



HAL
open science

Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation

Patrick Lambert

► **To cite this version:**

Patrick Lambert. Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation. Sciences de l'environnement. Doctorat d'océanographie, Université de Bordeaux I, 2005. Français. NNT: . tel-02586511

HAL Id: tel-02586511

<https://hal.inrae.fr/tel-02586511v1>

Submitted on 15 May 2020

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

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

UNIVERSITE BORDEAUX I
ECOLE DOCTORALE SCIENCES DU VIVANT-GEOSCIENCES-SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

T H E S E

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE BORDEAUX I

Discipline : OCEANOGRAPHIE

Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation

présentée et soutenue publiquement

par

Patrick LAMBERT

le 1^{er} avril 2005

Devant le jury composé de :

M. Pierre CHARDY (Professeur, Université Bordeaux I), président
M. Christian MULLON (Directeur de Recherches, IRD), rapporteur
M. Pierre DUMONT (Professeur associé FAPAQ, Canada), rapporteur
M. Guillaume DEFFUANT (Directeur de Recherches, Cemagref), examinateur
M. Eric FEUNTEUN (Professeur, Université de la Rochelle), examinateur
M. Eric ROCHARD (Directeur de Recherches, Cemagref), directeur de thèse

Je tiens avant tout à remercier, Messieurs Pierre Chardy, Christian Mullon, Pierre Dumont, Eric Feunteun et Guillaume Deffuant pour avoir accepté de participer à ce jury en tant que président, rapporteurs et examinateurs. Je tiens également à les remercier, pour m'avoir, le plus souvent à leur insu lors d'amicales discussions, donné des conseils profitables pour ce travail.

Je suis particulièrement reconnaissant à mon directeur de thèse et ami, Eric Rochard. Il est si agréable de rêver et de faire de la Science depuis si longtemps avec quelqu'un d'aussi compétent.

Je remercie Paul Gonthier, mon chef d'unité, de m'avoir encouragé et jusqu'au bout soutenu lors de ce travail de thèse. Mes remerciements vont également à Jacques Massé, Christian Rigaud et Pierre Elie qui m'ont initié, il y a maintenant déjà quelques années, au plaisir de la recherche.

Ce travail très virtuel basé sur le savoir des autres n'aurait pas pu aboutir sans l'aide des grands sorciers de l'informatique, Max Caupenne, Gilles Bonnet et Gilles Veyssiere, et des fins limiers de la bibliographie, Chantal Gardes, Marie-Pierre Malyran et Cristina Pereira. Qu'ils en soient toutes et tous remerciés.

Je voudrais également associer à ces remerciements Audrey Felonneau et Nacer Benarroud, stagiaires que j'ai eu l'honneur d'encadrer, et tous les autres jeunes qui ont eu affaire avec moi. Ils m'ont certainement plus appris que je n'ai pu les martyriser. Une attention particulière à Jérémy Lobry pour son coup de main dans la dernière ligne droite.

Mes remerciements vont également à tous les membres de l'unité de recherche, qui par leur présence, leur aide et leur discussion font de chaque journée de labeur un moment passionnant, tout particulièrement à Mario Lepage qui associe compétence, efficacité et bonne humeur.

Merci à ma sœur, à mes parents, à ma belle famille et à mes amis, en particulier Odile et Patrick, Béatrice et Yannick, qui chacun à leur manière m'ont toujours soutenu dans cette aventure.

Je voudrais surtout dédier ce travail à Anne, Quentin, Thibaud et Solène qui m'ont toujours prouvé, malgré tout ce qu'ils ont dû supporter, qu'il est des bonheurs plus intenses que celui de faire vivre des poissons dans un ordinateur. Sans eux, rien ne serait tout à fait pareil ...

A ces satanées anguilles que j'ai perdues dans mon ordinateur sans jamais les retrouver,
à tous les poissons d'avril.
Il faudra un jour que je fasse un modèle de leur dynamique de population...

SOMMAIRE

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION	1
1. Problématique	1
2. Présentation de l'anguille européenne	3
2.1. Position systématique	3
2.2. Ecologie	4
2.3. Situation alarmante des stocks d'anguille	6
2.4. Causes de la diminution	6
3. Enjeux associés à l'anguille	8
3.1. Enjeu de société	8
3.2. Enjeu scientifique	9
4. Méthode de travail	10
4.1. La démarche expérimentale de vie artificielle	10
4.2. L'approche de modélisation orientée par les patterns	11
4.3. Le champ disciplinaire de la dynamique des populations	11
4.4. Structure du document	13
CHAPITRE 2 : MODELE DE DYNAMIQUE CONTINENTALE DE L'ANGUILLE	15
1. Cycle biologique	15
1.1. Les stades biologiques	16
1.2. Les éthophases	18
1.3. Justification de la modélisation de la partie continentale du cycle biologique	21
1.4. Différents états dans le modèle	22
2. Pattern écologique	22
3. Présentation du modèle	24
3.1. Le temps	24
3.2. Le réseau hydrographique virtuel	25
3.2.1. Structure	25
3.2.2. Capacité d'accueil	25
3.3. Les processus	27
3.3.1. Le vieillissement	28
3.3.2. Le recrutement estuarien	28
3.3.3. La différenciation sexuelle	30
3.3.4. Le déterminisme du sexe	31

3.3.5. La prise d'argentine	33
3.3.6. Les déplacements	35
3.3.7. La migration catadrome	39
3.3.8. La mortalité naturelle	40
3.3.9. Autres processus à prendre en compte dans une version ultérieure	43
3.4. Fonctionnement du simulateur	44
3.5. Conclusion	45
4. Calibration du modèle par rapport au pattern	45
4.1. Principe	45
4.2. Résultats	47
4.3. Discussion	50
4.3.1. Processus de modélisation	50
4.3.2. Conséquences écologiques des résultats de la calibration	50
4.3.3. Respect du pattern	51
4.4. Conclusion	52
5. Exploration de la structuration spatiale d'un stock d'anguille	53
5.1. Principe de l'exploration	54
5.2. Résultats	54
5.2.1. Influence du recrutement sur l'échappement d'anguilles argentées	54
5.2.2. Variabilité spatiale	55
5.3. Discussion	57
5.3.1. Production d'anguilles argentées en fonction du recrutement	57
5.3.2. Géographie de la dynamique	58
5.3.3. Fonctionnement type d'une population et conséquences en matière de gestion	60
5.4. Conclusion	61
6. Influence de la répartition de la capacité d'accueil dans le bassin versant sur la dynamique de population	62
6.1. Synthèse sur la notion de capacité d'accueil	62
6.1.1. Définition	62
6.1.2. Processus influencés par l'habitat dans d'autres modèles	63
6.1.3. Utilisation dans le cadre de notre modèle	64
6.2. Evolution de la capacité d'accueil au sein d'un réseau hydrographique	64
6.3. Matériel et méthode	65
6.4. Résultats	66
6.5. Discussion	69
6.6. Conclusion	71

7. Analyse de sensibilité du modèle	71
7.1. Choix d'une combinaison de traits de vie par rapport à un avantage évolutif	71
7.2. Méthodes d'analyse de sensibilité	73
7.3. Résultats	74
7.4. Interprétation des résultats	75
7.5. Conclusion	77
8. Bilan sur le modèle global	77
CHAPITRE 3 : MODELE DE MIGRATION ESTUARIENNE DES CIVELLES	80
1. L'estuaire de la Gironde	81
1.1. Définition de l'estuaire	81
1.2. Caractéristiques hydrodynamiques	83
1.3. Caractéristiques physico-chimiques	84
1.4. Conclusion : l'estuaire une zone hétérogène	85
2. Le phénomène de migration des civelles	85
2.1. Délimitation du phénomène	85
2.2. Structure d'un flux de migrant	87
2.3. Variabilité morphologique, physiologique et génétique des civelles	88
2.4. Influence des facteurs de l'environnement	90
3. Analyse des abondances de civelles dans l'estuaire de la Gironde	93
3.1. Matériels et méthodes	93
3.2. Résultats	96
3.2.1. Les effets temporels	96
3.2.2. Les effets spatiaux	99
3.3. Discussion	99
3.3.1. Caractéristiques temporelles	99
3.3.2. Caractéristiques spatiales	103
3.4. Conclusion	105
4. Synthèse du comportement migratoire des civelles en estuaire	106
4.1. L'utilisation préférentielle des courants de marée comme mécanisme de base de la migration	106
4.1.1. Comportement de base	106
4.1.2. Définition et recensement des animaux utilisant un transport tidal sélectif	107
4.1.3. Caractérisation d'un déplacement tidal sélectif	108
4.2. Fonctions proximale et finale	112
4.3. Schéma causal	114

4.3.1. Rythme endogène – rythme exogène	114
4.3.2. Un rythme endogène circatidal chez la civelle	117
4.3.3. Des facteurs endogènes	118
4.3.4. Et des facteurs exogènes	118
4.3.5. Abandon de ce comportement	124
4.4. Capacité de nage de la civelle	125
4.4.1. Durée d'activité	125
4.4.2. Nage horizontale	125
4.4.3. Nage verticale	126
4.5. Conclusion	127
5. Synthèse des connaissances sous forme d'un projet informatique	127
6. Présentation du simulateur de migration	128
6.1. La simulation individus-centrée	129
6.2. Environnement informatique de développement	130
6.3. Présentation du simulateur	130
6.3.1. Le concept de Support de vie	131
6.3.2. Le concept d'hydragent	134
6.3.3. Le concept d'explorateur du monde	142
6.3.4. Le concept d'Application	143
6.3.5. Couplage modèle physique- modèle biologique	143
7. Expérimentations <i>in silico</i>	144
7.1. Choix des conditions de simulation	144
7.1.1. Conditions hydrauliques	144
7.1.2. Choix des cycles de coefficients de marée	144
7.1.3. Caractéristiques des CIVELLES	144
7.2. Présentation et résultats des expériences <i>in silico</i>	146
7.2.1. Critères d'interprétation des trajectoires	146
7.2.2. Première série d'expériences avec des CIVELLES migrant durant flot	147
7.2.3. Deuxième série d'expériences avec des civelles migrant en fonction de la direction du courant	152
7.2.4. Troisième série d'expériences avec des civelles migrant en fonction d'une horloge non resynchronisable	153
7.2.5. Quatrième série d'expériences avec des civelles migrant en fonction d'une horloge synchronisée à chaque basse mer.	156
7.3. Discussion	158
7.4. Conclusion	162

8. Fonctionnement théorique d'une horloge interne	163
8.1. Pattern de fonctionnement d'une horloge interne	163
8.2. Synthèse des différents modèles	163
8.3. Méthodes d'analyse	166
8.4. Calage sur une périodicité circatidale en libre cours	166
8.5. Calage de la synchronisation avec l'environnement	167
8.5.1. Mode de synchronisation	168
8.5.2. Résultats	169
8.6. Discussion	170
8.7. Perspectives	172
9. Bilan du simulateur de migration de civelles en estuaire	173
<i>CHAPITRE 4 : CONCLUSION GENERALE</i>	177
1. Bilan de la démarche	177
1.1. Une même méthode pour étudier plusieurs phénomènes	177
1.2. Deux difficultés principales	179
2. Les apports de ce travail	180
2.1. Modèle de dynamique d'une fraction de population d'anguilles dans un réseau hydrographique	180
2.2. Modèle de migration des civelles en estuaire	181
2.3. Bilan	182
3. Intérêts des avancées	182
4. Perspectives	186
<i>BIBLIOGRAPHIE</i>	187
<i>GLOSSAIRE ET LISTE DES PARAMETRES</i>	208
1. Glossaire	208
2. Paramètres utilisés dans le modèle de dynamique de la fraction continentale du stock d'anguille	210
3. Facteurs utilisés dans l'analyse des abondances de civelles dans l'estuaire de la Gironde	212
4. Paramètres utilisé dans l'analyse du fonctionnement d'une horloge interne	212
<i>ANNEXE : FORMULATION MATRICIELLE DU MODELE GLOBAL</i>	214
1. Effectif	214
Age décimal	214

Saturation d'un compartiment	214
Vieillessement	215
Recrutement	215
Différenciation sexuelle et déterminisme du sexe	216
Prise d'argenture	216
Déplacements	218
Mortalité naturelle	218

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Aire de répartition de l'anguille européenne (<i>Anguilla anguilla</i> L. 1758), adaptée de Germain (1927) pour l'aire continentale et Schmidt (1922) pour la répartition océanique des larves	5
Figure 2 : Processus de modélisation (d'après Wiegand et al., 2003)	12
Figure 3 : Classification des modèles démographiques {d'après /Caswell, 1992 #2240}	13
Figure 4: Cycle de vie de l'anguille européenne proposé par le groupe national anguille français (Anonyme, 1984)	17
Figure 5 : Cycle biologique avec trois boucles migratoires des anguilles tempérées (d'après Tsukamoto et Arai, 2001)	19
Figure 6 : Exemple de courbe de pondération aux âges utilisée dans la saturation de la capacité d'accueil ($\alpha_w = 0,1262$)	27
Figure 7 : Patron saisonnier du recrutement ($deb_{rec} = 40$; $duree_{rec} = 30$; $\alpha_{rec} = \alpha_{rec} = 2$)	30
Figure 8 : Evolution du taux d'anguilles différenciées à un âge donné ($\mu_{diff} = 2,69$, $\sigma_{diff} = 0,28$)	32
Figure 9: Exemple d'évolution de la proportion de mâles parmi les anguilles se différenciant en fonction du taux de saturation de la capacité d'accueil ($p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$)	33
Figure 10 : Proportion cumulée d'animaux ayant entamé leur argenture à un âge donné ($deb_{arg} = 36$; $fin_{arg} = 52$; $\mu_{argF} = 7,37$; $\sigma_{argF} = 3.43$; $\mu_{argM} = 1,57$; $\sigma_{argM} = 1,38$; $\mu_{diff} = 2,69$; $\sigma_{diff} = 0,28$)	35
Figure 11 : Exemple d'évolution du potentiel de déplacement hebdomadaire en fonction de l'âge ($a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$)	38
Figure 12 : Exemple d'évolution du taux de déplacement hebdomadaire des anguilles de classe d'âge 0 en fonction de la saturation des compartiments de départ et d'arrivée ($a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$)	39
Figure 13: Exemple de courbes de survie cumulée pour trois niveaux de saturation ($v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$)	43
Figure 14 : Diagramme de flux des processus biologiques simulés dans le modèle au cours d'un pas de simulation	44
Figure 15: Histogramme des 9000 valeurs testées pour les huit paramètres du modèle (en abscisse, la gamme des valeurs explorées)	49
Figure 16 : Histogramme des valeurs des paramètres pour les 291 expériences compatibles avec le pattern de base (en abscisse, la gamme des valeurs explorées)	49

<i>Figure 17 : Exemple d'évolution de l'échappement en anguilles argentées femelles et mâles en fonction du recrutement ($\alpha_w = 0,1262$; $p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$; $v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$; $a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$)(voir le texte pour la description des phases numérotées en noir)</i>	55
<i>Figure 18 : Exemple de zone où se déroule la différenciation sexuelle en fonction du recrutement (a : tous sexes confondus ; b : femelle ; c : mâle) ($\alpha_w = 0,1262$; $p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$; $v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$; $a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$)</i>	56
<i>Figure 19 : Exemple d'aire de colonisation des différents états en fonction du recrutement (a : indifférenciées de plus de 1 an, b : jaune femelle, c : jaune mâle, d : argenté femelle, e : argenté mâle) ($\alpha_w = 0,1262$; $p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$; $v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$; $a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$)</i>	56
<i>Figure 20 : Exemple d'aire de colonisation pour des anguilles de différents âges en fonction du recrutement (a : moins de 1 an, b : 2 ans, c : 3 ans, d : 6 ans, e : 12 ans) ($\alpha_w = 0,1262$; $p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$; $v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$; $a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$)</i>	57
<i>Figure 21: Evolution de la capacité d'accueil dans les réseaux hydrographiques RH 1 et RH 2</i>	65
<i>Figure 22: Dispersion des paramètres pour les combinaisons compatibles avec le pattern de base pour l'un des réseaux hydrographiques à l'exclusion de l'autre ou pour les deux</i>	67
<i>Figure 23 : Dispersion des paramètres pour les combinaisons compatibles avec le pattern élargi pour l'un des réseaux hydrographiques à l'exclusion de l'autre ou pour les deux</i>	67
<i>Figure 24 : Relations entre les paramètres de traits de vie et les taux de compatibilités (nombre de réseaux hydrographiques où la dynamique simulée est compatible sur le nombre total de réseaux considérés) dans les RH type 1 aléatoires (en haut), dans les RH type 2 aléatoires (au milieu) et dans les deux types de RH (en bas). En rouge, les relations significativement linéaires.</i>	68
<i>Figure 25 : Profils des capacités d'accueil du RH type 1 pour lesquels a) toutes les combinaisons induisent une dynamique compatible avec le pattern, b) aucune combinaison n'est compatible et la capacité d'accueil commence par décroître, c) aucune combinaison n'est compatible et la capacité d'accueil commence par croître</i>	69
<i>Figure 26 : Profils des capacités d'accueil du RH type 2 pour lesquels a) toutes les combinaisons induisent une dynamique compatible avec le pattern, b) aucune combinaison n'est compatible</i>	70

<i>Figure 27 : Histogramme des valeurs des paramètres pour les 18 combinaisons compatibles dans les RH type 1 et 2, en blanc, la combinaison ayant le meilleur avantage évolutif (en abscisse la valeur des paramètres)</i>	73
<i>Figure 28 : Indice de sensibilité relatif de la production d'anguilles argentées femelles aux 24 paramètres du modèle par rapport (en blanc, les paramètres dont le coefficient dans la régression linéaire n'est pas significativement différent de 0)</i>	75
<i>Figure 29 : Indice de sensibilité relatif du recrutement optimal aux 24 paramètres du modèle (en blanc, les paramètres dont le coefficient dans la régression linéaire n'est pas significativement différent de 0)</i>	76
<i>Figure 30 : Indice de sensibilité relatif du ratio production maximale sur rendement optimal aux 24 paramètres du modèle (en blanc, les paramètres dont le coefficient dans la régression linéaire n'est pas significativement différent de 0)</i>	76
<i>Figure 31: Système fluvio-estuarien de la Gironde</i>	82
<i>Figure 32 : Evolution morphologique de la larve leptocéphale (en haut) à l'anguillette (en bas) (d'après Schmidt, 1909 et Elie 1979)</i>	86
<i>Figure 33 : Décomposition schématique d'un flux de civelles en estuaire</i>	87
<i>Figure 34 : Evolution de la moyenne et de l'erreur type pour la taille (a), la masse (b), le facteur de condition relatif (c) et le taux d'hormone de croissance (d) des civelles V_B au cours de la saison de migration 1997-1998 (extrait de Lambert et al., 2003c)</i>	89
<i>Figure 35 : Diagramme de dispersion du logarithme de la variance des densités annuelles de civelles en fonction du logarithme de la moyenne</i>	94
<i>Figure 36 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet saison (pour chaque modalité de l'effet, p représente la probabilité moyenne d'avoir une capture non nulle, μ la moyenne des captures non nulles, et densité le produit de p par μ)</i>	97
<i>Figure 37 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet quinzaine tidale</i>	97
<i>Figure 38 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet position par rapport au cycle des marées</i>	98
<i>Figure 39 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet position flot-jusant</i>	98
<i>Figure 40 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet transect</i>	99
<i>Figure 41 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet rive</i>	100
<i>Figure 42: Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet profondeur</i>	100
<i>Figure 43: Comparaison entre l'évolution des indices d'abondances issus du suivi expérimental (en bleu) et ceux issus du suivi de la pêche au pibalour dans l'estuaire de la Gironde (en rose d'après Beaulaton et Castelnaud, 2003)</i>	101
<i>Figure 44 : Evolution de la densité moyenne saisonnière de captures non nulles en fonction de la moyenne des débits fluviaux avant la période principale de migration</i>	102
<i>Figure 45 : Evolution de la probabilité moyenne saisonnière de captures non nulles en fonction de l'écart type des débits fluviaux pendant la période principale de migration</i>	102

Figure 46 : Représentation de la probabilité de capture non nulle (p), de l'abondance des captures positives (μ) et de la densité dans une section horizontale moyenne de l'estuaire pour des conditions moyennes _____	104
Figure 47 : Représentation de la probabilité de capture non nulle (p), de l'abondance des captures positives (μ) et de la densité dans une section transversale moyenne de l'estuaire pour des conditions moyennes _____	105
Figure 48: Correspondance entre hauteur d'eau et vitesse du courant de marée _____	109
Figure 49: Vitesse du courant de marée induite par les composantes lunaire (M_2), solaire (S_2) et leur somme (l'amplitude de la composante lunaire est fixée à 0,75 unité de distance par heure ($UD h^{-1}$), celle de la composante solaire à 0,25 $UD h^{-1}$) _____	109
Figure 50 : Patron de déplacement vertical de période 12,00 h et de phase active 3,17 h _____	110
Figure 51 : Déplacement pendant 28 jours induit par les composantes lunaire (M_2), solaire (S_2) et la somme des deux (M_2+S_2) pour un animal présentant un comportement de période 12,42 h. _____	111
Figure 52 : Déplacement pendant 28 jours induit par les composantes lunaire (M_2), solaire (S_2) et la somme des deux (M_2+S_2) pour un animal présentant un comportement de période 12,00 h. _____	111
Figure 53 : Déplacement pendant 200 jours induit par les composantes lunaire (M_2), solaire (S_2) et la somme des deux (M_2+S_2) pour un animal présentant un comportement de période 12,15 h. _____	112
Figure 54 : Rythme biologique sur une période pour une horloge circatidale (a), circadienne bimodale (b) et double circalunadienne (c) _____	116
Figure 55 : Diagramme de classe concernant la topologie du SUPPORT DE VIE _____	133
Figure 56 : Diagramme de classe pour l'analyse des facteurs de l'environnement associés à la zone _____	134
Figure 57 : Diagramme de classe de POISSON et CIVELLE _____	135
Figure 58 : Analyse de la localisation d'un POISSON dans une ZONE _____	136
Figure 59 : Diagramme de classe concernant le comportement de déplacement _____	136
Figure 60 : Diagramme d'activité d'un déplacement d'une civelle _____	139
Figure 61 : Diagramme de classe concernant le comportement de migration _____	140
Figure 62 : Diagramme de classe concernant la sélection de la vitesse de nage horizontale _____	141
Figure 63 : Diagramme de classe du comportement de sélection de la vitesse verticale _____	142
Figure 64 : Principe du couplage du modèle hydraulique SiAM avec le module biologique individu-centré SEGPA Civelle (adapté de Hermann et al., 2001) _____	143
Figure 65 : Débits moyens de la Garonne et de la Dordogne calculés sur une période de 15 jours centrée sur les vives eaux et courbe d'iso fréquence _____	145
Figure 66 : Dates de départ des vagues de migration (cercles rouges) par rapport au cycle de marée en limite ouest de l'univers de simulation _____	145
Figure 67: Secteur d'arrivée au bout de 28 jours de simulation en fonction de la position de départ sur la façade océanique pour l'expérience 1_5 _____	148

<i>Figure 68: Temps de transit pour atteindre la limite de marée dynamique en Garonne et en Dordogne</i>	149
<i>Figure 69 : Temps de transit pour les CIVELLES qui atteignent la limite de salure des eaux (groupes dont les médianes des distributions ne diffèrent pas deux à deux) pour l'expérience 1_5</i>	150
<i>Figure 70: Temps de transit pour les CIVELLES qui atteignent la limite de marée dynamique en Garonne et en Dordogne (groupes dont les médianes des distributions ne diffèrent pas deux à deux) pour l'expérience 1_5</i>	151
<i>Figure 71 : Répartition des CIVELLES sur un transect de l'estuaire moyen au fonction du temps pour l'expérience 1_5</i>	151
<i>Figure 72: Temps de transit pour atteindre la limite de marée dynamique en Garonne et en Dordogne pour des civelles dont le comportement est basé sur la hauteur d'eau (Exp1_5) ou sur la direction du courant de marée (Exp2)</i>	153
<i>Figure 73 : Répartition des CIVELLES sur un transect de l'estuaire moyen au fonction du temps pour l'expérience 3_331</i>	156
<i>Figure 74 : Proportion d'individus (A) en aval de la limite de salure des eaux et (B) en amont de la limite de marée dynamique calculé par la méthode Kaplan-Meier pour les 6 expériences retenues.</i>	161
<i>Figure 75: Représentation schématique des éléments biologiques de la cascade de la synthèse protéique, supposée être élémentaire pour générer un rythme circadien A) d'après Olde-Scheper et al. (1999a). B) d'après Lema et al. (2000) . Voir le texte pour la définition des termes</i>	165
<i>Figure 76 : Evolution du taux de protéine effective E (trait plein), du niveau d'activation du gène G (trait discontinu) et des périodes d'activité (bande grisée correspondant à des taux de E supérieure au seuil de 0,2684) pour 48 heures de fonctionnement de l'horloge en libre cours</i>	167
<i>Figure 77 : Evolution de la teneur de protéine effective pour une horloge dont l'étale de basse mer entraîne sans délai un pic de production protéique pendant 1h</i>	171
<i>Figure 78 : Distance parcourue par un individu ayant une horloge interne dont la basse mer influence sans délai la production protéique durant 1 h</i>	171
<i>Figure 79 : Principe d'une horloge double circalunadienne, basée sur deux horloges circadiennes de Lema</i>	173

LISTE DES TABLEAUX

<i>Tableau 1 : Calendrier des éthophases</i>	20
<i>Tableau 2: Synthèse bibliographique des taux de mortalité naturelle instantanés selon l'âge</i>	42
<i>Tableau 3: Gamme des valeurs testées pour chaque paramètre</i>	47
<i>Tableau 4: Nombre expériences compatibles avec les points du pattern pour les trois hypothèses alternatives testées</i>	48
<i>Tableau 5: Nombre d'expériences compatibles avec les points du pattern pour deux bassins versants considérés</i>	66
<i>Tableau 6: Valeurs de la combinaison dont la dynamique produit le plus d'anguilles argentées dans 200 réseaux hydrographiques</i>	73
<i>Tableau VII : Synthèse de l'action des principaux facteurs de l'environnement sur la migration d'un flux de civelles en fonction de l'espace (complété d'après Elie et Rochard, 1994)</i>	91
<i>Tableau 8: Résultats de l'analyse de l'influence des paramètres sur les analyses delta et gamma</i>	96
<i>Tableau 9: Localisation des CIVELLES au bout de 28 jours de simulation pour quatre valeurs de coefficient de diffusion</i>	147
<i>Tableau 10: Localisation des CIVELLES au bout de 28 jours de simulation pour les six vagues de migration pour l'expérience 1_5</i>	150
<i>Tableau 11: Localisation au bout de 28 jours de simulation des CIVELLES dont le comportement de migration est basé sur l'inversion de courant</i>	152
<i>Tableau 12 : Position après 28 jours de simulation des 5400 CIVELLES avec une horloge interne non resynchronisable pour 27 expériences virtuelles</i>	154
<i>Tableau 13: Résultats des régressions logistiques des probabilités d'atteindre les limites de salure des eaux et de marée dynamique et de la proportion d'animaux en Dordogne par rapport à ceux ayant atteint les fleuves en fonction des modalités des paramètres caractéristiques d'une horloge interne non resynchronisable (entre crochet, l'intervalle de confiance de ce ratio à 95 %)</i>	155
<i>Tableau 14 : Position après 28 jours de simulation des 5400 CIVELLES avec une horloge interne resynchronisée pour 27 expériences virtuelles</i>	157
<i>Tableau 15 : Résultats des régressions logistiques des probabilités d'atteindre différents secteurs du système fluvio-estuarien et de la proportion d'animaux en Dordogne par rapport à ceux ayant atteint les fleuves en fonction des modalités des paramètres caractéristiques d'une horloge interne resynchronisée (entre crochet, l'intervalle de confiance de ce ratio à 95 %)</i>	158
<i>Tableau 16 : Valeurs des paramètres retenues par Lema et al. (2000) pour une horloge circadienne</i>	166
<i>Tableau 17: Synthèse des résultats des différentes hypothèses de synchronisation d'une horloge circatidale</i>	169

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

1. PROBLEMATIQUE

Le titre de cette thèse ne laisse aucun doute sur la place de la modélisation dans ce travail. Mais, avant tout, qu'est ce qu'un modèle et pourquoi l'utilise-t-on?

Un modèle représente, à un instant donné, la somme des connaissances accessibles afférentes à un domaine particulier (Coquillard et Hill, 1996). Il n'a donc pas vocation à clore définitivement une recherche mais au contraire il est soumis, comme le reste de l'activité scientifique, au processus historique de falsification (Popper, 1998). Il est une abstraction qui simplifie le système réel étudié en nous permettant d'apprendre quelque chose d'utile sur son fonctionnement (Coquillard et Hill, 1996). Il doit satisfaire à des critères pour juger de l'analogie avec la réalité observée, critères dont le choix dépend évidemment du but recherché (Mouloud, 1985). La simulation est, quant à elle, l'expérimentation sur un modèle (Gremy, 1985). Elle consiste donc à faire évoluer une abstraction d'un système au cours du temps afin d'aider à la compréhension du fonctionnement du système (Coquillard et Hill, 1996).

Les rapports entre le modèle et la réalité définissent les trois grands domaines d'application de la simulation : la construction des théories, la décision et la formation (Gremy, 1985).

Les deux derniers nécessitent une théorie bien établie et une validité du modèle jugée satisfaisante. Si des situations artificielles (qui ne se sont pas encore présentées dans la réalité) sont explorées, la simulation devient un outil de prévision et peut aider au choix d'une stratégie. Il peut alors être utilisé comme outil d'aide à la décision (Schmidt-Lainé et Pavé, 2002). Si des situations à forte valeur heuristique sont choisies, la simulation est alors un outil pédagogique qui permet à un néophyte de « découvrir » les principes de fonctionnement d'un système (Johnson, 1995).

La modélisation est également un outil d'accompagnement de la recherche, élément à part entière du processus de recherche. Le recours à la simulation se justifie en effet lorsque l'expérimentation directe est impossible ou lorsque les bases théoriques sur le phénomène étudié ne sont pas solides (Drogoul, 1993). En mettant en interaction les différentes composantes d'un système, elle révèle des propriétés émergentes et saisit des comportements incompréhensibles par la seule voie du réductionnisme (Coquillard et Hill, 1996). La modélisation conduit à une forme de synthèse, susceptible de favoriser le travail interdisciplinaire (Godard et Legay, 1992). La modélisation peut également, et ce n'est pas le moindre de ses intérêts, montrer des carences dans nos connaissances et nous aider à la détection et à l'énoncé de questions scientifiques valides (Pavé, 1994). Par le test de nouvelles hypothèses, l'utilisation des modèles permet aussi de progresser dans la

connaissance scientifique (Coquillard et Hill, 1996). L'exploration « du champ des possibles » à l'aide de simulations est donc une voie d'investigation complémentaire des travaux *in vivo* (Jolivet et Pavé, 1993).

Nous nous proposons d'appliquer la modélisation à l'étude de la population d'anguilles européennes. Nous verrons dans les paragraphes suivants que cette espèce se trouve dans une situation alarmante et que la pérennité de son existence constitue maintenant un enjeu sociétal et scientifique. Une approche par évaluations directes et simultanées des étapes clés de son cycle biologique, recrutement, stock en place et échappement, est envisageable bien que coûteuse. Elle se limite pour l'instant à des bassins versants de petite taille (Feunteun *et al.*, 2000). Une alternative consiste en la mise au point de modèles qui permettent de tester puis de généraliser des hypothèses biologiques sur le fonctionnement de la population et, à terme, d'évaluer et de comparer des scénarii de gestion (Jolivet et Pavé, 1993). Il est donc nécessaire de proposer un cadre conceptuel de sa dynamique de population. Toutefois, le corpus théorique sur ce sujet n'est pas encore complètement établi puisque les premières tentatives de modélisation ont seulement une dizaine d'années (Gascuel et Fontenelle, 1994; De Leo et Gatto, 1995; Dekker, 1996). Nous avons donc clairement positionné notre travail comme une modélisation d'accompagnement de la recherche. L'ambition est ainsi de synthétiser les connaissances actuelles sur l'écologie de l'anguille, de tester quelques hypothèses et d'identifier les éléments clés de la dynamique. Les applications envisagées du modèle, toujours en restant dans le cadre de l'acquisition de connaissance, concernent principalement la définition et l'évaluation de la pertinence des expérimentations et des observations à venir concernant cette espèce. Néanmoins, les modèles pourraient évoluer, à terme, vers des supports de formation voire vers des outils d'aide à la décision.

Plus précisément, nous nous sommes fixé deux objectifs particuliers. Nous avons cherché, tout d'abord, à modéliser le fonctionnement d'une fraction de population d'anguille dans un hydrosystème puis, dans un second temps, à préciser le premier processus de la dynamique continentale de l'anguille en simulant la migration des civelles d'anguille en estuaire. A chaque fois, nous avons insisté sur le choix de l'échelle de représentation, sur la prise en compte de la variabilité entre les individus et sur l'importance du spatial.

Pour lever toute ambiguïté sur la nature de ce travail, il est important de préciser dès à présent que nous avons consacré plus de temps à la conception et la réalisation des outils informatiques qu'à une exploitation intensive de ces modèles, limitant vraisemblablement la portée des conclusions écologiques.

2. PRESENTATION DE L'ANGUILLE EUROPEENNE

Notre travail s'est focalisé sur une espèce en particulier, l'anguille européenne *Anguilla anguilla*, même si des généralisations sont certainement possibles compte tenu des analogies existant avec les dynamiques des autres espèces d'anguillidés voire avec d'autres poissons migrateurs comme la grande alose (Martin Vandembulcke, 1999) ou le saumon atlantique (Dumas et Prouzet, 2003).

Précisons tout d'abord la position systématique de l'anguille, son écologie et l'état de sa population.

2.1. Position systématique

Les anguilles font partie de la super-classe des Poissons, de la classe des *Ostéichthyens*, de la sous-classe des *Apodes*, de l'ordre des *Anguilliformes* et de la famille des *Anguillidés* dont elles constituent le genre unique *Anguilla* (Blache *et al.*, 1973). Par ailleurs, elles appartiennent au superordre des Elopomorphes caractérisé par un stade larvaire présentant une morphologie et des adaptations originales (Pfeiler, 1999) et pouvant maintenant être considéré comme monophylétique (Inoue *et al.*, 2004).

Avec un squelette complètement ossifié, les anguilles se caractérisent par un corps serpentiforme avec une présence de nageoires pectorales mais une absence de nageoires pelviennes. Les nageoires impaires forment une lame continue sur le dos et sur la queue. Les écailles sont rudimentaires, la lèvre inférieure est débordante.

Il existe cinq espèces d'anguilles dans les régions tempérées ou subtropicales (Ege, 1939). Deux espèces se trouvent dans l'Atlantique nord, l'anguille européenne *Anguilla anguilla* (L.) colonise les façades est, de l'Islande à l'Afrique du Nord et l'anguille américaine *A. rostrata* (Lesueur, 1817) la façade ouest de l'Amérique du Nord jusqu'au Groenland. Les aires de reproduction de ces deux espèces se superposent, au moins partiellement, dans la mer des Sargasses (McCleave *et al.*, 1987). Les trois dernières espèces se trouvent dans l'Océan Pacifique, *A. japonica* (Temminck et Schlegel, 1847) en Chine et au Japon, *A. dieffenbachii* (Gray, 1842) et *A. australis* en Australie, en Nouvelle-Zélande et dans les îles Auckland. Les écologies de ces cinq espèces sont les mieux étudiées et les similitudes sur bien des points (Lecomte-Finiger, 2003) autorisent des extrapolations entre espèces même si la phylogénie montre des origines différentes (Aoyama *et al.*, 2001; Lin *et al.*, 2001).

Les régions intertropicales, abritent une dizaine d'espèces (pour une revue, Lecomte-Finiger, 2003; Froese et Pauly, 2004). Il est important de noter que la zone ouest pacifique constitue vraisemblablement le berceau du genre *Anguilla* (Aoyama et Tsukamoto, 1997; Tsukamoto et Aoyama, 1998; Aoyama *et al.*, 2001; Tsukamoto *et al.*, 2002).

2.2. Ecologie

L'anguille européenne, comme toutes les espèces d'anguillidés, est un migrateur amphihaline thalassotoque.

Un poisson est dit migrateur amphihaline (« diadromous » en anglais) si ses migrations (i) correspondent à des déplacements réguliers, sous dépendance physiologique, entre deux habitats de salinité différente, (ii) interviennent à des dates prévisibles et à des stades caractéristiques de son développement, (iii) concernent la majorité des membres d'une population et (iv) sont généralement obligatoires (Myers, 1949; Fontaine, 1975; McDowall, 1999). Toutefois, cette originalité comportementale n'implique ni traits communs d'histoires de vie ni unicité phylogénétique (Gross, 1987) même si chez certaines familles comme les anguillidés, elle semble avoir constitué une caractéristique ancestrale commune (McDowall, 1997).

Comme tout migrateur, l'anguille ne connaît pas l'endroit où elle va grandir mais retourne sur le lieu de sa naissance pour se reproduire (phylopatric). Parmi les migrateurs amphihalins, les thalassotoques (« catadromous ») sont ceux dont la zone de reproduction est située en mer alors que la croissance se déroule dans les eaux continentales, saumâtres ou douces (Myers, 1949; Fontaine, 1976; McDowall, 1999). A noter que la majorité des migrateurs thalassotoques est trouvée en zone tropicale (McDowall, 1987).

Depuis les travaux de Schmidt (1922), l'anguille européenne est considérée comme une espèce panmictique, *i.e.* l'ensemble des animaux se reproduisent aléatoirement au sein d'un même ensemble. Dans le cas de l'anguille, il était admis une unicité de lieu et de temps pour la reproduction. Des travaux récents ont mis en évidence une cline génétique latitudinal qui a conduit à remettre en cause cette hypothèse (Daemen *et al.*, 2001 ; Wirth et Bernatchez, 2001 ; Maes et Volckaert, 2002). Toutefois, dans la mesure où cette structuration spatiale n'est pas stable dans le temps (Maes *et al.*, 2003), il est prématuré et probablement injustifié de réfuter cette panmixie. Pour *A. rostrata* (Wirth et Bernatchez, 2003), *A. japonica* (Ishikawa *et al.*, 2001), *A. australis* et *A. dieffenbachii* (Smith *et al.*, 2001), la panmixie est également l'hypothèse privilégiée. Il y a donc équivalence entre les notions d'espèce, de population et de stock même si les deux dernières peuvent s'apprécier à l'échelle du bassin versant (il serait plus rigoureux de parler alors de fraction de population ou de stock).

L'anguille européenne se reproduit dans la mer des Sargasses (Schmidt, 1906), entre 23° et 30°N et entre 48° et 75°W (McCleave *et al.*, 1987). La répartition marine des anguilles concerne la moitié sud de l'océan Atlantique (Schmidt, 1922). En zone continentale, l'aire de colonisation historique s'étend des façades maritimes des différents pays côtiers d'Europe et

d'Afrique du Nord, entre une limite méridionale située en Mauritanie (30°N) et une limite septentrionale en mer de Barents (72°N). Le bassin méditerranéen et la Mer Noire sont également colonisés par l'anguille européenne jusqu'à 45°E (Ege, 1939) (Figure 1).

L'anguille connaît, comme les autres élopomorphes, un stade larvaire appelé leptocéphale. Une première métamorphose va la transformer en civelle (anguille non pigmentée) puis en anguille jaune (juvénile d'anguille). En fin de cycle, une nouvelle métamorphose va la préparer à la reproduction. A ce stade, elle est qualifiée d'anguille argentée.

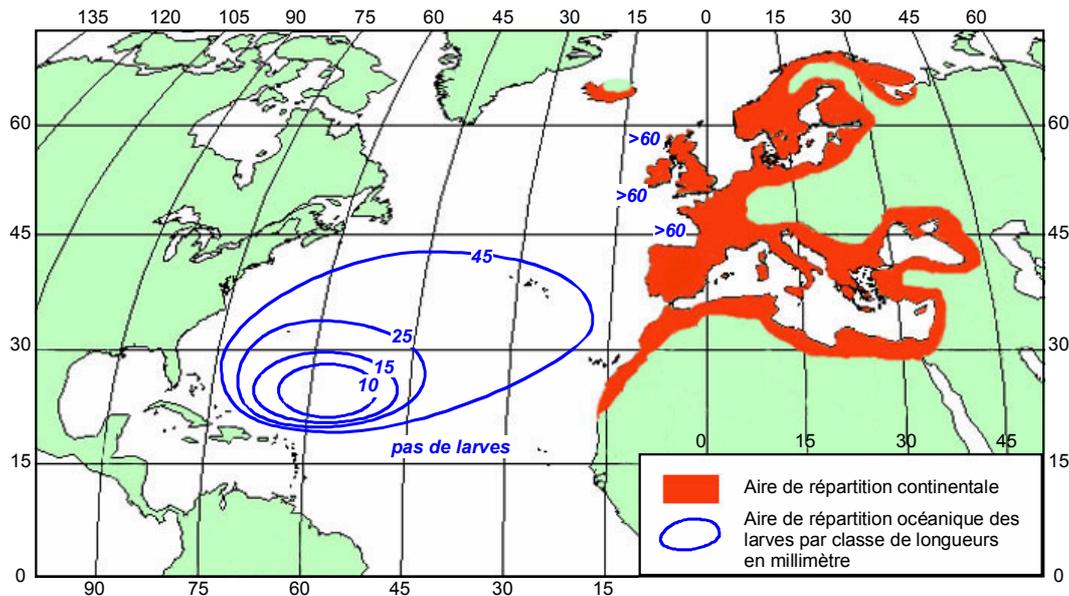


Figure 1 : Aire de répartition de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L. 1758), adaptée de Germain (1927) pour l'aire continentale et Schmidt (1922) pour la répartition océanique des larves

L'anguille européenne réalise donc deux migrations d'environ 6 000 km à travers l'Atlantique venant initier et terminer son cycle de vie. La France, par ses ouvertures sur l'océan Atlantique et la Méditerranée, se trouve idéalement placée au sein de l'aire de colonisation continentale. Tous les hydrosystèmes français sont donc potentiellement accessibles à l'anguille (Chancerel, 1994), même si les parties les plus amont des bassins versants en zone de montagne ne sont pas colonisées (Lambert, 1997).

Entre ces deux migrations, la croissance se déroule sur une période de 3 à 12 ans. On estime actuellement qu'une fraction des individus reste en mer ou en zone littorale (Deelder, 1960 ; Moriarty, 1987; Mounaix et Fontenelle, 1994; Tsukamoto *et al.*, 1998; Tzeng *et al.*, 2003).

L'anguille européenne, comme les autres espèces d'anguillidés, est semelpare (Fontaine *et al.*, 1982), c'est dire que tous les géniteurs meurent après la reproduction.

2.3. Situation alarmante des stocks d'anguille

La diminution de l'abondance de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) dans les habitats de croissance est avérée pour les cours d'eau français (Anonyme, 1984; Bruslé, 1990; Chancerel, 1994), espagnols (Lobon-Cervia, 1999) ou pour la Mer Baltique (Svärdson, 1976). Sa raréfaction se généralise à l'échelle européenne (Moriarty, 1990; Moriarty et Dekker, 1997; Dekker, 1998, 2000a, 2003b). Plus précisément, une forte diminution a été enregistrée au début des années 1980 après les forts niveaux d'abondance de la décennie précédente. Le facteur varie pour les jeunes stades, de 1 à 4 (Castelnaud *et al.*, 1994), voire de 1 à 100 pour la zone la plus septentrionale de l'aire de colonisation (Dekker, 2003b). Des suivis plus anciens montrent des chutes de captures dans certains systèmes dès le milieu du XX^{ème} (Dekker, 2003a). Une relative stabilisation est ensuite observée entre 1990 et 2000. Un minimum historique a été enregistré en 2001 (ICES, 2002). Cette raréfaction a conduit à considérer cette espèce comme en dehors de ses limites de sécurité biologique et les activités de pêche associées comme non durables (ICES, 1999). Actuellement, aucune information n'est disponible concernant l'évolution du stock resté en mer.

Le constat est similaire pour l'espèce américaine, avec une diminution importante de l'abondance à la marge de l'aire de colonisation continentale (Castonguay *et al.*, 1994a; Castonguay *et al.*, 1994b; Haro *et al.*, 2000; Casselman, 2003) qui a conduit à un classement identique au sein de l'ICES (2001). Une tendance à la baisse est également enregistrée pour l'anguille japonaise (Tatsukawa, 2003).

A une autre échelle de temps, le début des déclin démographiques des anguilles européenne et américaine a été estimé, à partir d'analyses génétiques, entre 8 000 – 11 000 et 50 000 – 75 000 ans avec une diminution plus précoce pour *A. rostrata* mais plus sévère pour *A. anguilla* (Wirth et Bernatchez, 2003). Cette diminution est concomitante avec les changements océaniques, diminution de l'intensité du Gulf Stream et déplacement des courants vers le sud, induits par la glaciation du Wisconsinien.

2.4. Causes de la diminution

Les causes évoquées pour la diminution des stocks d'anguilles sont multiples (Moriarty, 1987; Bruslé, 1994; Castonguay *et al.*, 1994a; Haro *et al.*, 2000; Feunteun, 2002; Starkie, 2003) et restent valides pour plusieurs espèces. Certaines causes concernent la phase continentale de l'anguille, conduisant à réduire, de manière directe ou indirecte, la biomasse potentiellement féconde qui quitte les eaux intérieures. Parmi elles, on peut citer :

- La contamination, depuis plus de vingt ans, de la majeure partie des anguilles européennes (Blanc, 1989) et américaines (Fries *et al.*, 1996) par un parasite *Anguillicola crassus* qui détériore la vessie natatoire. Il pourrait entraîner des

mortalités chez les anguilles subadultes durant les mois les plus chauds (Lefebvre *et al.*, 2002). Bien que la démonstration ne soit pas actuellement établie, ce parasite pourrait limiter la réussite de la migration transocéanique des futurs reproducteurs et par conséquent empêcher l'anguille de boucler son cycle vital (Kirk, 2003; Lefebvre *et al.*, 2003).

- La diminution des capacités reproductrices, migratoires, de résistance aux stress par l'effet des xénobiotiques (métaux lourds, molécules de synthèse,...), présents dans la majorité des milieux aquatiques continentaux (Bruslé, 1990; Hodson *et al.*, 1994; Couillard *et al.*, 1997; Robinet et Feunteun, 2002; Yamaguchi *et al.*, 2003).
- L'installation de nombreux obstacles à la migration, de montée comme de descente, intervenant de manière plus ou moins directe sur les caractéristiques (nombre, sex-ratio) du stock de géniteurs (Moriarty et Dekker, 1997; McCleave, 2001). Des effets similaires sont à craindre suite à la disparition progressive des habitats privilégiés de croissance liée aux aménagements des cours d'eau et de leurs annexes hydrauliques (Feunteun, 2002).
- Le risque de surpêche, avéré sur certains hydrosystèmes (Ciccotti, 1997 ; Dekker, 2000b ; Briand *et al.*, 2003), surtout si l'on considère les effets cumulatifs des nombreuses pêcheries européennes (Dekker, 2000a).
- Une augmentation de la mortalité naturelle avec l'explosion démographique de certains prédateurs suite à leur protection totale comme les populations de hérons (*Ardea sp.*) et de cormorans (*Phalacrocorax sp.*) depuis une vingtaine d'années (Feunteun et Marion, 1994; Adam, 1997).
- L'évolution (forcée ou non) vers une "marinisation" de l'espèce qui conduirait à une dynamique reposant de plus en plus sur des individus accomplissant l'ensemble de leur cycle de vie en mer (Moriarty, 1987; Tsukamoto *et al.*, 1998).

D'autres causes concernent la phase marine du cycle :

- un succès de la reproduction plus faible lié à la modification des fronts thermiques dans la mer des Sargasses susceptibles d'intervenir dans le rassemblement des géniteurs et le déclenchement de la reproduction (Castonguay *et al.*, 1994b),
- enfin, une mortalité plus importante des larves lors de la traversée océanique induite par une modification des courants liée aux changements climatiques globaux (Castonguay *et al.*, 1994a; Knights, 2003). Cette mortalité pourrait résulter d'un transport passif moins efficace (Castonguay *et al.*, 1994b; Westerberg, 1998), ou d'une diminution de la richesse trophique océanique (Desaunay et Guérault, 1997, Dekker, 1998 #1682).

Castonguay *et al.* (1994a) ont réalisé une synthèse critique des causes possibles de la diminution du recrutement de civelles dans le bassin du Saint-Laurent. La diminution, de plus de 99% au niveau du Lac Ontario, s'est produite aux alentours de 1982. Le maximum de l'effet des contaminants sur les anguilles argentées a été observé 10 ans avant cette diminution et l'amélioration de la qualité de l'eau dans les années 1980 ne s'est pas traduite par une restauration du stock. La détérioration des habitats dans cet hydrosystème remonte avant les années 60 et la diminution induite par ces aménagements sur les autres migrateurs intervient avant 1965. L'impact de la pêche, essentiellement ciblée au Canada sur l'anguille argentée et peu intense comparativement à celle pratiquée sur l'anguille européenne, ne semble pas à même d'expliquer l'importante diminution du recrutement. La modification des courants océaniques semble finalement l'hypothèse la plus probable. Elle est cohérente avec la diminution conjointe des deux espèces d'anguilles de l'Atlantique Nord (Castonguay *et al.*, 1994b). La corrélation entre un indicateur hydrostatique de l'Atlantique Nord et le recrutement sur lac IJsselmeer (Pays Bas) semble la confirmer (Knights, 2003).

Même si la cause océanique doit être privilégiée, il ne faut pas négliger les autres facteurs qui, agissant en synergie, amplifient vraisemblablement la diminution d'abondance du stock (Castonguay *et al.*, 1994a). C'est d'ailleurs parmi ceux-là que les gestionnaires trouveront des moyens d'actions dans un avenir proche.

3. ENJEUX ASSOCIES A L'ANGUILLE

L'anguille, de par son originalité écologique et la situation inquiétante de son stock, se trouve au centre d'enjeux sociétaux et scientifiques qui justifient la dynamique actuelle de recherche.

3.1. Enjeu de société

L'anguille européenne fait l'objet d'une pêche importante. Rien qu'en France, 410 tonnes de civelles et 302 tonnes d'anguilles subadultes ont été capturées en 1997 par les pêcheurs professionnels (Castelnaud, 2000). A l'échelle européenne, ce sont environ 500 tonnes de civelles et 20 000 tonnes d'anguilles subadultes qui sont pêchées annuellement (Dekker, 2003b). 25 000 personnes à travers l'Europe tirent un revenu de cette espèce (Moriarty et Dekker, 1997). Elle constitue également, pour certains pêcheurs de loisir une cible particulièrement appréciée.

Par ailleurs, elle subit également des mortalités indirectes liées à des activités industrielles (pompage, turbinage) qu'il est difficile actuellement de quantifier.

La diminution actuelle observée de la ressource et le risque de disparition d'un patrimoine naturel induit des conflits d'accès à la ressource au sein des instances de gestion (comme les Comités de gestion des poissons migrateurs ou COGEPOMI). Elle incite à la mise en place de plans de gestion intégrée (Commission des communautés européennes, 2003). Dans ce contexte, toute mesure qui réduit la mortalité et donc qui augmente l'échappement d'anguilles argentées d'un bassin versant vers la Mer des Sargasses est à promouvoir (Lambert *et al.*, 2003b). Plus précisément, ces plans devront non seulement encadrer les pêcheries, mais également intégrer des mesures concernant la restauration de la libre circulation et la protection des habitats essentiels de l'espèce. Des actions plus proactives, comme le déplacement d'animaux au sein d'un bassin versant, sont également envisageables (Knights et White, 1997). Toutefois contrairement à l'esturgeon européen (Lochet *et al.*, 2004) ou aux salmonidés (Aprahamian *et al.*, 2003), le soutien de population par déversement de poissons issus de pisciculture n'est pas à l'ordre du jour puisque la reproduction et l'élevage larvaire ne sont maîtrisés qu'en laboratoire (Tanaka *et al.*, 2001 ; Pedersen, 2003).

3.2. Enjeu scientifique

Pour accompagner ces politiques, les scientifiques cherchent à développer des outils d'aide à la décision publique, en particulier des tableaux de bord de suivi de l'espèce dont l'objectif est de renseigner le pilote d'un système sur l'état de ce système et de lui permettre d'agir pour satisfaire son objectif (Woillez et Rochard, 2003). Ces outils nécessitent le développement d'une base de connaissance sur l'espèce et de règles d'interprétation des résultats qui s'appuient sur une expertise des processus biologiques, perturbés ou non.

Sans être déconnectée des exigences imposées par la gestion, la compréhension de la dynamique d'une population constitue un objectif scientifique en soi. En particulier les mécanismes de régulation, liés ou non à la densité, sont des défis scientifiques car ils induisent des non-linéarités compliquant la prévision de la dynamique (Coquillard et Hill, 1996; Cury et Roy, 1996). Enfin, un regard évolutionniste sur le fonctionnement d'une population intéresse de plus en plus la communauté scientifique (Mayr, 1994).

L'anguille, par son caractère thalassotoque, présente une originalité par rapport aux autres migrateurs fortement étudiés, salmonidés en particulier. C'est la phase de croissance et non la reproduction qui est facilement accessible à l'observation. Les processus biologiques de cette partie du cycle pourront donc être explorés de manière privilégiée.

4. METHODE DE TRAVAIL

Pour répondre aux objectifs de compréhension de la dynamique continentale de la population et de la migration estuarienne des civelles, nous avons positionné notre travail dans le champ disciplinaire de la dynamique des populations centrée sur les individus en adoptant une démarche expérimentale de vie artificielle basée sur approche de modélisation orientée par le pattern.

Ce positionnement nous a évité, ou au moins a limité, les errances du modélisateur qui ne peut que difficilement résister aux chants des sirènes systémiques (tentation du modèle 1 :1 avec refus des simplifications) sur le bateau ivre de sa méthode (facilité apparente de développement, remise en cause perpétuelle). Mais restons sur la terre ferme, et avant de présenter la structure du document, précisons les trois points de ce positionnement.

4.1. La démarche expérimentale de vie artificielle

Nous avons adopté une démarche dite de « vie virtuelle » (Langton, 1989) qui cherche à reproduire la réalité telle qu'elle pourrait être plutôt que telle qu'elle est. En d'autres termes, il ne s'agit pas de caler systématiquement au plus près par rapport à des données observées mais d'imaginer les mécanismes sous jacents susceptibles de reproduire un phénomène dont la représentation virtuelle pourrait être confondue avec la réalité.

Une démarche expérimentale de simulation permet malgré tout d'avancer dans la connaissance (Grimm, 1999). Le principe de cette démarche se résume en 6 points (Mullon *et al.*, 2003) :

1. Formuler des hypothèses concernant les processus biologiques et leur couplage,
2. Définir une grandeur quantifiable qui résume la dynamique du système,
3. Identifier les facteurs supposés influencer cette grandeur,
4. Simuler le comportement du système pour toutes les combinaisons de facteurs,
5. Utiliser un outil statistique approprié pour vérifier que les résultats simulés respectent les caractéristiques du phénomène étudié et pour définir les facteurs expliquant significativement la variabilité de la grandeur retenue,
6. Interpréter biologiquement les résultats obtenus et accepter les conclusions, même inattendues.

Notre travail a cherché à éprouver les paradigmes du fonctionnement d'une population d'anguilles ou de la migration des civelles. Ces paradigmes sont des représentations idéalisées de la réalité, acceptées par une communauté scientifique et qui permettent de définir implicitement les problèmes et les méthodes légitimes d'un domaine de recherche (Kuhn, 1983). Les éprouver est donc une démarche naturelle. Elle vise à apporter plus de

finesse, d'extension et de précision à ce paradigme et, le cas échéant, à détecter des anomalies qui conduiront à le remettre en cause.

Même si nous avons surtout cherché à approfondir sur un plan théorique les choix de modélisation, nous avons souhaité connecter nos travaux à la réalité soit au travers de synthèses d'expériences publiées soit à partir de nos propres analyses statistiques de données de terrain.

4.2. L'approche de modélisation orientée par les patterns

Dans ce travail, nous avons abordé plusieurs phénomènes qui nous ont conduit à changer plusieurs fois d'échelles de temps et d'espace : le millier d'années et le continent européen pour les questions d'évolution, la dizaine d'années et le bassin versant pour la dynamique de population, la semaine et le tronçon de cours d'eau pour les processus biologiques, la journée et l'habitat estuarien pour les comportements et l'heure et la cellule pour les processus moléculaires. Cette approche multiscalaire nous est clairement imposée par la nature et la structure des phénomènes appréhendés (Grimm *et al.*, 1996). C'est pourquoi nous avons choisi d'inscrire notre travail dans une approche de modélisation orientée par les patterns (Grimm *et al.*, 1996; Railsback, 2001). En effet, un pattern écologique est une structure caractéristique et clairement identifiable dans la nature ou dans les données de la nature (Grimm *et al.*, 1996) ce qui permet de définir la granularité du modèle à construire et donne des éléments pour sa validation. Wiegand *et al.* (2003) proposent un cycle de modélisation basé sur cette approche que nous avons essayé de suivre (Figure 2). Il s'agit dans une première étape de définir un pattern écologique et de construire un modèle de dynamique de population susceptible de le reproduire. La deuxième étape vise à déterminer les paramètres à tester, leur gamme de variation ainsi que des hypothèses alternatives. La troisième étape a pour objet une comparaison systématique des résultats des simulations avec le pattern. On retrouve dans ces deux dernières étapes l'approche expérimentale proposée par Mullon *et al.* (2003). Enfin, la quatrième étape cherche à définir des prévisions secondaires vérifiables, c'est à dire des relations supplémentaires qui ne sont pas contenues dans le pattern initial ni dans les hypothèses du modèle et qui peuvent être vérifiées sur le terrain (Wiegand *et al.*, 2003).

4.3. Le champ disciplinaire de la dynamique des populations

L'ensemble de notre travail s'inscrit dans le champ disciplinaire de la dynamique des populations. Tout modèle démographique est une approche qui étudie une population en se basant sur une analyse des individus (Caswell et John, 1992). La reconnaissance de la primauté de l'individu dans l'organisation du système repose sur le principe d'individuation

ou d'idiosyncrasie. Ce principe, d'une part, confère à chaque individu une originalité en termes de comportement et de physiologie résultant d'une combinaison unique d'influences génétiques et environnementales (Huston *et al.*, 1988). Il place, d'autre part, clairement l'individu comme l'unité sur laquelle s'exerce la sélection naturelle (Lomnicki, 1999).

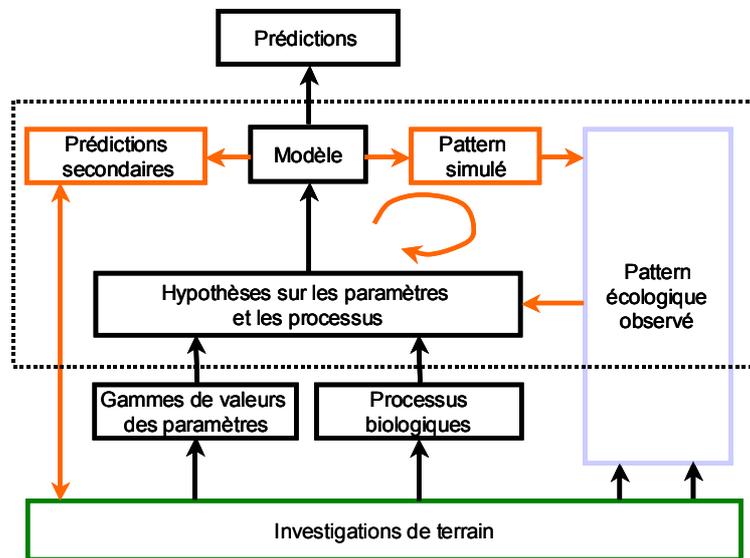


Figure 2 : Processus de modélisation (d'après Wiegand *et al.*, 2003)

En fonction du niveau de précision de l'information pris en compte, il est possible de classifier les modèles démographiques (Caswell et John, 1992). S'ils ne considèrent qu'une caractéristique populationnelle, ils sont qualifiés de modèles d'états populationnels (« p-state model »). C'est le cas des modèles globaux où la population se résume à son nombre d'individus. Dans ce cas, tous les individus sont identiques. Si les individus sont regroupés en fonction de caractéristiques communes (age, taille, statut physiologique, ...), on parle alors de modèle d'états individuels (« i-state model »). Il est possible de revenir à la population totale en calculant la valeur d'un état populationnel. Parmi ceux-ci, il est possible de distinguer deux types, les modèles de distribution d'état individuels (« i-state distribution model ») et les modèles de configuration d'états individuels (« i-state configuration model »). Les premiers travaillent avec des distributions, continues (distributions de probabilité) ou discrètes (vecteurs d'effectif). Les seconds considèrent les individus comme des entités discrètes dont les interactions avec l'environnement sont généralement reconnues comme locales. Ils sont, le plus souvent, appelés modèles individus-centrés (au sens strict). Finalement, cette classification trace un continuum entre ces derniers et les modèles globaux et permet aux auteurs, dans une vision œcuménique, de considérer tous les modèles démographiques comme centrés sur les individus (avec une définition plus large).

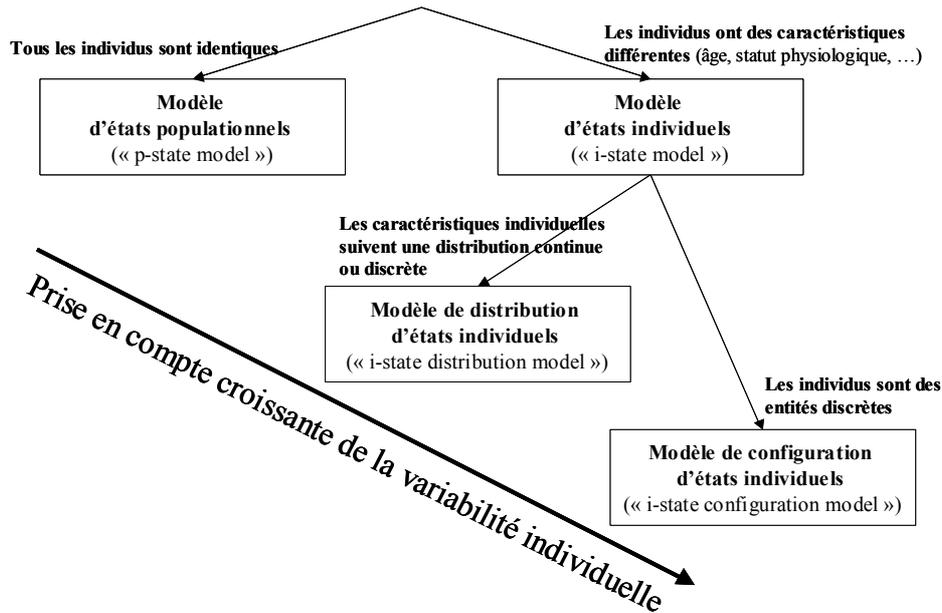


Figure 3 : Classification des modèles démographiques (d'après Caswell et John, 1992)

4.4. Structure du document

Après cette introduction de la problématique de ce travail, le deuxième chapitre de ce document présente l'étude de la dynamique de la fraction de population d'anguille à l'échelle d'un bassin versant. Elle se base sur le développement et l'exploration d'un modèle de distribution d'états individuels. Dans ce modèle, les individus sont regroupés en fonction de leur position dans l'hydrosystème, leur âge, leur sexe et stade de développement. La construction du modèle s'est déroulée en trois étapes constituant autant de sections de ce chapitre : (i) une analyse du cycle biologique de l'anguille afin d'arrêter la structure du modèle, (ii) la définition d'un pattern écologique à partir de la connaissance actuelle sur l'anguille, (iii) une synthèse détaillée des processus biologiques mis en jeu nous a permis de terminer la spécification du modèle. Les quatre sections suivantes présentent des utilisations du modèle, la première est une calibration des paramètres du modèle grâce à une confrontation avec le pattern écologique. La deuxième est une exploration de la structuration spatiale d'un stock d'anguilles dans un réseau hydrographique. La troisième regarde les conséquences sur la dynamique de population de la structure de la capacité d'accueil d'un bassin versant. La dernière présente une première analyse de sensibilité du modèle.

Le troisième chapitre s'attache à étudier la migration des civelles et la répartition du recrutement dans l'estuaire de la Gironde en insistant sur la modélisation du comportement. Pour se faire, nous avons développé un modèle individus-centré (modèle de configuration d'états individuels) où la civelle en estuaire est considérée comme une entité autonome évoluant dans un environnement hétérogène. Les deux premières sections de ce chapitre

présentent le cadre géographique et une synthèse bibliographique de la phénoménologie de la migration estuarienne. La troisième partie propose une analyse statistique originale de données de terrain sur la répartition spatiale des civelles dans la Gironde. Une analyse détaillée des mécanismes comportementaux de civelle en migration fait l'objet de la quatrième section. La cinquième partie synthétise les connaissances sous forme d'un pattern de migration estuarienne. La spécification du simulateur individus-centré est présentée à la cinquième section. La partie suivante regroupe les premières utilisations du simulateur qui nous ont permis d'affiner la compréhension du déplacement migratoire des civelles. La huitième partie est constituée par une analyse à une échelle moléculaire du mécanisme responsable du comportement de la civelle.

Le quatrième et dernier chapitre reprend les conclusions des deux chapitres précédentes, et dresse le bilan de ce travail.

CHAPITRE 2 : MODELE DE DYNAMIQUE CONTINENTALE DE L'ANGUILLE

L'objectif de cette partie est de traduire le fonctionnement de la fraction du stock d'anguilles à l'échelle du réseau hydrographique d'un bassin versant sous la forme d'un modèle numérique de dynamique de population.

Les tentatives de modélisation de la dynamique de l'anguille trouvées dans la littérature s'avèrent le plus souvent trop partielles. Soit, elles insistent sur un aspect comportemental (Lambert, 1994; Lambert *et al.*, 1995). Soit elles n'intègrent pas les déplacements (Gatto *et al.*, 1982; Vollestad et Jonsson, 1988; De Leo et Gatto, 1995, 1996; 2001 ; Feunteun, 2002) ou les limitent aux échanges entre secteurs estuarien et fluvial (Gascuel et Fontenelle, 1994). Soit elles ne traitent que du déplacement (Smogor *et al.*, 1995 ; Ibbotson *et al.*, 2002). Soit elles se focalisent sur l'aspect halieutique du système, à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce (Dekker, 2000c) ou d'un hydrosystème particulier (Naismith et Knights, 1990; Dekker, 1996; Adam, 1997; Dekker, 2000b). Il était donc légitime d'essayer de proposer un cadre conceptuel plus large de cette dynamique. Nous avons choisi de ne pas localiser géographiquement notre modèle mais de porter une attention particulière sur l'importance et les conséquences de la représentation du spatial et des effets densité dépendants.

La conception du modèle s'est appuyée sur l'analyse du cycle biologique puis sur la définition d'un pattern écologique et enfin sur une synthèse bibliographique de chaque processus biologique. Le premier point nous a permis d'identifier les variables d'état du modèle. Le deuxième nous a aidé à identifier les processus biologiques et nous a donné des critères de validation pour la calibration du modèle, le troisième nous a permis de choisir les représentations mathématiques des processus à inclure dans le modèle.

Après cette définition de la structure du modèle, nous avons confronté le pattern avec les résultats des simulations de plusieurs jeux de paramètres afin de terminer la paramétrisation des valeurs pour lesquelles nous ne disposons pas d'information dans la littérature.

Les deux utilisations suivantes du simulateur ont cherché à explorer la structuration spatiale d'un stock d'anguille à l'échelle d'un hydrosystème, d'une part celle induite par la dynamique propre de l'anguille, d'autre part celle entraînée par une variabilité de la capacité d'accueil du réseau hydrographique.

Enfin, nous avons mené une analyse de sensibilité pour identifier les processus qui devront faire l'objet d'un soin particulier lors de futurs calages sur des données réelles.

1. CYCLE BIOLOGIQUE

Cette première étape de la conception du modèle repose sur une description du cycle biologique de l'anguille européenne ainsi que celui des autres anguillidés. Nous avons ainsi

identifié les stades à intégrer dans le modèle. Une rapide analyse historique nous a permis de préciser les critères et les concepts grâce auxquels ce cycle a pu être établi et nous a donné quelques éléments sur les processus sous-tendant la dynamique.

Par sa valeur paradigmatique, un cycle biologique oriente les recherches sur l'écologie d'une espèce. Il est à la base de la traduction de la dynamique de population sous forme de modèle (Caswell, 2001).

1.1. Les stades biologiques

Dès 1684, Redi décrit les trois phases de la vie des anguilles, la migration des adultes vers la mer, la ponte en mer et la remontée en eau douce des juvéniles. Il faut attendre 1896 pour que Grassi et Calandruccio réfutent définitivement la viviparité de l'anguille et qu'ils démontrent que le *Leptocephalus brevirostrum* décrit par Kaup en 1856 n'est autre que la larve d'anguille avant le stade civelle. Entre 1904 et 1922, Schmidt localise le lieu de ponte au centre de la Mer des Sargasses et argumente en faveur de l'unicité du stock d'anguille européenne (Bertin, 1951).

A partir de là, six stades sont identifiés dans le cycle de l'anguille (Figure 4), essentiellement sur des critères morphologiques. Quatre principaux distinguent l'œuf, la larve leptocéphale, l'anguille jaune et le géniteur. Deux stades intermédiaires correspondent aux deux métamorphoses, d'une part la civelle entre la leptocéphale et l'anguille jaune et d'autre part l'anguille argentée entre l'anguille jaune et le géniteur.

- Stade « œuf » : Jamais aucun œuf d'anguillidé n'a été récupéré dans le milieu naturel (Nilo et Fortin, 2001). Les informations disponibles proviennent donc uniquement d'expérimentations. Les œufs mesurent en moyenne 1 mm à la ponte ; ils ont une forme ellipsoïdale (Tesch, 1993). Ils sont pélagiques (Tanaka, 2003) mais leur densité par rapport à l'eau de mer est variable (Seoka *et al.*, 2003). L'éclosion commence une quarantaine d'heures après la fécondation (Tanaka, 2003). La longueur des larves à l'éclosion est comprise entre 2,5 et 3,0 mm (Prokhorchik, 1986). La résorption vitelline intervient une dizaine de jours après l'éclosion (Pedersen, 2003).
- stade « leptocéphale » : il s'agit d'un stade larvaire caractérisé par des individus en forme de feuille de saule. La tête, petite, est comprimée latéralement d'où leur nom. Chez les anguillidés, la queue est arrondie. La longueur des larves capturées varie entre 5 et 80 mm (Schmidt, 1906). Ce stade, commun à tous les élopomorphes, est considéré comme une solution adaptative aux problèmes d'osmorégulation en zone marine (Hulet et Robins, 1989).

- stade « civelle » : il correspond à la métamorphose leptocéphale - anguille jaune ; ce qui se traduit par un changement de forme et une perte de poids liée à un arrêt d'alimentation. La mise en place progressive de la pigmentation a fait l'objet d'une codification avec définition de stades successifs (Strubberg, 1913; Elie *et al.*, 1982).

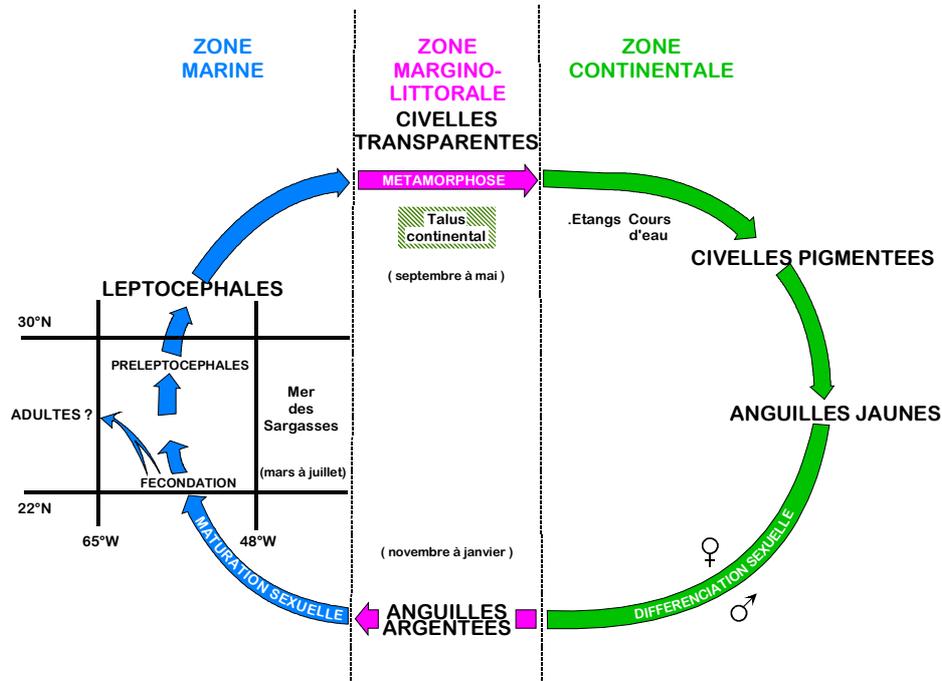


Figure 4: Cycle de vie de l'anguille européenne proposé par le groupe national anguille français (Anonyme, 1984)

- stade « anguille jaune » : il regroupe les individus ayant terminé leur pigmentation et qui s'alimentent. Ces individus se caractérisent par une coloration jaune-verte uniforme du dos et des flancs.
- stade « anguille argentée ». il correspond à la dernière métamorphose qui s'accompagne d'une modification de la livrée de l'animal avec une ligne latérale séparant très nettement le dos de couleur sombre des flancs argentés. L'augmentation du diamètre de l'œil associée à un développement de pigments rétiniens caractéristiques des poissons abyssaux et la vascularisation de la vessie natatoire (Fontaine, 1994) sont observés chez ces individus encore immatures. Les travaux actuels de physiologie ont permis en effet de déceler avant l'apparition des modifications morphologiques externes des modifications internes (augmentation du rapport gonadosomatique, des hormones hypophysaires gonadotropes) traduisant le début de la métamorphose (Durif, 2003). Le passage

entre anguille jaune et anguille argentée semble donc être un phénomène continu. A noter que des phénomènes de régression d'une anguille argentée vers une anguille jaune sont possibles.

- stade « géniteur » : Après la migration de reproduction, les individus effectuent réellement leur maturation sexuelle (Dufour et Fontaine, 1985). Cette phase ainsi que la reproduction en elle-même et la mort qui s'en suit sont encore peu connues (Dufour, 1994). Des photographies réalisées en grande profondeur (Robins *et al.*, 1979) ont montré, une fois, un individu ressemblant à une anguille arrivée à maturité sexuelle en conditions expérimentales, apportant ainsi le premier élément de confirmation de la description réalisée en conditions expérimentales.

Dans les cycles actuels (Anonyme, 1984 ; Sorensen, 1984, Dekker, 2003 #1815), la tendance est d'identifier un septième stade dénommé civelle pigmentée, anguillette (« elver »). Ce stade apparaît très ambigu. Elie *et al.* (1982) considèrent qu'il faut le réserver aux animaux à partir du stade VI de la première métamorphose sans en fixer la limite supérieure. Adam (1997) le définit comme une anguille jaune en migration alors que Vollestad et Jonsson (1988) préfèrent le définir comme des anguilles n'ayant passé qu'un été après leur métamorphose.

1.2. Les éthophases

Tsukamoto *et al.* (1998) ont établi que certaines anguilles argentées capturées en mer n'ont jamais connu l'eau douce. Des patrons migratoires intermédiaires ont ensuite été décrits correspondant à des anguilles ayant séjourné uniquement en eau saumâtre ou ayant réalisé des allers-retours entre l'eau douce et l'eau salée (Tzeng *et al.*, 2000 ; Tsukamoto et Arai, 2001). Tsukamoto et Arai (2001) ajoutent au cycle biologique classique deux boucles migratoires, l'une marine, l'autre estuarienne (Figure 5).

Sans remettre en cause la succession des stades du cycle biologique, la description de ces nouvelles boucles migratoires rend, à notre avis, ambiguë l'utilisation du terme « écophase » qui identifie un stade de développement en fonction de son adaptation à des conditions écologiques particulières. Nous proposons d'identifier plutôt des éthophases, combinaisons entre stades biologiques et type de comportement de déplacement :

- la migration des larves leptocéphales avec des déplacements verticaux suivant un rythme circadien (Schmidt, 1906),
- la migration portée des civelles avec rythme circatidal (Gascuel, 1986; Wippelhauser et McCleave, 1987; Elie et Rochard, 1994),

Tableau 1 : Calendrier des éthophases

Ethophase	période ou durée
Leptocéphale en migration océanique	De 7 à 10 mois entre mai et septembre (Lecomte Finiger, 1994) ou 3 ans (Schmidt, 1909; McCleave <i>et al.</i> , 1998). Cette variabilité suivant les auteurs s'explique par une controverse sur la méthode d'estimation de l'âge en jours des leptocéphales
Passage des civelles en estuaire	Présence toute l'année, présence maximale de novembre à mars pour la majeure partie des zones littorales françaises (Lecomte Finiger, 1978; Desaunay <i>et al.</i> , 1993; Elie et Rochard, 1994)
Migration anadrome des civelles et anguilles jaunes en cours d'eau	De mai à octobre avec un maximum en juin et juillet (Vollestad et Jonsson, 1988; Baras <i>et al.</i> , 1994; Legault, 1994)
Sédentarisation	Pendant 3 à 12 ans dans la quasi-totalité des sites (variabilité en fonction du sexe de l'individu et des caractéristiques de son habitat) (Lee, 1979; Vollestad et Jonsson, 1988; Fontenelle, 1991; Adam, 1997)
Migration de dévalaison	Octobre à mars en France - Déclenchement lié majoritairement aux premières variations significatives de température et de débit en début d'automne (Vollestad et Jonsson, 1986 ; Durif <i>et al.</i> , 2003)
Migration océanique de reproduction	De 6 mois à 1 an (van Ginneken et van den Thillart, 2000)
Reproduction océanique	De mai à juin (Schmidt, 1922; Vladykov et March, 1975; Desaunay et Guérault, 1997)

1.3. Justification de la modélisation de la partie continentale du cycle biologique

Le cycle biologique peut se diviser en deux parties. La première permet de passer des jeunes anguilles (ou recrutement) aux anguilles argentées qui partent pour la mer des Sargasses. Elle correspond principalement à la phase continentale du cycle. La seconde moitié relie les abondances de géniteurs avec les juvéniles colonisant les réseaux hydrographiques. Elle correspond à la phase marine du cycle biologique et se traduit classiquement en halieutique par une relation biomasse féconde – recrutement (Ricker, 1980). Toutefois, cette relation est sujette à débats chez l'anguille. Certains auteurs la considèrent comme improbable (Gascuel et Fontenelle, 1994) du fait de la fécondité importante de l'anguille (Boëtius et Boëtius, 1980; Barbin et McCleave, 1997) et de la forte mortalité au stade leptocéphale (plus de 95 % selon Tesch, 1980). Toutefois, il n'y a pas de raisons pour que l'anguille diffère des 364 stocks exploités étudiés pour qui le recrutement moyen est plus faible quand le stock parental est faible (Myers et Barrowman, 1996). Plus que son existence, c'est donc la nature de cette liaison et notre capacité à la déterminer qui sont problématiques (Koslow, 1992). D'ailleurs, dans une approche précautionneuse, il est recommandé de l'intégrer dans la conception du plan de gestion (ICES, 2001) et Dekker (2003a) vient de proposer un graphe reliant des indices de recrutement et de débarquement, première ébauche d'une relation stock-recrutement à l'échelle de l'espèce.

Nous avons choisi de ne pas rentrer dans cette controverse et de limiter le modèle à la simulation de la partie continentale du cycle biologique. Cette limitation pose d'autant moins de problème que l'anguille étant semelpare, les individus quittant un réseau hydrographique n'interfèrent plus dans la dynamique de cette fraction de stock. Cette approche permet de calculer une production moyenne d'anguilles argentées pour une quantité de recrues donnée (Gascuel et Fontenelle, 1994) en s'inspirant des modèles de rendement par recrue développés en halieutique (Brethes et O Boyle, 1990).

Il est possible de décomposer cette phase continentale du cycle biologique en trois parties. Le parallélisme avec les thèmes à aborder dans un plan de restauration de cette ressource (Commission des communautés européennes, 2003) prouve que cette limitation n'est pas préjudiciable à la gestion. La première partie concerne le flux entrant d'anguilles (civelles et petites anguilles jaunes). Elle donne une indication de l'état de « santé » de l'ensemble de la population (sous réserve de rejeter l'hypothèse d'un attrait des civelles par les anguilles présentes sur un hydrosystème) et des informations sur la qualité et la quantité de la ressource disponible à l'échelle d'étude considérée. La deuxième partie concerne la fraction

de population résident dans un hydrosystème (anguilles jaunes). Elle permet d'appréhender la dimension territoriale de la dynamique de l'anguille en visualisant, outre le niveau de recrutement continental de l'espèce, l'impact de facteurs locaux (obstacles, pollution, exploitation,...) pour aboutir à un échappement de géniteurs. La troisième partie a pour objet le flux sortant (anguille argentée). Elle vise à définir des éléments quantitatifs sur le flux susceptible de participer à la reproduction et renseigner sur l'efficacité des actions de gestion.

