.44 ± 3.90
Bcla		-	-	-	2.6 (0.5-13.2)	0.03 ± 0.05	1.00
Acra		60.0 (46.6-74.5)	2.37 ± 1.07	3.95 ± 1.43	82.1 (67.3-91.0)	4.23 ± 1.20	5.16 ± 1.24
Pten		8.6 (3.0-22.4)	0.31 ± 0.40	3.67 ± 3.82	-	-	-
Racu		2.9 (0.5-14.5)	0.03 ± 0.06	1.00	-	-	-
Sine		-	-	-	5.1 (1.4-16.9)	0.87 ± 1.71	17.00 ± 68.85
Aang		2.9 (0.5-14.5)	0.09 ± 0.17	3.00	2.6 (0.5-13.2)	0.05 ± 0.10	2.00
Acla		5.7 (1.6-18.6)	0.37 ± 0.70	6.50 ± 23.67	12.8 (5.6-26.7)	1.36 ± 1.83	10.60 ± 15.52
Aluc		5.7 (1.6-18.6)	0.66 ± 1.22	11.50 ± 40.88	5.1 (1.4-16.9)	0.38 ± 0.68	7.50 ± 23.67
Total		71.4 (54.9-83.7)	6.17 ± 3.33	8.64 ± 4.35	89.7 (76.4-95.9)	10.31 ± 4.59	11.49 ± 4.99

- *Influence du sexe des anguilles argentées*

La communauté de métazoaires parasites ne diffère pas significativement en fonction du sexe des anguilles (Permanova, 9999 permutations,  $P = 0.585$ ) et les trois taxons dominants sont les mêmes chez les femelles et les mâles (dans l'ordre décroissant : *A. crassus*, *Pseudodactylogyrus* sp. et *Acanthocephalus* spp.) (Tableau 6). Le nombre total de parasites par anguille argentée n'est pas non plus différent entre les sexes ( $P = 0.331$ ), mais la prévalence totale est significativement plus élevée chez les mâles que chez les femelles ( $P = 0.032$ ). D'autre part, des différences apparaissent entre mâles et femelles pour certains taxons de parasites transmis trophiquement (i.e., *A. crassus* et *Acanthocephalus* spp.), alors que *Pseudodactylogyrus* parasite de la même façon les deux sexes ( $P = 0.340$  et  $0.142$  respectivement pour la prévalence et l'abondance).

L'isotopie réalisée sur les anguilles argentées (cf. 3.1.5 *Niveau trophique des anguilles argentées*) montre qu'il existe des différences dans les préférences alimentaires en fonction du sexe, le niveau trophique étant supérieur chez les mâles qui ingèrent relativement plus de poissons, alors que les femelles sont plus consommatrices d'invertébrés. Ces différences se répercutent sur le cortège parasitaire, en particulier sur les helminthes transmis par voie trophique tels que les taxons dominants *A. crassus* et *Acanthocephalus* spp., mais aussi des espèces rares telles que le cestode *Bothriocephalus claviceps* (Hi = copépodes Cyclops, Hp = perches, guppies) et le nématode *Raphidascaris acus* (grande diversité d'Hi et d'Hp) enregistrées uniquement chez des femelles.

La prévalence d'*A. crassus* (Hi = copépodes, ostracodes, Hp = gastéropodes, petits poissons et amphibiens) est supérieure chez les mâles ( $P = 0.024$ ), mais son abondance ne diffère pas entre les sexes ( $P = 0.697$ ), ce qui sous-entend que les mâles seraient plus souvent confrontés à des proies parasitées que les femelles. Ces résultats sont différents de ceux observés lors d'une étude réalisée à grande échelle en Irlande (234 sites dulcicoles et estuariens), qui ne montrent pas de différences significatives du parasitisme par *A. crassus* entre femelles et mâles (Becerra-Jurado *et al.*, 2014).

Dans le cas d'*Acanthocephalus*, également transmis par voie trophique (Hi = aselles, Hp = petits poissons), la prévalence n'est pas différente quel que soit le sexe ( $P = 0.782$ ), mais l'abondance est significativement plus élevée chez les femelles ( $P < 0.001$ ). Cela pourrait suggérer que la transmission d'*Acanthocephalus* se fait surtout par ingestion d'aselles parasitées, les femelles en consommant a priori plus que les mâles selon l'isotopie.

De façon générale, les résultats obtenus sur le cortège parasitaire en fonction du sexe suggèrent des différences dans l'écologie de la nutrition des mâles et des femelles (composition du régime alimentaire, utilisation trophique des habitats). À notre connaissance, il n'existe pas de données sur l'influence du sexe sur la composition des communautés de métazoaires parasites chez *A. anguilla*, à l'exception de l'étude de Becerra-Jurado *et al.* (2014) focalisée sur *A. crassus*.

- *Influence du secteur principal de résidence des anguilles argentées pendant leur croissance*

Même si les communautés parasitaires sont globalement similaires quel que soit le secteur principal de résidence des anguilles pendant leur croissance (estuaire, aval, intermédiaire et amont ; cf. 3.3.1) (permanova, 9999 permutations, n = 74, P = 0.139), l'abondance totale et la richesse spécifique des métazoaires parasites varient significativement entre les secteurs, tout comme l'abondance et la prévalence d'*Acanthocephalus* spp. et l'abondance d'*A. crassus* (Tableau 7; cf. Figure 22).

Tableau 6 : Prévalence (P%), abondance (A) et intensité (I) de métazoaires parasites chez 34 femelles et 40 mâles au stade d'anguille argentée dans la Sélune. Abréviations dans tableau 1. CI: intervalle de confiance.

Parasite	Femelles			Mâles			
	Taxa	P% (CI)	A ± CI	I ± CI	P%	A ± CI	I ± CI
Mgia		11.8 (4.7-26.6)	0.35 ± 0.37	3.00 ± 1.96	7.5 (2.6-19.9)	1.48 ± 1.95	19.67 ± 4.41
Pseu		29.4 (16.8-46.2)	1.68 ± 1.51	5.70 ± 29.41	40.0 (26.4-55.4)	2.15 ± 1.85	5.38 ± 2.65
Bcla		2.9 (0.5-14.9)	0.03 ± 0.06	1.00	-	-	-
Acra		58.8 (42.2-73.6)	3.44 ± 1.47	5.85 ± 1.86	82.5 (68.1-91.3)	3.28 ± 0.93	3.91 ± 0.97
Pten		5.9 (1.6-19.1)	0.26 ± 0.40	4.50 ± 0.70	2.5 (0.4-18.9)	0.05 ± 0.10	2.00
Racu		2.9 (0.5-14.9)	0.03 ± 0.06	1.00	-	-	-
Sine		2.9 (0.5-14.9)	0.03 ± 0.06	1.00	2.5 (0.4-18.9)	0.83 ± 1.67	33.00
Aang		2.9 (0.5-14.9)	0.09 ± 0.18	3.00	2.5 (0.4-18.9)	0.05 ± 0.10	2.00
Acla		11.8 (4.7-26.6)	1.79 ± 2.20	15.25 ± 17.82	7.5 (2.6-19.9)	0.13 ± 0.16	1.67 ± 0.37
Aluc		5.9 (1.6-19.1)	1.00 ± 1.45	17.00 ± 17.21	2.5 (0.4-18.9)	0.10 ± 0.14	2.00
Total		70.6 (53.8-83.2)	8.71 ± 4.15	12.33 ± 5.29	90.0 (77.0-96.0)	8.05 ± 4.12	8.94 ± 4.25
Acantho.		14.7 (6.5-30.1)	2.88 ± 3.37	19.60 ± 21.96	12.5 (5.5-26.1)	0.28 ± 0.27	2.20 ± 0.42

Ces différences peuvent être induites par la disponibilité des ressources trophiques dans les habitats les plus fréquentés pendant la croissance des anguilles. Cette disponibilité influence directement l'écologie de la nutrition des anguilles, et par suite la présence des espèces de parasites transmises par voie trophique. Certains parasites peuvent constituer des biomarqueurs intéressants tels qu'*Acanthocephalus* spp. dont la présence croissante depuis l'estuaire vers l'amont reflète probablement la distribution des aselles, plus abondantes en eau douce et qui constituent l'hôte intermédiaire transmis par voie trophique aux anguilles, soit directement soit via la consommation de poissons hôtes paraténiques. Le lien entre l'évolution des populations d'*Acanthocephalus* et d'*Asellus* a déjà été démontré lors d'un suivi pendant cinq ans d'*Acanthocephalus clavula* chez les hôtes définitifs *A. anguilla* et *P. flesus* dans une rivière où le déclin de la population d'*Asellus meridianus* a entraîné celui de la population parasite (Kennedy, 1984).

Les différences de parasitisme entre les secteurs peuvent aussi provenir partiellement de la salinité, plus élevée dans l'estuaire que dans les autres secteurs, mais cette hypothèse n'est

pas privilégiée dans la mesure où la plupart des espèces parasites de la Sélune (i.e., *A. crassus*, *Pseudodactylogyrus* sp., *Acanthocephalus* spp., *Myxidium giardii*, *Bothriocephalus claviceps*, *Raphidascaris acus*) ont déjà été enregistrées dans des eaux douces et saumâtres (Køie, 1988; Jakob et al., 2009).

Tableau 7 : Influence du principal secteur de résidence des anguilles sur la prévalence et l'abondance des principales espèces de parasites. La significativité est testée en considérant le sexe et la saison en tant que co-variables.

	Principal secteur de résidence				p-value
	Estuaire	Aval	Intermediaire	Amont	
Prevalence totale (%)	50.00 ± 35.36	76.47 ± 7.27	81.48 ± 7.48	100.00 ± 0.00	0.09
Abondance totale	2.00 ± 2.00	8.18 ± 1.83	5.44 ± 1.00	17.18 ± 7.11	<b>0.025</b>
Richesse	0.50 ± 0.50	1.29 ± 0.18	1.41 ± 0.18	2.09 ± 0.37	<b>0.002</b>
<i>A. crassus</i> (prev)	0	70.59 ± 7.81	77.78 ± 8.00	72.73 ± 13.43	0.22
<i>A. crassus</i> (abd)	0	3.85 ± 0.71	3.26 ± 0.59	2.64 ± 0.77	<b>0.033</b>
<i>Pseudodactylogyrus</i> sp. (prev)	50.00 ± 35.36	35.29 ± 8.20	33.33 ± 9.07	36.36 ± 14.50	0.162
<i>Pseudodactylogyrus</i> sp. (abd)	2.00 ± 2.00	2.56 ± 1.22	1.74 ± 0.57	0.45 ± 0.21	0.297
<i>Acanthocephalus</i> sp. (prev)	0	2.94 ± 2.90	18.52 ± 7.48	36.36 ± 14.50	<b>&lt; 0.001</b>
<i>Acanthocephalus</i> sp. (abd)	0	0.47 ± 0.47	0.33 ± 0.17	7.64 ± 4.76	<b>0.042</b>

- *Perte de fitness des anguilles argentées induite par le parasitisme*

Les parasites ne sont jamais neutres et diminuent toujours la valeur adaptative (ou fitness) de leur hôte qu'ils exploitent à la fois spatialement et énergétiquement (Combes, 1995; Thomas *et al.*, 2007 pour revues). Dans le meilleur des cas, ils détournent à leur profit une partie des réserves énergétiques normalement destinées à l'hôte, mais peuvent aussi engendrer une pathogénie plus sévère (Combes, 1995; Thomas *et al.*, 2007 pour revues). Dans notre étude, les anguilles argentées parasitées tendent à avoir des paramètres biométriques inférieurs à ceux des anguilles non parasitées (Tableau 8), ce qui suggère un investissement moindre dans les traits de vie, en particulier la croissance et la reproduction, qui peut être imputé à la présence des parasites.

Tableau 8 : Paramètres biométriques des anguilles argentées saines et parasitées de la Sélune : longueur totale (mm), poids total (g), poids du foie (g) et des gonades (g), embonpoint (mm), rapports hépato-somatique (RHS) et gonado-somatique (RGS).

	Saines (14)	Parasitées (60)
Longueur totale (mm)	546.14 ± 81.79	458.20 ± 32.10
Poids total (g)	355.86 ± 154.55	221.11 ± 61.21
Poids foie (g)	6.12 ± 2.89	3.55 ± 1.10
Poids gonade (g)	6.21 ± 3.44	3.17 ± 1.26
Embonpoint (mm)	100.71 ± 16.09	85.08 ± 6.14
RHS	1.68 ± 0.13	1.55 ± 0.07
RGS	1.41 ± 0.46	0.95 ± 0.20

La mise en évidence de la perte de fitness induite par le parasitisme n'est cependant pas toujours aisée en raison des multiples facteurs qui interagissent en milieu naturel et impactent les différents indices de condition utilisés comme proxy de fitness (Combes, 1995; Thomas *et al.*, 2007 pour revues).

Nos résultats montrent que la prévalence totale et l'abondance des métazoaires parasites ont un effet négatif sur le rapport C/N (taux de lipides dans les muscles) (Tableau 9), ce qui suggère que l'infection parasitaire provoque une diminution de la mise en réserve d'énergie sous forme lipidique, normalement utilisée pour la maturation des gonades et la migration anadrome.

Lorsqu'on considère chacun des trois principaux taxons, la perte de fitness n'est clairement démontrée que pour *A. crassus* (Tableau 9). En effet, la prévalence et l'abondance d'*A. crassus* ont un impact négatif significatif sur six des neuf indices de condition pris en compte (Tableau 8). Ces résultats confirment la pathogénie de ce parasite exotique chez l'anguille européenne, qui occasionne non seulement une diminution des réserves, mais aussi une détérioration de la vessie natatoire, dont les répercussions sur les capacités locomotrices compromettent le succès de migration et de reproduction des anguilles en mer des Sargasses (Kennedy, 2007 pour revue). L'augmentation de la prévalence et de l'abondance d'*A. crassus* enregistrée entre 2019 et 2020 laisse présager une pathogénie accrue après l'arasement complet des barrages de la Sélune.

Tableau 9 : Influence de la prévalence et de l'abondance des métazoaires parasites sur les indices de condition des anguilles argentées. Les valeurs de P sont précisées ainsi que l'impact négatif ou positif pour les valeurs significatives (entre parenthèses). La significativité est testée indépendamment pour chaque trait en considérant le sexe et la saison en tant que co-variables.

		Taille	Poids total	Poids foie	Poids gonade	Embon-point	Fulton K	C/N	RHS	RGS
<b>Prévalence (%)</b>	Totale	0.373	0.493	0.383	0.563	0.458	0.378	<b>0.007 (-)</b>	0.307	0.387
	<i>A. crassus</i>	<b>0.002 (-)</b>	<b>0.002 (-)</b>	<b>0.001 (-)</b>	<b>0.005 (-)</b>	<b>0.006 (-)</b>	0.648	<b>0.042 (-)</b>	0.374	0.370
	<i>Pseudodactylogyrus sp.</i>	0.542	0.622	0.874	0.787	0.541	0.415	0.661	0.103	0.077
	<i>Acanthocephalus sp.</i>	0.579	0.380	0.622	0.400	0.820	0.189	0.251	0.307	0.883
<b>Abondance*</b>	Totale	<b>0.033 (-)</b>	0.057	<b>0.049 (-)</b>	0.116	0.050	0.430	<b>0.001 (-)</b>	0.370	0.366
	<i>A. crassus</i>	<b>0.002 (-)</b>	<b>0.003 (-)</b>	<b>0.002 (-)</b>	<b>0.006 (-)</b>	<b>0.009 (-)</b>	0.986	<b>0.001 (-)</b>	0.222	0.742
	<i>Pseudodactylogyrus sp.</i>	0.315	0.324	0.467	0.565	0.215	0.788	0.312	0.340	0.078
	<i>Acanthocephalus sp.</i>	0.581	0.803	0.793	0.802	0.486	0.177	0.512	0.942	0.640

L'absence d'effet négatif de *Pseudodactylogyrus* sur les indices de conditions suggère une faible pathogénie de ce parasite exotique sur les anguilles argentées de la Sélune, contrairement à de nombreuses autres études révélant des effets pathogènes marqués (ex. Gérard *et al.*, 2013). Ce résultat peut s'expliquer par le fait que seulement 35% des anguilles argentées de la Sélune hébergent *Pseudodactylogyrus* et que l'intensité parasitaire est relativement faible :  $5.5 \pm 3.05$  parasites par anguille parasitée (toutes les anguilles parasitées ont entre 1 et 10 *Pseudodactylogyrus* sur leurs branchies sauf deux qui en ont respectivement 23 et 35). *Pseudodactylogyrus* est pathogène par accumulation, et l'hypoxie provoquée par les

lésions de l'épithélium branchial, dues à la fixation des parasites et à leur consommation de cellules épithéliales et de mucus, est proportionnelle au nombre de parasites (Woo *et al.*, 2006; Kennedy, 2007 pour revues). Plus ces lésions sont nombreuses et plus elles ont également pour effet indirect de favoriser l'entrée d'autres agents pathogènes (e.g., virus, bactéries, champignons) (Woo *et al.*, 2006; Kennedy, 2007 pour revues). Si le changement des conditions environnementales lié à l'arasement des barrages est favorable à l'expansion de *Pseudodactylogyrus*, comme semble le suggérer l'augmentation de la prévalence et de la charge parasitaire entre 2019 et 2020, *Pseudodactylogyrus* pourrait induire une détérioration de la santé des anguilles dans un avenir proche.

Contrairement aux deux taxons précédents reconnus comme pathogènes de l'anguille européenne (Woo *et al.*, 2006; Kennedy, 2007 pour revues), *Acanthocephalus* spp., qui correspond dans notre étude à trois espèces indigènes présentes dans l'intestin des anguilles, n'a pas d'impact négatif sur les indices de condition (Tableau 9). Jusqu'à présent, aucune pathologie sévère induite par le genre *Acanthocephalus* n'a été décrite chez les anguilles ; l'association hôte-parasite est considérée comme ancienne et un équilibre durable semble s'être établi entre les besoins respectifs des deux partenaires (Taraschewski, 2000 ; Gérard *et al.*, 2013).

### **3.3. Reconstruction des histoires de vie**

Les profils élémentaires des 74 anguilles argentées et des 25 anguilles jaunes ont été analysés par un spectromètre de masse à plasma à couplage inductif (ICP-MS) le long d'un transect d'ablation laser sur les otolithes. La reconstruction des histoires de vie a été réalisée à partir des mesures de Sr et Ba. L'incorporation de ces éléments dans la matrice des otolithes est généralement peu influencée par les processus physiologiques.

#### **3.3.1. Reconstruction des profils d'histoire de vie**

Les profils élémentaires ont été segmentés en parties homogènes sur la base des ratios élémentaires en Sr:Ca et Ba:Ca, en se focalisant uniquement sur la phase de vie continentale (voir section 2.3.2). Pour chaque individu, le nombre de segments était compris entre 2 et 8 (en moyenne 3.6 segments) et ont été interprétés comme des phases résidentes dans des habitats distincts au cours de la vie de l'anguille.

- *Interprétation des segments terminaux*

La signature des segments terminaux correspondant aux bords externes des otolithes est supposée refléter les conditions environnementales au niveau de la station de capture. Cette hypothèse peut être utilisée pour fournir des éléments d'interprétation sur les relations entre la microchimie des otolithes et les caractéristiques des secteurs de rivière traversés par les anguilles. Ainsi, les moyennes des ratios en Sr:Ca et Ba:Ca des segments terminaux des anguilles jaunes (dernier station de résidence connu) ont été comparées aux caractéristiques

environnementales des stations, afin 1) de vérifier la concordance entre les signatures élémentaires des otolithes et celles de l'eau, et 2) de rechercher la présence de gradients de concentrations en Sr et Ba sur le bassin de la Sélune.

Des prélèvements d'eau ont été réalisés sur 5 stations d'eau douce de la Sélune (St 4, 6, 7, 8 et 9) afin de quantifier les concentrations en Sr et Ba dans l'eau. Ces échantillons ont été prélevés à l'automne 2019 lors des captures d'anguilles par pêche électrique et au niveau de la Tézelle. Les ratios Ba:Ca quantifiés dans les prélèvements d'eau étaient étroitement corrélés à ceux enregistrés sur les otolithes (test de corrélation,  $r = 0.99$ ,  $t = 11.3$ ,  $p < 0.001$ ) en excluant la mesure réalisée sur la station 6 (Figure 13a). Il est possible que le prélèvement réalisé sur la station 6 présente une valeur atypique en raison d'une erreur de mesure ou d'un contexte de prélèvement singulier (zone de résurgence, hydrologie singulière... etc.). Les valeurs des ratios en Sr:Ca quantifiés dans les prélèvements d'eau et les otolithes ne présentaient pas de relation significative (Figure 13b, test de corrélation,  $r = 0.13$ ,  $t = 0.23$ ,  $p = 0.83$ ), mais étaient comprises dans une gamme de variation faible correspondant à des valeurs classiquement observées en eau douce (Daverat & Tomas, 2006; Tabouret *et al.*, 2010).

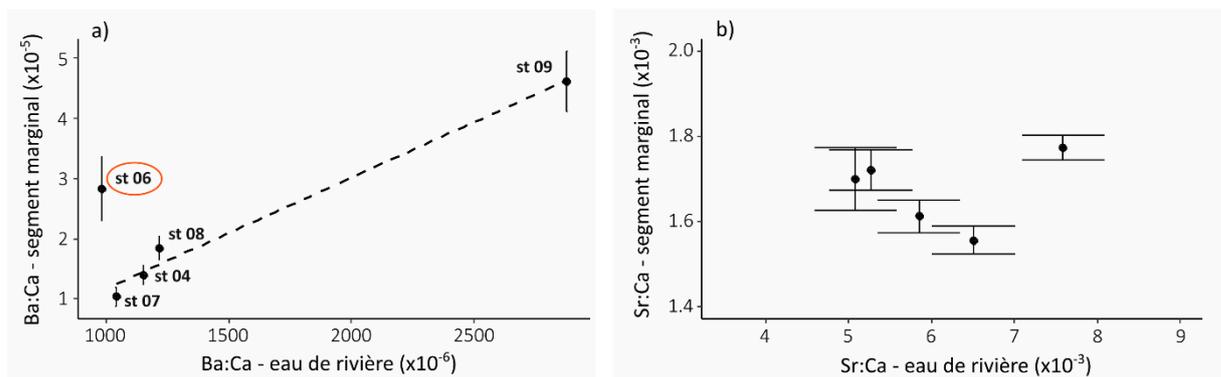


Figure 13 : Relation entre les ratios élémentaires a) Ba:Ca et b) Sr:Ca quantifiés dans les prélèvements d'eau de rivière et sur les segments terminaux des otolithes.

Les valeurs des ratios en Ba:Ca quantifiés dans les prélèvements d'eau présentent un gradient croissant en fonction de la distance à l'embouchure de la Sélune (test de corrélation,  $r = 0.99$ ,  $t = 11.8$ ,  $p < 0.001$ ) en excluant la mesure réalisée sur la station 6 (Figure 14a). Cette relation est également vérifiée à partir des signatures élémentaires observées sur les segments terminaux des otolithes (test de corrélation,  $r = 0.98$ ,  $t = 11.8$ ,  $p < 0.001$ ) pour l'ensemble des stations de capture (Figure 15a). En revanche, aucune relation significative n'a été observée entre les ratios élémentaires en Sr:Ca et la distance à l'embouchure pour les prélèvements d'eau (Figure 14b, test de corrélation,  $r = -0.44$ ,  $t = -0.88$ ,  $p = 0.42$ ) ou la microchimie des otolithes (Figure 15b, test de corrélation,  $r = 0.40$ ,  $t = -0.88$ ,  $p = 0.42$ ).