1.4. Différents états dans le modèle

Cette analyse du cycle biologique permet d'identifier cinq états (« states ») intégrables dans un modèle de dynamique de la fraction continentale de la population d'anguille. Ils correspondent au croisement des stades biologiques et du sexe : jaune indifférencié, jaune femelle, jaune mâle, argenté femelle et argenté mâle. Le stade civelle est intégré dans le premier état.

Nous avons intégré explicitement les trois états jaunes dans la structure du modèle. Par convention, ils sont indicés avec la lettre k dans les formules. La valeur 1 correspond à l'état jaune indifférencié, 2 à jaune femelle et 3 à jaune mâle. Par contre, nous avons considéré les deux états argentés comme des sorties du simulateur puisque, dans la version actuelle de notre modèle (pas de régression des argentées), ils n'interfèrent plus avec la dynamique.

2. PATTERN ECOLOGIQUE

Après avoir défini les éléments constitutifs de notre modèle, nous avons adopté une approche de modélisation orientée par les patterns (Grimm *et al.*, 1996; Railsback, 2001) afin d'identifier, dans un premier temps, les processus biologiques sous jacents à la dynamique de la population de l'anguille en zone continentale. Rappelons qu'un pattern écologique est une structure caractéristique et clairement identifiable dans la nature ou dans les données de la nature (Grimm *et al.*, 1996). En fin de conception, ce pattern sera utilisé pour calibrer le modèle.

A partir de la littérature, nous avons identifié un pattern écologique de base en quatre points.

1. La production en anguilles argentées d'un réseau hydrographique n'est pas illimitée
2. Une diminution de l'intensité du recrutement (arrivée des civelles) induit une variation du sex ratio du stock en place ou du flux dévalant en faveur des femelles (Rossi *et al.*, 1987) pouvant même aller jusqu'à l'inversion du sex ratio (Svärdson, 1976; Parsons *et al.*, 1977; Poole *et al.*, 1990).
3. La densité d'anguilles, en amont de la limite de marée dynamique, décroît de manière exponentielle avec la distance à la mer (Sloane, 1984a ; Smogor *et al.*, 1995; Ibbotson *et al.*, 2002).

4. Quand il n'est pas complètement déséquilibré, le sex-ratio évolue vers l'amont en faveur des femelles (Aprahamian, 1988; Oliveira, 1999).

Les deux premiers points concernent le fonctionnement global de la population d'anguilles dans l'hydrosystème, les deux derniers précisent la structuration de la population à l'intérieur du bassin versant.

Un cinquième point, corollaire du point 2, permet de définir un pattern étendu :

5. Dans tout bassin, le sex ratio évolue avec l'augmentation du recrutement d'une situation complétement dominée par les femelles à une situation complétement dominée par les mâles.

Le premier point apparaît comme tout à fait raisonnable même si aucune observation directe de cette limitation n'est relatée dans la littérature. Il est évident qu'un bassin versant ne peut accueillir à l'infini des anguilles. A noter que dans la théorie halieutique, la régulation se trouve généralement plutôt dans la relation entre les géniteurs et les juvéniles que dans la relation juvéniles - géniteurs (on parle classiquement pour cette dernière de droite de remplacement).

Le deuxième point s'appuie sur des observations du sexe-ratio dans des systèmes qui ont connu des diminutions naturelles des arrivées de jeunes individus (Baltique, rivières anglaises, lagunes adriatiques) ou une augmentation artificielle du recrutement (transfert d'animaux dans un Loch irlandais). Ces observations sont en accord avec les expériences, synthétisées plus loin, montrant un déterminisme du sexe fonction des caractéristiques environnementales.

Le troisième point reprend les résultats des ajustements de courbes reliant l'évolution de l'abondance en fonction de la distance à la limite de marée dynamique dans des rivières de Virginie et d'Angleterre. Il est clair que ces tendances exponentielles négatives n'interdisent pas des fluctuations locales en réponse à des caractéristiques particulières dans certains compartiments du réseau hydrographique.

Le quatrième point reformule les observations classiques qui montrent surtout des mâles en bas de bassin versant et quasi exclusivement des femelles plus en amont. Il ne cherche pas à en expliquer les mécanismes sous jacents.

Le cinquième point est une déduction logique et naturelle du point 2 dont la validité sera discutée ultérieurement.

Le pattern ainsi défini repose donc plus sur une synthèse d'observations réalisées sur des bassins versants différents plutôt que sur la documentation précise d'une situation particulière. Il reprend les « évidences » couramment admises par les spécialistes de l'écologie de l'anguille. A ce titre, il représente un paradigme (Kuhn, 1983) de la dynamique

continentale de la population d'anguilles et non pas une réalité directement observable. Il est clair qu'il est associé à des anguilles telles que notre connaissance actuelle nous permet de les comprendre et donc qu'il est amené à évoluer. Enfin, nous estimons qu'il est facilement généralisable aux autres anguillidés puisqu'il ne repose pas uniquement sur la littérature concernant *A. anguilla*.

Nous avons ensuite identifié les processus biologiques nécessaires pour reproduire ce pattern. En premier lieu, dans la mesure où le recrutement doit pouvoir varier (points 1 et 2, un processus d'entrée dans le système doit être intégré dans le modèle. La production limitée (point 1) implique la prise en compte de processus de sortie du système (mortalité et départ des argentées) dont certains doivent être dépendants de la densité. La prise en compte de différents états (points 2 et 4) nous conduit à simuler un processus de différenciation sexuelle qui doit dépendre de la densité. La répartition spatiale des anguilles (points 3 et 4) implique la modélisation des déplacements au sein d'un bassin versant.

Pour un souci de simplicité et dans la mesure où le pattern choisi ne l'exige pas, nous avons choisi de ne pas intégrer explicitement la croissance. La version actuelle du modèle est donc structurée en âge. Cela revient à considérer implicitement un lien univoque entre la longueur et l'âge des individus.

3. PRESENTATION DU MODELE

Notre approche reprend les concepts proposés par Gascuel et Fontenelle (1994) sans se limiter aux seuls stocks estuarien et fluvial. Il entre dans la catégorie des modèles matriciels (Caswell, 2001) bien que le corpus mathématique associé à ces modèles ne soit pas réellement exploité. Il peut également être qualifié de modèle à base de processus puisque chaque processus biologique est traduit sous forme d'une matrice de transfert modifiant les effectifs des états individuels.

Notre modèle est entièrement déterministe, *i.e.* aucune composante aléatoire n'est introduite dans la simulation des processus biologiques. En effet, la stochasticité rend les résultats plus difficiles à interpréter (McCleave, 2001) même si elle permet de mieux intégrer les aléas environnementaux et les variabilités individuelles.

3.1. Le temps

Le pas de temps retenu pour la simulation est la semaine (52 pas dans une année). Toutefois pour ne pas surcharger les matrices, les classes d'âge restent annuelles même si l'âge en année décimale intervient dans les processus. En s'inspirant des travaux de Charles

et al. (2000), des processus agissant à l'échelle annuelle (vieillesse) sont combinés à d'autres agissant à l'échelle hebdomadaire (migration, mortalité,...).

3.2. Le réseau hydrographique virtuel

3.2.1. Structure

Les compartiments spatiaux correspondent au découpage du réseau hydrographique d'un bassin versant en zones homogènes de longueur constante. Le compartiment n'a pas de références métriques euclidiennes explicites (pas de largeur ni de longueur en mètre par exemple). Les distances s'expriment donc en nombre de compartiments.

Nous avons travaillé sur un bassin virtuel, le plus simple possible, constitué d'une succession linéaire de 25 compartiments sans affluents. Le compartiment 1 constitue le compartiment estuarien le plus aval. Aucune entrave à la libre circulation des poissons (barrage) n'est prise en compte entre les compartiments.

L'implémentation permet toutefois de faire évoluer à souhait cette structure pour, par exemple, tester à terme l'effet de la ramification du réseau hydrographique ou d'une connectivité variable entre compartiments sur la dynamique de population.

3.2.2. Capacité d'accueil

a) *Définition*

Les caractéristiques pertinentes d'habitat (surface, température, vitesse du courant, qualité des habitats, richesse trophique, ...) d'un compartiment sont résumées au travers de la seule capacité d'accueil du compartiment (« carrying capacity »). En nous inspirant de la synthèse de Dhondt (1988), elle est définie comme l'effectif pondéré (équivalent à une biomasse) susceptible d'être supporté par un compartiment spatial pendant une longue période, indépendamment de la dynamique de la population. Cette notion fera l'objet d'une analyse détaillée au paragraphe 6 de ce chapitre. Le rapport entre la somme pondérée des effectifs présents et la capacité d'accueil renseigne sur le taux de saturation de la capacité d'accueil d'un compartiment donné. Dans un souci de simplicité, nous avons choisi de n'intégrer dans le modèle ni variabilité spatiale ni dynamique temporelle de cette capacité d'accueil.

Le calcul de la pondération (égale à la contribution relative d'une anguille d'un âge donné à la saturation du compartiment où elle se trouve) s'appuie sur plusieurs hypothèses. Tout d'abord, nous considérons que les anguilles jeûnant ne saturent pas la capacité d'accueil d'un compartiment. Civelles et anguilles argentées ont donc une pondération nulle. Ensuite, nous supposons que, quel que soit son sexe, plus l'animal vieillit, plus il grandit, plus ses exigences trophiques sont grandes, plus il sature le compartiment. La pondération des

anguilles jaunes de plus de 1 an dépend donc uniquement de l'âge. Ces deux premières hypothèses reposent sur une interprétation trophique de la capacité d'accueil. Troisièmement, les compétitions intra spécifiques sont largement simplifiées. Les anguilles sont interchangeables au prorata de leur pondération. A titre d'illustration, une anguille de pondération 0,8 sature un compartiment de la même manière que deux anguilles de pondération 0,4. Bien qu'ils commencent actuellement à être mis en évidence (Glova *et al.*, 1998; Baisez, 2001; Glova, 2001), les phénomènes de préférundum d'habitat ou de dominance sont négligés en considérant qu'à l'échelle du compartiment, l'offre des différents habitats n'est pas limitante. Enfin, nous avons supposé que tous les mécanismes de régulation dépendant de la densité jouent uniquement au travers de cette saturation de la capacité d'accueil. Ces deux dernières hypothèses permettent de ne calculer qu'une capacité d'accueil par compartiment.

b) Choix d'implémentation

La capacité d'accueil ca_i pour chaque compartiment i est fixée à 200 équivalent anguilles de 13 ans.

La formule suivante, inspirée d'une courbe de la croissance en masse, permet de calculer la contribution $w_j(t)$ d'un individu de classe d'âge j (variant de 0 à j_{\max}) à la saturation d'un compartiment.

$$w_j(t) = \begin{cases} 0 & \text{si } ageDecimal_j(t) < 1 \\ \left[\frac{1 - e^{-\alpha_w(ageDecimal_j(t)-1)}}{1 - e^{-\alpha_w j_{\max}}} \right]^3 & \text{si } ageDecimal_j(t) \geq 1 \end{cases}$$

α_w mesure l'intensité de la relation entre la saturation et l'âge de l'anguille, la valeur de ce paramètre reste à déterminer. Avec cette formule, une anguille commence à saturer un compartiment après son premier anniversaire et le sature de plus en plus à mesure qu'elle vieillit (Figure 6). A partir d'un certain âge, l'augmentation peut éventuellement se ralentir..

La saturation d'un compartiment spatial $sat_i(t)$ correspond alors au rapport entre la somme des effectifs $N_{i,j,k}(t)$ pondérés par $w_j(t)$ et la capacité d'accueil ca_i .

$$sat_i(t) = \frac{\sum_{k=1}^3 \sum_{j=0}^{j_{\max}} w_j(t) N_{i,j,k}(t)}{ca_i}$$

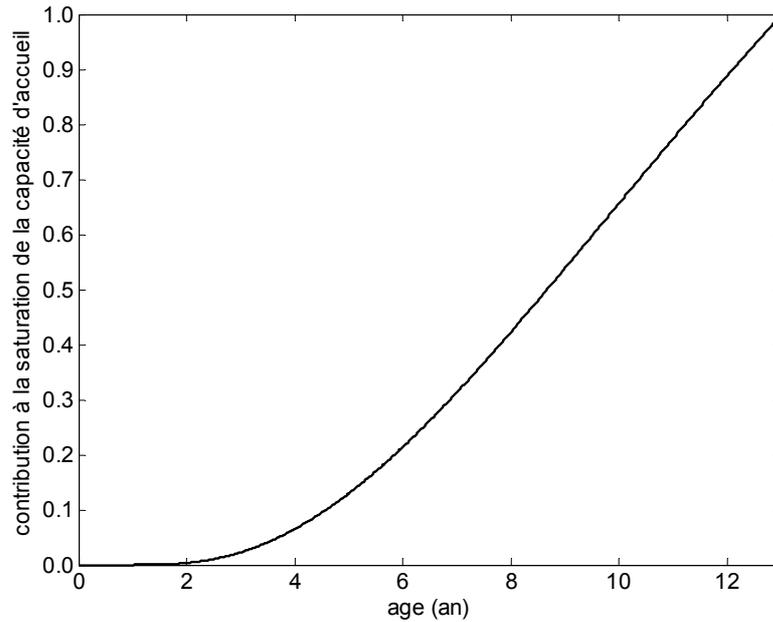


Figure 6 : Exemple de courbe de pondération aux âges utilisée dans la saturation de la capacité d'accueil ($\alpha_w = 0,1262$)

3.3. Les processus

La conception du simulateur s'est ensuite appuyée sur une analyse des processus biologiques. Pour chacun d'entre eux, nous avons proposé une synthèse écologique afin d'en donner une définition précise et d'identifier les points importants à intégrer, puis passé en revue les tentatives de modélisation et enfin présenté nos propres choix d'implémentation.

La représentation informatique des processus a été réalisée en essayant de limiter le nombre de paramètres (principe de parcimonie) et les temps de calcul (optimisation du code) tout en respectant les principes théoriques des mécanismes mis en jeu.

Un processus peut dépendre de l'état (indifférencié, jaune femelle ou jaune mâle), de l'âge des poissons, des caractéristiques des compartiments spatiaux résumées par la capacité d'accueil. Il se déroule sur tout ou partie de l'année.

Nous avons fixé les paramètres concernant la saisonnalité des processus et la dépendance vis à vis de l'âge. Les périodes de recrutement et d'argenture dépendant grandement des conditions environnementales du bassin versant, nous avons retenu, autant que faire se peut, des valeurs correspondant à une situation dans la partie médiane de l'aire de répartition (Golfe de Gascogne). Toutefois, lorsque le modèle intégrera à terme explicitement la croissance en longueur, il sera plus pertinent de faire varier les longueurs plutôt que les âges à la différenciation sexuelle, à l'argenture et vraisemblablement à la sédentarisation.

Les autres paramètres sont fixés lors de la phase de calibration du modèle (paragraphe 0 de ce chapitre).

3.3.1. Le vieillissement

Par choix de modélisation, seule la vie continentale des anguilles est considérée. L'âge des civelles est fixé à 0 an. Avec cette convention, la durée de migration transocéanique est implicitement de moins de 1 an comme le proposent Lecomte-Finiger (1994) bien que d'autres auteurs la contestent (McCleave *et al.*, 1998). Toutefois l'acceptation d'une migration sur 3 ans (Schmidt, 1922) ne remettrait pas en cause la structure du modèle, il suffirait de décaler l'ensemble des âges de 2 unités.

La dernière classe d'âge correspond aux âges 12 ans et plus. En effet, bien que l'estimation de l'âge soit souvent sujette à discussion (Svedäng *et al.*, 1998), il semble que dans des systèmes non faiblement productifs les animaux de plus de 12 ans de vie continentale soient rares (Adam, 1997).

La date anniversaire est fixée à la première semaine de mai (semaine 18, *semaineAnniversaire* = 18). Elle correspond au milieu de la période de reproduction estimée habituellement de mars à juin (Schmidt, 1922; Boëtius et Boëtius, 1985) bien que des spéculations à partir d'estimations de l'âge journalier des civelles donnent une reproduction plus étalée (Wang et Tzeng, 2000) voire continue toute l'année (Desaunay *et al.*, 1993). A cette date, l'essentiel du flux de civelles migrantes est passé (Elie, 1979 ; Elie et Rochard, 1994) et la migration des anguillettes n'a pas encore commencé (Guillouët *et al.*, 2002). Enfin, la ligne d'arrêt de croissance apparaît à ce moment (Mounaix, 1992; Panfili, 1993). Classiquement, à chaque semaine anniversaire, les effectifs sont décalés d'une classe d'âge et ceux des deux dernières classes sont cumulés.

Pour éviter d'introduire des discontinuités dans les processus, l'âge des anguilles $ageDecimal_j(t)$ est exprimé en année décimale. Il est égal à la somme de la classe d'âge j et de la proportion d'année entre la semaine courante t et la date anniversaire.

$$ageDecimal_j(t) = j + \frac{\text{mod}(t - \text{semaineAnniversaire}, 52)}{52}$$

avec $\text{mod}(x,y)$ le reste de la division euclidienne de x par y .

3.3.2. Le recrutement estuarien

Par définition, le recrutement correspond à l'arrivée des civelles en zone estuarienne.

a) Synthèse écologique

Même si des civelles arrivent en estuaire toute l'année (Desaunay et Guérault, 1997), l'essentiel du flux migratoire se concentre sur les côtes françaises d'octobre à mai (Elie et Rochard, 1994).

Les arrivées en estuaire suivent une tendance unimodale ou plurimodale modulée par le cycle des coefficients de marée et perturbée par les variations de température et de débit (Rochard, 1992 ; Elie et Rochard, 1994). L'existence de vagues de migration, regroupant des individus ayant des caractéristiques individuelles ou des histoires migratoires comparables, n'est pas à exclure (De Casamajor *et al.*, 2000).

b) Synthèse des tentatives de modélisation

L'amplitude du recrutement à l'échelle de l'année est calculée par De Leo et Gatto (1995) en utilisant une intensité annuelle moyenne modulée par un facteur multiplicatif aléatoire.

Rochard (1992) a ajusté la tendance des captures par unité d'effort de pêche civellière de la Gironde à une somme de gaussiennes qui pourraient être interprétées comme autant de vagues d'arrivée. D'autres travaux ont essayé de prédire le recrutement en fonction de paramètres de l'environnement (pour une synthèse : Lambert, 1994).

c) Choix d'implémentation

Le patron saisonnier est simulé par une loi beta bornée entre la première semaine d'octobre (semaine 40, $deb_{rec} = 40$) et la dernière semaine d'avril (semaine 17) soit une durée de 30 semaines ($duree_{rec} = 30$). Les deux paramètres α_{rec} et β_{rec} de cette loi ont été fixés à 2. Ainsi, l'arrivée des civelles est symétrique avec un maximum la troisième semaine de janvier (Figure 7). Le produit de cette proportion par l'intensité saisonnière du recrutement (nombre total d'individus arrivant durant une saison) permet de calculer pour chaque pas de temps, le nombre d'animaux de classe d'âge 0 qui sont ajoutés dans le compartiment le plus aval. Les variations liées aux cycles des coefficients de marée n'ont pas été incluses.

La série chronologique des intensités saisonnières permet d'introduire des variations inter-saisonnières du recrutement. Elle constitue une variable de forçage du modèle.

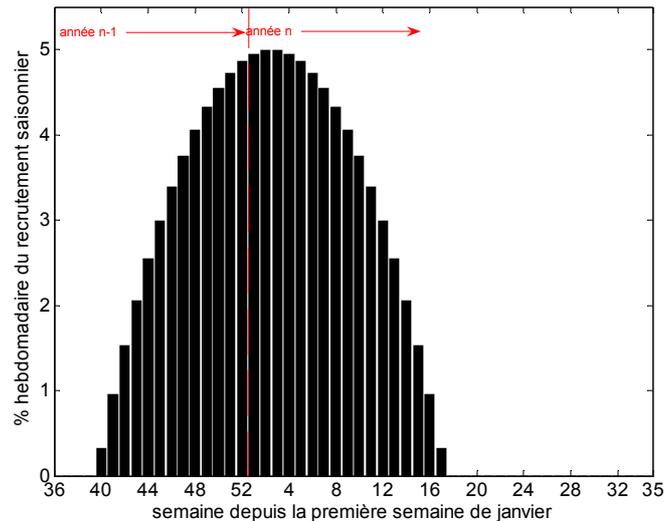


Figure 7 : Patron saisonnier du recrutement ($deb_{rec} = 40$; $duree_{rec} = 30$; $\alpha_{rec} = \alpha_{rec} = 2$)

3.3.3. La différenciation sexuelle

Le changement de stade entre anguilles indifférenciées et sexuellement différenciées correspond dans le modèle à une masculinisation ou une féminisation définitive (Bertin, 1951; Colombo et Rossi, 1978; Grandi et Colombo, 1997).

a) Synthèse écologique

La différenciation sexuelle intervient avant 4 ans puisqu'il ne reste que très peu d'individus plus âgés pour lesquels le sexe n'est pas déterminable visuellement (Adam, 1997; Guillouët *et al.*, 2000). A partir d'études histologiques, Colombo et Grandi (1996) considèrent que la différenciation des gonades n'est définitive que pour une longueur supérieure à 33 cm soit, d'après des courbes classiques de croissance, pour un âge moyen de 4 à 5 ans. Par ailleurs, cette différenciation ne peut survenir qu'après le stade civelle. Sinon le déplacement de jeunes anguilles présenté par Parsons *et al.* (1977) n'aurait été suivi d'aucun effet sur l'évolution du sex ratio. Les expériences d'élevage de Roncarati *et al.* (1997) montrent également que la différenciation sexuelle interviendrait avant l'obtention d'une masse de 7,5 g. Enfin, de fortes densités induiraient un retard dans la différenciation sexuelle (Krueger et Oliveira, 1999) ou au moins dans le développement des gonades.

Toutefois, pour de nombreux auteurs (Rossi et Colombo, 1979; Colombo *et al.*, 1984; Vollestad et Jonsson, 1988; Adam, 1997), la différenciation sexuelle se met en place plutôt en fonction de la longueur des individus que de leur âge.

b) Choix d'implémentation

Nous avons calculé le taux hebdomadaire de différenciation sexuelle $diffSex_j(t)$ en considérant que le temps au stade « indifférencié » suit une loi lognormale F_{LN} (Manly, 1990).

Le principe du calcul est de considérer que la proportion moyenne d'anguilles de classe d'âge j se différenciant la semaine t est égale à la probabilité de ne pas rester dans l'état indifférencié entre $ageDecimal_j(t) - \frac{1}{52}$ (âge à la semaine $t-1$) et $ageDecimal_j(t)$ (âge à la semaine t). Par ailleurs, cette probabilité de rester dans l'état indifférencié est égale à probabilité de ne pas être différencié à l'âge $ageDecimal_j(t)$ sachant que l'animal ne l'était pas la semaine précédente (à l'âge $ageDecimal_j(t) - \frac{1}{52}$).

$$diffSex_j(t) = 1 - \frac{1 - F_{LN}\left(ageDecimal_j(t) \mid \mu_{diff}, \sigma_{diff}\right)}{1 - F_{LN}\left(ageDecimal_j(t) - \frac{1}{52} \mid \mu_{diff}, \sigma_{diff}\right)}$$

La moyenne μ_{diff} et l'écart type σ_{diff} de la durée dans le stade « indifférencié » permettent de caractériser ce processus qui supposé se dérouler de manière constante toute l'année. μ_{diff} et σ_{diff} ont été fixés arbitrairement respectivement à 2,69 et 0,28 an de manière à ce que la majorité des anguilles se différencient entre 2 et 4 ans (Figure 8).

3.3.4. Le déterminisme du sexe

Ce processus correspond à la fixation du sexe de l'individu qui vient de se différencier sexuellement. Il est dit syngamique quand le sexe est fixé au moment de l'union des gamètes, métagamique quand le choix du sexe est postérieur à l'union des gamètes et sous influence de facteurs environnementaux.

a) Synthèse écologique

Chez l'anguille, le déterminisme du sexe est considéré le plus souvent comme métagamique (Bertin, 1951 ; Tesch, 1977; Wiberg, 1983). Il n'y a d'ailleurs pas d'hétérochromosomes chez cette espèce (Sola *et al.*, 1980). En général, il est admis qu'à l'échelle du réseau hydrographique, le déterminisme du sexe est fonction de la densité avec un sex ratio en faveur des femelles dans les milieux faiblement peuplés (Bertin, 1951 ; Parsons *et al.*, 1977 ; Vollestad et Jonsson, 1986 ; Beullens *et al.*, 1997 ; Krueger et Oliveira, 1999 pour une revue). Toutefois, cette règle n'est pas toujours vérifiée (Vollestad et Jonsson, 1988) et

d'autres facteurs, comme la température (Holmgren et Mosegaard, 1996) ou la nature de l'habitat (Oliveira *et al.*, 2001) peuvent également jouer un rôle (même si la densité d'anguille peut être corrélée avec ces paramètres).

Récemment, Verreault *et al.* (2003) ont redonné des arguments en faveur de la syngamie en observant un sex ratio équivalent entre un plan d'eau aleviné et le lieu d'origine des civelles.

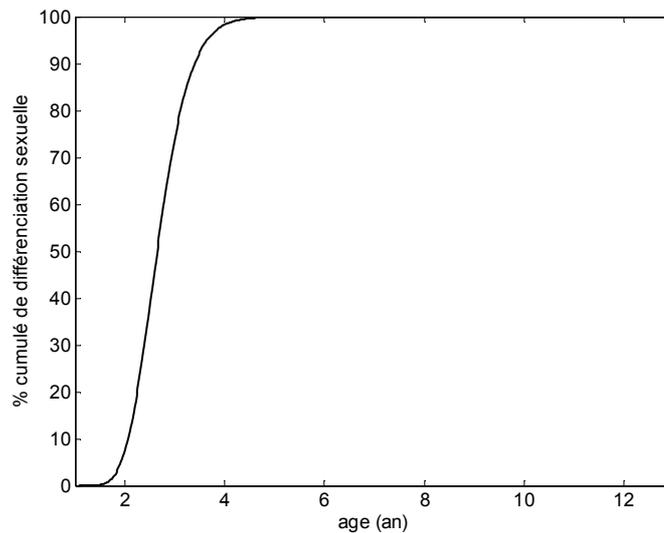


Figure 8 : Evolution du taux d'anguilles différenciées à un âge donné ($\mu_{diff} = 2,69$, $\sigma_{diff} = 0,28$)

b) Synthèse des tentatives de modélisation

Dans l'approche de De Leo et Gatto (1995), le déterminisme du sexe est simplifié en fixant le sex ratio dès le recrutement égal à celui observé dans les captures des anguilles juvéniles. Cette approximation est recevable pour une échelle spatiale vaste et un horizon de simulation court (dans ces conditions, la densité moyenne doit varier peu).

c) Choix d'implémentation

La proportion de mâles parmi les anguilles qui se différencient à un instant t dans le compartiment i , $tauxMale_i(t)$, est calculée à partir d'une fonction logistique de la saturation du compartiment.

$$tauxMale_i(t) = \frac{1}{1 + e^{-p_1(sat_i(t) - p_2)}}$$

p_1 mesure l'influence de la saturation sur ce déterminisme. Une valeur nulle de ce paramètre revient à simuler un déterminisme syngamique avec un sex ratio équilibré dans le recrutement. Dans le cas contraire, p_2 correspond à la saturation qui conduit à un déterminisme de 50% de mâle parmi les anguilles se différenciant.

En absence d'information, les valeurs des ces deux paramètres n'ont pas pu être fixées *a priori*. A titre d'illustration, la Figure 9 présente une évolution de la proportion de mâles parmi les anguilles qui se différencient en fonction du taux de saturation de la capacité d'accueil. Dans cet exemple, la moitié des anguilles se différenciant dans un compartiment deviennent des mâles lorsque l'effectif pondéré des anguilles présentes est 5,58 fois plus important que la capacité d'accueil.

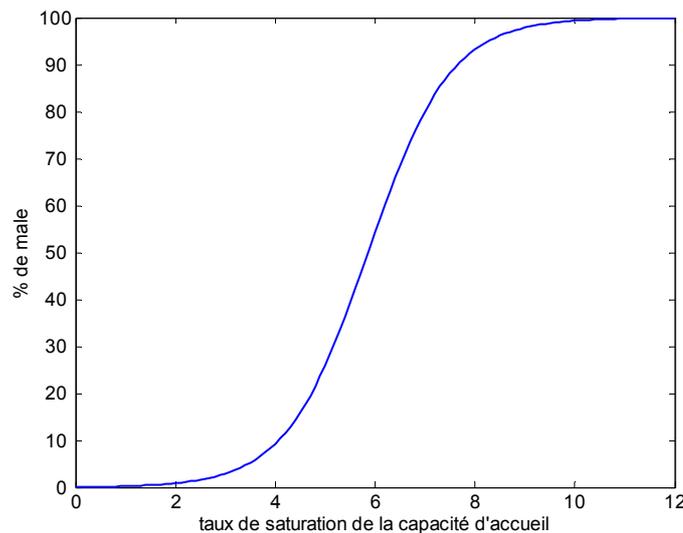


Figure 9: Exemple d'évolution de la proportion de mâles parmi les anguilles se différenciant en fonction du taux de saturation de la capacité d'accueil ($p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$)

3.3.5. La prise d'argenture

Ce processus va du début de la métamorphose d'une anguille jaune en une anguille argentée et s'achève avec la dévalaison des individus (Durif *et al.*, 2000).

a) Synthèse écologique

Les anguilles femelles s'argentent à un âge, ou une longueur, plus élevé que les mâles. Tesch (1977) estime que l'âge à la dévalaison varie entre 8 et 12 ans pour les femelles, et entre 6 et 9 ans pour les mâles. Dans les lagunes italiennes, la majorité des femelles dévale entre 5 et 10 ans, la majorité des mâles entre 3 et 7 ans (Rossi et Colombo, 1979). Dans une rivière norvégienne, l'âge des anguilles argentées femelles est compris majoritairement entre 6 et 10 ans, celui des mâles entre 4 et 5 ans (Vollestad et Jonsson, 1988). Vollestad (1992) trouve, à partir d'une synthèse de 38 sites européens, un âge moyen de 8,73 ans pour les femelles et de 5,66 ans pour les mâles.

Toutefois, actuellement compte tenu de la plus grande variabilité observée de l'âge à la maturité par rapport à la taille à la maturité, on considère le phénomène de maturation dépendant plutôt de la longueur que de l'âge ou plus exactement des conditions de

croissance (Vollestad, 1992; Oliveira, 1999; Oliveira et McCleave, 2000). Boëtius et Boëtius (1985) ont avancé que le niveau d'énergie accumulée était le facteur déclenchant sans que cette hypothèse soit confirmée par Svedäng et Wickström (1997).

La phase ultime de ce processus se déroule à la fin de l'été pour une dévalaison durant l'automne (Durif, 2003).

Le processus d'argenture semble réversible. En effet, certaines anguilles argentées peuvent soit rester plusieurs années argentées sans dévaler, soit « régresser » en anguilles jaunes (Vollestad *et al.*, 1994 ; Feunteun *et al.*, 2000 ; Durif, 2003).

b) Synthèse des tentatives de modélisation

De Leo et Gatto (1995) modélisent la maturation sous forme d'une fonction logistique calée sur la longueur. Les mâles à partir de 50 cm s'argentent quasiment systématiquement, seulement 12,5 % des femelles au-delà de 65 cm mûrent chaque année.

Gascuel et Fontenelle (1994) proposent de simuler le taux d'argenture comme un taux instantané de mortalité.

c) Choix d'implémentation

Nous avons choisi de ne pas simuler la phase de préparation de l'argenture et de ne considérer que l'âge où l'anguille est prête à dévaler. La prise d'argenture est supposée intervenir entre septembre et décembre (semaines 36 à 52, $deb_{arg} = 36$, $duree_{arg} = 16$).

A l'instar de la différenciation sexuelle, nous avons calculé le taux hebdomadaire par des lois lognormales. Les paramètres ont été déterminés en utilisant les résultats de Holmgren *et al.* (1997) sur un suivi annuel du nombre d'anguilles argentées d'une cohorte. Toutefois, les proportions d'argentées aux âges observées sur une période de 15 ans ont été ramenées sur 12 ans pour compenser la croissance lente dans ce lac de Suède comparativement à d'autres études (Vollestad, 1992). Nous avons obtenu une durée moyenne au stade jaune (μ_{argF}) de 7,37 ans pour les femelles (écart type $\sigma_{argF} = 3,43$) et de 1,57 ans (μ_{argM}) pour les mâles (écart type $\sigma_{argM} = 1,38$). Ainsi, en tenant compte de la durée au stade indifférencié ($\mu_{diff} = 2,69$, $\sigma_{diff} = 0,28$), les anguilles femelles s'argentent après 7 ans, les mâles entre 2 et 9 ans (Figure 10). Plus précisément, 50 % des femelles se sont argentées avant 10,06 ans (= 2,69 + 7,37), 50 % des mâles avant 4,26 ans (= 2,69 + 1,57).

La régression et une éventuelle mortalité surnuméraire des anguilles argentées ne sont pas intégrées.

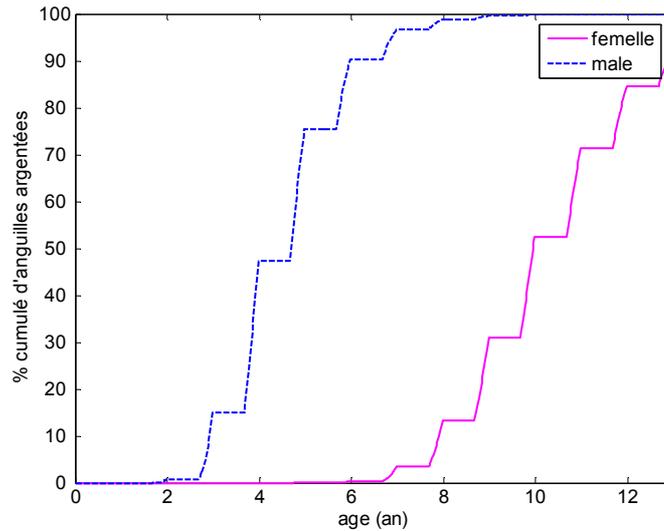


Figure 10 : Proportion cumulée d'animaux ayant entamé leur argenture à un âge donné ($deb_{arg} = 36$; $fin_{arg} = 52$; $\mu_{argF} = 7,37$; $\sigma_{argF} = 3,43$; $\mu_{argM} = 1,57$; $\sigma_{argM} = 1,38$; $\mu_{diff} = 2,69$; $\sigma_{diff} = 0,28$)

3.3.6. Les déplacements

Il s'agit des déplacements non liés à la migration de reproduction, de l'aval vers l'amont comme de l'amont vers l'aval. Ils intègrent en particulier les mouvements liés à la colonisation du réseau hydrographique ainsi que ceux d'une certaine ampleur liés à la recherche de nourriture.

a) Synthèse écologique

Cette colonisation se ferait selon un mode diffusif (Smogor *et al.*, 1995 ; Ibbotson *et al.*, 2002). Ce type de déplacement apparaît à l'échelle macroscopique comme un déplacement non orienté qui conduit à uniformiser les densités dans l'espace (DeAngelis et Yeh, 1984). Les déplacements vers l'amont sont bien documentés au travers des suivis réalisés sur des obstacles (Baras *et al.*, 1994; Legault, 1994; Jessop, 2000) et certains auteurs rapportent quelques déplacements vers l'aval d'anguilles jaunes (Vollestad et Jonsson, 1988; Knights *et al.*, 1996 ; Adam, 1997; Guillouët *et al.*, 2002). Ce type de déplacement associé à une arrivée massive ponctuelle (en bas du réseau hydrographique) suffit à produire une colonisation vers l'amont. En effet, même à taux égal vers l'amont ou vers l'aval, les déplacements vers l'amont sont plus importants en nombre que vers l'aval puisque les animaux sont plus nombreux en aval.

Un déplacement diffusif implique nullement qu'un poisson ait un comportement nécessairement aléatoire. La diffusion peut d'ailleurs être interprétée comme un déplacement advectif orienté par le gradient de densité de poissons (Maury, 1998). Moriarty (1986) spécule que les migrations observées en fin de saison sur la rivière Shannon seraient

liées à une pression croissante apportée par la croissance des individus résidents et par l'arrivée de jeunes individus. D'autres stimuli (température, nourriture, ...) peuvent orienter, à l'échelle locale, le déplacement mais, dans ce cas, le poisson a autant de chance de trouver ce qu'il cherche vers l'amont que vers l'aval.

En aval de la limite de marée dynamique, en zone estuarienne, l'utilisation sélective des courants de marée (Gascuel, 1986; McCleave et Wippelhauser, 1987) conduit à des déplacements advectifs suivant les courants de flot.

Il est donc raisonnable de penser que les phénomènes de déplacement liés à la colonisation amont soient diffusifs et densité dépendants même si Feunteun *et al.* (2003) ont proposé récemment un modèle d'invasion des eaux continentales plus complexe où plusieurs schémas de comportement migratoire, pionnier ou fondateur, nomade ou résident, coexisteraient ou se succéderaient.

La colonisation du réseau hydrographique se déroule principalement sur les premières années de vie de l'animal. En effet, les suivis de télémétrie concluent à un comportement de retour au gîte chez des individus d'une certaine taille (Parker, 1995; Baras *et al.*, 1998; Lamothe *et al.*, 2000 ; Aoyama *et al.*, 2002).

La vitesse de colonisation du réseau hydrographique par les anguilles jaunes varie entre 10 et 75 km an⁻¹ (Legault, 1984; Aprahamian, 1988; Baras *et al.*, 1996). Elle semble d'autant plus faible que la dimension du bassin versant est petite (Aprahamian, 1988). Les anguilles américaines mettent en moyenne 4 ans pour parcourir les 750 km entre l'embouchure du Saint Laurent et le barrage Moses-Saunders (Castonguay *et al.*, 1994a). Dutil *et al.* (1989) estiment que les anguillettes mettent au moins deux étés pour parcourir 4 km à l'entrée d'un petit tributaire du Saint-Laurent et concluent à l'existence d'une période d'acclimatation en zone estuarienne. Pour ces deux derniers exemples, les conditions hivernales drastiques doivent, à l'évidence, limiter les déplacements.

Les déplacements de colonisation sont en général observés entre avril et octobre (Moriarty, 1986). Le suivi des dispositifs de franchissement d'obstacles laisse penser à une colonisation du réseau hydrographique par vagues (Baras *et al.*, 1994; Legault, 1994) de durées assez brèves au printemps, de 1 à 3 semaines, rassemblant vraisemblablement les individus prêts au même moment et répondant de la même manière à des stimuli déclencheurs (lâcher d'eau, température, ...). Les captures par engin passif montrent dans un grand plan d'eau une activité des anguilles jaunes rythmée par le cycle lunaire durant toute l'année (Adam et Elie, 1994) et en marais principalement durant les mois avril-mai et septembre-octobre (Baisez, 2001). Au travers des pêches électriques dans des cours

d'eaux, on observe une activité des anguilles plus faible durant les périodes hivernales (Barak et Mason, 1992; Lobon-Cervia *et al.*, 1995; Lambert, 1997).

b) Synthèse des tentatives de modélisation

Aucun des modèles actuels sur l'anguille n'est suffisamment spatialisé pour tenir compte des mouvements à l'intérieur d'un hydrosystème.

c) Choix d'implémentation

Nous supposons que le phénomène de déplacement concerne toutes les anguilles jaunes sans considérer explicitement des migrants ou des sédentaires sous formes d'états différents. Seule la variation du taux de déplacement en fonction de l'âge renseigne sur le niveau de sédentarité. Nous pensons que la saisonnalité des déplacements observée pourrait résulter de l'arrivée sur une courte période des civelles dans l'hydrosystème. C'est pourquoi des mouvements sont simulés tout au long de l'année. Aucune stochasticité correspondant à l'instabilité des conditions mésologiques n'a été intégrée.

La proportion d'individus d'âge j quittant un compartiment i_1 pour se rendre dans un compartiment contigu i_2 la semaine t , $pr_{i_1 \rightarrow i_2, j}(t)$, est calculée en pondérant un potentiel de déplacement hebdomadaire a_j par une fonction sigmoïde de la saturation de la capacité d'accueil du compartiment de départ sat_{i_1} et par une fonction hyperbolique de la saturation du compartiment d'arrivée sat_{i_2} . Cette formulation généralise celle proposée par Whitehead (2000) dans le cas d'une seule catégorie d'individus.

$$pr_{i_1 \rightarrow i_2, j}(t) = a_j(t) \left(\frac{b \frac{sat_{i_1}(t)}{ca_{i_1}}}{1 + b \frac{sat_{i_1}(t)}{ca_{i_1}}} \right) \left(\frac{1}{1 + b \frac{sat_{i_2}(t)}{ca_{i_2}}} \right)$$

Avec cette formule, b représente l'influence relative des compartiments de départ et d'arrivée dans la détermination de la probabilité de passage. Plus b augmente, plus les déplacements des secteurs à forte densité (en général observée à l'aval) vers ceux à plus faible abondance (en général à l'amont) sont favorisés.

Le potentiel de déplacement a_j décroît avec l'âge entre une valeur maximale a_{j_0} associée aux civelles et une valeur minimale a_{j_+} pour les animaux âgés. Cette décroissance est simulée par une loi beta :

$$a_j(t) = a_{j_+} + (a_{j_0} - a_{j_+}) \left(1 - F_B(\text{ageDecimal}_j(t) | \alpha_{dep}, \beta_{dep}, 0, 12)\right)$$

avec $F_B(x | \alpha, \beta, 0, 12)$ la fonction de répartition d'une loi beta bornée entre 0 et 12 ans et de paramètres α et β . Les paramètres α_{dep} et β_{dep} de cette loi ont été fixés arbitrairement à 6 et 20. Dans ce cas, les anguilles à partir de 6 ans ont un potentiel de déplacement égal à a_{j_+} (Figure 11). Une valeur nulle de a_{j_+} revient à considérer les anguilles de plus de 6 ans comme sédentaires jusqu'à leur départ vers la mer des Sargasses.

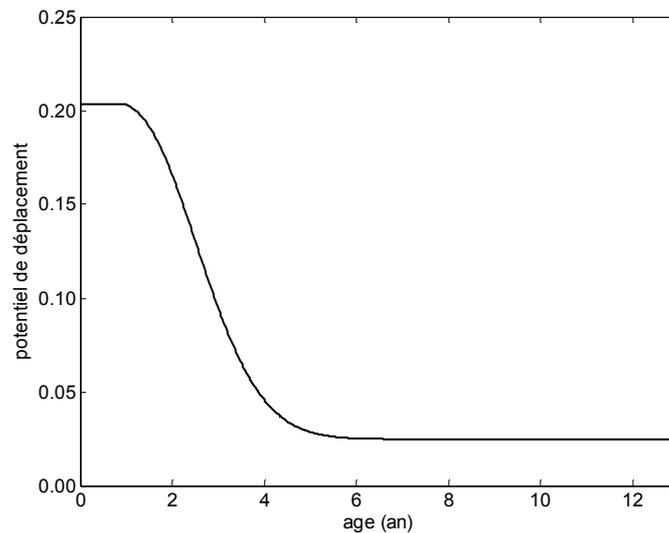


Figure 11 : Exemple d'évolution du potentiel de déplacement hebdomadaire en fonction de l'âge ($a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$)

La Figure 12 illustre l'évolution de la proportion de civelles qui quittent un compartiment en fonction de la saturation des compartiments de départ et d'arrivée. Si la saturation du compartiment de départ est nulle (aucune anguille de plus de 1 an), aucune civelle ne bouge. Quasiment aucun déplacement n'a lieu si l'effectif pondéré des anguilles est très supérieur à la capacité d'accueil dans le compartiment d'arrivée. Les mouvements sont maximaux si le compartiment de départ est sursaturé et celui d'arrivée vide.

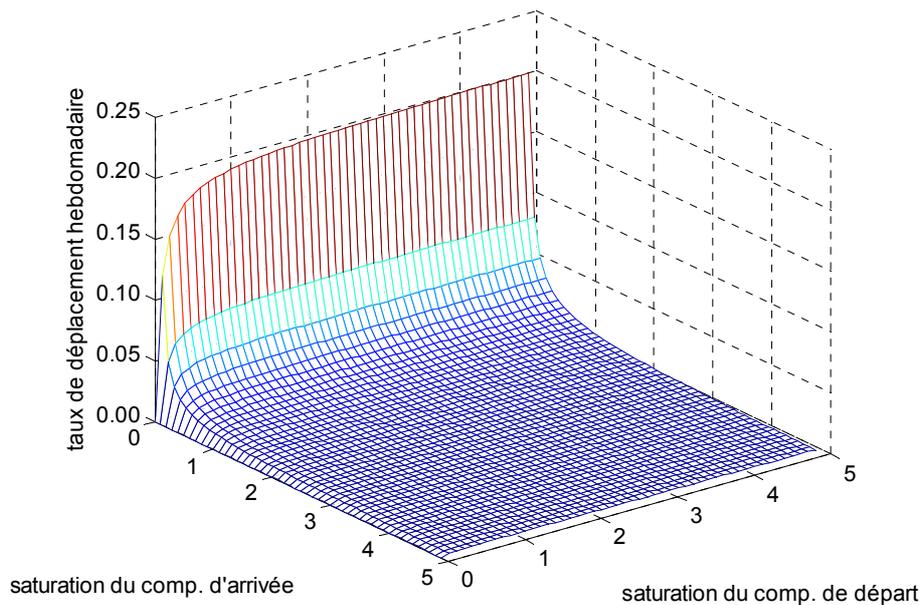


Figure 12 : Exemple d'évolution du taux de déplacement hebdomadaire des anguilles de classe d'âge 0 en fonction de la saturation des compartiments de départ et d'arrivée ($a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$)

3.3.7. La migration catadrome

Il s'agit du mouvement vers l'aval qui conduit les anguilles de leur dernier lieu de sédentarisation vers la mer.

a) Synthèse écologique

Les individus prêts à migrer entameraient cette migration suite à des stimuli externes, quelle que soit leur position dans le réseau hydrographique. Ils sont susceptibles d'être arrêtés par des facteurs défavorables et de reprendre plus tard leur migration. Les différents pics de migration seraient alors le reflet d'accumulations dues à des retards répétés (Langon et Dartiguelongue, 1997). Vollestad *et al.* (1986) estiment que plus de 90 % de la variabilité dans le déclenchement de la migration peut être expliquée par la température de l'eau et le débit dans la rivière à la fin de l'été. Les migrations sont en général liées à des baisses de température (Haraldstad *et al.*, 1985; Vollestad *et al.*, 1994) et des augmentations de débit (Hain, 1975). Durif *et al.* (2003) proposent une hypothèse selon laquelle les mouvements des anguilles argentées sont plutôt liés à des variations brutales de température et de débit qu'à des valeurs seuils. Si la migration semble sous dépendance environnementale, les conséquences de la propagation des stimuli dans le réseau hydrographique sur la

synchronisation des migrations des anguilles provenant de différents secteurs du bassin n'ont jamais été étudiées.

Par des études télémétriques, Westin et Nyman (1979) ont estimé des vitesses journalières de migration en zone côtière de la Mer Baltique de l'ordre de 1 à 2 km h⁻¹. Caron *et al.* (2000) trouvent, par marquage-recapture d'anguilles américaines sur une portion de 140 km du Saint-Laurent, des vitesses moyennes de l'ordre de 11 à 13 km j⁻¹, inférieures à la vitesse d'écoulement du fleuve. Boury (Université de la Rochelle, comm. pers.) met en évidence la grande variabilité inter-individuelle avec des vitesses sur la Loire variant de 60 km en 80 jours à 60 km en un seul jour ! Enfin, tous les individus argentés ne seraient pas en mesure d'atteindre la mer en une seule saison surtout dans le cas des grands réseaux hydrographiques ou de fenêtres environnementales favorables trop courtes (Durif *et al.*, 2003).

b) Synthèse des tentatives de modélisation

Considérant le phénomène de dévalaison comme un échappement du système, Rasmussen et Therkildsen (1979) comme Gascuel et Fontenelle (1994) définissent un taux instantané de dévalaison analogue à un taux de mortalité.

c) Choix d'implémentation

Nous considérons dans le modèle qu'une fois argentée une anguille quitte systématiquement le système. La simulation explicite des migrations catadromes n'est donc pas nécessaire.

3.3.8. La mortalité naturelle

C'est le processus qui diminue au fil du temps l'effectif d'un stock de poissons sans intervention humaine (pêche ou autre) indépendamment des processus de reproduction et de migration (émigration, immigration).

a) Synthèse écologique

Il est difficile d'affirmer si la mortalité est un phénomène plutôt dépendant de la longueur ou de l'âge ou des deux (De Leo et Gatto, 1995). Les phénomènes de mortalité liés à la taille concernent plutôt des poissons qui subissent une forte prédation (Shin, 2000), ce qui n'a jamais été établi chez l'anguille. Certains (Naismith et Knights, 1990 ; Bisgaard et Pedersen, 1991) trouvent une mortalité variant avec la longueur lorsque les données d'âge sont peu fiables ou inexistantes.

Classiquement, la mortalité est supposée diminuer avec l'âge même si la majeure partie des travaux considère un taux moyen sur la durée de la vie de l'animal dans les eaux continentales (Tableau 2). Seuls De Leo et Gatto (1995; 1996) et Adam (1997) proposent des relations entre âge et taux de mortalité.

La mortalité naturelle des anguilles augmente avec la densité dans un secteur ou à l'échelle de hydrosystème (Vollestad et Jonsson, 1988; De Leo et Gatto, 1996). Un effet densité dépendance est également suspecté pour expliquer les variations d'un coefficient combinant mortalité, émigration et immigration (Naismith et Knights, 1990; Bisgaard et Pedersen, 1991; Lobon-Cervia *et al.*, 1995).

b) Synthèse des tentatives de modélisation

La mortalité naturelle s'exprime le plus simplement en termes d'un pourcentage de mortalité (ou de survie) entre un âge et le suivant. Basé sur la théorie halieutique (Ricker, 1980), un taux de mortalité instantanée, F , est parfois utilisé (Dekker, 2000c). Dans ce cas, la proportion d'individus survivant à chaque pas de temps est égale à e^{-F} . De Leo et Gatto (1995) calculent ce pourcentage en fonction de l'âge des animaux sous forme d'une loi de Weibull qui généralise la loi exponentielle utilisée en halieutique. Elle permet en particulier une décroissance plus importante du taux de mortalité pour les plus jeunes individus.

Enfin, Vollestad et Jonsson (1988) ajustent une relation linéaire entre le taux de mortalité et l'importance du flux de colonisation d'une petite rivière norvégienne.

c) Choix d'implémentation

Nous supposons que la mortalité intervient toute l'année. Le taux de mortalité naturelle pour l'âge j dans le compartiment i la semaine t est calculée par une fonction de distribution de Weibull dont le paramètre d'échelle s'exprime en fonction de l'exponentiel de la saturation du compartiment.

$$mort_{i,j}(t) = 1 - \exp\left(-\left(\frac{ageDecimal_j(t)}{v_0 \exp(-v_1 \max(sat_i(t) - 1, 0))}\right)^c\right)$$

c , le paramètre de forme est fixé à 0,1786 par référence aux travaux de De Leo et Gatto (1995; 1996). v_0 est la valeur du paramètre d'échelle lorsque la saturation du compartiment est inférieure à 1, v_1 mesure l'intensité de la décroissance du paramètre d'échelle en fonction de la saturation. Avec cette formulation, le taux de saturation d'un compartiment ne diminue l'espérance de vie d'une anguille que lorsqu'il dépasse 1.

Tableau 2: Synthèse bibliographique des taux de mortalité naturelle instantanés selon l'âge

		0 - 1 an	1- 2 ans	2- 3 ans	3 - 4 ans	4 - 5 ans	5 - 6 ans	6 - 7 ans	7 - 8 ans	8 - 9 ans	9 - 10 ans	10 - 11 ans	11 - 12 ans	12 - 13 ans
(Rasmussen et Therkildsen, 1979)				0.650	0.650	0.650	0.360	0.360	0.600	0.600	0.660	0.500	0.500	0.500
Westerberg, 1987 in (Wickström et Hamrin, 1997)				0.105										
(Vollestad et Jonsson, 1988)	bas		0.088	0.088	0.088	0.088	0.088	0.088	0.088	0.088				
	moy		0.128	0.128	0.128	0.128	0.128	0.128	0.128	0.128				
	haut		0.225	0.225	0.225	0.225	0.225	0.225	0.225	0.225				
(Andersson <i>et al.</i> , 1991)(1)			0.635	0.635	0.635	0.635	0.635	0.635	0.635	0.635				
(Lobon-Cervia <i>et al.</i> , 1995)	bas		0.560	0.560	0.560	0.560	0.560							
	haut		0.660	0.660	0.660	0.660	0.660							
(De Leo et Gatto, 1995)			1.010	0.230	0.160	0.130	0.110	0.090	0.080	0.070	0.070			
(De Leo et Gatto, 1996)	lagune 1		1.022	0.564	0.465	0.412	0.377	0.351	0.330	0.313	0.300	0.289	0.278	0.269
	lagune 2		1.194	0.406	0.305	0.251	0.218	0.196	0.179	0.166	0.154	0.146	0.137	0.129
	lagune 3		1.011	0.254	0.179	0.143	0.121	0.106	0.095	0.087	0.080	0.075	0.069	0.066
(Wickström <i>et al.</i> , 1996)				0.205	0.205	0.205	0.205	0.205	0.205	0.205	0.205	0.205	0.205	0.205
Svëdang, 1996 (in Wickström et Hamrin, 1997) (3)							0.180	0.180	0.180	0.180	0.180	0.180	0.180	0.180
(Adam, 1997)			1.600	0.360	0.590	0.200	0.200	0.200	0.200	0.200	0.200			
(Dekker, 2000c) (2)			0.139	0.139	0.139	0.139	0.139	0.139	0.139	0.139	0.139	0.139	0.139	0.139
(Feunteun, 2002)	bas	0.500	0.170	0.170	0.170	0.170	0.170	0.170	0.170	0.170	0.170			
	haut	0.700	0.650	0.650	0.650	0.650	0.650	0.650	0.650	0.650	0.650			

(1) 47 % de décroissance par classe de longueur de 5 cm (mortalité+ émigration)

(2) mortalité de 75 % de 1 à 11 ans, taux constant ensuite jusqu'à 17 ans

(3) au dessous de 40 cm (mortalité + émigration)

La Figure 13 illustre le processus de mortalité naturelle. La rapide décroissance des courbes reflète la faible survie des jeunes stades. La saturation accentue la mortalité des jeunes individus même si, sur la vie de l'animal, les différences s'estompent.

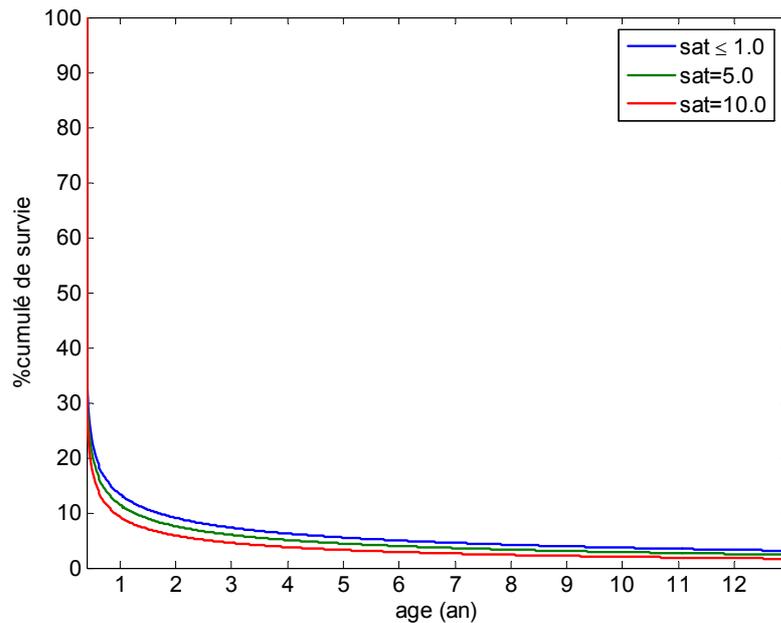


Figure 13: Exemple de courbes de survie cumulée pour trois niveaux de saturation ($v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$)

3.3.9. Autres processus à prendre en compte dans une version ultérieure

Une fois le modèle validé, il sera possible d'envisager, en fonction des questions posées, des développements complémentaires en intégrant l'impact des activités anthropiques telle que les entraves à la libre circulation, les mortalités par pêche ou induites par la pollution ou le pompage.

a) *L'impact des barrages*

Le taux de franchissement est variable d'un barrage à l'autre. Ils peuvent induire un retard dans les migrations, des mortalités surnuméraires pouvant aller jusqu'à 100 % dans le cas de dévalaison au travers de turbines (Larinier et Travade, 1999; McCleave, 2001).

b) *La mortalité par pêche*

C'est le processus lié à une activité de pêche qui conduit à réduire l'effectif d'un stock. Elle est en général analysée par type de pêcherie, en fonction du stade ciblé, civelle, anguille jaune ou anguille argentée. Des ordres de grandeur des taux instantanés de mortalité existent, entre 4,25 à 12,59 an^{-1} (Dekker, 2000c) en fonction des particularismes de chaque système (Dekker, 2000a).

c) *La mortalité indirecte*

Il s'agit des sources de mortalité, autres que naturelle ou liée à l'activité de pêche.

Elles peuvent être chroniques, comme le pompage dans l'estuaire de la Gironde pour le circuit de refroidissement de la centrale nucléaire (Debenay *et al.*, 1995; Roqueplo *et al.*,

2000), ou accidentelles comme celles occasionnées par la pollution sur le Rhin (Clauss et Meunier, 1998).

3.4. Fonctionnement du simulateur

Le principe du simulateur est de calculer le nombre d'anguilles argentées femelles et mâles qui quittent le système en fixant une chronique d'arrivée des civelles dans le compartiment le plus aval. A chaque pas de simulation, les matrices de transfert correspondant aux différents processus modifient les effectifs des anguilles de chaque âge, de chaque état, dans chaque compartiment suivant une succession présentée dans le diagramme de flux à la Figure 14. Nous avons choisi de faire intervenir d'abord le vieillissement et le développement sexuel des animaux, puis les déplacements et en dernier la mortalité. Nous avons conscience que ce choix doit avoir une incidence sur la dynamique globale. Dans notre cas, l'impact de la mortalité est limité puisque les animaux peuvent répondre à une surdensité en diminuant leur temps de séjour dans le réseau hydrographique (en devenant des mâles) ou en « fuyant » vers des zones moins peuplées avant de mourir. Une analyse fine des conséquences de ce choix reste à faire.

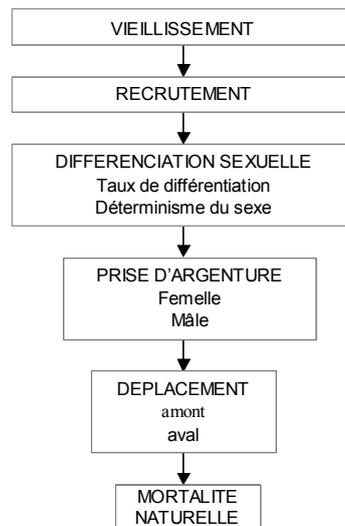


Figure 14 : Diagramme de flux des processus biologiques simulés dans le modèle au cours d'un pas de simulation

L'ensemble des formulations des processus est rappelé en annexe de ce document. Pour implémenter ce simulateur, nous avons utilisé le logiciel Matlab version 7 distribué par la société MathWorks. Ce logiciel, dédié aux calculs matriciels, offre un éventail de fonctions mathématiques. Nous avons en particulier exploité les procédures de calcul des fonctions de répartition des lois statistiques disponibles dans la boîte à outils « statistic » version 5.0. Des tests d'intégrité pour chaque processus (effectif négatif, pourcentage non compris entre 0 et

1, ...) évitent la propagation des erreurs durant la simulation. A la fin de chaque pas de simulation, les problèmes d'arrondi ont été réglés en mettant à zéro les effectifs d'un état dans un compartiment inférieurs 10^{-10} .

La concision du langage de programmation Matlab fait que le programme principal tient en 650 lignes. Aucune interface utilisateur n'a été construite et l'exploitation des résultats se fait en utilisant des programmes annexes.

La simulation de la dynamique pendant 25 ans dure une dizaine de secondes sur un ordinateur de bureau.

3.5. Conclusion

La fin de cette partie correspond à l'achèvement de la première étape du processus de modélisation de Wiegand *et al.* (2003). Nous disposons en effet d'un pattern écologique et d'un simulateur de la dynamique de la fraction du stock d'anguille dans un bassin versant, basé d'une part sur une décomposition du cycle biologique et sur une analyse bibliographique des processus biologiques. La rapidité d'exécution du programme nous autorise une exploration du simulateur.

4. CALIBRATION DU MODELE PAR RAPPORT AU PATTERN

Nous avons déterminé, au paragraphe 3.3, les paramètres concernant la saisonnalité des processus (périodes du recrutement et de prise d'argenture) et la dépendance vis à vis de l'âge (âge à la différenciation sexuelle, âge à la prise d'argenture, diminution du potentiel de déplacement, décroissance du taux de mortalité naturelle). L'objectif de cette partie est de déterminer les valeurs des 8 paramètres pour lesquels nous ne disposons pas de suffisamment d'informations pour les fixer *a priori*. Ils concernent les mécanismes densité dépendants : α_w influençant la contribution d'une anguille d'un âge donné à la saturation d'un compartiment, p_1 et p_2 paramétrant le déterminisme du sexe en fonction de la saturation d'un compartiment, v_0 et v_1 liant le paramètre d'échelle de la loi de survie avec la saturation d'un compartiment, b réglant l'influence relative des saturations des compartiments de départ et d'arrivée. Les deux derniers concernent l'intensité du processus de déplacement a_{j_0} , a_{j_+} .

4.1. Principe

Pour ce faire, nous avons adopté une démarche expérimentale (Grimm, 1999; Mullon *et al.*, 2003) en comparant le pattern avec les résultats de la dynamique obtenue avec une combinaison de paramètres résultats. Nous avons organisé cette comparaison en testant trois hypothèses :

Hypothèse 1 : Déterminisme syngamique du sexe ($\alpha_w, v_0, v_1, p_1 = 0, p_2 = 0, a_{j_0}, a_{j_+}, b$)

Hypothèse 2 : Mortalité indépendante de la saturation ($\alpha_w, v_0, v_1 = 0, p_1, p_2, a_{j_0}, a_{j_+}, b$)

Hypothèse 3 : Mortalité dépendante de la saturation et déterminisme du sexe métagamique ($\alpha_w, v_0, v_1, p_1, p_2, a_{j_0}, a_{j_+}, b$)

De manière à tenir compte du nombre différent de paramètres, 1000 combinaisons pour la première hypothèse (6 paramètres), 3000 pour la seconde (7 paramètres) et 9000 pour la troisième (8 paramètres) ont été testées.

Une combinaison des paramètres peut être interprétée comme les traits de vie d'une espèce virtuelle dont la similitude avec l'anguille européenne peut être testée au travers du respect du pattern écologique défini au paragraphe 2. Une expérience est définie comme la simulation d'une combinaison de paramètres pendant 25 ans pour 15 valeurs de recrutement saisonnier constant. Les recrutements testés, de 10 à 10^{15} civelles par saison, sont à mettre en relation avec la somme des capacités d'accueil des compartiments du réseau hydrographique considéré, 25 x 200 équivalent anguilles de 13 ans soit 5 000 équivalent anguilles de 13 ans. Pour chaque niveau de recrutement, seuls les résultats de la 25^{ième} année, correspondant à la situation à l'équilibre, sont analysés.

Une combinaison de paramètres est considérée comme compatible avec le pattern de base

- si la production d'anguilles argentées ne croît pas pour les deux intensités les plus élevées du recrutement (point 1 du pattern),
- si la proportion de femelles dans le flux d'argentées diminue avec l'intensité du recrutement (point 2),
- si la densité maximale d'anguilles indifférenciées et jaunes tous âges confondus est observée dans le compartiment le plus aval quelle que soit l'intensité du recrutement (point 3),
- et si la proportion de femelles parmi les anguilles jaunes est minimale dans le compartiment le plus aval quelle que soit l'intensité du recrutement (point 4).

Elle l'est avec le pattern élargi si, en plus, la proportion de femelles est supérieure à 95 % pour l'intensité de recrutement la plus faible et inférieure à 5 % pour le recrutement le plus élevé.

Il est clair que la pertinence de ces critères dépend de la gamme de recrutements utilisés. Les fortes valeurs testées par rapport à la capacité d'accueil du réseau hydrographique laissent penser que les conditions sont réunies pour utiliser efficacement ces critères.

Pour chacun de ces 8 paramètres, nous avons fixé la gamme des valeurs possibles (Tableau 3). Pour certains, nous nous sommes appuyés sur la littérature en identifiant des valeurs de référence. Ainsi, par exemple De Leo et Gatto (1995; 1996) trouvent, dans leur

modèle sur les lagunes italiennes, un paramètre d'échelle de l'ordre de 0,010. Le paramètre b doit être de l'ordre de grandeur de l'abondance dans le compartiment (Whitehead, 2000), ce qui revient à prendre comme valeur de référence la capacité d'accueil d'un compartiment. Le plus souvent, la gamme a été déterminée à partir de notre expertise et d'essais préliminaires. Pour chaque expérience, la valeur des paramètres est fixée par tirage suivant une loi uniforme dans sa gamme de variation.

Tableau 3: Gamme des valeurs testées pour chaque paramètre

Description	Paramètre	Valeur mini	Valeur maxi
Influence de l'âge sur la contribution à la saturation	α_w	0,10	1,00
Paramètre d'échelle de la loi de Weibull	ν_0	0,002	0,050
Intensité de la décroissance du paramètre d'échelle de la loi de Weibull en fonction de la saturation	ν_1	0	30
Influence de la saturation sur le déterminisme du sexe	p_1	0	2
Saturation qui conduit à un déterminisme de 50% de mâle parmi les anguilles qui se différencient	p_2	1	10
Potentiel de déplacement des civelles	a_{j_0}	0,1	0,3
Potentiel de déplacement des animaux âgés	a_{j_+}	0,0	0,1
Influence relative des compartiments de départ et d'arrivée dans les déplacements	b	50	500

4.2. Résultats

La confrontation des expériences avec le pattern pour les trois hypothèses est présentée dans le Tableau 4.

Un déterminisme du sexe syngamique (hypothèse 1) entraîne systématiquement une production plus importante de mâles que de femelles, quelle que soit l'intensité du recrutement. Ceci est incompatible avec le point 2 du pattern. Une mortalité indépendante de la densité (hypothèse 2) conduit systématiquement à une production d'anguilles argentées croissant indéfiniment avec le recrutement. Ceci est incompatible avec le point 1 du pattern. Un modèle avec mortalité densité dépendante et déterminisme du sexe métagamique (hypothèse 3) a permis d'identifier 291 combinaisons compatibles avec le pattern.

Le non-respect de la décroissance monotone en fonction du recrutement de la proportion de femelles dans le flux d'argentées (point 2 du pattern) conduit à écarter 71 % des expériences. Ce taux passe à 87 % si on impose en plus une inversion du sex ratio.

Nous obtenons un taux de rejet de 71 % parmi les 9000 combinaisons par rapport à l'évolution de la proportion de femelles en fonction de la distance à mer (point 4 du pattern). Le minimum de la proportion de femelles est, pour ces expériences rejetées, enregistré dans le deuxième ou troisième compartiment spatial pour le niveau ou les deux niveaux de recrutement précédant celui qui conduit à la disparition des anguilles. Quasiment toutes les expériences connaissent quel que soit le recrutement un maximum d'individus dans le premier compartiment (point 3 du pattern).

Tableau 4: Nombre expériences compatibles avec les points du pattern pour les trois hypothèses alternatives testées

	Hypothèse 1	Hypothèse 2	Hypothèse 3
	Déterminisme sexuel syngamique	Mortalité indépendante de la densité	Déterm. métagamique + mort. densité- dépendante
	(6 paramètres)	(7 paramètres)	(8 paramètres)
Nombre de combinaisons testées	1 000	3000	9 000
Compatibles avec le point 1	1 000	0	9 000
Compatibles avec le point 2	3	3000	2610
Compatibles avec le point 3	999	3 000	8 992
Compatibles avec le point 4	991	2 995	2 654
Compatibles avec le pattern de base	0	0	291
Compatibles avec le pattern élargi			28

Parmi ces 291 expériences compatibles avec le pattern de base, 28 présentent une proportion de femelles supérieure à 95 % pour le recrutement le plus faible et inférieure à 5 % pour le recrutement le plus élevé.

Dans l'espace exploré des paramètres, les 291 expériences compatibles ne se répartissent pas uniformément (Figure 16). En particulier, des faibles valeurs de α_w et de ν_1 et des fortes valeurs a_{j_0} sont plus souvent retenues. Plus surprenant, les valeurs élevées de a_{j_+} ne sont pas sous représentées.

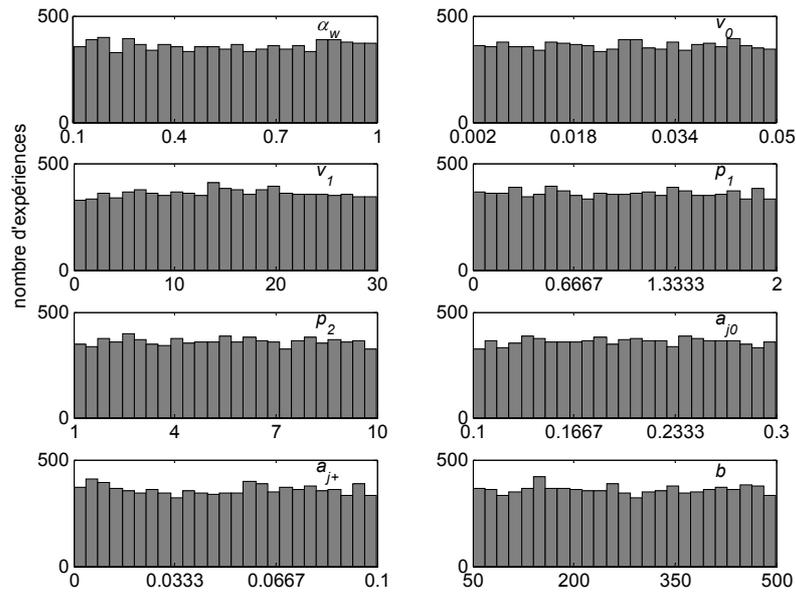


Figure 15: Histogramme des 9000 valeurs testées pour les huit paramètres du modèle (en abscisse, la gamme des valeurs explorées)

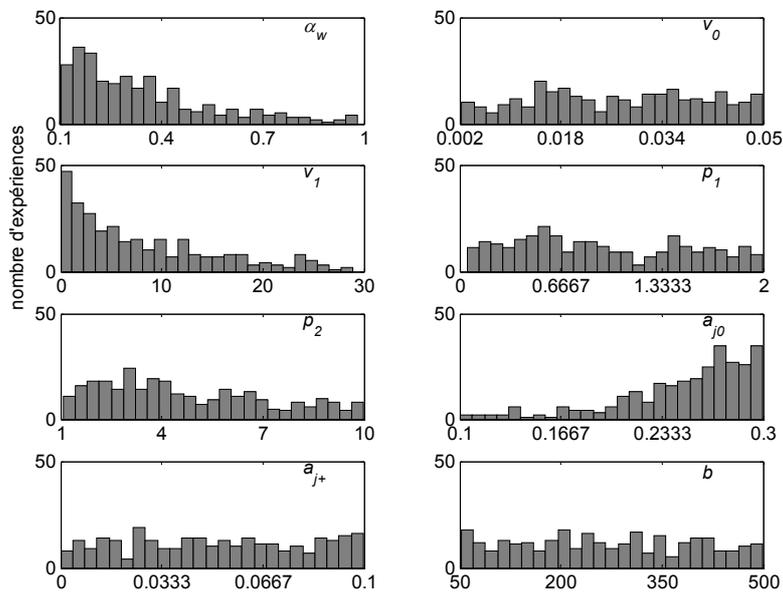


Figure 16 : Histogramme des valeurs des paramètres pour les 291 expériences compatibles avec le pattern de base (en abscisse, la gamme des valeurs explorées)

4.3. Discussion

4.3.1. Processus de modélisation

Dans le cycle de modélisation de Wiegand *et al.* (2003), cette partie correspond aux étapes 2 et 3. Nous avons en effet déterminé les paramètres à tester, leur gamme de variation ainsi que trois hypothèses alternatives puis nous avons comparé systématiquement les résultats des 13 000 simulations avec le pattern. Cela nous a permis de rejeter deux hypothèses et d'identifier 291 et peut-être même seulement 28 combinaisons de traits de vie acceptables. A la différence de Wiegand *et al.* (1998), nous avons choisi une méthode d'exploration par tirage aléatoire. La difficulté pour déterminer *a priori* les valeurs des paramètres aurait rendu risquée une approche basée sur un plan d'expérience à plusieurs niveaux. Toutefois, malgré le nombre de combinaisons testées, la densité d'exploration reste faible. En effet, aucune expérience (compatible ou non) n'a été réalisée dans le proche voisinage des combinaisons retenues (la valeur $\pm 10\%$). Il apparaît donc prématuré d'identifier précisément l'espace des combinaisons compatibles.

4.3.2. Conséquences écologiques des résultats de la calibration

Le fait d'avoir trouvé des expériences compatibles avec le pattern montre qu'il n'y a pas d'incompatibilité entre la structure et la paramétrisation de notre modèle et les observations en milieu naturel. Cela ne prouve pas pour autant que les processus simulés correspondent à la réalité (Levin, 1992).

Toutes les expériences avec une mortalité indépendante de la densité ont été rejetées. Nous retrouvons là un résultat classique, à savoir qu'en absence de régulation densité dépendante des effectifs, la production devient infinie.

Notre travail apporte un élément supplémentaire en faveur du déterminisme métagamique du sexe (Krueger et Oliveira, 1999). En effet, un déterminisme syngamique avec un sex ratio des recrues équilibré conduit systématiquement à une domination des mâles dans le flux d'argentées, du fait de leur durée de séjour plus courte dans les eaux continentales. Pour éviter ce déséquilibre, il faudrait imaginer des taux de mortalité différents entre les deux sexes, ce qui n'est pas montré chez l'anguille (Naismith et Knights, 1990) ou une sur-représentation des femelles à la naissance.

Il n'existe pas structurellement dans le modèle d'anguilles jaunes migrantes et sédentaires, seul le taux de déplacement des anguilles âgées (a_{j+}) renseigne sur le niveau de sédentarité. La distribution uniforme des valeurs de ce paramètre pour les expériences

compatibles prouve que le déplacement des anguilles âgées n'est pas contradictoire avec le pattern bien que les suivis par télémétrie conduisent à considérer les anguilles d'un certain âge comme sédentaires (Parker, 1995; Baras *et al.*, 1998; Lamothe *et al.*, 2000 ; Aoyama *et al.*, 2002). Toutefois, la mobilité simulée d'anguilles âgées pourrait être associée à des changements de gîte en réponse à des modifications des conditions environnementales (Baras *et al.*, 1998).

Les interactions sociales entre anguilles sont prises en compte seulement au travers du paramètre α_w utilisé pour calculer la contribution d'une anguille d'un âge donné à la saturation de la capacité d'accueil d'un compartiment. La dissymétrie de l'histogramme des valeurs retenues pour ce paramètre permet de conclure que les interactions sont d'autant plus importantes que les individus sont âgés. La contribution de la saturation reste faible pour les jeunes et il faut attendre un certain âge pour qu'elle commence à augmenter (déplacement vers la droite de la courbe de la Figure 6). En réalité, cela pourrait être plus complexe dans la mesure où des compétitions entre anguilles de différentes classes de taille semblent exister (Glova, 2001, 2002).

Les expériences sélectionnées correspondent à des combinaisons avec une faible influence de la densité sur la mortalité naturelle (faibles valeurs non nulles de ν_1) et des mobilités de civelles importantes (fortes valeurs de a_{j_0}). Cette double particularité peut être interprétée comme une réponse au problème de sursaturation importante du compartiment aval induite par l'arrivée d'un grand nombre d'animaux en un seul point : les jeunes stades ont la possibilité de fuir la zone aval sans être trop sensibles aux mortalités liées à des fortes densités.

4.3.3. Respect du pattern

La simulation de la dynamique des expériences retenues conduit, dans notre réseau hydrographique virtuel, à des sex ratio dont la variabilité est à rapprocher de celle observée dans les hydrosystèmes réels. Nous obtenons des productions d'anguilles argentées complètement dominées par les femelles comme celles observées par Vollestad et Jonsson (1988), Castonguay *et al.* (1994a), De Leo et Gatto (1995) et Adam (1997) ou complètement dominées par les mâles telles que celles décrites par Lobon-Cervia *et al.* (1995). Le problème est que, dans notre simulation, chaque combinaison correspond à un jeu différent de traits de vie alors que, dans la réalité, la variabilité est observée pour une même espèce et devrait donc correspondre en première approximation à un seul jeu de traits de vie.

Nous avons ensuite considéré les combinaisons compatibles avec le pattern élargi, à savoir celles qui incluent une évolution d'une quasi-dominance des femelles à une quasi-dominance des mâles à mesure que le recrutement augmente. 28 combinaisons respectent ce critère supplémentaire. L'acceptation de ce pattern élargi devrait toutefois interroger les spécialistes de l'anguille. Il implique que des hydrosystèmes comme celui du Saint-Laurent

ou des rivières norvégiennes qui ne produisent actuellement que des femelles pourraient produire uniquement des mâles si le recrutement augmentait. De même, si le recrutement continue à décroître, des femelles devraient apparaître dans les rivières cantabriques (Espagne) qui ne produisent actuellement que des mâles.

Le respect strict du pattern nous conduit à écarter plus de 95 % des expériences. Une première explication se trouve probablement dans une densité d'exploration insuffisante mais ce taux amène surtout à revenir sur les critères de sélection par rapport au pattern. La relation monotone entre l'intensité du recrutement et la proportion de femelles dans le flux d'argentées est très sélective (traduction du point 2 du pattern). L'acceptation d'une simple tendance aurait permis de garder des expériences qui ne sont pas foncièrement incompatibles avec nos connaissances actuelles de l'écologie de l'anguille. Dans le cas du Lough Neagh (Parsons *et al.*, 1977), l'augmentation du pourcentage de mâle a été continue pendant 10 ans suite au déplacement annuel de civelles. Mais cette biomanipulation renseigne plus sur l'évolution transitoire du sex ratio suite à une augmentation progressive de la densité dans le lac que sur l'évolution de la situation à l'équilibre face à un recrutement annuel constant de plus en plus fort.

De même, nous avons écarté 70 % des expériences parce qu'elles conduisaient, pour au moins un recrutement, à remettre en cause la décroissance de la proportion de mâles avec la distance à la mer (point 4). Ces situations sont obtenues pour des intensités de recrutement proches de celle qui conduit à la mortalité totale des anguilles dans le réseau hydrographique, intensités qui n'ont bien sûr jamais été observées dans le milieu naturel. Dans ces situations hypothétiques, la proportion maximale n'est située qu'à 1 ou 2 compartiments de l'embouchure de notre bassin virtuel. Un critère basé sur une simple tendance aurait pu, également dans ce cas, être retenu.

4.4. Conclusion

Le simulateur conçu à la section précédente ambitionnait d'intégrer, pour la première fois dans un modèle de dynamique de la population d'anguille, les déplacements à l'échelle du réseau hydrographique et d'insister sur les mécanismes densité dépendants. Toutefois, nous manquons d'informations pour paramétrer ces processus.

Compte tenu des connaissances imparfaites de certains processus, nous avons choisi de réaliser une exploration théorique à partir d'un pattern paradigmatique de la dynamique continentale de la population d'anguilles.

La comparaison de 13 000 combinaisons avec le pattern nous a permis d'identifier, en fonction des contraintes retenues, 291 ou 28 solutions de traits de vie compatibles avec notre paradigme de la dynamique d'une fraction de population d'anguille dans un réseau

hydrographique. Cette réussite ne nous oblige pas à remettre en cause la conception de notre modèle et nous autorise à continuer son exploration. Pour autant, elle ne constitue pas une validation définitive de la véracité des processus simulés.

Cette sélection a confirmé la nécessité d'un mécanisme de régulation de la densité dans la partie continentale du cycle de vie de l'anguille et a apporté un élément supplémentaire en faveur d'un déterministe métagamique du sexe. La distribution des valeurs des paramètres retenues montre, d'une part, que les jeunes stades doivent pouvoir migrer rapidement et doivent peu contribuer à la saturation d'un compartiment et, d'autre part, que les anguilles âgées ne sont pas nécessairement sédentaires.

Ce travail nous a conduit à revenir sur la définition du pattern écologique et sur sa traduction sous forme de critères informatisés. Il rappelle surtout la nécessité de documenter correctement ce pattern dans des bassins versants réels avant d'envisager un calage sur des données réelles.

Maintenant que nous disposons d'un modèle avec des jeux de paramètres compatibles avec notre vision de la dynamique de la population d'anguilles, nous allons pouvoir achever le cycle de modélisation en approfondissant la structuration spatiale de la population d'anguilles dans un réseau hydrographique. Cette étape nous permettra de définir des prévisions secondaires vérifiables au sens de Wiegand *et al.* (2003).

5. EXPLORATION DE LA STRUCTURATION SPATIALE D'UN STOCK D'ANGUILLE

Le modèle que nous venons de concevoir n'a pas été en mis en défaut par une comparaison avec notre paradigme de la dynamique de la fraction continentale de la population d'anguilles puisque nous avons été capables de trouver au moins une combinaison, en fait 291 ou respectivement 28, compatibles avec les quatre ou respectivement cinq points du pattern écologique. La dernière étape du cycle de modélisation proposé par Wiegand *et al.* (2003) consiste maintenant à chercher de nouvelles assertions qui ne sont contenues ni dans le pattern initial, ni dans les hypothèses de modélisation mais qui sont, au moins conceptuellement, falsifiables au sens de Popper. L'intérêt de ces prévisions secondaires vérifiables est de révéler de l'information non explicitement formalisée et de donner des critères pour la validation du modèle par rapport à la réalité.

L'objectif de cette partie est donc de rechercher ces prévisions secondaires en explorant la structuration spatiale de la fraction de population d'anguilles dans un réseau hydrographique, telle que simulée par notre modèle.

5.1. Principe de l'exploration

Nous avons utilisé le modèle décrit au chapitre précédent en ne considérant que les 28 combinaisons de valeurs des paramètres conduisant, dans un bassin versant linéaire et homogène, à des dynamiques compatibles avec le pattern élargi. Rappelons que chaque combinaison peut être interprétée comme un jeu de traits de vie acceptable vis à vis de notre connaissance actuelle de l'écologie de l'anguille.

Nous avons gardé les mêmes conditions de simulation que précédemment. Le bassin versant virtuel est constitué d'un drain principal de 25 compartiments sans affluents ni obstacles. La capacité d'accueil de chaque compartiment est égale à 200 équivalent anguilles de 13 ans. Seuls les résultats de la 25^{ème} année correspondant à la situation d'équilibre sont analysés. Le recrutement saisonnier est constant. Quinze niveaux, de 10 à 10¹⁵ civelles par saison, ont été testés. Précisons que les valeurs du recrutement n'ont pas de sens en valeur absolue mais qu'elles doivent être rapprochées de la capacité d'accueil du bassin versant.

Cette exploration revient à définir un « écologiste virtuel » (Grimm, 1999) qui scrute le modèle en adoptant deux points de vue sur celui-ci. Tout d'abord, il cherche à établir la relation entre les flux entrant et sortant, en identifiant les recrutements caractéristiques de la dynamique. Enfin, par une approche spatiale (Tischendorf, 1997), il caractérise l'aire colonisée par les anguilles en fonction de leurs caractéristiques - état ou âge.

5.2. Résultats

5.2.1. Influence du recrutement sur l'échappement d'anguilles argentées

La Figure 17 illustre l'évolution de la production d'anguilles argentées en fonction du recrutement. Cette évolution est similaire quelles que soient les combinaisons de traits de vie. L'échappement d'anguilles argentées femelles connaît un maximum pour un recrutement compris entre 10³ et 10⁵ civelles par saison, puis une lente diminution. L'échappement des mâles augmente régulièrement pour se stabiliser ensuite. Pour des recrutements très élevés (entre 10¹¹ et 10¹⁴ suivant les combinaisons), la production d'anguilles argentées devient nulle pour les deux sexes.

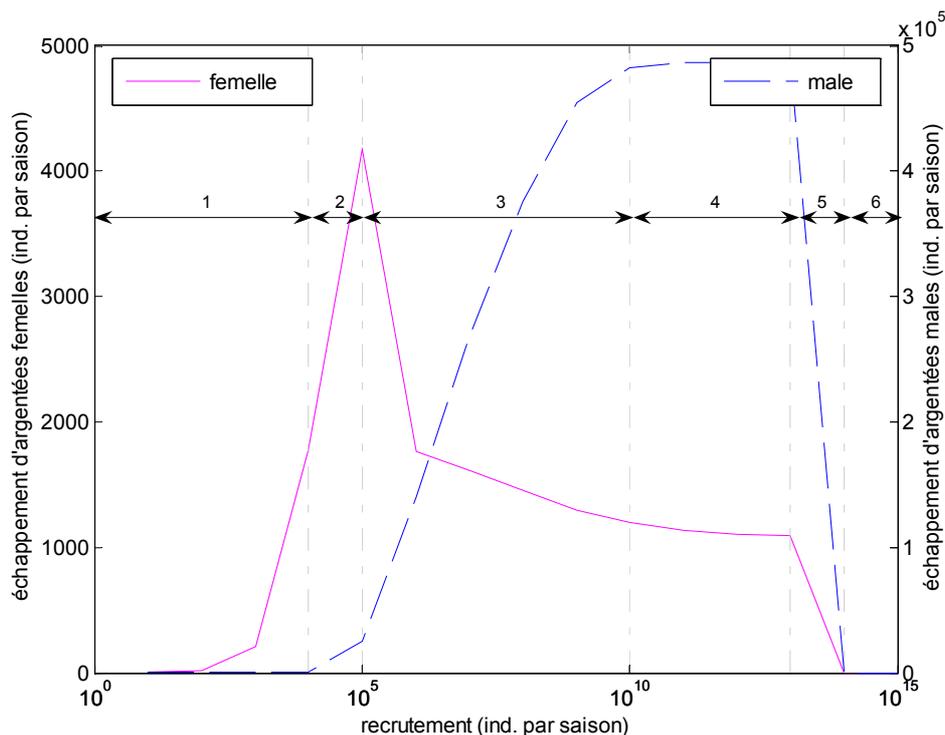


Figure 17 : Exemple d'évolution de l'échappement en anguilles argentées femelles et mâles en fonction du recrutement ($\alpha_w = 0,1262$; $p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$; $v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$; $a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$) (voir le texte pour la description des phases numérotées en noir)

Cette double évolution permet de définir 6 phases à mesure que le recrutement augmente :

1. le système ne produit que des femelles
2. puis commence à produire des mâles,
3. ensuite la production de mâles se fait au dépend des femelles,
4. pour se stabiliser voir diminuer pour certaines combinaisons,
5. les productions des géniteurs des deux sexes diminuent rapidement,
6. enfin aucune recrue n'atteint le stade adulte.

5.2.2. Variabilité spatiale

Les compartiments où les anguilles se différencient sexuellement sont situés en bas de bassin versant (Figure 18). Quand le recrutement augmente, la zone de différenciation des femelles se déplace vers l'amont alors que celle des mâles reste en aval.

Les limites de colonisation varient suivant les états (Figure 19). Les anguilles indifférenciées occupent une aire plus aval que les anguilles jaunes sexuellement différenciées. La zone de production maximale se déplace vers l'amont avec l'augmentation du recrutement, le déplacement pour les femelles étant plus important que celui pour les mâles.

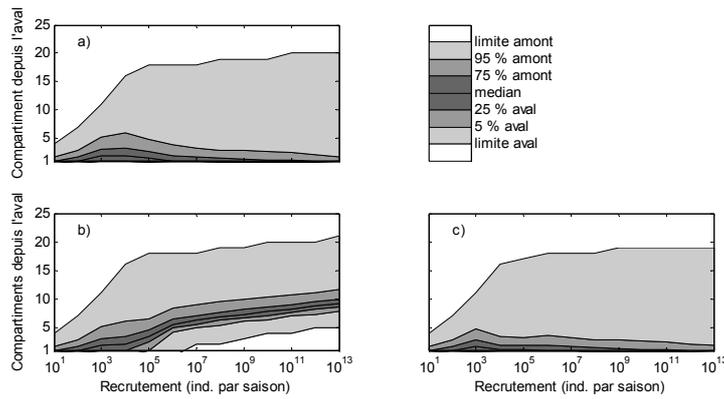


Figure 18 : Exemple de zone où se déroule la différenciation sexuelle en fonction du recrutement (a : tous sexes confondus ; b : femelle ; c : mâle) ($\alpha_w = 0,1262$; $p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$; $v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$; $a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$)

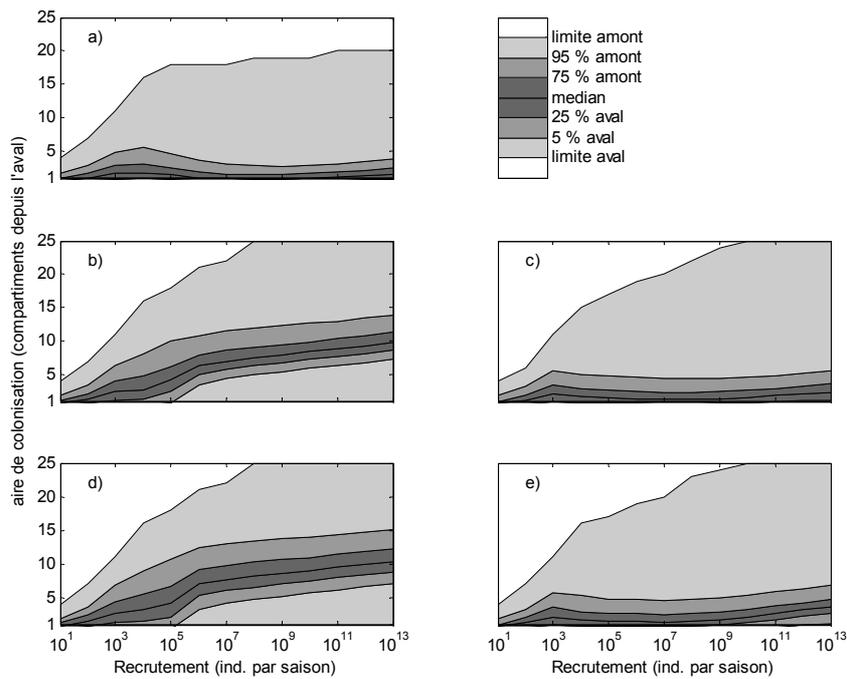


Figure 19 : Exemple d'aire de colonisation des différents états en fonction du recrutement (a : indifférenciées de plus de 1 an, b : jaune femelle, c : jaune mâle, d : argenté femelle, e : argenté mâle) ($\alpha_w = 0,1262$; $p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$; $v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$; $a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$)

Les anguilles colonisent de plus en plus l'amont à mesure qu'elles vieillissent et ceci est d'autant plus vrai que le recrutement devient important (Figure 20). On observe également un déplacement vers l'amont de la zone d'abondance maximale, principalement pour les individus de 3 ans et plus.

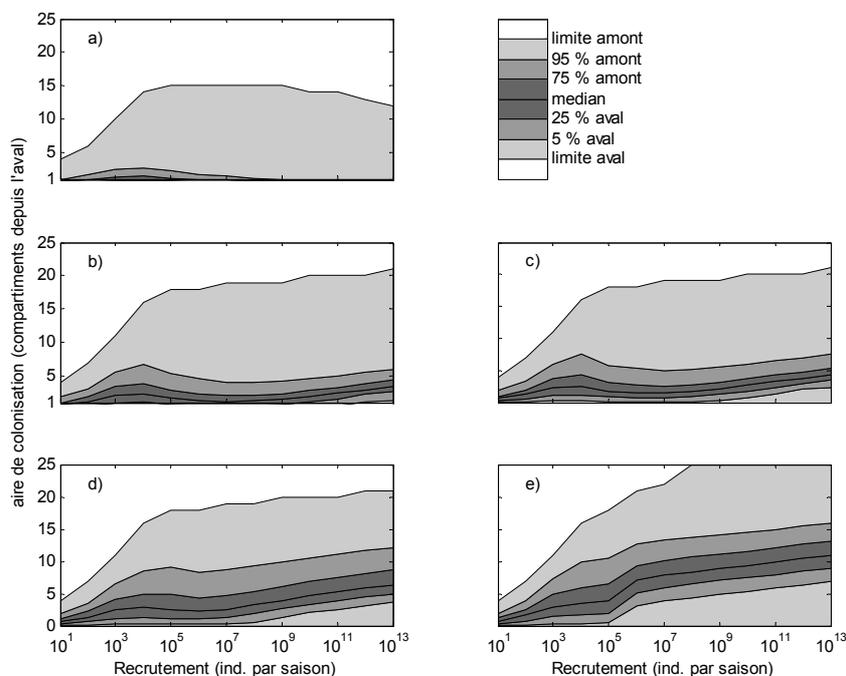


Figure 20 : Exemple d'aire de colonisation pour des anguilles de différents âges en fonction du recrutement (a : moins de 1 an, b : 2 ans, c : 3 ans, d : 6 ans, e : 12 ans) ($\alpha_w = 0,1262$; $p_1 = 1,2218$; $p_2 = 5,5883$; $v_0 = 0,0119$; $v_1 = 0,1183$; $a_{j_0} = 0,2058$; $a_{j_+} = 0,0249$; $b = 138,4467$)

5.3. Discussion

5.3.1. Production d'anguilles argentées en fonction du recrutement

Aucune des expériences retenues ne permet le maintien d'un stock d'anguilles à fort niveau d'arrivée de civelles alors que le premier point du pattern laissait la possibilité d'une évolution asymptotique de la production d'argentées en fonction du recrutement. Dans l'exploration théorique proposée par le groupe du CIEM sur l'anguille américaine, la relation entre anguilllette et anguille jaune est considérée comme compensatoire ou sur-compensatoire en fonction du degré de la régulation liée à l'habitat (ICES, 2001). Notre approche donne des éléments en faveur de la deuxième hypothèse (diminution de la production d'anguilles argentées pour des valeurs élevées de recrutement). Toutefois, les valeurs pour lesquelles

la disparition est observée sont très élevées par rapport à la capacité d'accueil et il est fort probable que cette situation ne soit pas observable dans le milieu naturel, sauf peut-être dans des systèmes où la gestion du stock serait fortement anthropisée et particulièrement inadaptée.

Il est possible d'interpréter les phases de l'évolution de la production d'anguilles argentées en fonction du recrutement par rapport aux processus sous jacents. La phase 1 correspond à des situations de faible densité dans l'ensemble du réseau hydrographique qui conduisent à une production quasi exclusive de femelles. Quand le recrutement augmente (phase 2), des compartiments à forte abondance apparaissent en aval et des mâles commencent à être produits. Pour des valeurs plus fortes de recrutement (phase 3), la saturation d'un nombre plus important de compartiments fait intervenir de manière plus intense la régulation densité dépendante dans le déterminisme du sexe conduisant à une production de mâles aux dépens des femelles. A des valeurs de recrutement encore plus élevées (phase 4), la mortalité densité dépendante joue à plein et régule la production des deux sexes. Dans la phase 5, la mortalité entraîne une réduction de plus en plus importante de l'espérance de vie qui se traduit par une diminution de la production d'anguilles argentées. A l'extrême (phase 6), les civelles, trop nombreuses, suffisent à sursaturer les compartiments qu'elles occupent le jour de leur premier anniversaire et meurent toutes.

5.3.2. Géographie de la dynamique

Tout d'abord, le processus de différenciation sexuelle se déroule principalement dans les bas de bassin versant. En effet, les animaux concernés par ce processus, *i.e.* les anguilles jaunes indifférenciées de plus d'un an, occupent principalement la zone aval. Il est donc risqué de relier le sex ratio des anguilles jaunes plus âgées d'un secteur à la densité dans ce secteur. Il est donc, en particulier, erroné de déduire que les faibles densités favorisent les femelles en considérant simplement le sex ratio des têtes de bassin versant faiblement peuplés. La présence quasi unique de femelles dans les hauts de bassin versant résulte donc plus d'un processus de déplacement sur une plus longue période (Aprahamian, 1988) que du strict processus de déterminisme du sexe. Par contre, des approches comparant les sex ratios globaux de bassins versants présentant des niveaux de recrutement différents (Krueger et Oliveira, 1999) sont moins suspectes. Elles renseignent toutefois plus sur la capacité d'accueil du bas de bassin versant que sur celle de l'ensemble du bassin versant.

Tout se passe comme si la zone de différenciation des mâles repoussait vers l'amont celle des femelles. En fait, cette dernière reste à la périphérie des zones de fortes densités et donc se déplace vers l'amont à mesure que le recrutement augmente.

Par ailleurs, pour certains niveaux de recrutement, aucune anguille ne se différencie en femelle dans les compartiments les plus aval bien que des anguilles jaunes femelles y soient observées. Ceci s'explique par des déplacements ultérieurs vers l'aval. Ce mécanisme permet de proposer une interprétation aux « anguilles estuariennes » qui, par le simple jeu de la diffusion, effectuent un retour en eau salée au cours de leur vie (Tzeng *et al.*, 2000 ; Tsukamoto et Arai, 2001).

Même avec une simulation des déplacements uniquement sur un mode diffusif, la zone d'abondance maximale des anguilles jaunes âgées se déplace vers l'amont et ce d'autant plus que le recrutement est élevé (Figure 20). Corollairement, la zone de production des argentées se déplace également vers l'amont. Ce glissement des zones de production doit être interprété comme la résultante non seulement de la diffusion plus importante vers l'amont (zone moins dense) mais également (et surtout) d'une mortalité de plus en plus importante dans les compartiments aval induite par des sur-densités. Le déplacement plus important de la zone de production pour les femelles s'explique par le temps de résidence plus long de ce sexe.

Par ailleurs, rappelons que, par construction (point 2 du pattern), le pourcentage de femelle dans le flux d'argentées augmente avec le recrutement.

Ces deux éléments nous permettent d'avancer une clé d'interprétation des résultats de dynamique de population de l'anguille dans un réseau hydrographique. Quand la zone d'abondance reste en aval quel que soit l'âge des anguilles, cela signifie que le réseau n'est pas saturé et produit essentiellement des femelles. Lorsqu'on observe au contraire un déplacement progressif vers l'amont de la zone d'abondance maximale des anguilles âgées, cela signifie que le bassin commence à se saturer par l'aval et produit de plus en plus de mâles.

Plusieurs travaux de terrain sont en accord avec cette théorie. Sur la Severn, par exemple, l'abondance et la proportion de mâle décroissent avec la distance à la limite de marée dynamique (Aprahamian, 1988 ; Ibbotson *et al.*, 2002). Il est possible d'interpréter ces résultats en considérant ce système dans une situation intermédiaire : pas assez saturé pour ne produire que des mâles, au moins dans les parties basses du bassin versant, mais suffisamment pour obtenir une décroissance de la densité d'anguilles pour tous les âges. De même, Lobon-Cervia *et al.* (1995) montrent une décroissance vers l'amont de la densité d'anguilles mais les distributions des fréquences de taille à différents niveaux dans le bassin laissent penser que la zone de production maximale se déplace vers l'amont avec l'âge et donc que le bassin versant est déjà fortement saturé. Ceci est en accord avec la production quasi exclusive de mâles qui est actuellement observée.

Par contre, l'origine géographique des anguilles argentées au sein du système Saint-Laurent résiste à notre clé d'interprétation. La production quasi exclusive de femelles de ce bassin (Nilo et Fortin, 2001) laisse supposer que le recrutement est faible par rapport à sa capacité d'accueil. La zone de production devrait logiquement se situer à l'aval. En fait, des travaux (Dutil *et al.*, 1985 ; Couillard *et al.*, 1997 ; Verreault et Dumont, 2003) ont montré que 60 à 70 % des anguilles argentées capturées par la pêcherie estuarienne du Saint Laurent provenaient du Lac Ontario situé à 400 km en amont (même si ce taux doit être revu à la baisse si l'on considère avec Hodson *et al.* (1994) et Castonguay *et al.* (1994a) que la zone de contamination du polluant utilisé pour la discrimination des stocks est plus étendue vers l'aval). Cette zone de production principale des femelles très en amont nous amène à remettre en cause, pour le système laurentien, la colonisation par dispersion avancée par Smogor *et al.* (1995) et Ibbotson *et al.* (2002), en invoquant les conditions hivernales drastiques. A noter que Smogor *et al.* (1995) dans leur discussion sur la généralisation de leur observation citent des affluents du Saint-Laurent sans jamais faire référence au système dans sa totalité. Un biais pourrait provenir des caractéristiques particulières de l'estuaire du Saint-Laurent qui pourrait être comparé à une zone marine sous influence estuarienne dans d'autres hydrosystèmes.

5.3.3. Fonctionnement type d'une population et conséquences en matière de gestion

Cette exploration du modèle nous permet de proposer un fonctionnement type d'une population d'anguilles dans un bassin versant. Une anguille, dans une zone de forte densité, soit meurt (et elle a d'autant plus de chance de mourir que le compartiment où elle se trouve est saturé), soit reste sur place et devient vraisemblablement mâle, soit se déplace vers un compartiment moins peuplé. Dans ce troisième cas, si elle a atteint des zones à faible densité au moment où son sexe se détermine, elle devient femelle et reste plus longtemps dans le bassin versant. Si elle détermine son sexe dans des zones peuplées, elle devient mâle et quitte le système plus tôt. Sa prise d'argenture et donc son départ du bassin versant diminue la densité du compartiment où elle se trouve. Ce processus d'argenture constitue donc également une régulation de la densité dans l'hydrosystème.

Enfin, à des niveaux extrêmes de recrutement, une mortalité totale des civelles survient la semaine après leur premier anniversaire. En effet, aucune migration n'a lieu durant la période hivernale induite par une saturation nulle du compartiment aval (mortalité totale des cohortes précédentes et contribution nulle des civelles à la saturation). Début mai, les anguilles de un an sont suffisamment nombreuses pour saturer brutalement la capacité d'accueil du compartiment aval ce qui entraîne une mortalité totale. Il est fort probable que dans ces conditions, des mécanismes de cannibalisme viennent réguler la densité des

anguilles (Degani et Levanon, 1983; Jessop, 2000) et éviter la disparition de l'espèce dans un hydrosystème.

Ces quelques résultats nous permettent de conseiller de ne pas focaliser la gestion d'un stock d'anguilles dans un bassin versant uniquement sur les zones amont, surtout en période de pénurie telle que nous la connaissons actuellement. En effet, la zone aval est celle où se déroule le déterminisme sexuel; elle peut également être le secteur de production maximale. Ces recommandations sont basées sur des considérations uniquement écologiques, dans un souci d'une recherche d'une meilleure efficacité des actes de gestion. Mais il est clair que pour des raisons sociales ou politiques, une gestion à l'échelle du bassin pourra être préférée. Il ne faudrait pas que les anguilles, après avoir disparu des têtes de bassins versants, disparaissent également de la tête des gestionnaires de ces zones (Casselmann, comm. pers.).

5.4. Conclusion

A aucun moment, ni dans le pattern, ni dans les hypothèses de modélisation, nous avons supposé que le processus de différenciation sexuelle se déroulait dans les secteurs aval du réseau hydrographique, avec une dissociation des zones de différenciation des femelles et des mâles, au moins pour les forts recrutements. Ce résultat de la simulation « émerge » de l'interaction de la diffusion du recrutement à partir d'un point unique à l'aval, du déterminisme du sexe et des processus de sortie du système (mortalité, argenture). Cette conclusion du modèle constitue donc une prévision secondaire vérifiable. Toutefois, la détermination précoce du sexe reste une opération délicate qui nécessite encore le sacrifice de l'animal (Beullens *et al.*, 1997) et limite donc l'établissement d'une cartographie à grande échelle de la zone de colonisation des anguilles indifférenciées. Pourtant, cela permettrait de mieux cerner les phénomènes de densité dépendance sur le déterminisme du sexe et de préciser la notion de capacité d'accueil pour l'anguille. Une autre approche à promouvoir serait de déterminer les contributions des différents sous bassins au flux global d'anguilles argentées à partir d'études de quantification de flux (comme celle réalisée par Caron *et al.*, 2003) associées à des recherches de signatures géochimiques dans l'otolithe (Wells *et al.*, 2003).

Par ailleurs, ce modèle nous a permis d'étudier des situations extrêmes qui ne pourront que difficilement être observées mais qui, en exagérant certains processus, permettent de comprendre et d'illustrer la dynamique du système (Jackson *et al.*, 2000). Dans notre cas, l'analyse du fonctionnement de la population avec des recrutements extrêmes permet de mieux comprendre les mécanismes de régulation liés à la mortalité.

Il permet également de tester des situations plus réalistes et conduit à remettre en cause soit l'interprétation des données de terrain soit la structure et le paramétrage du modèle. La comparaison avec les données issues du Saint-Laurent ou de la Severn nous montre par exemple que le processus de colonisation du bassin versant est encore une question ouverte. Il nous semble que des travaux expérimentaux analysant le comportement au niveau individuel tout en cherchant à extrapoler les résultats à l'échelle de la fraction de population sont susceptibles d'apporter des éléments de réponse.

6. INFLUENCE DE LA REPARTITION DE LA CAPACITE D'ACCUEIL DANS LE BASSIN VERSANT SUR LA DYNAMIQUE DE POPULATION

L'achèvement du cycle de modélisation au paragraphe précédent nous a conduit à mettre en exergue l'importance des processus biologiques dans la partie aval du bassin versant pour la dynamique de la fraction de population d'anguilles dans un réseau hydrographique. Ces processus, déterminisme du sexe, déplacement et mortalité naturelle, ont en commun d'inclure des mécanismes densité dépendants qui, dans notre modèle, se basent sur une capacité d'accueil définie pour chaque compartiment.

A cette étape d'utilisation du simulateur, il nous est apparu important d'approfondir ce concept et d'évaluer les conséquences du choix simpliste d'une répartition uniforme de la capacité d'accueil dans le réseau hydrographique adopté dans la phase de conception.

6.1. Synthèse sur la notion de capacité d'accueil

6.1.1. Définition

L'utilisation la plus courante de la notion de capacité d'accueil ou capacité de charge (« carrying capacity ») a été définie, d'après Dhondt (1988), par Odum en 1953 et correspond à la valeur à l'équilibre d'un modèle logistique de croissance. Vision malthusienne de l'évolution globale du nombre d'individus d'une population, l'équation logistique s'écrit dans sa forme généralisée

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\gamma \right)$$

avec N le nombre d'individus de la population à l'instant t , r le taux d'accroissement relatif, K la capacité d'accueil et γ une constante strictement positive qui définit la forme de la densité dépendance (fixée à l'origine à 1). Cette première définition correspond clairement à l'échelle globale de la population et de l'espace occupée par celle-ci. Plus récemment, la capacité d'accueil a été définie, toujours en considérant la population dans sa globalité

durant un cycle saisonnier moyen, comme le nombre maximum ou la biomasse maximale d'une espèce donnée qui peut être supporté durant la période de plus faibles ressources disponibles (Bovee *et al.*, 1998). Cette approche insiste sur les limitations induites par certains épisodes durant l'année pour certains stades biologiques (Gouraud *et al.*, 2001).

Elle peut se définir également à une échelle locale et instantanée comme la biomasse maximale que peut supporter un tronçon de rivière (Gouraud *et al.*, 2001). Elle se traduit alors par des surfaces pondérées utiles (« weighted usable area ») qui ne permettent toutefois pas, d'après Minns *et al.* (1996), de prendre en compte d'éventuelles limitations induites par la structuration spatiale de l'habitat (fragmentation, connectivité et contiguïté). L'effectif à l'équilibre (s'il existe) dans un compartiment n'équivaut donc pas nécessairement à la capacité d'accueil du celui-ci. Corollairement, la capacité d'accueil global d'un système (effectif de la population à l'équilibre) n'est pas égale à la somme des capacités d'accueil des compartiments qui le constituent.

On parle aussi, dans des acceptations sémantiques voisines, de provision d'habitat (« habitat supply ») chez Minns (1996), de capacité d'habitat (« habitat capacity ») chez Williamson *et al.* (1993) ou Bartholow *et al.* (1993), de disponibilité d'habitat (« habitat availability ») dont la qualité pour différents stades biologiques est mesurée au travers d'indices d'adéquation (« habitat suitability index »).

6.1.2. Processus influencés par l'habitat dans d'autres modèles

En développant l'équation logistique, on peut interpréter la variation d'effectifs au cours d'un faible laps de temps comme le bilan entre une mortalité $\frac{r}{K^\gamma} N^{\gamma+1}$ et une production rN qui croît moins vite avec l'effectif que le terme précédent. Quand N est égal à K , les deux processus se compensent; quand N est plus grand que K , la mortalité l'emporte sur la production.

Dans le modèle de dynamique de population de saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) de Williamson *et al.* (1993) l'habitat influe sur (i) les mouvements des poissons (ii) la mortalité, (iii) la croissance individuelle et (iv) les ressources alimentaires des poissons. Dans le modèle proposé par Minns *et al.* (1996), des courbes de saturation sigmoïdales en fonction de l'habitat limitent la réussite de la reproduction (saturation des zones de frayère), la survie des brochets (*Esox lucius*) de l'année et la croissance des animaux plus âgés. Ces auteurs justifient l'emploi d'une telle fonction sur un plan théorique en considérant qu'elle simule correctement des processus biologiques tels que la cinétique enzymatique, la croissance bactérienne ou la consommation de proie par des prédateurs. D'un point de vue

pratique, elle permet de dissocier la réponse absolue de la réalisation proportionnelle de cette réponse (par exemple, croissance potentielle maximale et croissance effective en fonction de la saturation de l'habitat). Gouraud *et al.* (2001) utilisent une fonction hyperbolique de la saturation de la capacité d'accueil pour modifier la mortalité et simuler des déplacements de truites (*Salmo trutta*) quand la biomasse observée dépasse la capacité d'accueil d'un tronçon de rivière. Hilderbrand (2002) utilise également une fonction hyperbolique pour simuler la compétition territoriale. Pour Hilderbrand (2003), des phénomènes de mortalité ramènent instantanément l'effectif (au prorata des différents stades) à la capacité d'accueil dès l'instant où il lui est supérieur.

En conclusion, l'habitat joue généralement dans les modèles de dynamique de population sur trois processus : la mortalité, la croissance et les déplacements. Il peut jouer sur toute la gamme de valeurs de saturation et la capacité d'accueil est alors définie par rapport à une valeur caractéristique, la production compensant la mortalité dans le modèle logistique (Odum, 1971), ou la valeur « moyenne » du processus dans l'approche de Sabaton *et al.*, (1997). Il peut également avoir une influence seulement au delà d'un certain seuil de saturation (courbe sigmoïdale de Minns *et al.* (1996)). Dans ce cas, la capacité d'accueil peut être définie comme la valeur où l'influence de l'habitat est sensible.

6.1.3. Utilisation dans le cadre de notre modèle

Dans notre modèle, la capacité d'accueil du compartiment résume toutes les caractéristiques de l'habitat. Elle correspond clairement à une définition locale. L'interprétation trophique est privilégiée puisque les civelles et les anguilles argentées, animaux jeûnant, ne contribuent pas à la saturation de la capacité et que la contribution à la saturation d'une anguille suit une courbe en fonction de son âge analogue à une croissance pondérale. L'interprétation sociale est au contraire négligée puisque les animaux sont interchangeables au prorata de leur contribution à la saturation de la capacité d'accueil.

La capacité d'accueil intervient à la fois dans (i) la mortalité pour des valeurs de saturation supérieures à 100 %, (ii) le déterminisme du sexe sur toute la gamme des valeurs (même si la forme sigmoïdale de la relation concentre la sensibilité sur une gamme plus restreinte) et (iii) les déplacements sur toute la gamme de valeurs.

6.2. Evolution de la capacité d'accueil au sein d'un réseau hydrographique

Si elle reflète simplement la quantité d'habitats disponibles (surface), la capacité d'accueil pour des compartiments de longueur fixe doit suivre l'évolution de la largeur et donc généralement diminuer de la mer vers la source. En considérant une valeur trophique

supposée suivre l'évolution de la richesse spécifique (Mastrorillo *et al.*, 1998), la capacité d'accueil connaîtrait une asymptote en partie basse du bassin.

Si simplement la tendance des densités d'anguilles observées sur un réseau hydrographique (Smogor *et al.*, 1995; Ibbotson *et al.*, 2002) renseigne sur celle de la capacité d'accueil, cette dernière doit être très élevée en bas de bassin et diminue à mesure que l'on remonte vers l'amont.

6.3. Matériel et méthode

Basée sur la même approche que celle du paragraphe 0, l'analyse ici repose sur une comparaison du pattern écologique avec les résultats de la simulation de dynamique de population dans des réseaux hydrographiques avec différentes évolutions spatiales de la capacité d'accueil.

Rappelons que dans le réseau hydrographique utilisé dans les paragraphes précédents (RH 1), la capacité d'accueil de chaque compartiment était fixée à 200 équivalent anguilles de 13 ans, soit un total de 5 000 équivalent anguilles de 13 ans pour le réseau dans sa totalité.

Nous avons défini un deuxième réseau hydrographique (RH 2) de même capacité totale mais dont les capacités d'accueil de chaque compartiment sont calculées par une fonction logistique de la distance à la source (Figure 21). Nous avons repris les 9 000 combinaisons aléatoires de paramètres définies au paragraphe 4.1.

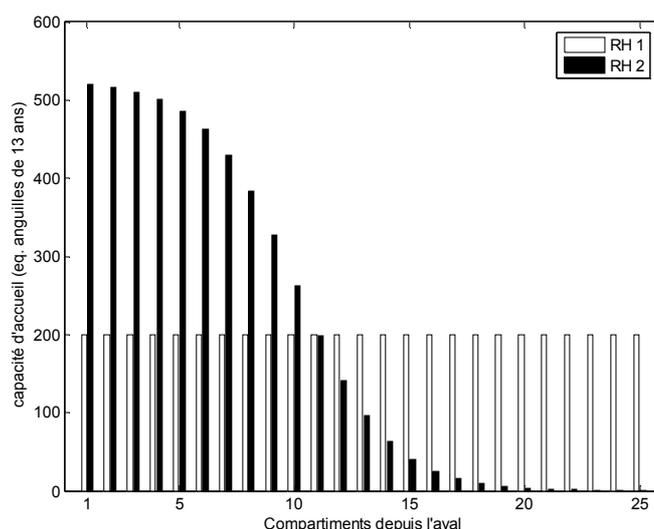


Figure 21: Evolution de la capacité d'accueil dans les réseaux hydrographiques RH 1 et RH 2

Dans un deuxième temps, nous avons testé les combinaisons compatibles à la fois dans RH 1 et RH 2 dans 200 nouveaux bassins. Les 100 premiers (RH type 1) correspondent à

l'ajout d'une composante aléatoire sur le profil du RH 1, les 100 derniers (RH type 2) à l'ajout d'une composante aléatoire sur le profil du RH 2. La composante aléatoire suit une loi de distribution normale. Pour éviter des ruptures brutales, les valeurs sont lissées avec une moyenne mobile d'ordre 6.

6.4. Résultats

La sélection des combinaisons s'avère moins sévère pour des dynamiques dans un bassin versant dont la capacité d'accueil décroît avec la distance à la mer (Tableau 5). Pour autant, seules 88 combinaisons sont compatibles pour les deux bassins versants avec le pattern de base, 18 avec le pattern élargi.

Tableau 5: Nombre d'expériences compatibles avec les points du pattern pour deux bassins versants considérés

	Bassin versant		
	RH 1	RH 2	RH 1 \cap RH 2
Nombre de combinaisons testées	9 000	9 000	9 000
Compatibles avec le point 1	9 000	9 000	9 000
Compatibles avec le point 2	2 610	8 975	2 595
Compatibles avec le point 3	8 992	8 975	8 969
Compatibles avec le point 4	2 654	2 468	705
Compatibles avec le pattern de base	291	1 142	88
Compatibles avec le pattern élargi	28	122	18

Les valeurs de α_w sont significativement plus fortes ($p < 0,001$) pour les combinaisons compatibles avec le pattern de base dans le RH 2. Les ν_1 sont significativement plus faibles ($p < 0,001$) pour les combinaisons compatibles dans le RH 1 et le RH 2. Les p_1 sont significativement plus faibles ($p < 0,001$) pour les combinaisons compatibles dans les deux types de bassin versant. Enfin, les a_{j_0} sont significativement ($p < 0,001$) plus faibles pour les combinaisons compatibles dans le RH2 (Figure 22). L'analyse similaire avec le pattern élargi révèle des valeurs significativement ($p < 0,001$) plus faibles pour ν_1 dans le RH1 et le RH2 (Figure 23).

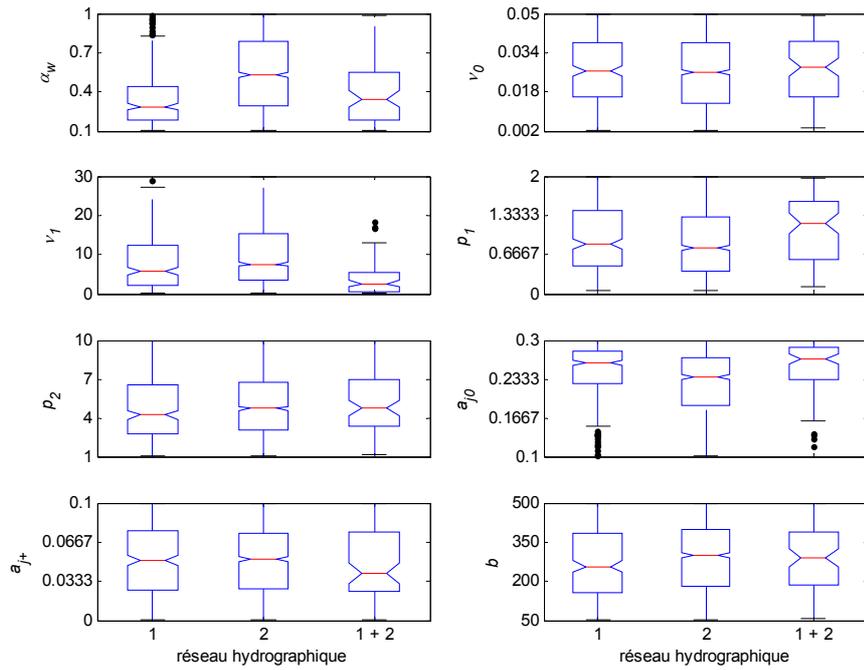


Figure 22: Dispersion des paramètres pour les combinaisons compatibles avec le pattern de base pour l'un des réseaux hydrographiques à l'exclusion de l'autre ou pour les deux

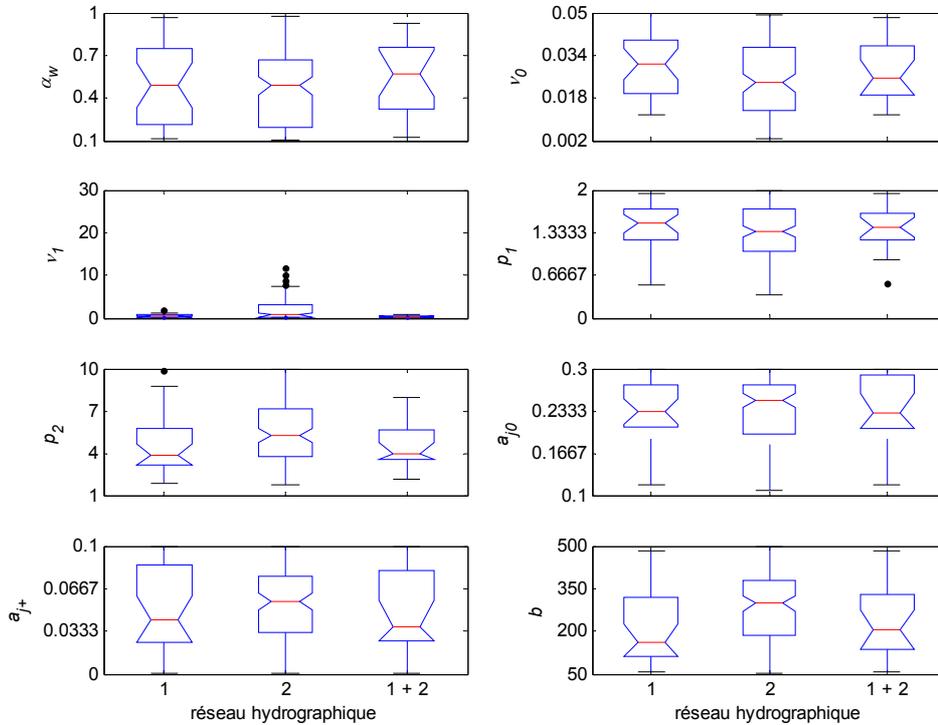


Figure 23: Dispersion des paramètres pour les combinaisons compatibles avec le pattern élargi pour l'un des réseaux hydrographiques à l'exclusion de l'autre ou pour les deux

Maintenant regardons l'influence d'une composante aléatoire dans l'évolution longitudinale de la capacité d'accueil (RH de type 1 et 2) pour les 18 combinaisons dont les résultats de simulation dans RH 1 et RH 2 sont compatibles avec le pattern.

Tout d'abord, nous avons comparé les combinaisons en analysant dans combien de réseaux hydrographiques avec une composante aléatoire elles induisaient une dynamique compatible avec le pattern. Pour cela, nous avons calculé un pourcentage de respect du pattern en divisant le nombre de réseaux hydrographiques dans lesquels la simulation est compatible avec le pattern par le nombre total de réseaux considérés. Ce pourcentage de respect du pattern varie entre 25,5 % et 71,0 % pour l'ensemble des RH type 1 ou 2, entre 11,0 % et 56,0 % pour les RH type 1 et entre 40,0 % et 91,0 % pour les RH type 2. La Figure 24 illustre les relations entre les traits de vie et la variabilité de ce taux. Une relation linéaire significative est trouvée pour α_w et v_1 , (respectivement $p = 0,02$ et $0,001$).

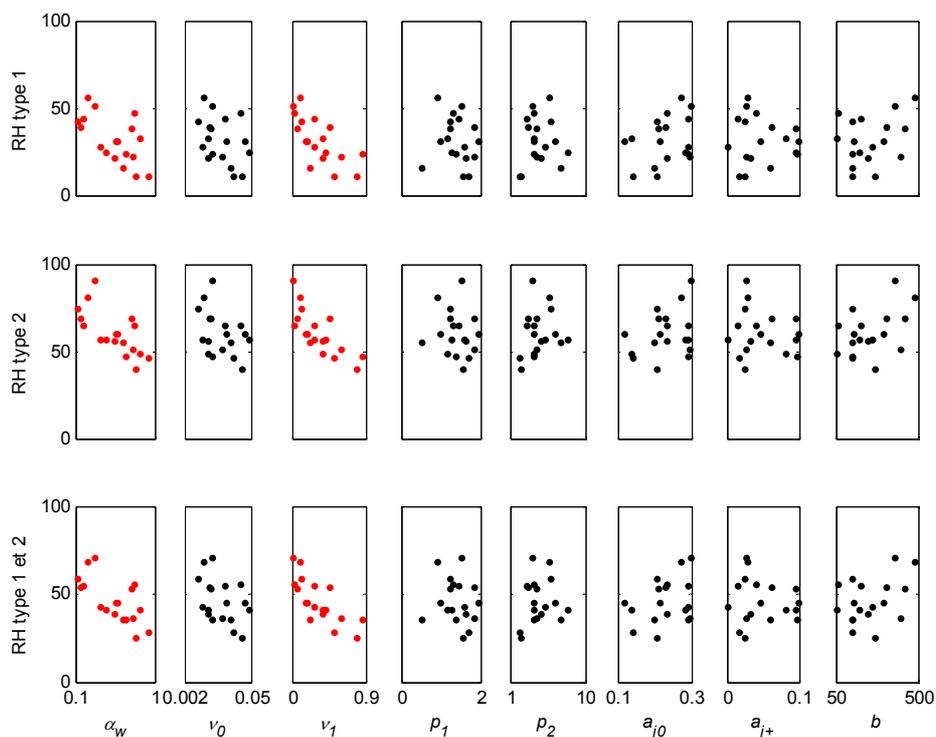


Figure 24 : Relations entre les paramètres de traits de vie et les taux de compatibilités (nombre de réseaux hydrographiques où la dynamique simulée est compatible sur le nombre total de réseaux considérés) dans les RH type 1 aléatoires (en haut), dans les RH type 2 aléatoires (au milieu) et dans les deux types de RH (en bas). En rouge, les relations significativement linéaires.

Symétriquement, nous avons comparé les réseaux hydrographiques en regardant pour chacun d'entre eux combien de combinaisons de traits de vie avaient une dynamique

compatible. Dans 18 RH type 1 et 3 RH type 2, aucune des 18 combinaisons n'induit une dynamique compatible. Dans 1 RH type 1 et 14 RH type 2, les 18 combinaisons entraînent une dynamique compatible.

La Figure 25 illustre les différences de profils de capacité d'accueil entre les RH type 1 pour lesquelles aucune combinaison de paramètres n'est compatible et les RH type 1 pour lesquelles toutes les combinaisons sont compatibles. Idem avec la Figure 26 pour les RH type 2.

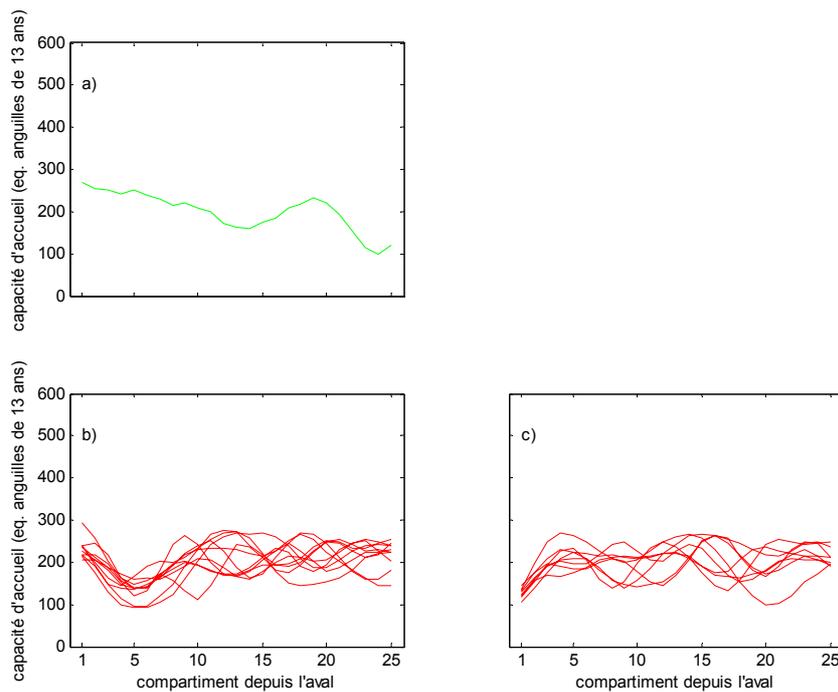


Figure 25 : Profils des capacités d'accueil du RH type 1 pour lesquels a) toutes les combinaisons induisent une dynamique compatible avec le pattern, b) aucune combinaison n'est compatible et la capacité d'accueil commence par décroître, c) aucune combinaison n'est compatible et la capacité d'accueil commence par croître

6.5. Discussion

Une décroissance de la capacité d'accueil avec la distance à la mer (RH 2) est moins contraignante vis à vis du pattern écologique qu'une répartition uniforme (RH 1). Le RH type 1 dans lequel toutes les combinaisons de traits de vie induisent une dynamique compatible avec le pattern présente également une décroissance quasiment régulière de la capacité d'accueil des dix premiers compartiments. Les trois RH type 2 pour lesquels aucune combinaison n'est compatible avec le pattern présentent au contraire un creux dans le profil de la capacité d'accueil entre le cinquième et le dixième compartiment. Enfin, le profil de la capacité d'accueil au delà du quinzième compartiment n'a pas d'influence sur la compatibilité

avec le pattern. Toutes ces observations confirment l'importance des premiers compartiments dans la dynamique de la population. Les profils avec une forte capacité en aval et une décroissance ensuite sont plus souvent compatibles avec le pattern puisqu'ils n'entravent pas la logique diffusive des déplacements à partir de l'aval et limitent les régulations densité dépendantes.

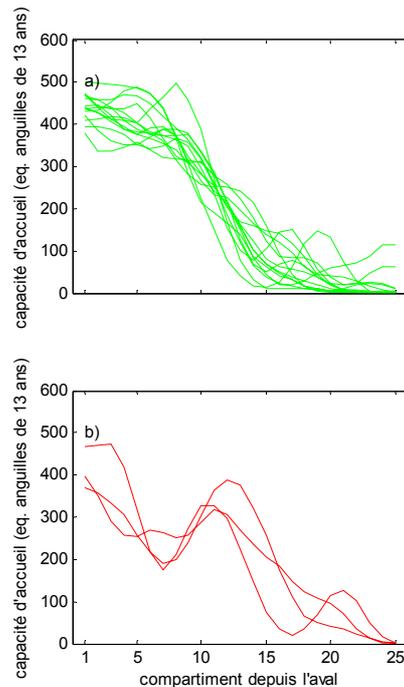


Figure 26 : Profils des capacités d'accueil du RH type 2 pour lesquels a) toutes les combinaisons induisent une dynamique compatible avec le pattern, b) aucune combinaison n'est compatible

Analysons maintenant la sélection des traits de vie. Le respect du pattern pour des dynamiques dans RH 1 et RH 2 sélectionne des combinaisons qui limitent les effets densité dépendants sur la mortalité et sur le déterminisme du sexe (faibles valeurs de v_1 et de p_1). Dans le cas du pattern élargi, seule la limitation de la régulation liée à une mortalité densité dépendante reste significative mais l'absence d'effet pour le déterminisme du sexe pourrait être une conséquence du faible nombre de combinaisons retenues. Par ailleurs, moins la saturation de la capacité d'accueil fait intervenir de jeunes individus (faibles valeurs de α_w) plus une combinaison de paramètres reste compatible dans un grand nombre de bassins versants aléatoires. Nous obtenons la même conclusion avec de faibles effets densité-dépendants sur la mortalité. Globalement, le fait de minimiser les effets densité-dépendants, en particulier aux jeunes stades, permet de surmonter des profils de capacité d'accueil irréguliers.

6.6. Conclusion

Nous avons choisi *a priori* une structure de réseau hydrographique simpliste pour la conception et la calibration de notre simulateur. Ce choix d'une répartition uniforme des capacités d'accueil s'avère être plus contraignant qu'une diminution de la capacité d'accueil avec la distance à la mer, pourtant plus probable (cf 6.2.). Il nous a tout de même été possible d'identifier 18 combinaisons de traits de vie qui induisent, à la fois dans RH 1 et RH 2, une dynamique compatible avec notre paradigme.

La prise en compte d'une variabilité autour de ces profils théoriques montre qu'il faut, pour que le pattern soit le plus souvent respecté, non seulement une évolution de la capacité d'accueil du réseau hydrographique pas trop irrégulière, surtout pour les compartiments aval (il peut donc y avoir des bassins versants réels qui induisent une dynamique ne respectant pas notre pattern), mais également des effets densité-dépendants limités concernant la mortalité et le déterminisme du sexe. Ce travail confirme que la dynamique de la fraction de population d'anguilles dans un réseau hydrographique est contrainte par les processus biologiques qui se déroulent principalement dans la partie aval.

7. ANALYSE DE SENSIBILITE DU MODELE

Nous avons élaboré un modèle de fonctionnement de la fraction continentale de population d'anguille et identifié 18 combinaisons de paramètres qui permettent de simuler, dans un réseau hydrographique avec une capacité d'accueil uniforme comme avec une capacité d'accueil décroissante, une dynamique compatible avec notre pattern écologique.

Notre travail s'est volontairement limité à une approche paradigmatique en ne cherchant pas à reproduire une réalité observée dans un hydrosystème particulier. Nous sommes conscients qu'il ne constitue donc qu'une étape préliminaire et qu'il faudra tôt ou tard chercher à ajuster notre modèle à des données de terrains.

Afin de préparer cette calibration sur une situation particulière réelle, nous avons tenu à réaliser une première analyse de sensibilité de manière à identifier les processus dont les valeurs des paramètres devront être déterminées avec le plus grand soin. Cela a été l'occasion d'illustrer l'interaction des processus lorsqu'ils interviennent ensemble dans le fonctionnement d'une population.

7.1. Choix d'une combinaison de traits de vie par rapport à un avantage évolutif

Pour mener à bien cette analyse de sensibilité, il nous faut choisir une combinaison parmi les 18 retenues. Cette sélection a été réalisée en adoptant un point de vue évolutionniste : une histoire de vie présente un meilleur avantage évolutif si elle maximise les chances d'avoir, sur le long terme, une descendance nombreuse (Gross, 1987). Helfman *et al.* (1987) et

Oliveira (1999) ont discuté les histoires de vie chez l'anguille, en se focalisant sur la croissance et l'âge ou la taille à la maturité. Gross (1987) a montré avec un modèle simple que, chez les migrateurs, le gain de croissance apporté par un changement de milieu de vie doit être supérieur au coût engendré par les déplacements entre les deux habitats. Notre modèle de dynamique de population permet d'enrichir ces approches en intégrant plus de processus biologiques et d'éventuelles interactions entre processus. Ce type de démarche est à privilégier car la prise en compte de plus de complexité conduit à remettre en cause des résultats obtenus en maximisant un seul processus (Stearns, 2000).

Nous avons donc cherché la combinaison de traits de vie qui produit le plus de descendance en moyenne sur les 200 réseaux hydrographiques RH type1 et type 2 utilisés dans le paragraphe 6. Implicitement, nous supposons que ce jeu de réseaux hydrographiques permet de rendre compte de la variabilité géographique des situations réelles. Plus précisément, nous avons calculé la moyenne géométrique de la production d'anguilles argentées pour chaque niveau de recrutement ; l'utilisation de la moyenne géométrique plutôt qu'arithmétique permet de tenir compte de la variabilité dans le calcul du fitness (Stearns, 2000). Puis nous avons sélectionné la combinaison présentant le maximum de production d'anguilles argentées femelles. Nous avons privilégié les femelles en faisant l'hypothèse classique que le nombre de mâles ne constituait pas une limitation pour la reproduction.

Les valeurs de la combinaison des traits de vie retenue sont présentées au Tableau 6. Les différentes figures illustrant les processus au paragraphe 3.3 sont en fait basées sur cette combinaison. La production moyenne est de 5 887 anguilles argentées femelles par saison pour un recrutement de 10^5 civelles par saison. Elle conduit à la meilleure production dès que le recrutement dépasse 10^3 individus par saison. Par ailleurs, cette combinaison respecte le pattern dans 58 % des RH type 1 et 2.

Cette combinaison se caractérise par les plus petites valeurs des paramètres α_w et ν_0 , des valeurs plutôt faibles de ν_1 , p_1 , a_{j_0} , a_{j_+} et b (4 ou 5^{ième} rang) et une valeur plutôt élevée de p_2 (15^{ième} rang) (Figure 27). La valeur élevée de p_2 tend à déplacer la production des mâles vers les fortes valeurs de saturation. Les valeurs basses de α_w , ν_1 , p_1 et b tendent à minimiser les effets densité-dépendants. La faible valeur de ν_0 correspond à une faible espérance de vie à la naissance ou en d'autres termes à une forte mortalité des jeunes stades.

Tableau 6: Valeurs de la combinaison dont la dynamique produit le plus d'anguilles argentées dans 200 réseaux hydrographiques

Paramètre	Valeur retenue
α_w	0,1262
v_0	0,0119
v_1	0,1183
p_1	1,2218
p_2	5,8583
a_{j_0}	0,2058
a_{j_+}	0,0249
b	138,45

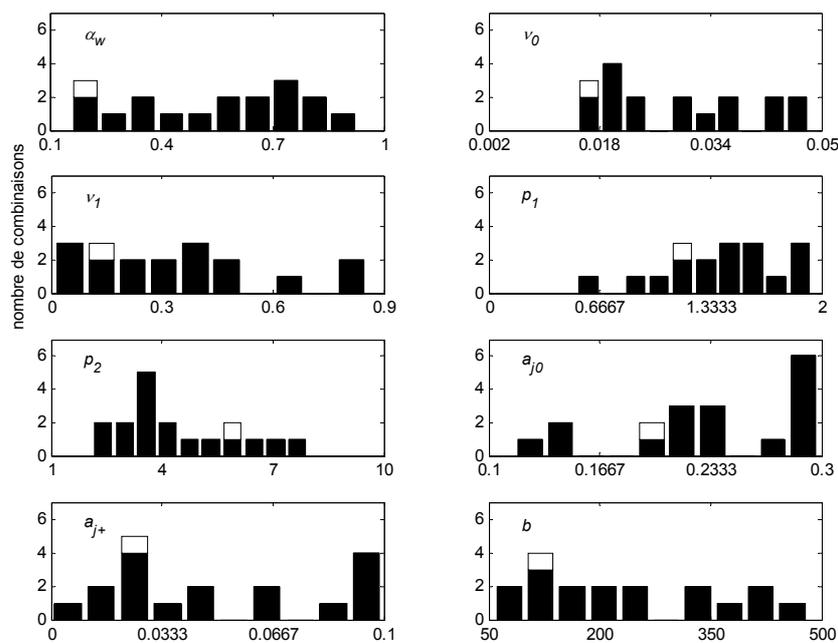


Figure 27 : Histogramme des valeurs des paramètres pour les 18 combinaisons compatibles dans les RH type 1 et 2, en blanc, la combinaison ayant le meilleur avantage évolutif (en abscisse la valeur des paramètres)

7.2. Méthodes d'analyse de sensibilité

Pour cette analyse de sensibilité, nous avons testé l'influence de faibles variations des 24 paramètres du modèle sur la production maximale d'anguilles argentées femelles la 25^{ème}

année dans le réseau hydrographique RH 1 (réseau de 25 compartiments avec capacité de 200 équivalents anguilles de 13 ans) et sur le recrutement optimal correspondant à cette production maximale.

Les 8 valeurs de la combinaison présentant le meilleur avantage évolutif ainsi que les 16 autres fixées *a priori* à partir de la littérature constituent les valeurs nominales. La recherche du maximum a été réalisée à l'aide de la procédure d'optimisation *fminsearch* de Matlab.

Dans ces conditions de simulation, la production maximale d'anguilles femelles vaut 1 842 individus et est obtenue pour un recrutement saisonnier de 27 486 civelles. Ces résultats correspondent aux sorties nominales du modèle.

Le principe de l'analyse est de construire, à partir d'un grand nombre de simulations, un méta-modèle entre de faibles variations des paramètres et les sorties du simulateur (Janssen, 1994). Dans notre cas, 500 simulations ont été réalisées.

En général, la gamme des valeurs est choisie suffisamment restreinte pour qu'une approximation linéaire soit valide. Classiquement, une variation de 5 % autour des valeurs de référence est pratiquée mais ce calcul renseigne plus sur la précision, au sens métrologique, nécessaire pour l'estimation des paramètres. Par contre, elle ne permet pas une interprétation écologique facile. Par exemple, augmenter de 5 % la date anniversaire (semaine = 18) conduit à la déplacer d'une semaine, alors qu'une variation identique de la date de début d'argenture (semaine = 36) induit un décalage de deux semaines. Le même problème est rencontré pour les paramètres concernant les âges. Ceci nous a conduit à proposer une définition plus écologique des valeurs hautes et bases. Si le paramètre correspond à une date, deux semaines (un peu moins que 5 % de la durée d'une année) lui sont ajoutées ou retirées. Si il a rapport avec l'âge, la variation est de $\pm 0,65$ année (5 % de la durée de vie maximale de l'animal). Les valeurs des paramètres du patron de recrutement ont été choisies de manière à induire un déplacement de ± 2 semaines du pic d'arrivée. Les autres paramètres, en l'absence de considérations écologiques, ont été augmentés et diminués de 5 %.

Enfin, nous avons utilisé l'indice de sensibilité relatif (Janssen, 1994) qui correspond aux valeurs des coefficients de la régression linéaire multiple multipliées par les valeurs nominales des paramètres et divisées par la valeur nominale de la sortie considérée

7.3. Résultats

La sensibilité du modèle aux 24 paramètres est résumée pour la production maximum d'anguilles à la

Figure 28, pour le recrutement optimum correspondant à la

Figure 29 et pour leur ratio à la

Figure 30. Même si leurs indices reposent sur des coefficients qui pourraient être statistiquement nuls, les paramètres liés à la prise d'argenture des femelles (μ_{argF} , σ_{argF}) présentent la sensibilité la plus grande pour le modèle puis dans une moindre mesure ceux liés à la mortalité (c , v_0), la différenciation sexuelle (μ_{diff}) et le déterminisme du sexe (p_2).

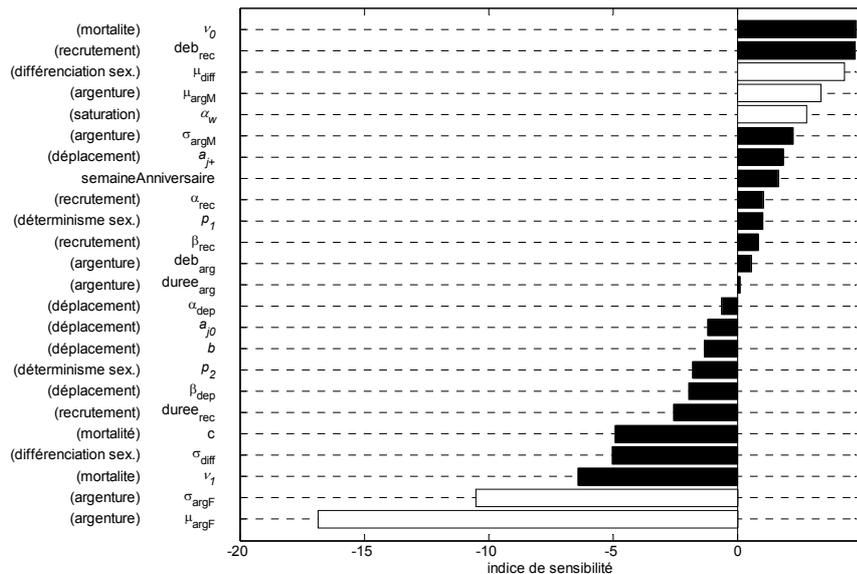


Figure 28 : Indice de sensibilité relatif de la production d'anguilles argentées femelles aux 24 paramètres du modèle par rapport (en blanc, les paramètres dont le coefficient dans la régression linéaire n'est pas significativement différent de 0)

7.4. Interprétation des résultats

Nous avons préféré ce type d'analyse de sensibilité à une approche qui calcule des différences relatives de la sortie en réponse à des variations paramètre par paramètre du modèle (McCleave, 2001) car elle s'appuie sur une tendance calculée sur un grand nombre de points (et non sur trois valeurs) et intègre des covariations des paramètres.

L'interprétation des résultats est rendue délicate non seulement par la complexité du modèle, mais également, et surtout, par la nature des sorties choisies : une variation de la production maximale peut être induite soit directement par une variation des paramètres du modèle soit indirectement par une variation induite du recrutement optimal. Le ratio entre production maximale et recrutement optimal permet de résoudre au moins partiellement cette difficulté. Cette analyse de sensibilité aurait été plus simple à interpréter si le modèle avait intégré le

cycle complet de l'espèce. Elle aurait alors porté sur une seule sortie, la production d'anguilles argentée femelles à l'équilibre. Il est vraisemblable que, comme dans le cas de l'aloise *Alosa alosa* (Martin Vandembulcke, 1999), ce soient les paramètres de la relation géniteurs-juvéniles (processus non pris en compte dans le modèle actuel) qui s'avèrent les plus sensibles.

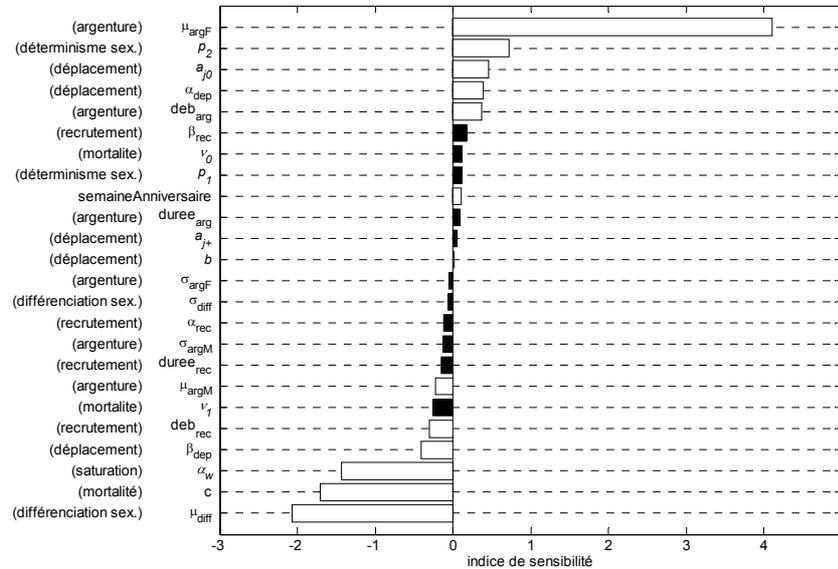


Figure 29 : Indice de sensibilité relatif du recrutement optimal aux 24 paramètres du modèle (en blanc, les paramètres dont le coefficient dans la régression linéaire n'est pas significativement différent de 0)

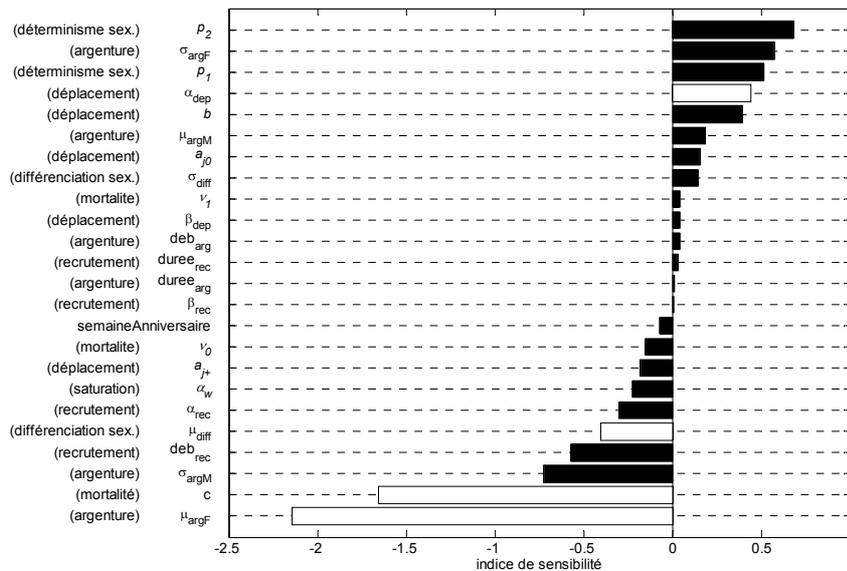


Figure 30 : Indice de sensibilité relatif du ratio production maximale sur rendement optimal aux 24 paramètres du modèle (en blanc, les paramètres dont le coefficient dans la régression linéaire n'est pas significativement différent de 0)

Suite à cette analyse, il semble que la prise d'argenture puis la mortalité, la différenciation sexuelle et le déterminisme du sexe soient les processus qui influent le plus sur la dynamique. Il est étonnant que le déplacement joue finalement peu.

Nous nous sommes risqués à avancer quelques interprétations écologiques des résultats de cette analyse de sensibilité.

Quand la durée moyenne dans l'état jaune femelle (μ_{argF}) augmente, la mortalité joue plus longtemps entraînant une diminution du nombre d'anguilles argentées femelles. Il faut également plus de civelles pour produire un subadulte ; il est donc logique que le recrutement optimal augmente. Au bilan le ratio entre les deux grandeurs diminue.

Quand la durée moyenne dans l'état indifférencié (μ_{diff}) augmente, les déplacements peuvent jouer plus longtemps avant la différenciation sexuelle laissant la possibilité à plus d'individus d'atteindre des zones moins peuplées et donc de devenir femelles. Il faut donc moins de civelles pour produire plus d'anguilles argentées femelles.

Quand la durée de vie caractéristique en l'absence de régulation densité dépendante (v_0) augmente, la mortalité est moins sévère laissant un plus grand nombre de recrues devenir des anguilles argentées femelles. Toutefois, le recrutement optimal augmente plus vite que la production de géniteurs femelles, vraisemblablement lié à une production plus importante de mâles. Le ratio entre production maximale de femelles et recrutement optimal diminue donc.

7.5. Conclusion

Cette analyse telle que nous l'avons menée s'est avérée difficile à interpréter. En première lecture, nous pouvons conclure que les facteurs les plus influents concernent la chronologie de la différenciation sexuelle et de la prise d'argenture. Ce sont ces processus qui devront faire l'objet d'un calage précis dans une application du modèle à une situation réelle. Elle a été l'occasion d'illustrer les interactions entre les processus et ainsi de montrer la complexité mais également la richesse de notre modèle.

8. BILAN SUR LE MODELE GLOBAL

L'identification de combinaisons de paramètres compatibles avec la synthèse de nos connaissances sur l'anguille sous forme d'un pattern écologique prouve qu'il n'y a pas actuellement d'incohérences dans la structure et la paramétrisation de notre simulateur. Son

exploration est donc légitime, même si la validation du modèle, en particulier de ses processus biologiques sous jacents, reste un problème délicat (Levin, 1992).

Pour la première fois, les déplacements des anguilles au sein d'un bassin versant ont été intégrés dans un modèle de dynamique de population. En interaction avec les mécanismes de régulation dépendants de la densité, ils induisent une géographie particulière des processus. Cela nous a permis de proposer une clé d'interprétation de la dynamique de la population et de porter un regard nouveau sur des résultats d'observations en milieu naturel. Ce travail de « dépeussierage » du paradigme (Kuhn, 1983) de fonctionnement d'une population d'anguille nous a permis de le réifier sous forme de modèle numérique puis d'en tirer un modèle discursif (Legay, 1997) afin de proposer quelques recommandations de gestion.

Ce travail nous a conduit à porter un regard critique sur la connaissance actuelle de l'écologie de l'anguille. Est-il raisonnable de considérer que tout bassin peut produire uniquement des femelles, uniquement des mâles ou un mélange des deux sexes, simplement en fonction du niveau de son recrutement en civelles ? Comment mesurer sur le terrain des profils de capacité d'accueil et identifier des bassins versants qui structurellement ne permettront pas de respecter le pattern écologique ?

Il est évident que les conclusions d'un tel « modèle paradigmatique » n'ont qu'une portée théorique et que la validité est conférée par la connaissance actuelle de l'écologie de cette espèce. Elles devront nécessairement être confrontées aux réalités du terrain. C'est pourquoi nous avons proposé des retours sur le terrain (prévisions secondaires vérifiables de Grimm *et al.*(1996)) qui permettront d'avancer dans la connaissance sur l'anguille et de commencer la validation du modèle. En particulier, une cartographie de la répartition des anguilles indifférenciées serait d'une grande utilité pour comprendre la notion de capacité d'accueil. Nous avons également réalisé une première analyse de sensibilité (très certainement perfectible) qui nous a permis d'insister sur l'importance de chronologie de la différenciation sexuelle et de la prise d'argenture dans une calibration future du modèle sur des données issues d'un réseau hydrographique réel. Toutefois, d'après la synthèse bibliographique, ces processus dépendraient plutôt de la taille des individus. Cette application à un cas concret passe donc d'abord par l'intégration de la croissance en taille et surtout de sa variabilité à l'échelle du bassin dans le modèle. Question trop vaste pour être abordée dans le présent travail.

Plusieurs fois, nous avons souligné l'importance de la régulation dans les parties basses des bassins versants où les conditions imposées par le recrutement orientent la dynamique de la population à l'échelle de l'hydrosystème. Elle est illustrée par la mortalité massive des jeunes individus induite par de très forts recrutements. Nous confirmons au passage l'intérêt de la

modélisation dans l'analyse de situations extrêmes, totalement improbables et donc difficilement observables en milieu naturel. Cette importance nous a conduit à nous focaliser dans le chapitre suivant sur la répartition spatiale des civelles en estuaire et sur les mécanismes de migration estuarienne de ces individus.

CHAPITRE 3 : MODELE DE MIGRATION ESTUARIENNE DES CIVELLES

Le phénomène de migration estuarienne des civelles correspond, dans le modèle de dynamique d'une fraction de population dans un réseau hydrographique conçu au chapitre précédent, aux processus de recrutement et déplacement des individus de moins de 1 an. La simulation de situations extrêmes (fort recrutement) a révélé que la répartition des civelles au moment de leur premier anniversaire était d'importance pour la survie des anguilles dans le réseau hydrographique. Dans des situations plus ordinaires, la dynamique à l'échelle du réseau est contrainte par les processus se déroulant dans la partie aval. Le déplacement des jeunes recrues, en particulier, conduit à une répartition des anguilles indifférenciées dans des compartiments plus ou moins peuplés, orientant au travers du processus de détermination sexuelle le sex ratio du flux de migrants. Enfin, la synthèse bibliographique sur le déplacement (cf. 3.3.6) a mis en évidence que les mouvements des civelles en estuaire devaient être considérés comme advectifs même si, pour des raisons de simplicité, nous avons considéré, dans la version actuelle du modèle de dynamique de population, des déplacements diffusifs pour toutes les anguilles quel que soit leur âge.

Pour toutes ces raisons, il nous est apparu intéressant d'approfondir ce phénomène, d'en chercher les mécanismes sous-jacents de manière à en définir une représentation satisfaisante, au moins de ses conséquences en termes de répartition des individus dans l'estuaire.

Nous avons déjà mentionné en introduction générale de ce travail que la simulation se justifie essentiellement lorsque l'expérimentation directe est impossible ou lorsque aucune base théorique solide sur le phénomène n'est disponible. La migration des civelles tient des deux. En effet, l'expérimentation à l'échelle estuarienne du phénomène est quasi impossible ou du moins sera coûteuse et vraisemblablement difficilement interprétable. Et il n'existe pas actuellement un corpus théorique sur la migration suffisant pour permettre de rendre compte des observations disparates obtenues en milieu naturel ou en structures artificielles. Il est donc légitime d'avoir recours à la modélisation pour étudier ce phénomène.

L'ambition de cette partie est donc de relier les mécanismes éthologiques de la migration des civelles et les conditions environnementales de l'estuaire pour reproduire les déplacements des anguilles dans cette zone. Nous avons adopté la même démarche que précédemment pour concevoir et réaliser ce simulateur de migration estuarienne des civelles : définition d'un pattern écologique, identification des mécanismes impliqués dans la migration des civelles à partir d'une synthèse bibliographique, implémentation d'un simulateur intégrant les mécanismes et susceptible de reproduire le pattern, confrontation des résultats de simulation

au pattern. Toutefois, contrairement à l'approche paradigmatique suivie pour le modèle précédent et dans la mesure où nous avons à notre disposition des données de terrain, nous avons choisi de minimiser la distance entre le modèle et une réalité particulière en nous référant à la migration des civelles dans l'estuaire de la Gironde.

Dans un premier temps, nous avons planté les décors géographique - l'estuaire de la Gironde - et phénoménologique - la civelle d'anguille en migration - de notre travail de modélisation. Nous avons ensuite analysé des échantillonnages scientifiques de civelles afin de préciser la structuration spatiale de leurs abondances dans l'estuaire de la Gironde. Cela nous a donné les premiers éléments d'un pattern écologique. Nous avons alors synthétisé les connaissances sur le comportement migratoire des civelles en estuaire en intégrant des informations sur d'autres espèces présentant le même type de comportement. Cette phase du travail nous permis d'achever la définition du pattern écologique et d'identifier les mécanismes mis en jeu. L'étape suivante a consisté en l'implémentation informatique proprement dite du simulateur. Nous avons ensuite réalisé plusieurs expériences numériques qui nous ont permis de tester différentes alternatives comportementales. Enfin, avant de conclure ce chapitre, nous avons souhaité entamer une réflexion sur le fonctionnement théorique d'une horloge interne susceptible d'intervenir dans la migration des civelles en estuaire.

9. L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

La Gironde constitue l'estuaire qui nous a servi de référence pour mener à bien notre travail de modélisation des déplacements de civelles. Nous en donnons ici une description sommaire ainsi qu'une présentation de ses principales caractéristiques hydrodynamiques et physico-chimiques.

9.1. Définition de l'estuaire

Pour les géographes, la Gironde constitue le plus grand estuaire français par sa superficie (625 km² à marée haute). Il naît de la confluence au Bec d'Ambès de la Garonne qui prend sa source dans les Pyrénées espagnoles et de la Dordogne descendant du Massif Central.

Pour les hydrauliciens, un estuaire est un bras de mer pénétrant une vallée fluviale jusqu'à la limite amont de propagation de la marée. Il est habituellement divisé en trois secteurs : un bas estuaire ou estuaire marin ; un estuaire moyen sujet à d'importants mélanges d'eaux douces et d'eaux salées ; un haut estuaire ou estuaire fluvial, caractérisé par des masses d'eau douce soumises à des actions quotidiennes de la marée (Fairbridge, 1980). Pour la Gironde, l'estuaire marin, encore appelé estuaire externe, correspond au panache de l'estuaire en zone marine, limitée par l'isohaline 32, l'estuaire moyen va de la limite transversale de la mer jusqu'au Bec d'Ambès (soit environ 80 km) et l'estuaire fluvial du Bec

d'Ambès jusqu'à Castillon-la-Bataille pour la Dordogne (75 km) et jusqu'à Casseuil pour la Garonne (85 km). Nous appellerons « système fluvio-estuarien de la Gironde Garonne Dordogne », l'estuaire moyen et l'estuaire fluvial, soit la zone s'étendant de l'embouchure de la Gironde (Pointe de Grave-Pointe de Suzac) à la limite amont de l'influence de la marée dynamique des deux fleuves (Figure 31).

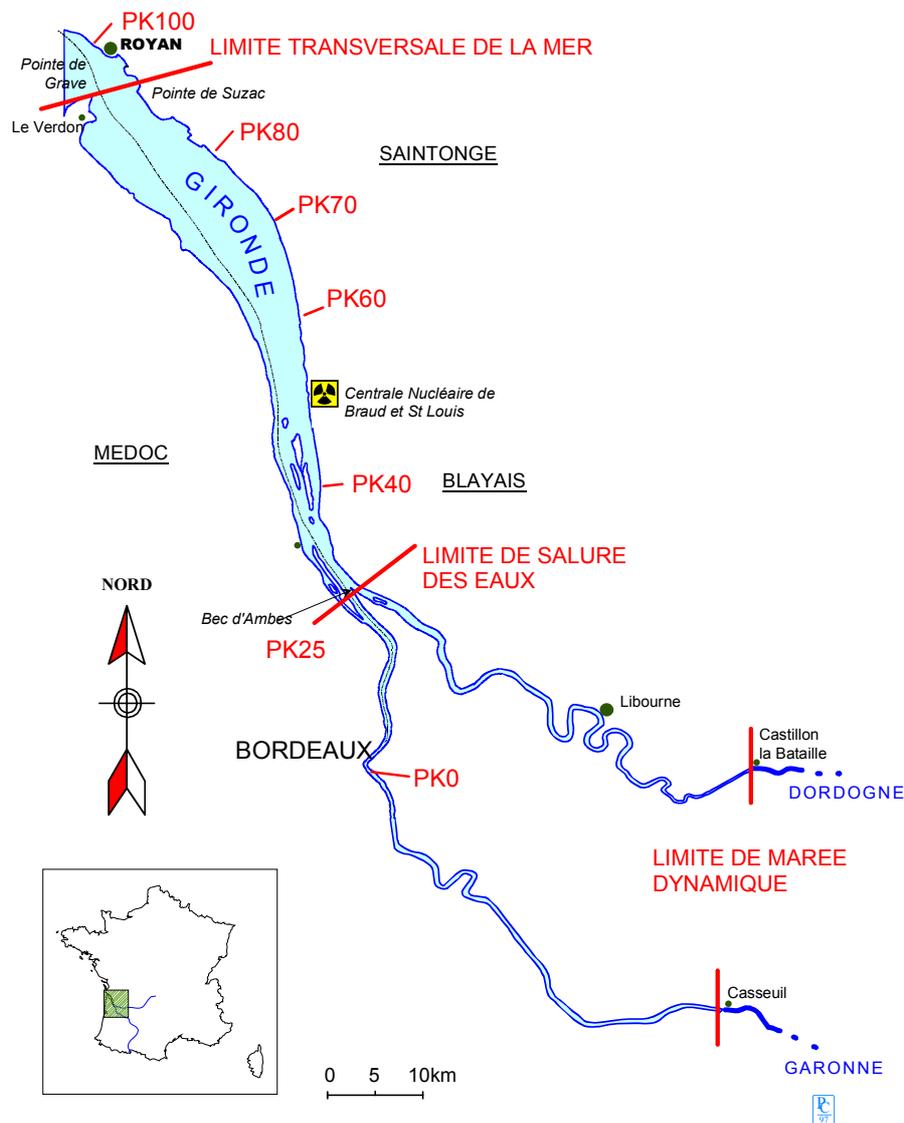


Figure 31: Système fluvio-estuarien de la Gironde

L'estuaire moyen est schématiquement constitué de deux chenaux peu profonds (10 m en moyenne), le chenal principal utilisé par la navigation en rive gauche et le chenal de Saintonge, moins profond, en rive droite. Les parties fluviales présentent les caractéristiques d'une rivière à méandres à un seul chenal (Allen, 1972).

9.2. Caractéristiques hydrodynamiques

Les caractéristiques hydrodynamiques d'un estuaire résultent de l'interaction entre deux phénomènes majeurs, l'un d'origine marine, la marée, l'autre continentale, le débit fluvial. Elles connaissent des variations dans l'espace (principalement suivant l'axe longitudinal de l'estuaire) et dans le temps. Dans la classification de Pritchard (1952), la Gironde est considérée comme un estuaire partiellement mélangé du fait du faible débit fluvial par rapport à l'intrusion marine.

La marée est un phénomène oscillatoire de transgression (marée montante ou flot) et de régression (marée descendante ou jusant) des eaux marines (Guerin, 1993).