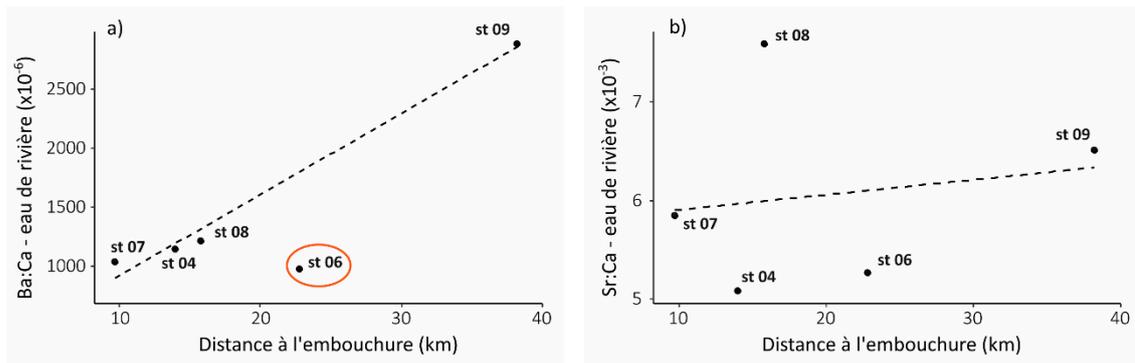


Figure 14 : Relation entre les ratios élémentaires a) Ba:Ca et b) Sr:Ba quantifiés dans les prélèvements d'eau de rivière et la distance à l'embouchure de la Sélune au niveau du station de prélèvement.

En résumé, la concordance entre les mesures réalisées au niveau des otolithes et des prélèvements suggère la présence d'un gradient croissant de Baryum en fonction de la distance à l'embouchure sur le bassin versant de la Sélune. Le ratio Ba:Ca apparaît donc comme un traceur environnemental pertinent pour retracer les mouvements des anguilles le long du continuum longitudinal. En revanche, l'étendue des variations des ratios en Sr:Ca sur les secteurs d'eau douce de la Sélune semble trop restreinte pour mettre en évidence une relation entre les mesures dans l'eau et les otolithes, et par conséquent, pour discriminer finement des secteurs du bassin versant à partir de cet élément.

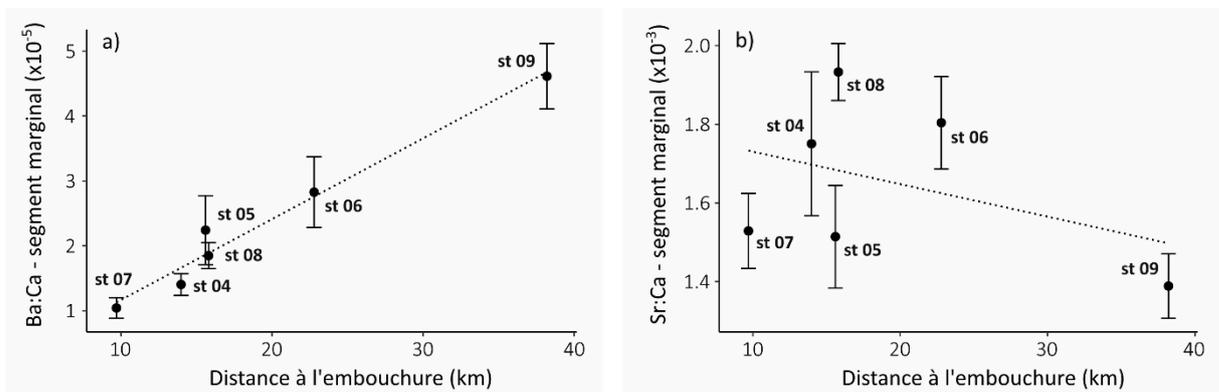


Figure 15 : Relation entre les ratios élémentaires a) Ba:Ca et b) Sr:Ba quantifiés sur les segments terminaux des otolithes et la distance à l'embouchure de la Sélune du station de capture.

- *Discrimination des secteurs du bassin versant*

Pour l'ensemble des échantillons, une méthode de regroupement de type K-means a été utilisée pour déterminer des groupes de segments avec des signatures élémentaires comparables sur la base des ratios moyens en Sr:Ca et Ba:Ca. Le nombre optimal de groupes a été déterminé afin de minimiser la somme des carrés (TWSS). Au total, 4 groupes présentant des valeurs distincts en Ba:Ca et Sr:Ca ont été définis (Figure 16).

Un groupe se distingue des autres par des valeurs élevées en Strontium ( $Sr:Ca > 3.10^{-3}$ ) correspondant à des ratios classiquement observés pour des individus capturés en milieu saumâtre (Daverat *et al.*, 2005). Les segments inclus dans ce groupe ont été catégorisés en tant que « secteur estuarien ». Les trois autres groupes présentent des valeurs faibles en Strontium habituellement observées en eau douce et se distinguent par des différences de ratios en Ba:Ca. L'interprétation de ces groupes peut être effectuée en se basant sur l'existence d'un gradient croissant de Baryum sur le bassin de la Sélune (voir section précédente) et la projection des signatures des segments marginaux des anguilles jaunes sur le plan bivarié (Figure 16). Le groupe présentant les plus faibles valeurs de Baryum ( $Ba:Ca < 2.1.10^{-5}$ ) rassemble les signatures des stations 4, 7 et 8, situées à moins de 15 km de l'embouchure de la Sélune. Les segments inclus dans ce groupe ont été catégorisés en tant que « secteur aval ». Le second groupe d'eau douce présente des valeurs de Baryum intermédiaires ( $2.1.10^{-5} < Ba:Ca < 3.8.10^{-5}$ ) et regroupe les stations 5 et 6 situées entre 15 et 23 km de l'embouchure, en aval du barrage de la Roche qui Boit. Les segments inclus dans ce groupe ont été catégorisés en tant que « secteur intermédiaire ». Le troisième groupe d'eau douce présente les valeurs de Baryum les plus élevées ( $Ba:Ca > 3.8.10^{-5}$ ) et inclut la station 9, située à plus de 38 km de l'embouchure.

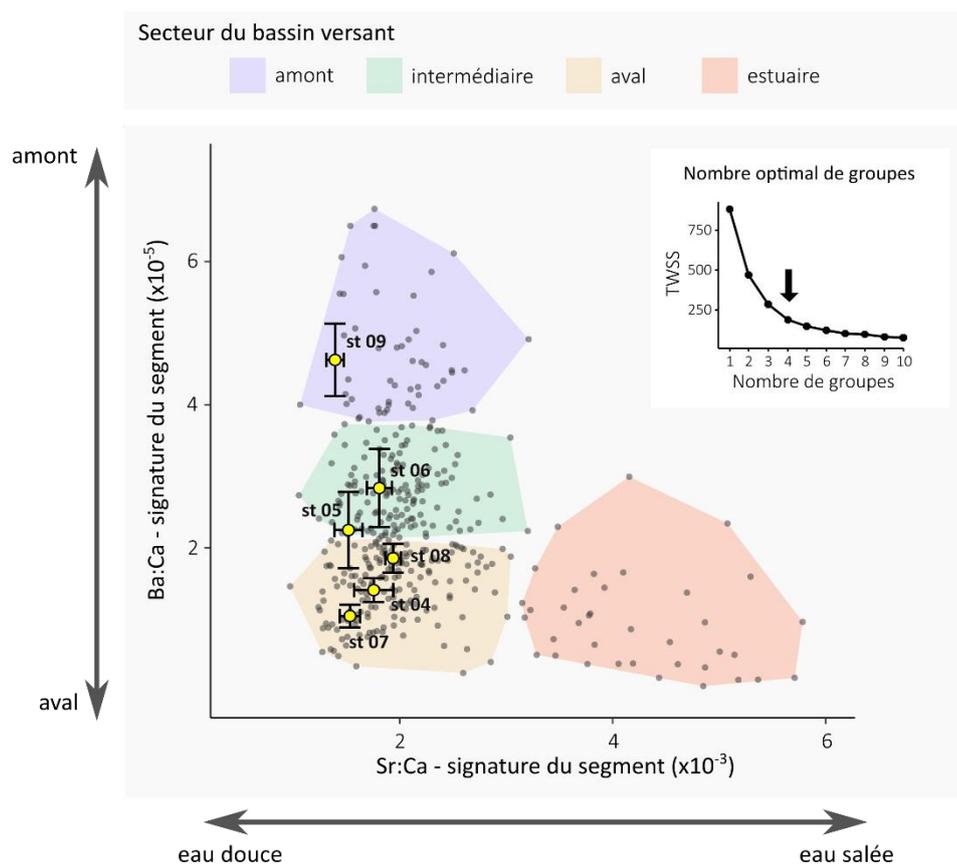


Figure 16 : Discrimination de groupes de segments en fonction des signatures élémentaires en Ba:Ca et Sr:Ca quantifiés sur les segments des otolithes des anguilles argentées capturées sur la Sélune en 2019 et 2020.

- *Description des profils d'histoire de vie*

Les groupes déterminés dans la section précédente ont été utilisés afin d'inférer les secteurs du bassin versant utilisés par les 74 anguilles argentées capturées par la pêche scientifique en 2019 et 2020. L'interpolation linéaire entre la distance le long du transect d'ablation et l'âge déterminé par lecture des microstructures des otolithes a permis d'exprimer l'utilisation des secteurs de rivière en fonction de la durée de la phase continentale (à compter du recrutement en rivière). Ainsi, pour chaque individu, il est possible d'estimer la période et la durée de résidence au sein de chacun des secteurs du bassin versant (Figure 17).

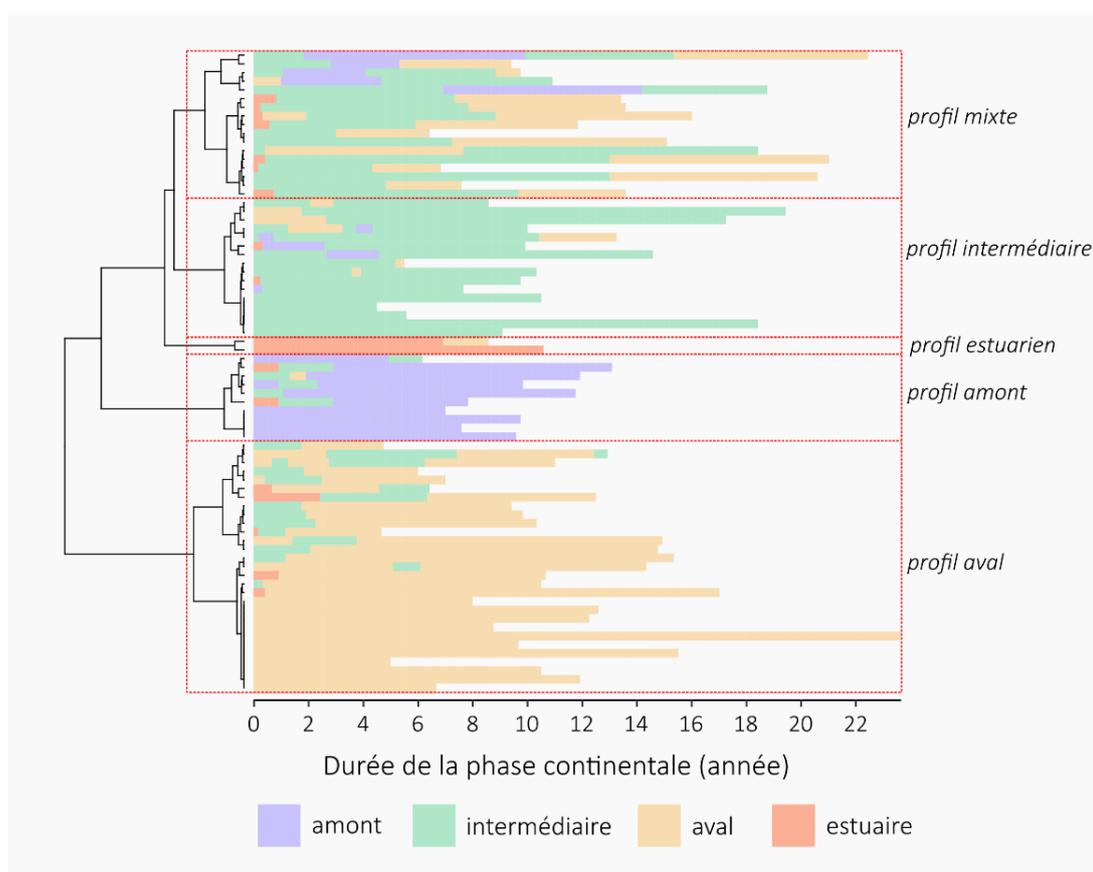


Figure 17 : Séquences d'histoire de vie des 74 anguilles argentées capturées sur la Sélune en 2019 et 2020 en fonction secteurs du bassin versant. Les 5 profils d'histoire de vie déterminés par l'analyse de classification hiérarchique sont présentés.

L'analyse de classification ascendante hiérarchique réalisée sur la base des temps de résidence dans les secteurs a permis de déterminer 5 grands profils d'histoire de vie : profil estuarien, profil aval, profil intermédiaire, profil amont et profil mixte (Figure 17, Figure 18).

- **Le profil estuarien** regroupe 2 anguilles argentées, qui ont essentiellement résidé dans le secteur estuarien ;

- **Le profil aval** regroupe 29 anguilles argentées, qui ont essentiellement résidé dans le secteur aval ;
- **Le profil intermédiaire** regroupe 16 anguilles argentées, qui ont essentiellement résidé dans le secteur intermédiaire ;
- **Le profil amont** regroupe 10 anguilles argentées, qui ont essentiellement résidé dans le secteur amont ;
- **Le profil mixte** regroupe 17 anguilles argentées, qui ont réalisé des mouvements essentiellement entre les secteurs aval et intermédiaire.

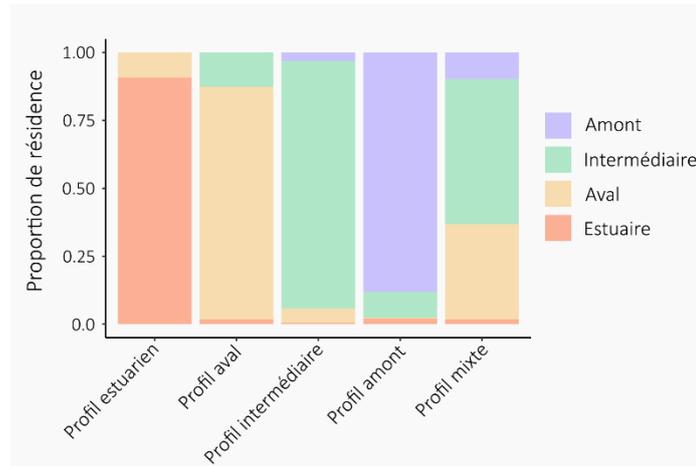


Figure 18 : Synthèse du temps de résidence (proportion relative) dans chaque secteur de la Sélune en fonction des 5 profils d'histoire de vie.

### 3.3.2. Déplacements et utilisation du bassin versant

Les séquences d'histoire de vie des anguilles ont été utilisées afin de retracer les déplacements des individus au sein du bassin versant et d'estimer la contribution des différents secteurs à la production d'anguilles argentées.

- *Colonisation et déplacements*

La proportion d'anguilles réalisant un déplacement entre les secteurs du bassin versant décroît au cours des 15 premières années de vie continentale (Figure 19 ; Test de proportion,  $X^2 = 65.8$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0.001$ ). La proportion d'anguilles mobiles est particulièrement élevée durant les 3 premières années (supérieure à 20%), puis se stabilise autour de 5%. La proportion des anguilles réalisant des mouvements vers l'amont décroît significativement selon le même profil ( $X^2 = 84.5$ ,  $df = 14$ ,  $p < 0.001$ ), alors que la proportion d'anguilles réalisant des mouvements vers l'aval reste stable au cours de la vie des individus ( $X^2 = 14.4$ ,  $df = 14$ ,  $p = 0.41$ ).

Ces patrons de déplacement suggèrent que les anguilles recrutant sur la Sélune présentent un comportement de colonisation actif pendant les 3 premières années de leur vie

continentale, puis adoptent un comportement résident. Ainsi, on peut s'attendre à ce que la colonisation des parties amont de la Sélune après l'effacement des barrages soit réalisée à la fois par les jeunes anguillettes issues du recrutement de l'année, mais également par les individus de moins de 3 années déjà présents sur le bassin versant.

La présence d'individus réalisant des mouvements de migration vers l'aval, notamment en début de phase continentale, peut également suggérer une influence des barrages sur les patrons de colonisation. En effet, il est possible que de jeunes anguilles en phase de colonisation choisissent de retourner en aval en raison de la présence de fortes densités ou de la rupture de continuité induite par le barrage de la Roche qui Boit. Ainsi, à la suite de l'arasement des barrages, on peut s'attendre à une diminution des retours vers l'aval des jeunes stades qui seront à même de circuler librement afin de coloniser l'amont du bassin.

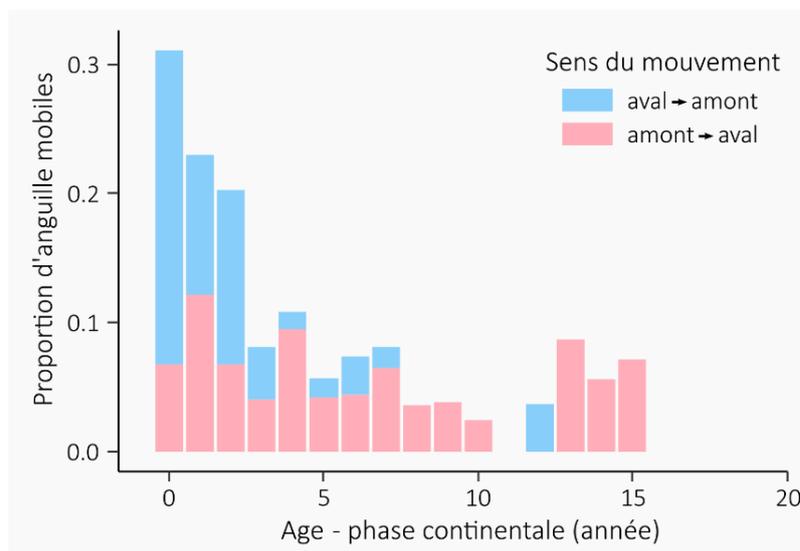


Figure 19 : Proportion annuelle d'anguilles réalisant un déplacement entre les secteurs du bassin versant de la Sélune en fonction de la durée de la phase continentale (à compter du recrutement en rivière). La direction du déplacement est indiquée.

- *Utilisation du bassin versant*

Les séquences d'histoire de vie des anguilles ont également été utilisées afin d'estimer la contribution des différents secteurs à la production d'anguilles argentées sur le bassin versant de la Sélune. Pour chaque individu, il est possible de déterminer 1) le dernier secteur de résidence avant la migration et 2) le secteur où il a résidé le plus longtemps durant sa phase de croissance continentale (Figure 20).

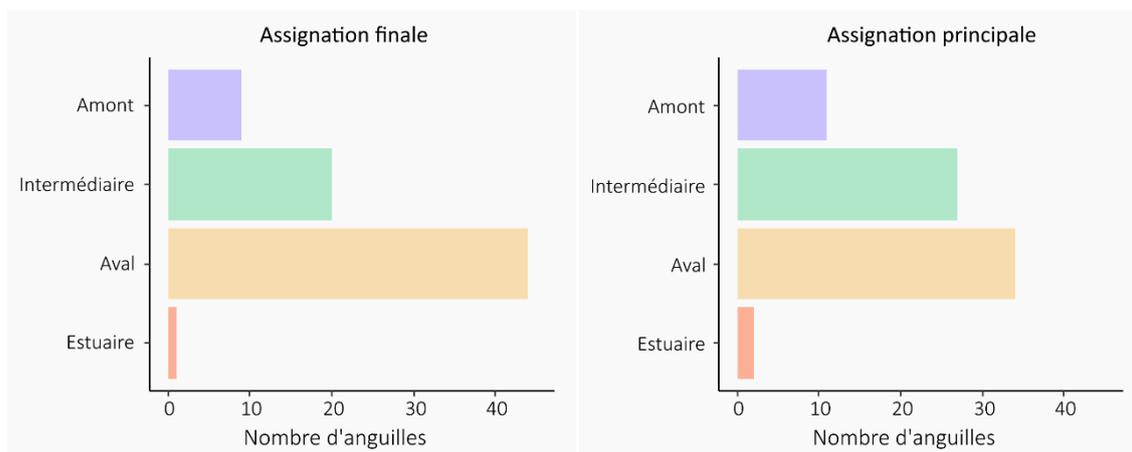


Figure 20 : Proportion d'anguilles argentées capturées en 2019 et 2020 en fonction de leur secteur d'assignation final ou principal sur le bassin de la Sélune.

Dans l'ensemble, la contribution du secteur aval est dominante avec celle du secteur intermédiaire (Figure 20). Les proportions d'individus issus des secteurs amont et estuarien sont inférieures avec environ une quinzaine d'individus sur les 74 anguilles argentées. Ce patron de distribution reflète assez fidèlement les proportions d'habitat de croissance actuellement disponibles sur le bassin versant de la Sélune en raison de la rupture de continuité en amont de la Sélune. Bien que cette distribution longitudinale reflète un patron de répartition classique des individus dans les petits bassins versants côtiers (ex. Lafaille 2003 ; Ibbotson et al. 2002), il est important de garder en tête que le secteur amont défini dans notre étude ne s'étend pas au-delà du barrage de la Roche qui bois. En effet, les signatures du bassin hydrographique amont de la Sélune n'ont pas pu être caractérisées, car aucun individu n'a été capturé sur ces zones. A l'heure actuelle, le processus de colonisation et les phénomènes densités dépendants, influant la croissance et la survie, opèrent donc à l'échelle du réseau accessible conduisant à une répartition classique des individus sur le linéaire (Imbert et al. 2008).

Suite à l'arasement des barrages, il est attendu que le patron de distribution s'inverse progressivement avec l'accroissement du nombre d'anguilles résidentes dans les secteurs en amont des barrages de la Roche qui Boit et de Vezin. En effet, le linéaire de rivière aujourd'hui inaccessible est supérieur à celui utilisé actuellement par les anguilles.

Les métriques visant à évaluer la contribution des différents secteurs à la production d'anguilles argentées, tels que présentés ici, sont donc des variables pertinentes pour évaluer l'efficacité de l'effacement des barrages à l'échelle de l'ensemble du bassin versant.

### 3.3.3. Liens avec les traits d'histoire de vie

Les traits d’histoire de vie des anguilles sont étroitement liés aux conditions environnementales rencontrées en rivière durant la phase de croissance continentale. En conséquence, les profils d’histoire de vie des anguilles sont susceptibles d’influencer la qualité des géniteurs produits par le bassin versant et, à terme, le succès reproducteur des individus qui doivent rejoindre les zones de reproduction marines. L’objectif de cette section est de tester les relations existantes entre les secteurs du bassin versant utilisés par les anguilles et les caractéristiques des géniteurs au départ de la migration de reproduction. La mise en évidence de ces relations pourra permettre de proposer des scénarios de réponse des traits de vie des anguilles suite à l’effacement des barrages du bassin de la Sélune.