Dans le golfe de Gascogne, la marée est semi-diurne, sa périodicité principale étant de 12,4 h. Une marée peut se décomposer en quatre phases, la marée montante quand le niveau d'eau monte, l'étale de pleine mer quand le niveau d'eau ne bouge quasiment plus à sa valeur haute, la marée descendante quand le niveau d'eau descend et l'étale de basse mer quand le niveau se stabilise autour de sa valeur basse.

L'amplitude de l'oscillation de la marée est quantifiée par un coefficient de marée compris entre 20 et 120. Ce coefficient varie sur une période légèrement supérieure à 14 jours, faisant alterner des marées de vives eaux (coefficients de marée supérieurs à 70) et de mortes eaux (coefficients inférieurs à 70). Le volume d'eau marine introduit dans l'estuaire à l'embouchure durant un flot peut atteindre $2,0 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ en vives eaux et $1,1 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ en mortes eaux (Sottolichio, 1999).

La Gironde est hypersynchrone : la prédominance de l'effet de convergence des rives sur les phénomènes de frottement a pour conséquence une augmentation du marnage et des vitesses des courants de marée à l'amont de l'embouchure. La Garonne est dans le même cas. Par contre, la Dordogne est de type synchrone : marnage et vitesses décroissent très lentement puis rapidement en amont de Libourne.

Les modules inter-annuels des débits fluviaux en amont de la limite de marée dynamique sont pour la Dordogne de $340 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ et pour la Garonne de $650 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (données issues de la banque HYDRO de l'Office international sur l'eau). Dans ces conditions moyennes, les apports d'eau douce pendant 6 heures sont de $21,6 \cdot 10^6 \text{ m}^3$, quantité nettement plus faible que le volume d'eau de mer entrant durant un flot. Les débits de crue atteignent $2\,000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ pour la Dordogne et dépassent les $8\,000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ pour la Garonne.

Du fait de l'interaction des débits et des marées, l'onde de marée symétrique à l'entrée de la Gironde devient dissymétrique vers l'amont, la durée du flot diminuant au profit du jusant.

Ainsi, à Bordeaux, le jusant dure 8 h 30 et le flot 4 h 25, en période de vives eaux comme en période de mortes eaux.

Les vitesses de courants rencontrées dans l'estuaire varient entre 0 (aux étales de basse ou pleine mer) et près de 3 m s^{-1} (au milieu du flot ou du jusant). Elles varient en fonction de la localisation dans l'estuaire, des coefficients de marée, des débits fluviaux. Enfin, les vitesses sont le plus souvent plus rapides en surface qu'à proximité du fond.

9.3. Caractéristiques physico-chimiques

Milieu de transition et de mélange, l'estuaire présente de fortes variations de certains paramètres physico-chimiques résultant de phénomènes soit cycliques (rythme des marées, rythmes nycthémeraux, rythme saisonnier,...) soit aléatoires ou considérés comme tels (tempête, crue,...).

L'estuaire de la Gironde se caractérise par une forte turbidité qui se traduit par la formation d'un bouchon vaseux à la limite de l'intrusion marine, correspondant au piégeage de fines particules par un courant résiduel de fond. Une des conséquences probables de cette turbidité est de réduire l'influence des variations nycthémerales sur l'éthologie des organismes (Rochard, 1992).

La température présente des variations saisonnières, mais également des fluctuations moins importantes liées à l'intrusion marine (Lambert, 1994). On assiste au moins deux fois par an, au début du printemps et de l'automne, à une inversion du gradient de température. En hiver, période de migration des civelles, les eaux marines sont en général plus chaudes que les eaux fluviales. A noter les plus faibles fluctuations des eaux marines du fait de leur plus grande inertie thermique par rapport aux eaux continentales.

Trois gradients de salinité sont observés dans la Gironde. Tout d'abord, le plus important, le gradient longitudinal permet de découper cet estuaire en cinq secteurs d'amont en aval, un secteur dulçaquicole dont la salinité est nulle, un secteur oligohalin dont la salinité est comprise entre 0,5 et 5, un secteur mésohalin dont la salinité varie entre 5 et 18 et présente un fort gradient, un secteur euryhalin dont la salinité est comprise entre 18 et 30, un secteur marin dont la salinité moyenne est comprise entre 30 et 35. La position géographique de ces limites est bien évidemment sujette à variations en fonction des coefficients de marée et des débits fluviaux, l'allure sigmoïdale de la courbe du gradient de salinité se translatant plus ou moins vers l'amont ou vers l'aval. Ensuite, le gradient vertical de quelques unités de salinité résulte de la pénétration en biseau des eaux marines et du mélange partiel avec les eaux

douces. Enfin, le gradient transversal d'une dizaine d'unités dans la partie aval de l'estuaire est induit par un écoulement préférentiel des eaux douces sur la rive droite de la Gironde.

Rappelons enfin que le teneur en strontium est un marqueur de l'origine marine d'une masse d'eau qui présente l'avantage d'être enregistré dans les structures osseuses des poissons, en particulier dans l'otolithe (Secor et Rooker, 2000).

A l'instar de la salinité qui marque l'origine marine de l'eau, il existe des substances terrigènes qui permettent d'identifier l'eau douce. Tosi et Sola (1993) considèrent que cette odeur d'eau douce est due à la géosmine, substance produite par des actinomycètes. Les concentrations de ces substances présentent des variations inverses à celles de la salinité. Par conséquent, il est peu probable que cette substance connaissent des fluctuations tidales en zone de marée dulçaquicole (Latouche, Université Bordeaux I, comm. pers).

9.4. Conclusion : l'estuaire une zone hétérogène

La zone estuarienne, milieu de transition entre les eaux douces et la mer, est une zone hétérogène. Celle-ci est induite par une morphologie variable (variations kilométriques sur une échelle de temps pluriannuel), par les fluctuations saisonnières des caractéristiques de ses masses d'eau (échelle hebdomadaire), par l'influence du cycle nyctéméral (variations horaires), par les variations liées aux flux de marée (à l'échelle de l'heure et du kilomètre) et enfin par l'incidence des crues (variations aléatoires). Il résulte de cette hétérogénéité une quantité de stimuli potentiels pour des poissons en migration. Les courants constituent des vecteurs éventuels de déplacement mais peuvent également jouer le rôle d'attrait pour les animaux qui vont migrer (Elie et Rochard, 1994). La température et la salinité déclenchent et orientent le déroulement des phénomènes migratoires de poissons selon des modalités et des rythmes dépendant de leur physiologie (Rochard, 1992).

10. LE PHENOMENE DE MIGRATION DES CIVELLES

Une fois le décor physique planté, présentons les caractéristiques générales du phénomène de migration des civelles en estuaire. Nous préciserons dans un premier temps la définition d'une civelle. Ceci nous amènera à considérer la structure d'un flux de migrants et la variabilité individuelle des civelles. Enfin, nous synthétiserons, à l'échelle du phénomène, l'influence des facteurs de l'environnement.

10.1. Délimitation du phénomène

La première métamorphose va mener l'anguille du stade de larve leptocéphale au stade anguille jaune. Cette phase est d'importance pour l'animal car elle constitue

vraisemblablement une phase d'imprégnation qui interviendra pour l'orientation des animaux lors de leur migration de retour (Fontaine, 1976; Westin, 2003).

Cette métamorphose (Figure 32) a été décomposée en six stades par Schmidt (1909). Le stade I correspond à une larve leptocéphale au maximum de son développement. Au stade II, la pigmentation et la modification de la morphologie commencent. Au stade V, l'animal est devenu une civelle, nettement subcylindrique ou anguilliforme. Le développement pigmentaire de la civelle permet de préciser le déroulement de la fin de cette métamorphose (Elie, 1979). Elie *et al.* (1982) ont proposé une clé décomposant le stade V en deux sous stades V_A et V_B, le stade VI en 6 sous stades, VI_{A0}, VI_{A1}, VI_{A2}, VI_{A3}, VI_{A4} et VI_B. A partir d'expérimentations, nous avons montré que la température accélérât la cinétique pigmentaire alors que la salinité la ralentissait (Briand *et al.*, 2004).

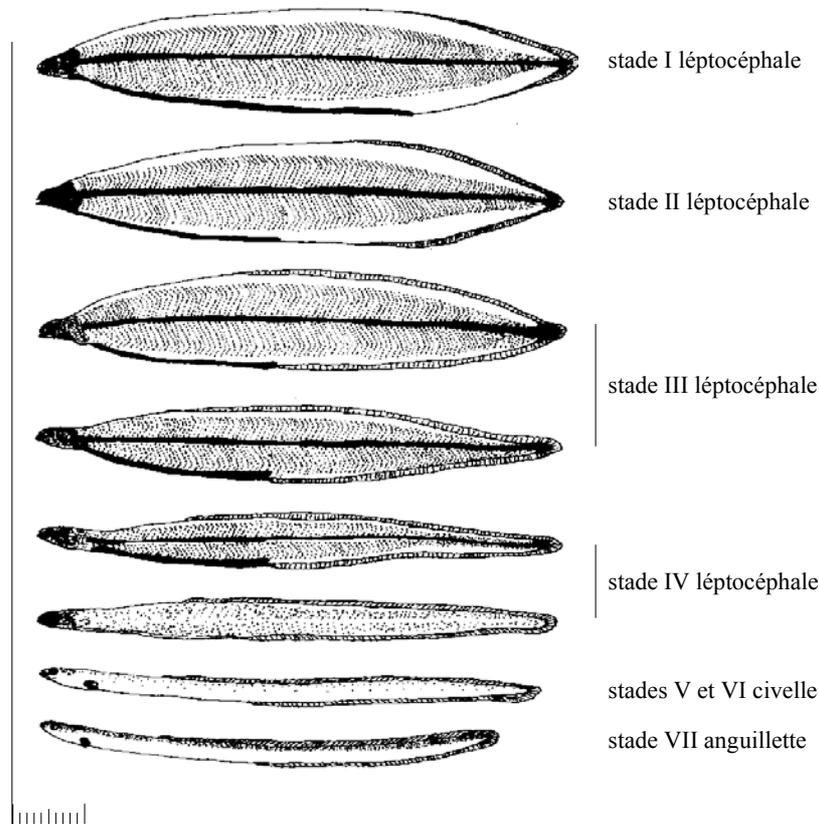


Figure 32 : Evolution morphologique de la larve leptocéphale (en haut) à l'anguillette (en bas) (d'après Schmidt, 1909 et Elie 1979)

Le début de la métamorphose se déroule à l'approche du talus continental (Schmidt, 1909; Tesch, 1980) et la traversée du plateau continental s'effectue principalement au stade V de civelle non pigmentée (Bertin, 1951). L'entrée dans les eaux continentales est réalisée essentiellement par des animaux aux stades V_B (Elie, 1979; Cantrelle, 1981 ; Elie et Rigaud, 1984; Gascuel, 1987 ; Desaunay *et al.*, 1993 ; De Casamajor, 1998), voire à des stades plus

développés à mesure que l'on s'éloigne du Golfe de Gascogne vers le nord ou du détroit de Gibraltar dans la mer Méditerranée. Pour autant, des civelles (stade V et plus) sont trouvées en haute mer (Antunes et Tesch, 1997) et les histoires salines de certaines anguilles argentées montrent qu'elles n'ont pas connu l'eau douce, (Tsukamoto *et al.*, 1998) laissant penser que toutes les larves n'atteignent pas les eaux continentales.

10.2. Structure d'un flux de migrant

L'analyse *a posteriori* de l'histoire des civelles permet de décomposer un flux de migrants en plusieurs fractions (Figure 33). Tout d'abord, certaines civelles traversent effectivement la zone estuarienne et colonisent le reste du bassin versant. D'autres se sédimentent en zone estuarienne voire même en zone marine. D'autres meurent soit de causes naturelles, soit suite à des activités anthropiques (pêche, pompage en Gironde, peut-être pollution). Le plus souvent, les proportions relatives des différentes fractions restent inconnues.

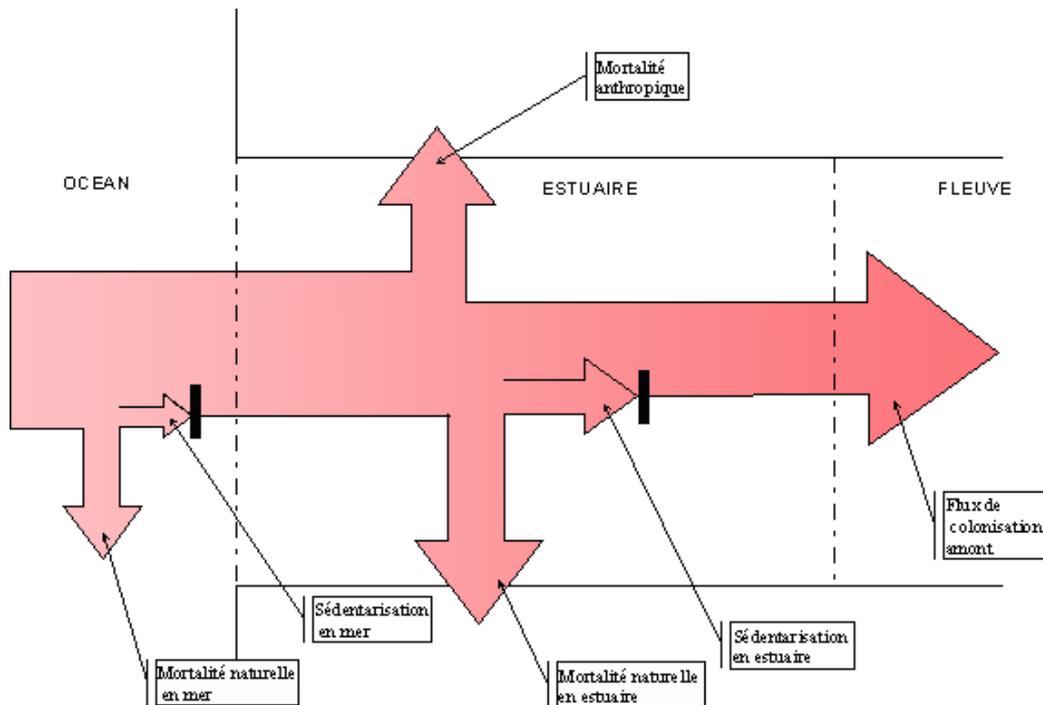


Figure 33 : Décomposition schématique d'un flux de civelles en estuaire

Les densités de civelles en estuaire présentent une évolution temporelle multimodale (Rochard, 1992 ; Desauay *et al.*, 1993; De Casamajor *et al.*, 2000), variable d'une saison à l'autre. Ces vagues de colonisation successives (micro-cohortes) pourraient s'expliquer par plusieurs origines géographiques dans la mer des Sargasses (Tesch, 1977 ; Moriarty, 1990), par des routes de migrations différentes (Desauay *et al.*, 1993) ou par une distribution spatiale des leptocéphales en tâche induite par l'hétérogénéité des champs de courants de

marée (voir Bourque *et al.*, 1999). L'évolution à plus grande échelle pourrait être associée à des variations de capturabilité estuarienne liées aux conditions environnementales (Lambert *et al.*, 1995).

10.3. Variabilité morphologique, physiologique et génétique des civelles

Les individus au sein d'un flux de migrants présentent des caractéristiques variables. A titre d'illustration de la variabilité morphologique et physiologique, nous présentons l'évolution de la longueur, de la masse, du facteur de condition relatif (Blackwell *et al.*, 2000) et du taux d'hormone de croissance des civelles au stade pigmentaire V_B durant une saison de migration (Lambert *et al.*, 2003c). Les résultats (Figure 34) peuvent être interprétés écologiquement de la manière suivante. En décembre, les civelles sont en bonne condition (facteur de condition relatif élevé) et sans détresse physiologique (faible taux d'hormone de croissance). En février, elles commencent à se trouver dans une situation de détresse physiologique plus grande sans que cela ne se traduise par une modification de leur facteur de condition. A partir de mars, la détresse physiologique se répercute sur leur "embonpoint". Même si le patron de cette évolution est classique (Elie, 1979 ; Charlon et Blanc, 1982; De Casamajor, 1998), la prudence s'impose dans la généralisation de son calage temporel quand on connaît la variabilité inter - annuelle de ce phénomène (Desaunay *et al.*, 1993).

Durant la migration estuarienne, la plupart des animaux ne se nourrissent pas, même si certains ont déjà modifié leur signature isotopique (Bardonnnet et Riera, 2002). Outre une diminution de sa teneur en eau (de 93 % à 80 %), l'animal va puiser dans ses réserves énergétiques (Bertin, 1951). La taille continue à diminuer de près de 10 mm surtout après le stade V (Tesch, 1980) par soudure des os hypuraux servant de support aux rayons de la nageoire caudale).

Des analyses récentes ont montré une forte variabilité temporelle (plus importante que la variabilité spatiale) des caractéristiques génétiques des flux de civelles (Maes *et al.*, 2003), s'expliquant vraisemblablement par des succès reproducteurs et des survies larvaires aléatoires en fonction de l'origine des géniteurs.

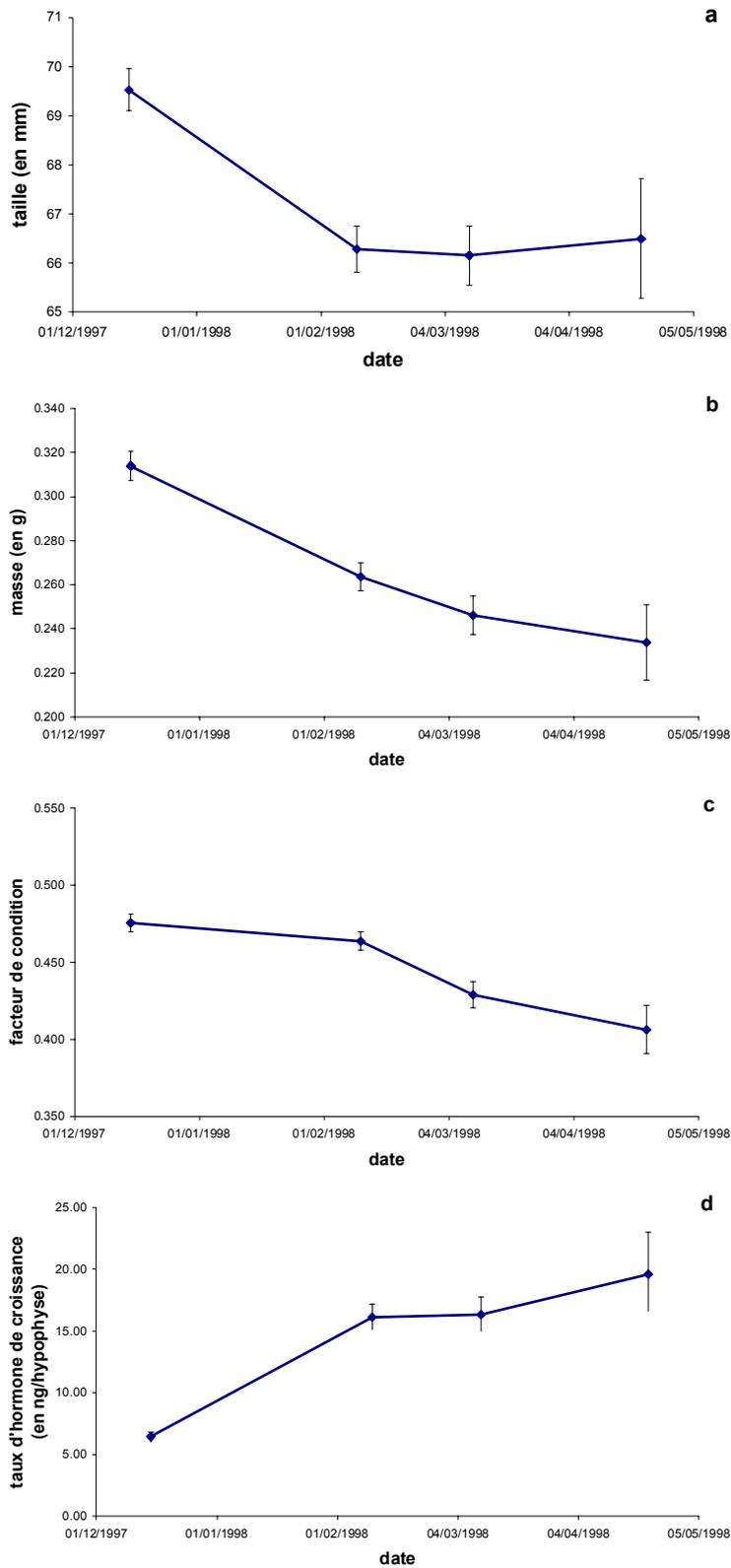


Figure 34 : Evolution de la moyenne et de l'erreur type pour la taille (a), la masse (b), le facteur de condition relatif (c) et le taux d'hormone de croissance (d) des civelles V_B au cours de la saison de migration 1997-1998 (extrait de Lambert et al., 2003c)

10.4. Influence des facteurs de l'environnement

Enfin pour clore la description de la migration des civelles en estuaire, nous avons complété la synthèse de Elie et Rochard (1994) sur l'influence des principaux facteurs environnementaux impliqués dans ce phénomène. Leur mode d'action et leur effet, favorable ou antagoniste, avéré ou supposé, sont résumés au Tableau VII en précisant leur zone d'influence. Les courants marins sur le talus continental sont les vecteurs des déplacements le long des côtes. Les mécanismes d'entrée d'une anguille dans un hydrosystème continental restent à clarifier. Tesch (2003) estime que les conditions hydrologiques des zones d'accueil qui ne sont pas encore favorables retardent l'entrée des animaux qui ne sont d'ailleurs pas prêts. Sur un mode légèrement différent et à l'instar des mécanismes de ségrégation entre anguilles américaines et européennes (Wang et Tzeng, 2000), on peut imaginer que seules les larves ayant atteint un stade précis de développement sont réceptives à l'eau douce (attraction chimique ou thermique) et sont susceptibles de pénétrer dans le bassin versant. Ainsi, il est possible d'expliquer le calendrier d'arrivée des civelles en estuaire le long de la façade atlantique en fonction des courants littoraux. Le nombre de larves « réceptives » qui pénètrent effectivement dans un hydrosystème serait alors proportionnel au gabarit du bassin (débit moyen, concentration d'un attractant, ...). A ce titre, il est intéressant de noter l'homogénéité (entre 1700 et 2300 individus km⁻²) des productions des pêcheries civellières dans les estuaires ouverts ramenées à la surface du bassin versant en amont (Lambert et Rigaud, 1999).

Les larves commencent ensuite à expérimenter l'influence des courants de marée sur le plateau continental (Cantrelle, 1981; Tesch, 2003). L'intrusion marine combinée aux débits fluviaux engendre des courants qui, lorsqu'ils sont dirigés vers l'amont, constituent des vecteurs de migration anadrome pour les civelles. Durant le jusant, les animaux doivent contrer ces courants ou bien sont rejetés vers l'aval. La variabilité de l'intensité des courants de marée (liée au cycle des coefficients de marée) explique la périodicité des captures souvent mises en évidence (Davoust *et al.*, 1981; Rochard, 1992; Ciccotti *et al.*, 1995). Des débits importants peuvent annuler l'effet de la marée, au moins dans les parties amont de l'estuaire, constituant ainsi un frein à la migration. En amont de la limite de marée dynamique, les animaux ne peuvent plus utiliser les courants vers l'amont pour se déplacer. Il est alors probable que les civelles s'accumulent à cet endroit en attendant d'avoir des capacités leur permettant de nager à contre courant dans la zone fluviale (Gascuel, 1986 ; McCleave et Wippelhauser, 1987).

Tableau VII : Synthèse de l'action des principaux facteurs de l'environnement sur la migration d'un flux de civelles en fonction de l'espace (complété d'après Elie et Rochard, 1994).

	Talus continental	Plateau Continental	Estuaire à marée salée	Estuaire à marée douce	Zone fluviale
Courant océanique	+ Vecteur de migration				
Rythme tidal	+ Vecteur lors du flot - Frein lors du jusant				
Débit fluvial	+ Attraction chimique et thermique des eaux douces continentales				
				- Frein à la migration au-dessus d'un seuil	
Température				- Accumulation en limite de marée	
				- Bloqueur au dessous d'un seuil	
Salinité				? Accumulation en attente d'acquisition de la nage active	
Salinité			? Accumulation en limite de salinité		
Lumière	- Frein de la luminosité (jour, nuit claire)				

(+ action favorable, - action antagoniste, ? action favorable supposée, ? action antagoniste supposée)

Toutefois, l'abandon du comportement de « nage portée » peut intervenir plus en aval puisque certaines anguilles ne connaissent jamais l'eau douce, et donc restent en mer ou en estuaire (Tsukamoto *et al.*, 1998; Tzeng *et al.*, 2000; Tzeng *et al.*, 2003).

En limite de salure des eaux, un délai d'adaptation physiologique à l'eau douce pourrait retarder la migration. Deelder (1958) interprète ainsi l'accumulation des civelles à l'entrée de l'IJsselmeer. Tesch (1977) observe également une chute brutale des densités de civelles sur l'Elbe dans une zone de salinité de 1 à 2. Cette stabulation en limite de marée salée est confirmée par Creutzberg (1961) et Elie (1979). Jellyman (1979) l'estime à 2 semaines pour *A. australis* et *A. diffenbachii*, Haro et Krueger (1988) à 4 semaines pour *A. rostrata* dans un système où les courants de marée sont faibles.

Des températures basses, en réduisant l'activité locomotrice, peuvent bloquer la migration (Lambert *et al.*, 1995). Elles pourraient ralentir la cinétique de la métamorphose (Briand *et al.*, 2004) et retarder l'acquisition du comportement nécessaire à la poursuite de la migration. La lumière diurne inhibe le déplacement des civelles, la luminosité nocturne modifie la répartition des civelles dans la colonne d'eau, au moins dans des estuaires peu turbides (De Casamajor *et al.*, 1999).

Sur la Gironde, il y a acquisition d'un comportement grégaire avec formation de cordon après la stabulation en zone saumâtre (Cantrelle, 1981). Les civelles continuent à utiliser les courants de flot même si en fin de migration des montées dans la masse d'eau sont observées durant le jusant. Par contre, dans un estuaire fluvial avec des courants de jusant particulièrement violents, Gascuel (1986) n'observe pas ce comportement mais une utilisation stricte des courants de marée montante. Pour expliquer la variabilité d'apparition de ce phénomène et en s'inspirant de la littérature sur les bancs de poissons (Flierl *et al.*, 1999), nous imaginons que ce comportement grégaire ne s'observe que si la densité d'animaux est suffisante, si le comportement de nage en banc est acquis (acquisition dépendant vraisemblablement de l'âge et/ou des conditions salines) et si les conditions hydrodynamiques sont compatibles avec le maintien d'un cordon.

Cette analyse phénoménologique sommaire renseigne sur les facteurs de l'environnement candidats à une intégration dans notre modélisation individus-centrée. Les courants océaniques puis les courants de marée combinés aux débits fluviaux sont les vecteurs principaux de la migration. Salinité, température et lumière interviennent comme modulateurs de ces déplacements. Toutefois, il est imaginable qu'un facteur de l'environnement pilote un mécanisme ou un comportement individuel sans être identifié au niveau populationnel.

11. ANALYSE DES ABONDANCES DE CIVELLES DANS L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

Nous avons souhaité compléter la description phénoménologique entreprise au paragraphe précédent en analysant un jeu de données concernant des captures scientifiques de civelles dans l'estuaire de la Gironde. L'objectif de cette partie est de chercher les facteurs qui expliquent le plus la variabilité de ces captures. Une structuration spatiale des abondances de civelles a pu ainsi être décrite. Elle nous a permis de définir les premiers éléments d'un pattern écologique sur lequel nous pourrions baser la modélisation des déplacements des civelles en estuaire.

11.1. Matériels et méthodes

Les échantillonnages expérimentaux sont réalisés dans le cadre de l'étude de l'impact de la Centrale Nucléaire du Blayais sur la petite faune circulante. La longueur de la zone échantillonnée couvre 27 km de l'estuaire moyen. Le suivi est effectué sur 24 stations réparties dans 4 transects situés respectivement à 29, 36, 42 et 49 km de la mer. Chaque transect comprend 3 stations de surface, une à proximité de chaque rive, la dernière dans l'axe de l'estuaire, et 3 stations de fond avec la même répartition. La largeur de l'estuaire au niveau du transect le plus aval est d'environ 9 km, 6 km au niveau du transect suivant et 5 km pour des deux les plus amont.

Le protocole d'échantillonnage est celui décrit par Elie et Rochard (1994), par Pronier et Rochard (1998), Lambert *et al.* (2003c) et Lobry (2004). Les prélèvements sont réalisés mensuellement. Le navire est gréé pour réaliser simultanément des prélèvements de fond et de surface, face au courant avec une vitesse d'environ un nœud par rapport au fond. Les échantillonnages de surface ont été effectués à l'aide de deux cadres de type « pibalour » portés de part et d'autre du bateau. Leur section est de 4 m par 1 m. Le maillage étiré est de 18 mm dans la partie principale de l'engin (ventre et dos) et de 2,8 mm dans la partie terminale. Les échantillonnages de fond ont été effectués à l'aide d'un traîneau supra-benthique constitué d'un cadre métallique de 2,0 m sur 1,2 m, maintenu à 0,2 m du fond par des patins. Le maillage de cet engin est identique à celui des filets utilisés en surface. Les échantillonnages sont le plus souvent effectués de jour, entre le milieu du flot et l'étalement de pleine mer. Pour chaque échantillonnage, des débitmètres (Général Oceanics) mesurent les volumes filtrés par chaque engin et permettent d'exprimer les résultats en densité (nombre d'individus par 1 000 m³).

Nous avons utilisé l'analyse delta - gamma proposée par Stefánsson (1996) pour identifier les facteurs influençant significativement la variable à expliquer et pour calculer des valeurs

moyennes en fonction d'un facteur tout en retirant l'effet des autres facteurs (Ye *et al.*, 2001). Cette analyse permet de traiter des données présentant une distribution fortement dissymétrique et un nombre important de valeurs nulles (Ye *et al.*, 2001 ; Le Pape *et al.*, 2003). Son principe repose sur le calcul de l'abondance dans une station en combinant une distribution discrète d'obtenir une abondance non nulle (p) avec une distribution continue des valeurs strictement positives d'abondance (μ).

La probabilité d'obtenir une valeur non nulle (analyse delta) est modélisée par un modèle linéaire généralisé (GLM) avec un lien logistique et une distribution binomiale (McCullagh et Nelder, 1989). La distribution des valeurs positives est également analysée par un GLM. Un graphique log-log entre la moyenne et la variance des densités annuelles (Figure 35) montre une pente de la droite de régression proche de 2, signifiant qu'une distribution gamma doit être utilisée (analyse gamma) (McCullagh et Nelder, 1989).

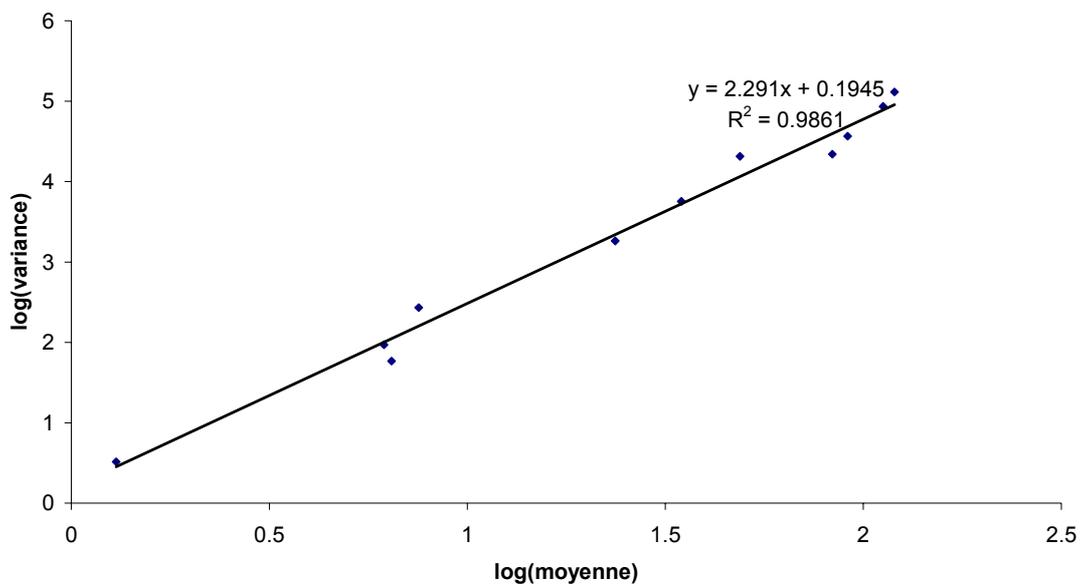


Figure 35 : Diagramme de dispersion du logarithme de la variance des densités annuelles de civelles en fonction du logarithme de la moyenne

Des effets temporels et spatiaux ont été testés pour les deux modèles. Une saison de migration est bornée entre septembre d'une année et août de l'année suivante. Encadrant le pic hivernal de densité, elle correspond à l'arrivée théorique d'une cohorte de civelles (Desaunay et Guérault, 1997) et permet de tenir compte des variabilités inter-saisonnières du recrutement. Les données actuellement disponibles nous ont permis d'analyser onze saisons de migration, de septembre 1991 à août 2002.

L'effet intra-saisonnier a été calculé en décomposant la saison en 25 « quinzaines tidales » (quinzaines) calés entre deux mortes eaux (arbitrairement, la quinzaine 1 inclue le 1^{er} septembre). Ces périodes déterminent le patron de migration (Elie et Rochard, 1994). Les données des quinzaines 9, 13 et 23 ont été retirées car correspondant à une seule campagne mensuelle sur la période d'étude.

De manière à intégrer l'influence des coefficients de marée sur l'intensité de la migration (Rochard, 1992 ; Lambert, 1996), chaque quinzaine a été découpée en 6 sous périodes (position cycle) correspondant respectivement au premier, deuxième et troisième tiers du revif (succession des coefficients de marée croissante), au premier, deuxième et troisième tiers du déchet (succession des coefficients de marée décroissante).

Dans la mesure où la migration est essentiellement portée par les courants de marée montante (Creutzberg, 1958), nous avons tenu compte de la position des échantillonnages au sein d'un cycle flot-jusant. Comme les durées des flots et des jusants sont variables en zone estuarienne, les heures de prélèvements ont été ramenées en pourcentage du flot pour ceux réalisés en marée montante ou en pourcentage du jusant pour ceux après l'étalement de pleine mer. Ces calculs ont été réalisés avec les heures théoriques de basse et pleine mer estimées par le Service Hydrographique et Océanographique de la Marine pour le compte du Port Autonome de Bordeaux sans tenir compte des conditions hydrologiques et aérologiques particulières. Elles sont transformées en une variable qualitative (position marée) dont les modalités correspondent à la première moitié du flot, au troisième quart du flot, au dernier quart du flot et au premier quart du jusant. Les données correspondant à des pêches durant les trois derniers quarts du jusant, trop peu nombreuses (25), ont été retirées de l'analyse.

La structuration spatiale a été analysée classiquement en définissant un effet longitudinal, un effet transversal et un effet vertical. Le premier (transect) correspond aux transects (codés 2 à 5), le second (rive) aux rives gauche, droite et à l'axe de l'estuaire, et le dernier (profondeur) à l'opposition fond surface.

Les ajustements ont été réalisés avec la procédure Genmod de SAS 8.02. Des problèmes de convergence de l'algorithme d'optimisation ou d'estimation des intervalles de confiance ont été rencontrés pour les cycles durant lesquels aucune civelle n'a été capturée (quinzaines 1 et 25). Ces données ont été retirées de l'analyse delta. La probabilité d'obtenir des valeurs de densité non nulles a été alors fixée arbitrairement à 0.

Nous avons calculé pour chaque modalité des différents effets la probabilité d'avoir des captures non nulles, la moyenne des captures positives ainsi que la moyenne de l'abondance, produit des deux premiers résultats. S'il est possible de calculer des intervalles

de confiance pour les deux premiers, l'incertitude sur le troisième est encore une question ouverte (Stefánsson, 1996) et n'est pas calculée dans ce travail.

11.2. Résultats

Seul l'effet vertical n'explique pas la présence de civelles ($p = 0,1426$). Seul l'effet position par rapport à la marée n'explique pas la densité des civelles ($p = 0,204$). Les résultats des modèles sans ces effets sont présentés dans le Tableau 8.

Tableau 8: Résultats de l'analyse de l'influence des paramètres sur les analyses delta et gamma

	degrés de liberté	Analyse delta		Analyse gamma	
		χ^2	p	χ^2	p
saison	10	88,74	< ,001	308,44	<,001
quinzaine	21	1627,15	< ,001	603,69	<,001
position cycle	5	19,31	0 ,002	33,02	<,001
position marée	4	11,86	0 ,018	Non significatif	
transect	3	48,91	< ,001	53,83	<,001
profondeur	1	Non significatif		387,63	<,001
rive	2	39,68	< ,001	80,43	<,001

11.2.1. Les effets temporels

Certaines saisons (Figure 36) se caractérisent par des valeurs faibles de p et μ (91-92, 99-00, 00-01) correspondant à des situations où les civelles étaient rares et en faible densité. D'autres sont associées à des valeurs faibles de p et des valeurs fortes de μ (94-95, 96-97). Les civelles sont alors pêchées rarement mais en grand nombre. Enfin, il est possible d'isoler la saison 98-99 avec des p et μ forts. Dans ce cas, les civelles sont trouvées fréquemment et en grande quantité.

Le patron de migration (Figure 37) suit une courbe en cloche avec un maximum aux alentours de la 10^{ième} quinzaine tidale soit au début de janvier. Trois périodes peuvent être identifiées. Tout d'abord, de novembre à décembre (quinzaines 5 à 9), la probabilité de capturer des civelles et la moyenne des captures positives croissent simultanément. Ensuite, de janvier à mi-mars (quinzaines 10 à 15), l'abondance des captures positives décroît rapidement alors que la probabilité de pêcher des civelles reste à des valeurs élevées. Enfin,

le reste de l'année, la probabilité de capturer des civelles est très faible même si la quantité pêchée peut être élevée.

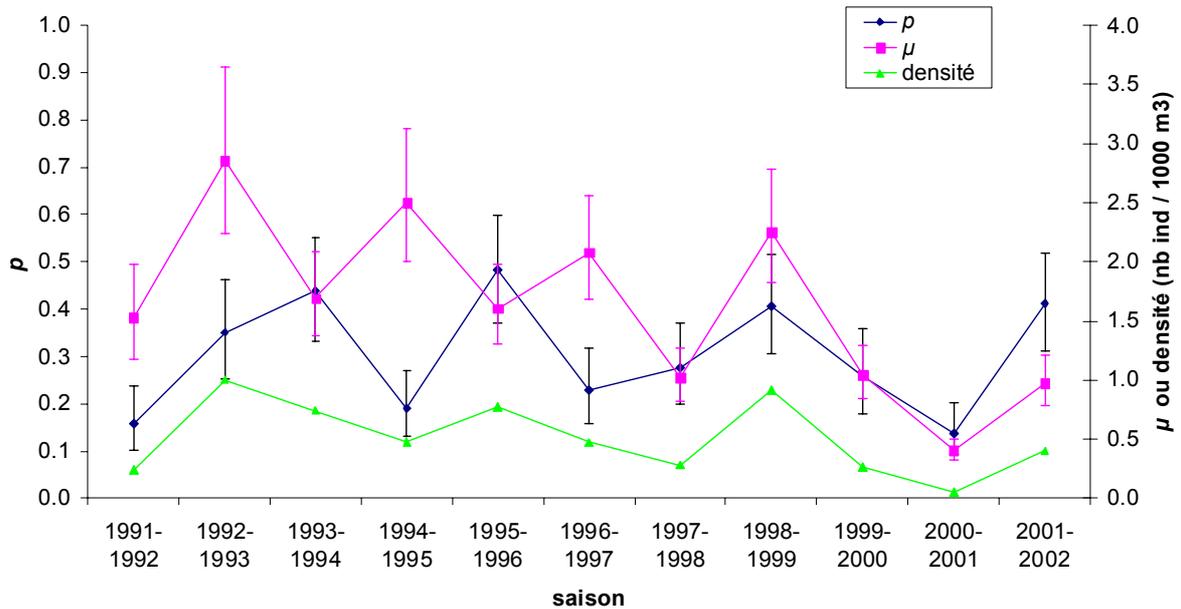


Figure 36 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet saison (pour chaque modalité de l'effet, p représente la probabilité moyenne d'avoir une capture non nulle, μ la moyenne des captures non nulles, et densité le produit de p par μ)

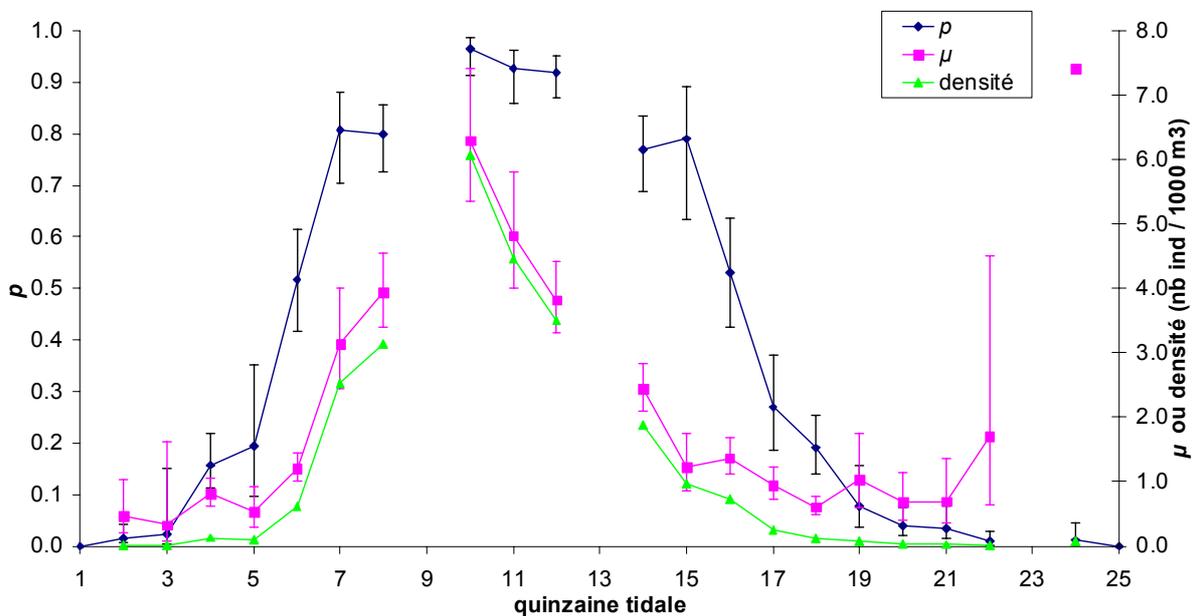


Figure 37 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet quinzaine tidale

Le maximum de densité est enregistré entre la fin du revif et le début du déchet avant une diminution notable en milieu de déchet (Figure 38).

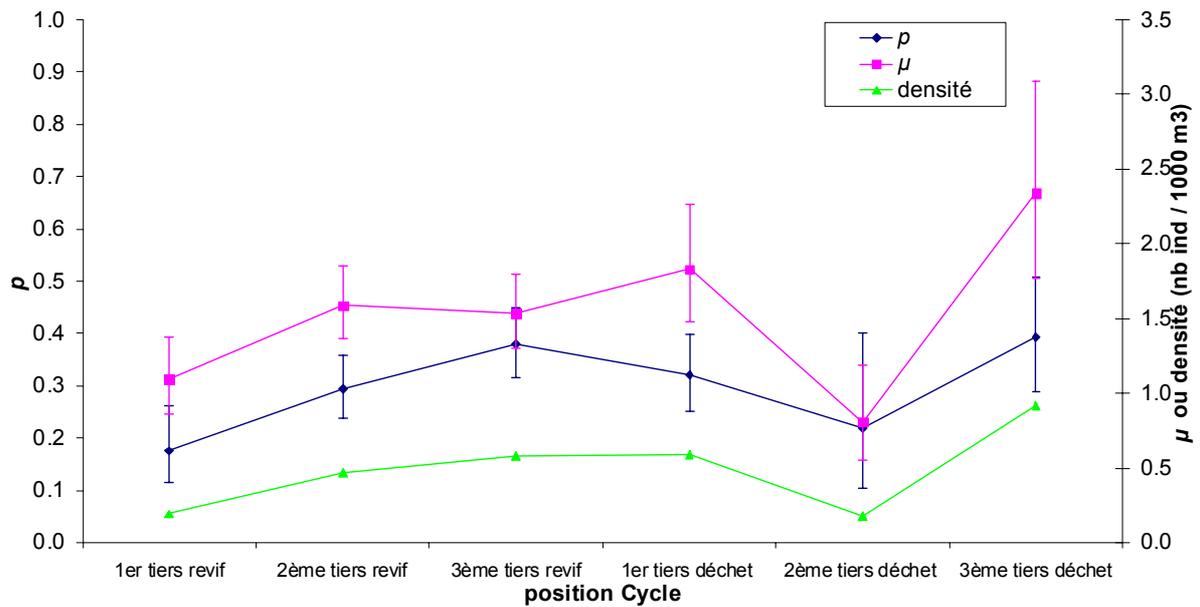


Figure 38 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet position par rapport au cycle des marées

Si la position par rapport au flot et au jusant n'influe pas sur la densité des captures non nulles, elle induit une légère diminution de la probabilité de pêche surtout durant le début du jusant (Figure 39).

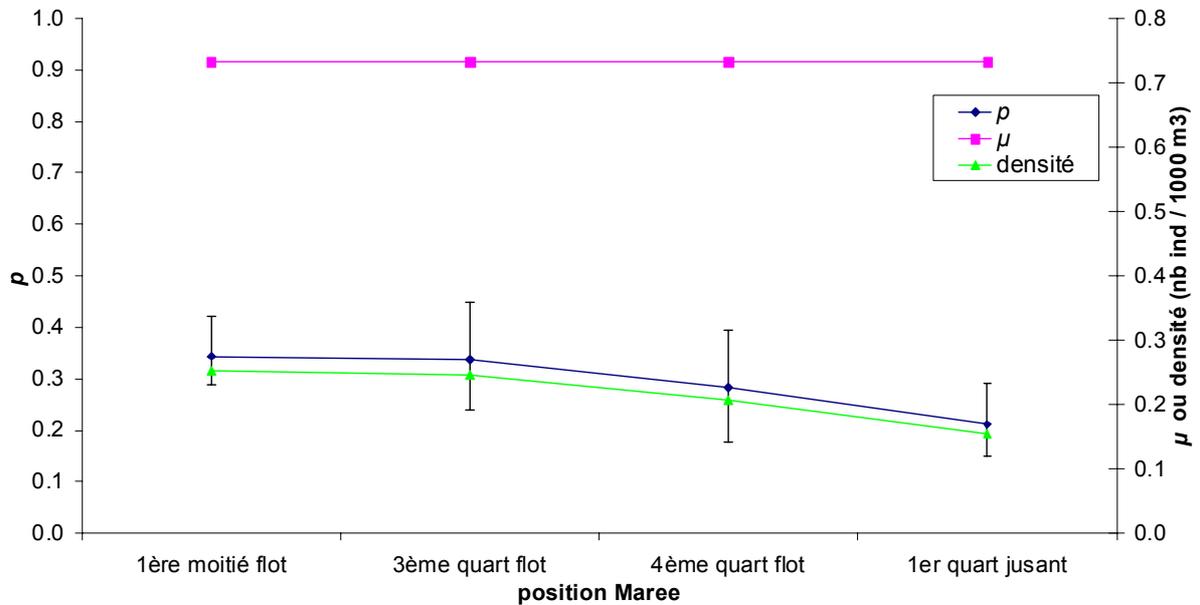


Figure 39 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet position flot-jusant

11.2.2. Les effets spatiaux

Seul le transect le plus aval (n° 2) présente des valeurs plus faibles tant pour la probabilité de capture non nulle que pour la densité des captures positives (Figure 40).

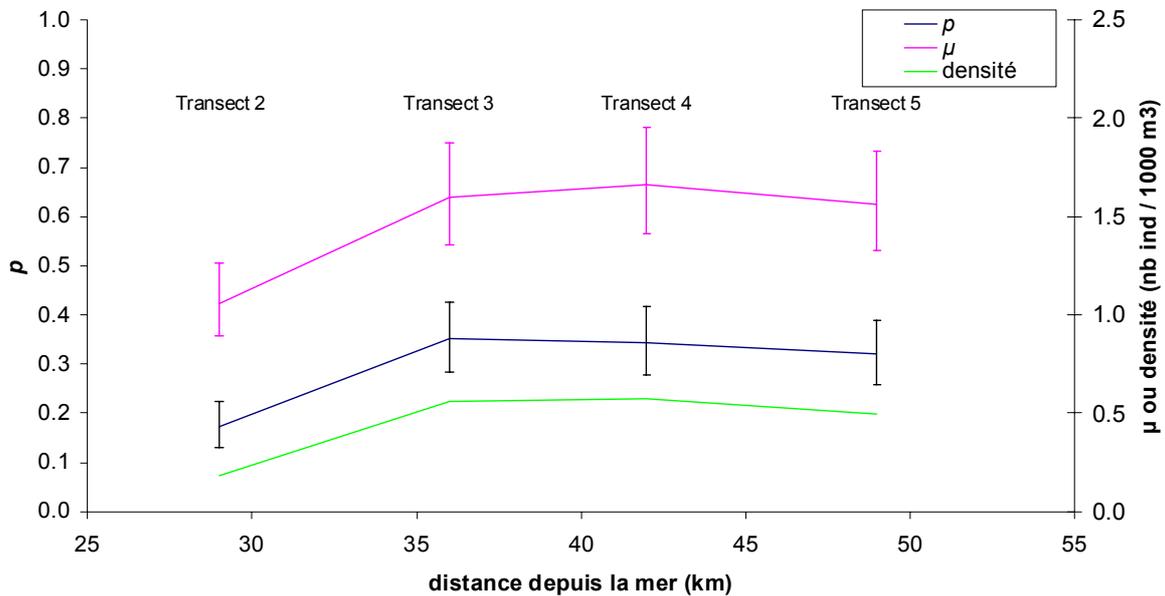


Figure 40 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet transect

Les deux rives sont comparables que ce soit pour la probabilité de capture ou pour la densité de captures positives. Par contre, les pêches dans l'axe de l'estuaire conduisent à des succès plus rares et à des captures positives plus faibles (Figure 41).

Les captures au fond se distinguent de celle de surface non pas par une probabilité de capture non nulle différente (l'effet n'est pas significatif sur p) mais par une densité des captures positives deux fois et demie plus importante (Figure 42).

11.3. Discussion

11.3.1. Caractéristiques temporelles

L'analyse inter saisonnière (Figure 36) dégage une tendance à la baisse du recrutement avec un minimum historique pour la saison 2000-2001, équivalent à celui enregistré partout en Europe (Dekker, 2003b). La comparaison avec les déclarations de captures de la pêche professionnelle pratiquant dans le même secteur (Beaulaton et Castelnaud, 2003) n'infirme pas cette tendance (Figure 43). Le coefficient de détermination est de 51 % entre ces deux indicateurs. Il est même de 57 % entre les CPUE de la pêche et les densités des captures non nulles, laissant penser que les tactiques mises en œuvre par les pêcheurs leur

permettent de « trouver » les civelles dans l'estuaire. Toutefois, les divergences entre les valeurs de certaines saisons incitent à approfondir cette analyse.

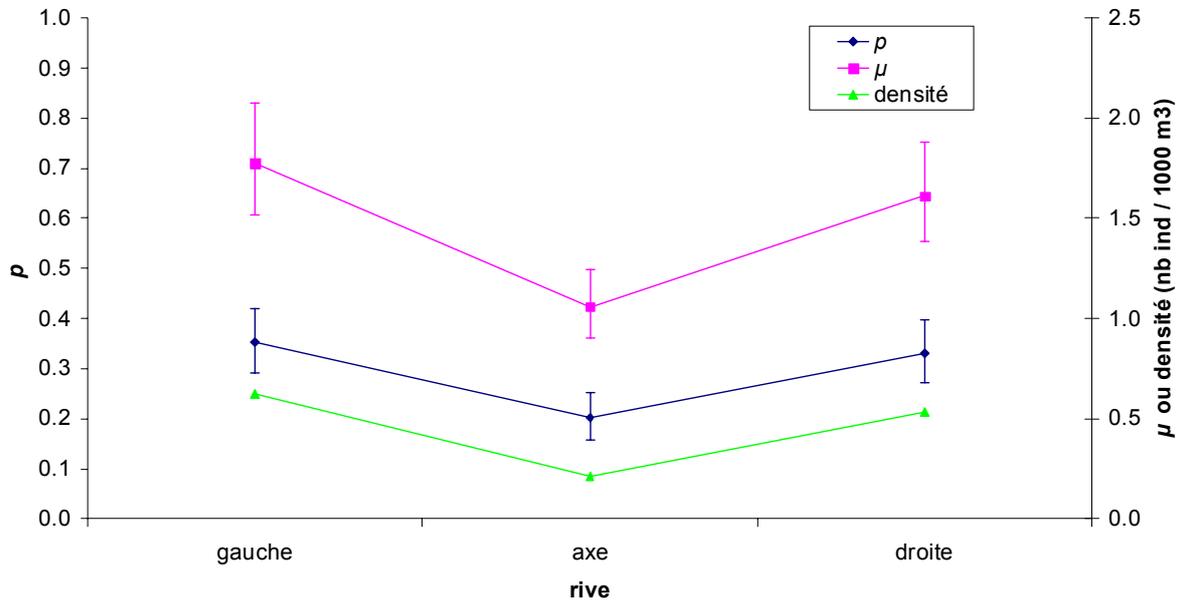


Figure 41 : Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet rive

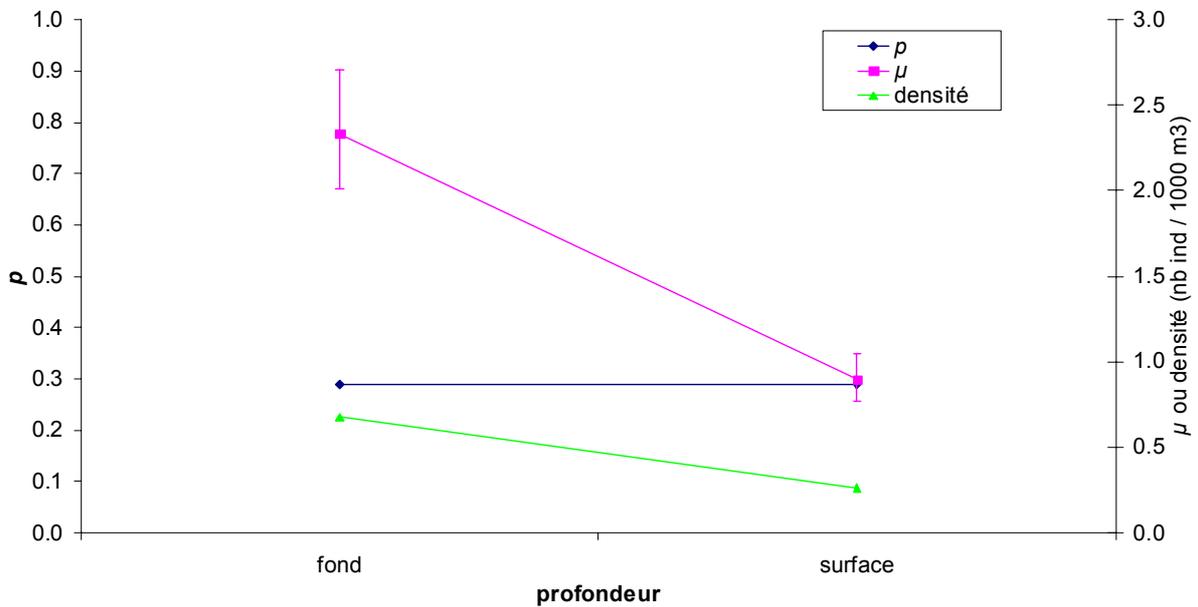


Figure 42: Résultats de l'analyse delta gamma pour l'effet profondeur

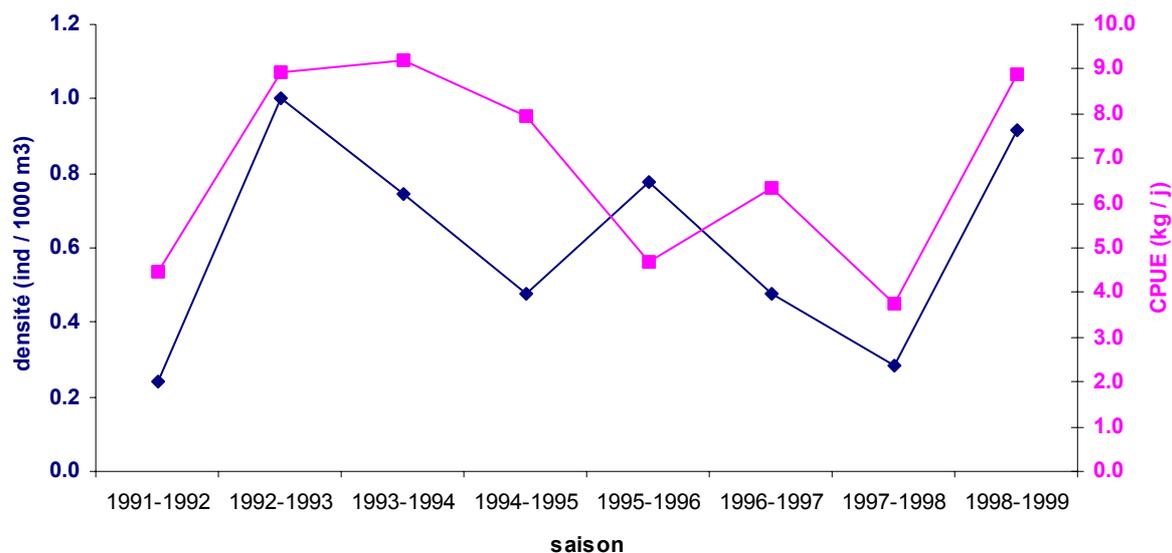


Figure 43: Comparaison entre l'évolution des indices d'abondances issus du suivi expérimental (en bleu) et ceux issus du suivi de la pêcherie au pibalour dans l'estuaire de la Gironde (en rose d'après Beaulaton et Castelnaud, 2003)

Une périodicité sur 3 ans des densités moyennes dans l'estuaire (une saison de recrutement croissant pour deux de décroissance) semble se dégager mais les évolutions différentes entre succès de captures et abondance des captures non nulles révèlent toute la complexité du phénomène et incitent à la prudence quant à la généralisation de ce résultat. D'ailleurs une analyse sur une série plus longue mais basée sur les seules données du transect 4 montrait une périodicité à 2 ans (Lambert *et al.*, 1997).

Certaines saisons, les civelles sont capturées fréquemment en faible nombre, rarement en grand nombre, ou souvent en grand nombre. La piste principale pour expliquer ces différences est bien évidemment celle des variations de conditions hydrologiques (importances des crues) et aérologiques (direction des vents). En première analyse, nous avons trouvé un coefficient de détermination de 33,4 % entre la moyenne saisonnière des captures positives et le débit fluvial moyen (moyenne des débits journaliers de la Garonne à Tonneins, de la Dordogne à Bergerac et de l'Isle à Coutras issus de la banque Hydro) sur la période de septembre à mi-novembre (quinzaines 1 à 6) précédant la saison de migration (quinzaines de 1 à 6). Quant à la probabilité de captures non nulles, elle est liée ($r^2 = 0,129$) à l'écart type du logarithme des débits durant la période principale de migration (mi-novembre à début avril, quinzaines 7 à 16). Ces résultats préliminaires nous conduisent à proposer une interprétation écologique du phénomène de migration. La quantité de larves qui rentrent dans un estuaire durant une saison de migration est proportionnelle à l'importance des volumes d'eau douce qui s'écoulent de septembre à mi-novembre. A cette

échelle spatio-temporelle, le débit fluvial joue un rôle d'attrait (Elie et Rochard, 1994). En estuaire, l'instabilité des conditions hydrologiques conduit à disperser de manière plus homogène les civelles.

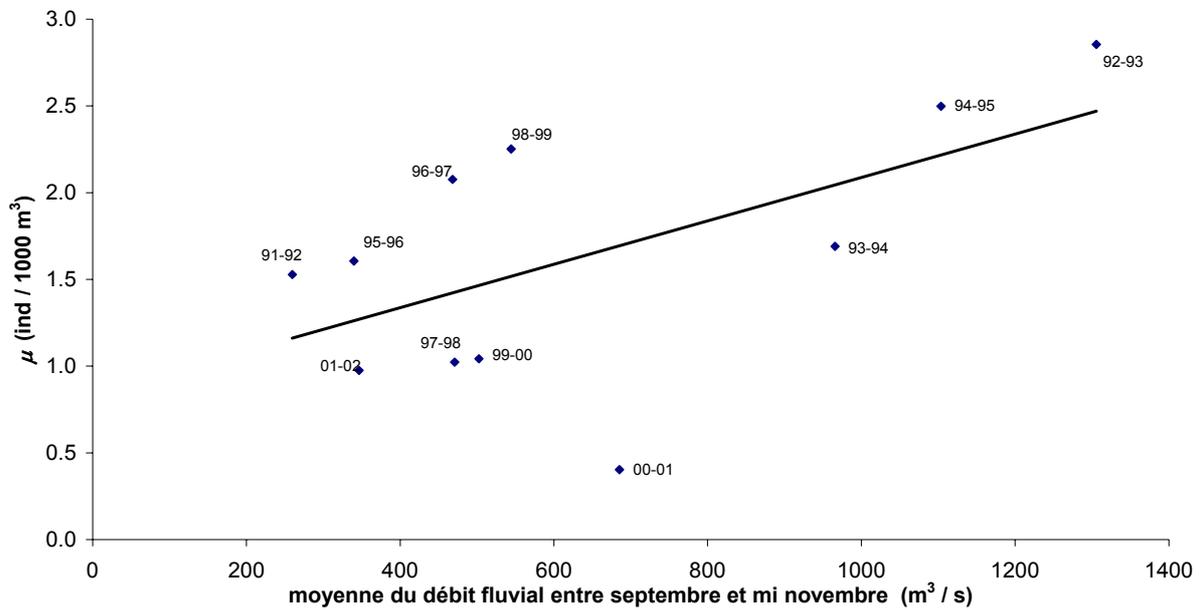


Figure 44 : Evolution de la densité moyenne saisonnière de captures non nulles en fonction de la moyenne des débits fluviaux avant la période principale de migration

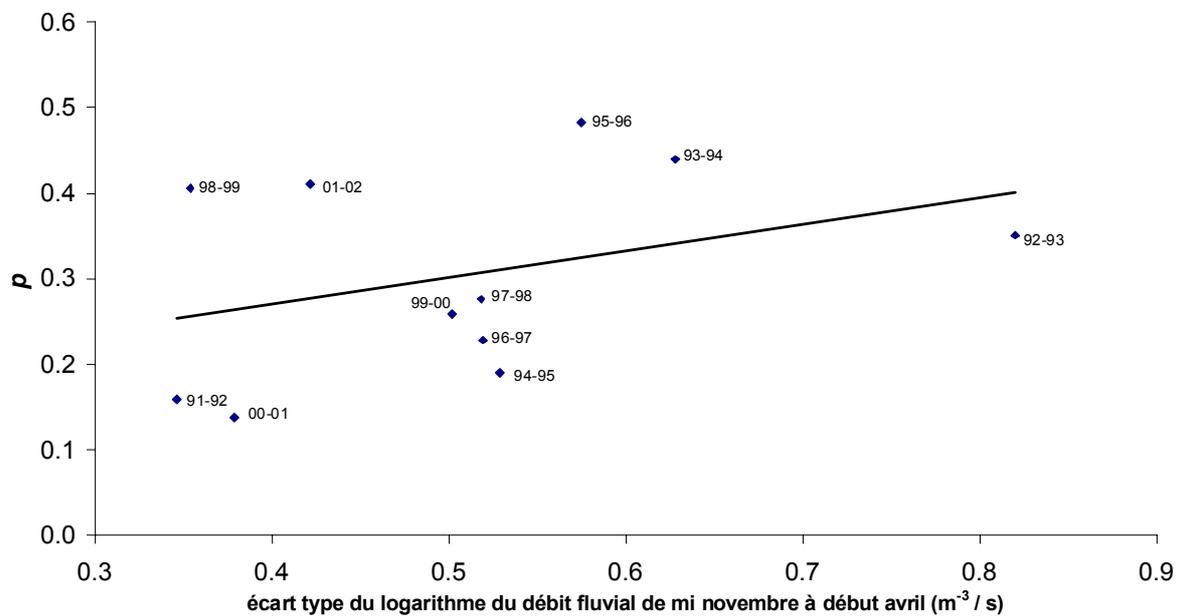


Figure 45 : Evolution de la probabilité moyenne saisonnière de captures non nulles en fonction de l'écart type des débits fluviaux pendant la période principale de migration

L'évolution intra-saisonnière mise en évidence dans ce travail (Figure 37) est classique avec une intensité migratoire maximum en début d'hiver (Elie et Rochard, 1994). Les différences entre les analyses delta et gamma laissent penser qu'en début de saison, les civelles de plus en plus nombreuses occupent de plus en plus l'espace estuarien. Ensuite, les arrivées ne compensent plus les civelles qui quittent la zone ou qui échappent aux engins, conduisant à des captures toujours fréquentes mais moins abondantes. Après la saison principale de migration, les captures de civelles sont devenues très peu probables même si elles peuvent être importantes.

Le maximum de densité est enregistré au début du déchet (Figure 38), ce qui correspond au retard de 2 ou 3 jours par rapport au cycle des coefficients de marée trouvé par Rochard (1992) par analyse de séries chronologiques. La remontée des densités trouvée en fin de déchet est surprenante. Elle pourrait être induite par des pêches réalisées essentiellement durant les premières saisons de l'analyse, correspondant à des abondances de civelles fortes.

L'évolution en fonction de la marée (Figure 39) est classique avec une diminution durant le jusant puisque les civelles sont réputées utiliser les courants de marée montante pour migrer dans l'estuaire (Creutzberg, 1958).

11.3.2. Caractéristiques spatiales

Tout d'abord, la relation puissance avec un exposant supérieur à 1 entre la moyenne des abondances et la variance de ces mêmes abondances (Figure 35) permet de conclure à une distribution contagieuse (Taylor, 1961; Frontier, 1978-1979), confirmant la structuration en bancs proposée par Lambert *et al.* (1999).

Par ailleurs, il est admis qu'une des deux rives est directrice pour les migrants (Rochard, 1992). Notre analyse, au contraire ne montre aucune différence entre les rives. Par contre, le transect le plus aval, correspondant à la plus grande section mouillée de l'estuaire, présente des densités plus faibles. Ce rapprochement (Figure 46) nous conduit à expliquer l'augmentation de la densité moyenne entre le transect 2 et les autres par une simple concentration du flux de migrants.

Les densités au fond sont plus élevées que celles en surface. Dans la mesure où les pêches sont réalisées de jour, on pourrait expliquer cette différence par le caractère lucifuge des civelles (De Casamajor *et al.*, 1999). Toutefois le seuil de fuite à la lumière estimé entre 10^{-8} et 10^{-11} W cm⁻² suivant l'âge (Belon, 2003) est probablement atteint dans les quelques premiers décimètres de la colonne d'eau compte tenu de la turbidité élevée de l'estuaire de la Gironde. La zone d'étude ne présentant pas de stratification saline, on ne peut pas retenir une localisation sous l'halocline comme observée dans l'estuaire du Penobscot (McCleave et

Kleckner, 1982). Au final, on peut d'ailleurs s'interroger sur l'intérêt pour une civelle de migrer sur toute la hauteur dans la mesure où un déplacement jusqu'au-dessus de la couche limite lui assure une migration tout aussi efficace. A noter que, dans le secteur dulçaquicole de l'estuaire de la Penobscot, les civelles se répartissent dans la colonne d'eau, avec des abondances variables qui peuvent être fortes au fond (McCleave et Kleckner, 1982).

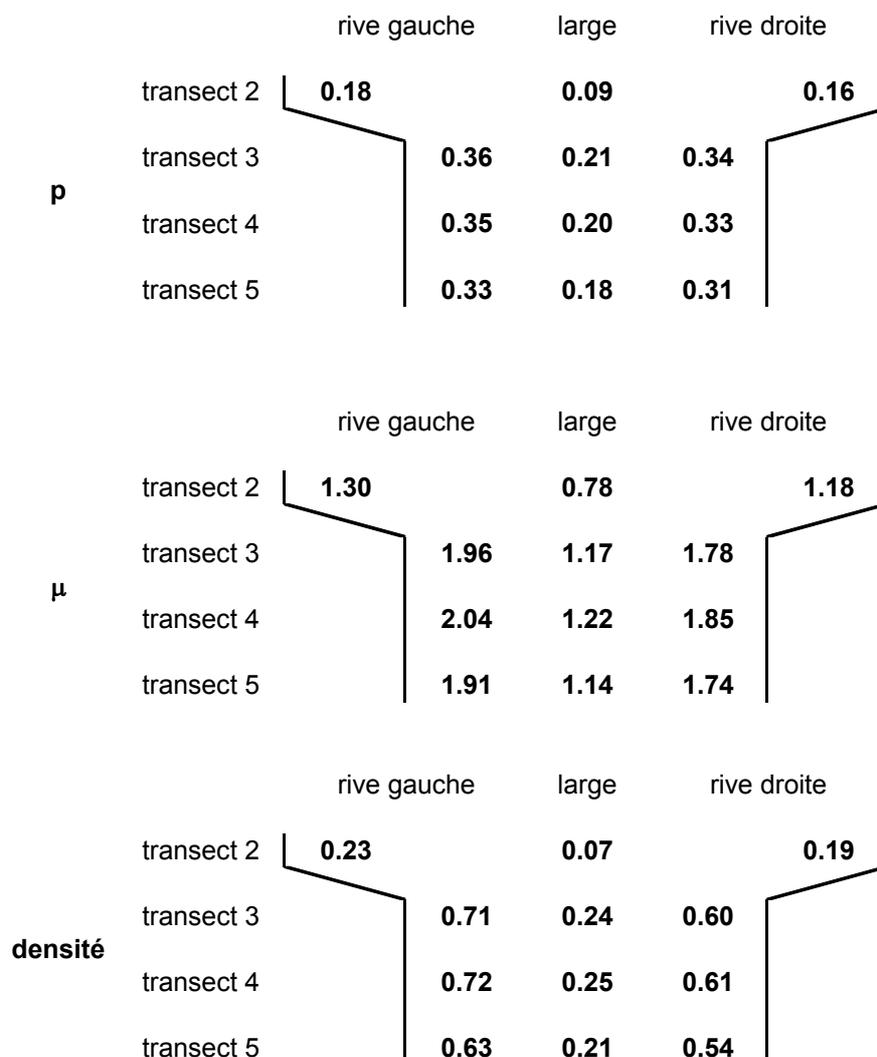


Figure 46 : Représentation de la probabilité de capture non nulle (p), de l'abondance des captures positives (μ) et de la densité dans une section horizontale moyenne de l'estuaire pour des conditions moyennes

Sheldon et McCleave (1985) ont proposé une hypothèse selon laquelle les civelles, en plus de leurs mouvements verticaux, se déplaceraient latéralement, vers les berges en fin de flot pour continuer à migrer vers l'amont durant le jusant (face à des courants plus faibles), et vers le large en fin de jusant. Non seulement ces auteurs n'ont pas réussi à l'établir

définitivement mais il est peu probable que sur un estuaire de plusieurs kilomètres de large, ce comportement explique les différences que nous observons.

La combinaison de cet effet vertical avec l'effet transversal (Figure 47), sachant que la hauteur d'eau est en général plus faible sur les rives que dans la partie centrale de l'estuaire, fait penser que la migration des civelles est un phénomène de fond avec une densité plus faible si la hauteur d'eau est grande. Là encore, l'hypothèse d'une « dilution » des civelles dans la colonne d'eau ne peut être écartée.

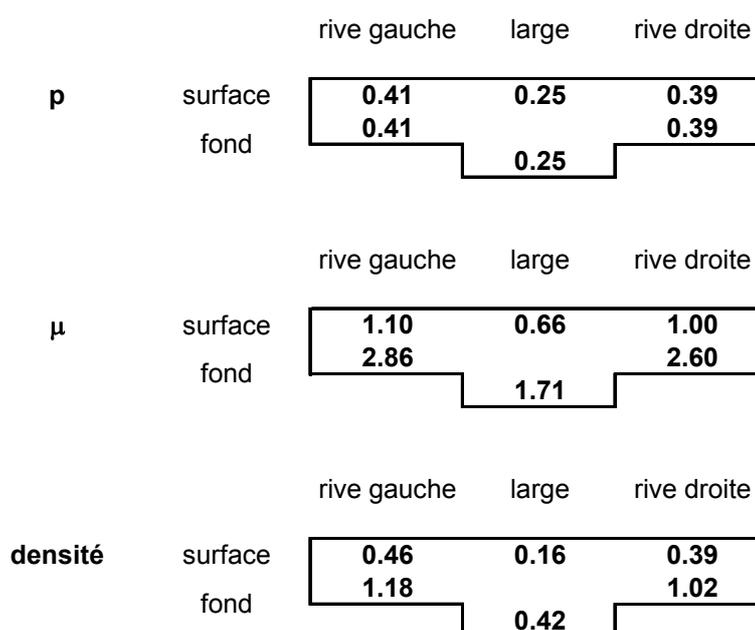


Figure 47 : Représentation de la probabilité de capture non nulle (p), de l'abondance des captures positives (μ) et de la densité dans une section transversale moyenne de l'estuaire pour des conditions moyennes

11.4. Conclusion

Cette analyse nous a permis d'affiner la description phénoménologique de la migration des civelles dans l'estuaire de la Gironde. Par ailleurs, quelques hypothèses ont pu être avancées sur des mécanismes sous jacents (déclenchement de l'entrée en estuaire, modification du comportement, dilution). Toutefois, cette analyse pourrait grandement être améliorée en incluant des effets croisés, en particulier spatio-temporels. Toutefois, la complexité et les zones d'ombre de l'analyse statistique (tests a posteriori sur des distributions non gaussiennes, intervalle de confiance des valeurs de densité) risquent de rendre cette approche laborieuse et incertaine.

A partir de l'analyse de la structure spatiale, il est possible de proposer trois points à intégrer dans un pattern écologique concernant la migration des civelles en estuaire (i) les densités

de civelles entre les rives ne sont pas différentes, (ii) la densité augmente entre 29^{ème} et le 36^{ème} kilomètre depuis la mer, puis reste constante jusqu'au 49^{ème} kilomètre, (iii) la densité de civelles est plus importante au fond qu'en surface (sous réserve de vérifier ce point par des pêches nocturnes). Par ailleurs, l'analyse de la structure temporelle permet de définir la chronologie des arrivées des civelles et ainsi servir de variables de forçage du simulateur.

12. SYNTHÈSE DU COMPORTEMENT MIGRATOIRE DES CIVELLES EN ESTUAIRE

L'objectif de cette partie est de synthétiser les connaissances sur le comportement des civelles en estuaire. En complément de la description phénoménologique des paragraphes précédents, elle insiste sur les mécanismes de base de la migration estuarienne. Nous commencerons par les caractériser, puis nous analyserons rapidement leur finalité et leur avantage évolutif. Nous insisterons ensuite sur leur schéma causal en synthétisant les hypothèses avancées dans la littérature. Nous terminerons cette partie par une synthèse des capacités de nage des civelles. Les conclusions de cette partie serviront, d'une part, à compléter le pattern écologique et, d'autre part, à définir et à paramétrer les mécanismes mis en jeu lors des déplacements.

En guise d'introduction, rappelons les problèmes auxquels sont confrontées des civelles qui cherchent à migrer vers l'amont dans un estuaire soumis à marée (McCleave et Kleckner, 1982). Tout d'abord, comment une civelle discrimine-t-elle un flot d'un jusant ? Ensuite, comment fait-elle pour monter dans la colonne d'eau au moment du début du flot, pour quitter la colonne d'eau au moment du début du jusant ? Enfin, comment se positionne-t-elle dans une colonne d'eau stratifiée pour utiliser au mieux les courants vers l'amont ? A ces questions, il nous semble nécessaire d'en ajouter une autre : la civelle dans la colonne d'eau doit-elle nager avec ou contre le courant et à quelle vitesse ?

12.1. L'utilisation préférentielle des courants de marée comme mécanisme de base de la migration

12.1.1. Comportement de base

Depuis longtemps, il est admis que les civelles utilisent les courants de flot en zone estuarienne pour migrer vers l'amont (Schmidt, 1906 ; Bertin, 1951). Creutzberg (1958) a montré, par des pêches expérimentales en Mer du Nord, que les civelles d'anguilles européennes utilisent préférentiellement le courant de flot pour rentrer dans les zones estuariennes et migrer vers les zones amont des eaux continentales. Gascuel (1986) envisage la migration des civelles comme une simple utilisation du déplacement des masses d'eau et qualifie cette migration de portée (« flow-carried migration »). Ce mécanisme de

transport tidal sélectif (« selective tidal stream transport ») a été confirmé par des travaux *in situ* et *ex situ* sur l'anguille américaine (McCleave et Kleckner, 1982; McCleave et Wippelhauser, 1987; Wippelhauser et McCleave, 1987, 1988) et par des observations en milieu naturel sur les anguilles néo-zélandaises (Jellyman et Lambert, 2003).

12.1.2. Définition et recensement des animaux utilisant un transport tidal sélectif

Un animal présentant ce comportement monte dans la colonne d'eau pour se laisser dériver ou nager durant la phase de la marée où les courants lui sont favorables et se réfugie près du fond voire sur le fond là où les courants sont plus faibles afin de maintenir sa position durant la deuxième partie de la marée (Arnold, 1974).

Compte tenu de leur faible capacité de nage, nombre de larves ou de juvéniles d'animaux aquatiques utilisent ce transport tidal sélectif. Quand la présence dans la colonne d'eau se déroule durant le flot, ce comportement permet un déplacement vers les côtes en zone marine ou vers l'amont en estuaire. C'est le cas le plus fréquent. Il concerne la sole (*Solea solea* L.) dans le Golfe de Gascogne (Champalbert et Koutsikopoulos, 1995), le flet (*Platichthys flesus* L.) dans l'estuaire de l'Ems (Jager et Mulder, 1999), la plie (*Pleuronectes platessa* L.) en mer du Nord (Greer Walker *et al.*, 1978 ; Rijnsdorp *et al.*, 1985), des flets du genre *Paralichthys* (Burke *et al.*, 1998) sur les côtes pacifiques, le tambour croca (*Leistomus xanthurus* Lacepede 1802) (Forward *et al.*, 1998; Joyeux, 1998), le sar salème (*Lagodon rhomboides* L.) (Forward *et al.*, 1998), le tambour brésilien (*Micropogonias undulatus* L.) (Joyeux, 1998) ou l'acoupa royal (*Cynoscion regalis*, Bloch & Schneider, 1801) (Rowe et Epifanio, 1994). Il s'agit pour ces animaux soit d'une réelle migration pour rallier leurs zones de croissance ou plus simplement d'un mécanisme de rétention sur les secteurs de nourricerie.

De manière plus rare, les individus peuvent être présents dans la colonne d'eau préférentiellement durant le jusant. Ce transport tidal sélectif vers le large a été mis en évidence chez les jeunes larves de crabe vert (*Carcinus maenas* L.) dans un estuaire portugais (Queiroga *et al.*, 1997).

Ce comportement est également mis en œuvre par des adultes. Il peut les conduire à rejoindre leur zone de reproduction, cas de la plie en Mer du Nord (Greer Walker *et al.*, 1978; Metcalfe *et al.*, 1990), de la morue (*Gadus morhua* L.) en Atlantique Nord (Arnold *et al.*, 1994), du saumon rouge (*Oncorhynchus nerka* Walbaum, 1792) dans l'estuaire de la Fraser (Levy et Cadenhead, 1995), de l'anguille européenne en Mer du Nord (McCleave et Arnold, 1999) ou de l'anguille américaine (Barbin *et al.*, 1998) lors de sa dévalaison de l'estuaire de

la Penobscot. Il peut l'être aussi pour quitter les zones de fraie comme chez la plie (Arnold et Metcalfe, 1996). Il a également été observé lors de migrations trophiques du maquereau atlantique (*Scomber scombrus* L.) au large du Golfe du Saint Laurent (Castonguay et Gilbert, 1995) ou de l'anguille jaune américaine dans l'estuaire de la Penobscot (Parker et McCleave, 1997).

Au final, ce transport tidal sélectif est un comportement mis en œuvre par nombre d'individus aquatiques, d'autant plus fréquemment qu'ils ont de faibles capacités de nage (particulièrement vrai pour les larves) et qu'ils évoluent dans des milieux où les marées sont importantes (cas des estuaires des côtes atlantiques).