- *Sexe ratio*

Tel que mentionné dans la section 3.1.1, le sexe ratio des anguilles argentées produites sur la Sélune est globalement équilibré (i.e. 54% de males). De manière similaire, le sexe ratio ne présente pas de différences significatives entre les principaux secteurs de résidence des anguilles (Figure 21 ; Test de proportion,  $X^2 = 0.05$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.99$ ).

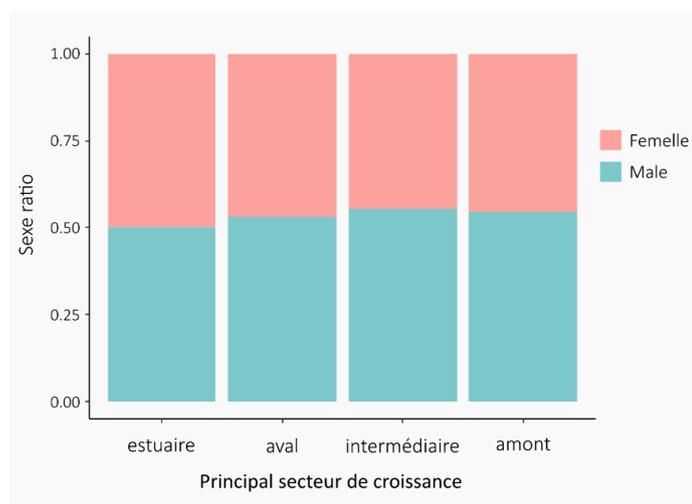


Figure 21 : Sexe ratio des anguilles argentées capturées sur la Sélune en 2019 et 2020 en fonction des principaux secteurs de croissance utilisés par les individus au cours de la phase continentale.

- *Traits d’histoire de vie*

Pour chaque trait d’histoire de vie, l’influence du principal secteur de résidence des anguilles a été analysée sur la base d’un modèle mixte incluant le sexe et la saison de migration en tant qu’effets aléatoires. Ainsi, les réponses obtenues en fonction des secteurs d’habitat reflètent des effets consensuels pour les deux sexes tenant compte de la variabilité interannuelle.

Dans l’ensemble, les taux de croissance obtenus dans cette étude apparaissent supérieurs à ceux estimés par des études précédentes sur l’affluent de l’Oir par des approches de capture-marquage-recapture (CMR). En effet, celles-ci ont mis en évidence des croissances moyennes

de 19.1 mm/an (Boulenger et al., 2016) et 24.7 mm/an (Druet et al., 2021), alors que la croissance des anguilles sur le secteur amont, i.e. intégrant l'Oir, était de  $38.75 \pm 2.33$  mm/an en moyenne. Il est possible que la différence de technique dans l'estimation de la croissance contribue à expliquer ces variations. En effet, les individus mobiles sont rarement recapturés lors des expérimentations de CMR et le marquage des jeunes anguilles (i.e. <150-200mm) n'est pas réalisable, ce qui peut conduire à une sous-estimation de la croissance. De plus, le secteur amont, défini dans la présente étude, intègre des anguilles ayant effectué leur croissance dans l'Oir, mais également dans la Sélune et le Beuvron. Les taux de croissance estimés restent néanmoins très comparables à ceux observés par Daverat et al. (2012) dans une analyse réalisée à l'échelle de l'aire de répartition (entre 0 et 150 mm/an). En conséquence, il apparaît difficile de comparer directement les taux de croissance estimés par CMR et par lecture d'âge sur les otolithes.

Les principaux secteurs de résidence ont significativement influencé les conditions de vie en rivière au travers du degré de mobilité (nombre de changements de secteurs au cours de la phase continentale), du niveau trophique ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et du taux de croissance moyen ( $\text{mm}\cdot\text{an}^{-1}$ ) des individus (Figure 22). Les anguilles ayant majoritairement résidé en estuaire présentaient globalement un fort degré de sédentarité associé à un niveau trophique élevé et une croissance forte. Les anguilles du secteur aval étaient également peu mobiles avec des taux de croissance élevés, mais présentaient un niveau trophique faible indiquant une moindre proportion d'individus piscivores dans la population. Les anguilles ayant majoritairement résidé sur le secteur intermédiaire présentaient le plus fort degré de mobilité. Le taux de croissance était faible en comparaison des autres secteurs, malgré un niveau trophique relativement élevé. Les anguilles du secteur amont étaient peu mobiles et possédaient un niveau trophique et un taux de croissance annuel relativement élevés.

Les traits de vie susceptibles d'influencer le succès de la migration et la reproduction étaient également impactés par le secteur majoritairement utilisé par les anguilles (Figure 22). Les anguilles estuariennes présentaient une condition corporelle et des réserves lipidiques inférieures à celles des anguilles provenant des secteurs d'eau douce. Les anguilles du secteur aval possédaient des coefficients de conditions inférieurs à ceux observés sur les secteurs intermédiaire et amont. Le taux de lipides contenus dans les muscles (rapport C:N) des anguilles du secteur amont était le plus élevé du bassin versant.

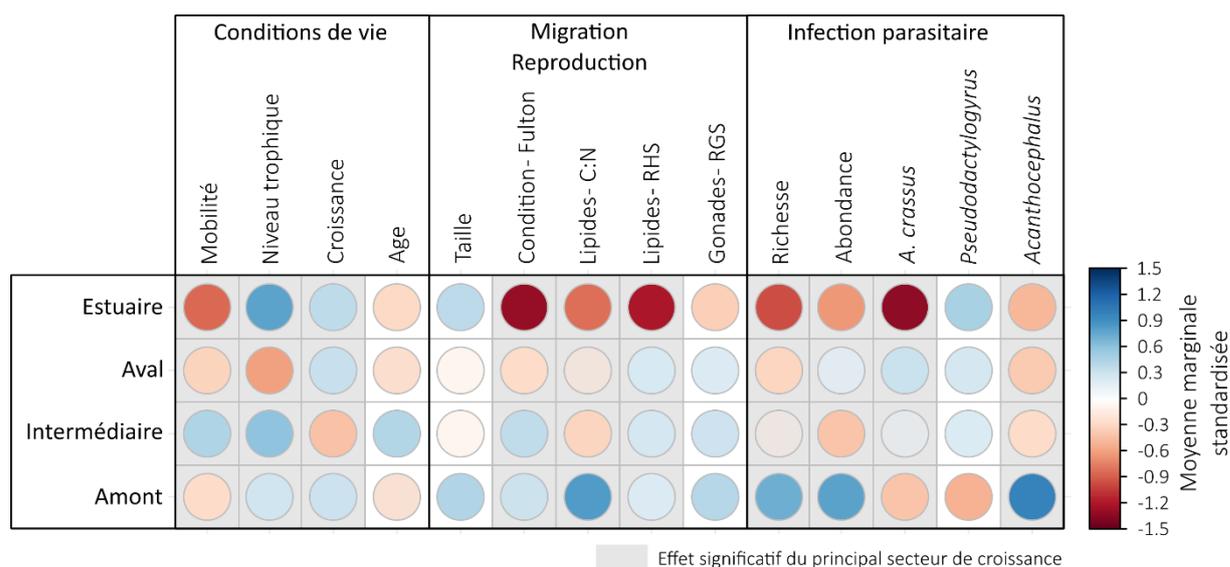


Figure 22 : Influence des principaux secteurs de croissance sur les conditions de vie en rivière, la qualité des géniteurs au départ de la migration de reproduction et l'état d'infection parasitaire des anguilles argentées de la Sélune. Les moyennes marginales reflètent les écarts à la moyenne de la population et sont donc des mesures de l'intensité des effets pour chaque secteur.

Comme indiqué dans le paragraphe 3.2.3, le secteur principal de résidence influence les modalités du parasitisme des anguilles (Figure 22). Les anguilles résidant essentiellement dans les secteurs d'eau douce (vs estuaire) abritent les plus fortes richesses et abondances de métazoaires parasites, avec un maximum observé pour les anguilles du secteur amont (Tableau 6, Figure 21). La communauté de métazoaires parasites de ce secteur diffère surtout des autres communautés du reste du bassin versant car *Acanthocephalus* spp. y est beaucoup plus prévalent et abondant. Les deux espèces non-indigènes (i.e. *A. crassus* et *Pseudodactylogyrus* sp.) sont présentes dans tous les secteurs d'eau douce, sans différences significatives pour *Pseudodactylogyrus* sp. mais avec une plus forte abondance d'*A. crassus* dans les secteurs aval et intermédiaire (vs amont).

En résumé, les secteurs du bassin versant utilisés par les anguilles durant leur phase continentale influencent significativement l'expression d'un large panel de traits d'histoire de vie, dont certains sont susceptibles d'influencer le succès reproducteur des individus. Les anguilles résidant dans le secteur intermédiaire, au niveau de l'aval des barrages, présentent des degrés de mobilité élevés et des taux de croissance faibles par rapport au reste du bassin versant. Il est possible que l'accumulation d'individus en aval des obstacles conduisent à des conditions de surdensité qui peuvent affecter la croissance, favoriser la contamination par les parasites et autres pathogènes, et accentuer la dispersion des individus. L'ouverture du bassin de la Sélune devrait fortement modifier la répartition des individus, en permettant la colonisation des secteurs amont et, ainsi, diminuer la compétition intra-spécifique, avec des effets probables sur les taux de croissance. Suite à l'effacement des barrages, il est possible que

les traits des géniteurs produits par le bassin de la Sélune se rapprochent majoritairement de ceux observés chez les anguilles du secteur amont. Ces dernières étaient essentiellement sédentaires et présentaient des vitesses de croissance relativement fortes, ainsi que des réserves énergétiques élevées. Bien que la richesse et l'abondance totale des parasites soient plus élevées sur ce secteur, les anguilles y étaient globalement moins infectées par *A. crassus* dont nous avons démontré l'impact négatif sur la condition de l'hôte (pas d'effet démontré pour *Acanthocephalus* spp. et *Pseudodactylogyrus* sp.) (cf 3.2.3). La plus grande diversité de métazoaires parasites est également indicatrice de la bonne santé du secteur amont car elle témoigne de la diversité des espèces libres d'hôtes intermédiaires et paraténiques (invertébrés, poissons) nécessaires à l'accomplissement du cycle de vie des parasites hétéroxènes.

### **3.4. Analyse du microbiote**

Un total de 3 489 221 séquences provenant de 9379 ASV (amplicon sequence variants) a été retrouvé dans les échantillons d'anguilles, et 678 731 séquences et 8123 ASV dans les échantillons d'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8).

#### **3.4.1. Microbiote résidant de la paroi intestinale des anguilles**

La diversité alpha du microbiote de la paroi intestinale est plus faible que celle de l'eau, mais elle est plus importante chez les individus plus grands, plus lourds et ayant un niveau trophique supérieur ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (plus piscivore qu'insectivore). De la même manière, la diversité beta du microbiote de la paroi intestinale est plus faible que celle de l'eau.

Sur les 18 phyla présents dans au moins 10% des échantillons de microbiote de paroi intestinale et d'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8), 6 sont plus abondants dans la paroi intestinale des anguilles que dans l'eau (Firmicutes, Fusobacteria, GN02, OP3, Proteobacteria, TM7), alors que 2 sont plus abondants dans l'eau (Bacteroidetes et Verrucomicrobia) (Figure 23).

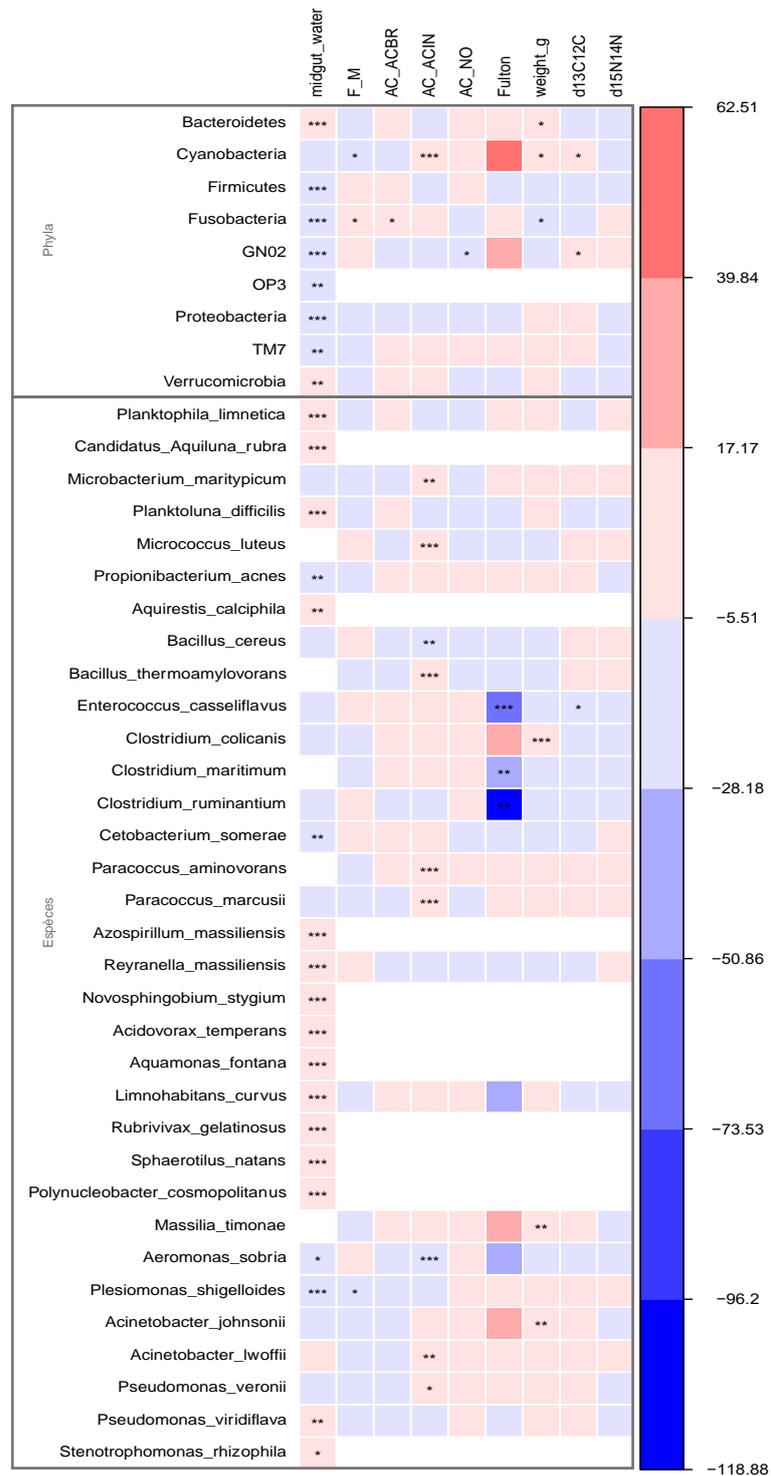


Figure 23 : Carte de chaleur des variations d'abondance (log-fold change, LFC) des différents phyla et espèces, significativement différentes entre la paroi intestinale des anguilles et l'eau des stations (St 1, 2, 3, 5, 6 et 8), entre mâles (M) et femelles (F), entre les anguilles parasitées seulement au niveau de la vessie (AC) et au niveau intestinal (ACIN), ou au niveau des branchies aussi (ACBR), entre les anguilles parasitées au niveau de la vessie (AC) et non parasitées (NO), et selon l'indice de Fulton, le poids (g), le  $\delta^{12}\text{C}$  (d13C12C) et le  $\delta^{14}\text{N}$  (d15N14N) des anguilles. Les étoiles représentent des différences d'abondance significatives (\*\*\*) :  $q < 0,001$ , \*\* :  $q < 0,01$ , \* :  $q < 0,05$ ) observées avec le test ANCOM-BC (Analysis of Compositions of Microbiomes with Bias Correction).

La paroi intestinale des anguilles mâles présente un nombre plus élevé de bactéries du phylum Cyanobacteria que celle des femelles, et ce nombre augmente avec la présence de parasites intestinaux. A l'inverse, les bactéries du phylum Fusobacteria sont plus abondantes dans la paroi intestinale des femelles que des mâles, et leur nombre augmente avec la présence de parasites branchiaux. Enfin, les anguilles ayant une vessie gazeuse parasitée par *A. crassus* ont une abondance plus importante de bactéries du phylum GN02 dans leur paroi intestinale que les anguilles non parasitées. Le nombre de bactéries des phyla Cyanobacteria et Bacteroidetes présentes dans la paroi intestinale augmente avec le poids des anguilles, alors que l'inverse est observé pour les bactéries du phylum Fusobacteria. L'abondance des bactéries des phyla Cyanobacteria et GN02 augmentent proportionnellement avec le  $\delta^{13}\text{C}$  (Figure 23).

Sur les 38 espèces de bactéries présentes dans au moins 10 % des échantillons de microbiote de paroi intestinale et d'eau, 4 sont plus abondantes dans la paroi intestinale des anguilles que dans l'eau (*Propionibacterium acnes*, *Cetobacterium somerae*, *Aeromonas sobria*, et *Plesiomonas shigelloides*), alors que 15 sont plus abondantes dans l'eau (*Planktophilia limnetica*, *Aquiluna rubra*, *Planktoluna difficilis*, *Aquirestis calciphila*, *Azospirillum massiliensis*, *Reyranella massiliensis*, *Novosphingobium stygium*, *Acidovorax temperans*, *Aquamonas fontana*, *Limnohabitans curvus*, *Rubrivivax gelatinosus*, *Sphaerotilus natans*, *Polynucleobacter cosmopolitanus*, *Pseudomonas viridiflava*, *Stenotrophomonas rhizophila*) (Figure 22). La paroi intestinale des anguilles mâles présente un nombre plus élevé de *Plesiomonas shigelloides* que celle des femelles. Plus l'indice de Fulton augmente, traduisant une bonne condition physiologique des individus, plus le nombre d'*Enterococcus casseliflavus*, *Clostridium maritimum* et *Clostridium ruminantium* diminue. De plus, l'abondance d'*E. casseliflavus* diminue également avec le  $\delta^{13}\text{C}$ . Le nombre de *Clostridium colicanis*, *Massilia timonae* et *Acinetobacter johnsonii* augmente avec le poids des anguilles. Enfin, la présence de parasites intestinaux augmente le nombre de *Microbacterium maritypicum*, *Micrococcus luteus*, *Bacillus thermoamylovorans*, *Paracoccus aminovorans*, *Paracoccus marcusii*, *Acinetobacter lwoffii* et *Pseudomonas veronii*, alors qu'elle diminue le nombre de *Bacillus cereus* et *A. sobria* (Figure 23).

#### 3.4.2. Microbiote transitoire, retrouvé dans les fèces des anguilles

La diversité alpha et beta du microbiote transitoire des anguilles est plus faible que celle de l'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8), mais elle est plus importante chez les femelles par rapport aux mâles, et également chez les individus plus grands et plus lourds. La diversité alpha augmente également dans le microbiote transitoire des anguilles en meilleure condition, présentant un indice de Fulton supérieur. La diversité beta du microbiote transitoire des anguilles augmente avec le niveau trophique des anguilles (plus piscivore qu'insectivore).

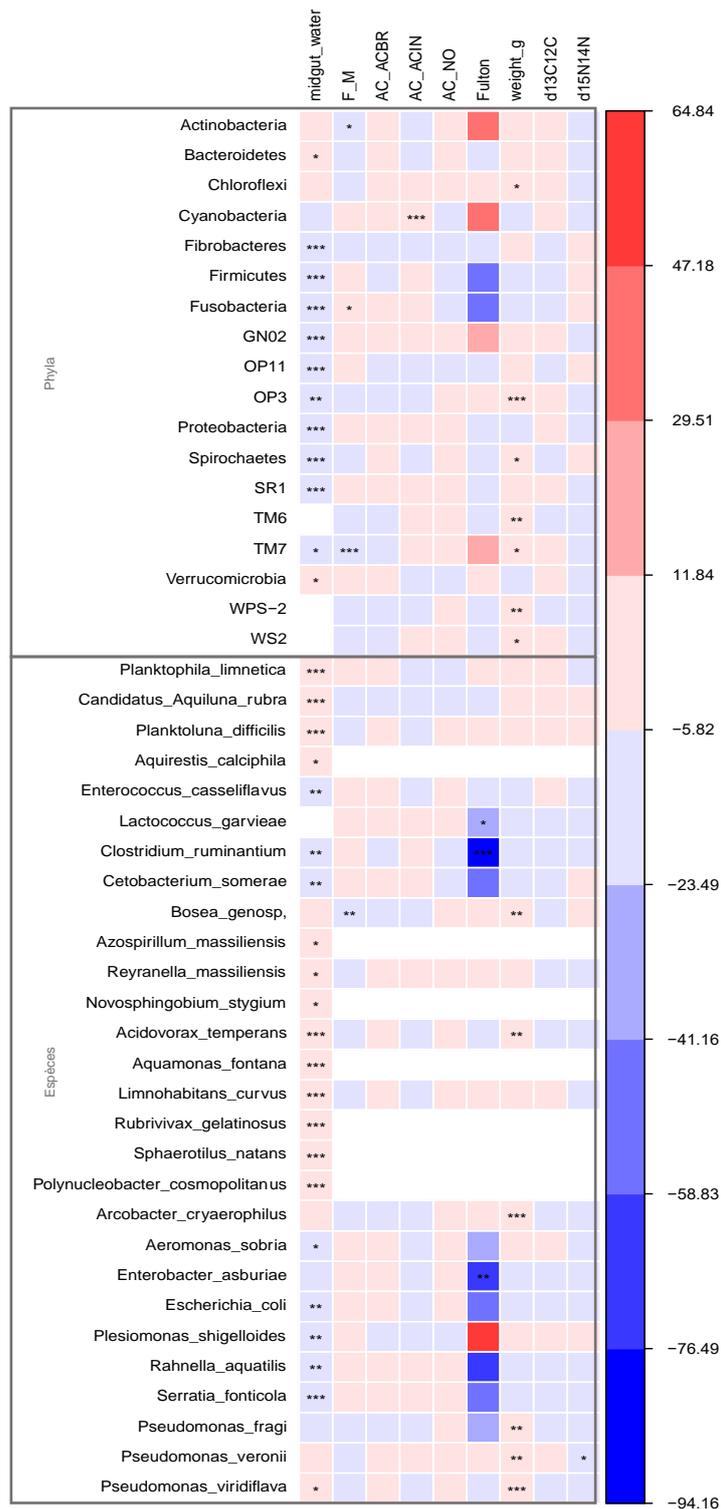


Figure 24 : Carte de chaleur des variations d'abondance (log-fold change, LFC) des différents phyla et espèces, significativement différentes entre les fèces des anguilles et l'eau des stations (St 1, 2, 3, 5, 6 et 8), entre mâles (M) et femelles (F), entre les anguilles parasitées seulement au niveau de la vessie (AC) et au niveau intestinal (ACIN), ou au niveau des branchies aussi (ACBR), entre les anguilles parasitées au niveau de la vessie (AC) et non parasitées (NO), et selon l'indice de Fulton, le poids (g), le  $\delta^{12}\text{C}$  (d13C12C) et le  $\delta^{14}\text{N}$  (d15N14N) des anguilles. Les étoiles représentent des différences d'abondance significatives (\*\*\* :  $q < 0,001$ , \*\* :  $q < 0,01$ , \* :  $q < 0,05$ ) observées avec le test ANCOM-BC (Analysis of Compositions of Microbiomes with Bias Correction).