12.1.3. Caractérisation d'un déplacement tidal sélectif

A l'aide de simulations simples empruntées à Hill (1991; 1995), nous allons illustrer les déplacements effectués par un animal utilisant préférentiellement certains courants de marée. Rappelons que la marée correspond aux mouvements oscillatoires du niveau de la mer dus aux effets de l'attraction de la lune et du soleil sur les particules liquides (Guerin, 1993). Cette fluctuation est correctement représentée par la composition d'un nombre illimité d'oscillations élémentaires strictement périodiques. A ceci s'ajoute l'influence de perturbations aléatoires d'origine météorologique qui peuvent entraîner des variations du niveau d'eau de quelques dizaines de centimètres.

Pour les marées semi-diurnes observées sur nos côtes, il faut une dizaine de composantes pour calculer avec une précision de quelques centimètres les hauteurs d'eau en un lieu donné. Simplement, les deux composantes principales, l'une lunaire (M_2) de période 12,42 h et l'autre solaire (S_2) de période 12,00 h et d'amplitude d'environ du tiers de la précédente (Hill, 1995), permettent déjà de reproduire l'alternance des mortes eaux et des vives eaux avec une périodicité de 15 jours. En considérant des vitesses nulles aux étales et maximales aux milieux des deux phases de la marée (Figure 48), il est possible de simuler avec les mêmes harmoniques les fluctuations de la variation de la vitesse du courant (Figure 49). Les distances sont exprimées dans une unité arbitraire UD (pour unité de distance).

Dans la mesure où le déplacement global peut être obtenu par simple sommation de l'effet de chaque composante du cycle de marée, il est mathématiquement valide d'étudier séparément le déplacement induit par chaque composante (Hill, 1995). Hill (1991) a montré qu'un comportement de déplacement vertical dont la périodicité n'est pas égale à (ou à un multiple de) la périodicité de la composante considérée, entraîne un déplacement nul sur un temps long. Par contre, des animaux dont le comportement est en phase avec cette composante présente un déplacement unidirectionnel théoriquement infini.

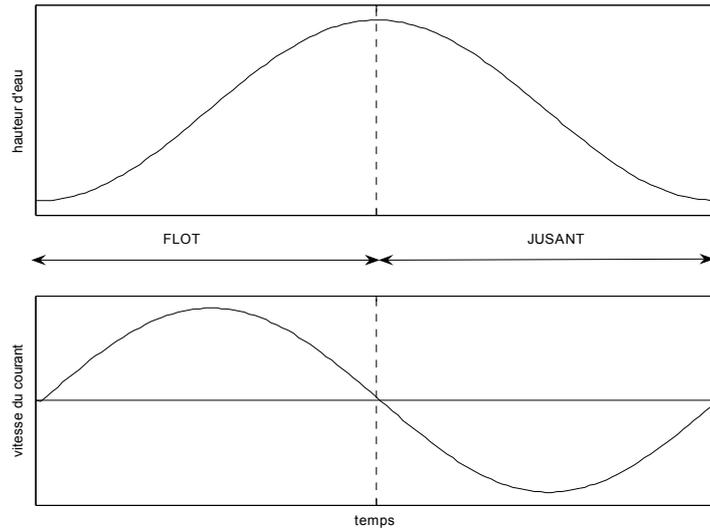


Figure 48: Correspondance entre hauteur d'eau et vitesse du courant de marée

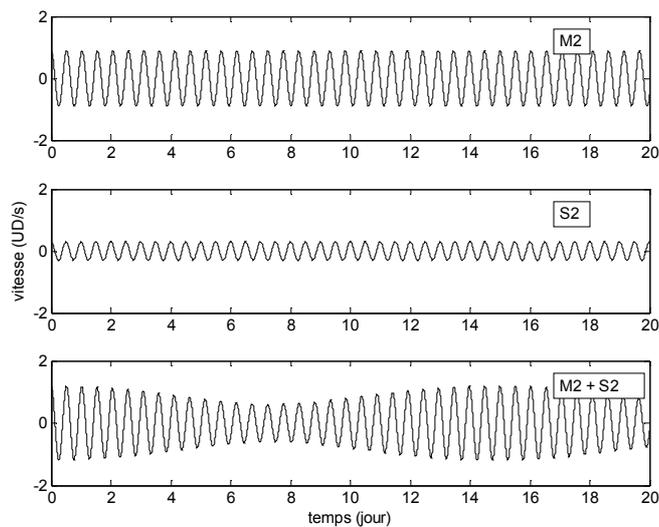


Figure 49: Vitesse du courant de marée induite par les composantes lunaire (M2), solaire (S2) et leur somme (l'amplitude de la composante lunaire est fixée à $0,75$ unité de distance par heure ($UD h^{-1}$), celle de la composante solaire à $0,25$ $UD h^{-1}$)

Dans notre exemple, nous avons défini le comportement migratoire d'un individu (Figure 50). en fixant un patron de déplacement vertical avec une durée de la phase active (*i.e.* présence dans la masse d'eau) de 3,17 h. Nous verrons plus loin que cette valeur correspond au temps d'observation des civelles dans la colonne d'eau (Wippelhauser et McCleave, 1988).

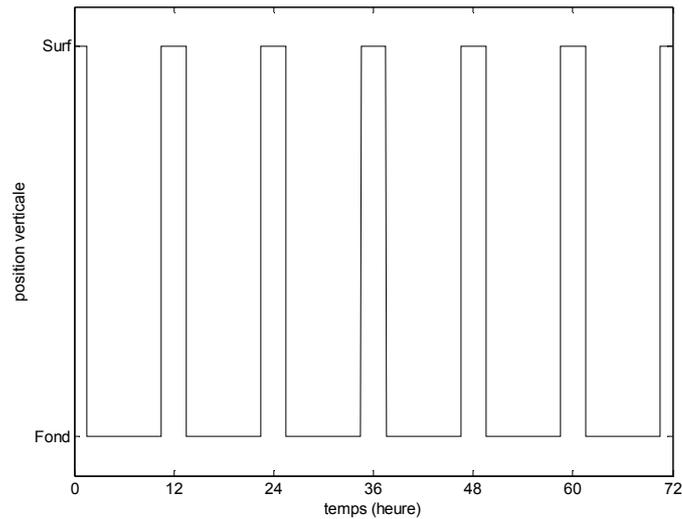


Figure 50 : Patron de déplacement vertical de période 12,00 h et de phase active 3,17 h

Quand la période de ce comportement est égale à 12,42 h, le déplacement induit par la composante lunaire est infini (Figure 51). Le déplacement net moyen est de $0,17 \text{ UD h}^{-1}$. Quand elle est de 12,00 h, c'est le déplacement induit par la composante solaire qui devient infini (Figure 52). Le déplacement net moyen est de $0,05 \text{ UD h}^{-1}$. Il est de même avec un comportement circadien (période 24,00 h), le déplacement net au bout d'un temps donné étant simplement deux fois plus faible que dans le cas précédent. Dans le cas où la périodicité du comportement ne serait égale à aucune des deux périodes, aucun déplacement net directionnel n'est observé sur un temps long (Figure 53). Par contre, l'animal fait des incursions en aval comme en amont. Sur une période de 28 jours, avec une périodicité de 12,15 h, il atteint près de 26 UD vers l'amont et 15 UD vers l'aval. S'il maintient ce comportement pendant un temps limité, il peut éventuellement atteindre des zones suffisamment éloignées pour changer de régime de courant (Hill, 1995).

Au final, nous pouvons dire que l'efficacité du transport sélectif par courant de marée résulte d'une part de la synchronisation du déplacement vertical périodique des organismes avec les variations du courant de marée et d'autre part de la durée pendant laquelle cette synchronisation se déroule. La situation en estuaire se complique puisque si la périodicité du cycle tidal est conservée, une dissymétrie dans la variation du courant apparaît, avec une réduction du flot au profit du jusant à mesure que l'on s'éloigne de l'embouchure (Sottolichio, 1999).

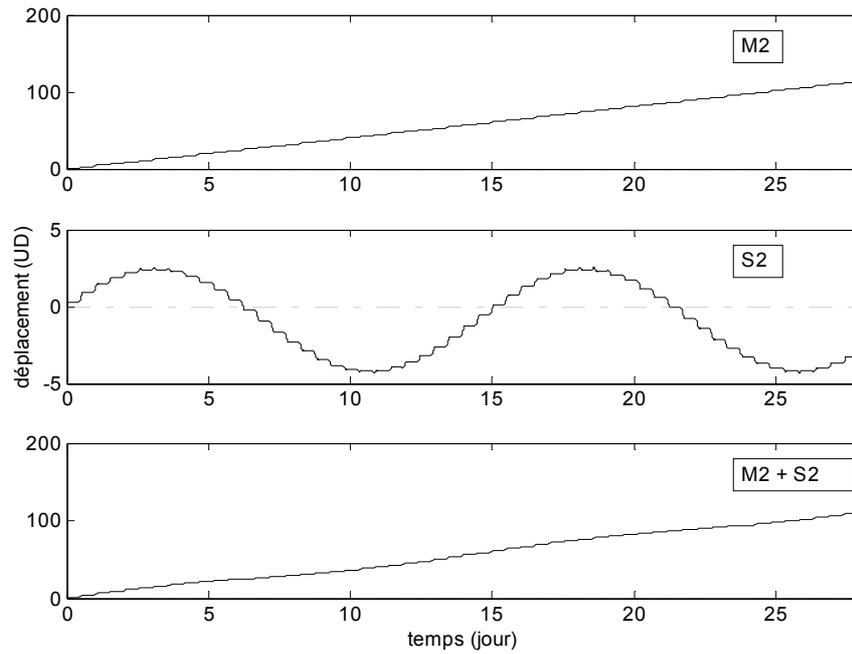


Figure 51 : Déplacement pendant 28 jours induit par les composantes lunaire (M_2), solaire (S_2) et la somme des deux (M_2+S_2) pour un animal présentant un comportement de période 12,42 h.

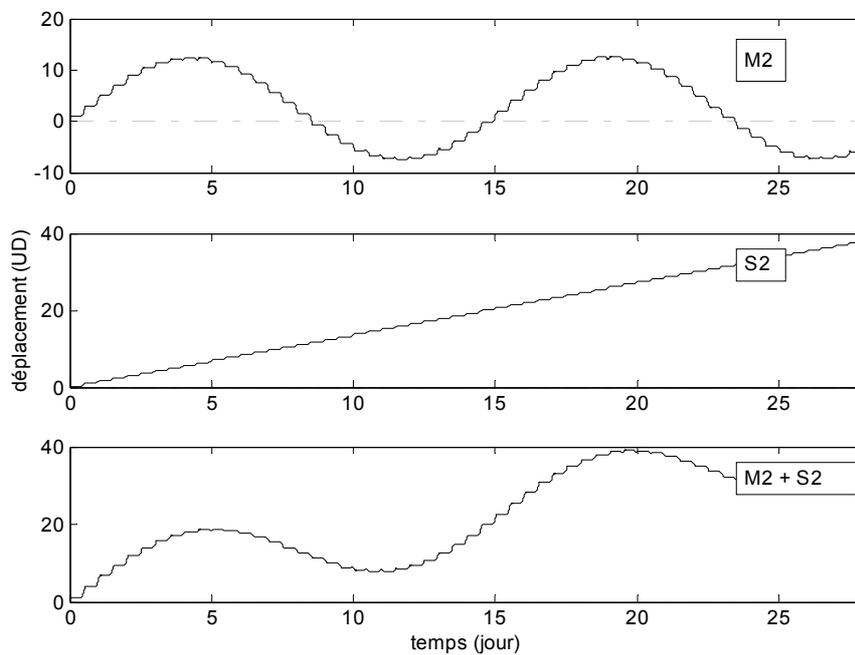


Figure 52 : Déplacement pendant 28 jours induit par les composantes lunaire (M_2), solaire (S_2) et la somme des deux (M_2+S_2) pour un animal présentant un comportement de période 12,00 h.

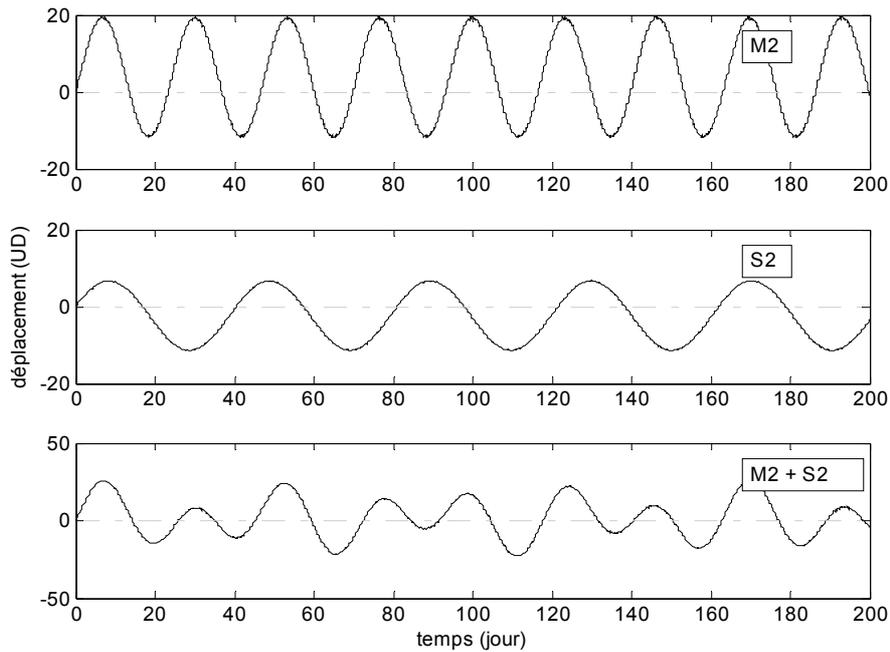


Figure 53 : Déplacement pendant 200 jours induit par les composantes lunaire (M_2), solaire (S_2) et la somme des deux (M_2+S_2) pour un animal présentant un comportement de période 12,15 h.

12.2. Fonctions proximale et finale

Maintenant que le comportement migratoire de la civelle a été défini, il est nécessaire de définir ses fonctions proximales et finales. La fonction proximale d'un comportement cherche à définir à quoi sert ce comportement (Mayr, 1994) et ne pose pas *a priori* de problème dans le cas de l'anguille. Il est, en effet, évident que le transport tidal sélectif durant le flot permet à la civelle de migrer vers l'amont, malgré des capacités de nage inadaptées aux vitesses de courant rencontrées dans la zone estuarienne.

La question de la fonction finale (« ultimate function ») est plus délicate. Il s'agit maintenant de mesurer l'avantage évolutif du comportement (Lorenz, 1984; Mayr, 1994). Nous sommes finalement dans une situation de « reverse engineering » dans laquelle le biologiste doit comprendre pourquoi ce comportement particulier a été retenu par la sélection naturelle (Drogoul et Collinot, 1997). Rappelons que l'avantage évolutif (« fitness ») d'un comportement se mesure par rapport à l'amélioration de sa descendance, qui classiquement se résume à maximiser la croissance (pour produire plus de gamètes) et à minimiser la mortalité jusqu'au stade géniteur (Gross, 1987 ; Gibson, 1997).

Tout d'abord, l'adoption d'un tel comportement permet à des juvéniles de poissons d'économiser jusqu'à 90% de l'énergie pour se déplacer (Weihs, 1978 ; Metcalfe *et al.*, 1990). C'est d'autant plus important pour la civelle qui jeûne et qui dispose d'un capital

énergétique limité. Par ailleurs, l'utilisation préférentielle des courants de marées s'avère avantageuse en termes de survie immédiate. McCleave et Wippelhauser (1987) estiment en effet que réduire au maximum le temps passé dans la colonne d'eau diminue les risques de mortalité par prédation.

La civelle a donc au moins deux bonnes raisons d'utiliser ce transport tidal sélectif. Mais, puisque l'adoption de ce comportement se traduit par une traversée de la zone estuarienne, quel avantage évolutif y-a-t-il à coloniser l'amont du bassin ?

Il pourrait ne pas y en avoir si nous considérons cette caractéristique comme un héritage des anguilles tropicales ancestrales pour qui il était avantageux de rentrer dans les eaux douces, plus productives (Gross, 1987). Cette hypothèse est renforcée par l'«amphihalinité» facultative des espèces ayant les aires de répartition les moins tropicales, *A. anguilla*, *rostrata* et *japonica* (Tsukamoto *et al.*, 2002).

Par ailleurs, il est difficile d'argumenter en faveur d'une augmentation de la descendance induite par une colonisation des zones amont. Effectivement, même si les mâles sont plus abondants que les femelles en aval des bassins versants (Aprahamian, 1988; Oliveira, 1999), ces secteurs restent les zones de production privilégiée des femelles du fait de densités beaucoup plus élevées (Smogor *et al.*, 1995 ; Ibbotson *et al.*, 2002). Par contre, individuellement, une femelle grandissant plus longtemps dans les parties hautes de l'hydrosystème part se reproduire à une taille et une masse plus importante et donc potentiellement produit plus d'œufs. Cependant, il n'est pas sûr que la mortalité s'exerçant sur une plus longue période n'annule pas ce gain de fécondité.

Il est impossible de conclure sur un quelconque avantage évolutif en terme de survie puisque aucune information n'est disponible sur des différences d'espérance de vie d'une civelle en fonction de son lieu de sédentarisation.

La traversée de la zone estuarienne pourrait, enfin, constituer un avantage en termes de croissance. Toutefois, sans préjuger de la zone côtière, la croissance la plus favorable de l'anguille est observée en estuaire (Helfman et Bozeman, 1984; Mounaix et Fontenelle, 1994; Michelet, 2000 ; Morrison et Secor, 2003) confirmant une croissance meilleure dans des salinités moyennes observée chez la plupart des poissons (Boeuf et Payan, 2001; Edeline et Elie, 2004). Il serait donc logique, d'un point de vue évolutif, que les civelles cherchent plutôt à se sédentariser en zone estuarienne. L'utilisation sélective des courants de flot n'aurait alors d'intérêt que s'il permet aux civelles d'entrer en zone estuarienne mais pas nécessairement de la traverser !

En conclusion, nous proposons de reformuler la fonction finale de ce comportement. Il s'agit maintenant de permettre une colonisation la plus large possible des différents habitats continentaux. Ainsi, les chances de succès de croissance comme de préparation de la

maturation sexuelle seraient augmentées dans des systèmes où finalement, du fait de leur cloisonnement, les échanges entre habitats sont difficiles. Deux corollaires découlent de cette position. Premièrement, toutes les civelles ne réussissent pas à traverser l'estuaire. Deuxièmement, celles qui ne réussissent pas ne sont pas nécessairement les « perdantes » puisqu'elles restent dans le milieu le plus productif. On peut même imaginer que la traversée de la zone estuarienne sélectionne quelques animaux résistants susceptibles d'affronter les zones moins favorables en amont de bassin versant.

Cette réflexion nous a permis de définir trois nouveaux éléments du pattern écologique concernant la migration estuarienne des civelles : (i) une partie des civelles doit atteindre la limite de marée dynamique, (ii) une autre fraction doit rester dans l'estuaire moyen, (iii) les civelles qui atteignent cette limite doivent avoir passé le moins de temps possible dans la masse d'eau.

12.3. Schéma causal

Le schéma causal cherche à déterminer comment se déclenche un comportement, quelles en sont les causes endogènes et exogènes (Lorenz, 1984; Drogoul et Collinot, 1997). Il constitue donc le cœur de la réflexion préalable à la simulation d'un comportement dans un modèle individu-centré.

12.3.1. Rythme endogène – rythme exogène

Utiliser sélectivement les courants de marée revient à exhiber un rythme d'activité circatidale, *i.e.* alterner des périodes d'activité avec des phases de repos suivant une périodicité égale à l'une des composantes du cycle des marées. Deux solutions sont possibles pour qu'un animal présente un cycle circatidal (Forward *et al.*, 1998). Soit, le poisson se cale sur des paramètres de l'environnement présentant des variations cycliques en phase avec les successions de flots et de jusants. On parle alors de rythme exogène. Soit l'alternance des comportements repose sur une horloge interne en phase avec le cycle tidal. On parle alors de rythme endogène. L'existence d'une horloge est prouvée dès lors qu'un animal placé dans des conditions constantes (de lumière, de température, de courant, ...) continue à exhiber un rythme d'activité en libre cours (« free running ») pendant un certain laps de temps (Palmer, 1990 ; Gibson, 1997).

L'avantage évolutif d'une horloge interne réside dans l'anticipation des changements cycliques de l'environnement (Pittendrigh, 1993 ; Gibson, 1997; Palmer, 2000; Rensing *et al.*, 2001). C'est assez évident pour les rythmes endogènes d'alimentation avec une anticipation de la libération de sucs gastriques (Reebs, 2002). Ça l'est également pour des

animaux de la zone intertidale qui doivent anticiper le retrait de la marée. L'anticipation physiologique est plus difficilement envisageable dans le cas du transport tidal sélectif mais on peut imaginer qu'une préparation musculaire préalable voire une perception accrue à certains facteurs de l'environnement constituent un avantage évolutif. Elle s'avère également une solution efficace lorsque l'information accessible via les paramètres de l'environnement n'est pas suffisante (Greer Walker *et al.*, 1978), par exemple pour un animal sans repère visuel dérivant dans une masse d'eau (McCleave et Kleckner, 1982) comme c'est le cas pour une civelle en nage portée.

Toutefois les paramètres de l'environnement continuent à intervenir dans le fonctionnement d'une horloge interne, en jouant les rôles de déclencheur et de synchroniseur (« zeitgeber ») (Rensing *et al.*, 2001). Un déclencheur entraîne une activité cyclique chez un animal ne présentant pas ou ayant perdu son rythme alors qu'un synchroniseur permet d'entretenir et de recalibrer l'horloge. En l'absence de synchroniseur, le rythme s'amortit et finit par disparaître. L'amortissement du rythme d'activité peut être très lent et peut encore être détecté chez certains individus plusieurs mois après la mise en conditions constantes (Klarsfeld, 2002). Chez les poissons, les rythmes sont réputés plus labiles et disparaissent bien souvent après seulement quelques jours en libre cours (Gibson et Hesthagen, 1981). Un facteur de l'environnement (ou une combinaison de facteurs) peut éventuellement être à la fois déclencheur et synchroniseur.

Précisons enfin que si une horloge interne doit être sensible à certains facteurs de l'environnement pour se déclencher ou se synchroniser, elle doit mettre en œuvre des mécanismes de compensation qui la rendent indépendante de certaines fluctuations environnementales (Rensing *et al.*, 2001). En particulier, des variations de température ne doivent pas modifier la périodicité d'une horloge même si son fonctionnement repose sur des mécanismes physiologiques donc sensibles à la température (Pittendrigh, 1993).

Enfin, trois types d'horloge permettent d'entretenir un rythme endogène circatidal (Figure 54). Soit une horloge circadienne bimodale, hypothèse envisagée mais non retenue pour le gobie *Pomatoschistus minutus* (Gibson et Hesthagen, 1981). Soit, une horloge circatidale (période d'environ 12,4 heures) éventuellement en interaction avec une horloge circadienne pour moduler l'intensité des pics d'activité. Elle est proposée par Naylor (1996) pour le crabe vert *Carcinus maenas*, mais est fortement critiquée par d'autres auteurs (Palmer, 1997 ; Williams, 1998). Soit une horloge double circalunadienne, basée sur la combinaison de deux horloges unimodales, de périodicité proche de celle du jour lunaire et en opposition de phase (Palmer et Williams, 1986; Palmer, 1990).

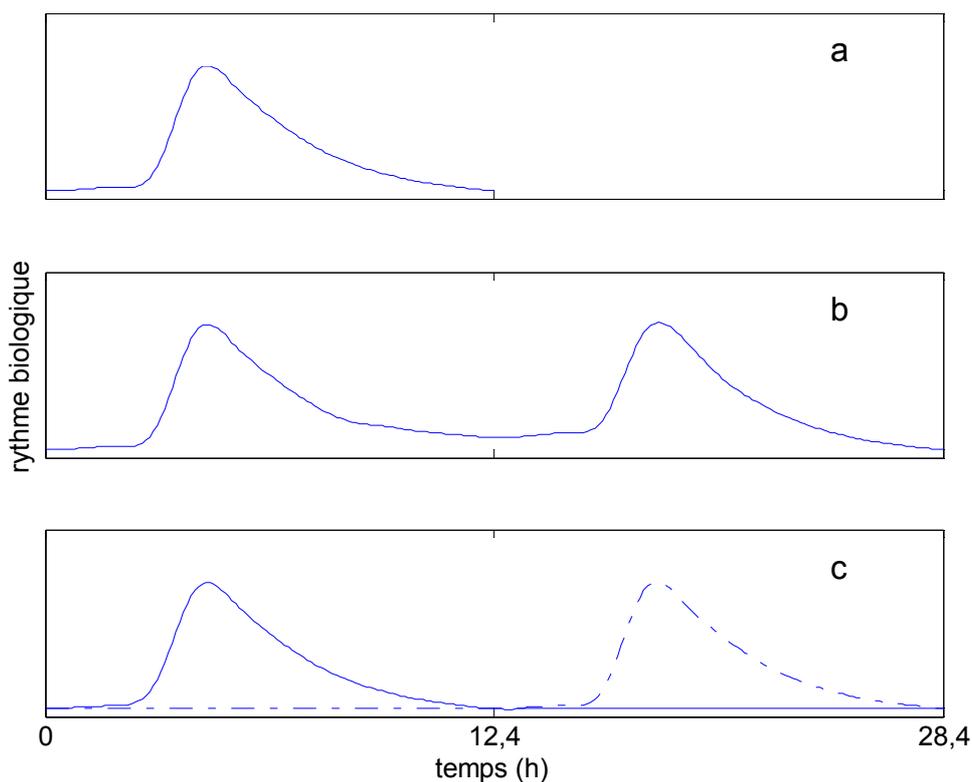


Figure 54 : Rythme biologique sur une période pour une horloge circatidale (a), circadienne bimodale (b) et double circalunadienne (c)

Quelques poissons sont réputés pour avoir une horloge interne entraînant un rythme circatidal, la blennie coiffée (*Coryphoblennius galerita* L.) (Gibson, 1970), la plie (*Pleuronectes platessa* L.) (Gibson, 1973; Burrows *et al.*, 1994), le gobie buhotte (*Pomatoschistus minutus* Pallas, 1770) (Gibson et Hesthagen, 1981), le gobie paganel (*Gobius paganellus* L.) (Northcott, 1991), une loche asiatique (*Misgurnus anguillicaudatus* Cantor, 1842) (Naruse et Oishi, 1994). Plus précisément, Palmer a identifié deux poissons de la faune intertidale, le mordocet (*Lipophrys pholis* L.) et un chabot pacifique (*Oligocottus maculosus*, Girard, 1857) pour lesquelles l'horloge est considérée comme circalunadienne. D'autres poissons comme le menhaden (*Brevoortia tyrannus* Latrobe, 1802) possèdent une horloge interne circadienne associée à un rythme nyctéméral de déplacement vertical (Forward *et al.*, 1996).

Au bilan, les mécanismes pour obtenir un rythme d'activités circatidal sont nombreux et la solution d'une horloge interne, même si sa structure est encore controversée, est une solution fréquemment démontrée chez les animaux aquatiques.

12.3.2. Un rythme endogène circatidal chez la civelle

Wippelhauser et McCleave (1988) ont clairement montré que les civelles en zone estuarienne possédaient une horloge interne. En effet, en conditions expérimentales constantes, elles continuent à avoir pendant 2 à 3 jours un cycle d'activité (présence dans la colonne d'eau) de périodicité de 10 à 12 heures suivant les lots. En zone fluviale, les civelles présentent un rythme d'activité d'environ 30 h.

Les expérimentations en conditions constantes chez la civelle (Wippelhauser et McCleave, 1988) comme chez d'autres larves (Burke *et al.*, 1998; Forward *et al.*, 1998) mettent en évidence des périodes d'activité en phase avec le jusant du lieu de capture bien que tous ces poissons soient observés en milieu naturel dans la masse d'eau durant le flot. Forward *et al.* (1998) et Burke *et al.* (1998) estiment que le jusant pourrait effectivement correspondre à la période de plus forte activité, l'animal cherchant durant ce laps de temps à échapper à l'influence du courant. Nous pensons avec Wippelhauser et McCleave (1988) que ce déphasage en libre cours avec le flot du lieu de capture est plutôt une conséquence du stress de la capture et de l'expérimentation.

Nous n'avons pas d'éléments concernant le type d'horloge interne chez la civelle, peu d'informations sur les paramètres susceptibles d'être un déclencheur ou un synchroniseur. Simplement, avant le stade civelle, les leptocéphales exhibent un rythme circadien de déplacement vertical (Schmidt, 1909 ; Bertin, 1951). A titre de comparaison, le déclenchement de ce comportement chez les flets américains et japonais des côtes Pacifique est clairement sous dépendance environnementale puisque les spécimens japonais capturés dans des zones à faible marée comme les individus américains issus d'élevage ne présentent pas de rythme endogène circatidal (Burke *et al.*, 1998). Il serait intéressant de faire un parallèle avec les civelles méditerranéennes pour qui les courants de marée, du fait de leur faible amplitude, ne constituent pas *a priori* un vecteur de migration important mais dont pourtant la capture suit un rythme de 14 jours en phase avec celui du marnage (Ciccotti *et al.*, 1995).

Nous verrons plus loin qu'une inversion de la direction du courant suffit à entretenir expérimentalement un rythme d'activité circatidal chez la civelle (Wippelhauser et McCleave, 1988).

Nous nous proposons maintenant de rechercher quels facteurs endogènes ou exogènes pourraient interférer avec l'horloge interne ou être utilisés comme déclencheurs mais surtout synchroniseurs de cette horloge.

12.3.3. Des facteurs endogènes

Des contraintes d'osmorégulation et un niveau de fatigue pourraient interférer avec ce rythme endogène.

a) Les problèmes d'osmorégulation

L'attrance des civelles vers l'eau douce est connue depuis longtemps (Bertin, 1951), ce comportement s'accroissant au cours de la métamorphose (Deelder, 1958). Fontaine (1975) considère que cette recherche d'eau hypotonique est une réponse à un problème d'osmorégulation lié à la métamorphose. Il s'appuie sur des mesures physiologiques qui font état de pertes en eau à ce stade (Fontaine et Callamand, 1941). On pourrait imaginer que ces contraintes d'osmorégulation interviennent dans le calage du rythme endogène en exacerbant les différences entre flot et jusant.

Toutefois, ces problèmes ne sont pas si critiques puisque le transfert de civelles en bon état de l'eau douce dans de l'eau salée n'entraîne pas de mortalité (Fontaine et Raffy, 1932). La concentration du plasma sanguin est d'ailleurs peu affectée par des passages d'eau douce en eau de mer (Boucher-Firly, 1935). Par ailleurs, il est maintenant admis que certains individus restent en mer ou en estuaire salé (Tzeng *et al.*, 2000 ; Tsukamoto et Arai, 2001) et sont donc capables de résoudre ces déséquilibres osmotiques sans nécessairement passer en eau douce. L'existence de ces mécanismes est d'ailleurs implicite lors des expérimentations avec accoutumance à la salinité (Tosi *et al.*, 1989 ; Edeline et Elie, 2004).

b) La fatigue

McCleave et Wippelhauser (1987) ont montré que les civelles étaient présentes dans la colonne d'eau pendant 190 min alors que le flot durait 370 min dans l'estuaire du Penobscot. Si l'on admet que l'horloge interne n'intervient que pour la montée dans la masse d'eau, il est envisageable qu'une civelle au bout d'un certain temps soit obligée de se reposer et que le niveau de fatigue soit le signal déclencheur de fin d'activité. Toutefois, les capacités de nage de la civelle ne sont pas négligeables (voir plus bas) ce qui limite la portée de cette hypothèse.

12.3.4. Et des facteurs exogènes

Pour qu'un facteur de l'environnement puisse jouer un rôle pour la migration en zone estuarienne, il faut (i) qu'il ait une réalité physique (potentiellement perceptible par l'animal), (ii) que l'animal possède des organes sensoriels adaptés à sa perception et (iii) qu'il soit informatif (*i.e.* qu'il permette de distinguer le flot du jusant, l'amont de l'aval, ...).

En s'inspirant des travaux sur l'anguille argentée de Barbin *et al.* (1998), les signaux utiles pour différencier le flot du jusant dans la zone de marée douce sont le moment de la renverse du courant et des variations de pressions hydrostatiques. En zone estuarienne salée, des variations de salinité ou de composition chimique de l'eau peuvent également guider le poisson (Barbin *et al.*, 1998).

Parmi les facteurs exogènes, il faut distinguer ceux qui renseignent sur le moment où un comportement doit être mis en œuvre (facteur déclenchant ou « cue ») de ceux qui donnent une direction à suivre (facteur directionnel ou « clue ») (Harden Jones, 1984). Précisons que dans cette terminologie, un facteur déclenchant peut être un déclencheur ou un synchroniseur du rythme endogène (cf. 12.3.2).

D'une manière générale, il est peu probable que les animaux peuvent percevoir des gradients spatiaux (différence trop faible à l'échelle de leur corps) mais ils sont probablement plus à même de comparer une situation actuelle par rapport à une situation antérieure (DeAngelis et Yeh, 1984).

La civelle correspond à un stade où les régions cérébrales concernées par la perception physique et par la chémoréception se développent. Par contre, contrairement à celui de la larve leptocéphale, le cerveau d'une civelle n'est plus adapté à une bonne perception visuelle (Tomoda et Uematsu, 1996).

a) Des substances chimiques

Il est établi que la civelle est capable de percevoir des différences entre l'eau de mer et l'eau douce. Ces différences s'expriment en termes de salinité (Tosi *et al.*, 1989) mais également d'odeur (Creutzberg, 1958; Sorensen, 1986) ou plus précisément de concentration en géosmine, substance produite lors de la décomposition de débris végétaux par des actinomycètes du sol (Tosi et Sola, 1993). Tosi *et al.* (1989) ont montré l'importance des phénomènes d'accoutumance dans le rôle joué par la salinité : les civelles choisissent un courant dont la salinité est au moins inférieure de 5 par rapport à la valeur d'acclimatation. Par ailleurs, nous avons montré que les choix entre l'eau douce ou l'eau de mer changeaient après quelques jours de stabulation (Edeline *et al.*, Accepted).

La salinité a un statut variable suivant les espèces, elle semble être le stimulus induisant les déplacements verticaux en phase avec les flots pour le cardeau hirame (*Paralichthys olivaceus*, Temminck & Schlegel, 1846) (Burke *et al.*, 1995) mais pas pour l'acoupa royal (*Cynoscion regalis*, Bloch & Schneider, 1801) (Rowe et Epifanio, 1994). Creutzberg (1958) a montré expérimentalement que la différence entre le flot et le jusant serait liée à l'odeur de l'eau plutôt qu'à la salinité. Tosi et Sola (1993), moins systématiques, considèrent que la

géosmine pourrait prendre le relais de la salinité quand celle-ci devient trop faible (inférieure à 10), les civelles étant capables de détecter cette substance à des teneurs très faibles, de l'ordre de 10^{-10} mg l⁻¹ (Sola et Tongiorgi, 1998). A noter que les anguilles argentées lors de leur dévalaison en estuaire semblent également utiliser des stimuli chimiques pour s'orienter et choisir le jusant plutôt que le flot (Barbin *et al.*, 1998).

Cette réaction vis à vis du sel comme de l'odeur de l'eau douce apparaît donc comme pouvant influencer le comportement migratoire (mécanisme directionnel comme synchronisateur). Toutefois, deux arguments limitent la portée de ce facteur. Il est peu imaginable qu'une civelle en nage portée en zone à marée salée perçoive une différence de qualité d'eau au moment de la renverse de pleine mer (Creutzberg, 1963 ; McCleave et Kleckner, 1982). Elle ne peut s'appliquer qu'en aval de la limite de salure des eaux (Gascuel, 1987) puisqu'en amont, la marée revient à une oscillation d'une même masse d'eau de salinité et odeur constantes.

Enfin, un dernier stimulus chimique, l'odeur d'autres anguilles, pourrait renforcer le comportement migratoire des civelles. En effet, les anguilles sont attirées par une phéromone contenue dans le mucus de leurs congénères (Saglio, 1982; Fauconneau et Saglio, 1984; Saglio et Fauconneau, 1988) même si ce phénomène est observable à des concentrations peu probable en milieu naturel (Sorensen, 1986). Cette capacité peut d'ailleurs être utilisée pour augmenter l'attractivité des passes à civelles (Briand *et al.*, 2002).

b) La pression

Northcott (1991) a montré expérimentalement que chez *Gobius paganelus* mais surtout chez *Lipophrys pholis* une variation cyclique de pression permettait à des poissons arythmiques de retrouver et d'entretenir une activité rythmée. Il en est de même chez *Pleuronectes platessa* (Gibson, 1984, 1997). A noter que l'absence de vessie gazeuse chez *L. pholis* (elle n'est pas fonctionnelle non plus chez la civelle) ne semble pas incompatible avec la perception de la pression.

Toutefois, les espèces pour lesquelles la pression semble jouer un rôle sont des poissons habitant les plages sableuses ou les côtes rocheuses soumises à marée (Gibson, 1984). Peut-on généraliser ce constat à des espèces plus pélagiques ? En tout état de cause, nous ne pouvons pas écarter la pression comme facteur déclenchant ou synchronisateur. Une civelle posée sur le fond peut, en effet, détecter l'augmentation de pression hydrostatique correspondant au début du flot.

c) La lumière

Chez le gobie buhotte, *Pomatochistus minutus*, en zone soumise à marée, la surimposition d'un cycle exogène circadien de luminosité (alternance nuit-jour) modifie le rythme circatidal. Elle supprime l'activité durant le jour, l'accroît durant la nuit et la renforce durant les pics de marée survenant au moment de l'aurore et du crépuscule (Gibson et Hesthagen, 1981).

Les civelles semblent attirées par la lumière en deçà d'une certaine intensité, et repoussées au-delà (Deelder, 1952). Le comportement vis à vis de la lumière se modifierait au cours du développement de l'animal (Deelder, 1958 ; Elie, 1979 ; Cantrelle, 1981). L'acquisition de la tache cérébrale permettrait aux civelles d'affronter des luminosités plus importantes (Elie, 1979) et donc de rendre les plus développées moins lucifuges (Bardonnet *et al.*, in press). Au contraire, Gandolfi *et al.*, (1984) montrent expérimentalement que le caractère lucifuge s'amplifie avec la pigmentation des civelles. Quant aux travaux de Debenay (1995) en milieu naturel, ils confirment une plus grande activité nocturne sans mettre en évidence d'évolution au cours de la saison.

De Casamajor *et al.* (1999) proposent un modèle de répartition des civelles dans la colonne d'eau en fonction de la luminosité nocturne. Sur l'Adour, estuaire peu turbide, les animaux se répartissent sur toute la colonne d'eau lors des nuits sombres alors qu'ils se cantonnent dans la partie profonde lors des nuits claires.

Appenzeller et Legget (1995), dans leur travail sur les éperlans, considèrent que les poissons perçoivent des différences jour-nuit sur des longueurs d'ondes en dehors du spectre du visible. Ceci permettrait d'être éventuellement compatible avec la turbidité de l'eau de l'estuaire.

La lumière ne constitue donc pas, à proprement parler, un facteur informatif pour le migrateur. Il doit être plutôt considéré comme un facteur inhibant les déplacements, au moins en surface.

d) La température

Rappelons que la température joue un rôle de bloqueur de migration. Selon les auteurs et les sites, elle agirait à une valeur entre 4 °C et 9 °C (Elie et Rochard, 1994). On peut facilement admettre qu'à des températures basses, la civelle réduise son activité motrice. Cette réduction peut également s'accompagner d'une diminution des facultés de perception des autres paramètres extérieurs. L'effet de ce facteur est, toutefois, temporaire.

Le gradient thermique dans l'orientation de la migration joue un rôle pour Deelder (1970) mais pas pour Gascuel (1987) ni pour Barbin *et al.*, (1998) pour qui les variations de température durant un cycle de marée ne permettent pas de discriminer flot et jusant.

DeAngelis et Yeh (1984) estiment qu'en jouant sur l'inertie thermique entre les récepteurs épidermiques qui enregistrent la température actuelle et ceux, plus profonds, qui renseignent sur la température moyenne, les poissons sont susceptibles d'enregistrer une évolution à court terme de la température.

La température peut, dans un premier temps, être considérée comme un facteur perturbant la migration. Il serait toutefois intéressant de vérifier au travers d'une cartographie thermique (mesurée ou établie à partir de résultats de simulation) si elle ne peut pas, dans le cas de la Gironde, être utilisée comme facteur directionnel.

e) La turbulence

Il est probable que les poissons ou les larves de crustacés puissent contrôler leurs déplacements verticaux et horizontaux en fonction des turbulences à faible échelle (Metaxas, 2001). Par exemple Welch et Forward, (2001) ont proposé un modèle de comportement du crabe bleu (*Callinectes sapidus* L.) dans lequel la turbulence entraîne une nage durant tout le flot, les montées dans la colonne d'eau étant réglées par la luminosité et des variations de salinité. A noter que chez ce crabe aucun rythme endogène n'est invoqué pour la migration des larves. Enfin, c'est la proportionnalité entre turbulence et vitesse du courant qui est suspectée d'être utilisée par les civelles pour percevoir indirectement ce dernier paramètre lorsqu'elles sont dans la colonne d'eau (McCleave et Kleckner, 1982).

La turbulence est donc un candidat susceptible d'intervenir dans la synchronisation de l'horloge, donnant une information équivalente à celle de l'intensité de la vitesse du courant.

f) Le géomagnétisme

Ovchinnikov *et al.* (1972) ont montré expérimentalement que des civelles capturées dans la Baltique, en l'absence d'autres stimuli, s'orientent dans une direction entre 60 et 240 ° par rapport au nord en évitant le méridien magnétique. Cette sensibilité aux champs magnétiques terrestres est également démontrée chez les anguilles jaune et argentée (Tesch *et al.*, 1992)

Toutefois, la perception de ce stimulus ne renseigne que sur une direction générale. Il est difficile d'imaginer que le géomagnétisme peut guider un animal dans un estuaire comme la Gironde dont l'embouchure est ouest-est, puis dont la direction est quasiment nord sud pour terminer ouest-est dans sa partie fluviale.

g) Les courants de marée

Rowe et Epifanio (1994) concluent que « certains aspects » du champ des courants de marée servent de stimuli à la migration verticale de l'acoupa royal. Regardons comment la direction ou l'intensité, les deux composantes d'un vecteur vitesse, peuvent jouer.

Direction du courant.

En zone estuarienne dulçaquicole de la Sèvre Niortaise (Gascuel, 1987), la densité de civelles dans la masse d'eau augmente brutalement avec la renverse jusant/flot pour s'arrêter une demi-heure après l'étalement de haute mer. Toutefois dans d'autres estuaires, Loire ou Vilaine par exemple, de faibles densités de civelles peuvent être enregistrées durant le jusant (Elie, 1979).

Par ailleurs, nous avons déjà dit qu'une inversion de courant permettait expérimentalement aux civelles d'entretenir leur rythme d'activité pendant quelques jours (Wippelhauser et McCleave, 1988). Dans sa synthèse, Arnold (1974) montre que la rhéotaxie est bien souvent une réponse à un déplacement d'un repère visuel. Toutefois, il est fort peu probable que la civelle, comme tout poisson porté par une masse d'eau importante, a un référencement visuel (McCleave et Wippelhauser, 1987; Gibson, 1997). La direction du courant ne peut donc jouer le rôle de facteur déclenchant (de la montée dans la masse d'eau) ou de synchroniseur de l'horloge que lorsque la civelle est posée sur le fond.

Intensité du courant

Le suivi aux ouvrages sur la Sèvre Niortaise permet de préciser que la montée dans la masse d'eau intervient dès que le courant de jusant est inférieur à $0,3 \text{ m s}^{-1}$ (Gascuel, 1987). Creutzberg (1959) montre que la civelle en structure expérimentale s'enfouit ou se réfugie près du fond si un courant est accéléré entre $0,35$ et $0,50 \text{ m s}^{-1}$.

La perception de l'intensité du courant pour une civelle posée au fond ne pose pas de problème. Elle est également envisageable pour un individu porté par le courant grâce à ses neuromastes-canal et ses neuromastes superficiels (Montgomery *et al.*, 2000) qui détectent les micro turbulences dont l'intensité est généralement proportionnelle à celle du courant moyen (Gibson, 1997).

L'intensité du courant constitue donc un candidat pour être facteur déclenchant.

Positionnement par rapport au courant

Il reste maintenant à préciser l'orientation des civelles par rapport au courant. En structure expérimentale, Creutzberg, (1959; 1963) obtient pour des vitesses de $0,10$ à $0,22 \text{ m s}^{-1}$ des réponses rhéotactiques négatives durant un « flot simulé » (avec une odeur de l'eau douce décroissante) et rhéotactiques positives durant un « jusant simulé » (avec une odeur de l'eau douce croissante).

Toutefois, McCleave (1980), lors de tests sur la capacité de nage, observe des positionnements aléatoires des civelles vis à vis du courant pour des vitesses inférieures à $0,25 \text{ m s}^{-1}$. McCleave et Wippelhauser (1987), lors d'expériences en libre cours, déterminent des pics d'activité au moment de la pleine mer du lieu de capture pour les animaux nageant à contre courant et durant le jusant pour les animaux nageant avec le courant sans retrouver l'opposition de phase des comportements décrite par Creutzberg.

L'observation en milieu naturel confirme que certains animaux se déplacent moins vite que le flot (Gascuel, 1987 ; Cieri, 1999) ou plus rapidement (Gascuel, 1987). Le retard s'explique soit par des phases de repos dans le sédiment (Barbin et Krueger, 1994), soit par une nage à contre courant durant le flot ou un déplacement aval durant le jusant. L'avance doit être associée à des animaux qui réussissent à progresser contre le courant durant le jusant ou nageant avec le courant durant le flot. Il est donc trop simpliste de considérer le passage en zone fluviale comme l'acquisition d'un comportement de nage à contre courant (nage active) puisque à l'évidence les civelles, au moins pour une partie d'entre elles, l'ont déjà acquis en zone soumise à marée. Des tests comportementaux récents laissent penser que ce positionnement pourrait être encore plus complexe et répondre à des horloges internes différentes (Bolliet, Université de Pau et des Pays de l'Adour, comm. pers.).

Au final, la vitesse du courant est donc un candidat sérieux pour rythmer les déplacements verticaux.

12.3.5. Abandon de ce comportement

Avant de clore ce paragraphe sur le schéma causal, il importe de dire quelques mots sur l'abandon de ce comportement de transport tidal sélectif.

Logiquement, les civelles sont obligées d'abandonner ce comportement de migration portée au plus loin au niveau de la limite de marée dynamique (au-delà, il n'y a plus de courant vers l'amont) (Gascuel, 1986; McCleave et Wippelhauser, 1987). Il est évident que certains individus l'abandonnent en aval de la limite de salure des eaux puisque aucune signature d'eau douce n'est enregistrée sur leurs otolithes (Tsukamoto *et al.*, 1998; Tzeng *et al.*, 2000 ; Daverat *et al.*, 2004; Kotake *et al.*, 2004).

Par contre, les mécanismes qui conduisent à l'abandon du transport tidal sélectif restent mal connus. Il est clair que l'absence de stimuli synchronisant l'horloge interne doit intervenir dans ce mécanisme mais cette hypothèse conduit à ce que tous les individus abandonnent le transport tidal sélectif au même moment, au même endroit. Les variations d'hormones thyroïdiennes sont également susceptibles de jouer un rôle dans ces transitions comportementales (McCleave et Wippelhauser, 1987; Edeline *et al.*, 2004). Briand *et al.* (soumis-b) estiment que l'utilisation préférentielle des courants de marée ne dure en estuaire

en fait qu'une semaine. Toutefois, sur l'estuaire de Gironde, les vitesses de migration calculées par Beaulaton et Castelnaud (soumis) conduisent à un comportement de transport tidal sélectif (à l'évidence peu efficace) pendant au moins 30 jours.

Après cet abandon, les animaux adoptent alors un comportement benthique et attendent quelques temps avant d'éventuellement reprendre leur migration sous l'influence d'un seuil de température (Jellyman, 1979 ; Sloane, 1984b ; Gascuel, 1987), probablement combinée à une interaction sociale liée à l'arrivée massive de nouveaux individus qui conduirait à une remise en mobilité des animaux en place (Sloane, 1984b ; Moriarty, 1986).

12.4. Capacité de nage de la civelle

Nous avons vu que la migration des civelles correspond finalement à des déplacements verticaux actifs. Par ailleurs, il n'est pas possible d'exclure que certains individus effectuent des déplacements horizontaux non négligeables. De manière à intégrer éventuellement dans le modèle des comportements locomoteurs, nous avons synthétisé les connaissances sur les capacités de nage tant sur le plan des vitesses que des durées.

12.4.1. Durée d'activité

La période pendant laquelle des civelles sont observées en activité est estimée à 190 min, quelle que soit la position dans l'estuaire soumis à marée (McCleave et Wippelhauser, 1987). D'après calcul, elle serait optimale, *i.e.* pour traverser le plus rapidement l'estuaire de la Penobscot, pour une valeur de 250 min pour un flot de 370 min. Gascuel (1987) sur la Sèvre Niortaise trouve une période de présence dans la colonne d'eau de 240 à 300 min en aval de l'estuaire qui se réduit à 120 - 180 min en amont.

Ces périodes ne renseignent donc que sur la durée maximale et non moyenne d'activité d'une civelle prise individuellement. Barbin et Krueger (1994) montrent expérimentalement qu'une civelle passe entre 25 et 75 % du temps enfouie dans le sédiment.

12.4.2. Nage horizontale

Creutzberg (1963) évalue à 7 km j^{-1} la vitesse de migration des civelles en mer du Nord et conclut à un déplacement entièrement passif alors que Deelder (1952) estime la vitesse de déplacement à 20 km j^{-1} dans le même secteur, l'obligeant à considérer un déplacement actif des animaux. Haro et Krueger (1988) trouvent une vitesse de déplacement pour l'anguille américaine de 6 km j^{-1} dans un système canalisé où l'influence des marées est très faible. Gascuel (1987) estime qu'une minorité d'individus sont capables de se déplacer à des vitesses supérieures au courant de flot. Ces vitesses restent toutefois faibles, inférieures à $0,10 \text{ m s}^{-1}$.

Expérimentalement, en dessous de $0,30 \text{ m s}^{-1}$ la durée de résistance en pleine eau excède une minute ; au-delà de $0,95 \text{ m s}^{-1}$, les civelles ne peuvent plus résister (Clement, 1976). Tsukamoto *et al.* (1975) trouvent une vitesse de croisière de $0,15 \text{ m s}^{-1}$ pendant plus de 60 minutes pour des anguilles européennes de 90 mm. McCleave (1980) estime que des civelles européennes peuvent nager 3 minutes à $0,25 \text{ m s}^{-1}$ mais qu'un courant de $0,40 \text{ m s}^{-1}$ n'autorise des déplacements à contre courant que sur une très courte distance.

Barbin et Krueger (1994) montrent que les civelles d'anguilles américaines restent plus de temps dans le substrat que dans la masse d'eau. Pour ces auteurs, les civelles utilisent la couche limite pour migrer à contre-courant au moins jusqu'à une vitesse de $0,25 \text{ m s}^{-1}$. Au delà, l'épaisseur de la couche devenant trop faible, les animaux migrent en utilisant toute la colonne d'eau.

Les équations établies par McCleave (1980) et par Langdon et Collins (2000) ne permettent pas d'extrapoler les vitesses de nage que peut soutenir une civelle pendant 3 heures, durée d'activité maximale supposée des civelles en milieu naturel. Seuls les travaux de Tsukamoto *et al.* (1975) permettent d'estimer qu'une anguille européenne de 90 mm peut soutenir une nage de $0,086 \text{ m s}^{-1}$ pendant 190 min.

Tous ces résultats montrent que la civelle d'anguille a une capacité de nage de croisière entre 1 et 3 fois sa longueur de corps par seconde, ce qui la situe dans la moyenne des poissons. Même si elle ne peut pas être considérée comme un mauvais nageur, il est clair que la civelle affronte en estuaire des vitesses supérieures à ses capacités de nage.

12.4.3. Nage verticale

Rappelons qu'il y a toujours plus de civelles au fond qu'en surface, (cf paragraphe 5. et Creutzberg, 1958; Lambert *et al.*, 1997 ; Castelnaud *et al.*, 1998 ; De Casamajor, 1998). La question de l'existence de veines de migration ou d'une répartition continue des civelles dans la colonne d'eau reste entière.

Les civelles ont une flottabilité négative par rapport à l'eau douce comme par rapport à l'eau de mer (Hickman, 1981). A partir de ces valeurs de flottabilité et en négligeant les frottements, le temps de sédimentation d'une civelle sur une colonne d'eau de 8 m (profondeur maximale de l'estuaire de la Gironde) est d'environ 7 min. Un comportement strictement passif permet donc à la civelle de rejoindre le fond dans un laps de temps court par rapport au cycle de marée.

En prenant comme vitesse de déplacement vertical, la vitesse de croisière horizontale de $0,15 \text{ m s}^{-1}$ observée par Tsukamoto *et al.* (1975), la civelle parcourrait une colonne d'eau de

8 mètres en moins d'une minute ! Toutefois, les capacités de nage horizontale ne renseignent que très indirectement sur la vitesse de nage verticale. En effet, McCleave (1980) estime que cette activité doit se faire à des vitesses de nage plus lente qui font appel à des mécanismes différents. Des études histologiques montrent que des fibres musculaires rouges n'existent qu'en faible nombre chez la civelle (Willenmse, 1976), ce qui pourrait limiter ses capacités de nage lente.

A noter l'observation de Williamson (1987; 1989) sur des civelles dérivant en position verticale, tête vers la surface. Il estime que cette position limite la dépense énergétique pour contrecarrer la gravité.

Dans l'état des connaissances, nous pouvons considérer qu'une civelle peut changer rapidement de position entre la surface et le fond. Le positionnement vertical se résume donc à une question de règles de décision comportementale.

12.5. Conclusion

Cette synthèse montre toute la variabilité du comportement migratoire de la civelle en estuaire, variabilité induite par les différentes combinaisons de conditions environnementales (taille des estuaires, zone saline, importance des courants de marée), par l'évolution des caractéristiques des individus (stade pigmentaire, période d'arrivée) et par notre manque de connaissance du phénomène global. Malgré tout, en application du principe de parcimonie, nous postulons l'existence d'un ou plusieurs mécanismes comportementaux, ou plus exactement une ou plusieurs séquences comportementales qui, en réponse à des conditions environnementales variées permettent d'expliquer l'ensemble des observations.

13. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES SOUS FORME D'UN PROJET INFORMATIQUE

Aux paragraphes 11.4 et 12.2., nous avons proposé des points intégrables dans un pattern de migration des civelles en estuaire. Compte tenu de nos contraintes (mise à disposition des données hydrauliques, temps de développement), nous avons choisi d'en retenir trois pour ce travail : (i) une partie des civelles doit atteindre la limite de marée dynamique, (ii) une autre fraction doit rester dans l'estuaire moyen, (iii) les densités de civelles entre les rives ne sont pas différentes.

A l'avenir, en vue d'améliorer le simulateur, il sera possible d'enrichir le pattern avec les points restants issus de l'analyse spatiale : (iv) la densité augmente entre 29^{ème} et le 36^{ème} kilomètre, puis reste constante jusqu'au 49^{ème} kilomètre, (v) la densité de civelles est plus importante au fond qu'en surface, (vi) les civelles doivent limiter leur temps dans la masse d'eau.

Lorsque l'objectif de la simulation sera l'analyse de la variabilité temporelle du flux de migrant, il faudra enrichir le pattern par exemple avec des notions de périodicité de la présence dans la colonne d'eau après avoir correctement définie la variable de forçage que constitue la chronologie des arrivées de civelles dans le système.

Pour reproduire ce pattern, nous avons envisagé un objet informatique doté d'attributs et de méthodes qui simule une civelle avec certaines de ses caractéristiques et certains de ses mécanismes comportementaux. Compte tenu de la connaissance biologique et écologique que nous avons et des contraintes liées aux développements du modèle hydraulique de l'estuaire de la Gironde, cet objet informatique doit, dans sa version actuelle,

- pouvoir se positionner rapidement dans la colonne d'eau ;
- pouvoir maintenir une position fixe sur le fond ;
- pouvoir nager avec ou contre le courant ;
- posséder une horloge interne, synchronisable ou non, pour rythmer ses déplacements verticaux.

Nous ne pensons pas que l'inversion de la direction du courant puisse synchroniser la fin de la phase d'activité. Il est en effet peu réaliste que les civelles dans la colonne d'eau aient accès à cette information.

Nous proposons donc de considérer la durée de la phase active comme fixe. Reste maintenant à synchroniser le déclenchement de celle-ci pour une civelle *a priori* posée sur le fond. Une augmentation de la vitesse du courant, un changement de la direction du courant ou une augmentation de la pression hydrostatique sont candidats à ce rôle même si certains ne lèvent que partiellement l'ambiguïté dans la discrimination entre flot et jusant. Sans chercher à savoir lequel de ceux-ci est effectivement utilisé, nous considérons que la civelle perçoit l'étalement de basse mer pour synchroniser son horloge interne déclenchant sa période d'activité.

La durée pendant laquelle une civelle doit garder ce comportement est encore problématique. Nous l'avons fixé de façon arbitraire à 28 jours.

La suite du travail consiste en l'implémentation du simulateur reproduisant le comportement minimaliste à partir de cette synthèse. Dans un deuxième temps, nous confronterons les résultats des simulations avec le pattern de migration.

14. PRESENTATION DU SIMULATEUR DE MIGRATION

Le principe du simulateur repose sur le couplage d'une approche individus-centrée simulant le comportement des civelles et d'un modèle hydraulique de l'estuaire de la Gironde. Le simulateur a été développé en recherchant un compromis entre les connaissances

écologiques et éthologiques, la précision disponible dans la simulation des caractéristiques hydrodynamiques et nos propres contraintes de programmation en temps et en matériel. Toutefois, l'analyse du simulateur a été conduite en essayant de garder un maximum de généralité à l'application, de façon à laisser la possibilité à des évolutions futures.

Nous nous sommes donc focalisés sur la simulation du déplacement, ce qui revient à étudier les fractions des civelles qui réussissent à traverser la zone estuarienne ou qui se sédentarisent en estuaire. En particulier, la mortalité n'est pas, pour l'instant, explicitement intégrée. Cela a permis d'alléger le déroulement d'une simulation en ne considérant qu'un nombre plus faible d'individus. Ce choix revient à considérer implicitement que toute civelle, quel que soit son âge, sa situation, son histoire, a rigoureusement la même probabilité de mourir.

14.1. La simulation individus-centrée

Nous avons choisi de proposer une représentation explicite des individus dans un support spatial référencé. Cette démarche s'inscrit donc dans une approche centrée sur l'individu (Ferber, 1995). Ainsi, nous privilégierons le plus possible un parallélisme entre objet réel et objet informatique, gage d'une plus grande accessibilité du travail de modélisation par les thématiciens du vivant (Le Page, 1995).

Cette approche basée sur les individus a été créée en réaction par rapport aux approches plus classiques (Risan, 1995) où l'on considère généralement des individus moyens évoluant dans des environnements moyens (Uchmanski et Grimm, 1996). En effet, elle respecte le principe d'idiosyncrasie : tous les individus diffèrent par leur comportement et leur physiologie, en réponse à une combinaison unique d'influences génétiques et environnementales (Huston *et al.*, 1988). Elle est finalement très naturelle en éthologie (Drogoul, 1993).

Elle radicalise, enfin, l'approche réductionniste, puisque une population n'est rien d'autre qu'une collection d'individus. Il est donc légitime de décrire et de modéliser les individus et leurs interactions pour voir émerger des structurations au niveau populationnel (Ferber, 1995).

Pour éviter les confusions avec les objets réels, les agents de notre système virtuel seront, dans le reste du document, typographiés en petites majuscules.

14.2. Environnement informatique de développement

Ce type de modélisation utilise naturellement les concepts développés dans la programmation orientée objets (Saarenmaa *et al.*, 1988). Son principe est d'utiliser des objets pour décrire des éléments du domaine de connaissance, et des messages entre objets pour décrire les interactions. Les objets contiennent eux-mêmes des données (ou attributs) décrivant leurs états et des procédures (ou fonctions) permettant aux objets de réaliser des actions. L'encapsulation est le premier et le plus important des concepts de la programmation objet. Il stipule que seules les fonctions appartenant à un objet sont autorisées à modifier les attributs de celui-ci. Chaque objet appartient à un type (ou classe). Ces classes sont organisées en hiérarchie permettant de faire hériter de la classe mère, attributs et fonctions (Sequeira *et al.*, 1997).

Le langage UML (« Unified Modeling Language ») est un ensemble de symboles graphiques possédant chacun une sémantique bien définie (Booch *et al.*, 2000). Il permet de visualiser, spécifier, construire et documenter les artefacts d'un système à forte composante logicielle. Nous avons, en particulier, utilisé les diagrammes de classe pour modéliser la vue statique du système, les diagrammes d'activité et les diagrammes de cas d'utilisation pour illustrer certains aspects dynamiques.

Nous avons utilisé l'atelier de génie logiciel Objectering (version 5.22) pour conduire l'analyse, dessiner les schémas de modélisation et générer les codes informatiques correspondants. Java (jdk 1.3.1) est le langage cible choisi. Il permet de s'affranchir des plate-formes de développement et offre toutes les spécificités d'un réel langage objet (Saumont et Mirecourt, 2001). L'algorithmique et les interfaces graphiques du simulateur ont été développées dans l'environnement de développement intégré Jbuilder 7.

14.3. Présentation du simulateur

L'analyse de la migration estuarienne des civelles a permis d'identifier quatre concepts saillants qui ont structuré notre application.

Le premier concerne le support de vie. Il représente l'environnement virtuel dans lequel les individus vont évoluer. Univers métrique, il impose des contraintes de déplacement, d'interaction, en introduisant des hétérogénéités spatiales. Le deuxième s'intéresse aux hydragants, *i.e.* aux êtres vivants dans le monde aquatique. Ils sont la base même d'une modélisation basée sur les individus. D'une manière générale, ces hydragants possèdent des caractéristiques, évolutives au cours du temps, et une panoplie de comportements qu'ils mettent en œuvre au cours de leur vie. Ils sont, en outre, susceptibles d'interagir entre eux ou avec l'environnement.

Ces deux premiers concepts, se retrouvent dans tous les simulateurs que nous avons recensés même si les modalités de leur représentation varient d'une application à l'autre. Ils reposent en fait sur la perception classique de l'individu en biologie. En effet, Hull (1992) définit un organisme comme « une entité continue, cohésive et localisée dans le temps et dans l'espace ».

Le troisième concept, appelé application, s'occupe de la centralisation du déroulement des simulations. Il rythme l'activité des différents acteurs, biotiques ou abiotiques, du simulateur. Il autorise de rejouer plusieurs fois une même situation (temps réversible de la simulation). Le dernier concept concerne les explorateurs du monde. Il s'agit d'agents chargés de visualiser, de récupérer et de sauvegarder de l'information issue du monde virtuel créé.

Ces concepts ont été traduits sous forme de quatre paquetages principaux. Actuellement, seuls les paquetages SUPPORT DE VIE et HYDRAGENT ont été travaillés, APPLICATION et EXPLORATEUR DU MONDE ont été développés *a minima* simplement pour permettre le déroulement d'une simulation.

14.3.1. Le concept de Support de vie

La présente application s'appuie sur le modèle hydraulique SiAM-2DH (Simulation Advection Multivariable, version bi-dimensionnelle horizontale) développé pour l'estuaire de la Seine (Brenon et Le Hir, 1999) adapté à l'estuaire de la Gironde (Sottolichio, 1999). Il simule les conditions hydrauliques depuis la zone maritime sous influence estuarienne jusqu'à la zone fluviale.

Le calcul des hauteurs d'eau et des vitesses repose sur la résolution des équations de la mécanique des fluides intégrées sur la verticale (système de Saint Venant). La méthode numérique utilise un schéma en différences finies implicite en directions alternées (Sottolichio, 1999). Le maillage retenu est rectiligne variable de manière à tenir compte des forts gradients bathymétriques dans certains secteurs. Les dimensions des mailles varient ainsi progressivement entre 0,3 x 1,0 km dans l'estuaire et 18 x 18 km à la limite du plateau continental. En amont de leur limite de marée dynamique, les fleuves ne sont représentés que par une seule maille selon la largeur. Les effets des méandres sont ainsi complètement ignorés (Sottolichio, 1999). Alors que le calcul hydraulique s'étend jusqu'à la bordure du talus continental du Golfe de Gascogne, seuls les 25 premiers kilomètres sont utilisés de manière à éviter les conséquences des choix des conditions aux limites.

Actuellement, une version tridimensionnelle est en cours de développement pour permettre de simuler finement les champs de salinité et de turbidité (Le Hir *et al.*, 2002). La température n'est pas actuellement intégrée.

Comme chez De Graaf *et al.* (2004), la représentation du support de vie s'appuie sur le découpage de l'univers de simulation utilisé pour la résolution des équations hydrauliques. Notre approche rentre dans la catégorie des modèles basés sur une grille (Tischendorf, 1997). Le SUPPORT DE VIE est borné sauf pour les animaux se déplaçant vers l'ouest de la zone marine qui finissent par être perdus pour la simulation. Les relations de voisinage basées sur la représentation matricielle de la grille permettent de définir la connectivité du milieu (Tischendorf, 1997). La topologie et la géographie de l'univers sont fixes au cours d'une simulation.

a) Les zones et les segments

Dans la mesure où l'approche est principalement surfacique, nous avons construit une classe ZONE définie comme la portion de l'univers délimitée par au moins trois segments de droite (Figure 55). Un segment connaît la ou les deux zones dont il est frontalier, ce qui permet de retrouver, pour chaque zone, les zones voisines. Il est défini par les coordonnées de ses deux extrémités dans un repère euclidien en deux dimensions (par héritage de la classe `java.awt.geom.Line2D.Double`).

La prise en compte des cotes de la surface et du fond ainsi qu'un profil vertical (linéaire, logarithmique, ...) de variations des facteurs de l'environnement de la zone permet d'intégrer la troisième dimension de l'espace (pseudo 3D).

Nous avons défini une classe `ZoneSiAM`, héritant de la classe `Zone` pour tenir compte des particularités des zones utilisées dans le modèle SiAM (maille rectangulaire, relations de voisinage intégrant les zones contiguës par un de leurs sommets, référencement matriciel des zones). Ainsi, 2461 instances, correspondant aux zones submersibles du modèle hydraulique SiAM, définissent l'univers de simulation.

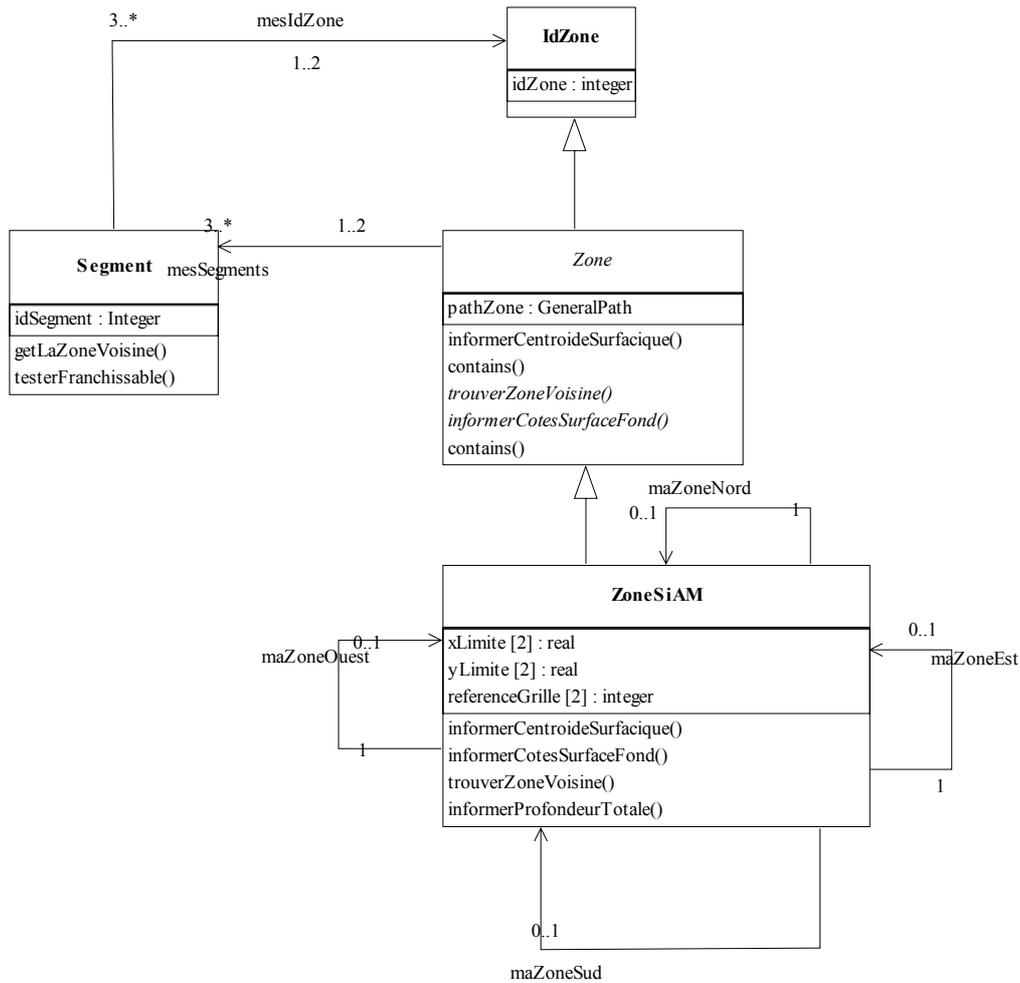


Figure 55 : Diagramme de classe concernant la topologie du SUPPORT DE VIE

b) Les facteurs de l'environnement

A chaque ZONE est associée une liste de mesures des facteurs de l'environnement (Figure 56). Une mesure de l'environnement peut être soit élémentaire, c'est à dire correspondant à une seule valeur comme la profondeur, ou complexe à savoir composée de plusieurs mesures élémentaires comme la vitesse du courant (valeurs suivant l'axe des x et des y). Cette représentation permet de considérer autant de facteurs de l'environnement que l'on veut. La définition d'une classe abstraite, MESUREENVIRONNEMENT, permet de gérer indifféremment au niveau de la zone des mesures élémentaires ou complexes. Nous avons spécifié une classe VITESSE2D et VITESSE3D à partir de MESURECOMPLEXE pour faciliter les calculs de direction et d'intensité de vitesse.

Dans la version actuelle du simulateur, trois facteurs de l'environnement sont constants au cours d'une simulation, la surface de chaque zone, la cote du fond par rapport au zéro hydrographique telle que compilée par Sottolichio (1999) et l'axe d'écoulement durant le flot.

Ce dernier a été déterminé en prenant la médiane des directions du courant tous les 20 min durant les flots au centroïde de chaque zone pour les 45 jours de données hydrauliques simulées. Par contre, à chaque pas de simulation, sont remises à jour à partir du fichier de résultats du modèle SiAM, les cotes de la surface d'eau (par rapport au zéro hydrographique) en début et en fin de pas de simulation, ainsi que les vitesses de courants en début et en fin de simulation pour les segments est et nord de chaque zone.

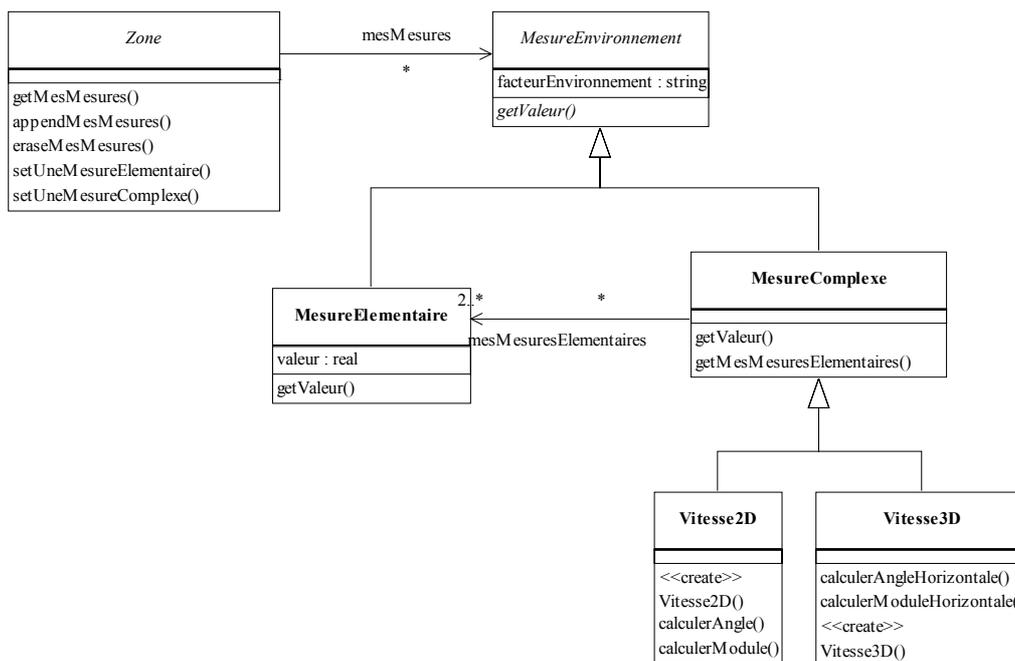


Figure 56 : Diagramme de classe pour l'analyse des facteurs de l'environnement associés à la zone

14.3.2. Le concept d'hydragent

La définition d'un hydragent repose sur deux idées. D'une part, un agent possède des caractéristiques individuelles simples (taille, masse, ...), des constituants plus complexes (horloge interne, mémoire,....) et une panoplie de comportements. D'autre part, certaines caractéristiques, certains constituants et certains comportements sont communs à tous les agents alors que d'autres sont spécifiques des espèces ou des stades biologiques étudiés.

Cette analyse nous a conduit à définir un diagramme de classe avec une relation d'héritage entre POISSON et CIVELLE (Figure 57). Dans la mesure où tout poisson se rapporte à une espèce ou à un stade biologique d'une espèce (civelle dans notre cas), la classe POISSON n'a pas d'instance. Elle a donc été définie comme abstraite. Un POISSON possède comme caractéristiques une taille, une masse, un état (mort ou vivant), des dates de naissance et de mort, une position. L'attribut « générateurAléatoire » permet de générer des nombre pseudo-

aléatoires pour introduire le cas échéant de la stochasticité. La classe LOTPOISSON permet de rassembler tous les POISSONS ayant des caractéristiques voisines dans une simulation. POISSON possède par ailleurs une méthode abstraite « agir » qui permet de la faire évoluer séquentiellement sans tenir compte de la spécification de CIVELLE ainsi qu'un mode de déplacement intégré dans une classe abstraite DEPLACEMENT. Parmi les caractéristiques héritées de POISSON, la date de naissance d'une CIVELLE a été redéfinie comme la date de création dans la partie maritime de l'univers simulé.

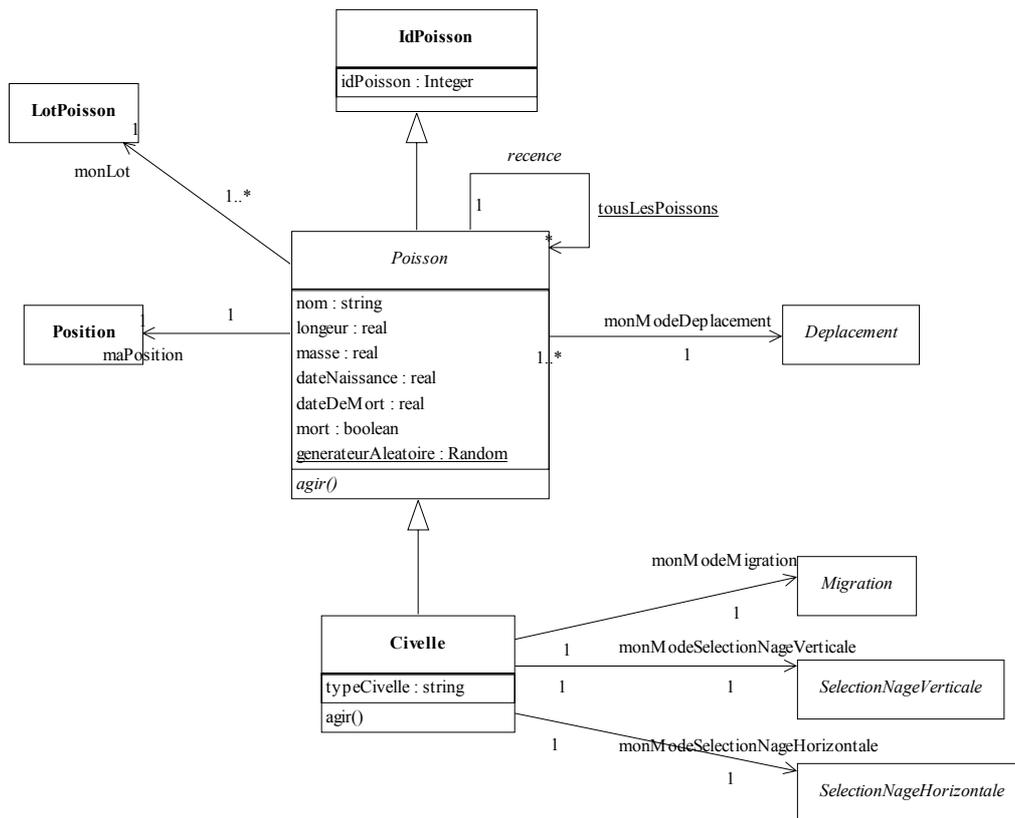


Figure 57 : Diagramme de classe de POISSON et CIVELLE

a) La localisation d'un Poisson

La localisation d'un individu dans l'univers de simulation se fait par l'intermédiaire d'une classe POSITION qui associe des coordonnées dans les trois dimensions de l'espace et une zone (Figure 58). Le but de cette association est de lever l'ambiguïté qui existe pour les points d'un segment qui peuvent éventuellement appartenir à deux zones.

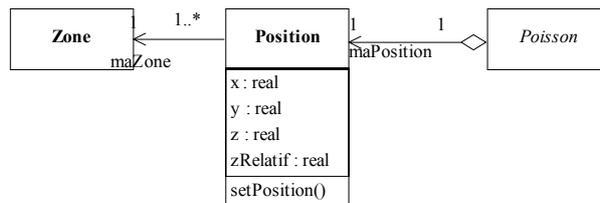


Figure 58 : Analyse de la localisation d'un POISSON dans une ZONE

b) Le déplacement d'un POISSON

Deux types de déplacement sont classiquement utilisés dans les modèles individus-centrés, un déplacement de zone en zone ou un déplacement dans un univers métrique continu (Figure 59). Le premier revient à définir des probabilités de passage entre zones et tous les individus d'une zone ont une même position théorique au centroïde de la zone. La deuxième conduit à mettre à jour les coordonnées spécifiques de chaque individu. Une comparaison entre les deux approches dans une version précédente du simulateur nous avait conduit à privilégier celle en continu (Lambert et Rigaud, 1999). Seule cette dernière méthode a pour l'instant été codée.

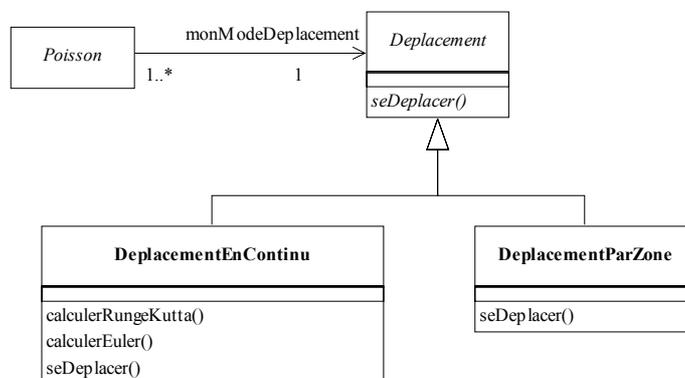


Figure 59 : Diagramme de classe concernant le comportement de déplacement

La méthode « seDéplacer » calcule la trajectoire d'un poisson en fonction du champ de courants de marée, d'une vitesse propre de déplacement et d'un temps disponible. Si le POISSON se déplace à l'intérieur de la zone sans rencontrer ni la surface ni le fond durant le temps imparti, les coordonnées sont mises à jour. Si le poisson rencontre un segment, le fond ou la surface, la méthode met à jour ses coordonnées sur la frontière et change éventuellement sa zone en fonction de la franchissabilité du segment. Elle retranche du temps disponible le temps nécessaire pour atteindre la frontière. Dans la version actuelle,

tout segment entre deux zones est franchissable en respectant la position relative dans la colonne d'eau de la zone de départ.

Le calcul de la trajectoire d'un poisson revient à résoudre l'équation différentielle

$$\frac{dx_i}{dt} = u(x_i, t) + c(t)$$

avec x_i le vecteur des positions dans les trois dimensions de l'espace du POISSON i , u la vitesse du courant à la position du poisson et c la vitesse de nage propre du POISSON ou célérité. Sans préjuger de la méthode de résolution, cette équation peut se réécrire d'un point vue lagrangien

$$x_i(t + \Delta t) = x_i(t) + (u + v)\Delta t$$

La méthode la plus simple pour la résoudre est l'approximation d'Euler. Elle présente toutefois le désavantage d'induire des erreurs par rapport à la trajectoire réelle, qui cumulées conduisent à faire dériver les particules-poissons vers les berges (Bennett et Clites, 1987). La méthode de Runge-Kutta d'ordre 4 (qui actualise trois fois la vitesse pour chaque pas) apporte une solution satisfaisante à ce problème mais nécessite quatre évaluations des vitesses pour chaque pas de simulation (Coquillard et Hill, 1996 ; Garcia-Martinez et Flores-Tovar, 1999). Pour ce faire, nous avons utilisé de simples interpolations linéaires temporelles et spatiales (Hermann *et al.*, 1996; Batchelder *et al.*, 2002; Scheibe et Richmond, 2002).