Sur les 28 phyla présents dans au moins 10% des échantillons de microbiote de fèces des anguilles et d'eau, 9 sont plus abondants dans les fèces des anguilles que dans l'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8) (Fibrobacteres, Firmicutes, Fusobacteria, GN02, OP11, OP3, Proteobacteria, Spirochaetes, SR1 et TM7), alors que 2 sont plus abondants dans l'eau (Bacteroidetes et Verrucomicrobia). Les fèces des anguilles mâles présentent un nombre plus élevé de bactéries des phyla Actinobactéria et TM7 que ceux des femelles, à l'inverse des bactéries du phylum Fusobacteria. Le nombre de bactéries des phyla Chloroflexi, OP3, Spirochaetes, TM6, TM7, WPS-2 et WS2 augmente avec le poids des anguilles. Comme pour le microbiote résident, l'abondance des cyanobactéries dans les fèces des anguilles augmente avec la présence de parasites dans l'intestin des anguilles.

Sur les 90 espèces de bactéries présentes dans au moins 10 % des échantillons de microbiote transitoire des anguilles et d'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8), 8 sont plus abondantes dans le microbiote transitoire des anguilles que dans l'eau (*E. casseliflavus*, *C. ruminantium*, *C. somerae*, *A. sobria*, *E. coli*, *P. shigelloides*, *R. aquatilis*, *S. fonticola*), alors que 14 sont plus abondantes dans l'eau (*P. limnetica*, *A. rubra*, *P. difficilis*, *A. calciphila*, *A. massiliensis*, *R. massiliensis*, *N. stygium*, *A. temperans*, *A. fontana*, *L. curvus*, *R. gelatinosus*, *S. natans*, *P. cosmopolitanus*, *P. viridiflava*). Les fèces des anguilles mâles présentent un nombre plus élevé de *Bosea genosp* que ceux des femelles. Plus l'indice de Fulton augmente, traduisant une bonne condition physiologique des individus, plus le nombre de *Lactococcus garvieae*, *Enterobacter asburiae* et *C. ruminantium* diminue dans les fèces. L'abondance de *Arcobacter cryaerophilus*, *Pseudomonas fragi*, *B. genosp* et *A. temperans* augmente avec le poids des anguilles. Enfin, le nombre de *P. veronii* dans le microbiote des fèces d'anguilles diminue avec l'augmentation du niveau trophique ( $\delta^{15}\text{N}$ ).

## 4. Histoire de vie des flets

### 4.1. Analyse des traits d'histoire de vie

L'analyse des traits d'histoire de vie a été réalisée sur la base des 66 individus capturés sur la station 3 (estuaire de la Sélune) en 2019 (n = 32) et 2020 (n = 34).

#### 4.1.1. Taille et poids des flets

La taille des flets était comprise entre 27 et 65 mm TL (38 mm  $\pm$  6.74 en moyenne) pour un poids compris entre 0.178 et 2.39 g (0.55 g  $\pm$  0.38 en moyenne) pour les deux saisons d'échantillonnage (Figure 25). Ces deux paramètres ne présentaient pas de différences significatives entre les deux années (les résultats des ANOVAs sont présentés dans l'Annexe 2).

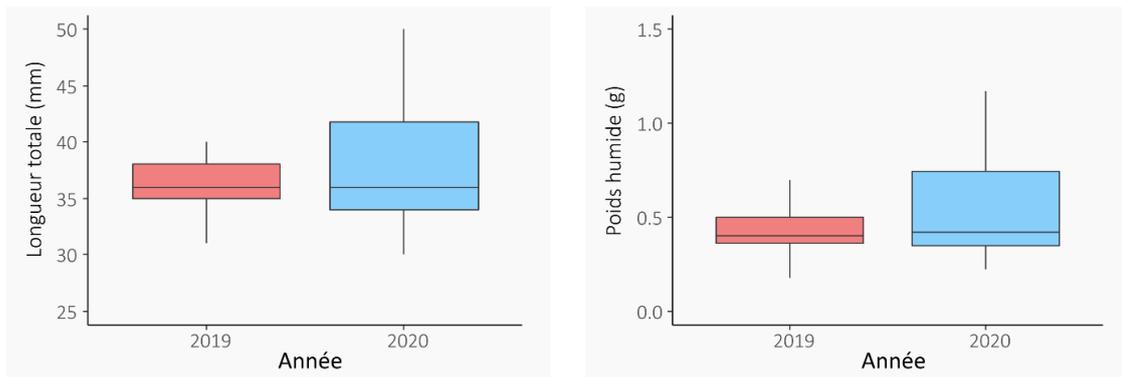


Figure 25 : Longueur totale (mm, à gauche) et poids (g, à droite) des flets capturés sur l'estuaire de la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

#### 4.1.2. Condition des flets

Le coefficient de condition de Fulton des flets était compris entre 0.72 et 1.41 ( $0.89 \pm 0.10$  en moyenne) pour les deux années. La condition des individus était néanmoins significativement supérieure pour l'année 2019 que pour l'année 2020 (Figure 26 ; les résultats des ANOVAs sont présentés dans l'Annexe 2). De même, le rapport C:N, compris entre 3.13 et 4.70 ( $3.31 \pm 0.20$  en moyenne), était significativement supérieur en 2020 (Figure 26) et semble confirmer la présence de conditions plus favorables cette dernière année pour les juvéniles de flet.

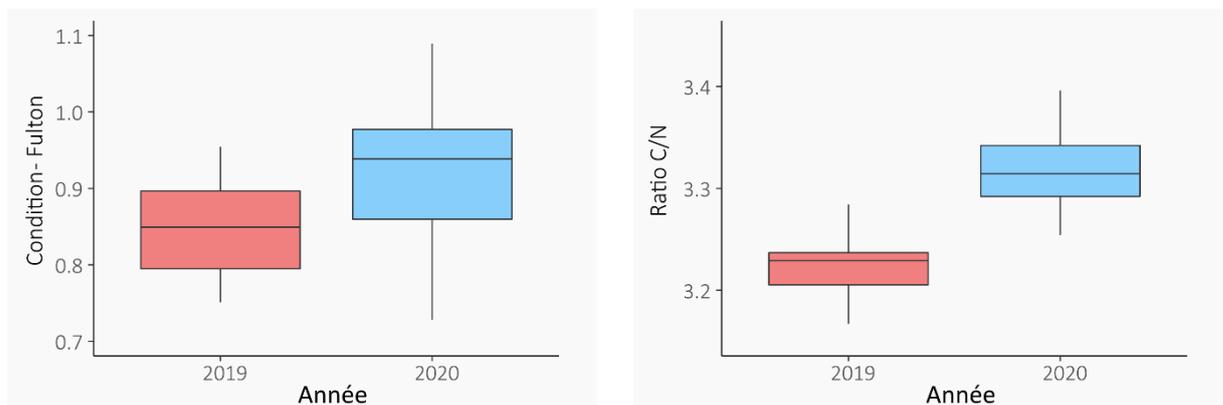


Figure 26 : Coefficient de condition de Fulton (à gauche) et ratio C/N (à droite) des flets capturés sur l'estuaire de la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

#### 4.1.3. Niveau trophique des flets

Le niveau trophique a été évalué sur la base des isotopes de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) contenu dans les muscles des flets (Figure 27). Le niveau trophique des flets était significativement supérieur pour l'année 2019 comparé à l'année 2020 (les résultats des ANOVAs sont présentés dans l'Annexe 2).

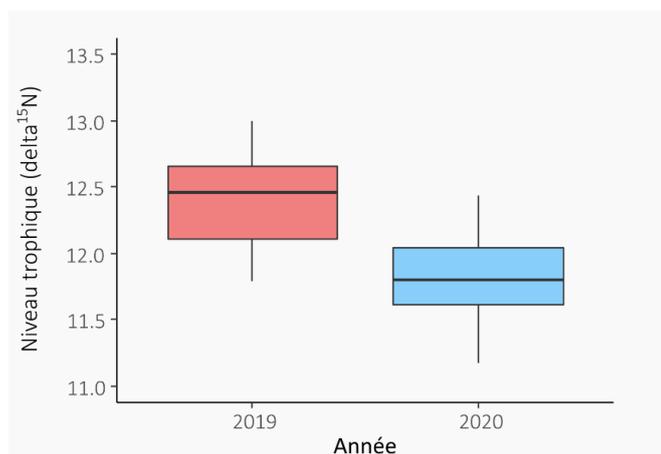


Figure 27 : Niveau trophique ( $\delta^{15}\text{N}$ ) des flets capturés sur l'estuaire de la Sélune en automne 2019 et 2020.

#### 4.1.4. Date d'installation et durée de vie post-installation

Le dénombrement des stries sur les otolithes a permis de déterminer la date d'installation, ainsi que la durée de vie en nurserie pour 24 individus en 2019 et 32 individus en 2020. Pour les autres individus, la lecture des otolithes était trop complexe et le coefficient de variation calculé entre les deux opérateurs excédait 7%. Ces derniers n'ont donc pas été pris en compte dans la suite des analyses.

La durée de vie post-installation variait entre 26 et 127 jours (71 jours  $\pm$  21 en moyenne) et elle était significativement supérieure en 2020 qu'en 2019 (les résultats des ANOVAs sont présentés dans l'Annexe 2). Les dates d'installation des juvéniles de flet dans la nurserie de la Sélune se répartissent entre 5 juin et le 22 août (Figure 28), telles qu'estimées sur la base du rétro-calcul des dates d'installation.

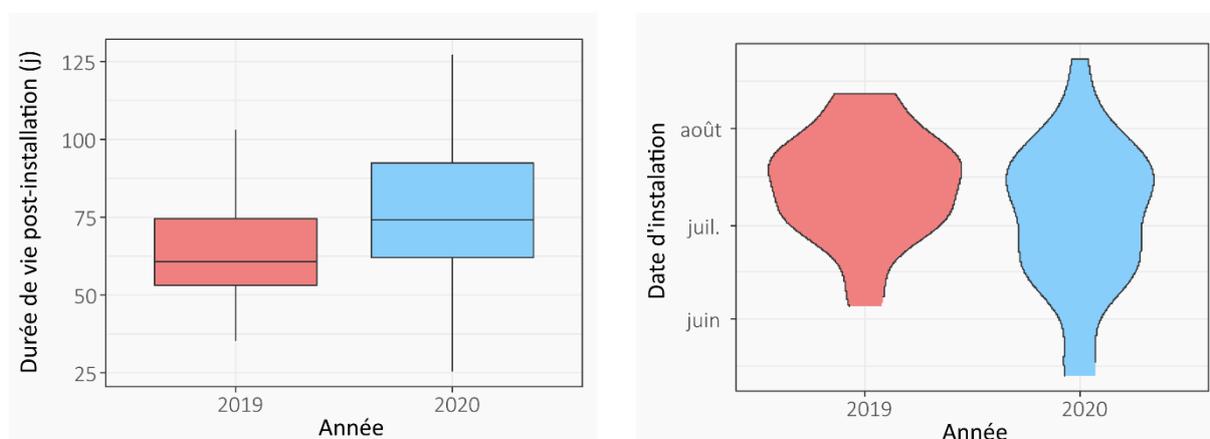


Figure 28 : Durée de vie post-installation (à gauche) et date d'installation des flets capturés sur l'estuaire de la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

La relation linéaire entre le rayon de l'otolithe et la taille des juvéniles de flet ( $TL = 23.646 + \text{rayon} \times 0.0331$  ;  $R^2 = 0.39$  ;  $P < 0.001$ ) a été utilisée afin d'estimer la taille des flets au moment de l'installation dans l'estuaire de la Sélune à partir du rayon de l'otolithe au niveau de la marque d'installation (Figure 29). La taille estimée à l'installation variait entre 26.4 et 33.0 mm TL ( $29.43 \pm 1.6$  en moyenne) et ne présentait pas de différence significative entre les deux années de suivi (les résultats des ANOVAs sont présentés dans l'Annexe 2).

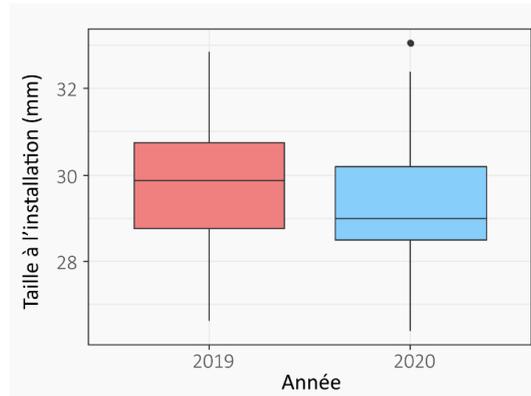


Figure 29 : Taille à l'installation des flets capturés sur l'estuaire de la Sélune à l'automne 2019 et 2020, estimé à partir du rayon des otolithes au niveau de la marque d'installation.

#### 4.1.5. Taux de croissance des flets

Le taux de croissance moyen post-installation était compris entre 0.001 et 0.28 mm/jour ( $0.10 \text{ mm/j} \pm 0.06$  en moyenne) et ne présentait pas de différences significatives entre deux années (Figure 30). En revanche, le taux de croissance marginal des otolithes pour les 10 derniers jours était significativement plus élevé pour l'année 2019 que pour l'année 2020 (les résultats des ANOVAs sont présentés dans l'Annexe 2). Cette différence peut être liée à la présence d'individus plus jeunes pour l'année 2019 que pour l'année 2020. En effet, la croissance des individus est fortement liée à l'âge des individus, avec des taux de croissance généralement supérieurs après la phase d'installation.

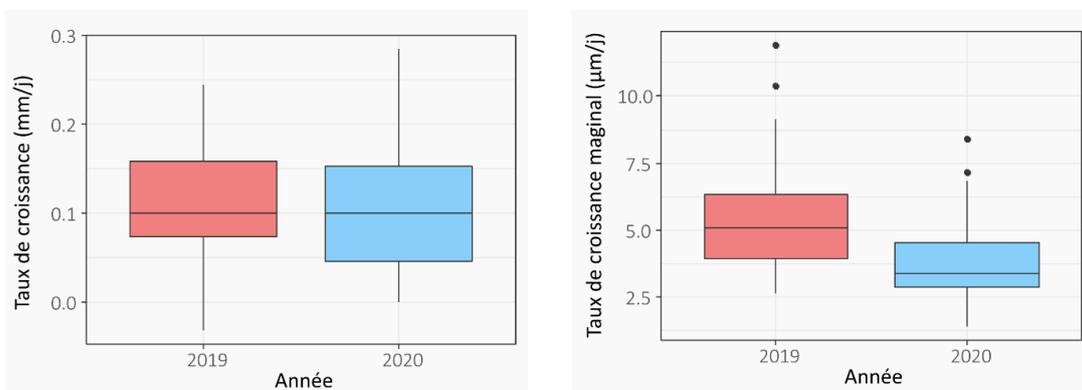


Figure 30 : Taux de croissance moyen (à gauche ; mm/j) et taux de croissance marginal de l'otolithe pour les 10 derniers jours (à droite,  $\mu\text{m/j}$ ) des flets capturés sur l'estuaire de la Sélune à l'automne 2019 et 2020.

#### 4.1.6. Synthèse des traits d'histoire de vie des flets

Dans l'ensemble, les juvéniles de flet capturés sur l'estuaire de la Sélune présentaient des tailles et poids comparables entre les deux années. Néanmoins, le coefficient de condition et l'état des réserves lipidiques étaient supérieurs lors de la seconde année d'étude (Tableau 10). Cette différence est associée à une variation du niveau trophique qui peut suggérer une divergence dans le régime alimentaire des individus. Les périodes d'installation dans la nourricerie de la Sélune s'évaluaient essentiellement entre les mois de juin et d'août, avec un taux de croissance moyen de 0.1 mm/jour qui ne différait pas significativement entre les deux années d'étude.

Tableau 10 : Synthèse des traits d'histoire de vie mesurés chez les flets capturés sur l'estuaire de la Sélune à l'automne 2019 et 2020. Les moyennes sont présentées  $\pm$  erreur standard.

Trait d'histoire de vie	2019			2020		
	moyenne	minimum	maximum	moyenne	minimum	maximum
Longueur totale (mm)	38.78 $\pm$ 1.39	27.00	65.00	37.26 $\pm$ 0.94	30.00	50.00
Poids (g)	0.57 $\pm$ 0.08	0.18	2.39	0.53 $\pm$ 0.05	0.22	1.47
Condition - Fulton	0.85 $\pm$ 0.01	0.75	1.09	0.94 $\pm$ 0.02	0.73	1.41
Rapport C:N	3.22 $\pm$ 0.01	3.13	3.33	3.4 $\pm$ 0.04	3.25	4.70
Niveau trophique (delta15N)	12.43 $\pm$ 0.1	10.79	14.06	11.85 $\pm$ 0.08	11.17	13.68
Date d'installation	13/07	05/06	12/08	02/07	13/05	22/08
Taille à l'installation	29.63 $\pm$ 0.36	26.62	32.84	29.3 $\pm$ 0.27	26.41	33.05
Croissance moyenne (mm/an)	0.11 $\pm$ 0.01	0.00	0.24	0.1 $\pm$ 0.01	0.00	0.29

#### 4.2. Analyse des parasites métazoaires

Sur les deux années d'étude, 105 flets juvéniles (taille moyenne = 53.2  $\pm$  6.9 mm, 27-205 mm) ont été échantillonnés : 71 individus entre le 9/09/2019 et le 12/11/2019 dans 3 rivières correspondant à 7 stations (St. 1, 2, 3, 4, 5, 8 et 10) et 34 individus le 7/09/2020 uniquement dans la station 3 (Pontaubault).

La prévalence totale est de 12.38% (7.38-20.04%) et l'abondance moyenne de 1.02  $\pm$  0.86 parasite par flet. Les flets parasités (13 au total) hébergent à chaque fois un seul taxon de métazoaire parasite parmi les cinq enregistrés dans l'étude (dont quatre helminthes transmis par voie trophique : un acanthocéphale, deux cestodes et un nématode non identifié), avec une intensité moyenne de 8.23  $\pm$  6.11 parasites par individu hôte (Tableau 11). Les flets parasités ne sont présents que dans les prélèvements de 2019 (entre le 9/09 et le 16/09/2019 pour les helminthes, et le 12/11/2019 pour le myxozoaire) ; aucun parasite n'a été trouvé en 2020 (une seule station, St. 3, échantillonnée le 7/9/2020).

Tableau 11 : Communauté de métazoaires parasites chez 105 juvéniles de *Platichthys flesus*: prévalence (%), abondance moyenne ( $A \pm CI$ ), intensité moyenne ( $I \pm CI$ ), stade de développement et microhabitat (MH). CI: intervalle de confiance, C = kystes, P = plérocercioide, J = juvéniles, A = adultes, BC = cavité générale, I = intestin, S = peau et nageoires.

Taxons de parasites	Abrev.	Stade	MH	P% (CI)	A $\pm$ CI	I $\pm$ CI
MYXOZOA						
Myxosporea non identifié	Myxo	C	S	0.95 (0.17-5.20)	0.19 $\pm$ 0.38	20
CESTODA						
<i>Progrillotia pastinacae</i> Dollfus, 1946	Ppas	P	I	0.95 (0.17-5.20)	0.02 $\pm$ 0.04	2
<i>Proteocephalus</i> Weinland, 1858	Prot	J	I	0.95 (0.17-5.20)	0.05 $\pm$ 0.09	5
NEMATODA						
Nématode non identifié	Nema	C	I, BC	0.95 (0.17-5.20)	0.29 $\pm$ 0.57	30
ACANTHOCEPHALA						
<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Müller, 1776)	Plae	J, A	I, BC	8.57 (4.57-15.49)	0.48 $\pm$ 0.53	5.56 $\pm$ 6.08

L'acanthocéphale *Pomphorhynchus laevis* domine largement la communauté de parasites avec une prévalence de 8.6% (CI 6.7-18.9%), et constitue 75.0% (CI 46.8-91.1%) des parasites trouvés. *P. laevis* utilise le flet comme hôte définitif (parasite à l'état adulte dans l'intestin) dans les quatre stations où le parasite est présent (St. 1, 4, 5, 8), mais également comme hôte paraténique (parasite à l'état juvénile accroché au mésentère) dans l'unique station dulcicole de prélèvement des flets (St. 8) (Tableau 12). Les quatre autres espèces de métazoaires parasites, rencontrées une seule fois au cours de l'étude (i.e., un seul flet parasité), sont considérées comme accidentelles (prévalence < 1%) (Tableau 11). D'après les recherches bibliographiques, il semble que c'est la première fois que ces parasites sont enregistrés chez le flet.

Tableau 12 : Prévalence (P%) et intensité (I) des métazoaires parasites chez *Platichthys flesus* en fonction de la station d'échantillonnage et de la salinité. N = nombre de flets, TL = longueur totale des flets en mm, CI = Intervalle de confiance, A = adulte, J = juvénile. Abréviations dans le Tableau 11.

N°	Site	Salinité	N	TL mm	P% (CI)	I $\pm$ CI	Range	Parasites
1	Baie du Mont	18 - 30	13	64.8 $\pm$ 8.9	23.1 (8.2-50.3)	2.67 $\pm$ 1.25	1 - 5	<i>Plae</i> (A), <i>Ppas</i> , <i>Prot</i>
2	Point_G	5 - 18	5	41.2 $\pm$ 8.7	0	-	-	-
10	Estuaire Sée	5 - 18	5	41.4 $\pm$ 8.5	20.0 (3.6-62.5)	-	20	Myxo
3	Pontaubault	5 - 18	66	38.0 $\pm$ 1.7	1.52 (0.27-8.10)	-	30	Nema
4	Val d'Oir	0.5 - 5	3	87.7 $\pm$ 71.3	66.7 (20.8-93.9)	1.00 $\pm$ 0.00	1	<i>Plae</i> (A)
5	Ducey	0.5 - 5	9	93.1 $\pm$ 39.7	22.2 (6.3-54.7)	2.00 $\pm$ 1.07	1 - 3	<i>Plae</i> (A)
8	Moulin de Geins	0	4	180.0 $\pm$ 37.2	100.0 (51.0-100.0)	10.75 $\pm$ 14.40	2 - 24	<i>Plae</i> (J, A)

La communauté de métazoaires parasites, et en particulier le parasitisme par *P. laevis*, diffère selon la salinité et la taille des flets (Tableau 12). Plus les flets sont grands/âgés, et plus ils sont parasités en termes de prévalence et d'abondance ( $P < 0.001$ ). Ce résultat est en accord avec l'étude de Chibani, Kijewska & Rokicki (2005) qui montre que la susceptibilité des flets au parasitisme est corrélée à leur âge, et que l'âge (mais aussi le sexe chez les flets adultes) peut

être déterminant dans l'infection parasitaire. La salinité influence également significativement la prévalence ( $P < 0.001$ ) et l'abondance des parasites ( $P = 0.009$ ) chez le flet. Aucun flet parasité n'a été trouvé dans la station 2 qui héberge des flets de très petite taille (32 à 53 mm), i.e., néonates âgés de quelques mois, tout comme les stations 3 (27 à 65 mm) et 10 (33 à 50 mm) où seul un flet est parasité, respectivement par des kystes de Nématode et de Myxozoaire (Tableau 11). Ces 3 stations dont la salinité est variable (5-18g/L) sont considérées comme méso/oligohalines et jouent le rôle de nourricerie pour les flets. Les 4 autres stations ont une salinité supérieure (St. 1 polyhaline) ou inférieure (St. 4 et 5 oligohalines, et St. 8 dulcicole), et hébergent des flets de plus grande taille, âgés de 1 à 2 ans environ, dont certains sont parasités par des helminthes (Tableau 11). Au total, la taille moyenne des flets parasités par des helminthes, i.e.,  $111.83 \pm 35.06$  mm ( $125.44 \pm 43.19$  mm par *P. laevis* uniquement), représente plus du double de celle des flets non parasités, i.e.,  $45.72 \pm 4.94$  mm ( $P < 0.001$ ).

*P. laevis* a un cycle hétéroxène et sa présence dans les flets témoigne que ceux-ci ont ingéré des gammares parasités tels que *Gammarus pulex* (hôte intermédiaire de *P. laevis*), et ceci, quelle que soit la salinité (eaux douces, oligohalines ou polyhalines). *P. laevis*, autrefois considérée comme une espèce d'eau douce, présente en réalité une souche dulcicole et une souche marine/estuarienne qui peuvent être en sympatrie chez le même flet (Guillen-Hernandez & Whitfield, 2001). L'absence de *P. laevis* chez les néonates suggère que ceux-ci ne consomment pas de gammares, ce que semble confirmer l'étude de Chibani, Kijewska & Rokicki (2005) selon laquelle le régime alimentaire des flets âgés de moins d'une année consiste principalement en Diatomées (Bacillariophycées) et en Copépodes (Calanoida) présents dans le plancton.

Par ailleurs, il est intéressant de noter que chez le flet en Mer Baltique, la prévalence et l'intensité de *P. laevis* diminuent en milieu pollué en raison de la réduction des populations de gammares, et l'acanthocéphale peut ainsi servir d'indicateur de pollution des eaux (Chibani *et al.*, 2001; Schmidt *et al.*, 2003b a). Après l'arasement complet des barrages de la Sélune, on peut s'attendre à des modifications de la répartition des gammares, et par suite, à des modifications du parasitisme par *P. laevis* chez le flet.

### 4.3. Variabilité des histoires de vie

Les profils élémentaires des 66 flets capturés sur la station 3 et des 34 flets capturés sur les autres stations (st1 : n=13, st2 : n=5, st4 : n=3, st5 : n=9, st8 : n=4) ont été analysés par un spectromètre de masse à plasma à couplage inductif (ICP-MS) le long d'un transect d'ablation laser sur les otolithes. La reconstruction des histoires de vie a été réalisée à partir des ratios élémentaires Sr:Ca et Ba:Ca. Bien que des individus aient été capturés sur la station 10 (estuaire de la Sée), ils n'ont pas été intégrés dans les analyses suivantes afin de concentrer l'étude des déplacements sur le gradient estuarien du bassin de la Sélune. En effet, les différences de

régimes hydrologiques entre la Sée et la Sélune influencent le niveau de salinité en fonction de la distance à la mer, avec un impact sur les signatures élémentaires et isotopiques mesurées chez les individus.

#### 4.3.1. Signatures élémentaires des stations de capture

- *Différences entre stations*

Les signatures élémentaires des stations de capture ont été décrites en analysant les ratios élémentaires quantifiés sur les bords marginaux des otolithes (10 $\mu$ m, environ 2 jours). Les ratios élémentaires présentent des différences significatives entre les stations de capture (permanova, nrep = 999,  $p < 0.001$ ). Les tests post-hoc révèlent que ces différences sont significatives entre paires de stations ( $p < 0.05$ ), à l'exception des stations situées en amont (stations 5 et 8, 5 et 4, 8 et 2 ;  $p > 0.05$ ), ainsi que les stations situées en aval (stations 1 et 2 ;  $p > 0.05$ ). Les signatures marginales des individus capturés sur la station 3 ne présentaient pas de différences significatives entre les deux années de l'étude (permanova, nrep = 999,  $p = 0.15$ ), ce qui suggère une stabilité de la signature au cours du temps (Figure 31).

Dans l'ensemble, les signatures élémentaires des stations situées en amont, dans la zone oligohaline ou dulçaquicole (stations 4, 5 et 8), présentent un enrichissement en Baryum et un appauvrissement en Strontium en comparaison des stations présentes en aval (stations 1 et 2). La station 3 présente des valeurs intermédiaires des ratios élémentaires (Figure 31).

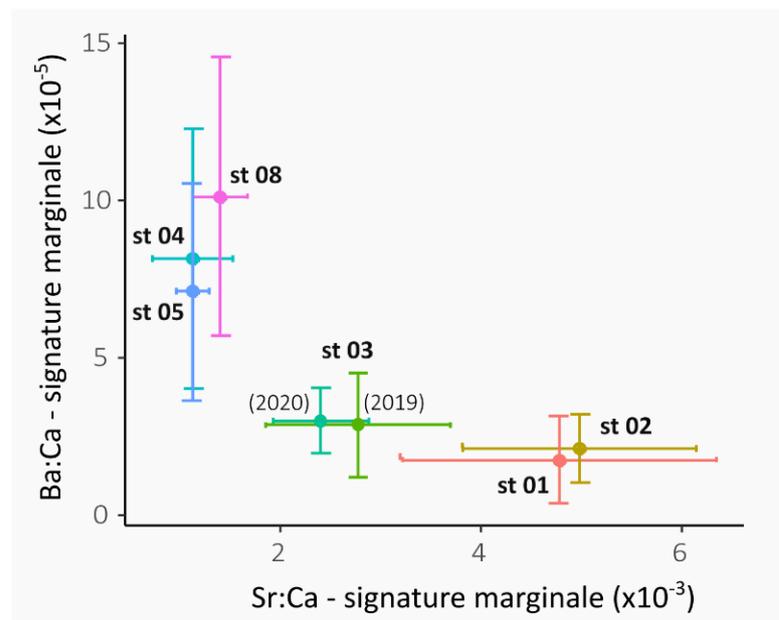


Figure 31 : Signatures élémentaires en Strontium et Baryum quantifiées sur la bordure des otolithes de flets (environ 2 jours) en fonction des stations de capture sur l'estuaire de la Sélune. Les moyennes sont présentées  $\pm$  écart type.

- *Lien avec la distance à la mer*

Les signatures élémentaires quantifiées en bordure des otolithes étaient significativement corrélées à la distance à la mer sur le gradient estuarien de la Sélune (Figure 32). Le ratio Ba:Ca augmentait significativement avec la distance à la mer (corrélation de Spearman,  $r = 0.62$ ,  $p < 0.001$ ), alors que le ratio Sr:Ca diminuait significativement ( $r = -0.77$ ,  $p < 0.001$ ). Ce patron général reflète l'influence des variations de salinité le long du gradient terre-mer qui conditionne les signatures élémentaires des otolithes. Ainsi, il apparaît que le Baryum et le Strontium sont des traceurs naturels pertinents pour retracer les déplacements des flets au sein du continuum estuarien de la Sélune. Néanmoins, le lien entre les ratios élémentaires et la distance à la mer ne présente pas une structure linéaire (Figure 32) et nécessite la mise en place d'une approche non-linéaire afin de caractériser la relation.

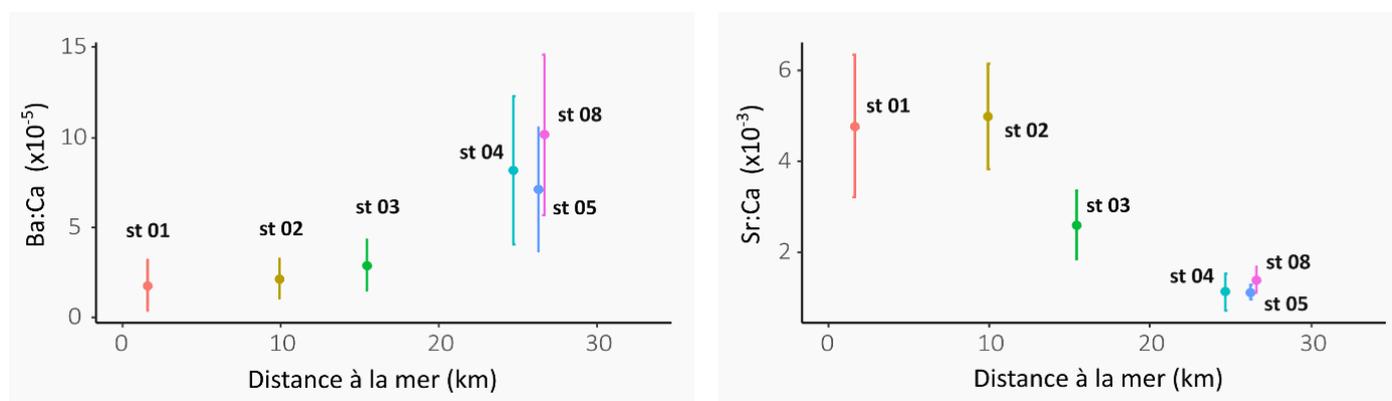


Figure 32 : Signatures élémentaires en Baryum (à droite) et Strontium (à gauche) quantifiées sur la bordure des otolithes de flets (environ 2 jours) en fonction de la distance à la mer sur l'estuaire de la Sélune. Les moyennes sont présentées  $\pm$  écart type.

#### 4.3.2. Modèle de repositionnement

Les signatures élémentaires quantifiées en bordure des otolithes ont été utilisées afin d'ajuster des modèles visant à prédire la position des flets en fonction des ratios élémentaires.

Quatre modèles additifs généralisés ont été ajustés en utilisant 1) uniquement le ratio Sr:Ca, 2) uniquement le ratio Ba:Ca, 3) l'effet additif des ratios Sr:Ca et Ba:Ca, ou 4) l'interaction entre les ratios Sr:Ca et Ba:Ca. Dans l'ensemble, les performances des modèles univariés étaient inférieures aux modèles utilisant simultanément les ratios Sr:Ca et Ba:Ca (Tableau 13). Sur la Sélune, le ratio Sr:Ca présente une capacité de discrimination plus importante que le Ba:Ca pour caractériser la position des flets dans l'estuaire. Néanmoins, l'utilisation de modèle bivarié permet d'augmenter significativement la proportion de déviance expliquée, ainsi que les capacités de prédiction du modèle (Tableau 13).

Tableau 13 : Performances de modèles additifs généralisés ajustés afin de prédire la position des flets (distance à la mer) en fonction des ratios élémentaires quantifiés sur les otolithes. Les erreurs moyennes de positionnement ont été calculées à partir des données utilisées pour l’ajustement des modèles, ainsi qu’à partir de données indépendantes sur la station 3 de la Sélune.

Modèle	df	AIC	R <sup>2</sup> adj	Erreur de positionnement (km)		
				Ajustement	Ajust - st03	Valid - st03
s(Ba)	5.74	1949.09	0.60	4.39	3.87	4.82
s(Sr)	7.24	1896.86	0.77	3.38	3.49	4.21
s(Sr) + s(Ba)	10.43	1879.56	0.82	2.95	2.98	3.14
s(Sr, Ba)	14.72	1875.83	0.83	2.63	2.74	2.75

Le modèle le plus performant considère l’interaction entre les ratios Sr:Ca et Ba:Ca et il est associé à des erreurs de positionnement comparables pour les sous-échantillons d’ajustement et de validation (Figure 33). L’erreur de positionnement est d’environ 2.7 km pour les poissons capturés sur la station 3, mais l’erreur est plus importante pour les individus capturés dans la zone de la petite baie (Figure 34). En effet, la discrimination des stations présentant des conditions de salinité élevée (St 1 et 2) est plus complexe en utilisant les ratios élémentaires du Sr et Ba.

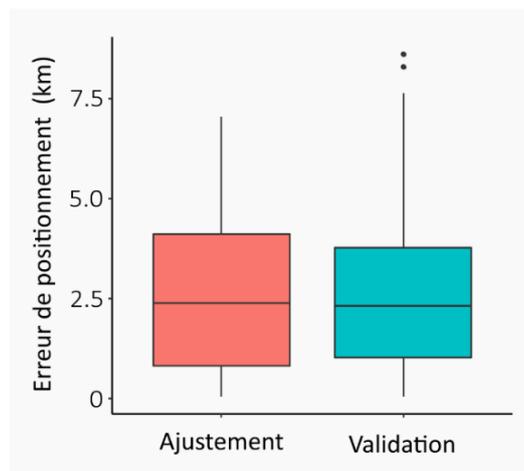


Figure 33 : Erreur de positionnement (km) des individus capturés sur la station 3 de la Sélune dans les sous-échantillons utilisés pour ajuster et valider le modèle de repositionnement.

La distance à la mer prédite augmente lorsque le ratio Sr:Ca diminue et que le ratio Ba:Ca augmente, selon des relations non linéaires (Figure 35). Ce modèle a été utilisé par la suite afin de calculer des indicateurs décrivant le positionnement et la mobilité des individus dans l’estuaire.

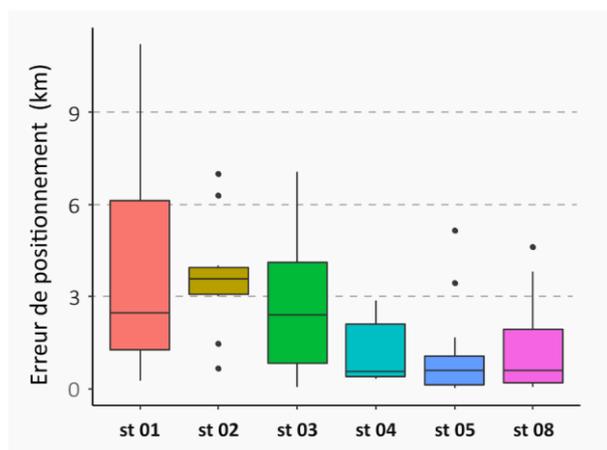


Figure 34 : Erreur de positionnement (km) des individus utilisés pour l'ajustement du modèle en fonction de la station de capture sur l'estuaire de la Sélune.

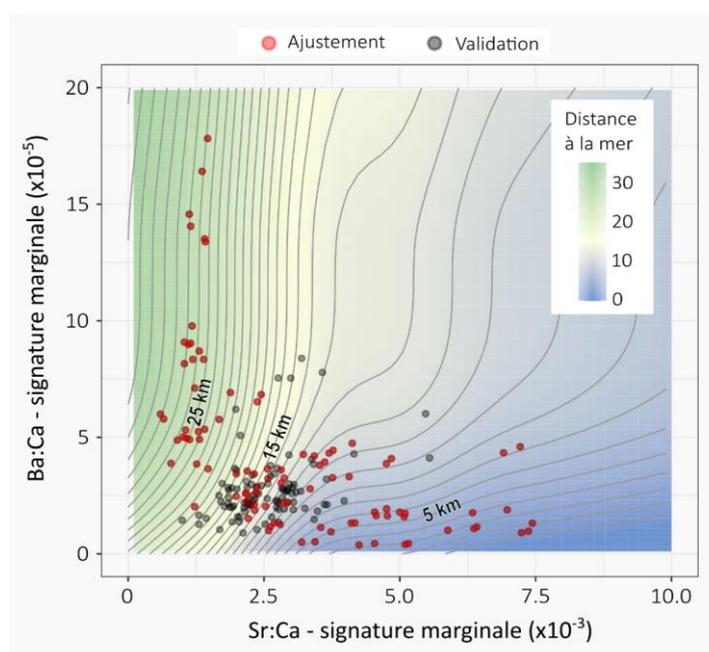


Figure 35 : Isolignes des distances à la mer prédites à partir des ratios élémentaires en Strontium et Baryum quantifiés sur la bordure des otolithes de flets (environ 2 jours). La couleur des points indique les données utilisées pour ajuster le modèle et celles utilisées pour la validation.

#### 4.3.3. Déplacements et utilisation de l'estuaire

Le modèle de repositionnement a été utilisé afin de prédire les positions des flets sur le continuum estuarien durant le mois précédent la capture (i.e. 150 $\mu$ m à partir du bord de l'otolithe) et de calculer quatre indicateurs de positionnement et de mobilité.

La distance moyenne à la mer, reflétant la position des flets au sein du gradient longitudinal, était comprise entre 12.3 et 23.6 km (15.3 km en moyenne). Elle ne présentait pas de différence significative entre les années (ANOVA,  $n = 62$ ,  $F = 1.21$ ,  $P = 0.275$ ) ce qui suggère que les flets étaient globalement répartis sur la même zone au cours des deux années de l'étude (

Figure 36). En revanche, la distance moyenne au site de capture était significativement plus élevée pour l'année 2019 (2.59 km en moyenne) que pour l'année 2020 (1.96 km en moyenne, ANOVA,  $n = 62$ ,  $F = 4.52$ ,  $P = 0.037$ ). Ce résultat indique que les flets capturés en 2019 avaient une propension plus importante à disperser autour du site de capture que les individus capturés en 2020 (

Figure 36). Ce résultat est confirmé par l'analyse de l'étendue estuarienne occupée par les individus, ainsi que la distance parcourue au cours du dernier mois (Figure 37). En effet, les flets capturés en 2019 ont occupé un linéaire de 9.4 km en moyenne (entre 5.8 et 15.5 km selon les individus), alors que ceux capturés en 2020 ont utilisé une étendue moyenne de 6.0 km (entre 4.1 et 9.3 km selon les individus, ANOVA,  $n = 62$ ,  $F = 47.03$ ,  $P < 0.001$ ). De même, la distance parcourue au cours du dernier mois était significativement plus élevée en 2019 (29.8 km en moyenne) que pour l'année 2020 (21.9 km en moyenne, ANOVA,  $n = 62$ ,  $F = 24.61$ ,  $P < 0.001$ ).

Figure 36 : Distances moyennes à la mer et au site de capture au cours du mois précédent la capture des flets sur la station 3 de la Sélune. Le repositionnement a été réalisé à partir des prédictions du modèle pour les deux années d'étude.

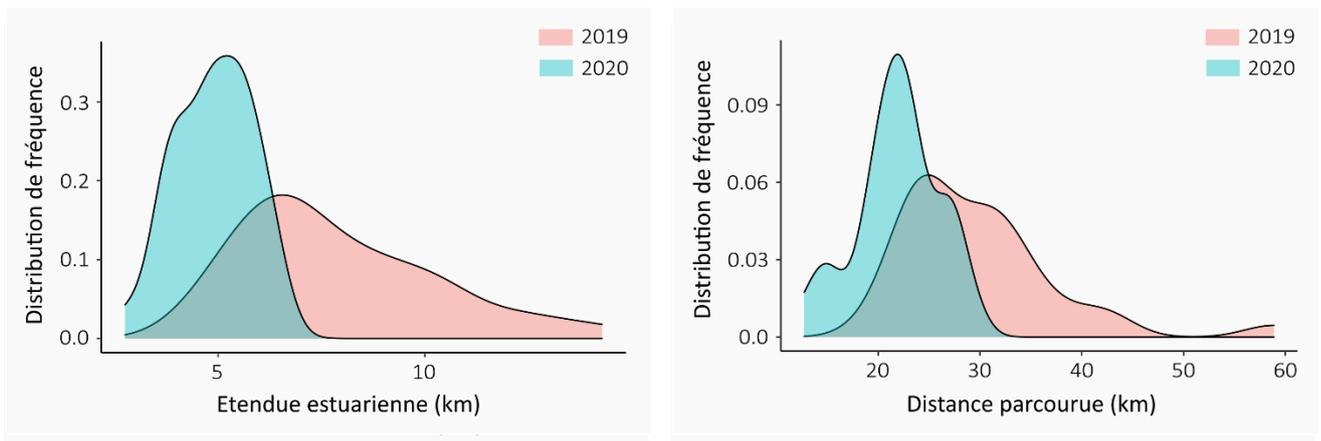


Figure 37 : Étendue longitudinale utilisée en estuaire et distance parcourue au cours du mois précédent la capture des flets de la station 3 de la Sélune. Le repositionnement a été réalisé à partir des prédictions du modèle pour les deux années d'étude.

En résumé, l'analyse de la microchimie des otolithes indique que les flets capturés en 2019 étaient globalement plus mobiles, avec une dispersion accrue autour du site de capture et une utilisation plus étendue du gradient estuarien. Ces observations peuvent être mises en lien avec les traits de vie mesurés sur les individus, notamment avec les signatures isotopiques et la condition corporelle des flets. En effet, les variations de niveau et de niche trophique entre les deux années peuvent suggérer des sources et des stratégies d'alimentation contrastées entre les deux années de l'étude. Il est possible que la disponibilité en proies soit différente entre les saisons, conduisant les individus de 2019 à être plus mobiles pour acquérir leur nourriture. La mobilité élevée et la dépense énergétique associée peuvent également contribuer à expliquer la condition plus faible (K Fulton et C/N) observée pour les individus de 2019, mais également les différences dans le cortège de parasites identifié.

Ces résultats démontrent une forte plasticité des flets dans l'utilisation de l'estuaire et des ressources trophiques (pour rappel, 12 des 13 flets sont parasités par des helminthes transmis par voie trophique, en particulier via la consommation de gammarés parasités par *Pomphorhynchus laevis* – cf. paragraphe dédié), néanmoins aucun élément ne permet, à l'heure actuelle, de déterminer l'effet potentiel de l'arasement des barrages de la Sélune sur le fonctionnement de la nourricerie de flet. Les données collectées permettent néanmoins de produire un état de référence (en cours d'arasement) décrivant finement les traits de vie des individus, ainsi que les patrons d'utilisation de l'estuaire. Ces traits et métriques de déplacement pourront être comparés à une situation post-arasement afin de caractériser l'influence de l'effacement des barrages sur la zone estuarienne.

#### **4.4. Position des flets au sein du réseau trophique et étude leur niche isotopique**

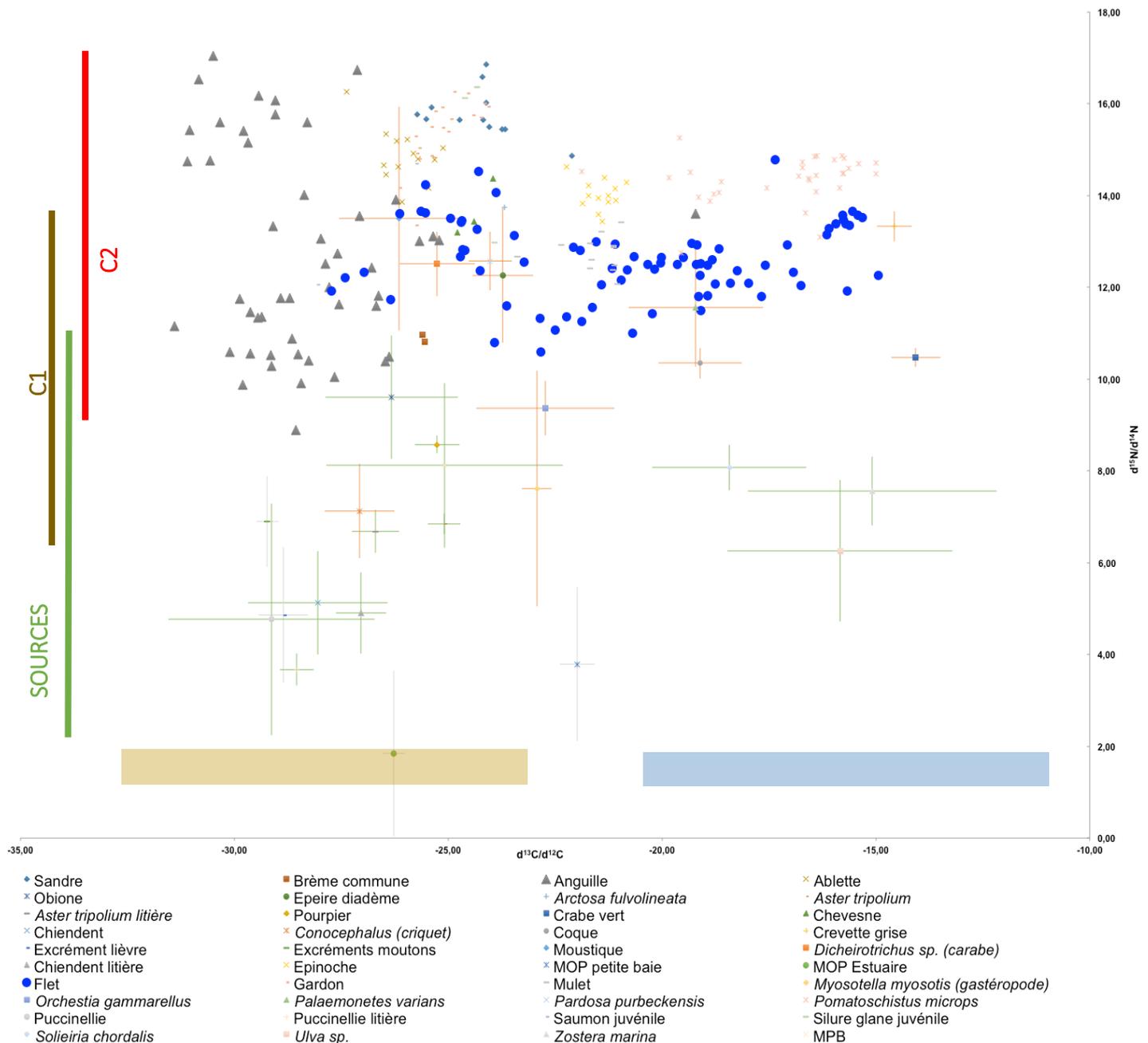
##### **4.4.1. Description du réseau trophique et position des flets**

Le flet a tout d'abord été replacé parmi une large gamme de composants des réseaux marins, estuariens et dulcicoles afin de rendre compte au mieux de l'origine du C et des proies potentielles de l'espèce (Figure 38). Ceci s'est avéré nécessaire compte tenu de sa grande variabilité des signatures en  $\delta^{13}\text{C}$  pour cette espèce (range -27,72 à -14,95 ‰) correspondant à des régimes alimentaires dulcicoles (les plus appauvris), marins (les plus enrichis) et mixtes (valeurs intermédiaires).