Le modèle SiAM calcule des champs de vitesses horizontales moyennées sur la verticale $\overline{u_{xy}}$. L'utilisation d'un profil de courant logarithmique permet de calculer une vitesse horizontale u_{xy} à toute distance z par rapport au fond dans la colonne d'eau h à partir de la valeur intégrée sur la hauteur d'eau (Hill, 1991; De Graaf *et al.*, 2004).

$$u_{xy}(z) = \frac{\overline{u_{xy}} \ln\left(\frac{z + z_0}{z_0}\right)}{\ln\left(\frac{h}{ez_0}\right)}$$

La longueur de rugosité z_0 est fixée à 0,001 m, ce qui correspond à de la vase (Sottolichio, 1999).

Par ailleurs, la simulation des fluctuations de la hauteur d'eau entraîne une vitesse verticale correspondant aux déplacements des molécules d'eau. Elle est nulle au fond et maximum pour un poisson situé en surface.

Enfin, il est possible d'ajouter à ce champ de vitesse une composante diffusive qui simule la dispersion liée aux variations de la vitesse du courant à une échelle inférieure à celle de la résolution du modèle hydraulique (Scheibe et Richmond, 2002). Dans ce cas, une marche aléatoire (« random walk ») est intégrée en ajoutant à l'équation du déplacement un terme aléatoire de moyenne nulle et de variance égale à $2k\Delta t$. Le coefficient de diffusion k est constant pour toutes les zones comme chez De Graaf *et al.* (2004). Il est nécessaire de tenir compte d'un déplacement advectif induit par ce phénomène de diffusion pour éviter aux particules de s'accumuler dans les secteurs les moins profonds (Spagnol *et al.*, 2002).

L'équation du déplacement s'écrit alors

$$x_i(t + \Delta t) = x_i(t) + (u + \frac{k}{h} \nabla h + v) \Delta t + a_i \sqrt{2k\Delta t}$$

avec ∇h le gradient de profondeur, a_i le nombre aléatoire tiré au pas de simulation t suivant une loi normale centrée réduite.

Toutes ces sophistications du calcul des trajectoires ne doivent pas faire oublier que l'essentiel des incertitudes provient de la méconnaissance du comportement des animaux étudiés (De Graaf *et al.*, 2004).

c) Le comportement de déplacement d'une civelle

Le comportement de déplacement d'une civelle est décomposé en trois étapes (Figure 60) :

1. « prendre la décision de se déplacer » en fonction de stimuli endogènes ou exogènes.
2. « déterminer les vitesses de nage horizontale et verticale »,
3. « se déplacer » qui actualise la position de la CIVELLE à partir de la méthode générale de POISSON décrite au paragraphe précédent.

Si le déplacement conduit à changer de ZONE, le déplacement est interrompu à la frontière et le processus est repris à l'étape 1 de manière à tenir compte de changements de conditions environnementales entre les ZONES (TISCHENDORF, 1997).

Tous ces comportements élémentaires ont été intégrés dans des classes abstraites (Figure 57). Elles sont ensuite spécialisées en fonction des hypothèses à tester. Cette structure permet d'ajouter autant de modalités de comportement sans être obligé de coder la combinatoire complète.

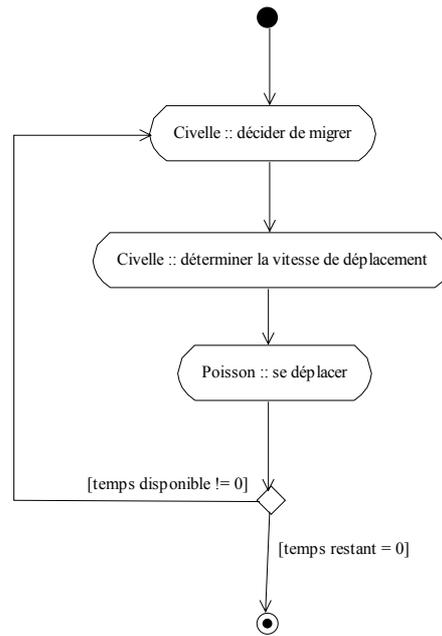


Figure 60 : Diagramme d'activité d'un déplacement d'une civelle

❑ La décision de migration

Le comportement de migration revient à décider quand une CIVELLE est active ou non par rapport à la migration. Cette information est stockée sous forme d'un booléen (actifPourMigration) dans la classe abstraite MIGRATION. Trois règles de décision ont été codées (Figure 61). La première « migration suivant le flot » est basée sur une migration durant le flot : la CIVELLE est active dès que et tant que la hauteur d'eau dans la ZONE augmente. La seconde, « migration suivant l'axe du flot » intègre la direction principale du courant pendant le flot : La CIVELLE est active quand la composante de la vitesse du courant sur l'axe du flot est positif. Dans le troisième cas, la CIVELLE est active si, au moment de l'interrogation, son horloge interne est en phase active. Pour l'instant, la CIVELLE déclenche son horloge interne au moment du premier étale de basse mer et la synchronise ou non sur les étales de basse mer suivants. Ce dernier mode est appelé « migration horloge ».

A noter qu'actuellement, le cycle nyctéméral n'est pas simulé. Les civelles utilisent de la même façon les marées de jour comme de nuit pour migrer.

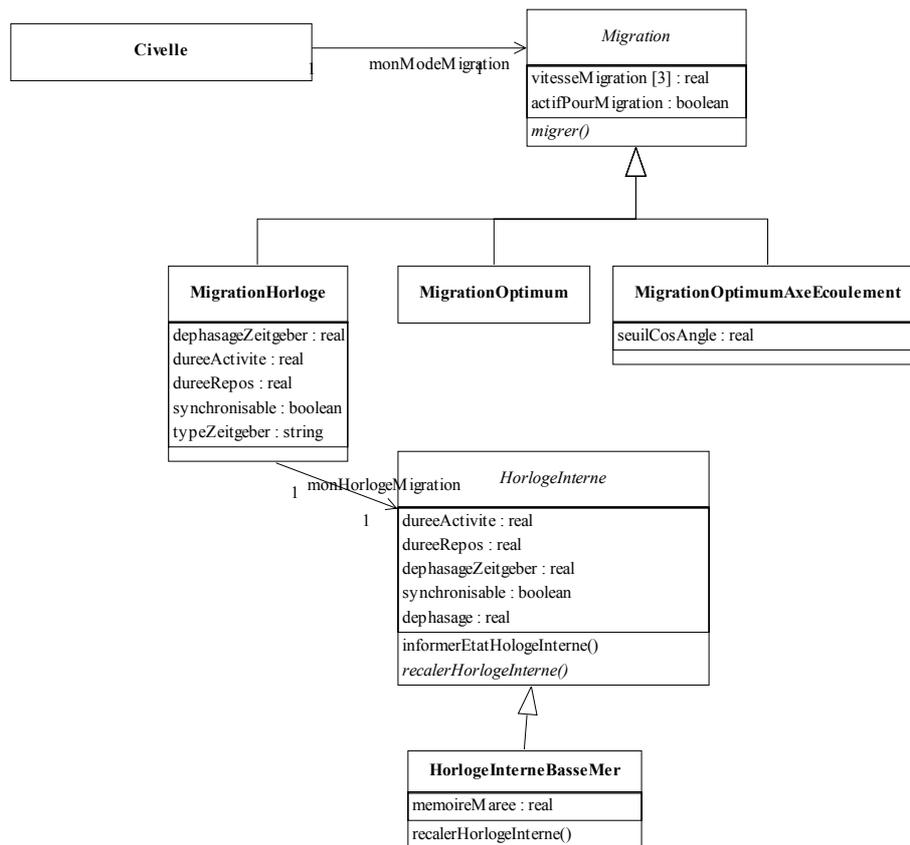


Figure 61 : Diagramme de classe concernant le comportement de migration

□ *Comportement de sélection de la vitesse de nage horizontale*

Deux modes de sélection de la vitesse horizontale de nage ont été identifiés (Figure 62). Le premier retourne systématiquement une vitesse nulle et correspond à un déplacement horizontal passif. Le second tient compte des capacités de nage de la civelle. Il retourne une vitesse nulle si la CIVELLE est passive (decisionMigrer fausse) et posée sur le fond ; dans les autres cas, il retourne une valeur aléatoire, éventuellement autocorrélée dans le temps, tirée suivant une loi normale de moyenne nulle et de variance $2D\Delta t$ et bornée par la capacité de nage maximum avec D un coefficient de dispersion (équivalent à un coefficient de diffusion). Ce mode s'inspire du concept de marche aléatoire corrélée (Scheibe et Richmond, 2002).

Rappelons que les déplacements induits par les courants de marée et les turbulences sont intégrés dans la méthode « se déplacer » héritée de POISSON.

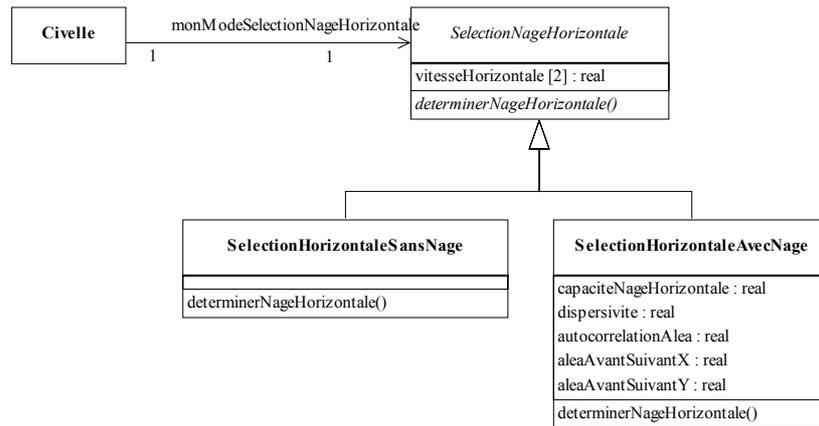


Figure 62 : Diagramme de classe concernant la sélection de la vitesse de nage horizontale

□ Comportement de sélection de la vitesse de nage verticale

Le principe de la sélection de la vitesse de nage verticale est de chercher à rejoindre le fond quand la CIVELLE est passive pour la migration et à se maintenir dans la colonne d'eau quand elle est active.

Trois modes de sélection de la vitesse verticale ont été codés (Figure 63) correspondant durant la période d'activité soit à rechercher à rejoindre un préférendum de profondeur absolu (avec ou sans bruit), soit à rechercher à rejoindre un préférendum de profondeur relatif (avec ou sans bruit), soit à osciller sur toute la colonne d'eau. Ces comportements s'inspirent de ceux développés dans le simulateur FINS (Scheibe et Richmond, 2002).

d) Les autres comportements d'une CIVELLE

Trois autres comportements sont associés à la classe CIVELLE. Il s'agit de PERCEPTION, MORT et VIE. Le premier simule la perception de l'environnement par la civelle, y compris celle de ses congénères. Si actuellement, la CIVELLE perçoit fidèlement tous les facteurs de l'environnement, on peut imaginer, à terme, biaiser voire restreindre cette perception. Le comportement de mourir permet de retirer de la simulation, avec ou sans stochasticité, une CIVELLE qui présente des caractéristiques particulières ou qui se trouve dans des conditions drastiques. Le comportement de vie définit la succession des différents comportements. Actuellement, simplement à chaque pas de temps, une CIVELLE décide ou non de migrer et se déplace. Il est envisagé qu'un jour, une CIVELLE puisse modifier ses mensurations et sa pigmentation, mourir, ...

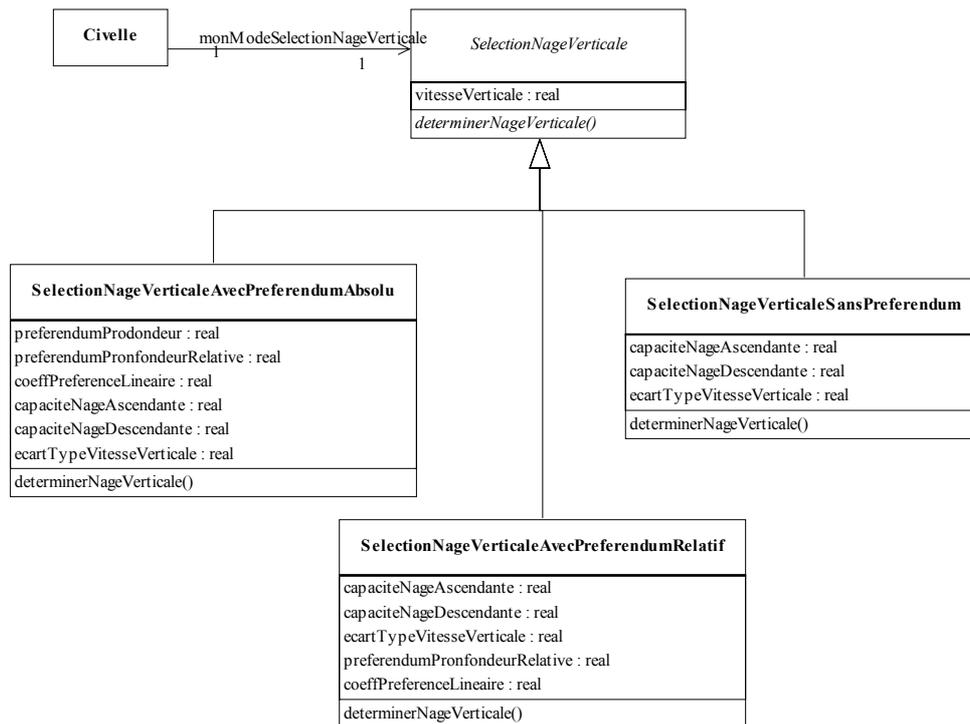


Figure 63 : Diagramme de classe du comportement de sélection de la vitesse verticale

14.3.3. Le concept d'explorateur du monde

Une analyse anthropologique Risan (1995) montre que les simulateurs de vie artificielle sont le plus souvent constitués de trois parties, une barre de menu et deux fenêtres. La barre de menu en permet à l'utilisateur de se « prendre pour Dieu », de choisir les modalités du monde virtuel qu'il veut étudier. La première fenêtre permet de voir des créatures artificielles « vivre » dans un univers tout aussi artificiel. Elle a pour but de donner l'impression de vrai, d'impressionner les observateurs. Enfin, une troisième partie qui présente ce que Risan appelle la nature *scientificus*, qui, à partir de graphiques, courbes et histogrammes, offre un regard original sur le monde virtuel. C'est elle qui permet de différencier ces applications des jeux de console !

Notre application ne déroge pas à la règle même si les outils d'exploration, de visualisation du monde sont rudimentaires. Il est actuellement possible de suivre à l'écran le déplacement des civelles et d'enregistrer dans un fichier texte les paramètres de l'environnement et les caractéristiques des civelles. Dans un contexte de laboratoire virtuel où non seulement l'observé mais également l'observateur est représenté, ce concept devient incontournable (Berger *et al.*, 1999).

14.3.4. Le concept d'Application

Il est organisé en deux classes principales SIMULATION et EXECUTION. La première permet de définir les paramètres généraux de la simulation, de créer le support de vie à partir des fichiers de données, de charger les caractéristiques pérennes de l'environnement et de lancer une ou plusieurs exécutions. Au début de chaque exécution, les hydragants sont créés. A chaque pas de temps, les caractéristiques variables de l'environnement sont mises à jour, les méthodes « Vivre » des hydragants sont lancées et les explorateurs du monde affichent leur résultats.

14.3.5. Couplage modèle physique- modèle biologique

Le couplage entre le modèle hydraulique de l'estuaire et le modèle individus centré revient à combiner la vision eulérienne (avec un référentiel centré sur un point fixe de l'espace) de l'hydraulicien avec l'approche lagrangienne (avec un référentiel centré sur un objet mobile dans l'espace) du biologiste (Goodwin *et al.*, 2001).

Parmi les solutions de couplage proposées par Hermann (2001), nous avons retenu celle qui consiste à lancer une fois le modèle hydraulique, à sauvegarder les séries chronologiques filtrées des valeurs des paramètres de l'environnement pour chaque point de la grille et à utiliser ces résultats au travers d'un modèle individus-centré qui intègre son propre calcul de trajectoire (Figure 64). Après quelques essais, il s'est avéré qu'un stockage des résultats de calcul de SiAM toutes les 20 min et un pas de simulation d'également 20 min était un compromis satisfaisant entre informations nécessaires au comportement des poissons, approximations des chroniques des facteurs de l'environnement et taille des fichiers.

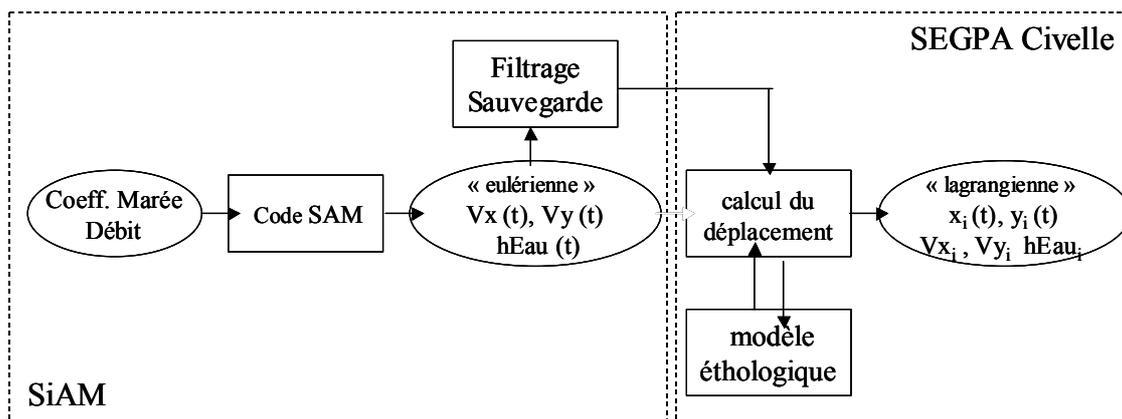


Figure 64 : Principe du couplage du modèle hydraulique SiAM avec le module biologique individus-centré SEGPA Civelles (adapté de Hermann *et al.*, 2001)

15. EXPERIMENTATIONS IN SILICO

Après avoir l'implémenté, nous avons utilisé le simulateur pour (i) définir les caractéristiques de la migration de civelles qui utilisent de manière optimale tous les courants de flot ou tous les courants vers l'amont (ii) vérifier si des civelles avec une horloge interne basée sur une période active fixe de 190 minutes peuvent traverser l'estuaire de la Gironde et (iii) tester la migration de civelles avec une horloge interne synchronisée sur l'étale de basse mer.

15.1. Choix des conditions de simulation

15.1.1. Conditions hydrauliques

Il s'agit d'identifier les conditions hydrologiques les plus fréquentes pendant la saison de migration. Pour ce faire, nous avons calculé la moyenne des débits de la Garonne et de la Dordogne sur une période de 15 jours centrée sur une marée de vives eaux (approximativement entre deux mortes eaux) pendant les mois de décembre, janvier et février, période durant laquelle l'intensité de migration est la plus importante.

Les débits journaliers en amont de la limite de marée dynamique en Garonne et Dordogne pour la période 1980 à 1998 ont été fournis par le Port Autonome de Bordeaux. Les courbes de densité non paramétrique (procédure kernel de Systat) donnent comme débits conjoints les plus fréquents $310 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en Dordogne et $500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en Garonne (Figure 65). Nous avons retenu ces valeurs pour les calculs hydrodynamiques de l'estuaire. Elles sont voisines des débits les plus fréquents observés indépendamment sur chaque fleuve (350 et $510 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), proches du module inter-annuel pour la Dordogne ($340 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), légèrement inférieures pour la Garonne ($650 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). Toutefois, la mise à disposition récente des données de la banque Hydro gérées par l'Office International de l'Eau laisse penser que les débits utilisés sont vraisemblablement sur-évalués.

15.1.2. Choix des cycles de coefficients de marée

Nous avons choisi la chronique des coefficients de marée entre le 22 janvier 1998 et le 7 mars 1998 (Figure 66). Cette période correspondant à une alternance de mortes et vives eaux classiques et à des débits voisins de ceux retenus.

15.1.3. Caractéristiques des CIVELLES

Nous avons choisi pour toutes les CIVELLES le mode de sélection de la vitesse verticale qui consiste à chercher à rejoindre sans aléa un préférendum de profondeur relatif. Nous avons fixé arbitrairement ce préférendum à 37 % de la hauteur d'eau par rapport au fond. A cette profondeur relative, la valeur de la vitesse horizontale sur un profil logarithmique correspond à la vitesse moyenne sur la colonne d'eau.

Aucun comportement de nage horizontale n'est intégré puisque l'objectif de ces expériences virtuelles est d'étudier l'efficacité de la synchronisation de l'horloge interne.

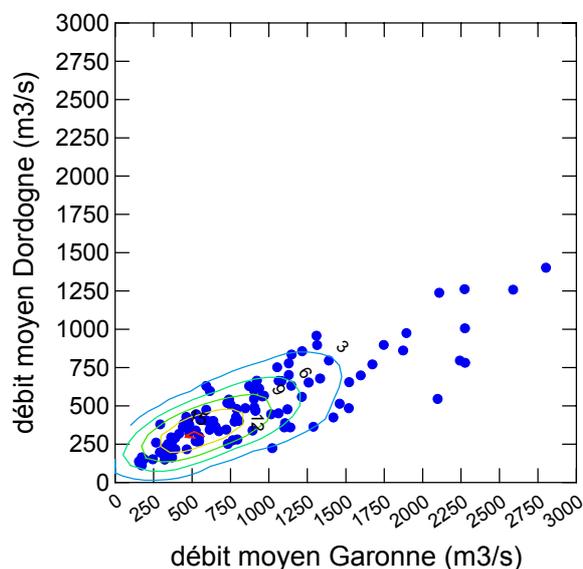


Figure 65 : Débits moyens de la Garonne et de la Dordogne calculés sur une période de 15 jours centrée sur les vives eaux et courbe d'iso fréquence

Le départ des vagues de migration a été fixé une heure avant l'étalement de basse mer pour six marées du premier cycle de coefficients de marée (Figure 66). 45 positions de départ des CIVELLES ont été réparties régulièrement tous les kilomètres environ sur les 45 km de l'ouverture océanique ouest de l'univers de simulation. Pour chaque vague et chaque position, 20 CIVELLES sont simulées. La simulation dure au total 45 jours ce qui permet de suivre les CIVELLES pendant 28 jours après leur arrivée dans l'ESTUAIRE externe.

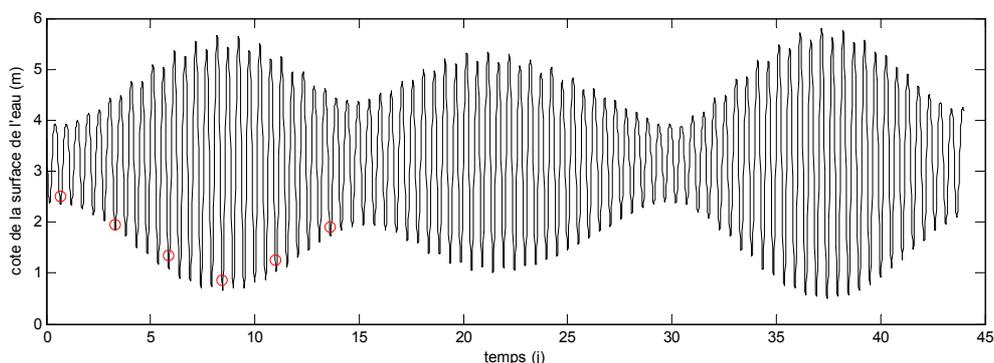


Figure 66 : Dates de départ des vagues de migration (cercles rouges) par rapport au cycle de marée en limite ouest de l'univers de simulation

Nous postulons que les civelles gardent le même comportement de migration pendant 28 jours.

15.2. Présentation et résultats des expériences *in silico*

15.2.1. Critères d'interprétation des trajectoires

De manière à pouvoir comparer les expériences, nous avons défini trois critères d'interprétation des trajectoires.

Premièrement, la destination finale d'une CIVELLE est déterminée par le secteur qu'elle occupe au bout de 28 jours de simulation. Six secteurs ont été définis. Nous avons repris le découpage classique de l'estuaire (cf paragraphe 9.1 de ce chapitre) : estuaire externe (univers de simulation à l'ouest de la limite transversale de la mer), estuaire moyen et estuaire fluvial en Garonne et en Dordogne (entre la confluence des deux fleuves et la limite de marée dynamique). Nous avons ajouté les secteurs fluviaux en Garonne et en Dordogne, en amont de la limite de marée dynamique. La limite de marée dynamique a été fixée à la zone où le délai minimum entre deux inversions de courant excède 18 h. A partir de cette limite, il n'y a pas systématiquement des courants vers l'amont à chaque cycle de marée mais c'est toutefois plus en amont qu'il n'y a jamais d'inversion de courant, c'est encore plus en amont que le marnage devient négligeable. Ces deux dernières définitions de la limite de marée dynamique n'ont pas été retenues car elles auraient conduit, du fait de l'absence de déplacement propre, à ce qu'aucune civelle n'atteigne cette limite.

A partir de ces données, nous avons réalisé des régressions logistiques sur les proportions d'animaux atteignant la limite de salure des eaux l'estuaire moyen, l'estuaire fluvial ou la limite de marée dynamique en fonction des modalités des trois paramètres caractéristiques de l'horloge interne. Nous avons fait de même pour la proportion d'ANIMAUX en Dordogne parmi ceux ayant atteint les fleuves. La modalité médiane de chaque paramètre a été prise comme référence et ce sont les variations relatives par rapport à cette référence qui sont présentées.

Deuxièmement, nous avons calculé le temps entre la date de départ et la date où une civelle atteint pour la première fois la limite de salure des eaux (limite entre estuaire moyen et estuaire fluvial) ou la limite de marée dynamique (limite entre estuaire fluvial et zone fluviale) pour son fleuve de destination finale.

Cette définition n'intègre pas le fait qu'une CIVELLE puisse visiter plusieurs fois un secteur. En particulier, elle peut atteindre la limite de marée dynamique sur un fleuve, être emportée par des courants vers l'aval (lors de flot sans inversion de courant par exemple) et migrer enfin dans son fleuve de destination finale.

Enfin, nous avons étudié la répartition des CIVELLES sur une section transversale de l'estuaire entre l'ordonnée 38,4 et 39,4 km, à peu près au niveau du milieu de la zone couverte par le suivi de la petite faune circulante (voir paragraphe 11 de ce chapitre). Pour cela, nous avons compté à la fin de chaque pas de simulation le nombre de CIVELLES situées dans chaque tiers de cette section.

15.2.2. Première série d'expériences avec des CIVELLES migrant durant flot

Dans cette première série d'expériences, les CIVELLES ont un comportement de migration basé sur le flot. Rappelons que, dans ce cas, les CIVELLES sont actives dès que et tant que la hauteur d'eau dans la ZONE augmente. Ce comportement correspond à la migration optimale définie par De Graaf *et al.* (2004) pour les larves de flets et de plies en mer du Nord.

L'objectif de cette première série d'expériences est de choisir un coefficient de diffusion et ainsi définir les caractéristiques migratoires de référence.

Les secteurs de destination pour quatre valeurs de coefficient de diffusion 0, 1, 5 et 10 m² s⁻¹ sont présentés dans le Tableau 9. L'augmentation de la diffusion limite le blocage des ANIMAUX en estuaires moyen et fluvial. A partir d'une diffusion de 5 m² s⁻¹, quasiment aucune civelle ne reste dans ces secteurs. Les mouvements aléatoires simulant la diffusion permettent aux civelles de se sortir des pièges numériques produits par le modèle hydraulique. Pour des coefficients supérieurs à 5 m² s⁻¹ l'échappement des pièges numériques est contrebalancé par des sorties plus nombreuses de l'univers de simulation (problème d'autant plus sensible avec des positions de départ en limite ouest d'univers), expliquant l'augmentation du nombre d'individus trouvés dans l'estuaire externe au bout de 28 jours.

Tableau 9: Localisation des CIVELLES au bout de 28 jours de simulation pour quatre valeurs de coefficient de diffusion

	Coeff de diffusion (m ² s ⁻¹)	Nombre d'individus au bout de 28 jours					
		Estuaire externe	Estuaire moyen	Estuaire fluvial Garonne	Estuaire fluvial Dordogne	Garonne fluviale	Dordogne fluviale
Exp1_0	0	1440	1700	280	900	200	880
Exp1_1	1	852	391	94	6	2064	1993
Exp1_5	5	1092	5	0	0	2459	1844
Exp1_10	10	1305	2	0	0	2393	1700

Enfin, la Garonne profite plus de l'échappement des pièges numériques que la Dordogne. A partir de $5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$, une fois ce problème réglé, la proportion entre les deux fleuves se stabilise.

Ces premiers résultats nous ont conduit à fixer, pour les autres expériences, le coefficient de diffusion à $5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$.

Le secteur d'arrivée des CIVELLES dépend grandement de leur localisation de départ. Les résultats pour la première vague de migration pour l'expérience 1_5 sont présentés à la Figure 67. Les CIVELLES à la marge de la façade maritime restent bloquées en zone marine. Les poissons se retrouvent majoritairement en Garonne (respectivement en Dordogne) si leur zone de départ est plutôt sud (respectivement nord).

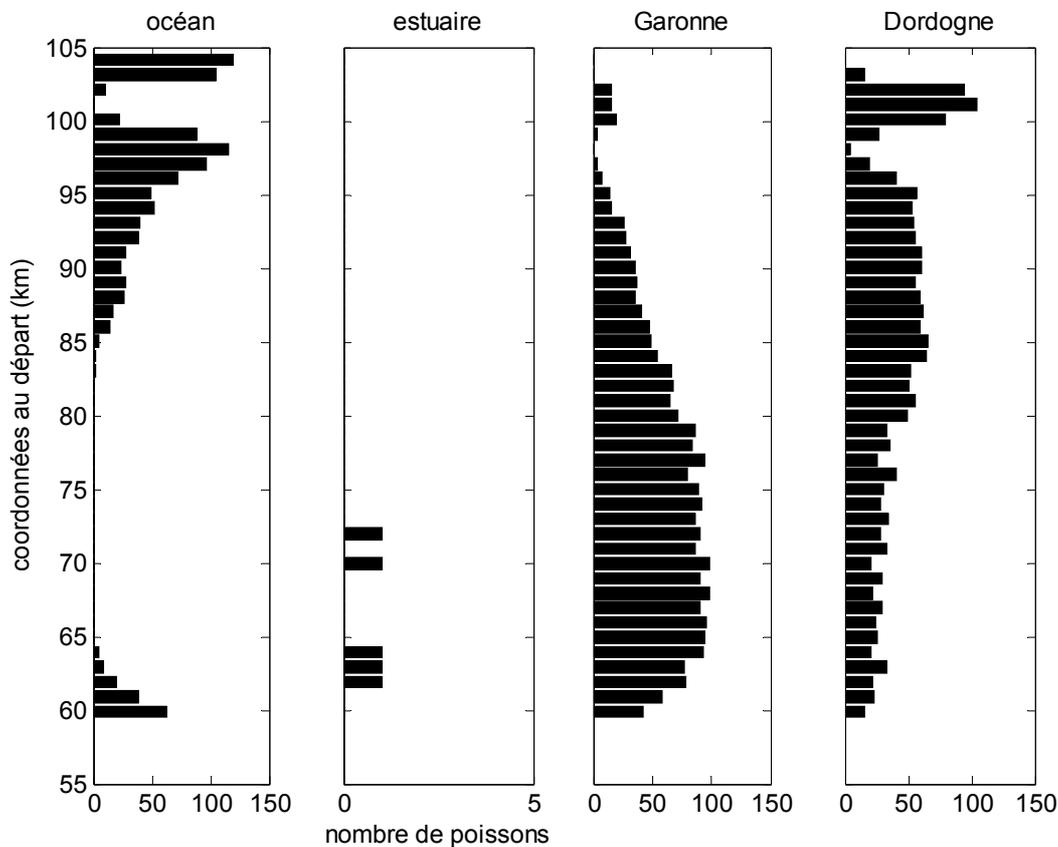


Figure 67: Secteur d'arrivée au bout de 28 jours de simulation en fonction de la position de départ sur la façade océanique pour l'expérience 1_5

Les temps médians pour atteindre les limites de marée dynamique diffèrent significativement entre les deux fleuves ($p_{\text{Kruskal Wallis}} < 0,001$) (Figure 68). Le temps médian pour atteindre cette limite en Dordogne est de 6,3 j (min : 3,6 ; maxi : 19,5) et de 7,2 j pour arriver en Garonne

(min : 3,6, max : 22,7). C'est en fait le plus grand nombre de CIVELLES lentes, provenant la partie sud de la façade océanique, entrant en Garonne, qui engendre cette différence.

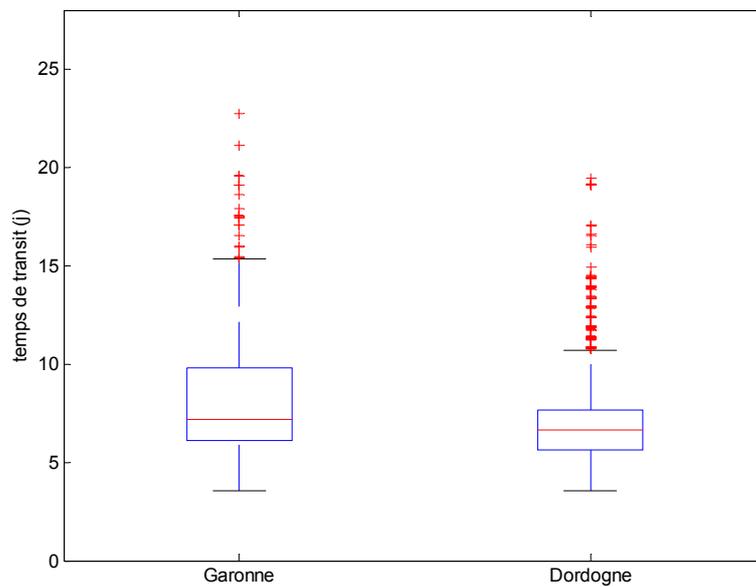


Figure 68: Temps de transit pour atteindre la limite de marée dynamique en Garonne et en Dordogne

Le devenir des CIVELLES diffère suivant les vagues de migration (Tableau 10). Les départs en périodes de vives eaux (vagues 3, 4 et 5) conduisent à une rétention plus importante dans l'estuaire externe et à une diminution de la colonisation relative de la Dordogne par rapport à la Garonne. L'observation des trajectoires individuelles montre des déplacements le long de gyres d'autant plus marquées que les courants sont forts dans la partie nord de la zone marine conduisant à des sorties de l'univers de simulation plus importantes d'ANIMAUX dont la plupart étaient destinés à rentrer en Dordogne.

Les durées de transit fluctuent également en fonction des vagues de migration avec, pour les vagues 2, 3 et 4 une diminution significative (test de Kruskal Wallis au seuil de 5 %) des temps de traversée jusqu'à la limite de salure des eaux (Figure 69) ou jusqu'à la limite de marée dynamique (Figure 70) en Dordogne comme en Garonne.

La Figure 71 montre que les CIVELLES migrent préférentiellement en rive gauche plutôt qu'en rive droite (3,1 fois plus nombreuses et 1,7 fois plus présentes) ou plutôt que dans l'axe de l'estuaire (3,6 fois plus nombreuses et 3,1 fois plus présentes).

Tableau 10: Localisation des CIVELLES au bout de 28 jours de simulation pour les six vagues de migration pour l'expérience 1_5

	Nombre d'INDIVIDUS au bout de 28 jours situés en					
	Estuaire externe	Estuaire moyen	Estuaire fluvial Garonne	Estuaire fluvial Dordogne	Garonne fluviale	Dordogne fluviale
Vague 1	95	1	0	0	422	382
Vague 2	156	0	0	0	426	318
Vague 3	212	1	0	0	410	277
Vague 4	254	2	0	0	378	266
Vague 5	249	1	0	0	402	248
Vague 6	126	0	0	0	421	353

Enfin, l'observation des trajectoires montre que le déplacement des CIVELLES adoptant ce comportement n'est pas optimal puisque elles sont actives, en se basant sur les variations du niveau d'eau, avant l'inversion du courant.

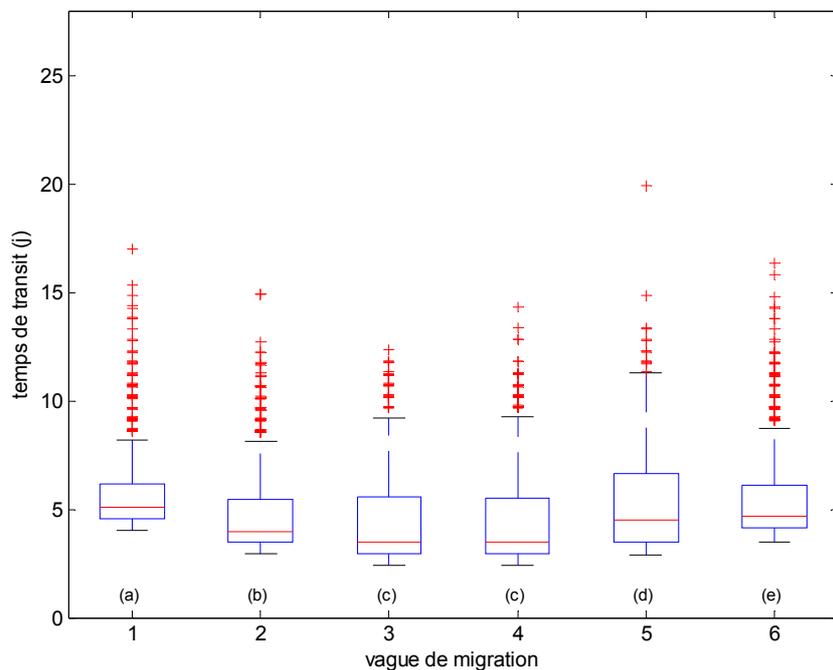


Figure 69 : Temps de transit pour les CIVELLES qui atteignent la limite de salure des eaux (groupes dont les médianes des distributions ne diffèrent pas deux à deux) pour l'expérience 1_5

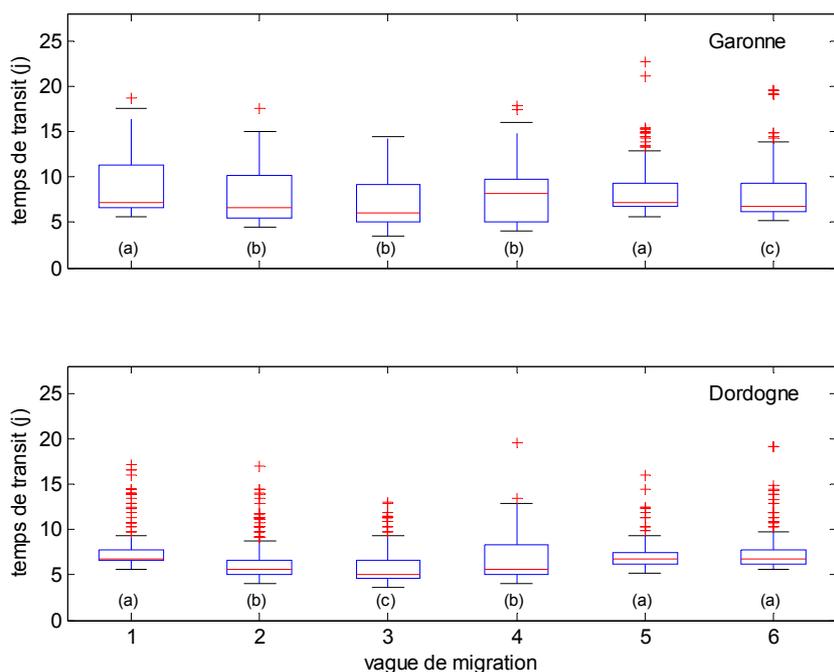


Figure 70: Temps de transit pour les CIVELLES qui atteignent la limite de marée dynamique en Garonne et en Dordogne (groupes dont les médianes des distributions ne diffèrent pas deux à deux) pour l'expérience 1_5

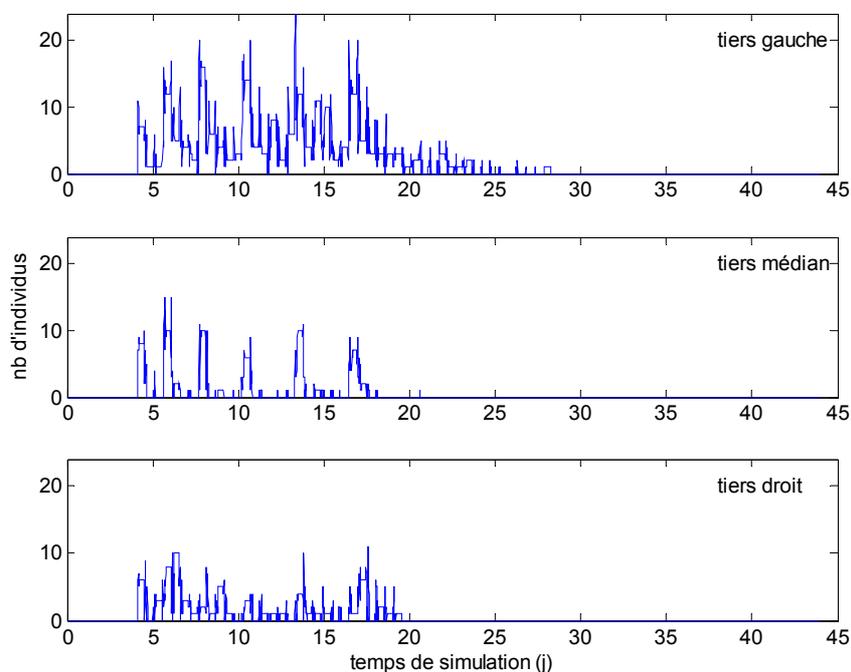


Figure 71 : Répartition des CIVELLES sur un transect de l'estuaire moyen au fonction du temps pour l'expérience 1_5

15.2.3. Deuxième série d'expériences avec des civelles migrant en fonction de la direction du courant

Maintenant, les CIVELLES sont affectées d'un comportement de migration basé sur la direction du courant. Elles sont actives quand la projection du courant sur l'axe d'écoulement est négative. Cette règle de décision permet d'« attendre » la renverse du courant qui peut suivre de quelques minutes le début de la diminution de la hauteur d'eau (Guerin, 1993).

Les résultats sont à mettre en parallèle avec ceux de l'expérience Exp1_5. Tout d'abord, ce comportement diminue le nombre de CIVELLES bloquées dans l'estuaire externe (510 contre 1 092 pour l'expérience équivalente précédente). 255 POISSONS n'ont pas terminé la traversée de l'estuaire fluvial au bout de 28 jours alors qu'aucun n'était dans ce cas dans l'expérience Exp1_5. Le pourcentage de CIVELLES rentrées en Garonne est 57,8 %, comparable à celui observé dans l'expérience précédente (57,1 %).

Tableau 11: Localisation au bout de 28 jours de simulation des CIVELLES dont le comportement de migration est basé sur l'inversion de courant

Nombre d'INDIVIDUS au bout de 28 jours situés en						
	Estuaire externe	Estuaire moyen	Estuaire fluvial Garonne	Estuaire fluvial Dordogne	Garonne fluviale	Dordogne fluviale
Exp2	510	5	209	46	2614	2016

Ce comportement conduit à une diminution significative des durées médianes de transit total dans les deux fleuves (Figure 72). Il permet également à des individus plus lents d'atteindre la limite de marée dynamique dans les 28 jours, ce phénomène étant plus marqué en Garonne qu'en Dordogne.

Cette modification comportementale conduit toujours, comme dans l'expérience 1_5, à une migration préférentielle des CIVELLES sur la rive gauche.

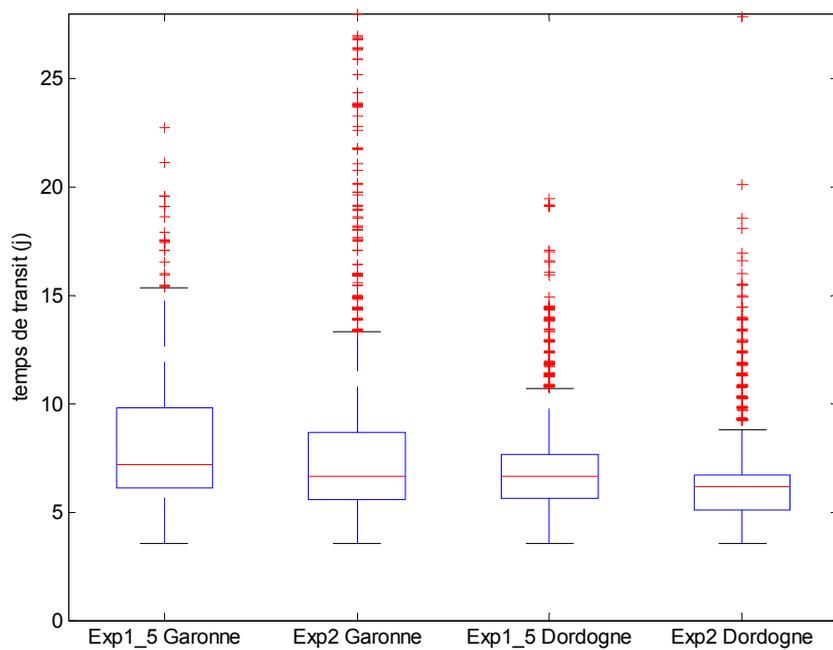


Figure 72: Temps de transit pour atteindre la limite de marée dynamique en Garonne et en Dordogne pour des civelles dont le comportement est basé sur la hauteur d'eau (Exp1_5) ou sur la direction du courant de marée (Exp2)

15.2.4. Troisième série d'expériences avec des civelles migrant en fonction d'une horloge non resynchronisable

Dans cette série d'expériences, les CIVELLES se maintiennent dans la colonne d'eau quand leurs horloges internes sont en phase active. Les horloges sont déclenchées et synchronisées une unique fois au moment du premier étale de basse mer rencontré. Ensuite, elles fonctionnent en libre cours pour tout le reste de la migration.

Trois périodicités d'horloge interne (12 ; 12,4 et 13 heures), trois durées de phase active (120 ; 180 et 240 min) et trois déphasages de la phase active par rapport à la basse mer (60 ; 90 et 120 min) ont été testés.

Les résultats des simulations présentés dans le Tableau 12 montrent clairement qu'une horloge interne non synchronisée doit avoir une périodicité supérieure à 12,4 h pour autoriser une traversée complète du système fluvio-estuarien. Dans ces conditions, entre 13 et 52 % des CIVELLES atteignent la Dordogne ou la Garonne. Les résultats sont d'autant meilleurs que le déphasage par rapport à la basse mer est faible et que la phase active dure longtemps.

Tableau 12 : Position après 28 jours de simulation des 5400 CIVELLES avec une horloge interne non resynchronisable pour 27 expériences virtuelles

Identifiant expérience	Périodicité (h)	Durée d'activité (min)	Déphasage basse mer (min)	Nombre de CIVELLES situées en					
				Estuaire externe	Estuaire moyen	Estuaire fluvial Garonne	Estuaire fluvial Dordogne	Garonne fluviale	Dordogne fluviale
3-111	12,0	120	60	5327	73	0	0	0	0
3-112	12,0	120	90	5326	72	1	1	0	0
3-113	12,0	120	120	5238	162	0	0	0	0
3-121	12,0	180	60	5388	12	0	0	0	0
3-122	12,0	180	90	5267	127	3	3	0	0
3-123	12,0	180	120	5293	104	0	3	0	0
3-131	12,0	240	60	5380	17	1	2	0	0
3-132	12,0	240	90	5358	38	3	1	0	0
3-133	12,0	240	120	5336	60	2	2	0	0
3-211	12,4	120	60	2931	2469	0	0	0	0
3-212	12,4	120	90	869	4531	0	0	0	0
3-213	12,4	120	120	188	5118	9	85	0	0
3-221	12,4	180	60	1295	4105	0	0	0	0
3-222	12,4	180	90	195	4682	298	225	0	0
3-223	12,4	180	120	200	4357	437	406	0	0
3-231	12,4	240	60	328	4298	457	317	0	0
3-232	12,4	240	90	231	4071	563	535	0	0
3-233	12,4	240	120	215	3126	1182	877	0	0
3-311	13,0	120	60	2266	1474	646	983	5	26
3-312	13,0	120	90	3052	1626	334	387	0	1
3-313	13,0	120	120	3483	860	407	604	23	23
3-321	13,0	180	60	2379	325	575	1063	432	626
3-322	13,0	180	90	3051	423	376	846	294	410
3-323	13,0	180	120	3637	246	181	320	336	680
3-331	13,0	240	60	2476	114	332	430	769	1279
3-332	13,0	240	90	3319	138	139	244	551	1009
3-333	13,0	240	120	4050	86	47	102	366	749

La périodicité de 12,0 h réduit par 250 la probabilité d'atteindre l'estuaire fluvial (franchissement de la limite de salure des eaux) (Tableau 13). C'est en fait lié au nombre important de CIVELLES qui se retrouvent éjectées de l'univers de simulation lors des premières marées. Par contre, une périodicité de 13,0 h par rapport à une modalité de 12,4 h multiplie par quatre les chances d'arriver dans l'estuaire fluvial. Par ailleurs, les CIVELLES ont intérêt, pour migrer le plus loin, à augmenter leur durée d'activité, avec 50 % de chance supplémentaire avec une période active de 2 h par rapport à une de 1,5 h. Le déphasage optimum par rapport à l'étape de basse mer est de 60 min pour arriver dans les fleuves. Enfin, une durée d'activité courte et un retard faible par rapport au stimulus basse mer favorise une migration en Garonne au contraire d'une périodicité longue qui augmente une migration en Dordogne.

Tableau 13: Résultats des régressions logistiques des probabilités d'atteindre les limites de salure des eaux et de marée dynamique et de la proportion d'animaux en Dordogne par rapport à ceux ayant atteint les fleuves en fonction des modalités des paramètres caractéristiques d'une horloge interne non resynchronisable (entre crochet, l'intervalle de confiance de ce ratio à 95 %)

		Evolution relative de la probabilité d'atteindre		Evolution relative de la probabilité d'aller en Dordogne
		la limite de salure des eaux	la limite de marée dynamique	
Périodicité (h)	12,0	0,004 [0,002; 0,005]	Non convergence de l'analyse	1,459 [0,629; 3,385]
	12,4	1		1
	13,0	4,030 [3,891; 4,173]		2,146 [1,999; 2,303]
Durée d'activité (min)	120	0,384 [0,367; 0,401]		0,845 [0,778; 0,918]
	180	1		1
	240	1,524 [1,469; 1,581]		0,946 [0,888; 1,008]
Déphasage basse mer (min)	60	1,420 [1,365; 1,478]		0,916 [0,854; 0,981]
	90	1		1
	120	1,142 [1,096; 1,189]		1,041 [0,969; 1,119]

Compte tenu du pattern de migration, nous retenons les expériences 3_322 et 3_331. La première privilégie la rétention dans l'estuaire moyen car elle permet à 7,8 % des INDIVIDUS d'être encore dans l'estuaire moyen au bout de 28 jours et à 13 % d'atteindre la limite de marée dynamique en moins de 28 jours. La seconde privilégie la colonisation amont puisque 37,9 % des INDIVIDUS atteignent la limite de marée dynamique mais seulement 2,1 % des INDIVIDUS restent dans l'estuaire moyen.

Pour les expériences de cette série, de nombreuses CIVELLES changent d'estuaire fluvial. Effectivement, dans la mesure où leur horloge interne n'est pas resynchronisée, elles se retrouvent déphasées par rapport au flot surtout en estuaire fluvial. Elles exploitent alors des courants de marée descendante (d'ailleurs plus violents que ceux de flot) qui les amènent à être chassées dans l'estuaire moyen. Au bout d'un certain temps, leur rythme d'activité redevient en phase avec le flot, les CIVELLES reprennent leur migration anadrome mais, au grès des courants et de la diffusion, elles ne rentrent pas nécessairement dans le même axe fluvial que précédemment. Elles représentent 12,8 % des civelles pour l'expérience 3-322 et 31,7 % pour l'expérience 3-331.

Enfin, ce type de comportement modifie les axes de migration préférentielle. Il y a maintenant autant d'observations à effectif non nul dans les trois tiers de la section de l'estuaire pour les deux expériences identifiées. Pour l'expérience 3_322, autant de civelles sont comptées sur les deux rives. Pour l'expérience 3_331, on compte 20 % de plus

d'individus en rive droite qu'en rive gauche (Figure 73). Dans l'axe, les abondances sont toujours plus faibles.

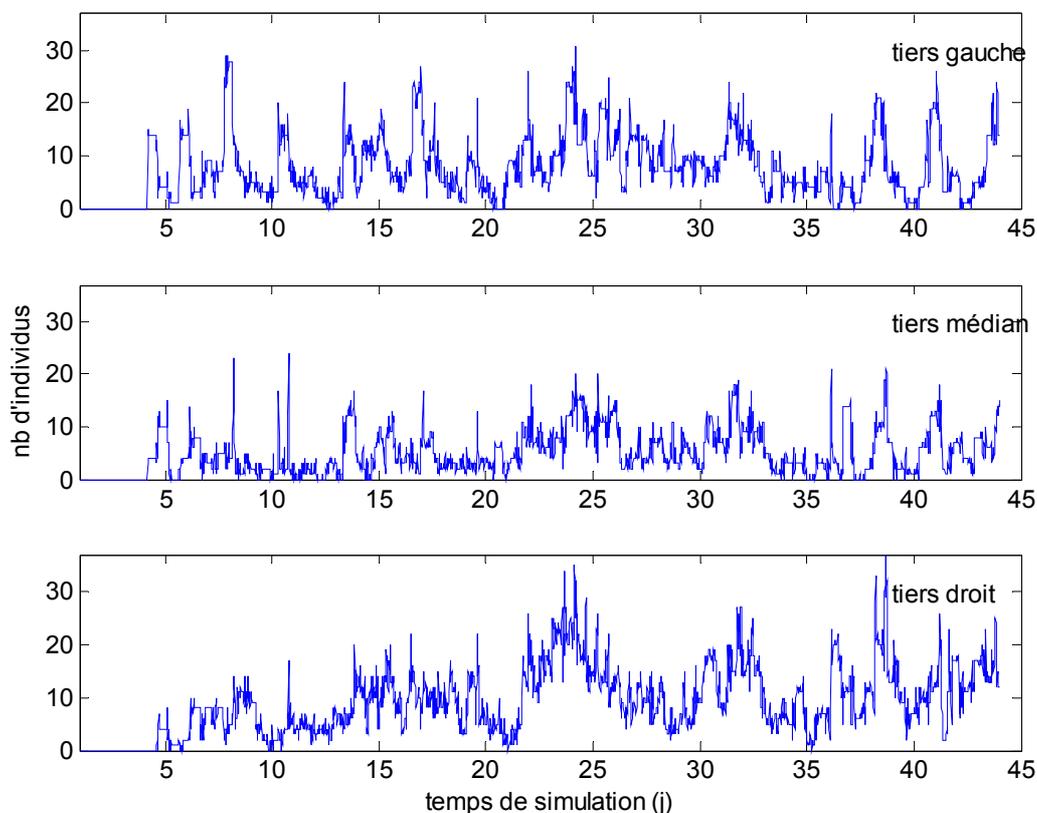


Figure 73 : Répartition des CIVELLES sur un transect de l'estuaire moyen au fonction du temps pour l'expérience 3_331

15.2.5. Quatrième série d'expériences avec des civelles migrant en fonction d'une horloge synchronisée à chaque basse mer.

Dans cette dernière série d'expériences, les CIVELLES ne diffèrent de celles de la précédente que par le fait qu'elles synchronisent leur horloge interne à chaque basse mer.

Avec une telle horloge, les résultats sont sensiblement différents (Tableau 14) : plus de 90 % des CIVELLES atteignent la Dordogne ou la Garonne et au moins 40 % arrivent jusqu'en limite de marée dynamique. La Garonne accueille systématiquement plus d'ANIMAUX que la Dordogne.

Tableau 14 : Position après 28 jours de simulation des 5400 CIVELLES avec une horloge interne resynchronisée pour 27 expériences virtuelles

Identifiant expérience	Périodicité (h)	Durée d'activité (min)	Déphasage basse mer (min)	Nombre de civelles situées en					
				Estuaire externe	Estuaire moyen	Estuaire fluvial Garonne	Estuaire fluvial Dordogne	Garonne fluviale	Dordogne fluviale
4-111	12,0	120	60	395	37	70	13	2389	2496
4-112	12,0	120	90	228	111	115	24	2624	2298
4-113	12,0	120	120	170	77	203	27	2649	2274
4-121	12,0	180	60	328	5	6	1	2714	2346
4-122	12,0	180	90	211	23	32	6	2844	2284
4-123	12,0	180	120	199	52	2558	68	329	2194
4-131	12,0	240	60	314	4	0	0	2766	2316
4-132	12,0	240	90	226	14	657	6	2209	2288
4-133	12,0	240	120	217	50	2655	1624	0	854
4-211	12,4	120	60	350	38	82	13	2491	2426
4-212	12,4	120	90	238	108	94	39	2621	2300
4-213	12,4	120	120	188	82	228	32	2690	2180
4-221	12,4	180	60	315	8	4	0	2740	2333
4-222	12,4	180	90	198	21	47	5	2815	2314
4-223	12,4	180	120	180	56	2528	65	336	2235
4-231	12,4	240	60	319	1	2	0	2743	2335
4-232	12,4	240	90	229	15	659	4	2142	2351
4-233	12,4	240	120	234	48	2613	1624	0	881
4-311	13,0	120	60	381	56	91	9	2462	2401
4-312	13,0	120	90	238	110	116	17	2535	2384
4-313	13,0	120	120	206	93	207	27	2656	2211
4-321	13,0	180	60	316	7	1	0	2770	2306
4-322	13,0	180	90	200	27	21	5	2830	2317
4-323	13,0	180	120	193	43	2592	56	329	2187
4-331	13,0	240	60	309	10	0	0	2820	2261
4-332	13,0	240	90	237	15	661	7	2174	2306
4-333	13,0	240	120	227	46	2618	1617	0	892

Logiquement puisque l'horloge interne se synchronise en permanence, les régressions logistiques (Tableau 15) montrent que la périodicité de l'horloge n'a plus d'influence sur les probabilités d'atteindre tel ou tel secteur ni sur la répartition entre fleuves. Une durée d'activité plus faible réduit significativement les chances d'atteindre l'estuaire fluvial, augmente sensiblement la probabilité d'atteindre la limite de marée dynamique et favorise légèrement la migration en Dordogne. Le déphasage optimum pour traverser l'estuaire moyen est de 90 min, il est de 60 min pour atteindre la zone fluviale. Un déphasage faible ou fort augmente la migration en Dordogne.

Tableau 15 : Résultats des régressions logistiques des probabilités d'atteindre différents secteurs du système fluvio-estuarien et de la proportion d'animaux en Dordogne par rapport à ceux ayant atteint les fleuves en fonction des modalités des paramètres caractéristiques d'une horloge interne resynchronisée (entre crochet, l'intervalle de confiance de ce ratio à 95 %)

		Evolution relative de la probabilité d'atteindre		Evolution relative de la probabilité d'aller en Dordogne
		la limite de salure des eaux	la limite de marée dynamique	
Périodicité (h)	12,0	0,987 [0,934; 1,043]	0,990 [0,955; 1,027]	1,000 [0,974; 1,026]
	12,4	1	1	1
	13,0	0,966 [0,915; 1,021]	0,984 [0,949; 1,021]	0,992 [0,966; 1,018]
Durée d'activité (min)	120	0,754 [0,715; 0,796]	1,501 [1,433; 1,572]	1,058 [1,031; 1,086]
	180	1	1	1
	240	1,039 [0,981; 1,101]	0,091 [0,087; 0,094]	1,005 [0,979; 1,031]
Déphasage basse mer (min)	60	0,755 [0,714; 0,797]	3,285 [3,152; 3,423]	1,071 [1,043; 1,099]
	90	1	1	1
	120	0,944 [0,892; 1,000]	0,372 [0,359; 0,385]	1,063 [1,036; 1,091]

A la lecture de ces résultats, l'expérience la plus acceptable par rapport la traversée totale de la zone estuarienne est 4_322 avec 95,3 % des individus en limite de marée dynamique et 0,5 % dans l'estuaire moyen. Vis à vis de la rétention dans l'estuaire moyen, c'est l'expérience 4_112 qui doit être retenue avec 2,1 % des civelles en estuaire moyen et 91,2 % en limite de marée dynamique.

A nouveau, les CIVELLES migrent préférentiellement sur la rive gauche dans des proportions comparables aux deux premières séries d'expériences.

15.3. Discussion

Nous avons réglé les problèmes de piégeage numérique de la version précédente du simulateur (Lambert, 2002) en intégrant une diffusion constante dans chaque zone. La valeur de $5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ semble un compromis acceptable et reste dans la gamme de valeurs utilisées dans d'autres simulations (Jager, 2002; De Graaf *et al.*, 2004). Le choix d'un coefficient de diffusion uniforme est par contre critiquable puisque s'il simule les turbulences liées au débit, il devrait être proportionnel à l'intensité de ce dernier (Marinone *et al.*, 2004). Mais, cette stricte proportionnalité augmenterait alors à nouveau les problèmes de piégeage puisque les pièges numériques sont observés dans les zones à vitesse faible, là où la diffusion serait la plus faible. Il serait alors nécessaire d'affecter un comportement de nage aux CIVELLES leur permettant de s'affranchir des « pièges » de l'ESTUAIRE. On pourrait alors s'inspirer de la marche aléatoire, biaisée ou non, décrite par Scheibe (2002). Cette prise en compte de ce déplacement propre ne serait d'ailleurs pas en contradiction avec les capacités non négligeables de nage horizontale des civelles (cf paragraphe 12.4 de ce chapitre).

La localisation des positions de départ s'avère, à l'usage, un point critiquable. Puisque l'objectif de notre étude était de simuler la migration anadrome des CIVELLES, nous avons choisi *a priori*, de les positionner en limite ouest de l'univers de simulation. Nous avons été amenés à tester des comportements migratoires non optimaux conduisant à des déplacements importants vers le large et donc à de nombreuses sorties de POISSONS de l'univers de simulation. Il aurait été plus opportun de choisir comme première position une localisation au milieu de l'estuaire externe. Cela aurait vraisemblablement allongé l'errance des ANIMAUX dans l'estuaire externe sans remettre en cause les probabilités d'atteindre l'estuaire moyen et fluvial.

Nous avons montré que des dates différentes de départ modifient le devenir des civelles en termes de temps de transit ou de fleuve de destination. Les dates différentes sont en fait un cas particulier de variations des conditions hydrologiques expérimentées par les CIVELLES. Les conséquences de différences de courant de marée testées ici sont certainement généralisables à celles entraînées par des fluctuations de débit. Une simulation sur une saison complète de migration avec des conditions tidales et hydrologiques réelles permettrait de préciser et de juger des variations temporelles de recrutement entre les deux fleuves. Des différences dans le devenir des CIVELLES sont également induites par des variations, même modestes, d'utilisation des champs de vitesses comme celles existant entre les expériences des deux premières séries (exploiter les courants quand la hauteur d'eau augmente ou seulement quand la direction du courant est vers l'amont). Elles sont également observées entre les expériences avec des comportements optimaux ou suboptimaux (séries 1 et 2) et un comportement basé sur une horloge resynchronisable (série 4). Avec ce dernier comportement, il est possible de faire arriver plus de CIVELLES en limite de marée dynamique (95,3 % pour l'expérience 4_322 contre 79,5 % pour l'expérience 1_5 et 85,7% pour l'expérience 2). Ceci s'explique par le fait que les CIVELLES n'exploitent pas les courants « mal orientés » du début et de la fin du flot dans l'estuaire externe qui finissent par les entraîner vers l'ouest.

Le premier point du pattern écologique stipule qu'une partie des civelles doit atteindre la limite de marée dynamique.

Contrairement à ce que nous avons pu écrire précédemment (Lambert, 2002), la migration avec une horloge interne en libre cours ne semble pas en contradiction avec une traversée du système fluvio-estuarien pour une fraction importante du flux de migrants (expérience 3_331), sous réserve de lui affecter une périodicité de 13 h et une durée d'activité de 240 min. McCleave et Wippelhauser (1987) affirmaient également qu'une migration calée sur les

conditions de migration en entrée d'estuaire permettait d'atteindre la zone fluviale de la rivière Penobscot située à 30 km. Par contre, ils trouvaient des durées d'activité plus faibles (190 min) et des périodicités en libre cours également plus faibles (10 à 12 h). Une réduction de la durée d'activité (expérience 3_322) diminue sensiblement la réussite de la traversée. De plus, la durée moyenne de transit trouvée dans nos simulations est largement supérieure aux quelques jours de comportement en libre cours observé par McCleave et Wippelhauser (1987). Les solutions trouvées ici sont donc contradictoires avec les observations américaines.

Avec une horloge resynchronisée, une durée d'activité de 180 min, proche de celle observée par Wippelhauser et McCleave (1988) s'avère une solution acceptable pour atteindre la limite de marée dynamique (expérience 4_322). Les expériences avec une telle horloge montrent logiquement que la périodicité propre de l'horloge n'influe plus sur la migration. Effectivement, c'est maintenant le zeitgeber « étale de basse mer » qui rythme le comportement. Dans la mesure où les CIVELLES le perçoivent sans ambiguïté, il n'y a finalement plus de différence avec un rythme exogène calé sur le cycle tidal. Il serait intéressant de réaliser des expériences numériques pour comparer des CIVELLES avec des rythmes endogène ou exogène dans la cas d'une perception bruitée du zeitgeber. Cela nécessitera d'approfondir la simulation des règles de comportement (perception et locomotion) telles que théorisées par Lorenz (1984).

Le deuxième point du pattern impose qu'une partie des animaux restent dans l'estuaire moyen. Dans les 6 expériences retenues, la proportion d'ANIMAUX encore en aval de la limite de salure des eaux au bout de 28 jours de simulation varie entre moins de 1 ‰ (expériences 1_5 et 2) à 7,8 ‰ (expérience 3_332). Ces valeurs, finalement faibles, posent problème. D'autant que le maximum correspond à une expérience qui ne permet qu'à 13 % des civelles d'atteindre la limite de marée dynamique. Un moyen de résoudre ce problème est de revenir sur le choix de la durée pendant laquelle les CIVELLES gardent leur comportement d'utilisation préférentielle des courants de marée. Implicitement, dans nos expériences, elle est de 28 jours. La réduction de cette durée permet d'augmenter la rétention en estuaire mais diminue la réussite de la traversée totale de l'estuaire. Afin d'illustrer cette idée, nous avons calculé les proportions d'animaux en aval de la limite de salure des eaux et en amont de la marée dynamique en fonction de la durée du comportement migratoire (Figure 74). Pour ce faire, nous avons utilisé la méthode non paramétrique de Kaplan-Meier d'estimation d'une fonction de répartition (Kalbfleisch et Prentice, 1980), car elle permet de tenir compte de données censurées (civelles qui n'ont pas encore dépassé la limite). Par exemple, si la durée d'activité migratoire est de 10 j, la proportion de CIVELLES avec un comportement basé sur une horloge resynchronisable

(expérience 4_322) en aval de la limite de salure des eaux est de 21,5 % et de 56,0 % en amont de la limite de marée dynamique. Ces résultats semblent plus acceptables que ceux obtenus au bout de 28 jours (respectivement 95,3 % et 0,5 %). Par contre, une activité migratoire avec une horloge en libre cours (expérience 3_331) pendant 10 jours conduit à une rétention en aval de la limite salure des eaux de 78,3 % des CIVELLES (au lieu de 50 %) et à une migration jusqu'à la limite de marée dynamique de 8,8 % des INDIVIDUS (au lieu de 13,0 %). Cette réduction n'a donc d'intérêt que pour les séries d'expériences 1, 2 et 3 à forte proportion d'animaux en limite de marée dynamique.

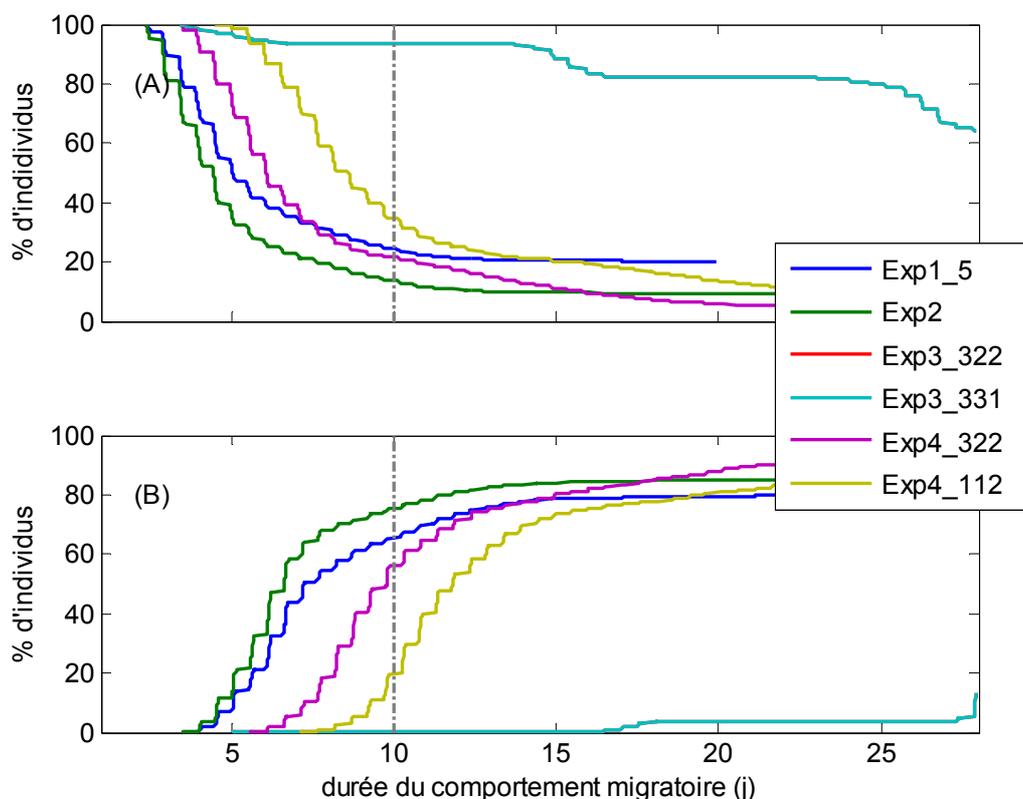


Figure 74 : Proportion d'individus (A) en aval de la limite de salure des eaux et (B) en amont de la limite de marée dynamique calculé par la méthode Kaplan-Meier pour les 6 expériences retenues.

Une modélisation explicite de cette durée d'activité migratoire permettrait d'affiner ces proportions. Elle pourrait se baser soit sur des considérations énergétiques (temps dans la colonne d'eau), soit sur le développement ontogénique (voir à ce sujet la simulation de l'âge pigmentaire proposée par Briand *et al.*, soumis-a), soit sur la cinétique des caractéristiques physiologiques (Lambert *et al.*, 2003c; Edeline *et al.*, 2004).

La structuration transversale du flux simulé montre que les CIVELLES utilisant de façon optimale (expérience 2) ou suboptimale (première et quatrième séries d'expériences) les courants vers l'amont ont tendance à migrer préférentiellement sur la rive gauche dans l'estuaire moyen, en contradiction avec le troisième point du pattern. Il faut que leur comportement conduise à une errance dans la zone estuarienne pour que les animaux se répartissent différemment entre les rives (expériences 3_322 et 3_331). Cette incohérence peut s'expliquer par un choix inadapté de localisations de départ. Dans ce cas, la répartition uniforme en limite ouest de l'estuaire maritime serait à rejeter. On peut au contraire considérer cette répartition initiale comme valide. Il faudrait alors intégrer dans le simulateur des déplacements actifs des CIVELLES vers la rive droite, au moins durant une partie de la migration en imaginant, par exemple, des déplacements advectifs suivant le gradient de salinité existant entre les deux rives dans l'estuaire moyen (Sottolichio, 1999). Des études complémentaires sont donc nécessaires pour choisir entre ces alternatives. Sont envisageables des cartographies des densités de civelles dans l'estuaire externe ou des suivis de civelles marquées relâchées dans l'estuaire moyen. La réussite de ces deux approches reste aléatoire du fait de la faible densité d'animaux en estuaire externe dans le premier cas, de la difficulté de récupération des animaux dans l'estuaire moyen et des modifications probables du comportement par le marquage dans le second cas (Cantrelle, 1984; Lambert *et al.*, 2003a).

15.4. Conclusion

Ces premières expériences numériques ont prouvé que le simulateur était opérationnel pour accompagner la recherche sur le comportement migratoire des civelles dans l'estuaire de la Gironde.

Il s'est avéré au final plus difficile que prévu de choisir entre les différentes expériences. Un comportement avec une horloge non resynchronisée (expérience 3_322) donne les résultats les plus compatibles avec le pattern à condition que les civelles gardent longtemps leur activité migratoire, ce qui est en contradiction avec le comportement en libre cours chez la civelle. Un comportement avec une horloge synchronisée conduit à une migration de la quasi totalité des civelles jusqu'en limite de marée dynamique. Il faut alors réduire sensiblement la durée d'activité migratoire pour obtenir des résultats acceptables.

Au final, ce travail de simulation nous a montré que non seulement les mécanismes éthologiques d'utilisation des courants de marée devaient être étudiés finement mais aussi qu'il ne fallait surtout pas négliger les mécanismes d'abandon du comportement migratoire, pour lesquels nous commençons seulement à avoir quelques informations. Il n'empêche qu'une activité des civelles rythmée par une horloge interne synchronisée reste l'hypothèse la plus vraisemblable.

16. FONCTIONNEMENT THEORIQUE D'UNE HORLOGE INTERNE

Une horloge interne à la base du comportement migratoire des civelles est le mécanisme fondamental (*cf* paragraphe 12) sur lequel nous avons construit notre simulateur (*cf* paragraphe 14). Les expériences *in silico* (*cf* paragraphe 15) nous ont montré l'importance de la synchronisation de l'horloge interne. Nous avons choisi de simuler les résultats du fonctionnement d'une horloge interne (réponse binaire périodique) sans toutefois chercher à reproduire son mécanisme propre. Il existe pourtant dans la littérature des éléments permettant d'approfondir son fonctionnement.

L'objectif de cette partie est donc de définir et d'explorer un modèle théorique d'horloge interne susceptible de reproduire le rythme circatidal observé chez la civelle.

16.1. Pattern de fonctionnement d'une horloge interne

Fidèles à notre méthode de modélisation, nous avons défini un pattern qui résume les caractéristiques du fonctionnement d'une horloge interne telles que nous les supposons dans le cas de la civelle en migration.

Ce modèle doit (i) s'appuyer sur une structure en accord avec la théorie des horloges internes (ii) présenter une périodicité en libre cours variant entre 10 et 12 heures, (iii) permettre une période d'activité proche de 190 min, (iv) pouvoir se synchroniser avec un signal marée. Les trois derniers points s'appuient sur les expérimentations de Wippelhauser et McCleave (1988) et sur les conclusions de la synthèse bibliographique réalisée au 12.3

16.2. Synthèse des différents modèles

Les modèles théoriques d'horloges internes sont des moyens pour définir un jeu minimal de causes et d'effets suffisant pour décrire le fonctionnement des cycles biologiques tels qu'ils sont sensés opérer (Dunlap, 1999). Il est fort probable que la réalité biochimique soit plus complexe mais ces outils ont un réel intérêt heuristique dans la mesure où ils reproduisent les principales caractéristiques attendues d'une horloge interne, i. e. (i) une périodicité propre en l'absence de stimuli externes, (ii) une capacité à se synchroniser avec des cycles du monde extracellulaire ou extraorganisme.

Dans la mesure où les développements concernant les horloges circadiennes sont nombreux (Lema *et al.*, 2001), nous avons choisi de nous inspirer de cette littérature pour mener l'exploration du fonctionnement théorique d'une horloge interne associée à un comportement cyclique en phase avec la marée.

Le principe général du mécanisme de toute horloge interne semble être une rétroaction négative d'une ou plusieurs molécules spécifiques qui affectent directement ou indirectement la transcription de leur propre gène (Dunlap, 1999). Cette idée remonte au modèle de Goodwin (1965) qui simule à l'aide de trois équations différentielles, les concentrations d'ARNm, d'une protéine et d'un facteur inhibiteur de la transcription. Olde-Scheper *et al.* (1999b) l'ont repris en considérant que la protéine effective, celle capable d'exprimer le rythme, inhibait la production d'ARN messenger (Figure 75 A). Sous réserve d'introduire des non linéarités dans les productions et un délai entre celles de l'ARNm et de la protéine, le système se réduit à deux équations différentielles tout en reproduisant correctement les caractéristiques d'une horloge interne (Olde-Scheper *et al.*, 1999a). Lema *et al.* (2000) ont encore simplifié ce modèle en ne considérant plus la dynamique de la production d'ARNm sous forme d'une équation différentielle mais d'une fonction hyperbolique de la concentration en protéine effective (Figure 75 B).

Ces approches n'intègrent pas de boucles de rétroaction positive comme dans les travaux de Smolen *et al.* (2001) sans que cela ne diminue la robustesse des oscillations à des variations des paramètres (Smolen *et al.*, 2002). Elles ne cherchent pas non plus à intégrer le phénomène de compensation vis à vis de la température comme celui proposé par Ruoff et Rensing (1996).

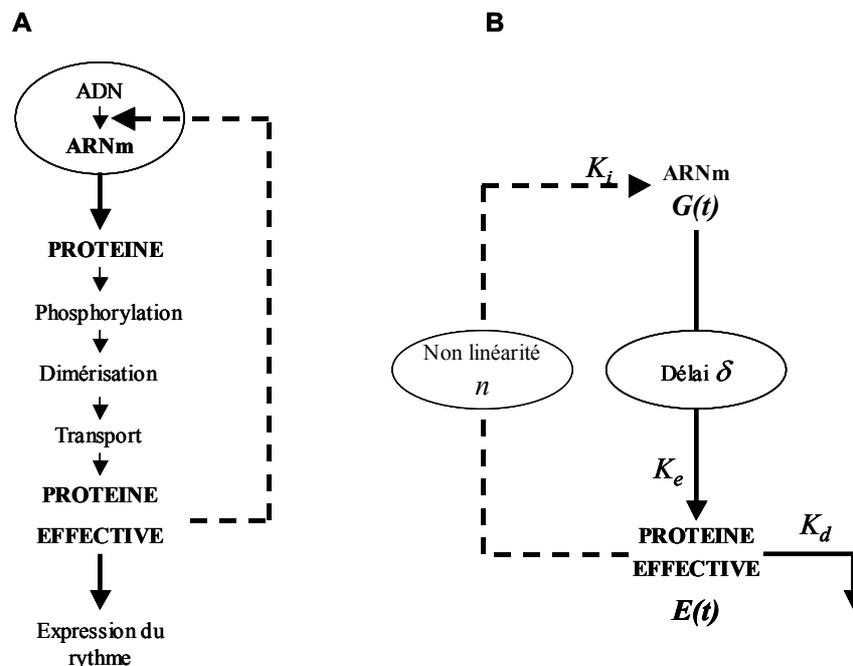


Figure 75: Représentation schématique des éléments biologiques de la cascade de la synthèse protéique, supposée être élémentaire pour générer un rythme circadien A) d'après Olde-Scheper et al. (1999a). B) d'après Lema et al. (2000). Voir le texte pour la définition des termes

Nous avons retenu le modèle de Lema et al. (2000) qui se veut simple, général, interprétable en terme moléculaire et biologiquement réaliste. Il est le plus parcimonieux avec seulement cinq paramètres. Par ailleurs, il offre la possibilité de simuler des périodicités entre 8 et 40 heures, alors que l'exploration du modèle de Olde-Scheper et al. ne permet pas de reproduire des périodes inférieures à 13 heures (Olde-Scheper et al., 1999a). Enfin, comme les autres modèles, il offre la possibilité de synchroniser les oscillations avec des fluctuations périodiques de l'environnement, sous forme d'impulsions courtes ou de phénomènes continus.

Les équations du modèle de Lema et al. (2000), traduction mathématique de la Figure 75 B, sont les suivantes :

$$\frac{dE(t)}{dt} = K_e G(t - \delta) - K_d E(t) \quad (1)$$

$$G(t - \delta) = \frac{1}{1 + \left[\frac{E(t - \delta)}{K_i} \right]^n} \quad (2)$$

t est le temps en heure, E le niveau de protéine effective induisant le rythme (dans une unité quelconque), G le niveau d'activation du gène responsable de la synthèse protéique. L'équation (1) résume la dynamique de l'horloge en stipulant que la variation de la concentration de la protéine à l'instant t est égale au bilan entre sa production et sa dégradation. Le premier terme est proportionnel (K_e) au niveau d'activation du gène à l'instant $t - \delta$. Le paramètre δ , correspondant au délai entre le début de la synthèse de l'ARNm et la fin de celle de la protéine effective, permet de masquer toutes les réactions biochimiques intermédiaires. La dégradation est proportionnelle (K_d) à la concentration de protéine effective à l'instant t . L'équation (2) simule la rétroaction négative de la protéine effective sur l'activation du gène sous forme d'une fonction hyperbolique. La non linéarité de ce processus est introduite par le coefficient de Hill n . K_i est le coefficient d'inhibition.