Le réseau trophique de l'estuaire est relativement conforme à ce qui est connu des relations prédateurs proies des espèces en présence (e.g. Green *et al.*, 2012) (Figure 38). Typique d'une zone de transition terre-mer, les influences des deux écosystèmes (terrestres et marins) s'y expriment. Le choix des sources (producteurs primaires, excréments de phytophages terrestres et MOP) est particulièrement contrasté et s'avère pertinent pour l'ensemble des consommateurs du réseau, hormis pour une partie des anguilles particulièrement appauvries en C et pour lesquelles il manque vraisemblablement des sources de C dulcicoles. Au niveau de l'influence terrestre/dulcicole (appauvri en C), un phytophage (criquet), un nectarivore (moustique) et plusieurs prédateurs terrestres (araignées, carabes) ont pu être analysés. Ils sont logiquement retrouvés dans les niveaux trophiques respectifs (consommateur primaire et consommateurs secondaires). Pour les poissons, on y retrouve la

grande majorité des anguilles, quelques flets, l'ablette, le gardon, le chevesne, le sandre (juvéniles), le silure (juvéniles), le saumon (tacons).

Figure 38 : Biplot des signatures isotopiques  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  des composants (faune et flore) du réseau trophique de l'estuaire de la Sélune (automne 2019). Les sources animales et végétales sont représentées en moyenne ( $\pm$  sd), avec des barres d'erreur en vert pour les végétaux, en gris pour la MOP et les excréments de lièvre et de mouton, en orange pour les invertébrés. La barre de couleur



ocre correspond au range de signatures du réseau terrestre et/ou dulcicole, celle de couleur bleu au réseau marin. C1 = consommateurs primaires, C2 = consommateurs supérieurs ( $\geq$  consommateurs secondaires).

Côté marin, les algues et la phanérogamme marine *Zostera marina* sont, comme attendu, les plus enrichies en C et semblent alimenter le réseau (le crabe vert, la crevette grise, une

partie des flets, le gobie tacheté). Une des anguilles semble également avoir une signature marine. Entre ces deux réseaux, se placent les organismes influencés à la fois par les sources marines et les sources terrestres/dulcicoles : un amphipode (*Orchestia gammarellus*), un gastéropode (*Myosotella myosotis*), l'épinoche et le mullet porc et une partie des flets. Notons qu'une partie des anguilles semble plus ou moins influencée par ce mélange de sources marines et terrestres. C'est également le cas de la MOP de la petite baie alors que celle de l'estuaire est plus dulcicole.

#### 4.4.2. Niche trophique des flets

L'étude des niches trophiques des flets a été restreinte à la station 3 en automne afin d'homogénéiser le jeu de données portant sur l'ensemble des traits de vie. Un pool d'individus a également été analysé en automne 2020 à titre de comparaison. Comme pressenti à l'échelle du réseau global (Figure 38), l'analyse met en évidence une variabilité significative de la taille de niche en termes d'étendue des influences du C, mais faible en N (Figure 39 et Figure 40).

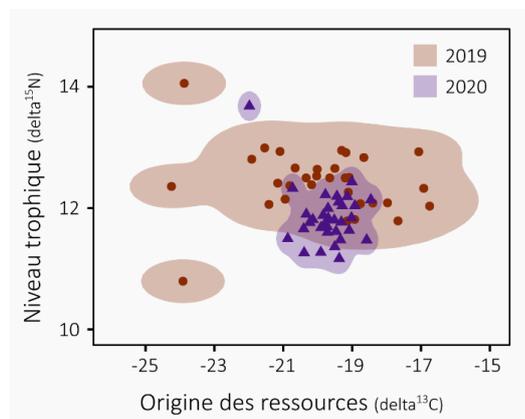


Figure 39 : Biplot des signatures isotopiques en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  des flets (station 3 en automne) et étendue des niches trophiques des fractions de population respectives (Kernel à 95%)

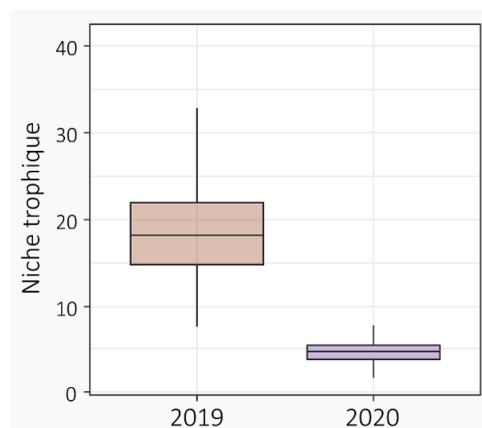


Figure 40 : Comparaison des valeurs moyennes de niche trophique des flets (station 3 en automne)

Particulièrement variable (-17 à -24 ‰) en 2019 avec des influences dulcicoles et marines contrastées selon les individus, la niche trophique en C des flets se concentre entre -18 et -21 ‰ (influences à peu près équivalentes des sources marines et dulcicoles) en 2020. Hormis quelques individus, le niveau trophique ( $\delta^{15}\text{N}$ ) est resté quant à lui relativement restreint entre les deux années d'échantillonnage. Même si les signatures isotopiques des sources n'ont pas été comparées entre les deux années (et peuvent avoir varié), ce résultat plaide en faveur d'une diversification alimentaire des individus, probablement à mettre en lien avec leur plus grande mobilité révélée par l'étude de la microchimie de leurs otolithes, ainsi que les différences de traits d'histoire de vie (condition, croissance).

#### **4.5. Analyse du microbiote**

Un total de 2 172 229 séquences provenant de 6171 ASV (Amplicon sequence variant) a été retrouvé dans les échantillons de flets, et 678 731 séquences et 8123 ASV dans les échantillons d'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8).

##### **4.5.1. Microbiote résidant de la paroi intestinale des flets**

La diversité alpha et beta du microbiote de la paroi intestinale est plus faible que celle de l'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8). La diversité beta du microbiote de la paroi intestinale des flets est significativement différente selon les stations de prélèvement des flets (St 3, 5 et 8). Elle augmente aussi significativement avec l'indice de Fulton et le  $\delta^{13}\text{C}$ .

Sur les 24 phyla présents dans au moins 10% des échantillons de paroi intestinale des flets et d'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8), 6 sont plus abondants dans la paroi intestinale des flets que dans l'eau (Firmicutes, Fusobacteria, OP11, Proteobacteria, SR1, Synergistetes), alors que 2 sont plus abondants dans l'eau (Gemmatimonadetes et Verrucomicrobia) (Figure 41). On observe moins de bactéries des phyla Cyanobacteria et OD1 dans la paroi intestinale des flets pêchés à la station 8 par rapport à ceux pêchés à la station 3. A l'inverse, on observe plus de bactéries des phyla Firmicutes, Fusobacteria et Gemmatimonadetes à la station 8, et Firmicutes et SR1 à la station 5 qu'à la station 3. L'abondance des bactéries des phyla Actinobacteria, Cyanobacteria, et SR1 diminue à mesure que l'indice de Fulton des individus augmente ; de même pour les Cyanobacteria et le poids des individus. Cependant, l'abondance des bactéries des phyla Thermi, Armatimonadetes, Chlorobi, Firmicutes, Fusobacteria, OP8 et Spirochaetes augmente lorsque le poids des individus augmente. Les Firmicutes diminuent, alors que OD1 augmente avec le  $\delta^{13}\text{C}$  (Figure 41).

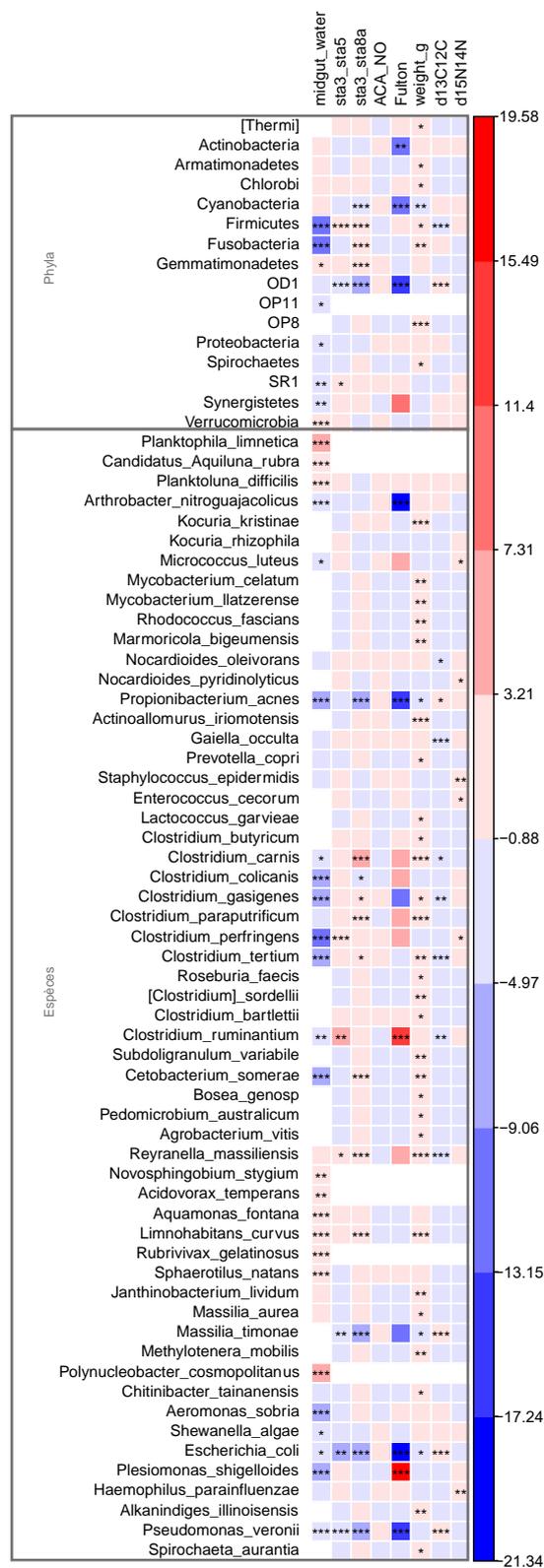


Figure 41 : Carte de chaleur des variations d'abondance (log-fold change, LFC) des différents phyla et espèces, significativement différentes entre la paroi intestinale des flets et l'eau des stations (St 1, 2, 3, 5 et 8), entre la paroi intestinale de flets, pêchés à la station 3 et ceux pêchés à la station 5, pêchés à la station 3 et ceux pêchés à la station 8, parasités au niveau intestinal (ACA) et non parasités, et selon l'indice de Fulton, le poids (g), le  $\delta^{12}\text{C}$  (d13C12C) et le  $\delta^{14}\text{N}$  (d15N14N) des flets. Les étoiles représentent des différences d'abondance significatives (\*\*\* :  $q < 0,001$ , \*\* :  $q < 0,01$ , \* :  $q < 0,05$ ) observées avec le test ANCOM-BC (Analysis of Compositions of Microbiomes with Bias Correction).

Sur les 70 espèces de bactéries présentes dans au moins 10 % des échantillons de microbiote de paroi intestinale et d'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8), 15 sont plus abondantes dans la paroi intestinale des flets que dans l'eau (*Arthrobacter nitroguajacolicus*, *Micrococcus luteus*, *Propionibacterium acnes*, *Clostridium carnis*, *Clostridium colicanis*, *Clostridium gasigenes*, *Clostridium perfringens*, *Clostridium tertium*, *Clostridium ruminantium*, *Cetobacterium somerae*, *Aeromonas sobria*, *Shewanella algae*, *Escherichia coli*, *Plesiomonas shigelloides*, *Pseudomonas veronii*), alors que 10 sont plus abondantes dans l'eau (*Planktophilia limnetica*, *Aquiluna rubra*, *Planktoluna difficilis*, *Novosphingobium stygium*, *Acidovorax temperans*, *Aquamonas fontana*, *Limnohabitans curvus*, *Rubrivivax gelatinosus*, *Sphaerotilus natans*, *Polynucleobacter cosmopolitanus*) (Figure 41). La paroi intestinale des flets prélevés à la station 5 contient plus de *C. perfringens*, *C. ruminantium*, *R. massiliensis*, mais moins de *Massilia timonae*, *E. coli* et *P. veronii*, que la paroi intestinale des flets prélevés à la station 3.

La paroi intestinale des flets prélevés à la station 8 contient plus de *Clostridium paraputrificum*, *C. carnis*, *C. gasigenes*, *C. tertium*, *C. somerae*, *R. massiliensis*, *Limnohabitans curvus*, mais moins de *Massilia timonae*, *P. acnes*, *C. colicanis*, *E. coli* et *P. veronii*, que la paroi intestinale des flets prélevés à la station 3. Plus l'indice de Fulton augmente, traduisant une bonne condition physiologique des individus, plus le nombre de *A. nitroguajacolicus*, *P. acnes*, *E. coli* et *P. veronii* diminue, alors que *C. ruminantium* et *P. shigelloides* augmente. Beaucoup de bactéries comme par exemple le genre *Clostridium* augmentent avec le poids des flets. Cependant, les bactéries des espèces *P. acnes*, *M. timonae* et *E. coli* diminuent avec le poids des flets. Enfin, l'abondance de *Nocardioides oleivorans*, *Gaiella occulta*, *C. carnis*, *C. gasigenes*, *C. tertium*, *C. ruminantium*, et *Reyranelia massiliensis* diminue avec le  $\delta^{13}\text{C}$ , à l'inverse de *P. acnes*, *M. timonae*, *E. coli* et *P. veronii*. L'abondance de *M. luteus*, *Nocardioides pyridinolyticus*, *Staphylococcus epidermidis*, *Enterococcus cecorum*, *C. perfringens* et *Haemophilus parainfluenzae* augmente avec le niveau trophique des flets ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (Figure 41).

#### 4.5.2. Microbiote transitoire, retrouvé dans les fèces des flets

La diversité alpha et beta du microbiote transitoire des flets est plus faible que celle de l'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8). La diversité beta du microbiote des fèces de flets est significativement différente selon les stations de prélèvement des flets (St 3, 5 et 8). Elle augmente aussi significativement avec le  $\delta^{13}\text{C}$ .

Sur les 19 phyla présents dans au moins 10% des échantillons de microbiote de fèces des flets et d'eau, 4 sont plus abondants dans les fèces de flets que dans l'eau (Firmicutes, Fusobacteria, Proteobacteria, Tenericutes), alors que 2 sont plus abondants dans l'eau (Bacteroidetes et Verrucomicrobia). (Figure 42). On observe moins de bactéries des phyla Chlorobi, Gemmatimonadetes, OD1, Proteobacteria, et TM6 dans les fèces des flets pêchés à la station 5 par rapport à ceux pêchés à la station 3. A l'inverse, on observe plus de bactéries

des phyla Actinobacteria, Chloroflexi, Cyanobacteria, Fusobacteria à la station 5, dans les fèces des flets pêchés à la station 5 qu'à la station 3. L'abondance des bactéries du phylum Fusobacteria augmente avec le poids des flets. Les bactéries des phyla Actinobacteria, Chloroflexi, Fusobacteria et Planctomycetes diminuent en abondance avec le  $\delta^{13}\text{C}$ , alors que Cyanobacteria augmente avec  $\delta^{15}\text{N}$  (Figure 42).

Sur les 50 espèces de bactéries présentes dans au moins 10 % des échantillons de microbiote des fèces de flets et d'eau (St 1, 2, 3, 5, 6, 8), 8 sont plus abondantes dans les fèces de flets que dans l'eau (*Clostridium colicanis*, *Clostridium gasigenes*, *Clostridium perfringens*, *Clostridium tertium*, *Clostridium ruminantium*, *Cetobacterium somerae*, *Aeromonas sobria*, *Plesiomonas shigelloides*), alors que 14 sont plus abondantes dans l'eau (*Planktophilia limnetica*, *Aquiluna rubra*, *Planktoluna difficilis*, *Aquirestis calciphila*, *Azospirillum massiliensis*, *Novosphingobium stygium*, *Acidovorax temperans*, *Aquamonas fontana*, *Limnohabitans curvus*, *Rubrivivax gelatinosus*, *Sphaerotillus natans*, *Polynucleobacter cosmopolitanus*, *Metylotenera versatilis*, *Pseudomonas viridiflava*) (Figure 42). Les fèces de flets prélevés à la station 5 contiennent plus de *G. occulta*, *C. colicanis*, *C. perfringens*, *C. bifermentans*, *C. ruminantium*, *C. somerae*, *Hyphomicrobium zavarzinii*, *Reyranella massiliensis*, *Sphingomonas wittichii*, mais moins de *Chitinobacter tainanensis*, *Shewanella algae* et *P. viridiflava* que les fèces de flets prélevés à la station 3. Les fèces de flets prélevés à la station 8 contiennent plus de *G. occulta*, *C. carnis*, *C. colicanis*, *C. perfringens*, *C. ruminantium*, *C. somerae*, mais moins de *Chitinobacter tainanensis*, *Shewanella algae* et *P. viridiflava* que les fèces de flets prélevés à la station 3. Plus l'indice de Fulton augmente, traduisant une bonne condition physiologique des individus, plus le nombre de *P. acnes* et *E. coli* diminue. L'abondance de *C. carnis* et *C. somerae* dans les fèces augmente avec le poids des flets. Enfin, l'abondance de *G. occulta*, *C. colicanis*, *C. ruminantium*, *C. somerae* et *R. massiliensis* diminue avec le  $\delta^{13}\text{C}$ , à l'inverse de *C. tainanensis* et *S. algae*. L'abondance de *P. shigelloides* augmente avec le niveau trophique des flets ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (Figure 42).

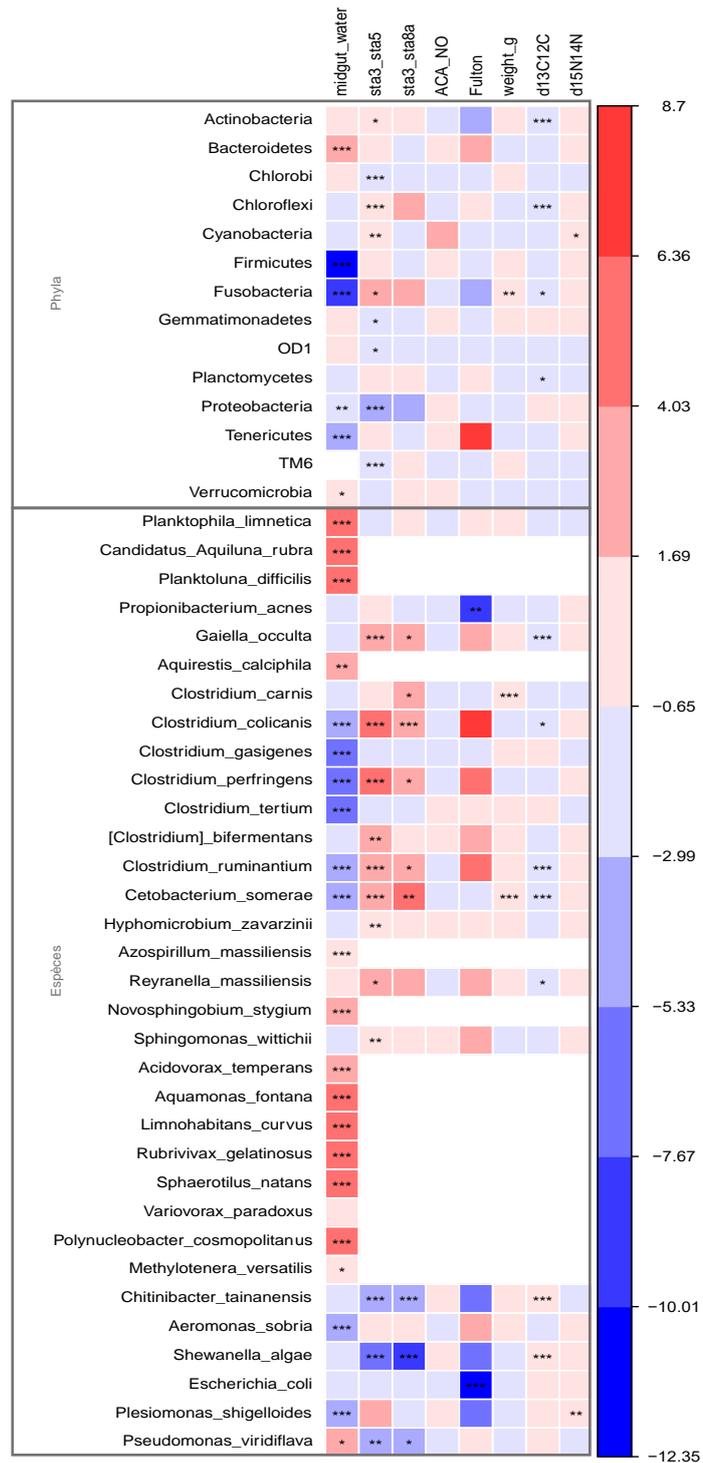


Figure 42 : Carte de chaleur des variations d'abondance (log-fold change, LFC) des différents phyla et espèces, significativement différentes entre les fèces des filets et l'eau des stations (St 1, 2, 3, 5 et 8), entre les fèces de filets, pêchés à la station 3 et ceux pêchés à la station 5, pêchés à la station 3 et ceux pêchés à la station 8, parasités au niveau intestinal (ACA) et non parasités, et selon l'indice de Fulton, le poids (g), le  $\delta^{12}\text{C}$  (d13C12C) et le  $\delta^{14}\text{N}$  (d15N14N) des filets. Les étoiles représentent des différences d'abondance significatives (\*\*\*) :  $q < 0,001$ , \*\* :  $q < 0,01$ , \* :  $q < 0,05$ ) observées avec le test ANCOM-BC (Analysis of Compositions of Microbiomes with Bias Correction).