La définition d'un seuil délimitant des fenêtres pendant lesquelles les processus sont possibles (Rensing et al., 2001) permet de régler la relation entre la concentration de la

protéine effective, variable continue, et le comportement de la civelle, réponse binaire (actif ou passif) dans le cas du transport tidal sélectif. Dans notre cas, nous supposons que la civelle devient active et nage dans la masse d'eau lorsque le niveau de la protéine dépasse une certaine valeur. En dessous de ce seuil, elle est inactive et se réfugie sur le fond.

16.3. Méthodes d'analyse

La résolution d'un système d'équations comme celles proposées n'est possible que numériquement. Nous avons donc fait appel à la procédure « dde23 » de Matlab qui implémente la méthode de Runge-Kutta dans le cas d'équations différentielles avec retard (Shampine et Thompson, 2001).

La recherche de périodicité s'inspire de la démarche mise oeuvre par Wippelhauser et McCleave (1988) et synthétisée récemment par Levine *et al.* (2002). Elle intègre un corrélogramme, un périodogramme basé sur une transformée de Fourier du signal et une analyse spectrale par maximum d'entropie (MESA). Le déphasage entre le niveau de protéine effective et la chronique des vitesses de courants a été calculé en estimant le décalage entre les pics des deux séries (Levine *et al.*, 2002). L'efficacité du transport tidal sélectif associé à une horloge a été évaluée en s'inspirant des travaux de Hill (1991) présentés au paragraphe 12.1.3.

16.4. Calage sur une périodicité circatidale en libre cours

Lema *et al.* (2000) ont fixé les paramètres du modèle pour obtenir une horloge circadienne de périodicité 22,9 h (Tableau 16). Parmi les 5 paramètres du modèle, le retard δ montre la plus grande sensibilité vis à vis de la périodicité de l'horloge (Lema *et al.*, 2000). En gardant pour les autres paramètres les valeurs de référence proposées par ces auteurs, le modèle exhibe pour des valeurs de δ comprises entre 3,2 et 4,1 h des cycles dont la gamme de périodicité est celle trouvée dans les expériences de libre cours de Wippelhauser et McCleave (1988). Pour un rythme d'activité précisément de 12,4 h, le délai est de 4,0 h. Nous avons retenu pour la suite de l'exploration une valeur de δ de 3,5 induisant un rythme de 10,9 h, légèrement inférieur à celui de la composante lunaire du cycle de marée (12,4 h).

Tableau 16 : Valeurs des paramètres retenues par Lema *et al.* (2000) pour une horloge circadienne

Paramètre	Valeur
K_d	0,4
K_e	1,0
K_i	0,04
n	2,5
δ	8

La Figure 76 présente l'évolution des niveaux de protéine effective et d'activation du gène pour une horloge en libre cours. Comme pour une horloge circadienne, les courbes s'éloignent d'une sinusoïde régulière. Dans les expériences de libre cours de Wippelhauser et McCleave (1988), la présence des civelles dans la colonne d'eau était enregistrée pendant 190 min. En supposant que cette valeur corresponde à la durée d'activité d'une civelle, le seuil de protéine effective correspondant est de 0,2684.

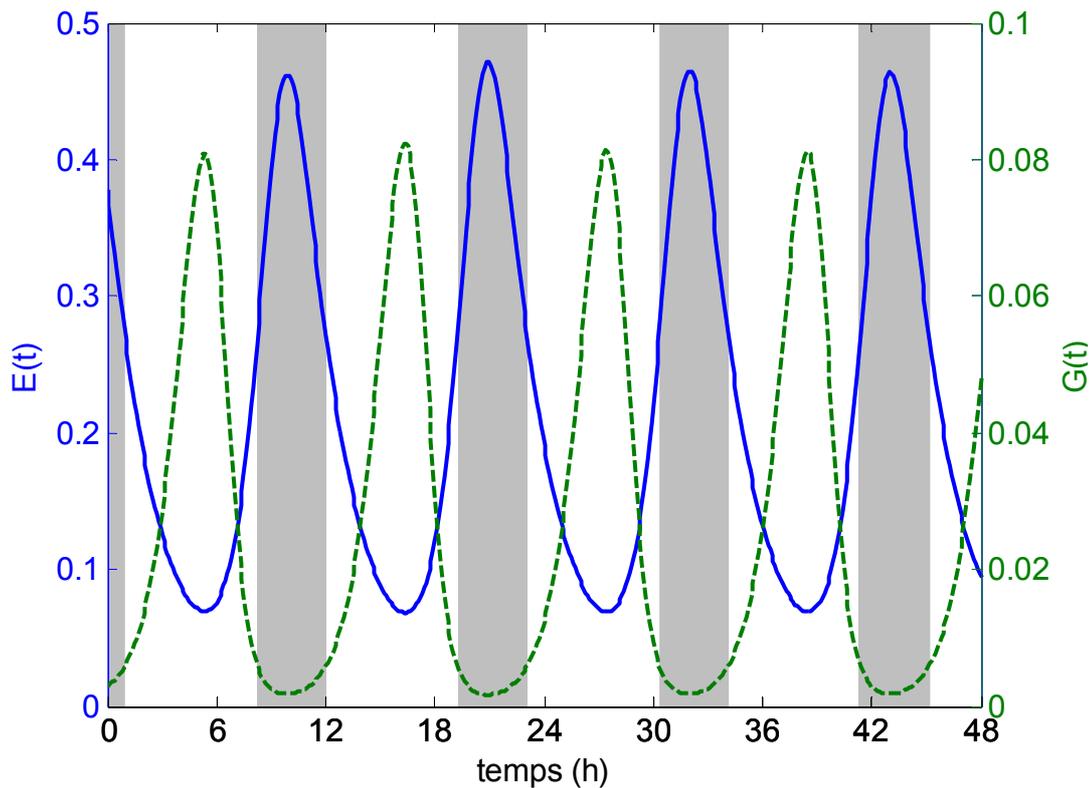


Figure 76 : Evolution du taux de protéine effective E (trait plein), du niveau d'activation du gène G (trait discontinu) et des périodes d'activité (bande grisée correspondant à des taux de E supérieure au seuil de 0,2684) pour 48 heures de fonctionnement de l'horloge en libre cours

16.5. Calage de la synchronisation avec l'environnement

Après avoir calé l'horloge en libre cours et le seuil d'activation du comportement, il nous faut maintenant synchroniser cette horloge avec les fluctuations environnementales. Nous avons considéré deux signaux tous deux issus de l'évolution de la vitesse du courant d'une marée à composantes lunaire et solaire.

Le premier signal U représente l'intensité de la vitesse du courant. Il s'écrit simplement (cf. paragraphe 12.1.3).

$$U(t) = 0,75 \cos\left(\frac{2\pi}{12,4}t\right) + 0,25 \cos\left(\frac{2\pi}{12,0}t\right)$$

Les vitesses sont exprimées en unité de distance par heure (UD h⁻¹). Les valeurs positives correspondent aux courants de flot, les négatives à ceux de jusant. U vaut 1 UD h⁻¹ lors des flots de vives eaux, -1 UD h⁻¹ lors des jusants de mortes eaux. Une utilisation sélective de tous les courants de flot conduit à déplacement net positif moyen de 0,25 UD h⁻¹ vers l'amont. Le périodogramme de ce signal donne une périodicité à 12,6 h, le MESA à 12,3 h.

Le deuxième signal U_{BM} correspond à des impulsions d'une heure centrée sur l'étale de basse mer. Il s'écrit de la manière suivante.

$$U_{BM}(t) = \begin{cases} 1 & \text{si } U(t-0,5) < 0 \text{ et } U(t+0,5) \geq 0 \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

16.5.1. Mode de synchronisation

Classiquement, il est admis que l'environnement affecte les oscillations circadiennes au travers de la modulation de la synthèse ou de la dégradation de molécules clé (Dunlap, 1999). Nous avons modifié l'équation (1) pour intégrer des synchroniseurs S_e et S_d qui modulent respectivement K_e et K_d .

$$\frac{dE(t)}{dt} = K_e [1 + S_e(t - \delta^*)] G(t - \delta) - K_d [1 - S_d(t)] E(t) \quad (3)$$

avec δ^* le délai entre la fin de la cascade de la synthèse protéique et l'action du synchroniseur S_e .

Cela nous a permis de tester six modes de synchronisation :

(H1) : la vitesse du courant favorise la production de la protéine effective durant le flot et l'inhibe durant le jusant au moment de la transcription du gène de l'horloge. Dans ce cas, S_e est égal à U , δ^* vaut δ et S_d reste nul. Le taux d'activité du gène ($2K_e$) est maximale pour les flots de vives eaux, nulle pour les jusants de mortes eaux.

(H2) : La seule différence par rapport à l'hypothèse précédente est que la vitesse du courant intervient à la fin de la cascade de la synthèse protéique ($S_e = U$, $\delta^* = 0$, $S_d = 0$)

(H3) : L'étale de basse mer déclenche une synthèse importante de protéine pendant une heure au moment de la transcription du gène de l'horloge. ($S_e = 4U_{BM}$, $\delta^* = \delta$, $S_d = 0$)

(H4) : Identique à l'hypothèse précédente mais le stimulus « étale de basse mer » intervient à la fin de la cascade de la synthèse protéique ($S_e = 4U_{BM}$, $\delta^* = 0$, $S_d = 0$)

(H5) : La vitesse du courant inhibe la dégradation de la protéine effective pendant le flot et l'active durant le jusant ($S_e = 0$, $\delta^* = 0$, $S_d = U$)

(H6) : La dégradation de la protéine effective est inhibé pendant une heure autour de l'étale de basse mer ($S_e = 0$, $\delta^* = 0$, $S_d = U_{BM}$)

16.5.2. Résultats

Le Tableau 17 résume les résultats des différents essais de synchronisation.

Tableau 17: Synthèse des résultats des différentes hypothèses de synchronisation d'une horloge circatidale

Hypothèse de synchronisation	Périodicité de la production protéique (h)	Phase mini et maxi avec S_e ou S_d (h)	Durée mini et maxi de la phase active (h)	Déplacement net (UD h ⁻¹)
Utilisation optimale des flots	-	-	-	0,25
Horloge en libre cours	10,9		[3,2 ; 3,2]	0.17
(H1) $S_e = U$, $\delta^* = \delta$, $S_d = 0$	12,4	[-1,2 ; 0,5]	[4,9 ; 5,5]	-0,18
(H2) $S_e = U$, $\delta^* = 0$, $S_d = 0$	12,4	[-1,2 ; 0,5]	[4,9 ; 5,5]	0.17
(H3) $S_e = 4U_{BM}$, $\delta^* = \delta$, $S_d = 0$	12,4	[-0,8 ; -0,9]	[5,3 ; 5,4]	0,05
(H4) $S_e = 4U_{BM}$, $\delta^* = 0$, $S_d = 0$	12,4	[-2,7 ; -2,5]	[5,3 ; 5,4]	0,22
(H5) $S_e = 0$, $\delta^* = 0$, $S_d = U$	12,4	[-1,6 ; -0,6]	[6,1 ; 6,4]	0,13
(H6) $S_e = 0$, $\delta^* = 0$, $S_d = U_{BM}$	12,4	-	-	-0,50

Toutes les hypothèses conduisent à une production de protéine effective sur un rythme de 12,4 h très proche de la composante lunaire du cycle de marée. Elles augmentent systématiquement la durée de la phase active. Cette augmentation combinée avec un déphasage variable d'une hypothèse à l'autre par rapport au synchroniseur conduit à des déplacements nets soit vers l'aval (hypothèses 1 et 6) soit vers l'amont (hypothèse 2 à 5). Le déplacement net vers l'amont le plus important est obtenu en synchronisant sans retard

l'horloge avec l'étales de basse mer. Il est même meilleur que celui calculé pour une horloge en libre cours du fait de l'augmentation de la période active. La Figure 77 illustre le synchronisme entre la synthèse protéique et la vitesse du courant ; la Figure 78 montre le déplacement induit par ce comportement pour cette hypothèse.

Avec l'hypothèse 6 de synchronisation, l'allure du cycle de synthèse protéique devient instable rendant le synchronisme avec les marées aléatoire. Le déplacement net est alors globalement orienté vers l'aval.

16.6. Discussion

Globalement, nous avons réussi à ajuster une horloge de Lema produisant un rythme circatidal en libre cours et synchronisable par des cycles tidaux. Nous avons su paramétrer un modèle d'horloge pour qu'il reproduise le pattern. Le meilleur résultat est obtenu en synchronisant sans retard l'horloge avec l'étales de basse mer.

Toutefois, deux points méritent discussion. Tout d'abord, la prise en compte dans le modèle du courant comme synchroniseur conduit à augmenter la durée de la période active tendant à la rapprocher de celle du flot. Dans la mesure où les expériences en libre cours soient réalisées à vitesse constante non nulle, nous aurions du, dès le calage de l'horloge, tenir compte de l'influence du courant. Par exemple si l'on considère que l'expérience de libre cours présentée au paragraphe 16.4, est réalisée à une vitesse constante égale à la moyenne de celles durant les flots ($0,5 \text{ UD s}^{-1}$), la valeur de K_d de 1 correspondrait pour moitié à l'influence du courant. Cette correction limiterait alors l'augmentation à une heure de la durée de la phase active induite par le synchronisme. Cette augmentation résiduelle peut donc être considérée comme une prévision secondaire vérifiable. Si les expérimentations ne permettaient pas de montrer une variation de la phase active avec l'intensité du courant de synchronisation, il faudrait alors imaginer un mécanisme plus complexe basé sur un seuil qui change avec le niveau moyen de protéine effective (sorte de rétroaction par accoutumance de la cellule à la protéine effective).

Le deuxième point concerne la difficulté de synchroniser la période active avec le flot. Il est logique d'obtenir un déphasage entre flot et période active si le courant influe au début de la synthèse protéique. Ce déphasage est réduit si l'on suppose une action sous forme d'impulsion au moment de la basse mer. C'est la déformation dissymétrique du signal protéique qui masque partiellement le déphasage. Le meilleur synchronisme (en termes de phase) est obtenu avec des actions sans délai de l'étales de basse mer même si cette absence de délai apparaît en contradiction avec le principe de l'horloge qui repose sur une rétroaction avec retard de la protéine effective sur sa production. Une piste à explorer serait

une action avec un délai compris entre 0 et celui de rétroaction, solution biologiquement plus acceptable qui signifierait qu'une des réactions de la cascade est sensible au courant.

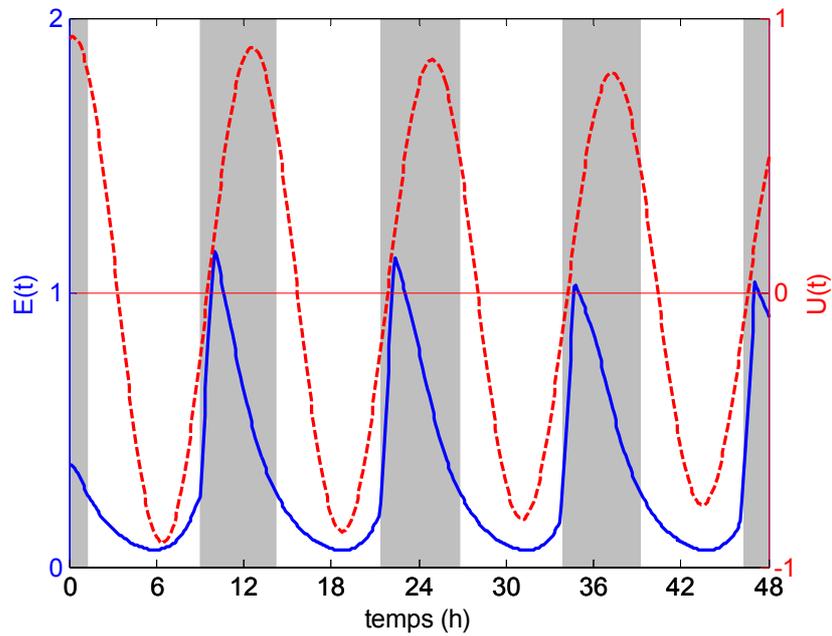


Figure 77 : Evolution de la teneur de protéine effective pour une horloge dont l'étale de basse mer entraîne sans délai un pic de production protéique pendant 1h

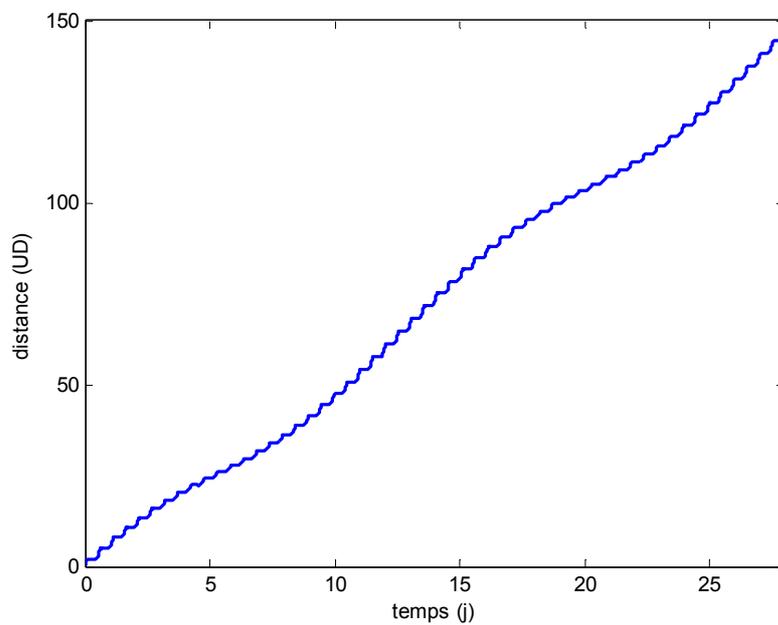


Figure 78 : Distance parcourue par un individu ayant une horloge interne dont la basse mer influence sans délai la production protéique durant 1 h

16.7. Perspectives

Cette exploration théorique ne sera confirmée que s'il est possible de trouver une molécule qui soit reliée à l'activité locomotrice et dont la cinétique ne contredit pas celle simulée. Même si elles ne sont pas de nature peptidique, les hormones thyroïdiennes (T3 et T4) sont des candidates potentielles. En effet, elles sont depuis longtemps associées au potentiel de migration de la civelle (Fontaine et Callamand, 1941) et ont été invoquées dans la transition comportementale en limite de marée dynamique (McCleave et Wippelhauser, 1987). Des différences d'hormones thyroïdiennes ont été trouvées entre des civelles escaladant une chute d'eau et d'autres capturées en estuaire (Castonguay *et al.*, 1990). Plus récemment, Edeline *et al.* (2004) ont relié le statut thyroïdien des civelles à des comportements migratoires. Par ailleurs, une horloge interne circadienne influençant la production de T4 a été mise en évidence pour la première fois chez un scianidé américain (Leiner et McKenzie, 2001). Toutefois, les hormones thyroïdiennes pourraient ne pas être les messagers recherchés du comportement mais plutôt leurs variations être la conséquence de modifications de l'activité locomotrice (Youngson, 1989).

Ce travail concerne une horloge circatidale. Toutefois, l'hypothèse actuellement la plus admise est qu'un rythme circatidal est sous l'influence d'une horloge double circalunadienne (Palmer et Williams, 1986; Williams, 1998). Comme la périodicité circalunadienne est proche d'une période circadienne, 12,4 contre 12,0 h et comme, par principe, une horloge peut se synchroniser sous l'influence de l'environnement sur des périodes légèrement différentes de la sienne, une horloge circadienne peut donc tout à fait être opérationnelle pour engendrer un rythme circalunadien. Palmer (1995) a d'ailleurs émis l'hypothèse, à partir d'arguments sur les avantages évolutifs, que l'horloge double circalunadienne s'appuierait en fait sur deux horloges circadiennes.

Nous avons testé la possibilité de coupler deux horloges circadiennes de Lema pour obtenir un rythme circatidal. Cela revient à considérer l'interaction de deux protéines effectives, a et b, qui toutes deux déclenchent l'activité de l'animal. Après essais erreurs, nous avons réussi à les coupler en considérant qu'une horloge servait de synchroniseur à l'autre (Figure 79). Plus concrètement, 10 % de chaque protéine effective inhibe avec retard la production de l'autre protéine. Dans ces conditions, et sous réserve que les conditions initiales des deux protéines ne soit pas égales, les deux horloges se calent en opposition de phase, et la périodicité du signal résultant est de 12,4 h. Reste à explorer comment les facteurs de l'environnement peuvent synchroniser une telle horloge. On peut imaginer que l'une soit sensible au cycle nyctéméral, l'autre au cycle tidal, et qu'en fonction de l'importance des signaux environnementaux, l'une ou l'autre des horloges synchronise l'ensemble. Cette

spéculation permettrait d'expliquer la succession comportementale de l'anguille dans sa migration anadrome, rythme nyctéméral chez la leptocéphale, circatidal chez la civelle et à nouveau nyctéméral chez la jeune anguille jaune.

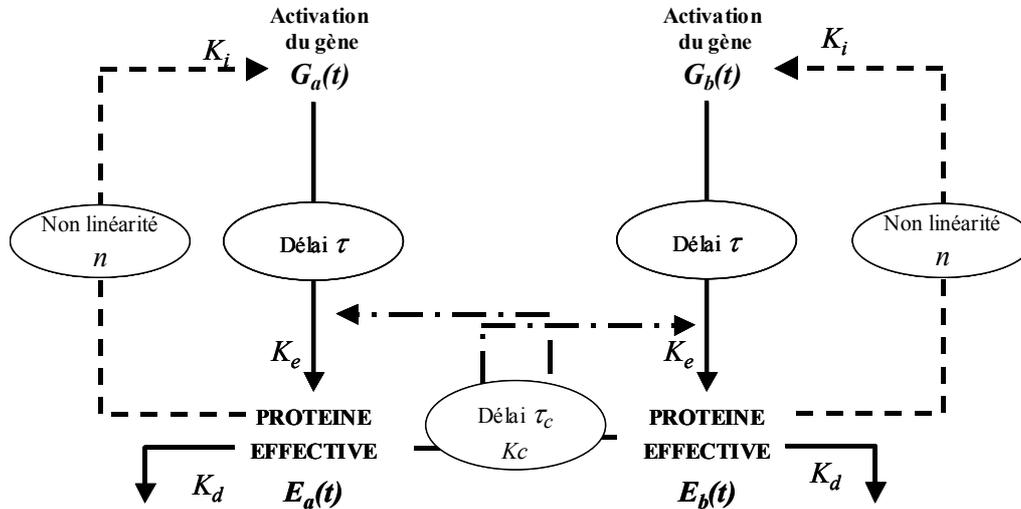


Figure 79 : Principe d'une horloge double circalunadienne, basée sur deux horloges circadiennes de Lema

Enfin, le dernier point à améliorer dans ce modèle théorique de fonctionnement de l'horloge interne avant de pouvoir l'intégrer dans le simulateur individus-centré est l'amortissement rapide de l'activité locomotrice observée dans les expériences en libre cours. L'idée serait d'élever à une puissance supérieure à 1 le niveau de protéine effective dans le terme correspondant à la dégradation.

17. BILAN DU SIMULATEUR DE MIGRATION DE CIVELLES EN ESTUAIRE

Le travail de synthèse préalable à la modélisation nous a conduit à repositionner la question de la migration des civelles en estuaire. L'orientation de la recherche des 20 dernières années sur cette question avait conduit à considérer les mécanismes mis en jeu par l'anguille comme originaux et spécifiques. Comme illustration de ce point, le dernier article français de synthèse sur le sujet (Elie et Rochard, 1994) ne fait pas allusion au transport tidal sélectif et ne cherche pas à faire des comparaisons avec d'autres espèces. Par contre, le récent bilan bibliographique sur l'anguille américaine (Nilo et Fortin, 2001) définit expressément la migration des civelles comme un transport sélectif par courant de marée. Ce positionnement est effectivement important car il ouvre sur la possibilité d'analogies avec d'autres organismes aquatiques pour lesquelles de nombreuses recherches existent (pour une revue, Forward et Tankersely, 2001). En fait, il s'agit plus d'un repositionnement car

d'après Forward et Tankersley (2001) ce mécanisme a été étudié pour la première fois par Creutzberg en 1958 sur la civelle d'anguille...

Ce transport tidal sélectif est fréquent chez les animaux aquatiques, surtout chez les larves dont les capacités de nage ne sont pas adaptées aux déplacements qu'elles doivent effectuer. Il ne semble pas, toutefois, répondre à un unique mécanisme éthologique. Pour certains animaux dont la civelle d'anguille, il correspond à un rythme endogène synchronisé sur l'environnement, pour d'autres à un rythme exogène. Il permet soit de migrer vers l'amont soit vers l'aval ou de stabuler pour un temps dans une zone particulière.

Ce travail préalable a également été l'occasion de porter un regard évolutionniste sur cette question de la migration des civelles. Il nous a obligé à ne plus considérer la finalité de la migration comme la traversée de la zone estuarienne pour rejoindre les eaux douces. La réussite, en termes évolutifs, serait plutôt de permettre à une fraction d'individus de rester en estuaire et à une autre de franchir la limite de marée dynamique. On peut même aller plus loin dans le raisonnement en considérant qu'un individu a intérêt à chercher à rester en zone saumâtre et que les animaux mal adaptés ou ayant expérimenté des conditions environnementales défavorables sont rejetés à l'amont même si l'« échec » de certains individus peut être bénéfique pour la population (colonisation d'autres habitats). Compte tenu des conséquences importantes pour le fonctionnement de la population, cet affaiblissement du caractère obligatoire de la migration chez l'anguille mérite à l'évidence encore réflexions et approfondissements. A noter que cette nouvelle position converge avec les travaux sur l'histoire saline des anguilles concluant à une catadromie facultative chez les anguilles tempérées (Tsukamoto et Arai, 2001).

L'analyse de captures expérimentales de civelles d'anguille dans l'estuaire de la Gironde nous a permis de préciser la structure spatiale des abondances dans cet estuaire. Nous avons utilisé cette structuration pour définir le pattern écologique utile au processus de modélisation. La structure temporelle, quant à elle, nous a permis d'avancer des hypothèses sur l'influence des facteurs de l'environnement qui pourraient être intégrés dans une modélisation pluri-saisonnière du phénomène.

A partir des éléments de cette synthèse préalable susceptibles d'être intégrés dans un pattern écologique, nous avons choisi d'en retenir trois pour asseoir notre travail de modélisation : (i) une partie des civelles doit atteindre la limite de marée dynamique, (ii) une autre fraction doit rester dans l'estuaire moyen, (iii) les densités de civelles entre les rives ne sont pas différentes. Trois autres points pourront être incorporés au pattern pour des améliorations futures du simulateur.

Si l'identification du mécanisme de base mis en jeu lors du transport tidal sélectif a été facile dans le cas de la civelle - rythme endogène -, il a été beaucoup plus délicat de choisir parmi les facteurs de l'environnement celui (ou la combinaison de ceux) qui joue le rôle de

synchroniseur. A l'évidence, il y a nécessité d'expérimentations complémentaires. Pour poursuivre notre travail, nous avons considéré les deux hypothèses nous paraissant les plus acceptables, soit l'horloge fonctionne en libre cours lors de la traversée estuarienne soit elle se synchronise à chaque étale de basse mer.

Nous avons ensuite implémenté une nouvelle version du simulateur de migration des civelles en estuaire s'appuyant sur une représentation plus correcte du support de vie et des mécanismes éthologiques. Cette étape marque la fin des deux premières phases du processus de modélisation de Wiegand *et al.* (2003).

Les résultats obtenus confirment l'importance de l'horloge interne et de son synchronisme dans l'efficacité du transport tidal sélectif chez la civelle. Ils n'écartent pas un fonctionnement en libre cours même si le calage des paramètres trouvé est en contradiction avec les observations de terrain. Ils montrent aussi toute la complexité induite par la variabilité des champs de vitesse et par des différences même modestes d'utilisation des courants par les animaux. Même avec une horloge resynchronisée, l'accord avec les points du pattern n'est pas total. Il est difficile d'obtenir des abondances comparables entre les rives. Cela nous a amené à insister sur l'importance d'un élément du transport tidal que nous avons négligé dans cette version du simulateur : les mécanismes d'abandon du comportement d'utilisation préférentielle des courants de marée. Par rapport au cycle de modélisation, nous considérons que la troisième étape n'a pas permis de définir les paramètres du modèle conduisant avec une compatibilité avec le pattern. Cela nous impose donc de revenir à la première phase pour intégrer le mécanisme d'abandon du transport tidal sélectif.

Par ailleurs cette première utilisation du simulateur a mis en exergue la difficulté à interpréter les résultats qui « souffrent » finalement dans ce type de modélisation d'une très (trop) grande richesse (Megrey *et al.*, 2002). A l'évidence, il faudra poursuivre l'effort de définition d'outils pertinents de présentation et d'interprétation des résultats.

Ces simulations nous ont également incité, dans une dernière partie, à approfondir le fonctionnement d'une horloge interne. Nous avons proposé une représentation informatique compatible avec les connaissances biologiques des horloges et avec les connaissances écologiques concernant la civelle. La synchronisation par une importante synthèse protéique au moment de l'étale de basse mer a donné les meilleurs résultats, confirmant l'option choisie dans le simulateur. Nous avons également mis en évidence une augmentation de la durée de période active induite par la synchronisation qui reste à valider expérimentalement. Reste à trouver, avant d'intégrer ces mécanismes moléculaires dans les objets CIVELLE du simulateur, un moyen de reproduire la perte rapide d'activité locomotrice observée dans les expérimentations en libre cours.

Au bilan, ce travail, comme bien d'autres en modélisation, permet autant d'avancées dans la structuration des connaissances existantes que dans la production d'idées nouvelles. Il nous oblige à préciser un mécanisme sous estimé et permet d'envisager des développements futurs intéressants. Enfin, il représente bien évidemment quelques nombreuses heures de programmation dont la valorisation effective ne peut s'envisager que par une pérennisation du code produit.

CHAPITRE 4 : CONCLUSION GENERALE

Il est temps de mettre un point final à ce qui n'est qu'une étape dans une dynamique de recherche. Mais avant, nous allons dresser le bilan de la démarche, rappeler les avancées de ce travail en précisant l'importance scientifique et l'intérêt pour la gestion des résultats trouvés. Enfin, puisqu'il est si difficile de mettre un point final, nous le remplacerons sans trop de scrupules par des points de suspension en forme de perspectives.

1. BILAN DE LA DEMARCHE

1.1. Une même méthode pour étudier plusieurs phénomènes

□ *Modélisation expérimentale orientée par les patterns*

La modélisation a été l'approche privilégiée tout au long de ce travail de recherche. Nous l'avons appliquée à la dynamique de la fraction de population de l'anguille dans un réseau hydrographique, aux déplacements des civelles en estuaire ainsi qu'au fonctionnement d'une horloge interne. Afin d'éviter d'errer dans le labyrinthe de la modélisation, nous avons suivi la méthode Wiegand *et al.* (2003) comme un fil d'Ariane. Rappelons, que dans un premier temps, il s'agit de définir un pattern écologique et de construire un modèle susceptible de reproduire ce pattern. Puis, il faut déterminer les paramètres à tester, leur gamme de variation ainsi que des hypothèses alternatives. Ensuite, une comparaison systématique des résultats des simulations avec le pattern est menée. Enfin, des prévisions secondaires vérifiables sont définies. Cette démarche expérimentale (Grimm *et al.*, 1996; Mullon *et al.*, 2003) permet d'appréhender la réalité du monde virtuel créé et de progresser dans la connaissance des phénomènes étudiés. C'est d'ailleurs la mise en œuvre rigoureuse de cette démarche qui rend particulièrement puissante la modélisation numérique, comme d'ailleurs l'approche empirique.

Il est clair que la définition des patterns, ces structures caractéristiques et clairement identifiables dans la nature ou dans les données de la nature (Grimm *et al.*, 1996), constitue l'étape clé du processus de modélisation. Ils nous ont permis de définir la granularité du modèle, en particulier les échelles spatiales et temporelles de représentation des phénomènes, le niveau de précision des processus. Ils nous ont surtout donné des éléments pour caler les paramètres des processus biologiques pour lesquels nous ne disposons pas d'informations. Pour le modèle de dynamique de population et pour celui de l'horloge interne, nous avons construit, à partir de synthèses bibliographiques, les patterns comme des paradigmes des phénomènes étudiés sans chercher à les ancrer dans une réalité particulière. Cela nous a conduit à « dépoussiérer » ces visions idéalisées de la réalité, activité qui constitue l'essentiel du travail scientifique (Kuhn, 1983). Le modèle de

déplacements des civelles s'est appuyé sur des observations de terrain géoréférencées même si au bilan de son utilisation, ce sont une nouvelle fois les concepts de base ayant présidé à son élaboration qui ont été critiqués.

❑ *Réductionnisme et holisme*

Pour chaque question abordée, nous avons adopté, dans un premier temps, une démarche réductionniste qui décompose le phénomène global en processus élémentaires. Elle est finalement classique en sciences et ne pose problème que si elle n'est pas suivie d'une étape de reconstruction qui permet de rassembler et d'analyser simultanément toutes les parties d'un tout. Pour le modèle de dynamique de population, après la phase d'analyse réductionniste, nous avons réussi une recombinaison holiste, certes partielle puisque la relation géniteurs-larves n'a pas été intégrée mais qui nous a permis d'explorer les interactions entre les processus et de préciser la structuration spatiale de la fraction de population d'un bassin versant. Par contre, la phase de reconstruction concernant l'étude des migrations des civelles ne peut être considérée comme terminée. Si les comportements de base de la civelle sont intégrés dans le simulateur de migration et permettent de simuler les déplacements en estuaire, il reste à intégrer le mécanisme d'abandon du transport tidal sélectif et à implémenter dans l'objet CIVELLE le fonctionnement de l'horloge interne. De même il faudra aborder le couplage des mécanismes éthologiques de la migration des civelles avec le processus de recrutement du modèle de dynamique de population. Au moment de cette reconstruction se posera le problème de l'intégration ou non des niveaux de détail imposés par un pattern du phénomène infra par rapport au niveau supra. Par exemple, faudra-t-il inclure dans les méthodes de la CIVELLE les équations de la synthèse protéique de l'horloge interne au simple la relation (si elle s'avère confirmée par des expérimentations) entre intensité du courant et durée d'activité pour des CIVELLES synchronisée avec la marée ?

❑ *Un cercle vertueux in silico in vivo*

Nous pensons qu'il est possible de définir un cercle vertueux qui relie les approches *in silico* et *in vivo*, la première aiderait la seconde à dépasser une contemplation stérile de la nature alors que la seconde éviterait à la première un découplage infructueux vis à vis de la réalité. Dans une démarche de recherche sans modélisation, l'inférence au processus sous jacent est bien souvent postérieure à l'interprétation des résultats de l'expérimentation ou de l'observation, ce qui la rend difficile et souvent infructueuse. Une approche de modélisation en accompagnement de la recherche modifie le rapport à la perception de la réalité. Elle oblige à mieux formuler *a priori* l'hypothèse à soumettre à la réalité. Elle oriente donc la construction des expérimentations ou des observations à mener, elle conduit à modifier

l'interprétation des résultats. En retour, ces approches de terrain permettent de critiquer le modèle et donc de le faire progresser.

Il est clair qu'à la suite de ce travail « très virtuel », il est important de mettre en œuvre des campagnes d'observations ou des expérimentations pour valider les résultats trouvés. Dans cet esprit, un travail de doctorat sur les profils migratoires des civelles d'anguille en estuaire est engagé afin de définir, au travers d'expérimentations, le rôle des facteurs internes et environnementaux lors des déplacements de ces animaux. Nous envisageons concernant le modèle de dynamique de la fraction de population dans un réseau hydrographique de l'appliquer dans des hydrosystèmes particulièrement bien documentés comme celui de la Vilaine.

1.2. Deux difficultés principales

La première difficulté provient de l'analyse informatique d'un objet de recherche : il est impossible de définir *a priori* les spécifications du modèle puisque au fur et à mesure des utilisations, de nouvelles spécifications apparaissent. C'est donc bien une démarche itérative qu'il faut mettre en œuvre. Les premiers résultats de la simulation des migrations estuariennes des civelles nous ont révélé l'importance du mécanisme d'abandon du transport tidal sélectif que nous avions sous estimé, nous obligeant à interrompre le cycle de modélisation et à préciser la conception du simulateur. Dans le modèle de dynamique de la fraction de population dans un bassin versant, nous avons pu paramétrer un modèle compatible avec le pattern écologique et proposer des prévisions secondaires vérifiables. Nous sommes bien conscients que si celles-ci sont réfutées par des observations de terrain, il faudra reprendre l'analyse du phénomène à modéliser.

La deuxième difficulté provient des temps de simulations. Les durées de calcul sont suffisamment longs pour différer le diagnostic sur la pertinence des choix de modélisation. Pour la dynamique de la fraction de population, la simulation sur 25 ans à un niveau de recrutement dure une dizaine de minutes ce qui conduit, pour l'exploration de 9 000 combinaisons pour 15 niveaux de recrutement, à plus de 15 jours de calcul sur un ordinateur de bureau... Pour les civelles en estuaire, la simulation pendant 45 jours de 6 vagues de migration de 900 POISSONS chacune dure en moyenne 8 heures, soit pour 27 combinaisons de paramètres près 10 jours. Il a fallu parfois laisser travailler l'ordinateur pendant les vacances pour s'apercevoir au retour qu'il y a une erreur dans le code ... Sans l'accès à la grappe de calcul du Cemagref, il aurait été difficile de mener à bien l'exploration du simulateur de migration des civelles. Au final, c'est beaucoup d'heures de travail qui ne sont que partiellement valorisées dans ce document ou dans les publications scientifiques (actuelles et futures). Elles sont par contre largement capitalisées dans les modèles eux

même. Rien n'est donc perdu à condition de se donner les moyens de pérenniser le code et d'utiliser le modèle !

2. LES APPORTS DE CE TRAVAIL

Nous nous étions fixé comme objectif de synthétiser les connaissances actuelles sur l'écologie de l'anguille, de tester quelques hypothèses et d'identifier les éléments clefs de la dynamique en nous focalisant sur la modélisation du fonctionnement d'une fraction de population d'anguille dans un hydrosystème et sur la simulation des déplacements des civelles en estuaire.

2.1. Modèle de dynamique d'une fraction de population d'anguilles dans un réseau hydrographique

Pour la première fois, un modèle de dynamique d'une fraction de population d'anguilles intègre les déplacements des animaux au sein d'un réseau hydrographique. Nous avons identifié 18 jeux de paramètres parmi 13 000 qui respectent le pattern résumant le fonctionnement d'une fraction de stock. Cette réussite prouve, jusqu'à prochaine falsification, la validité du modèle. Ces jeux de paramètres peuvent être interprétés comme autant de combinaisons de traits de vies potentiels pour l'anguille. Leur sélection nous a permis de déduire quelques éléments sur l'écologie de cette espèce. Nous avons rejeté les hypothèses d'une mortalité indépendante de la densité et d'un déterminisme du sexe au moment de la fusion des gamètes au profit d'un modèle incluant une mortalité densité dépendante et d'un déterminisme sexuel métagamique également densité dépendant. Le premier point n'est pas surprenant même si les régulations densité dépendantes sont classiquement intégrées plutôt dans la relation géniteurs-juvéniles que dans la courbe de remplacement juvéniles – géniteurs (Ricker, 1980). Le deuxième point confirme le consensus actuel sur le déterminisme du sexe chez l'anguille (Krueger et Oliveira, 1999). Enfin, la distribution des valeurs retenues montre d'une part que les jeunes stades doivent pouvoir migrer rapidement et doivent peu contribuer à la saturation d'un compartiment et d'autre part que les anguilles âgées ne sont pas nécessairement sédentaires. La modélisation des déplacements proposée ici est plus parcimonieuse que la théorie avancée par Feunteun *et al.* (2003). Les anguilles du modèle sont identiques, leur capacité de déplacement diffusif variant simplement au cours de leur vie alors que Feunteun *et al.* (2003) considèrent des anguilles « pionnières » ou « fondatrices », « résidentes » ou « nomades ». Le pattern choisi ne nous a pas obligé à intégrer cette variabilité et on peut d'ailleurs se demander si cette typologie d'individus n'est pas une illusion rétrospective, ou en d'autres termes, une conséquence du phénomène de migration plutôt qu'une cause. Restent toutefois à identifier les mécanismes

individuels (stimuli, intentions, contraintes internes, compétition) qui restent compatibles avec une diffusion au niveau de la population.

Le fonctionnement de la fraction de population ainsi simulé induit une géographie particulière des processus, avec une contrainte de l'aval du réseau hydrographique sur la dynamique. La différenciation sexuelle se déroule dans les secteurs aval, avec une dissociation des zones de différenciation des femelles et des mâles, au moins pour les forts recrutements. L'évolution de la capacité d'accueil des compartiments aval ne doit pas être trop irrégulière pour que le pattern soit le plus souvent respecté. Il faut également des effets densité-dépendants limités concernant la mortalité et le déterminisme du sexe, deux processus de bas bassins versants.

A partir de cette réification du paradigme de la dynamique de population sous forme de modèle numérique, nous avons pu élaborer un modèle discursif (Legay, 1997). Cette mise en phrase (et non plus en équations ou en langage informatique) du fonctionnement d'une population d'anguilles nous a conduit à proposer une clé d'interprétation des résultats de suivis des stocks en milieu naturel en fonction du sex ratio du stock et de la localisation des zones d'abondance des anguilles d'âge différent.

2.2. Modèle de migration des civelles en estuaire

La principale avancée du travail de simulation des déplacements des civelles en estuaire est d'avoir repositionné cette question dans la problématique plus générale du transport tidal sélectif. La civelle en a certainement perdu de son originalité, elle n'est plus la seule à utiliser les courants de marée pour migrer vers l'amont. En contrepartie, les scientifiques qui l'étudient ont gagné un corpus d'expérimentations et de théories dans lequel ils peuvent trouver des analogies.

Une deuxième avancée correspond à une remise en cause de la fonction proximale à partir d'une réflexion sur la fonction finale du comportement de migration des civelles. Il n'est plus évident que l'intérêt évolutif d'une civelle soit de réussir à traverser la totalité de l'estuaire comme le laissait penser la classification de l'anguille dans les poissons amphihalins thalossotoques (Fontaine, 1976). Cette souplesse permettrait alors une colonisation la plus large possible des différents habitats continentaux augmentant les chances de succès de croissance comme de préparation de la maturation sexuelle dans des systèmes où finalement, du fait de leur cloisonnement, les échanges sont difficiles.

Une fois ces deux points intégrés et après avoir complété la synthèse de la description phénoménologique par l'analyse de la structuration spatiale des abondances des civelles dans l'estuaire de la Gironde, nous avons construit un simulateur individus centré qui repose sur un transport tidal sélectif basé sur une horloge interne. Le choix entre les différentes

alternatives s'est avéré plus difficile que prévu. Un comportement avec une horloge non resynchronisée donne les résultats les plus compatibles avec le pattern à condition que les civelles gardent leur activité migratoire en libre cours plus longtemps que ce qui est observé expérimentalement. Un comportement avec une horloge synchronisée à chaque étale de basse mer conduit systématiquement à une migration de la quasi totalité des civelles jusqu'en limite de marée dynamique. Pour laisser des individus dans l'estuaire, il faut réduire sensiblement la durée d'activité migratoire. Ce travail de simulation nous a finalement conduit à considérer que non seulement les mécanismes éthologiques d'utilisation des courants de marée devaient être étudiés finement mais également qu'il ne fallait pas négliger ceux liés à l'abandon du comportement migratoire. Nous avons commencé à approfondir le fonctionnement théorique d'une horloge interne susceptible d'entraîner un rythme éthologique. Nous avons mis en évidence que la synchronisation de l'horloge sur le signal marée pouvait induire une augmentation de la durée d'activité. Si cette déduction théorique est validée, son intégration dans le simulateur entraînera une modification de l'exploitation du champs de vitesse par les CIVELLES avec *a priori* une réduction des temps de transit et une modification des proportions entre Garonne et Dordogne.

2.3. Bilan

Comme nous l'avons dit en introduction de ce travail, nous sommes conscients que les temps de développement nous ont limité dans l'approfondissement de l'interprétation des résultats

Certaines conclusions écologiques ne sont certainement pas aussi riches que ne le laissent présager les potentialités des outils élaborés. Il n'empêche que cette démarche de modélisation, au moins autant sinon plus durant la réflexion préalable à la conception du modèle que durant son utilisation, nous a conduit à remettre en cause quelques idées trop vite considérées comme des certitudes. Sans parler de révolution scientifique, ce « dépoussiérage » (Kuhn, 1983) de la vision idéalisée du fonctionnement d'une fraction de population d'anguilles ou de la migration des civelles en estuaire suffit, à notre avis, à justifier l'intérêt d'un tel travail.

3. INTERETS DES AVANCEES

□ *Diffusion versus advection*

Nous avons trop souvent regardé la migration anadrome des anguilles comme celle des thalassotoques, à savoir comme un phénomène strictement advectif, qui conduit les animaux à rejoindre côte que coûte un secteur du réseau hydrographique. On pourrait même remettre en cause le caractère advectif du transport tidal sélectif si l'on considère que la synchronisation de l'horloge interne est densité dépendante. En d'autre termes, si l'on

accepte que les civelles sont d'autant plus en phase avec la flot qu'elles sont nombreuses, ce mode de migration devient un déplacement suivant un gradient de densité et donc un phénomène diffusif. Cette spéculation n'est d'ailleurs pas infirmée par les expériences de Wippelhauser et McCleave (1988) qui n'obtiennent pas de rythme chez des civelles isolées alors que des rythmes sont observées sur des lots de 25 à 100 individus. En amont de la limite de marée dynamique, la décroissance des abondances avec la distance à la mer (Smogor *et al.*, 1995; Ibbotson *et al.*, 2002) est en accord avec une vision diffusive de la colonisation du réseau hydrographique.

C'est, à notre avis, donc plutôt le jeu de la diffusion et de la mortalité (McCleave, 1993) qui fait qu'une partie du stock d'anguilles (en fonction du niveau de densité et des conditions environnementales) atteint un secteur du réseau hydrographique. Il ne faut non plus négliger les processus de maturation sexuelle qui, par un déterminisme du sexe densité dépendant et un âge à l'argenteure entre les mâles et les femelles, induisent une régulation de la dynamique dans un réseau hydrographique.

□ *Des contingents chez l'anguille ?*

Cette position nous amène à remettre en cause l'existence de contingents chez l'anguille bien que Tzeng *et al.* (2003) en considèrent explicitement trois (marins, estuarien et eau douce) eu égard à l'histoire saline des individus. Rappelons qu'un contingent est défini comme un groupe d'animaux présentant un comportement divergent qui fait que le devenir des ces individus est différent des autres (Secor, 1999). Nous pensons, au contraire, que toute typologie des individus tient plus pour l'instant de l'illusion rétrospective et ne permet pas de définir des groupes pour qui nous pouvons définir *a priori* un devenir différent. D'ailleurs, Secor (1999) lui même considère que, dans le cas des anguillidés, il faudrait imaginer un trop grand nombre de contingents pour que ce concept ait un sens pour la dynamique de population.

Dans ce cadre de réflexion, les stimuli susceptibles d'indiquer des directions de déplacements (« clue » au sens d'Harden Jones, 1984) deviennent moins importants que les stimuli renseignant sur la temporalité du déclenchement et l'arrêt des comportements (« cue »). Il n'est pas à exclure que certains individus meurent simplement parce qu'ils n'ont pas atteint à temps des habitats favorables. Cette position est à rapprocher du mécanisme de dispersion-mortalité avancé par (McCleave, 1993) pour la migration transocéanique. C'est, à notre avis, une piste de recherche des plus prometteuse que d'analyser les séquences comportementales qui jalonnent la vie d'une anguille.

L'idée d'un point de vue évolutif n'est plus alors de sélectionner un comportement très précis qui conduit la majorité des individus dans un type d'habitat, mais plutôt un comportement « imprécis » qui conduit suffisamment d'individus dans des habitats favorables pour assurer le renouvellement du stock reproducteur. Dans le premier cas, le comportement devant être suffisamment complexe pour intégrer la variabilité de l'environnement en devient certainement fragile vis à vis de modifications importantes de celui-ci. Au contraire, dans le deuxième cas, il suffit d'un comportement simple, peu sensible à la variabilité et aux modifications de l'environnement, mais conduisant certainement à un fort gaspillage de la descendance.

□ *L'anguille, encore un migrateur amphihalin?*

Cette vision diffuse de la migration anadrome ainsi que le passage non obligatoire en eau douce conduisent à revenir sur la classification de l'anguille parmi les migrateurs amphihalins. A l'évidence elle reste un migrateur, puisque aucune anguille subadulte n'a jamais été capturée à proximité de la zone supposée de reproduction. Il y a bien migration entre la Mer des Sargasses et les façades européennes de l'Atlantique et de la Méditerranéen. Mais est-elle encore un migrateur amphihalin si on considère que le changement entre l'eau salée et l'eau douce dépend surtout de la densité des individus, des conditions environnementales rencontrées plutôt que d'un « besoin impérieux » d'atteindre des milieux hypotoniques ? Reste que le caractère amphihalin peut être considéré comme un héritage des ancêtres communs tropicaux des anguillidés. Mais que peut-on tirer de définitif sur ces anguilles tropicales dont l'étude ne fait que commencer si pendant plus de 100 ans on a pu considérer les anguilles tempérées, les plus étudiées, comme des migrateurs amphihalins ? Et en s'en donnant les moyens, ne va-t-on pas trouver des anguilles tropicales qui n'ont jamais connu l'eau douce ?

□ *Conséquence pour la gestion*

Nous avons volontairement positionné ce travail de recherche dans la sphère paradigmatique de la pratique scientifique. Sa vocation première est donc clairement d'analyser, de critiquer et d'améliorer les concepts communs à la communauté des chercheurs concernée par l'anguille. Travail autarcique de connaissance pour la connaissance. Pour autant, la situation alarmante du stock nous oblige à intégrer le niveau programmatique dans notre activité de recherche, *i.e.* à mobiliser ces savoirs pour donner des éléments de réponse aux questions des gestionnaires. Confrontation salutaire qui garantit une connaissance en phase avec la réalité de notre société.

Tout d'abord, il est intéressant de constater qu'à chaque échelle de représentation abordée dans ce travail est associée une question sociétale de même niveau. La compréhension du

fonctionnement à l'échelle du bassin versant permettra d'évaluer l'efficacité d'actions de gestion. Enfin, l'analyse fine du déroulement de la migration estuarienne répond aux questionnements engendrés par la volonté d'encadrer plus les pêcheries de civelles et par le souhait de déplacer des jeunes individus pour tenter de soutenir le stock.

La quasi absence de mâles dans les secteurs amont des bassins avaient conduit certains gestionnaires (et certains scientifiques) à privilégier ces zones dans le fonctionnement de la fraction de population d'anguilles. Notre travail, au contraire, incite à ne pas négliger la gestion des parties aval des réseaux hydrographiques surtout en période de diminution drastique de la population. L'acceptation d'une colonisation du réseau hydrographique par diffusion conduit à « gérer en fonction de la densité ». C'est en augmentant l'abondance dans les secteurs de présence que l'on reconquerra progressivement des zones où l'anguille avait disparu. Tout en maintenant une sensibilisation de l'ensemble des acteurs du bassin versant, les plans actuels de restauration de la population devraient donc se concentrer sur les secteurs dépassant de quelques kilomètres en amont la zone de présence actuelle de l'anguille. A mesure du rétablissement du stock, cette emprise serait élargie vers l'amont jusqu'à reconquête totale du bassin. Les actions à promouvoir sont potentiellement toutes celles qui permettent de réduire la mortalité (Lambert *et al.*, 2003b) : réduction de l'effort de pêche mais aussi équipement des premiers obstacles (sans oublier les petits affluents), mise en protection de zones favorables. L'adaptation à la situation particulière de chaque bassin versant et l'arbitrage entre « usagers » ne peut se faire que par consensus et imposent que tous les acteurs consentent à des efforts pour eux et pas uniquement pour les autres !

Le développement actuel du simulateur de migration estuarienne ne permet pas de trancher si il existe des civelles qui nécessitent plus que d'autres d'être protégées (soustraites à la mortalité anthropique) ni d'évaluer les conséquences de déplacements d'animaux dans un but de soutien d'effectif. En la matière, la précaution voudrait que les mesures de gestion ne ciblent pas telle ou telle catégorie, spatiale ou temporelle, de civelles. Dans cet esprit, il n'est pas déraisonnable, biologiquement parlant, de préconiser une fermeture de la pêche quinze jours par mois plutôt qu'une ouverture retardée ou une fermeture anticipée.

A l'avenir les modèles, développés dans ce travail ou d'autres, pourraient intervenir dans les processus de gestion. Toutefois, ils ne doivent être utilisés, ou plus exactement leur lent et laborieux calage par rapport à la réalité ne doit pas servir à différer les mesures de gestion que la situation actuelle impose déjà. Il n'est pas pire usage des modèles que de s'en servir d'alibis pour une non-gestion ...

4. PERSPECTIVES

Les modèles développés ici pourraient être utilisés dans le débat actuel sur la définition des approximations à utiliser pour mesurer les cibles de gestion dans chaque bassin versant. Par exemple, est-il possible de relier les paramètres de la décroissance de l'abondance en fonction de la distance à la mer avec la production d'anguilles argentées dans un bassin versant (ICES, 2004) ?

Ils pourraient également, moyennant l'intégration d'actions anthropiques (pêche, entrave à la libre circulation, dégradation des habitats ou les mesures compensatoires équivalentes), servir d'outils d'exploration de scénarios de gestion.

Il est clair qu'il faudrait enfin essayer de coupler les dynamiques de plusieurs fractions de populations inféodées à des bassins versants différents et d'intégrer une relation géniteurs-juvéniles. Ainsi, le fonctionnement global de la population d'anguilles serait appréhendé et cela permettrait de donner des éléments pour une gestion globale du stock européen d'anguilles.

Une autre façon de valoriser ce travail de modélisation serait de le confronter aux recherches sur d'autres migrateurs soit en l'appliquant à d'autres espèces (grande alose par exemple) ou en allant puiser des approches complémentaires chez d'autres espèces (approches bayésiennes chez les salmonidés en particulier).

Au final, ces modèles ont le mérite d'exister. Ils sont à la disposition de ceux qui voudront les « faire parler ». Il y a tant de questions auxquelles, à l'évidence, ils pourraient aider à apporter une réponse ...

BIBLIOGRAPHIE

- Adam, G. 1997. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L. 1758): dynamique de la sous-population du lac de Grand-Lieu en relation avec les facteurs environnementaux et anthropiques. Ph. D. Thesis, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Adam, G. and Elie, P. 1994. Mise en évidence des déplacements d'anguilles sédentaires (*Anguilla anguilla* L.) en relation avec le cycle lunaire dans le lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique). *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 335: 123-132.
- Allen, G. P. 1972. Etude des processus sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde. Ph. D. Thesis, Université de Bordeaux I
- Andersson, J., Sandstrom, O. and Hansen, H. J. M. 1991. Elver (*Anguilla anguilla* L) stockings in a Swedish thermal effluent recaptures, growth and body condition. *J. Appl. Ichthyol.* 7 (2): 78-89.
- Anonyme. 1984. Rapport de synthèse et programme quinquennal. Groupe national Anguille.
- Antunes, C. and Tesch, F. W. 1997. Eel larvae (*Anguilla anguilla* L) caught by RV "Heincke" at the European continent slope in autumn 1991. *Ecol. Freshw. Fish* 6 (1): 50-52.
- Aoyama, J., Nishida, M. and Tsukamoto, K. 2001. Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eel, genus *Anguilla*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 20 (3): 450-459.
- Aoyama, J., Sasai, S., Miller, M. J., Shinoda, A., Nakamura, A., Kawazu, K. and Tsukamoto, K. 2002. A preliminary study of the movements of yellow and silver eels, *Anguilla japonica*, in the estuary of the Fukui River, Japan, as revealed by acoustic tracking. *Hydrobiologia* 470 (1-3): 31-36.
- Aoyama, J. and Tsukamoto, K. 1997. Evolution of the freshwater eels. *Naturwissenschaften* 84 (1): 17-21.
- Appenzeller, A. R. and Leggett, W. C. 1995. An evaluation of light-mediated vertical migration of fish based on hydroacoustic analysis of the diel vertical movements of rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 504-511.
- Aprahamian, M. W. 1988. Age structure of eel (*Anguilla anguilla*, L.) population in the rivers Severn (England) and Dee (Wales). *Aquac. Fish. Manag.* 19: 365-376.
- Aprahamian, M. W., Martin Smith, K., McGinnity, P., McKelvey, S. and Taylor, J. 2003. Restocking of salmonids--opportunities and limitations. *Fish. Res.* 62 (2): 211-227.
- Arnold, G. P. 1974. Rheotropism in fishes. *Biological Reviews* 49: 545-576.
- Arnold, G. P. and Metcalfe, J. D. 1996. Seasonal migrations of plaice (*Pleuronectes platessa*) through the Dover strait. *Mar. Biol.* 127 (1): 151-160.
- Arnold, G. P., Walker, M. G., Emerson, L. S. and Holford, B. H. 1994. Movements of cod (*Gadus morhua* L.) in relation to the tidal streams in the southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 51 (2): 207-232.
- Baisez, A. 2001. Optimisation des suivis d'abondances et des structures de taille de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.) dans un marais endigué de la côte atlantique: relation espèce - habita. Ph. D. Thesis, Université de Toulouse III
- Barak, N. A. E. and Mason, C. F. 1992. Population density, growth and diet of eels, *Anguilla anguilla* L., in two rivers in eastern England. *Aquac. Fish. Manag.* 23: 59-70.
- Baras, E., Jeandrain, D., Serouge, B. and Philippart, J. C. 1998. Seasonal variations in time and space utilization by radio- tagged yellow eels *Anguilla anguilla* (L.) in a small stream. *Hydrobiologia* 372: 187-198.
- Baras, E., Philippart, J. C. and Salmon, B. 1996. Estimation of migrant yellow eel stock in large rivers through the survey of fish passes: a preliminary investigation in the river Meuse (Belgium). In Stock assessment in inland fisheries. Edited by. I. G. Cowx. Fishing news books. pp. 82-92.
- Baras, E., Salmon, B. and Philippart, J. C. 1994. Evaluation of an eel trap sampling method for the assessment of migrant yellow eels *Anguilla anguilla* (L) in the River Meuse. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* (335): 7-16.
- Barbin, G. P. 1998. The role of olfaction in homing and estuarine migratory behavior of yellow-phase American eels. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55 (3): 564-575.

- Barbin, G. P. and Krueger, W. H. 1994. Behavior and swimming performance of elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*, in an experimental flume. *J. Fish Biol.* 45 (1): 111-121.
- Barbin, G. P. and McCleave, J. D. 1997. Fecundity of the American eel *Anguilla rostrata* at 45 degrees N in Maine, USA. *J. Fish Biol.* 51 (4): 840-847.
- Barbin, G. P., Parker, S. J. and McCleave, J. D. 1998. Olfactory clues play a critical role in the estuarine migration of silver-phase American eels. *Environ. Biol. Fishes* 53 (3): 283-291.
- Bardonnet, A., Bolliet, V. and Belon, V. in press. Recruitment abundances estimation : role of glass eel response to light. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*
- Bardonnet, A. and Riera, P. 2002. Utilisation trophique des zones estuariennes par la civelle (*Anguilla anguilla*). Mise en oeuvre de la technique d'analyse par isotopes stables. Rapport DIREN - GRISAM - INRA.
- Bartholow, J. M., Laake, J. L., Stalnaker, C. B. and Williamson, S. C. 1993. A salmonid population model with emphasis on habitat limitations. *Rivers* 4 (4): 265-279.
- Batchelder, H. P., Edwards, C. A. and Powell, T. M. 2002. Individual-based models of copepod populations in coastal upwelling regions: implications of physiologically and environmentally influenced diel vertical migration on demographic success and nearshore retention. *Prog. Oceanogr.* 53 (2-4): 307-333.
- Beaulaton, L. and Castelnaud, G. 2003. Glass eel (*Anguilla anguilla*) abundance trend in the Gironde basin for the period 1978-1999 from fishery data. International eel symposium, Québec, Canada.
- Beaulaton, L. and Castelnaud, G. soumis. The speed and efficiency of the migration of glass eels (*Anguilla anguilla*) from fishery data of the Gironde basin (France). *Bull. Fr. Pêch. Piscic.*
- Belon, V. 2003. Etude en milieu expérimental de la photo-réponse et des rythmes d'activité des civelles d'*Anguilla anguilla* (L.). Ph. D. Thesis, Université Bordeaux1
- Bennett, J. R. and Clites, A. H. 1987. Accuracy of trajectory calculation in a finite-difference circulation model. *J. Comput. Phys.* 68: 272-282.
- Berger, U., Wagner, G. and Wolff, W. F. 1999. Virtual biologists observe virtual grasshoppers: an assessment of different mobility parameters for the analysis of movement patterns. *Ecol. Model.* 115 (2-3): 119-127.
- Bertin, L. 1951. Les anguilles, variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme, juvénile, sexualité, migrations, métamorphoses. Payot, Paris.
- Beullens, K., Eding, E. H., Ollevier, F., Komen, J. and Richter, C. J. J. 1997. Sex differentiation, changes in length, weight and eye size before and after metamorphosis of European eel (*Anguilla anguilla* L) maintained in captivity. *Aquaculture* 153 (1-2): 151-162.
- Bisgaard, J. and Pedersen, M. I. 1991. Mortality and growth of wild and introduced cultured eels (*Anguilla anguilla* (L)) in a Danish stream, with special reference to a new tagging technique. *Dana* 9: 57-69.
- Blache, J., Bauchot, M. L. and Saldanha, L. 1973. Anguillidae. In *Clofnam I - Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean*. Edited by. J. C. Hureau and T. Monod. pp. 220-222.
- Blackwell, B. G., Brown, M. L. and Willis, D. W. 2000. Relative weight *Wr* status and current use in fisheries assessment and management. *Reviews in Fisheries Science* 8 (1): 1-44.
- Blanc, G. 1989. L'anguillicolose: Répartition géographique, étude clinique, mise au point d'une méthode de diagnostic par échotomographie, moyens de lutte. Ph. D. Thesis, Faculté de médecine, Nantes.
- Boëtius, I. and Boëtius, J. 1980. Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana* 1: 1-28.
- Boëtius, I. and Boëtius, J. 1985. Lipid and protein content in *Anguilla anguilla* during growth and starvation. *Dana* 4: 1-17.

- Boeuf, G. and Payan, P. 2001. How should salinity influence fish growth? *Comp. Biochem. Physiol. C-Toxicol. Pharmacol.* 130 (4): 411-423.
- Booch, B., Rumbaugh, J. and Jacobson, I. 2000. Le guide de l'utilisateur UML. Eyrolles, Paris.
- Boucher-Firly, S. 1935. Recherches biochimiques sur les Téléostéens Apodes (Anguille, Congre, Murène). *Annales de l'Institut Océanographique* XV: 220-327.
- Bourque, M. C., LeBlond, P. H. and Cummins, P. F. 1999. Effects of tidal currents on Pacific salmon migration: results from a fine-resolution coastal model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 (5): 839-846.
- Bovee, K. D., Lamb, B. L., Bartholow, J. M., Stalnaker, C. B., Taylor, J. and Henriksen, J. 1998. Stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. Biological Resources Division Information and Technology. Report USGS/BRD-1998-0004.
- Brenon, I. and Le Hir, P. 1999. Modelling turbidity maximum in the Seine estuary: capacity and limits of a two-dimensional horizontal model. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Sciences de la terre et des planètes* 328 (5): 327-332.
- Brethes, J. C. and O Boyle, R. N. 1990. Méthodes d'évaluation des stocks halieutiques vol. 1 et 2. Centre international d'exploitation des océans,, Québec, CAN.
- Briand, C., Fatin, D., Ciccotti, E. and Lambert, P. soumis-a. A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel (*Anguilla anguilla*) pigmentation development. *J. Fish Biol.*
- Briand, C., Fatin, D., Feunteun, E. and Fontenelle, G. soumis-b. Glass eel stock estimation using vital dye mark-recapture experiments. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.*
- Briand, C., Fatin, D., Fontenelle, G. and Feunteun, E. 2003. Estuarine and fluvial recruitment of the European glass eel, *Anguilla anguilla*, in an exploited Atlantic estuary. *Fish. Manag. Ecol.* 10 (6): 377-384.
- Briand, C., Fatin, D. and Lambert, P. 2004. Effets de la température et de la salinité sur le développement de la pigmentation des civelles (*Anguilla anguilla*). *Cybium* 28 (3): 247-254.
- Briand, C., Fatin, D. and Legault, A. 2002. Role of eel odour on the efficiency of an eel, *Anguilla anguilla*, ladder and trap. *Environ. Biol. Fishes* 65 (4): 473-477.
- Bruslé, J. 1990. Effects of heavy metals on eels, *Anguilla* sp. *Aquat. Living Resour.* 3: 131-141.
- Bruslé, J. 1994. L'anguille européenne *Anguilla anguilla*, un poisson sensible aux stress environnementaux et vulnérable à diverses atteintes pathogènes. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 335: 237-262.
- Burke, J. S., Tanaka, M. and Seikai, T. 1995. Influence of light and salinity on behaviour of larval Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) and implications for inshore migration. *Neth. J. Sea Res.* 34 (1-3): 59-69.
- Burke, J. S., Ueno, M., Tanaka, Y., Walsh, H., Maeda, T., Kinoshita, I., Seikai, T., Hoss, D. E. and Tanaka, M. 1998. The influence of environmental factors on early life history patterns of flounders. *J. Sea Res.* 40 (1-2): 19-32.
- Burrows, M. T., Gibson, R. N. and Maclean, A. 1994. Effects of endogenous rhythms and light conditions on foraging and predator avoidance in juvenile plaice. *J. Fish Biol.* 45: 171-180.
- Cantrelle, I. 1981. Etude de la migration et de la pêche des civelles *Anguilla anguilla* L. 1758 dans l'estuaire de la Gironde. Ph. D. Thesis, Université de Paris VI
- Cantrelle, I. 1984. Le marquage par coloration appliqué à l'étude des migrations des civelles (*Anguilla anguilla*, Pisces, Anguillidae). *Cybium* 8 (3): 69-78.
- Caron, F., Verrault, G. and Rochard, E. 2003. Estimation of the population size, exploitation rate, and escapement of silver-phase American eels in the St. Lawrence watershed. In *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eels. Edited by. D. A. Dixon.* American Fisheries Society Symposium, Bethesda, Maryland, USA. pp. 235-242.

- Caron, F., Verreault, G. and Rochard, E. 2000. Estimation du nombre d'anguilles d'Amérique (*Anguilla rostrata*) quittant le bassin versant du saint-Laurent et de son taux d'exploitation. Société de la faune et des parcs du Québec.
- Casselman, J. M. 2003. Dynamics of resources of the American eel, *Anguilla rostrata*: declining Abundance in the 1990s. *In* Eel Biology. Edited by. K. Aida, K. Tsukamoto and K. Yamauchi. Springer-Verlag, Tokyo. pp. 255-274.
- Castelnaud, G. 2000. Localisation de la pêche, effectifs de pêcheurs et production des espèces amphihaline dans les fleuves français. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 357-358: 439-460.
- Castelnaud, G., Guérault, D., Desauvay, Y. and Elie, P. 1994. Production et abondance de la civelle en France au début des années 90. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 335: 263-287.
- Castelnaud, G., Lambert, P. and Rochard, E. 1998. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - Suivi statistique 1996 - Etude de la faune circulante 1997. Cemagref. 97.
- Castonguay, M., Dutil, J. D., Audet, C. and Miller, R. 1990. Locomotor activity and concentration of thyroid hormones in migratory and sedentary juvenile American eels. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119 (6): 946-956.
- Castonguay, M. and Gilbert, D. 1995. Effects of tidal streams on migrating Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. *ICES J. Mar. Sci.* 52 (6): 941-954.
- Castonguay, M., Hodson, P. V., Couillard, C. M., Eckersley, M. J., Dutil, J. D. and Verreault, G. 1994a. Why is recruitment of the American eel, *Anguilla rostrata*, declining in the St-Lawrence River and Gulf ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51 (2): 479-488.
- Castonguay, M., Hodson, P. V., Moriarty, C., Drinkwater, K. F. and Jessop, B. M. 1994b. Is there a role of ocean environment in American and European eel decline ? *Fish. Oceanogr.* 3 (3): 197-203.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models : construction, analysis, and interpretation. Second edition. Sinauer
- Caswell, H. and John, A. M. 1992. From the individual to the population in demographic models. *In* Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems. Edited by. D. L. DeAngelis and L. J. Gross. Chapman et Hall, New York. pp. 36-61.
- Champalbert, G. and Koutsikopoulos, C. 1995. Behaviour, transport and recruitment of Bay of Biscay sole (*Solea solea*): laboratory and field studies. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 75: 93-108.
- Chancerel, F. 1994. Distribution de l'anguille européenne en France. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* (335): 289-294.
- Charles, S., De La Parra, R. B., Mallet, J. P., Persat, H. and Auger, P. 2000. Annual spawning migrations in modelling brown trout population dynamics inside an arborescent river network. *Ecol. Model.* 133 (1-2): 15-31.
- Charlon, N. and Blanc, J. M. 1982. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour . 1. Caractéristiques biométriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation. *Arch. Hydrobiol.* 93 (2): 238-255.
- Ciccotti, E. 1997. Italy. *In* Management of European eel fisheries. Edited by. C. Moriarty and W. Dekker. Irish Fishery Bulletin. pp. 91-100.
- Ciccotti, E., Ricci, T., Scardi, M., Fresi, E. and Cataudella, S. 1995. Intraseasonal characterization of glass eel migration in the River Tiber - space and time dynamics. *J. Fish Biol.* 47 (2): 248-255.
- Cieri, M. D. 1999. Migrations, growth, and early life history of the American eel (*Anguilla rostrata*). Ph. D. Thesis, University of Maine
- Clauss, T. and Meunier, F. J. 1998. L'aleveniage "Sandoz" en demi-teinte. *Eaux Libres* 24: 34-35.
- Clement, O. 1976. Comportement des civelles dans l'estuaire de la Gironde. Résistance des civelles à un courant de vitesse variable. Journées de la thermo-écologie, centre océanologique de Bretagne. 267-278.
- Colombo, G. and Grandi, G. 1996. Histological study of the development and sex differentiation of the gonad in the European eel. *J. Fish Biol.* 48 (3): 493-512.

- Colombo, G., Grandi, G. and Rossi, R. 1984. Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla* L. *J. Fish Biol.* 24: 215-228.
- Colombo, G. and Rossi, R. 1978. Environmental influences on growth and sex ratio in different eel populations (*Anguilla anguilla* L.) of Adriatic coasts. In Physiology and behaviour of marine organisms. Edited by D. S. McLusky and A. J. Berry. Pergamon Press, Oxford. pp. 313-320.
- Commission des communautés européennes. 2003. Communication de la Commission au Conseil et au Parlement européen : Développement d'un plan d'actions communautaire concernant la gestion des anguilles européennes. Commission des communautés européennes.
- Coquillard, P. and Hill, D. R. C. 1996. Modélisation et simulations d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Masson
- Couillard, C. M., Hodson, P. V. and Castonguay, M. 1997. Correlations between pathological changes and chemical contamination in American eels, *Anguilla rostrata*, from the St Lawrence River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1916-1927.
- Creutzberg, F. 1958. Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). *Nature* 181: 357-358.
- Creutzberg, F. 1959. Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. *Nature* 184: 1961-1962.
- Creutzberg, F. 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. *Neth. J. Sea Res.* 1 (3): 257-338.
- Creutzberg, F. 1963. The role of tidal streams in the navigation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). *Ergebnisse der Biologie* 26: 118-127.
- Cury, P. and Roy, C. 1996. Exploration dans le domaine non-linéaire des relations entre l'environnement et la dynamique des populations marines. Méthode d'étude des systèmes halieutiques et aquacoles- Deuxième forum halieumétrique, Nantes, Orstom Edition. 129-134.
- Daemen, E., Cross, T., Ollevier, F. and Volckaert, F. A. M. 2001. Analysis of the genetic structure of European eel (*Anguilla anguilla*) using microsatellite DNA and mtDNA markers. *Mar. Biol.* 139 (4): 755-764.
- Daverat, F., Elie, P. and Lahaye, M. 2004. Première caractérisation des histoires de vie des anguilles (*Anguilla anguilla*, L.1758) occupant la zone aval du bassin versant Gironde Garonne Dordogne, apport d'une méthode de microchimie. *Cybium* 28 (1, Supplément RIF): 83-90.
- Davoust, O., Elie, P. and Fontenelle, G. 1981. Mise au point d'une méthode d'analyse des captures de civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans les estuaires de la Loire et la Vilaine. EIFAC Working party on eel, Dublin, 20-25 May 1991. 8.
- De Casamajor, M. N. 1998. Comportement migratoire de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour en fonction de la variabilité des conditions environnementales. Ph. D. Thesis, Université de Pau et des Pays de l'Adour
- De Casamajor, M. N., Bru, N. and Prouzet, P. 1999. Influence de la luminosité nocturne et de la turbidité sur le comportement vertical de migration de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 355: 327-347.
- De Casamajor, M. N., Prouzet, P. and Lazure, P. 2000. Identification des flux de civelle (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques dans l'estuaire de l'Adour. *Aquat. Living Resour.* 13 (6): 411-420.
- De Graaf, M., Jager, Z., Vreugdenhil, C. B. and Elorche, M. 2004. Numerical simulations of tidally cued vertical migrations of flatfish larvae in the North Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 59 (2): 295-305.
- De Leo, G. A. and Gatto, M. 1995. A size and age-structured model of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52 (7): 1351-1367.
- De Leo, G. A. and Gatto, M. 1996. Trends in vital rates of the European eel: Evidence for density dependence? *Ecol. Appl.* 6 (4): 1281-1294.
- De Leo, G. A. and Gatto, M. 2001. A stochastic bioeconomic analysis of silver eel fisheries. *Ecol. Appl.* 11 (1): 281-294.

- DeAngelis, D. L. and Yeh, G. T. 1984. An introduction to modeling migratory behavior of fishes. *In* Mechanisms of migration in fishes. *Edited by*. J. D. McCleave, G. P. Arnold, J. D. Dodson and W. H. Neill. Plenum Press, New York. pp. 445-470.
- Debenay, B. 1995. Première analyse de l'évolution des densités de civelles au cours du flot dans l'estuaire de la Gironde. Ph. D. Thesis, Université de Bordeaux I
- Debenay, B., Lambert, P. and Rochard, E. 1995. Estimation de la quantité totale de civelles susceptibles de transiter dans le circuit de refroidissement du CPNB durant la saison de migration 1994-1995. EDF/Cemagref de Bordeaux.
- Deelder, C. L. 1952. On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 18: 187-218.
- Deelder, C. L. 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 24: 135-146.
- Deelder, C. L. 1960. The Atlantic eel problem. *Nature* 185: 589-590.
- Deelder, C. L. 1970. Synopsis of biological data on the eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus) 1758. FAO Fish. Synops. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Degani, G. and Levanon, D. 1983. The influence of low density on food adaptation cannibalism and growth of eels (*Anguilla anguilla* (L.)). *Bamidgeh* 35 (2): 53-60.
- Dekker, W. 1996. A length-structured matrix population model used as a fish stock assessment tool. *In* Cowx I.G. ed., Stock assessment in inland fisheries. Fishing news books. *Edited*. pp. 245-259.
- Dekker, W. 1998. Long-term trends in the glasseels immigrating at Den Oever, the Netherlands. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* (349): 199-214.
- Dekker, W. 2000a. The fractal geometry of the European eel stock. *ICES J. Mar. Sci.* 57 (1): 109-121.
- Dekker, W. 2000b. Impact of yellow eel exploitation on spawner production in lake IJsselmer, The Netherlands. *Dana* 12: 17-32.
- Dekker, W. 2000c. A Procrustean assessment of the European eel stock. *ICES J. Mar. Sci.* 57 (4): 938-947.
- Dekker, W. 2003a. Did lack of spawners cause the collapse of the European eel, *Anguilla anguilla* ? *Fish. Manag. Ecol.* 10 (6): 365-376.
- Dekker, W. 2003b. Eels in crisis. *ICES Newsletter* 40: 10-11.
- Desaunay, Y. and Guérault, D. 1997. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. *J. Fish Biol.* 51 (Supp A): 317-339.
- Desaunay, Y., Guérault, D. and Lecomte Finiger, R. 1993. Variation of the oceanic larval migration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels from a two years study in the Vilaine estuary (France). 8th Session of the EIFAC working party on eel. 17.
- Dhondt, A. A. 1988. Carrying capacity: a confusing concept. *Acta Oecologica* 9 (4): 337-346.
- Drogoul, A. 1993. De la simulation multi-agent à la résolution collective de problèmes - Une étude de l'émergence de structures d'organisation dans les systèmes multi-agents. Ph. D. Thesis, Paris VI
- Drogoul, A. and Collinot, A. 1997. Entre réductionnisme méthodologique et stratégie intentionnelle, l'éthologie, un modèle alternatif pour l'I.A.D. ? actes des JFIADSMASMA'97, Paris, Hermès. 307-322.
- Dufour, S. 1994. Neuroendocrinologie de la reproduction de l'anguille: de la recherche fondamentale aux problèmes appliqués. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 335: 187-211.
- Dufour, S. and Fontaine, Y. A. 1985. La migration de reproduction de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.): un rôle probable de la pression hydrostatique dans la stimulation de fonction gonadotrope. *Bull. Soc. Zool. Fr.* . 110: 291-299.
- Dumas, J. and Prouzet, P. 2003. Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in a south-west French river. *ICES J. Mar. Sci.* 60 (2): 356-370.
- Dunlap, J. C. 1999. Molecular bases for circadian clocks. *Cell* 96 (2): 271-290.

- Durif, C. 2003. La migration d'avalaison de l'anguille européenne *Anguilla anguilla* : Caractérisation des fractions dévalantes, phénomène de migration et franchissement d'obstacles. Ph. D. Thesis, Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse.
- Durif, C., Elie, P., Dufour, S., Marchelidon, J. and Vidal, B. 2000. Analyse des paramètres morphologiques et physiologiques lors de la préparation à la migration de dévalaison chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) du lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique). *Cybiurn* 24 (3): 63-74.
- Durif, C., Elie, P., Gosset, C., Rives, J. and Travade, F. 2003. Behavioral study of downstream migrating eels by radio-telemetry at a small hydroelectric power plant. In *Biology, Management and Protection of Catadromous Eels*. Edited by. D. A. Dixon. American Fisheries Society Symposium, Bethesda, Maryland, USA. pp. 343-356.
- Dutil, J. D., Légaré, B. and Desjardins, C. 1985. Discrimination d'un stock de poisson, l'anguille (*Anguilla rostrata*), basée sur la présence d'un produit chimique de synthèse, le mirex. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 455-458.
- Dutil, J. D., Michaud, M. and Giroux, A. 1989. Seasonal and diel patterns of stream invasion by American eels (*Anguilla rostrata*) in the Northern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Zoology* 67: 182-188.
- Edeline, E., Dufour, S., Briand, C., Fatin, D. and Elie, P. 2004. Thyroid status is related to migratory behavior in glass eel. *Marine Ecology-Progress Series* 282: 261-270.
- Edeline, E. and Elie, P. 2004. Is salinity choice related to growth in juvenile eel *Anguilla anguilla*? *Cybiurn* 28 (1, Supplément RIF): 77-82.
- Edeline, E., Lambert, P., Rigaud, C. and Elie, P. Accepted. Do glass eel of *Anguilla anguilla* keep orientation towards salinity gradients during their estuarine migration? *J. Fish Biol.*
- Ege, V. 1939. A revision of the genus *Anguilla* Shaw: a systematic, phylogenetic and geographical study, Copenhagen.
- Elie, P. 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L., dans l'estuaire de la Loire : Pêche écophysologie et élevage. Ph. D. Thesis, Université de Rennes I
- Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I. and Charlon, N. 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* (Poisson, Téléostéens, Anguilliforme). *Vie et Milieu* 32 (3): 149-157.
- Elie, P. and Rigaud, C. 1984. Etude de la population d'anguilles de l'estuaire et du bassin versant de la Vilaine : pêche, biologie, écologie. Examen particulier de l'impact du barrage d'Arzal sur la migration anadrome (civelle). Tome I, II et III. Rapport CEMAGREF de Bordeaux-Faculté des sciences de Rennes-URFDAAPP.
- Elie, P. and Rochard, E. 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalité du phénomène et caractéristiques des individus. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* (335): 81-98.
- Fairbridge, R. 1980. The estuary : its definition and geodynamic cycle. In *Chemistry and biochemistry of estuaries*. Edited by. Olausson and Cato. Wiley, New York. pp. 1-35.
- Fauconneau, B. and Saglio, P. 1984. Protein-bound and free amino acid content in the skin mucus of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). *Comp. Biochem. Physiol B-Biochem. Molec. Biol.* 77 (3): 513-516.
- Ferber, J. 1995. Les systèmes multi-agents. Vers une intelligence collective. InterEditions
- Feunteun, E. 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): An impossible bargain. *Ecological Engineering* 18 (5): 575-591.
- Feunteun, E., Acou, A., Laffaille, P. and Legault, A. 2000. European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (8): 1627-1635.
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J. M. and Acou, A. 2003. A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels. Towards a general theory. In *Eel Biology*. Edited by. K. Aida, K. Tsukamoto and K. Yamauchi. Springer-Verlag, Tokyo. pp. 191-213.