## 5. Conclusions opérationnelles

Cette étude a permis de dresser un référentiel des traits de vie pour deux espèces thalassotoques, l'anguille et le flet, en phase de (pré-)arasement, pouvant être mobilisé par la suite pour quantifier les modifications induites par le processus de restauration. Pour l'anguille, les résultats du projet ont démontré l'influence des barrages sur la répartition spatiale des individus au sein du bassin versant, mais également sur leurs traits d'histoire de vie. Bien que les prélèvements aient été réalisés durant la phase d'arasement, la colonisation de l'amont des barrages n'avait pas débuté, si bien que les traits mesurés reflètent un état qui pourrait être considéré de référence et correspondant au fonctionnement du bassin versant alors qu'il est obstrué par un obstacle quasi infranchissable pour les anguilles. Concernant le flet, présent dans la zone de nurserie estuarienne, l'étude n'a pas clairement mis en évidence d'influence de l'arasement des barrages, possiblement en raison la courte période de suivi (i.e. 2 années). Néanmoins, les résultats ont démontré une forte variabilité interannuelle de la condition générale des juvéniles (condition morphologique, teneur en lipide, niche trophique, état parasitaire) en lien avec le niveau de mobilité des individus. Il est possible que ces différences soient liées à des fluctuations du niveau de compétition pour l'accès aux ressources trophiques, notamment en réponse à des changements dans les apports terrigènes (i.e. flux de matière organique produit par le bassin).

### 5.1. Analyse des traits de vie des anguilles

Au cours des deux années de suivi, les valeurs des traits de vie des 75 anguilles se sont avérées globalement stables et peuvent servir de référence pour décrire les caractéristiques de la population d'anguilles argentées avant l'effacement des barrages. Dans l'ensemble, les résultats obtenus ont démontré des différences interannuelles dans le cortège parasitaire, mais également en fonction du sexe des individus et de leur provenance dans le bassin versant. De plus, les résultats suggèrent que la prévalence et l'abondance de certains métazoaires parasites, notamment *A. crassus*, ont un effet négatif sur plusieurs traits de vie liés à la fitness des individus, i.e. la teneur en lipide, la taille, le poids, la condition morphologique. Ainsi, il apparaît pertinent de poursuivre la chronique de données acquises depuis 2019 afin de vérifier si le niveau d'infestation par les métazoaires parasites évolue à la suite de l'arasement des deux barrages. En effet, il est possible que la redistribution des individus au sein du bassin versant et la modification des flux trophiques conduisent à des changements dans le cortège de parasites, avec des répercussions sur les traits d'histoire de vie et la qualité des géniteurs.

Les signatures multi-élémentaires des otolithes (Sr:Ca et Ba:Ca) ont permis de démontrer que la production du bassin versant était essentiellement soutenue par les secteurs en aval des barrages, ces derniers constituant clairement un obstacle à la colonisation de l'amont du bassin versant. Les anguilles de l'aval présentaient notamment un taux de parasitisme relativement élevé, essentiellement par *A. crassus*, et des durées de vie continentales assez longues. L'état général des anguilles (en lien avec la présence de parasites non-indigènes...) et leurs traits de

vie (croissance, taille, condition morphologique...) apparaissent meilleurs sur les secteurs amont des tributaires connectés que sur le cours principal de la Sélune, en aval des barrages. En conséquence, la reconnexion de l'amont de la Sélune devrait permettre la colonisation de nouveaux habitats favorables à la production de géniteurs de bonne qualité. Cette modification de la répartition spatiale des individus devrait affecter, et donc modifier la contribution des secteurs, mais également les traits d'histoire de vie et la qualité des géniteurs en raison de l'accès facilité aux secteurs amont entraînant une baisse de la compétition intraspécifique. On s'attend de ce fait à une augmentation du taux croissance des individus, une modification du sexe ratio, et peut être à une diminution des âges à la dévalaison.

Les inventaires réalisés par l'INRAE en septembre 2022 ont mis en évidence que quelques jeunes anguilles avaient déjà colonisé certains habitats amont (Druet, com. pers.). Nos résultats suggèrent que la colonisation du bassin pourra se faire sur la base des individus âgés de moins de 3 ans en rivière. Ainsi, des anguilles argentées mâles devraient être produites par les secteurs amont 5 à 6 années après l'arasement des barrages. Néanmoins, il est possible que le remaniement des habitats en aval et en amont immédiat des barrages lors de leur effacement conduise à une modification plus rapide de la répartition spatiale des populations résidentes. Les métriques développées dans ce projet permettront de suivre l'évolution de la contribution des différents secteurs au cours du processus de restauration (microchimie des otolithes), ainsi que l'évolution de la qualité des géniteurs produits par le bassin versant (croissance, taille, teneurs en lipides, état parasitaire, microbiome...). En effet, au-delà de l'évaluation quantitative du nombre d'anguilles argentées produites par le bassin, la prise en compte de la qualité des géniteurs est un élément indispensable pour mesurer l'effet de la restauration de la continuité écologique sur la population de la Sélune et pour fournir des retours d'expériences pour accompagner les futures actions de restauration.

Plus largement, cette étude constitue un point de départ méthodologique pour quantifier l'intérêt de l'arasement de barrages comme action du plan de gestion européen de l'anguille, pour restaurer l'accessibilité et la qualité des écosystèmes fluviaux et leur capacité à produire une importante biomasse d'anguilles reproductrices.

## **5.2. Analyse des traits de vie des flets**

Pour les flets, les résultats démontrent une variabilité interannuelle du cortège de parasites et de certains traits de vie dans la nourricerie estuarienne de la Sélune. Il est probable que la compétition interspécifique, la productivité estuarienne, ainsi que les flux de nutriments du bassin amont, affectent la mobilité, la condition morphologique, le taux de lipides dans les muscles, ainsi que la niche trophique des individus. Les deux années de suivi ont permis de dresser un bilan des traits d'histoire de vie des flets et de leur place au sein du réseau trophique

estuarien durant la phase d'arasement des barrages, alors que les flux sédimentaires étaient perturbés.

L'analyse des otolithes a mis en évidence que les périodes d'installation dans la Sélune étaient essentiellement concentrées entre les mois de juin et août, avec un taux de croissance moyen de 0.1 mm/jour. Ces paramètres, ainsi que la taille et le poids, ne variaient pas entre les années. En revanche, nos résultats ont montré une importante variabilité interannuelle de la condition générale des juvéniles (condition morphologique, teneur en lipide, niche trophique, état parasitaire) en lien avec le niveau de mobilité des individus. Il est possible que ces différences soient liées à des fluctuations du niveau de compétition pour l'accès aux ressources trophiques, notamment en réponse à des changements dans les apports terrigènes. Cependant, l'influence de l'arasement des barrages sur les juvéniles de flets n'a pas clairement été établie. Les deux années de suivi sont apparues insuffisantes pour vérifier cette hypothèse en raison de l'importante variabilité interannuelle des paramètres mesurés. La poursuite de la série chronologique initiée depuis 2019 devrait permettre d'affiner la compréhension du lien entre la restauration des flux sédimentaires et le fonctionnement de la nurricerie en aval de la Sélune.

En effet, durant ce projet, nous avons développé plusieurs mesures quantitatives permettant de refléter la façon dont les flets juvéniles occupent les différents habitats et se déplacent le long du paysage estuarien, en utilisant deux traceurs biologiques complémentaires : les signatures microchimiques des otolithes (rapports Sr:Ca et Ba:Ca) et les rapports d'isotopes stables ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) dans le muscle. Alors que les isotopes stables reflètent les potentiels mouvements de recherche de nourriture des organismes, les propriétés chronologiques des otolithes permettent de reconstruire des schémas séquentiels d'utilisation de l'habitat. Le croisement des deux approches permet ainsi de décrire les stratégies individuelles d'utilisation de l'estuaire.

La mise en évidence de l'impact des flux de nutriments de l'amont sur le fonctionnement de la nurricerie de la Sélune nécessite d'intégrer une période temporelle plus large. En effet, il est attendu que la restauration des fluctuations naturelles dans les apports terrigènes (suivi par ailleurs dans le cadre de l'Observatoire Sélune) influence les variations interannuelles des traits de vie du flet, ainsi que sa position au sein du réseau trophique.

Plus largement, il est possible que la fonction de nurricerie de l'estuaire ait été influencée durant la période de travaux, notamment par les apports de sédiments. Après la période de travaux, l'hydrologie du cours d'eau redeviendra naturelle et ne sera plus sous le contrôle de la gestion des barrages hydroélectriques. Ce retour à la normale pourra peut-être avoir une incidence sur la variabilité interannuelle du fonctionnement de la nurricerie estuarienne, et pourra être mesurée par l'analyse de la variation des traits de vie des flets.

### 5.3. Analyse du microbiote

Le microbiote de la paroi et des fèces des anguilles et des flets de la Sélune apparait très diversifié et varie selon les facteurs de condition, poids et statut parasitaire des individus. L'analyse des variations d'abondance des taxons a permis d'identifier des phyla, genres et espèces de bactéries positivement ou négativement associés à ces facteurs. Les parasites présents dans le tube digestif des flets ne semblent pas entraîner de variation d'abondance des taxa bactériens. A l'inverse, les parasites du tube digestif des anguilles sont associés à une augmentation du nombre de Cyanobacteria, *Microbacterium maritypicum*, *Micrococcus luteus*, *Bacillus thermoamylovorans*, *Paracoccus aminovorans*, *Paracoccus marcusii*, *Acitenobacter lwoffii*, *Pseudomonas veronii* et une diminution du nombre de *Bacillus cereus* et *Aeromonas sobria*. Ces résultats suggèrent également que la composition du microbiote intestinal des flets et des anguilles peut refléter la condition physiologique des individus dans la Sélune. En effet, une bonne condition physiologique des anguilles (indice de Fulton élevé), se traduit par une diminution du nombre d'*Enterobacter asburiae*, *Enterococcus casseliflavus*, *Clostridium maritimum* et *Clostridium ruminantium*. Chez les flets, une bonne condition physiologique se traduit par une diminution du nombre de bactéries appartenant aux phyla des Actinobacteria, Cyanobacteria, OD1, et aux espèces : *Arthrobacter nitroguajacolicus*, *Propionibacterium acnes*, *Escherichia coli*, et *Pseudomonas veronii*. Ces bactéries qui diminuent en lien avec une meilleure condition physiologique des individus pourraient par conséquent être néfastes aux anguilles et flets. A l'inverse, une bonne condition physiologique des flets est associée à une augmentation du nombre de *C. ruminantium* et *Plesiomonas shigelloides*, ces bactéries pouvant potentiellement être bénéfiques aux flets.

Certaines de ces bactéries, qui semblent néfaste à la physiologie des anguilles et des flets, proviennent de l'environnement, leur abondance variant seulement dans les fèces ou à la fois dans les fèces et dans la paroi intestinale des anguilles et des flets. C'est le cas d'*E. asburiae* (fèces), de *C. ruminantium*, (fèces et paroi intestinale) chez les anguilles et de *P. acnes* et *E. coli* (fèces et paroi intestinale) chez les flets. Il est à noter que certaines de ces bactéries, comme *E. coli* et *P. acnes*, sont très probablement d'origine humaine ou animale, en lien avec la contamination de l'eau par les fèces. De plus, ces deux espèces de bactéries sont plus abondantes dans le tube digestif des flets que dans l'eau, ce qui signifie qu'elles se multiplient dans ces poissons. Par ailleurs, *E. coli*, *P. acnes*, ainsi que *P. veronii*, *Massilia timonae* et *Clostridium colicanis*, cette dernière provenant de fèces de chiens, sont trouvées en plus grand nombre dans les flets pêchés à la station 3, par rapport aux flets pêchés à la station 5 et 8. Cela pourrait s'expliquer par le fait que la station 3 correspond à l'endroit où les boues issues du traitement des eaux usées des stations d'épuration de Céaux sont épandues (Autorisation d'épandage délivrée, à la Communauté d'Agglomération Mont-Saint-Michel-Normandie, le 9 novembre 2018 par la préfecture de la Manche et la DDTM de la Manche).

Les activités humaines, aux abords de la Sélune, semblent donc avoir un impact sur le microbiote de l'eau et des poissons vivant dans ce milieu. L'arasement des deux barrages de la Sélune sera susceptible d'avoir également un impact sur le microbiote de l'eau et des poissons résidant dans la Sélune, notamment en permettant aux anguilles de coloniser les milieux aquatiques en amont des barrages. Cependant, les arasements sont récents et ne permettent pas à l'heure actuelle d'observer des changements sur le microbiote des individus.

La description du microbiote de l'eau et des poissons (anguilles et flets) réalisée dans ce projet constitue donc un état de référence, susceptible d'évoluer au cours du temps, en lien avec la restauration des flux hydro-sédimentaires et la recolonisation des milieux en amont des barrages.

## **6. Perspectives de suivi**

Ces deux années de suivi ont permis de développer un cadre méthodologique multi-approches pour décrire finement les caractéristiques des populations de flets et d'anguilles argentées, en réponse à des impacts anthropiques, incluant la présence d'obstacles majeurs sur le cours de la Sélune.

Au-delà des connaissances nouvelles dévoilées dans ce projet sur l'écologie des deux espèces, les données acquises constituent un point de référence pour initier une série temporelle visant à refléter l'évolution des traits de vie des espèces thalassotoques dans un contexte de restauration. En effet, nos résultats ont souligné l'importance des flux trophiques et de l'utilisation de l'espace dans l'expression de nombreux traits d'histoire de vie, la communauté de parasites, ou encore la composition du microbiote pour l'anguille et le flet. L'arasement des barrages n'est que le point de départ d'une trajectoire écologique pointant vers un nouvel équilibre de l'écosystème, marqué par la restauration des flux hydro-sédimentaires et des échanges accrus entre l'amont et l'aval du bassin versant. On s'attend donc à une modification progressive des traits d'histoire de vie des anguilles argentées en réponse au relâchement de la compétition et à l'accessibilité à de nouveaux habitats, mais également à des changements dans l'utilisation de l'espace et des ressources trophiques de l'estuaire par les flets, en lien avec les fluctuations naturelles des apports terrigènes. Nous proposons donc de poursuivre les séries temporelles initiées dans un contexte de milieu perturbé afin de décrire la trajectoire des traits des deux espèces au cours du processus de restauration. Alors que les suivis post-restauration se concentrent généralement sur l'évolution des abondances, la compréhension des trajectoires des traits écologiques, en lien avec la communauté de parasites et du microbiote, pourrait mettre en lumière des connaissances originales en matière d'écologie de la restauration et de la conservation.

Dans cette perspective, des prélèvements complémentaires au projet ont été réalisés afin de collecter des flets et des anguilles argentées, et ainsi, de préserver la continuité et l'intégrité

des séries chronologiques. En 2021, 2022 et 2023, la collecte des flets a été poursuivie sur la zone de nourricerie de l'estuaire de la Sélune. Les tissus biologiques ont été conservés afin de pouvoir réaliser les analyses dans un éventuel futur projet. L'intégration d'un volet « Migration des anguilles » dans le cadre de l'Observatoire Sélune a permis la collecte de 35 anguilles argentées en 2022 et d'assurer des prélèvements en 2023 et 2024. Les individus ont également été conservés en vue de fournir le matériel biologique nécessaire à la réalisation d'études approfondies sur les traits de vie et l'état des anguilles (microchimie et microstructure des otolithes, isotopes stables, charge parasitaire, taux de graisse...).

Dans cette étude, nous n'avons pas intégré d'analyse de la contamination des poissons (anguilles et flets) par les polluants organiques et inorganiques (métaux, éléments traces) sur les traits biologiques des poissons et de leur potentiel reproducteur. Le bassin versant de la Sélune est caractérisé par un contexte agricole intensif, quelques industries et les milieux urbains sont également présents et produisent de nombreux composés. Des études récentes de l'équipe montrent l'importance des contaminations sublétales sur les traits de vie et la fitness des poissons (Bourillon et al. 2020, 2022), et autres organismes aquatiques ou terrestres. Il sera important d'ajouter d'intégrer cette approche dans la suite du suivi.

Compte tenu de la longue durée du cycle biologique des anguilles de la Sélune, révélée dans cette étude, il sera nécessaire de poursuivre le suivi sur des temps longs (> 15 ans) pour pouvoir appréhender l'effet de la restauration de la continuité écologique sur les caractéristiques structurelles, dynamiques et fonctionnelles de la population. L'analyse de la valeur fonctionnelle de la nourricerie estuarienne doit également être appréhendée en routine pour être en mesure de démêler la variabilité interannuelle des conditions hydro-sédimentaires des tendances nouvelles qui se mettront en place suite aux arasements des barrages.

## 7. Productions associées au projet

- *Publications scientifiques*

1. Teichert, N., Lizé, A., Tabouret, H., Gérard, C., Bareille, G., Acou, A., Carpentier, A., Trancart, T., Virag, L., Robin, E., Druet, M., Prod'Homme, J., Feunteun, E. (2022). A multi-approach study to reveal eel life-history traits in an obstructed catchment before dam removal. *Hydrobiologia*, 849(8), 1885-1903. DOI: 10.1007/s10750-022-04833-9. (hal-03615098)
2. Teichert, N., Lizé, A., Tabouret, H., Roussel, J.-M., Bareille, G., Trancart, T., Acou, A., Virag, L., Pécheyran, C., Carpentier, A., Feunteun, E. (2022). European flounder foraging movements in an estuarine nursery seascape inferred from otolith microchemistry and stable isotopes. *Marine Environmental Research*, 182(105797). DOI : 10.1016/j.marenvres.2022.105797 (hal-03843206)

- *Communication orale en congrès scientifique*

1. Teichert, N., Lizé A., Tabouret H., Gérard C., Bareille G., Acou A., Carpentier A., Trancart T. et Feunteun E. (2022). Traits d'histoire de vie de l'anguille révélés par la microchimie des

otolithes dans une rivière obstruée : à quoi s'attendre après la suppression du barrage ?  
8e Rencontres de l'Ichtyologie en France, Paris, France, 14-18 mars 2022

- *Rapports liés à la convention*

1. Druet, M., Robin E., Boinet, C., Acou, A., Teichert N., Feunteun, E. 2020. Protocole d'une pêcherie type "tézelle" opérée depuis un ponton flottant pour la capture de l'anguille argentée. Note de la station marine MNHN de Dinard. 16 p
2. MNHN (2020). État de référence et échantillonnage des populations de poissons diadromes de la Sélune : Mise au point méthodologique et évaluation de la population d'anguilles argentées dévalantes pêchées à la tezelle (bilan intermédiaire, décembre 2020). Rapport technique. 7p.
3. Robin, E., Druet, M., Boinet, C., Acou, A., Teichert, N., Feunteun, E. 2020. Document de prévention destiné au personnel intervenant, de jour comme de nuit, sur une pêcherie type "tézelle" opérée depuis un ponton flottant pour la capture de l'anguille argentée. Document de procédure de la station marine MNHN de Dinard. 10 p.
4. Teichert, N., Lizé, A., Robin, E., Virag, L.-S., Trancart, T., Feunteun, E., Carpentier, A., Gérard, C., Acou A. (2019). Influence de l'arasement des barrages sur l'histoire de vie des espèces amphihalines thalassotoques : cas de l'anguille et du flet de la Sélune. Synthèse d'avancement 2019. Rapport technique. 8p.
5. Teichert, N., Lizé, A., Robin, E., Virag, L.-S., Trancart, T., Feunteun, E., Carpentier, A., Gérard, C., Acou A. (2020). Influence de l'arasement des barrages sur l'histoire de vie des espèces amphihalines thalassotoques : cas de l'anguille et du flet de la Sélune. Synthèse d'avancement 2020. Rapport technique. 6p.

- *Mémoires d'étudiants*

1. Gouzien C. (2021). Caractérisation de l'histoire de vie de flet de la Sélune : Otolithométrie et Isotopie. Master I – Institut Agro - Agrocampus Ouest. 38p.
2. Lejosne S. (2021). Programme Sélune Amphi. Etude de la dévalaison des anguilles argentées sur le bassin de la Sélune. Master I – Institut Agro - Agrocampus Ouest. 43p.

## **8. Références bibliographiques**

Acou A., Virag L., Reveillac E., Boulenger C. & Feunteun E. (2013). Comment, à partir d'un seul otolithe, âger une anguille sans exclure d'autres analyses ? *Colloque national de Sclérochronologie, Rennes, 2 au 4 juillet 2013*

Adam G., Feunteun E., Prouzet P. & Rigaud C. (2008). *L'anguille européenne: indicateurs d'abondance et de colonisation*. Quae.

Amara R., Selleslagh J., Billon G. & Minier C. (2009). Growth and condition of 0-group European

- flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia* **627**, 87–98. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9717-9>
- Amorim E., Ramos S., Elliott M. & Bordalo A.A. (2018). Dynamic habitat use of an estuarine nursery seascape: Ontogenetic shifts in habitat suitability of the European flounder (*Platichthys flesus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **506**, 49–60. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.05.011>
- Becerra-Jurado G., Cruikshanks R., O’Leary C., Kelly F., Poole R. & Gargan P. (2014). Distribution, prevalence and intensity of *Anguillicola crassus* (Nematoda) infection in *Anguilla anguilla* in the Republic of Ireland. *Journal of Fish Biology* **84**, 1046–1062
- Blackwell, B. G., Brown, M. L., et Willis, D. W. 2000. Relative weight  $W_r$  status and current use in fisheries assessment and management. *Reviews in Fisheries Science*, **8**: 1-44.
- Boulenger C., Acou A., Trancart T., Crivelli A.J. & Feunteun E. (2015). Length–weight relationships of the silver European eel, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), across its geographic range. *Journal of Applied Ichthyology* **31**, 427–430
- Boulenger, C., Crivelli, A. J., Charrier, F., Roussel, J. M., Feunteun, E., & Acou, A. (2016). Difference in factors explaining growth rate variability in European eel subpopulations: the possible role of habitat carrying capacity. *Ecology of Freshwater Fish*, **25**(2), 281-294.
- Bourillon B, Acou A, Trancart T, Belpaire C, Covaci A, Bustamante P, Faliex E, Amilhat E, Malarvannan G, Virag L, Aarestrup K, Bervoets L, Boisneau C, Boulenger C, Gargan P, Becerra-Jurado G, Lobón-Cervía J, Mae, GE, Pedersen MI, Poole R, Sjöberg N, Wickström H, Walker A, Righton D, Feunteun, E (2020). Assessment of the quality of European silver eels and tentative approach to trace the origin of contaminants – A European overview. *Sci Total Environ* **743**:140675. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140675>
- Bourillon B, Feunteun E, Acou A, Trancart T, Teichert N, Belpaire C, Dufour S, Bustamante P, Aarestrup K, Walker A, Righton D (2022). Anthropogenic Contaminants Shape the Fitness of the Endangered European Eel: A Machine Learning Approach. *Fishes* **7**, 274. <https://doi.org/10.3390/fishes7050274>
- Le Bris H., Goyot L., Husset M.-C., Desroy N., Le Mao P. & Roussel J.-M. (2018). Programme du suivi de la vidange de la rivière Sélune. 94 p.
- Brown A.F., Chubb J.C. & Veltkamp C.J. (1986). A key to the species of *Acanthocephala* parasitic in British freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* **28**, 327–334
- Bunn S.E., Loneragan N.R. & Kempster M.A. (1995). Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: Implications for food-web studies using multiple stable isotopes. *Limnology and Oceanography* **40**, 622–625
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M. & Shostak A.W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of parasitology* **83**, 575–583
- Canty A. & Ripley B. (2017). boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-20. *R package version 1.3-20*.
- Cattrijsse A. & Hampel H. (2006). European intertidal marshes: a review of their habitat functioning and value for aquatic organisms. *Marine Ecology Progress Series* **324**, 293–307

- Chibani M., Kijewska A. & Rokicki J. (2005). Sex and age of flounder *Platichthys flesus* (L.) and parasitic infection in the Gulf of Gdańsk. *Oceanological and Hydrobiological Studies* **34**, 85–96
- Chibani M., Ziółkowska M., Kijewska A. & Rokicki J. (2001). Pomphorhynchus laevis parasite of flounder *Platichthys flesus* as a biological indicator of pollution in the Baltic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **81**, 165–166
- Colombo G., Grandi G. & Rossi R. (1984). Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla* L. *Journal of Fish Biology* **24**, 215–228. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1984.tb04792.x>
- Combes C. (1995). *Interactions durables: écologie et évolution du parasitisme*. Masson Paris.
- Cone D.K., Marcogliese D.J. & Watt W.D. (1993). Metazoan parasite communities of yellow eels (*Anguilla rostrata*) in acidic and limed rivers of Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology* **71**, 177–184
- Costa J.L., Domingos I., Assis C.A., Almeida P.R., Moreira F., Feunteun E., *et al.* (2008). Comparative ecology of the European eel, *Anguilla anguilla* (L., 1758), in a large Iberian river. *Environmental biology of fishes* **81**, 421
- Daverat F., Beaulaton L., Poole R., Lambert P., Wickström H., Andersson J., *et al.* (2012). One century of eel growth: changes and implications. *Ecology of Freshwater Fish* **21**, 325–336. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00541.x>
- Daverat F., Limburg K.E., Thibault I., Shiao J.-C., Dodson J.J., Caron F., *et al.* (2006). Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species, *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Marine Ecology Progress Series* **308**, 231–241. <https://doi.org/10.3354/meps308231>
- Daverat F. & Tomas J. (2006). Tactics and demographic attributes in the European eel *Anguilla anguilla* in the Gironde watershed, SW France. *Marine Ecology Progress Series* **307**, 247–257. <https://doi.org/10.3354/meps307247>
- Daverat F., Tomas J., Lahaye M., Palmer M. & Elie P. (2005). Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios: validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde–Garonne–Dordogne watershed. *Marine and Freshwater Research* **56**, 619–627. <https://doi.org/10.1071/MF04175>
- Dogel V.A., Petrushevski G.K. & Polyanski Y.I. (1961). Parasitology of fishes. *Parasitology of fishes*.
- Drouineau H., Carter C., Rambonilaza M., Beaufaron G., Bouleau G., Gassiat A., *et al.* (2018). River Continuity Restoration and Diadromous Fishes: Much More than an Ecological Issue. *Environmental Management* **61**, 671–686. <https://doi.org/10.1007/s00267-017-0992-3>
- Druet M., Rault P., Acou A., Azam D., Bardonnnet A., Evanno G., *et al.* (2021). Dispersion et (re)colonisation du cours de la Sélune et de ses affluents : terminer un état de référence pour les poissons migrateurs amphihalins et anticiper l'expansion spatiale de l'écrevisse de Californie. *Rapport final des travaux liés à la convention 1078068*. Agence de l'Eau Seine-Normandie, 30 p

- Dupont F. & Crivelli A.J. (1988). Do parasites confer a disadvantage to hybrids? *Oecologia* **75**, 587–592
- Dynesius M., Nilsson C., Dynesius M. & Revenga C. (1994). Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science* **266**, 753–62. <https://doi.org/10.1126/science.266.5186.753>
- Eckrich C.A., Albeke S.E., Flaherty E.A., Bowyer R.T. & Ben-David M. (2020). rKIN: Kernel-based method for estimating isotopic niche size and overlap. *Journal of Animal Ecology* **89**, 757–771
- Eira C., Torres J., Miquel J., Vaqueiro J., Soares A. & Vingada J. (2009). Trace element concentrations in *Proteocephalus macrocephalus* (Cestoda) and *Anguillicola crassus* (Nematoda) in comparison to their fish host, *Anguilla anguilla* in Ria de Aveiro, Portugal. *Science of the total environment* **407**, 991–998
- Feunteun E. (2002). Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): an impossible bargain. *Ecological engineering* **18**, 575–591
- Feunteun E., Acou A., Guillouët J., Laffaille P. & Legault A. (1998). Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of Northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 129–139
- Feunteun E., Laffaille P., Robinet T., Briand C., Baisez A., Olivier J.-M., *et al.* (2003). A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels: toward a general theory. In: *Eel biology*. pp. 191–213. Springer.
- Filippi J.-J., Quilichini Y., Foata J. & Marchand B. (2013). Influence of site, season, silvering stage, and length on the parasites of the European eel *Anguilla anguilla* in two Mediterranean coastal lagoons of the island of Corsica, France using indicator species method. *Parasitology research* **112**, 2959–2969
- Foley M.M., Warrick J.A., Ritchie A., Stevens A.W., Shafroth P.B., Duda J.J., *et al.* (2017). Coastal habitat and biological community response to dam removal on the Elwha River. *Ecological Monographs* **87**, 552–577. <https://doi.org/10.1002/ecm.1268>
- Fomena A. & Bouix G. (1997). Myxosporea (Protozoa: Myxozoa) of freshwater fishes in Africa: keys to genera and species. *Systematic parasitology* **37**, 161–178
- Fry B. & Sherr E.B. (1989).  $\delta^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. In: *Stable isotopes in ecological research*. pp. 196–229. Springer.
- Fulton T.W. (1904). The rate of growth of fishes. *Twenty-second Annual Report*, 141–241
- Geffroy B. & Bardounet A. (2016). Sex differentiation and sex determination in eels: consequences for management. *Fish and Fisheries* **17**, 375–398. <https://doi.org/10.1111/faf.12113>
- Gérard C., Trancart T., Amilhat E., Faliex E., Virag L., Feunteun E., *et al.* (2013). Influence of introduced vs. native parasites on the body condition of migrant silver eels. *Parasite* **2013**, 20–38. <https://doi.org/10.1051/parasite/2013040>
- Ghanbari M., Kneifel W. & Domig K.J. (2015). A new view of the fish gut microbiome: advances

from next-generation sequencing. *Aquaculture* **448**, 464–475

- Golvan Y.J. (1969). *Systématique des Acanthocéphales (Acanthocephala Rudolphi 1801): L'ordre des Palæacanthocephala Meyer 1931. la super-famille des Echinorhynchoidea (Cobbold 1876)-Golvan et Houin 1963*. Éditions du Muséum.
- Green B.C., Smith D.J., Grey J. & Underwood G.J.C. (2012). High site fidelity and low site connectivity in temperate salt marsh fish populations: A stable isotope approach. *Oecologia* **168**, 245–255. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2077-y>
- Guillen-Hernandez S. & Whitfield P.J. (2001). A comparison of freshwater and marine/estuarine strains of *Pomphorhynchus laevis* occurring sympatrically in flounder, *Platichthys flesus*, in the tidal Thames. *Journal of helminthology* **75**, 237–243
- Herzka S.Z. (2005). Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **64**, 58–69
- Hette-Tronquart N. & Belliard J. (2014). Caractérisation des réseaux trophiques en cours d'eau: éléments de contexte, bilan des activités de recherche en 2013 et projet pour l'année 2014. Doctoral dissertation, irstea.
- Hitt N.P., Eyster S. & Wofford J.E.B. (2012). Dam Removal Increases American Eel Abundance in Distant Headwater Streams. *Transactions of the American Fisheries Society* **141**, 1171–1179. <https://doi.org/10.1080/00028487.2012.675918>
- Hogg R.S., Coghlan S.M., Zydlewski J. & Gardner C. (2015). Fish Community Response to a Small-Stream Dam Removal in a Maine Coastal River Tributary. *Transactions of the American Fisheries Society* **144**, 467–479. <https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1007164>
- Hüssy K., Limburg K.E., de Pontual H., Thomas O.R.B., Cook P.K., Heimbrand Y., et al. (2020). Trace element patterns in otoliths: the role of biomineralization. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, **29**(4), 445-477
- Ibbotson, A., Smith, J., Scarlett, P., et Aprahamian, M. W. 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biology*, 47: 1696-1706
- Imbert, H., De Lavergne, S., Gayou, F., Rigaud, C., & Lambert, P. (2008). Evaluation of relative distance as new descriptor of yellow European eel spatial distribution. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(4), 520-527
- Jakob, E.M., Marshall, S.D., Uetz, G.W., 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 61–67.
- Jakob E., Hanel R., Klimpel S. & Zumholz K. (2009). Salinity dependence of parasite infestation in the European eel *Anguilla anguilla* in northern Germany. *ICES Journal of Marine Science* **66**, 358–366
- Jakob E., Walter T. & Hanel R. (2016). A checklist of the protozoan and metazoan parasites of European eel (*Anguilla anguilla*): checklist of *Anguilla anguilla* parasites. *Journal of Applied Ichthyology* **32**, 757–804
- Kennedy C.R. (1984). The dynamics of a declining population of the acanthocephalan *Acanthocephalus clavula* in eels *Anguilla anguilla* in a small river. *Journal of Fish Biology* **25**, 665–677

- Kennedy C.R. (2007). The pathogenic helminth parasites of eels. *Journal of fish diseases* **30**, 319–334
- Khalil L.F., Jones A. & Bray R.A. (1994). Keys to the cestode parasites of vertebrates. International Institute of Parasitology.
- Køie M. (1988). Parasites in European eel *Anguilla Anguilla* (L.) from Danish Freshwater, Brackishand Marine Localities. *Ophelia* **29**, 93–118
- Laffaille P., Feunteun E., Baisez A., Robinet T., Acou A., Legault A., *et al.* (2003). Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 254–264
- Laffaille P., Feunteun E. & Lefeuvre J.-C. (2000). Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **51**, 429–438
- Laffaille P., Lefeuvre J.-C., Schricke M.-T. & Feunteun E. (2001a). Feeding ecology of o-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). *Estuaries* **24**, 116–125
- Laffaille P., Pétilion J., Parlier E., Valery L., Ysnel F., Radureau A., *et al.* (2005). Does the invasive plant *Elymus athericus* modify fish diet in tidal salt marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **65**, 739–746
- Laffaille P., Thieulle L., Feunteun E. & Lefeuvre J.-C. (2001b). Composition du peuplement piscicole d'un petit estuaire anthropisé (Le Couesnon, France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **357-360**, 191–208
- Laugier F., Feunteun E., Pecheyran C. & Carpentier A. (2015). Life history of the Small Sandeel, *Ammodytes tobianus*, inferred from otolith microchemistry. A methodological approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **165**, 237–246
- Lavielle M. (1999). Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. *Stochastic Processes and their applications* **83**, 79–102. [https://doi.org/10.1016/S0304-4149\(99\)00023-X](https://doi.org/10.1016/S0304-4149(99)00023-X)
- Lefeuvre J.-C., Laffaille P., Feunteun E., Bouchard V. & Radureau A. (2003). Biodiversity in salt marshes: from patrimonial value to ecosystem functioning. The case study of the Mont-Saint-Michel bay. *Comptes Rendus Biologies* **326**, 125–131
- Limburg K.E., Wuenschel M.J., Hüsey K., Heimbrand Y. & Samson M. (2018). Making the otolith magnesium chemical calendar-clock tick: plausible mechanism and empirical evidence. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture* **26**, 479–493
- Machut L.S., Limburg K.E., Schmidt R.E. & Dittman D. (2007). Anthropogenic Impacts on American Eel Demographics in Hudson River Tributaries, New York. *Transactions of the American Fisheries Society* **136**, 1699–1713. <https://doi.org/10.1577/T06-140.1>
- Magilligan F.J., Sneddon C.S. & Fox C.A. (2017). The social, historical, and institutional contingencies of dam removal. *Environmental Management* **59**, 982–994
- Marcogliese D.J. & Pietrock M. (2011). Combined effects of parasites and contaminants on animal health: parasites do matter. *Trends in parasitology* **27**, 123–130

- Martin J., Daverat F., Pécheyrans C., Als T.D., Feunteun E. & Réveillac E. (2010). An otolith microchemistry study of possible relationships between the origins of leptocephali of European eels in the Sargasso Sea and the continental destinations and relative migration success of glass eels. *Ecology of Freshwater Fish* **19**, 627–637
- Mateo M., Lambert P., Tetard S., Castonguay M., Ernande B. & Drouineau H. (2017). 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* **74**, 987–999. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0214>
- Merrifield D.L. & Rodiles A. (2015). The fish microbiome and its interactions with mucosal tissues. In: *Mucosal health in aquaculture*. pp. 273–295. Elsevier.
- Minagawa M. & Wada E. (1984). Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et cosmochimica acta* **48**, 1135–1140
- Moravec F. (1994). *Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe*. Springer.
- Moravec F. & Scholz T. (2015). Macroparasites and their communities of the European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus) in the Czech Republic. *Folia Parasitologica* **62**, 33
- Newcombe R.G. (1998). Two-sided confidence intervals for the single proportion: comparison of seven methods. *Statistics in medicine* **17**, 857–872
- Ogawa K. & Egusa S. (1976). Studies on eel pseudodactylogyrosis. 1. Morphology and classification of three eel dactylogyrids with a proposal of a new species, *Pseudodactylogyrus microrchis*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. **42**, 395–404
- Patin R., Etienne M.P., Lebarbier E., Chamaillé-Jammes S. & Benhamou S. (2020). Identifying stationary phases in multivariate time series for highlighting behavioural modes and home range settlements. *Journal of Animal Ecology* **89**, 44–56. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13105>
- Petit E, Acou A, Azam D, Bardonnnet A, Barloy D, Benneveault Y, Besnard AL, Bolliet V, Boulenger C, Coste P, Coudreuse J, Daroux A, Evanno G, Feunteun E, Forget G, Guillard J, Huchet E, Huteau D, Lassalle G, Launey S, Le Quilliec P, Macel N, Manicki A, Mar B.J. (2017). Dispersion et (re)colonisation du cours de la Sélune et de ses affluents. *Rapport final des travaux liés à la convention annuelle 1054505-1*. Agence de l'Eau Seine-Normandie, 46 p
- Potter I.C., Tweedley J.R., Elliott M. & Whitfield A.K. (2015). The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach. *Fish and Fisheries* **16**, 230–239
- Quinones R.M., Grantham T.E., Harvey B.N., Kiernan J.D., Klasson M., Wintzer A.P., *et al.* (2015). Dam removal and anadromous salmonid (*Oncorhynchus* spp.) conservation in California. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **25**, 195–215
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Righton D., Westerberg H., Feunteun E., Økland F., Gargan P., Amilhat E., *et al.* (2016). Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road

- to the Sargasso Sea. *Science Advances* **2**. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501694>
- Righton, D., Piper, A., Aarestrup, K., Amilhat, E., Belpaire, C., Casselman, J., ... & Gollock, M. (2021). Important questions to progress science and sustainable management of anguillid eels. *Fish and Fisheries*, *22*(4), 762-788.
- Rueden C.T., Schindelin J., Hiner M.C., DeZonia B.E., Walter A.E., Arena E.T., *et al.* (2017). ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. *BMC bioinformatics* **18**, 1–26
- Ryan Bellmore J., Duda J.J., Craig L.S., Greene S.L., Torgersen C.E., Collins M.J., *et al.* (2017). Status and trends of dam removal research in the United States. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* **4**, e1164. <https://doi.org/10.1002/wat2.1164>
- Schmidt V., Zander S., Körting W., Broeg K., von Westernhagen H., Dizer H., *et al.* (2003a). Parasites of flounder (*Platichthys flesus* L.) from the German Bight, North Sea, and their potential use in biological effects monitoring. *Helgoland Marine Research* **57**, 262–271
- Schmidt V., Zander S., Körting W. & Steinhagen D. (2003b). Parasites of the flounder *Platichthys flesus* (L.) from the German Bight, North Sea, and their potential use in ecosystem monitoring. *Helgoland Marine Research* **57**, 236–251
- Stanley E.H. & Doyle M.W. (2003). Trading off: the ecological effects of dam removal. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**, 15–22
- Stock B.C. & Semmens B.X. (2016). Unifying error structures in commonly used biotracer mixing models. *Ecology* **97**, 2562–2569
- Sures B. (2004). Environmental parasitology: relevancy of parasites in monitoring environmental pollution. *Trends in parasitology* **20**, 170–177
- Tabouret H., Bareille G., Claverie F., Pécheyran C., Prouzet P. & Donard O.F.X. (2010). Simultaneous use of strontium: calcium and barium: calcium ratios in otoliths as markers of habitat: application to the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Adour basin, South West France. *Marine Environmental Research* **70**, 35–45. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2010.02.006>
- Tabouret H., Lord C., Bareille G., Pécheyran C., Monti D. & Keith P. (2011). Otolith microchemistry in *Sicydium punctatum*: indices of environmental condition changes after recruitment. *Aquatic Living Resources* **24**, 369–378
- Tanaka M., Satoh T. & Matsuyama H. (2009). Efficacy of high water temperature treatment against *Pseudodactylogyrus* spp. infection in Japanese eel. *Gyobyo Kenkyu Fish Pathology* **44**, 133–138
- Teichert N., Carassou L., Sahraoui Y., Lobry J. & Lepage M. (2018a). Influence of intertidal seascape on the functional structure of fish assemblages: Implications for habitat conservation in estuarine ecosystems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **28**. <https://doi.org/10.1002/aqc.2914>
- Teichert N., Tabouret H., Lagarde R., Grondin H., Ponton D., Pécheyran C., *et al.* (2018b). Site fidelity and movements of an amphidromous goby revealed by otolith multi-elemental signatures along a tropical watershed. *Ecology of Freshwater Fish* **27**.

<https://doi.org/10.1111/eff.12396>

Thielen F., Münderle M., Taraschewski H. & Sures B. (2007). Do eel parasites reflect the local crustacean community? A case study from the Rhine river system. *Journal of helminthology* **81**, 179–189

Thomas F., Guégan J.-F. & Renaud F. (2007). *Ecologie et Evolution des systèmes parasités*. de boeck.

Tsukamoto K. & Nakai I. (1998). Do all freshwater eels migrate? *Nature* **396**, 635–636. <https://doi.org/10.1038/25264>

Watson J.M., Coghlan S.M., Zydlewski J., Hayes D.B. & Kiraly I.A. (2018). Dam Removal and Fish Passage Improvement Influence Fish Assemblages in the Penobscot River, Maine. *Transactions of the American Fisheries Society* **147**, 525–540. <https://doi.org/10.1002/tafs.10053>

Wielgoss S., Hollandt F., Wirth T. & Meyer A. (2010). Genetic signatures in an invasive parasite of *Anguilla anguilla* correlate with differential stock management. *Journal of Fish Biology* **77**, 191–210

Williams H.H. & MacKenzie K. (2003). Marine parasites as pollution indicators: an update. *Parasitology* **126**, S27–S41

Woo P.T.K., Leatherland J.F. & Bruno D.W. (2006). *Fish diseases and disorders*. CABI.

## 9. Annexes

Annexe 1 : Récapitulatif des tables d'ANOVAs visant à évaluer l'influence du sexe et de la saison de migration sur les traits d'histoire de vie des anguilles argentées du bassin de la Sélune. Ddl : degré de liberté, SCE somme des carrés des écarts, CM : carrés moyens, F : statistique.

Longueur totale						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Sexe	1	3.253	3.253	172.661	<b>&lt;2e-16</b>
	Saison	1	0.021	0.021	1.126	0.292
	Sexe X Saison	1	0.005	0.005	0.256	0.615
	Résidus	70	1.319	0.019		

Poids						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Sexe	1	32.534	32.534	187.370	<b>&lt;2e-16</b>
	Saison	1	0.137	0.137	0.787	0.378
	Sexe X Saison	1	0.077	0.077	0.445	0.507
	Résidus	70	12.154	0.174		

Condition - Fulton						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Sexe	1	0.003	0.003	4.752	<b>0.033</b>
	Saison	1	0.000	0.000	0.234	0.630
	Sexe X Saison	1	0.000	0.000	0.235	0.629
	Résidus	70	0.039	0.001		

Rapport C:N						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Sexe	1	0.492	0.492	0.265	0.608
	Saison	1	4.204	4.204	2.268	0.137
	Sexe X Saison	1	4.176	4.176	2.253	0.138
	Résidus	70	114.914	1.854		

Rapport hépato-somatique (%)						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Sexe	1	0.000	0.000	4.077	<b>0.047</b>
	Saison	1	0.000	0.000	1.780	0.187
	Sexe X Saison	1	0.000	0.000	2.219	0.141
	Résidus	70	0.000	0.000		

Rapport gonado-somatique (%)						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Sexe	1	0.004	0.004	333.998	<b>&lt; 0.001</b>
	Saison	1	0.000	0.000	26.950	<b>&lt; 0.001</b>
	Sexe X Saison	1	0.000	0.000	0.005	0.944
	Résidus	70	0.001	0.000		

Niveau trophique (delta15N)						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Sexe	1	23.220	23.220	6.848	<b>0.011</b>
	Saison	1	3.070	3.070	0.905	0.345
	Sexe X Saison	1	0.246	0.246	0.073	0.789
	Résidus	62	210.231	3.391		

Age à la dévalaison (année)						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Sexe	1	711.84	711.84	57.4965	<b>&lt; 0.001</b>
	Saison	1	18.46	18.46	1.4909	0.2262
	Sexe X Saison	1	7.95	7.95	0.6417	0.4258
	Résidus	70	866.64	12.38		

Croissance moyenne (mm/an)						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Sexe	1	44.100	44.050	0.389	0.535
	Saison	1	124.800	124.810	1.103	0.297
	Sexe X Saison	1	144.400	144.350	1.275	0.263
	Résidus	70	7924.400	113.200		

Annexe 2 : Récapitulatif des tables d'ANOVAs visant à évaluer l'influence de l'année sur les traits d'histoire de vie des flets de l'estuaire de la Sélune. Ddl : degré de liberté, SCE somme des carrés des écarts, CM : carrés moyens, F : statistique.

Longueur totale						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Saison	1	37.910	37.914	0.832	0.365
	Résidus	64	2918.090	45.595		

Poids						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Saison	1	0.026	0.026	0.169	0.682
	Résidus	64	9.709	0.152		

Condition - Fulton						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Saison	1	0.127	0.127	12.504	<b>0.001</b>
	Résidus	64	0.651	0.010		

Rapport C:N						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Saison	1	0.507	0.507	14.005	<b>&lt; 0.001</b>
	Résidus	64	2.317	0.036		

Niveau trophique (delta15N)						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Saison	1	5.525	5.525	22.470	<b>&lt; 0.001</b>
	Résidus	64	15.736	0.246		

Durée de vie post-installation						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Saison	1	2072.000	2072.020	4.725	<b>0.034</b>
	Résidus	54	23678.000	438.490		

Taille à l'installation						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Saison	1	1.498	1.498	0.574	0.452
	Résidus	54	140.837	2.608		

Taux de croissance moyen						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Saison	1	0.001	0.001	0.234	0.631
	Résidus	54	0.243	0.004		

Taux de croissance marginal						
		ddl	SCE	CM	F	p-value
	Saison	1	46.344	46.344	10.983	<b>0.002</b>
	Résidus	54	227.857	4.220		