- Feunteun, E. and Marion, L. 1994. Assessment of grey heron predation on fish communities: the case of the largest European colony. *Hydrobiologia* 279-280: 327-344.
- Flierl, G., Grunbaum, D., Levin, S. and Olson, D. 1999. From individuals to aggregations: The interplay between behavior and physics. *J. Theor. Biol.* 196 (4): 397-454.
- Fontaine, M. 1975. Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. *Adv. Mar. Biol.* 13: 241-355.
- Fontaine, M. 1976. Les mécanismes physiologiques des migrations des poissons. *Océanis* 2 (8): 343-363.
- Fontaine, M. and Callamand, O. 1941. Sur certains facteurs des migrations de l'anguille. *Bull. Soc. Zool. Fr.* LXVI (1): 68-76.
- Fontaine, M., Delerue-Le Belle, N., Lallier, F. and Lopez, E. 1982. Biologie générale. Toutes les anguilles succombent-elles après la reproduction et frayent-elles nécessairement en mer ? *Comptes Rendus Acad. Sci. Ser. III-Sci. Vie-Life Sci.* 294: 809-811.
- Fontaine, M. and Raffy, A. 1932. Recherches physiologiques et biologiques sur les civelles. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco* 603: 1-18.
- Fontaine, Y. A. 1994. L'argenture de l'anguille: métamorphose, anticipation, adaptation. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 335: 171-186.
- Fontenelle, G. 1991. Age et longueur moyennes des anguilles (*Anguilla anguilla*) en Europe: une revue critique. EIFAC working party on eel, Dublin. 16.
- Forward, R. B. and Tankersely, R. A. 2001. Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanography and marine biology, Annual Review* 39: 305-353.
- Forward, R. B., Tankersley, R. A. and Burke, J. S. 1996. Endogenous swimming rhythms of larval Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* Latrobe: Implications for vertical migration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 204 (1-2): 195-207.
- Forward, R. B., Tankersley, R. A. and Reinsel, K. A. 1998. Selective tidal stream transport of spot (*Leiostomus xanthurus* Lacepede) and pinfish (*Lagodon rhomboides* (Linnaeus)) larvae: Contribution of circatidal rhythms in activity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 226 (1): 19-32.
- Fries, L. T., Williams, D. J. and Johnson, S. K. 1996. Occurrence of *Anguillicola crassus*, an exotic parasitic swimbladder nematode of eels, in southeastern United States. *Trans. Am. Fish. Soc.* 125 (5): 794-797.
- Froese, R. and Pauly, D. 2004. FishBase. www.fishbase.org, version (06/2004).
- Frontier, S. 1978-1979. La microrépartition du plancton: étude statistique, implications méthodologiques, perspectives de recherche. *Vie et Milieu* 28-29 (2 AB): 189-208.
- Gandolfi, G., Pesaro, M. and Tongiorgi, P. 1984. Environmental factors affecting the ascent of elvers, *Anguilla anguilla* (L.) into the Arno river. *Oebalia* 10: 17-35.
- Garcia-Martinez, R. and Flores-Tovar, H. 1999. Computer modeling of oil spill trajectories with a high accuracy method. *Spill Sci. Technol. Bull.* 5 (5-6): 323-330.
- Gascuel, D. 1986. Flow carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgol. Meeresunters.* 40: 321-326.
- Gascuel, D. 1987. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- Gascuel, D. and Fontenelle, G. 1994. Approche conceptuelle de la modélisation de la dynamique du stock d'anguilles dans un bassin versant : intérêt et adaptation du modèle de rendement par recrue. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 332: 43-56.
- Gatto, M., Laniado, E. and Rossi, R. 1982. The management of eels in the Valli di Comacchio lagoon. *Oceanologica Acta* sp: 303-307.
- Germain, L. 1927. La distribution géographique des anguilles. *Bulletin de la Société d'Océanographie de France* 35: 678-682.
- Gibson, R. N. 1970. The tidal rhythm of activity of *Coryphoblennius galerita* (L.) (Teleostei, Blenniidae). *Anim. Behav.* 18: 539-543.
- Gibson, R. N. 1973. Tidal and circadian activity rhythms in juvenile plaice, *Pleuronectes platessa*. *Mar. Biol.* 22: 379-386.

- Gibson, R. N. 1984. Hydrostatic pressure and the rhythmic behaviour of intertidal fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113: 479-483.
- Gibson, R. N. 1997. Behaviour and the distribution of flatfishes. *J. Sea Res.* 37 (3-4): 241-256.
- Gibson, R. N. and Hesthagen, I. H. 1981. A comparison of the activity patterns of the sand goby *Potamoschistus minutus* (Pallas) from areas of different tidal range. *J. Fish Biol.* 18: 669-684.
- Glova, G. J. 2001. Effects of the presence of subadult longfinned eels (*Anguilla dieffenbachii*) on cover preferences of juvenile eels (*Anguilla* spp.) in replicate channels. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 35 (2): 221-233.
- Glova, G. J. 2002. Density effects on juvenile shortfinned eel (*Anguilla australis*) cover preferences in replicate channels. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 36: 483-490.
- Glova, G. J., Jellyman, D. J. and Bonnett, M. L. 1998. Factors associated with the distribution and habitat of eels (*Anguilla* spp.) in three New Zealand lowland streams. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 32: 255-269.
- Godard, O. and Legay, J. M. 1992. Modélisation et simulation : une approche de la prédictivité. In Sciences de la nature, sciences de la société. Les passeurs de frontière. Edited by M. Jollivet. CNRS Editions, Paris. pp. 491-507.
- Goodwin, B. C. 1965. Oscillatory behavior in enzymatic control processes. *Advances in Enzyme Regulation* 3: 425-438.
- Goodwin, R. A., Nestler, J. M., Loucks, D. P. and Chapman, R. S. 2001. Simulating mobile populations in aquatic ecosystems. *J. Water Resour. Plan. Manage.-ASCE* 127 (6): 386-393.
- Gouraud, V., Baglinière, J. L., Baran, P., Sabaton, C., Lim, P. and Ombredane, D. 2001. Factors regulating brown trout populations in two French rivers: Application of a dynamic population model. *Regul. Rivers-Res. Manage.* 17 (4-5): 557-569.
- Grandi, G. and Colombo, G. 1997. Development and early differentiation of gonad in the European eel (*Anguilla anguilla* [L], Anguilliformes, Teleostei): A cytological and ultrastructural study. *J. Morphol.* 231 (2): 195-216.
- Greer Walker, M., Harden Jones, F. R. and Arnold, G. P. 1978. The movements of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) tracked in the open sea. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 38 (1): 58-86.
- Gremy, J. P. 1985. Simulation. In Encyclopédia Universalis. Edited. pp. 924-926.
- Grimm, V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecol. Model.* 115 (2-3): 129-148.
- Grimm, V., Frank, K., Jeltsch, F., Brandl, R., Uchmanski, J. and Wissel, C. 1996. Pattern-oriented modelling in population ecology. *Sci. Total Environ.* 183 (1-2): 151-166.
- Gross, M. R. 1987. Evolution of diadromy in fishes. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1: 14-25.
- Guerin, O. 1993. Marées, comprendre les marées sur les côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche. Edition à compte d'auteur
- Guillouët, J., Acou, A., Mounaix, B., Legault, A. and Feunteun, E. 2000. Étude de la restauration de la population d'anguille sur le Frémur : synthèse du suivi de 1995 à 1999. Fish-Pass, Fédération APPMA 35, Université de Rennes 1.
- Guillouët, J., Mounaix, B., Legault, A. and Feunteun, E. 2002. Étude de la restauration de la population d'anguille sur le Frémur : Suivi post-aménagement, année 2001. Fish-Pass, Fédération APPMA 35, Université de Rennes 1.
- Hain, J. H. W. 1975. The behaviour of migratory eels, *Anguilla rostrata*, in response to current, salinity and lunar period. *Helgol. Meeresunters.* 27: 211-233.
- Haraldstad, O., Vollestad, L. A. and Jonsson, B. 1985. Descent of European silver eels, *Anguilla anguilla* L., in a Norwegian watercourse. *J. Fish Biol.* 26: 37-41.
- Harden Jones, F. R. 1984. A view from the ocean. In Mechanisms of migration in fishes. Edited by J. D. McCleave, G. P. Arnold, J. J. Dodson and N. W.H. Plenum Press, New York. pp. 1-26.

- Haro, A. and Krueger, W. H. 1988. Pigmentation, size, and migration of elvers (*Anguilla rostrata* (Lesueur)) in a coastal Rhode Island stream. *Canadian Journal of Zoology* 66: 2528-2533.
- Haro, A., Richkus, W., Whalen, K., Hoar, A., Busch, W. D., Lary, S., Brush, T. and Dixon, D. 2000. Population decline of the American eel: Implications for research and management. *Fisheries* 25 (9): 7-16.
- Helfman, G. S. and Bozeman, E. L. 1984. Size, age, and sex of American eels in a Georgia river. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113 (2): 132-141.
- Helfman, G. S., Facey, D. E., Hales, S. J. and Bozeman, E. L. J. 1987. Reproductive ecology of the American eel. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1: 42-56.
- Hermann, A. J., Hinckley, S., Megrey, B. A. and Napp, J. M. 2001. Applied and theoretical considerations for constructing spatially explicit individual-based models of marine larval fish that include multiple trophic levels. *ICES J. Mar. Sci.* 58 (5): 1030-1041.
- Hermann, A. J., Hinckley, S., Megrey, B. A. and Stabeno, P. J. 1996. Interannual variability of the early life history of walleye pollock near Shelikof Strait as inferred from a spatially explicit, individual-based model. *Fish. Oceanogr.* 5: 39-57.
- Hickman, R. A. 1981. Densities and swimbladder development of juvenile American eels, *Anguilla rostrata* (Lesueur) as related to energetic of migration. *J. Fish Biol.* 18: 507-517.
- Hilderbrand, R. H. 2002. Simulating supplementation strategies for restoring and maintaining stream resident cutthroat trout populations. *N. Am. J. Fish. Manage.* 22 (3): 879-887.
- Hilderbrand, R. H. 2003. The roles of carrying capacity, immigration, and population synchrony on persistence of stream-resident cutthroat trout. *Biol. Conserv.* 110 (2): 257-266.
- Hill, A. E. 1991. Vertical migration in tidal currents. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 75 (1): 39-54.
- Hill, A. E. 1995. The kinematical principles governing horizontal transport induced by vertical migration in tidal flows. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 75 (1): 3-13.
- Hodson, P. V., Castonguay, M., Couillard, C. M., Desjardins, C., Pelletier, E. and McLeod, R. 1994. Spatial and temporal variations in chemical contamination of American eels, *Anguilla rostrata*, captured in the estuary of the St Lawrence River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 464-478.
- Holmgren, K. and Mosegaard, H. 1996. Implications of individual growth status on the future sex of the European eel. *J. Fish Biol.* 49 (5): 910-925.
- Holmgren, K., Wickström, H. and Clevestam, P. 1997. Sex-related growth of European eel, *Anguilla anguilla*, with focus on median silver eel age. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54 (12): 2775-2781.
- Hulet, W. H. and Robins, C. R. 1989. The evolutionary significance of the leptocephalus larva. In *Fishes of the Western North Atlantic. Edited by. E. B. Böhlke.* Sears Foundation for Marine Research, New Haven. pp. 669-677.
- Hull, D. L. 1992. A matter of individuality. In *The units of evolution: essays on the nature of species. Edited by. M. Ereshefsky.* MIT Press, Cambridge. pp. 293-316.
- Huston, M., DeAngelis, D. and Post, W. 1988. New computers models unify ecological theory. *Bioscience* 38: 682-692.
- Ibbotson, A., Smith, J., Scarlett, P. and Aprahamian, M. W. 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshw. Biol.* 47 (9): 1696-1706.
- ICES. 1999. Report of the ICES Advisory Committee on Fisheries Management. In *ICES cooperative research report. Edited.* pp. 393-405.
- ICES. 2001. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels, St Andrews, Canada. ICES/EIFAC. ICES CM 2001 / ACFM:03.
- ICES. 2002. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels, Copenhagen, Denmark. ICES/EIFAC. ICES CM 2002 / ACFM:06.
- ICES. 2004. Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels, Sukarrieta, Spain. ICES/EIFAC. ICES CM 2004 / ACFM:09.

- Inoue, J. G., Miya, M., Tsukamoto, K. and Nishida, M. 2004. Mitogenomic evidence for the monophyly of elopomorph fishes (Teleostei) and the evolutionary origin of the leptocephalus larva. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32 (1): 274-286.
- Ishikawa, S., Aoyama, J., Tsukamoto, K. and Nishida, M. 2001. Population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* as examined by mitochondrial DNA sequencing. *Fish. Sci.* 67 (2): 246-253.
- Jackson, L. J., Trebitz, A. S. and Cottingham, K. L. 2000. An introduction to the practice of ecological modeling. *Bioscience* 50 (8): 694-706.
- Jager, Z. 2002. Across-channel distribution of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Ems-Dollard estuary and its effects on larval transport estimates. *ICES J. Mar. Sci.* 59 (6): 1187-1198.
- Jager, Z. and Mulder, H. P. J. 1999. Transport velocity of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49 (3): 327-346.
- Janssen, P. H. M. 1994. Assessing sensitivities and uncertainties in models: a critical evaluation. In *Predictability and Nonlinear Modelling in Natural Sciences and Economic*. Edited by G. van Straten and N. Grasman. Kluwer, Dordrecht. pp. 344-361.
- Jellyman, D. J. 1979. Upstream migration of glass eels (*Anguilla* spp.) in the Waikato River. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 13 (1): 13-22.
- Jellyman, D. J. and Lambert, P. W. 2003. Factors affecting recruitment of glass eels into the Grey River, New Zealand. *J. Fish Biol.* 63 (5): 1067-1079.
- Jessop, B. M. 2000. Estimates of population size and instream mortality rate of American eel elvers in a Nova Scotia river. *Trans. Am. Fish. Soc.* 129 (2): 514-526.
- Johnson, B. L. 1995. Applying computer simulation as learning tools in fishery management. *N. Am. J. Fish. Manage.* 15: 736-747.
- Jolivet, M. and Pavé, A. 1993. L'environnement : un champ de recherche en formation. *Natures-Sciences-Sociétés* 1 (1): 6-20.
- Joyeux, J. C. 1998. Spatial and temporal entry patterns of fish larvae into North Carolina estuaries: Comparisons among one pelagic and two demersal species. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 47 (6): 731-752.
- Kalbfleisch, J. D. and Prentice, R. L. 1980. The statistical analysis of failure time data. John Wiley and sons, New-York, USA.
- Kirk, R. S. 2003. The impact of *Anguillicola crassus* on European eels. *Fish. Manag. Ecol.* 10 (6): 385-394.
- Klarsfeld, A. 2002. La controverse des horloges biologiques. *La Recherche* 351: 44-47.
- Knights, B. 2003. A review of the possible impacts of long-term oceanic and climate changes and fishing mortality on recruitment of anguillid eels of the Northern Hemisphere. *Sci. Total Environ.* 310: 237-244.
- Knights, B. and White, E. 1997. An appraisal of stocking strategies for the European eel, *Anguilla anguilla*. In *Stocking and introduction of fish*. Edited by I. G. Cowx. Blackwell, Oxford. pp. 121-140.
- Knights, B., White, E. and Naismith, I. A. 1996. Stock assesment of European eel, *Anguilla anguilla* L. In *Stock assessment in inland fisheries*. Edited by I. G. Cowx. Fishing news books. pp. 431-447.
- Koslow, J. A. 1992. Fecundity and the stock recruitment relationship. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49 (2): 210-217.
- Kotake, A., Arai, T., Ohji, M., Yamane, S., Miyazaki, N. and Tsukamoto, K. 2004. Application of otolith microchemistry to estimate the migratory history of Japanese eel *Anguilla japonica* on the Sanriku Coast of Japan. *J. Appl. Ichthyol.* 20 (2): 150-153.
- Krueger, W. H. and Oliveira, K. 1999. Evidence for environmental sex determination in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environ. Biol. Fishes* 55 (4): 381-389.
- Kuhn, T. S. 1983. La structure des révolutions scientifiques. Champs Flammarion
- Lambert, P. 1994. Synthèse des concepts de modélisation du phénomène de migration des civelles d'*Anguilla anguilla* en estuaire. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 335: 99-110.

- Lambert, P. 1997. Analyse des données de captures d'anguilles par pêche électrique et cartographie des structures en tailles à l'échelle de la France. CSP-Cemagref. 23.
- Lambert, P. 2002. Modélisation du flux de migration des civelles. *In* Gironde : rôle de la dynamique des masses d'eau et des sédiments fins dans les transferts chimiques et biologiques dans l'estuaire. *Edited by*. P. Castaing. Rapport Liteau. Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement -Université Bordeaux I - Cemagref - Ifremer. pp. 35-73.
- Lambert, P., Bardonnnet, A., Roqueplo, C., Bolliet, V., Beaulaton, L. and Huchet, E. 2003a. Impact du marquage par balnéation sur le déplacement des civelles d'anguille. Journée du Grisam de St Pée.
- Lambert, P., Feunteun, E. and Crivelli, A. J. 2003b. L'anguille, un défi pour les scientifiques. Compte rendu des journées du Grisam, La Tour du Valet, 26-29 mars 2001. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 368: 1-8.
- Lambert, P., Pronier, O., Rochard, E. and Martin-Vandembulcke, D. 1997. Analyse des données issues du suivi de la faune circulante aux abords de la centrale de Braud et Saint-Louis. Cas des juvéniles d'aloses (*Alosa alosa*), des crevettes blanches (*Palaemon longirostris*) et des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla*). EDF/Cemagref. 28.
- Lambert, P. and Rigaud, C. 1999. Recherche d'éléments de gestion de la population d'anguilles sur la base des données produites par la RHP. CSP- Cemagref.
- Lambert, P., Rochard, E. and Elie, P. 1995. A study of the estuarial migration of civelles (*Anguilla anguilla* L., 1758) using individual based simulation. ICES/CIEM, Anacat Committee. C.C. M :21.
- Lambert, P., Rochard, E. and Masse, J. 1999. Environnement des poissons migrateurs dans les modèles individus-centrés. Modèles et systèmes multi-agents pour la gestion de l'environnement et des territoires, Clermont-ferrand, Cemagref Edition. 51-65.
- Lambert, P., Rochard, E., Elie, P. 1996. Simulateur de migration de civelles dans l'estuaire de la Gironde. *Ingénieries-EAT* 6: 31-39.
- Lambert, P., Sbaihi, M., Rochard, E., Marchelidon, J., Dufour, S. and Elie, P. 2003c. Variabilités morphologique et du taux d'hormone de croissance des civelles d'anguilles européennes dans l'estuaire de la Gironde au cours de la saison 1997-1998. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 368: 69-84.
- Lamothe, P. J., Gallagher, M., Chivers, D. P. and Moring, J. R. 2000. Homing and movement of yellow-phase American eels in freshwater ponds. *Environ. Biol. Fishes* 58 (4): 393-399.
- Langdon, S. A. and Collins, A. L. 2000. Quantification of the maximal swimming performance of Australasian glass eels, *Anguilla australis* and *Anguilla reinhardtii*, using a hydraulic flume swimming chamber. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 34 (4): 629-636.
- Langon, M. and Dartiguelongue, J. 1997. La dévalaison des anguilles (*Anguilla anguilla* L.) argentées - Test de deux exutoires de dévalaison à la centrale hydroélectrique EDF d'Halsou (Nive, Pyrénées-Atlantiques)- Revue bibliographique. Rapport INRA-SCEA.
- Langton, C. G. 1989. Artificial life. Artificial Life, The proceedings of an interdisciplinary workshop on the synthesis and simulation of living systems held september, 1987 in Los Alamos, New Mexico. Langton C.G. (Ed.). 1-47.
- Larinier, M. and Travade, F. 1999. La dévalaison des migrateurs : Problèmes and dispositifs. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* (353-54): 181-210.
- Le Hir, P., Thouvenin, B., Sottolichio, A. and Doxaran, D. 2002. Modélisation de la dynamique du bouchon vaseux. *In* Gironde : rôle de la dynamique des masses d'eau et des sédiments fins dans les transferts chimiques et biologiques dans l'estuaire. *Edited by*. P. Castaing. Rapport Liteau. Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement -Université Bordeaux I - Cemagref -Ifremer. pp. 3-25.
- Le Page, C. 1995. Variabilité environnementale et structuration spatiale de la reproduction. Les recherches françaises en évaluation quantitative et modélisation des ressources et des systèmes halieutiques., Paris, Orstom Editions. 127-139.

- Le Pape, O., Chauvet, F., Mahevas, S., Lazure, P., Guérault, D. and Desaunay, Y. 2003. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *J. Sea Res.* 50 (2-3): 139-149.
- Lecomte Finiger, R. 1978. Contribution à l'étude biologique et écologique des civelles entrant dans un étang méditerranéen. Ph. D. Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI
- Lecomte Finiger, R. 1994. The early life history of the European eel. *Nature* 370: 424.
- Lecomte-Finiger, R. 2003. The genus *Anguilla* Schrank, 1798: current state of knowledge and questions. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 13 (3): 265-279.
- Lee, T. W. 1979. Dynamique des populations d'anguilles *Anguilla anguilla* (L.) des lagunes du bassin d'Arcachon. Ph. D. Thesis, Montpellier
- Lefebvre, F., Acou, A., Lecomte Finiger, R. and Crivelli, A. J. 2003. Anguillicolosis among silver eels : a 4-year survey in 4 habitats from Camargue (Rhône delta, south of France). *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 368: 97-108.
- Lefebvre, F., Contournet, P. and Crivelli, A. J. 2002. The health state of the eel swimbladder as a measure of parasite pressure by *Anguillicola crassus*. *Parasitology* 127: 457-463.
- Legault, A. 1984. Etude préliminaire de la migration anadrome de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans les zones de l'aval du bassin fluvial de la sèvre niortaise. Ph. D. Thesis, Université de Rennes I
- Legault, A. 1994. Etude préliminaire du recrutement fluvial de l'anguille. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* (335): 33-41.
- Legay, J. M. 1997. L'expérience et le modèle - Un discours sur la méthode. Inra Editions, Paris.
- Leiner, K. A. and McKenzie, D. S. 2001. The effects of photoperiod on growth rate and circulating thyroid hormone levels in the red drum, *Sciaenops ocellatus*: evidence for a free-running circadian rhythm of T4 secretion. *Comp. Biochem. Physiol. A-Mol. Integr. Physiol.* 130 (1): 141-149.
- Lema, M. A., Echave, J. and Golombek, D. A. 2001. (Too many) mathematical models of circadian clocks (?). *Biol. Rhythm Res.* 32 (2): 285-298.
- Lema, M. A., Golombek, D. A. and Echave, J. 2000. Delay model of the circadian pacemaker. *J. Theor. Biol.* 204 (4): 565-573.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73 (6): 1943-1967.
- Levine, J. D., Funes, P., Dowse, H. B. and Hall, J. C. 2002. Signal analysis of behavioral and molecular cycles. *BMC Neuroscience* 3 (1)
- Levy, D. A. and Cadenhead, A. D. 1995. Selective tidal Stream transport of adult Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Fraser River estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52 (1): 1-12.
- Lin, Y. S., Poh, Y. P. and Tzeng, C. S. 2001. A phylogeny of freshwater eels inferred from mitochondrial genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 20 (2): 252-261.
- Lobon-Cervia, J. 1999. The decline of eel *Anguilla anguilla* (L.) in a river catchment of northern Spain 1986-1997. Further evidence for a critical status of eel in Iberian waters. *Arch. Hydrobiol.* 144 (2): 245-253.
- Lobon-Cervia, J., Utrilla, C. G. and Rincon, P. A. 1995. Variations in the population dynamics of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) along the course of a Cantabrian river. *Ecol. Freshw. Fish* 4: 17-27.
- Lobry, J. 2004. Quel référentiel de fonctionnement pour les écosystèmes estuariens ? Le cas des cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la Gironde. Ph. D. Thesis, Cemagref Bordeaux 1
- Lochet, A., Lambert, P., Lepage, M. and Rochard, E. 2004. Croissance de juvéniles d'esturgeons européens *Acipenser sturio* Linné, 1758 (Acipenséridés) sauvage et issus d'alevinage, durant leur séjour dans l'estuaire de la Gironde (France). *Cybiurn* 28 (1, Supplement RIF): 91-98.
- Lomnicki, A. 1999. Individual-based models and the individual-based approach to population ecology. *Ecol. Model.* 115 (2-3): 191-198.

- Lorenz, K. 1984. Les fondements de l'éthologie. Flammarion, Paris.
- Maes, G. E., Dannewitz, J., Johansson, L., Wickström, H., Jarvi, T. and Volckaert, F. A. M. 2003. Population structure and decline within the European eel: A spatial approach based on Microsatellites. Use of genetic markers for management and conservation, Quebec, Canada, American Fisheries Symposium.
- Maes, G. E. and Volckaert, F. A. M. 2002. Clinal genetic variation and isolation by distance in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Biol. J. Linnean Soc.* 77 (4): 509-521.
- Manly, B. F. J. 1990. Stage-structured populations. sampling, analysis and simulation. Chapman and Hall, London.
- Marinone, S. G., Gutierrez, O. Q. and Pares-Sierra, A. 2004. Numerical simulation of larval shrimp dispersion in the Northern Region of the Gulf of California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 60 (4): 611-617.
- Martin Vandembulcke, D. 1999. Dynamique de population de la grande alose (*Alosa alosa*, L. 1758) dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (France) : analyse et prévision par modélisation. Ph. D. Thesis, Ecole Nationale Polytechnique, Toulouse.
- Mastrorillo, S., Dauba, F., Oberdorff, T., Guegan, J. F. and Lek, S. 1998. Predicting local fish species richness in the Garonne River basin. *Comptes Rendus Acad. Sci. Ser. III-Sci. Vie-Life Sci.* 321 (5): 423-428.
- Maury, O. 1998. Modélisation spatiale en halieutique. Approche par simulateur sous SIG. Application à la modélisation hiérarchique de la population de thons albacore (*Thunus albacares*) de l'Atlantique tropicale. Ph. D. Thesis, ENSAR, Rennes.
- Mayr, E. 1994. Histoire de la biologie. Diversité, évolution, hérédité. Livre de poche
- McCleave, J. D. 1980. Swimming performance of European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) elvers. *J. Fish Biol.* 16: 445-452.
- McCleave, J. D. 1993. Physical and behavioural controls on the oceanic distribution and migration of leptocephali. *J. Fish Biol.* 43 (1): 243-273.
- McCleave, J. D. 2001. Simulation of the impact of dams and fishing weirs on reproductive potential of silver-phase American eels in the Kennebec River basin, Maine. *N. Am. J. Fish. Manage.* 21 (3): 592-605.
- McCleave, J. D. and Arnold, G. P. 1999. Movements of yellow- and silver-phase European eels (*Anguilla anguilla* L.) tracked in the western North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 56 (4): 510-536.
- McCleave, J. D., Brickley, P. J., O'Brien, K. M., Kistner, D. A., Wong, M. W., Gallagher, M. and Watson, S. M. 1998. Do leptocephali of the European eel swim to reach continental waters? Status of the question. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 78 (1): 285-306.
- McCleave, J. D. and Kleckner, R. C. 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 40: 262-271.
- McCleave, J. D., Kleckner, R. C. and Castonguay, M. 1987. Reproductive sympatry of American and European eels and implications for migration and taxonomy. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1: 286-297.
- McCleave, J. D. and Wippelhauser, G. S. 1987. Behavioural aspects of selective tidal stream transport in juvenile american eels. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1: 138-150.
- McCullagh, P. and Nelder, J. A. 1989. Generalized linear models. Chapman and Hall, Londres.
- McDowall, R. M. 1987. The occurrence and distribution of diadromy among fishes. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1: 1-13.
- McDowall, R. M. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 7 (4): 443-462.
- McDowall, R. M. 1999. Different kinds of diadromy: Different kinds of conservation problems. *ICES J. Mar. Sci.* 56 (4): 410-413.
- Megrey, B. A., Hinckley, S. and Dobbins, E. L. 2002. Using scientific visualization tools to facilitate analysis of multi-dimensional data from a spatially explicit, biophysical, individual-based model of marine fish early life history. *ICES J. Mar. Sci.* 59 (1): 203-215.

- Metaxas, A. 2001. Behaviour in flow: perspectives on the distribution and dispersion of meroplanktonic larvae in the water column. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58 (1): 86-98.
- Metcalfe, J. D., Arnold, G. P. and Webb, P. W. 1990. The energetics of migration by selective tidal stream transport: an analysis for plaice tracked in the southern North Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 70: 149-162.
- Michelet, N. 2000. Variabilité des relations âges-longueurs de différentes fractions de population d'anguilles, européennes (*Anguilla anguilla*) et américaines (*Anguilla rostrata*), issues de différents hydrosystèmes. Ph. D. Thesis, Université Paul Sabatier, Toulouse III - Cemagref, Bordeaux.
- Minns, C. K., Randall, R. G., Moore, J. E. and Cairns, V. W. 1996. A model simulating the impact of habitat supply limits on northern pike, *Esox lucius*, in Hamilton harbour, Lake Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 20-34.
- Montgomery, J., Carton, G., Voigt, R., Baker, C. and Diebel, C. 2000. Sensory processing of water currents by fishes. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 355 (1401): 1325-1327.
- Moriarty, C. 1986. Riverine migration of young eels *Anguilla anguilla* (L.). *Fish. Res.* 4: 43-58.
- Moriarty, C. 1987. Factors influencing recruitment of the Atlantic species of anguillid eels. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1: 483-491.
- Moriarty, C. 1990. European catches of elver of 1928-1988. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 75 (6): 701-706.
- Moriarty, C. and Dekker, W. 1997. Management of the European eel, pp. 110.
- Morrison, W. E. and Secor, D. H. 2003. Demographic attributes of yellow-phase American eels (*Anguilla rostrata*) in the Hudson River estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60 (12): 1487-1501.
- Mouloud, N. 1985. Perspective épistémologique. In Encyclopédia Universalis. Edited. pp. 412-4156.
- Mounaix, B. 1992. Intercalibration et validation des méthodes d'estimation de l'âge de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.). Application au bassin versant de la Vilaine, Bretagne. Ph. D. Thesis, ENSA, Rennes.
- Mounaix, B. and Fontenelle, G. 1994. Anguilles estuariennes et fluviales - Contribution de l'otolithométrie. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* (335): 67-80.
- Mullon, C., Fréon, P., Parada, C., van der Lingen, C. D. and Huggett, J. 2003. From particles to individuals: modelling the early stages of anchovy (*Engraulis capensis/encrasicolus*) in the southern Benguela. *Fish. Oceanogr.* 12 (4-5): 396-406.
- Myers, G. S. 1949. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia*: 89-97.
- Myers, R. A. and Barrowman, N. J. 1996. Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fish. Bull.* 94 (4): 707-724.
- Naismith, I. A. and Knights, B. 1990. Modelling of unexploited and exploited populations of eels *Anguilla anguilla* (L.), in the Thames estuary. *J. Fish Biol.* 37: 975-986.
- Naruse, M. and Oishi, T. 1994. Effects of light and food as zeitgebers on locomotor activity rhythms in the Loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. *Zool. Sci.* 11 (1): 113-119.
- Naylor, E. 1996. Crab clockwork: The case for interactive circatidal and circadian oscillators controlling rhythmic locomotor activity of *Carcinus maenas*. *Chronobiol. Int.* 13 (3): 153-161.
- Nilo, P. and Fortin, R. 2001. Synthèse des connaissances et établissement d'une programmation de recherche sur l'anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata*). Université du Québec à Montréal, Département des Sciences biologiques pour la Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune.
- Northcott, S. J. 1991. A comparison of circatidal rhythmicity and entrainment by hydrostatic pressure cycles in the rock goby, *Gobius paganellus* (L.) and the shanny, *Lipophrys pholis* (L.). *J. Fish Biol.* 39 (1): 25-33.
- Odum, E. P. 1971. Fundamentals of ecology. 3e. WB. Saunders Compagny, Philadelphia.
- Olde-Scheper, T., Klinkenberg, D., Pennartz, C. and Pelt, J. V. 1999a. A mathematical model for the intracellular circadian rhythm generator. *J. Neurosci* 19 (1): 40-47.

- Olde-Scheper, T., Klinkenberg, D. and Perazzo, R. P. J. 1999b. A model of molecular circadian clocks: multiple mechanisms for phase shifting and a requirement for strong nonlinear interactions. *J. Biol. Rhythms* 14: 213-220.
- Oliveira, K. 1999. Life history characteristics and strategies of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 (5): 795-802.
- Oliveira, K. and McCleave, J. D. 2000. Variation in population and life history traits of the American eel, *Anguilla rostrata*, in four rivers in Maine. *Environ. Biol. Fishes* 59 (2): 141-151.
- Oliveira, K., McCleave, J. D. and Wipfelhauser, G. S. 2001. Regional variation and the effect of lake: river area on sex distribution of American eels. *J. Fish Biol.* 58 (4): 943-952.
- Ovchinnikov, V. V., Gleyzer, S. I. and Galaktionov, G. Z. 1972. Features of orientation of the European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) at some stages of migration. *Journal of Ichthyology* 13 (1): 455-463.
- Palmer, J. D. 1990. The rhythmic lives of crabs. *Bioscience* 40 (5): 352-358.
- Palmer, J. D. 1995. Review of the dual-clock control of tidal rhythms and the hypothesis that the same clock governs both circatidal and circadian rhythms. *Chronobiol. Int.* 12 (5): 299-310.
- Palmer, J. D. 1997. Dueling hypotheses: Circatidal versus circalunidian battle basics. *Chronobiol. Int.* 14 (4): 337-346.
- Palmer, J. D. 2000. The clocks controlling the tide-associated rhythms of intertidal animals. *Bioessays* 22 (1): 32-37.
- Palmer, J. D. and Williams, B. G. 1986. Comparative studies of tidal rhythms. II The dual clock control of the locomotor rhythms of two decapod crustaceans. *Mar. Behav. Physiol.* 12: 269-278.
- Panfili, J. 1993. Estimation de l'âge individuel des poissons : Méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées. . 456 p. Ph. D. Thesis, Université de Montpellier II
- Parker, S. J. 1995. Homing ability and home range of yellow phase American eels in a tidally dominated estuary. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 75 (1): 127-140.
- Parker, S. J. and McCleave, J. D. 1997. Selective tidal stream transport by American eels during homing movements and estuarine migration. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 77 (3): 871-889.
- Parsons, J., Vickers, K. U. and Warden, Y. 1977. Relationship between elver recruitment and changes in the sex ratio of silver eels *Anguilla anguilla* L. migrating from Lough Neagh, Northern Ireland. *J. Fish Biol.* 10: 211-229.
- Pavé, A. 1994. Modélisation en biologie et écologie. Aléas, Lyon.
- Pedersen, B. H. 2003. Induced sexual maturation of the European eel *Anguilla anguilla* and fertilisation of the eggs. *Aquaculture* 224 (1-4): 323-338.
- Pfeiler, E. 1999. Developmental physiology of elopomorph leptocephali. *Comp. Biochem. Physiol. A-Mol. Integr. Physiol.* 123 (2): 113-128.
- Pittendrigh, C. S. 1993. Temporal Organization - Reflections of a Darwinian Clock- Watcher. *Annu. Rev. Physiol.* 55: 16-54.
- Poole, W. R., Reynolds, J. D. and Moriarty, C. 1990. Observations on the Silver Eel Migrations of the Burrishoole River System, Ireland, 1959 to 1988. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 75 (6): 807-815.
- Popper, K. R. 1998. Des sources de la connaissance et de l'ignorance. Rivages, Paris.
- Pritchard, D. W. 1952. Salinity distribution and circulation in the Chesapeake Bay estuarine system. *Journal of Marine Research* 11 (2): 106-123.
- Prokhorchik, G. A. 1986. Postembryonic development of European eel, *Anguilla anguilla*, under experimental conditions. *Journal of Ichthyology* 26: 121-127.
- Pronier, O. and Rochard, E. 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, Osméridés Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 350-51: 479-497.

- Queiroga, H., Costlow, J. D. and Moreira, M. H. 1997. Vertical migration of the crab *Carcinus maenas* first zoea in an estuary: Implications for tidal stream transport. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 149 (1-3): 121-132.
- Railsback, S. F. 2001. Concepts from complex adaptive systems as a framework for individual-based modelling. *Ecol. Model.* 139 (1): 47-62.
- Rasmussen, G. and Therkildsen, B. 1979. Food, growth and production of *Anguilla anguilla* L. in a small Danish stream. *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 175: 32-40.
- Reebs, S. G. 2002. Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 12 (4): 349-371.
- Rensing, L., Meyer-Grahe, U. and Ruoff, P. 2001. Biological timing and the clock metaphor: Oscillatory and hourglass mechanisms. *Chronobiol. Int.* 18 (3): 329-369.
- Ricker, W. E. 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull. Fish. Res. Board. Can.*
- Rijnsdorp, A. D., Van Stralen, M. and Van der Veer, H. W. 1985. Selective tidal transport of North Sea plaice larvae *Pleuronectes platessa* in coastal nursery areas. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114: 461-470.
- Risan. 1995. Objectivism and zen in the natural science of the artificial. *Hovedfagsstudentenes arbok*: 1-19.
- Robinet, T. T. and Feunteun, E. E. 2002. Sublethal effects of exposure to chemical compounds: A cause for the decline in Atlantic eels? *Ecotoxicology* 11 (4): 265-277.
- Robins, C. R., Cohen, D. M. and Robins, C. H. 1979. The eels, *Anguilla* and *Histiobranchus*, photographed on the floor of the deep Atlantic in the Bahamas. *Bull. Mar. Sci.* 29 (3): 401-405.
- Rochard, E. 1992. Mise au point d'une méthode de suivi de l'abondance des amphihalins dans le système fluvio-estuarien de la Gironde, application à l'étude écobioécologique de l'esturgeon *Acipenser sturio*. Ph. D. Thesis, Université de Rennes I / CEMAGREF
- Roncarati, A., Melotti, P., Mordenti, O. and Gennari, L. 1997. Influence of stocking density of European eel (*Anguilla anguilla*, L.) elvers on sex differentiation and zootechnical performances. *J. Appl. Ichthyol.* 13 (3): 131-136.
- Roqueplo, C., Lambert, P., Gonthier, P. and Mayer, N. 2000. Estimation de la mortalité des civelles de la Gironde après leur passage dans le circuit de refroidissement de la Centrale nucléaire du Blayais. Etude Cemagref, Groupement de Bordeaux., 58.
- Rossi, R., Carrieri, A., Franzoi, P., Cavallini, G. and Gnes, A. 1987. A study of eel (*Anguilla anguilla* L.) population dynamics in the Comacchio lagoons (Italy) by mark-recapture method. *Oebalia* XIV: 1-14.
- Rossi, R. and Colombo, G. 1979. Some observations on age, sex, and growth of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in North Adriatic lagoons. *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 174: 64-69.
- Rowe, P. M. and Epifanio, C. E. 1994. Tidal stream transport of weakfish larvae in Delaware Bay, USA. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 110 (2-3): 105-114.
- Ruoff, P. and Rensing, L. 1996. The Temperature compensated Goodwin model simulates many circadian clock properties. *J. Theor. Biol.* 179 (4): 275-285.
- Saarenmaa, H., Stone, N. D., Folse, L. J., Packard, J. M., Grant, W. E., Makala, M. E. and Coulson, R. N. 1988. An artificial intelligence modelling approach to simulating animal/habitat interactions. *Ecol. Model.* 44 (1-2): 125-141.
- Sabatón, C., Seigler, L., Gouraud, V., Baglinière, J. L. and Manne, S. 1997. Presentation and first applications of a dynamic population model brown trout (*Salmo trutta* L.): aid to river management. *Fish. Manag. Ecol.* 4: 425-438.
- Saglio, P. 1982. Piégeage d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans un milieu naturel au moyen d'extraits biologiques d'origine intraspécifique. Mise en évidence de l'attractivité phéromonale du mucus épidermique. *Acta Oecologica* 3 (3): 223-231.
- Saglio, P. and Fauconneau, B. 1988. Free amino acid content in the skin mucus of yellow and silver eel, *Anguilla anguilla* L. *Comp. Biochem. Physiol. A-Physiol.* 91 (1): 101-104.

- Saumont, P. Y. and Mirecourt, A. 2001. Java 2, le guide du développeur. 4^e édition. Osman Eyrolles Multimédia
- Scheibe, T. D. and Richmond, M. C. 2002. Fish individual-based numerical simulator (FINS): a particle-based model of juvenile salmonid movement and dissolved gas exposure history in the Columbia River basin. *Ecol. Model.* 147 (3): 233-252.
- Schmidt, J. 1906. Contribution to the life history of the eel (*Anguilla vulgaris*, Flem.). *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 5: 137-264.
- Schmidt, J. 1909. Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel (*Anguilla vulgaris* Turt.). *Medd. Komm. Havund. Fisk.* III: 1-17.
- Schmidt, J. 1922. The breeding places of the eel. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 211: 179-208.
- Schmidt-Lainé, C. and Pavé, A. 2002. Environnement : modélisation et modèles pour comprendre, agir ou décider dans un contexte interdisciplinaire. *Natures Sciences Sociétés* 10 (Supplement 1): 5-25.
- Secor, D. H. 1999. Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fish. Res.* 43: 13-34.
- Secor, D. H. and Rooker, J. R. 2000. Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fish. Res.* 46 (1-3): 359-371.
- Seoka, M., Yamada, S., Iwata, Y., Yanagisawa, T., Nakagawa, T. and Kumai, H. 2003. Differences in the biochemical content of buoyant and non-buoyant eggs of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Aquaculture* 216 (1-4): 355-362.
- Sequeira, R. A., Olson, R. L. and McKinion, J. M. 1997. Implementing generic, object-oriented models in biology. *Ecol. Model.* 94 (1): 17-31.
- Shampine, L. F. and Thompson, S. 2001. Solving DDEs in Matlab. *Applied Numerical Mathematics* 37 (4): 441-458.
- Sheldon, M. R. and McCleave, J. D. 1985. Abundance of glass eels of the American eel, *Anguilla rostrata*, in mid-channel and near shore during estuarine migration. *Naturaliste Canadian* 112: 425-430.
- Shin, Y. J. 2000. Interactions trophiques et dynamiques des populations dans les écosystèmes marins exploités. Approche par modélisation individus-centrée. Ph. D. Thesis, Université de Paris VII, Paris.
- Sloane, R. D. 1984a. Distribution, abundance, growth and food of freshwater eels (*Anguilla* spp.) in the Douglas river, Tasmania. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 325-339.
- Sloane, R. D. 1984b. Upstream migration by young pigmented freshwater eels (*Anguilla australis* Richardson) in Tasmania. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 61-73.
- Smith, P. J., Benson, P. G., Stanger, C., Chisnall, B. L. and Jellyman, D. J. 2001. Genetic structure of New Zealand eels *Anguilla dieffenbachii* and *A. australis* with allozyme markers. *Ecol. Freshw. Fish* 10 (3): 132-137.
- Smogor, R. A., Angermeier, P. L. and Gaylord, C. K. 1995. Distribution and abundance of American eels in Virginia Streams - Tests of null models across spatial scales. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124 (6): 789-803.
- Smolen, P., Baxter, D. A. and Byrne, J. H. 2002. A reduced model clarifies the role of feedback loops and time delays in the *Drosophila* circadian oscillator. *Biophys. J.* 83 (5): 2349-2359.
- Smolen, P., Baxter, P. D. and Byrne, J. H. 2001. Modeling circadian oscillations with interlocking positive and negative feedback loops. *J. Neurosci* 21 (17): 6644-6656.
- Sola, C. and Tongiorgi, P. 1998. Behavioural responses of glass eels of *Anguilla anguilla* to non-protein amino acids. *J. Fish Biol.* 53 (6): 1253-1262.
- Sola, L., Gentili, S. and Cataudella, S. 1980. Eel chromosomes: cytotaxonomical interrelationships and sex chromosomes. *Copeia* (4): 911-913.
- Sorensen, P. W. 1984. Juvenile eels rely on odor cues for migration. *Maritimes* 28 (4): 8-10.

- Sorensen, P. W. 1986. Origins of the freshwater attractant(s) of migrating elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environ. Biol. Fishes* 17 (3): 185-200.
- Sottolichio, A. 1999. Modélisation de la dynamique des structures turbides (bouchon vaseux et crème de vase) dans l'estuaire de la Gironde. Ph. D. Thesis, Université de Bordeaux I
- Spagnol, S., Wolanski, E., Deleersnijder, E., Brinkman, R., McAllister, F., Cushman-Roisin, B. and Hanert, E. 2002. An error frequently made in the evaluation of advective transport in two-dimensional Lagrangian models of advection- diffusion in coral reef waters. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 235: 299-302.
- Starkie, A. 2003. Management issues relating to the European eel, *Anguilla anguilla*. *Fish. Manag. Ecol.* 10 (6): 361-364.
- Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87 (11): 476-486.
- Stefánsson, G. 1996. Analysis of groundfish survey abundance data: combining the GLM and delta approaches. *ICES J. Mar. Sci.* 53 (3): 577-588.
- Strubberg, A. 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. Some experiments. *Medd. Komm. Havund. Fisk., Copenhagen.* 1-11.
- Svärdson, G. 1976. The decline of the Baltic eel population. *Information of the Institute of Freshwater Research Drottningholm* 55: 136-143.
- Svedäng, H. and Wickström, H. 1997. Low fat contents in female silver eels: Indications of insufficient energetic stores for migration and gonadal development. *J. Fish Biol.* 50 (3): 475-486.
- Svedäng, H., Wickström, H., Reizenstein, M., Holmgren, K. and Florenius, P. 1998. Accuracy and precision in eel age estimation, using otoliths of known and unknown age. *J. Fish Biol.* 53 (2): 456-464.
- Tanaka, H. 2003. Techniques for larval rearing. In *Eel Biology. Edited by. K. Aida, K. Tsukamoto and K. Yamauchi.* Springer-Verlag, Tokyo. pp. 427-456.
- Tanaka, H., Kagawa, H. and Ohta, H. 2001. Production of leptocephali of Japanese eel (*Anguilla japonica*) in captivity. *Aquaculture* 201 (1-2): 51-60.
- Tatsukawa, K. 2003. Eel resources in East Asia. In *Eel Biology. Edited by. K. Aida, K. Tsukamoto and K. Yamauchi.* Springer-Verlag, Tokyo. pp. 293-298.
- Taylor, L. R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189: 732-735.
- Tesch, F. W. 1977. The eel. Chapman and Hall, London.
- Tesch, F. W. 1980. Occurrence of eel *Anguilla anguilla* larvae west of the European continental shelf, 1971-1977. *Environ. Biol. Fishes* 5 (3): 185-190.
- Tesch, F. W. 1993. The eel. Blackwell Science Ltd, London.
- Tesch, F. W. 2003. The eel. 3rd edition. Blackwell publishing
- Tesch, F. W., Wendt, T. and Karlsson, L. 1992. Influence of geomagnetism on the activity and orientation of the eel, *Anguilla anguilla* (L.), as evident from laboratory experiments. *Ecol. Freshw. Fish* 1: 52-60.
- Tischendorf, L. 1997. Modelling individual movements in heterogeneous landscapes: potentials of a new approach. *Ecol. Model.* 103 (1): 33-42.
- Tomoda, H. and Uematsu, K. 1996. Morphogenesis of the brain in larval and juvenile Japanese eels, *Anguilla japonica*. *Brain Behav. Evol.* 47 (1): 33-41.
- Tosi, L. and Sola, C. 1993. Role of geosmin, a typical inland water odor, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L) migration. *Ethology* 95 (3): 177-185.
- Tosi, L., Sola, C., Spanpanato, A. and Tongiorgi, P. 1989. The behaviour of glass-eels of *Anguilla anguilla* (L.) towards salinity : discrimination and preferences. *Rivista Italiana di Acquacoltura* 24: 219-223.
- Tsukamoto, K. and Aoyama, J. 1998. Evolution of freshwater eels of the genus *Anguilla*: a probable scenario. *Environ. Biol. Fishes* 52 (1-3): 139-148.
- Tsukamoto, K., Aoyama, J. and Miller, M. J. 2002. Migration, speciation, and the evolution of diadromy in anguillid eels. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59 (12): 1989-1998.
- Tsukamoto, K. and Arai, T. 2001. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 220: 265-276.

- Tsukamoto, K., Kajhara, T. and Nishiwaki, M. 1975. Swimming ability of fish. *Bulletin of the Japanese Society of the Scientific Fisheries* 41 (2): 167-174.
- Tsukamoto, K., Nakai, I. and Tesch, F. W. 1998. Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396: 635-636.
- Tzeng, W.-N., Iizuka, Y., Shiao, J.-C., Yamada, Y. and Oka, H. P. 2003. Identification and growth rates comparison of divergent migratory contingents of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture* 216 (1-4): 77-86.
- Tzeng, W. N., Wang, C. H., Wickström, H. and Reizenstein, M. 2000. Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Mar. Biol.* 137 (1): 93-98.
- Uchmanski, J. and Grimm, V. 1996. Individual-based modelling in ecology: What makes the difference? *Trends Ecol. Evol.* 11 (10): 437-441.
- van Ginneken, V. J. T. and van den Thillart, G. E. E. J. M. 2000. Physiology - Eel fat stores are enough to reach the Sargasso. *Nature* 403 (6766): 156-157.
- Verreault, G., Dargere, W. and Tardif, R. 2003. American eel *Anguilla rostrata* movements, growth and sex ratio following glass eel introduction. International eel symposium, Quebec, Canada, American Fisheries Symposium. 133.
- Verreault, G. and Dumont, P. 2003. An estimation of American eel escapement from the upper St. Lawrence River and Lake Ontario in 1996 and 1997. *Am. Fish. Soc. Symp.* 33: 243-251.
- Vladykov, V. D. and March, H. 1975. Distribution of leptocephali of the two species of *Anguilla* in the western North Atlantic based on collections made between 1933 and 1968. *Syllogeus* 6: 1-38.
- Vollestad, L. A. 1992. Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel - Environmental effects and phenotypic plasticity. *J. Anim. Ecol.* 61 (1): 41-48.
- Vollestad, L. A. and Jonsson, B. 1986. Life-history characteristic of the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Imsa River, Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* 115: 864-871.
- Vollestad, L. A. and Jonsson, B. 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river: Evidence for density-dependent mortality, and development of a model for predicting yield. *J. Anim. Ecol.* 57: 983-997.
- Vollestad, L. A., Jonsson, B., Hvidsten, N. A. and Naesje, T. F. 1994. Experimental test of environmental factors influencing the seaward migration of European silver eels. *J. Fish Biol.* 45 (4): 641-651.
- Wang, C. H. and Tzeng, W. N. 2000. The timing of metamorphosis and growth rates of American and European eel leptocephali: A mechanism of larval segregative migration. *Fish. Res.* 46 (1-3): 191-205.
- Weih, D. 1978. Tidal stream transport as an efficient method for migration. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 38: 92-99.
- Welch, J. M. and Forward, R. B. 2001. Flood tide transport of blue crab, *Callinectes sapidus*, postlarvae: behavioral responses to salinity and turbulence. *Mar. Biol.* 139 (5): 911 - 918.
- Wells, B. K., Rieman, B. E., Clayton, J. L., Horan, D. L. and Jones, C. M. 2003. Relationships between water, otolith, and scale chemistries of westslope cutthroat trout from the Coeur d'Alene River, Idaho: The potential application of hard-part chemistry to describe movements in freshwater. *Trans. Am. Fish. Soc.* 132 (3): 409-424.
- Westerberg, H. 1998. Oceanographic aspects of the recruitment of eels to the Baltic Sea. *Bull. Fr. Pêch. Piscic.* 349: 177-185.
- Westin, L. 2003. Migration failure in stocked eels *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 254: 307-311.
- Westin, L. and Nyman, L. 1979. Activity, orientation, and migration of Baltic eel (*Anguilla anguilla* L.). *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 174: 115-123.

- Whitehead, H. 2000. Density-dependent habitat selection and the modeling of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) exploitation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 (1): 223-230.
- Wiberg, U. H. 1983. Sex determination in the European eel (*Anguilla anguilla*, L.). A hypothesis based on cytogenetic results, correlated with the findings of skewed sex ratios in eel culture ponds. *Cytogenetics and Cell Genetics* 36: 589-598.
- Wickström, H. and Hamrin, S. 1997. Sweden. *In* Management of the European eel. Edited by C. Moriarty and W. Dekker. Fisheries Bulletin, Dublin. pp. 46-52.
- Wickström, H., Westin, L. and Clevestam, P. 1996. The biological and economic yield from a long-term eel-stocking experiment. *Ecol. Freshw. Fish* 5: 140-147.
- Wiegand, T., Jeltsch, F., Hanski, I. and Grimm, V. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos* 100 (2): 209-222.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. and Fernandez, A. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain. *Ecol. Monogr.* 68 (4): 539-570.
- Willenmse, J. J. 1976. Characteristic of myotomal muscle fibres and their possible relation to growth rate in eels *Anguilla anguilla* (L.) (Pisces, Teleostei). *Aquaculture* 8: 251-258.
- Williams, B. G. 1998. The lack of circadian timing in two intertidal invertebrates and its significance in the circatidal/circalunidian debate. *Chronobiol. Int.* 15 (3): 205-218.
- Williamson, G. P. 1989. The discovery of glass eels, *Anguilla rostrata*, drifting in a vertical orientation off the coast of Newfoundland. *Voprosy Ikhtiologii* 1: 163-165.
- Williamson, G. R. 1987. Vertical drifting position of glass eels, *Anguilla rostrata*, off Newfoundland. *J. Fish Biol.* 31: 587-588.
- Williamson, S. C., Bartholow, J. M. and Stalnaker, C. B. 1993. Conceptual model for quantifying pre-smolt production from flow-dependent physical habitat and water temperature. *Regul. Rivers-Res. Manage.* 8 (1-2): 15-28.
- Wippelhauser, G. S. and McCleave, J. D. 1987. Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) utilizing selective tidal stream transport. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 44: 80-89.
- Wippelhauser, G. S. and McCleave, J. D. 1988. Rhythmic activity of migrating juvenile American eels *Anguilla rostrata*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 68: 81-91.
- Wirth, T. and Bernatchez, L. 2001. Genetic evidence against panmixia in the European eel. *Nature* 409 (6823): 1037-1040.
- Wirth, T. and Bernatchez, L. 2003. Decline of North Atlantic eels: a fatal synergy? *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 270 (1516): 681-688.
- Wuillez, M. and Rochard, E. 2003. Tableau de bord, un outil pour le suivi des poissons migrateurs : concepts et méthode pour le choix des indicateurs, exemple de la population de grande alose du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne. *Ingénieries* 35: 99-107.
- Yamaguchi, N., Gazzard, D., Scholey, G. and Macdonald, D. W. 2003. Concentrations and hazard assessment of PCBs, organochlorine pesticides and mercury in fish species from the upper Thames: River pollution and its potential effects on top predators. *Chemosphere* 50 (3): 265-273.
- Ye, Y., Al-Husaini, M. and Al-Baz, A. 2001. Use of generalized linear models to analyze catch rates having zero values: the Kuwait driftnet fishery. *Fish. Res.* 53 (2): 151-168.
- Youngson, A. F. 1989. Thyroid hormones in migrating Atlantic salmon. *Aquaculture* 82: 319-327.

GLOSSAIRE ET LISTE DES PARAMETRES

1. GLOSSAIRE

Population, stock :	Dans la mesure où on ne considère qu'une unique zone de reproduction pour l'anguille européenne, ces deux termes sont utilisés de manière équivalente et rassemblent tous les individus de cette espèce. On parlera de fraction de population ou de stock lorsque l'on s'intéresse aux individus vivant dans un bassin versant
Leptocéphale :	stade larvaire après éclosion des oeufs,
Civelle :	stade de développement correspondant à la métamorphose entre leptocéphale et la jeune anguille jaune.
Anguille jaune :	stade de développement correspondant à la phase de croissance
Anguille argentée :	stade de développement correspondant à la deuxième métamorphose entre l'anguille jaune et le géniteur
Dynamique de population :	évolution au cours du temps du nombre d'individus d'une population. Intègre différents processus biologiques
Recrutement :	processus biologique défini comme l'arrivée des civelles en zone estuarienne. Il correspond également au nombre de juvéniles dans la relation civelles – anguilles argentées correspondant à la partie continentale du cycle biologique
Différenciation sexuelle :	processus biologique correspondant au passage d'anguilles indifférenciées à sexuellement différenciées
Déterminisme du sexe :	processus biologique correspondant à la fixation du sexe pour un individu qui vient de se différencier sexuellement
Déplacement :	processus biologique correspondant aux mouvements non liés à la migration de reproduction, de l'aval vers l'amont comme de l'amont vers l'aval
Migration catadrome :	processus biologique correspondant aux mouvements vers l'aval qui conduit les anguilles de leur dernier lieu de sédentarisation vers la zone de la reproduction
Mortalité naturelle :	processus biologique qui diminue au fil du temps l'effectif d'un stock de poissons sans intervention humaine (pêche ou autre)

	indépendamment des processus de reproduction et de migration (émigration, immigration).
Prise d'argenture :	processus biologique correspondant au début de la métamorphose d'une anguille jaune en une anguille argentée.
Flot :	Partie du cycle de marée où le niveau d'eau augmente. Le courant est en général mais pas systématiquement dirigé vers l'amont.
Jusant :	Partie du cycle de marée où le niveau d'eau diminue. Le courant est en général mais pas systématiquement dirigé vers l'aval.
Transport tidal sélectif :	un animal présentant ce comportement monte dans la colonne d'eau pour se laisser dériver ou nager durant la phase de la marée où les courants lui sont favorables et se réfugie près du fond voire sur le fond là où les courants sont plus faibles afin de maintenir sa position durant la deuxième partie de la marée (Arnold, 1974).
Rythme exogène :	quand l'alternance des comportements du poisson se cale sur des paramètres de l'environnement présentant des variations cycliques
Rythme endogène :	quand l'alternance des comportements repose sur une horloge interne synchronisée sur un cycle exogène
Circadien :	se dit du rythme d'un cycle dont la périodicité est proche de celle du jour solaire (environ 24 h)
Circalunadien :	se dit du rythme d'un cycle dont la périodicité est proche de celle du jour lunaire (environ 24,8 h)
Circatidal :	se dit du rythme d'un cycle dont la périodicité est proche de celle du cycle des marées (environ 12,4 h)
Horloge circadienne bimodale :	horloge interne avec deux déclenchements par période d'environ 24 h, susceptible d'engendrer un rythme circatidal
Horloge circatidal :	horloge interne avec un déclenchement par période d'environ 12,4 h, susceptible d'engendrer un rythme circatidal
Horloge double circalunadienne :	horloge interne basée sur le couplage de deux horloges circalunadiennes en opposition de phase, susceptible d'engendrer un rythme circatidal

2. PARAMETRES UTILISES DANS LE MODELE DE DYNAMIQUE DE LA FRACTION CONTINENTALE DU STOCK D'ANGUILLE

- i indice référençant les compartiments, variant de 1 pour le premier compartiment estuarien à 25 pour la source
- j indice référençant les classes d'âge annuel, variant de 0 (civelle) à $j_{\max} = 12$ ans
- k indice référençant les états, $k = 1$ pour les anguilles indifférenciées, $k = 2$ pour les anguilles jaunes femelles, $k = 3$ pour les anguilles jaunes mâles
- $N_{i,j,k}(t)$ l'effectif d'anguilles situées dans le compartiment i , appartenant à la classe d'âge j et à l'état k la semaine t
- semaineAnniversaire* la semaine théorique où les anguilles changent de classe d'âge, fixée à la 18^{ème} semaine de l'année (première semaine de mai)
- ageDecimal_j(t)* l'âge décimal d'un individu de la classe d'âge j la semaine t
- ca_i la capacité d'accueil du compartiment i
- α_w un paramètre de contribution à la saturation d'un compartiment
- $w_j(t)$ la contribution d'un individu de classe d'âge j à la saturation d'un compartiment la semaine t
- $sat_i(t)$ la saturation du compartiment i la semaine t
- deb_{rec} début de la période d'arrivée des civelle, fixé à 40 (première semaine d'octobre)
- $durée_{rec}$ durée de la période d'arrivée des civelle, fixée à 30 (correspond à la dernière semaine d'avril avec un début d'arrivée à la première semaine d'octobre)
- $\alpha_{rec}, \beta_{rec}$ paramètres de la loi bêta représentant la patron saisonnier du recrutement, fixés à 2
- $diffSex_j(t)$ taux hebdomadaire de différenciation sexuelle pour la classe d'âge j la semaine t
- μ_{diff} paramètre du processus de différenciation sexuelle correspondant à la durée moyenne dans l'état « indifférencié », fixé arbitrairement à 2,69
- σ_{diff} paramètre du processus de différenciation sexuelle correspondant à l'écart type de la durée dans l'état « indifférencié », fixé arbitrairement à 0,28
- $tauxMale_i(t)$ proportion de mâles parmi les anguilles qui se différencient la semaine t dans le compartiment i
- p_1 paramètre du processus de détermination du sexe; renseigne sur l'influence de la saturation

- p_2 paramètre du processus de détermination du sexe ; correspond à la saturation qui conduit à un déterminisme de 50% de mâle parmi les anguilles qui se différencient
- deb_{arg} début de la phase d'argenture, fixé à 36 (première semaine de septembre)
- $duree_{arg}$ durée de la phase d'argenture, fixé à 16 (soit la dernière semaine de décembre avec un début d'argenture ma première semaine de septembre)
- μ_{argF} durée moyenne dans l'état jaune femelle, fixé à 7,37 an par référence aux travaux de Holmgren *et al.* (1997) et Vollestad (1992)
- σ_{argF} écart type de la durée dans l'état jaune femelle, fixé à 3,43 an par référence aux travaux de Holmgren *et al.* (1997) et Vollestad (1992)
- μ_{argM} durée moyenne dans le état jaune mâle, fixé à 1,58 an par référence aux travaux de Holmgren *et al.* (1997) et Vollestad (1992)
- σ_{argM} écart type de la durée dans l'état jaune mâle, fixé à 1,38 an par référence aux travaux de Holmgren *et al.* (1997) et Vollestad (1992)
- $pr_{i \rightarrow i_2, j}(t)$ proportion d'individus d'âge j qui quittent un compartiment i_1 pour se rendre dans un compartiment contigu i_2 la semaine t
- b paramètre du processus de déplacement, représentant l'influence relative des compartiments de départ et d'arrivée
- a_j paramètre du processus de déplacement, correspondant au potentiel de déplacement des animaux appartenant la classe d'âge j
- a_{j_0} paramètre de la courbe d'évolution de a_j en fonction de l'âge, correspondant au potentiel de déplacement des civelles
- a_{j_+} paramètre de la courbe d'évolution de a_j en fonction de l'âge, correspondant au potentiel de déplacement des animaux âgés
- α_{dep} premier paramètre de la loi beta simulant l'évolution de a_j en fonction de l'âge, fixé à 6
- β_{dep} deuxième paramètre de la loi beta simulant l'évolution de a_j en fonction de l'âge, fixé à 20
- $mort_{i,j}(t)$ taux de mortalité naturelle pour l'âge j dans le compartiment i la semaine t
- c paramètre de forme de la loi de Weibull, fixé à 0,1786 par référence aux travaux de De Leo et Gatto (1995; 1996).

ν_0 paramètre d'échelle de la loi de Weibull lorsque la saturation du compartiment est inférieure à 1

ν_1 paramètre du processus de mortalité naturelle, représentant l'intensité de la décroissance du paramètre d'échelle de la loi de Weibull en fonction de la saturation

3. FACTEURS UTILISES DANS L'ANALYSE DES ABONDANCES DE CIVELLES DANS L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

p variable à expliquer, correspond à la probabilité d'obtenir une abondance non nulle (analyse delta)

μ variable à expliquer, correspond à la probabilité d'obtenir une abondance strictement positive (analyse gamma)

densité abondance de civelles, correspond au produit de p par μ (analyse delta gamma)

Transect : variable explicative, regroupe les stations de pêche scientifique situées dans l'estuaire moyen à respectivement 29, 36, 42 et 49 km de la mer.

Rive : variable explicative, regroupe les stations de pêche scientifique situées dans l'estuaire moyen en rive droite, en rive gauche ou dans l'axe de l'estuaire

Profondeur : variable explicative, regroupe les stations de pêche scientifique situées dans l'estuaire moyen à proximité de la surface ou du fond

Saison : variable explicative, regroupe les prélèvements réalisés entre septembre d'une année et août de l'année suivante

Quinzaine : variable explicative, regroupe les prélèvements réalisés entre deux mortes eaux, arbitrairement, la quinzaine 1 inclue le 1^{er} septembre

Position cycle : variable explicative, regroupe les prélèvements réalisés respectivement pendant le premier, deuxième et troisième tiers du revif (coefficients de marée croissants), pendant le premier, deuxième et troisième tiers du déchet (coefficients de marée décroissants)²

Position marée : variable explicative, regroupe les prélèvements réalisés respectivement pendant la première moitié du flot, au troisième quart du flot, au dernier quart du flot, au premier quart du jusant

4. PARAMETRES UTILISES DANS L'ANALYSE DU FONCTIONNEMENT D'UNE HORLOGE INTERNE

E le niveau de protéine effective induisant le rythme (dans une unité quelconque)

G le niveau d'activation du gène responsable de la synthèse de la protéine effective

K_e facteur de proportionnalité entre la synthèse protéique et le niveau d'activation du gène, fixé à 1 d'après Lema *et al.* (2000)

δ	décalage entre le début de la synthèse de l'ARNm et la fin de celle de la protéine effective, fixé à 3,5
K_d	facteur de proportionnalité entre la dégradation protéique et le niveau de protéine effective, fixé à 0,4 d'après Lema <i>et al.</i> (2000)
n	paramètre introduisant une non linéarité dans la rétroaction négative de la protéine effective sur l'activation du gène, fixé à 2,5 d'après Lema <i>et al.</i> (2000)
K_i	coefficient d'inhibition dans la rétroaction négative de la protéine effective sur l'activation du gène, fixé à 0,04 d'après Lema <i>et al.</i> (2000)
U	l'intensité de la vitesse du courant de marée calculé avec les composantes lunaire et solaire, s'exprime en UD h ⁻¹
U_{BM}	série chronologique correspondant à des impulsions d'une heure centrée sur l'étale de basse mer
UD	unité de distance arbitraire utilisée dans les simulations théoriques des déplacements en zone soumise à marée
S_e	signal synchroniseur (U ou U_{BM}) de l'horloge interne modulant K_e
S_d	signal synchroniseur (U ou U_{BM}) de l'horloge interne modulant K_d
δ^*	décalage entre la fin de la cascade de la synthèse protéique et l'action du synchroniseur S_e

ANNEXE : FORMULATION MATRICIELLE DU MODELE GLOBAL

1. EFFECTIF

La matrice des effectifs $N(t)$ est tridimensionnelle, la première dimension correspond aux compartiment (i variant de 1 à 25), le deuxième aux âges (j de 1 à 13) le troisième aux états ($k = 1$ pour les jaunes indifférenciés, 2 pour les jaunes femelles et 3 pour les jaunes mâles)

$$N_{i,j,k}(t) = \begin{pmatrix} N_{1,1,k} & \dots & N_{1,13,k} \\ \dots & N_{i,j,k} & \\ N_{25,1,k} & & N_{25,13,k} \end{pmatrix}$$

2. AGE DECIMAL

L'âge décimal d'un individu de la classe d'âge j la semaine t est donné par

$$ageDecimal_j(t) = j + \frac{\text{mod}(t - semaineAnniversaire, 52)}{52}$$

avec

$semaineAnniversaire$ la semaine théorique où les anguilles changent de classe d'âge, fixée à la 18^{ème} semaine de l'année (première semaine de mai)

3. SATURATION D'UN COMPARTIMENT

La contribution d'un individu de classe d'âge j à la saturation d'un compartiment la semaine t est donnée par

$$w_j(t) = \begin{cases} 0 & \text{si } ageDecimal_j(t) < 1 \\ \left[\frac{1 - e^{-\alpha_w(ageDecimal_j(t)-1)}}{1 - e^{-\alpha_w j_{\max}}} \right]^3 & \text{si } ageDecimal_j(t) \geq 1 \end{cases}$$

avec

α_w l'influence de l'âge sur la contribution à la saturation

La saturation du compartiment i la semaine t est calculée par

$$sat_i(t) = \frac{\sum_{k=1}^3 \sum_{j=0}^{j_{\max}} w_j(t) N_{i,j,k}(t)}{ca_i}$$

avec

ca_i la capacité d'accueil du compartiment i (valeur par défaut : 200 équivalent anguilles de 13 ans)

4. VIEILLISSEMENT

La mise à jour de la matrice des effectifs s'écrit :

$$N_{i,j,k}^{maj}(t) = \begin{pmatrix} 0 & \dots & & & \\ 1 & 0 & \dots & & \\ 0 & 1 & 0 & \dots & \\ \dots & 0 & 1 & 0 & 0 \\ \dots & \dots & 0 & 1 & 1 \end{pmatrix} N_{i,j,k}(t) \text{ si } \text{mod}(t, 52) = \text{semaineAnniversaire}$$

5. RECRUTEMENT

Le recrutement hebdomadaire est calculé par

$$recrue(t) = IntensiteRecrutement$$

$$\left(F_B \left(\frac{\text{mod}(t+1 - deb_{rec}, 52)}{duree_{rec}}, \alpha_{rec}, \beta_{rec} \right) - F_B \left(\frac{\text{mod}(t - deb_{rec}, 52)}{duree_{rec}}, \alpha_{rec}, \beta_{rec} \right) \right)$$

avec

$IntensiteRecrutement$ le nombre total de civelles arrivant par saison de migration

F_B la fonction de répartition d'une loi beta

deb_{rec} le début de la période d'arrivée des civelle, fixé à 40 (première semaine d'octobre)

$duree_{rec}$ la durée de la période d'arrivée des civelle, fixée à 30 (correspond à la dernière semaine d'avril avec un début d'arrivée à la première semaine d'octobre)

$\alpha_{rec}, \beta_{rec}$ les paramètres de la loi béta représentant la patron saisonnier du recrutement, fixés à 2

La mise à jour de la matrice des effectifs s'écrit :

$$N_{1,1,1}^{maj}(t) = recrue(t) + N_{1,1,1}(t)$$

$$N_{i,j,k}^{maj}(t) = N_{i,j,k}(t) \text{ pour } (i, j, k) \neq (1, 1, 1)$$

6. DIFFERENCIATION SEXUELLE ET DETERMINISME DU SEXE

Le taux hebdomadaire de différenciation sexuelle pour la classe d'âge j la semaine t s'écrit

$$diffSex_j(t) = 1 - \frac{1 - F_{LN}(ageDecimal_j(t) | \mu_{diff}, \sigma_{diff})}{1 - F_{LN}\left(ageDecimal_j(t) - \frac{1}{52} | \mu_{diff}, \sigma_{diff}\right)}$$

avec

F_{LN} la fonction de répartition d'une loi lognormale

μ_{diff} la durée moyenne dans l'état « indifférencié », fixé arbitrairement à 2,69

σ_{diff} l'écart type de la durée dans l'état « indifférencié », fixé arbitrairement à 0,28

La proportion de mâles parmi les anguilles qui se différencient la semaine t dans le compartiment i se calcule par

$$tauxMale_i(t) = \frac{1}{1 + e^{-p_1(sat_i(t) - p_2)}}$$

avec

p_1 l'influence de la saturation sur le déterminisme du sexe,

p_2 la saturation qui conduit à un déterminisme de 50% de mâle parmi les anguilles qui se différencient.

La mise à jour de la matrice des effectifs s'écrit :

$$N_{i,j,1}^{maj}(t) = (1 - diffSex_j(t)) N_{i,j,1}(t)$$

$$N_{i,j,2}^{maj}(t) = ((1 - tauxMale_i(t)) diffSex_j(t)) N_{i,j,1}(t)$$

$$N_{i,j,3}^{maj}(t) = (tauxMale_i(t) diffSex_j(t)) N_{i,j,1}(t)$$

7. PRISE D'ARGENTURE

L'âge décimal pour l'argenture de la classe j à l'instant t est définie par

$$ageDecimalArg_j(t) = j + \frac{\text{mod}(t + 52 - deb_{arg}, 52) + 1}{duree_{arg}}$$

avec

deb_{arg} début de la phase d'argenture, fixé à 36 (première semaine de septembre),

$duree_{arg}$ durée de la phase d'argenture, fixée à 16 (soit la dernière semaine de décembre avec un début d'argenture la première semaine de septembre).

Les taux de prise d'argenture pour les femelles et la mâles de classe d'âge j la semaine t s'écrivent respectivement :

$$si \text{ mod}(t + 52 - deb_{arg}, 52) < duree_{arg}$$

$$argFemelle_j(t) = \frac{1 - F_{LN}\left(ageDecimalArg_j(t) + \frac{1}{duree_{arg}} \mid \mu_{argF}, \sigma_{argF} \right)}{1 - F_{LN}\left(ageDecimalArg_j(t) \mid \mu_{argF}, \sigma_{argF} \right)}$$

$$argMale_j(t) = \frac{1 - F_{LN}\left(ageDecimalArg_j(t) + \frac{1}{duree_{arg}} \mid \mu_{argM}, \sigma_{argM} \right)}{1 - F_{LN}\left(ageDecimalArg_j(t) \mid \mu_{argM}, \sigma_{argM} \right)}$$

$$si \text{ mod}(t + 52 - deb_{arg}, 52) \geq duree_{arg}$$

$$argFemelle_j(t) = 0$$

$$argMale_j(t) = 0$$

avec

μ_{argF} la durée moyenne dans l'état jaune femelle, fixé à 7,37 an par référence aux travaux de Holmgren *et al.* (1997) et Vollestad (1992),

σ_{argF} l'écart type de la durée dans l'état jaune femelle, fixé à 3,43 an par référence aux travaux de Holmgren *et al.* (1997) et Vollestad (1992),

μ_{argM} la durée moyenne dans le état jaune mâle, fixé à 1,58 an par référence aux travaux de Holmgren *et al.* (1997) et Vollestad (1992),

σ_{argM} l'écart type de la durée dans l'état jaune mâle, fixé à 1,38 an par référence aux travaux de Holmgren *et al.* (1997) et Vollestad (1992).

Les nombres hebdomadaires d'argentées femelles et mâles, correspondant aux sorties du modèle sont alors :

$$nbArgFemelle_{i,j}(t) = argFemelle_j(t) N_{i,j,2}(t)$$

$$nbArgMale_{i,j}(t) = argMale_j(t) N_{i,j,3}(t)$$

et la mise à jour de la matrice des effectifs s'écrit :

$$\begin{aligned} N_{i,j,1}^{maj}(t) &= N_{i,j,1} \\ N_{i,j,2}^{maj}(t) &= (1 - \text{argFemelle}_j(t)) N_{i,j,2} \\ N_{i,j,3}^{maj}(t) &= (1 - \text{argMale}_j(t)) N_{i,j,3} \end{aligned}$$

8. DEPLACEMENTS

Le potentiel de déplacement des animaux appartenant la classe d'âge j est donné par :

$$a_j(t) = a_{j_+} + (a_{j_0} - a_{j_+}) \left(1 - F_B(\text{ageDecimal}_j(t) | \alpha_{dep}, \beta_{dep}, 0, 12) \right)$$

avec

a_{j_0} le potentiel de déplacement des anguilles d'âge 0 (civelles),

a_{j_+} le potentiel de déplacement des animaux âgés,

α_{dep} , β_{dep} les paramètres de la loi beta, fixés respectivement à 6 et à 20.

La proportion d'individus d'âge j qui quittent un compartiment i_1 pour se rendre dans un compartiment contigu i_2 la semaine t s'écrit :

$$pr_{i_1 \rightarrow i_2, j}(t) = a_j(t) \left(\frac{b \frac{sat_{i_1}(t)}{ca_{i_1}}}{1 + b \frac{sat_{i_1}(t)}{ca_{i_1}}} \right) \left(\frac{1}{1 + b \frac{sat_{i_2}(t)}{ca_{i_2}}} \right)$$

avec

b l'influence relative des compartiments de départ et d'arrivée sur les déplacements.

La mise à jour de la matrice des effectifs s'écrit :

$$N_{i,j,k}^{maj} = N_{i,j,k} + \sum_{m \neq i} (pr_{m \rightarrow i, j}(t) N_{i,m,k}) - \sum_{m \neq i} (pr_{i \rightarrow m, j}(t) N_{i,m,k})$$

9. MORTALITE NATURELLE

Le taux hebdomadaire de mortalité naturelle dans le compartiment i pour l'âge j la semaine t est calculé par

$$mort_{i,j}(t) = 1 - \exp \left(- \left(\frac{\text{ageDecimal}_j(t)}{v_0 \exp(-v_1 \max(sat_i(t) - 1, 0))} \right)^c \right)$$

avec

- c le paramètre de forme de la loi de Weibull, fixé à 0,1786 par référence aux travaux de De Leo et Gatto (1995; 1996).
- ν_0 le paramètre d'échelle de la loi de Weibull lorsque la saturation du compartiment est inférieure à 1
- ν_1 l'intensité de la décroissance du paramètre d'échelle de la loi de Weibull en fonction de la saturation

La mise à jour de la matrice des effectifs s'écrit :

$$N_{i,j,k}^{maj}(t) = (1 - mort_{i,j}(t)) N_{i,j,k}(t)$$

Multiscale exploration of European eel population dynamics with simulation tools

Abstract :

European eel, *Anguilla anguilla*, is a diadromous fish whose unique European stock is considered to be out of its safe security limits. We propose to use modelling to study (i) the eel population dynamics within a watershed and (ii) the mechanisms of estuarine glass eel migration.

The development of a matrix model aims to answer the first point. This model is structured by age, sex and development stage,. It integrates the main biological processes, ageing, recruitment, sexual differentiation, sex determinism, silvering, movement and natural mortality. It has been possible to identify 18 parameter sets, equivalent to 18 combinations of life history traits, compatible with the eel stock functioning paradigm in a watershed. The simulated dynamics emphasize the importance of characteristics and processes in the downstream part of a watershed, especially when the resource is rare.

The second point led to implement an individual-based model of glass eel movements in the Gironde estuary (France). This model mimics the selective tidal stream transport triggered by an endogenous clock. Thinking before implementing the model led us to reconsider the advantage of systematically crossing the estuary. Migration simulation with clocks either free running or synchronized by low slack waters gives results which disagree with the present description of the phenomenon. Therefore we need to specify the mechanisms which lead eel to abandon selective tidal transport. Theoretic exploration of the molecular functioning of an endogenous clock highlights a putative increase of the activity span with a synchronization of the clock by tides. This result could considerably modify simulations outputs.

Lastly the contribution of these modelling attempts to the knowledge concerning eel ecology are reviewed.

Keywords : *Anguilla anguilla* – population dynamics – anadromous migration – Gironde estuary – selective tidal stream transport – pattern-oriented modelling – individual-based model – matrix model – paradigm

Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation

Résumé :

L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) est un poisson migrateur amphihalien dont le stock unique européen est considéré comme en dehors de ses limites de sécurité biologique. Cette thèse se propose d'utiliser la modélisation pour d'une part étudier la dynamique d'une fraction de population au sein d'un réseau hydrographique et d'autre part pour approfondir les mécanismes mis en jeu lors de la migration des civelles en estuaire.

Le premier point fait l'objet du développement d'un modèle matriciel, structuré en stades de développement, sexe et âge, intégrant les principaux processus biologiques, le vieillissement, le recrutement, la différenciation sexuelle, le déterminisme du sexe, la prise d'argenture, le déplacement et la mortalité naturelle. Il est possible d'identifier 18 jeux de paramètres, correspondant à autant de combinaisons de traits de vie, compatibles avec un pattern résumant le paradigme du fonctionnement d'un stock d'anguilles dans un bassin versant. La dynamique ainsi simulée montre l'importance des caractéristiques de la partie aval du réseau hydrographique et des processus s'y déroulant, surtout en période de raréfaction de l'espèce.

Le deuxième point concerne la réalisation d'un modèle individus-centré de déplacement des civelles dans l'estuaire de la Gironde. Ce modèle est basé sur le comportement d'utilisation préférentiel des courants de marée, rythmé par une horloge interne. La réflexion préalable à la modélisation est l'occasion d'une remise en cause de l'intérêt pour une civelle de traverser systématiquement la zone estuarienne. Des simulations de migration avec des horloges en libre cours ou resynchronisées à chaque étape de basse mer donnent des résultats inacceptables par rapport à la description actuelle du phénomène. Il importe donc d'approfondir les mécanismes qui aboutissent à l'abandon du transport tidal sélectif. Une exploration théorique du fonctionnement moléculaire d'une horloge interne laisse penser qu'une synchronisation sur la marée induit une augmentation de la durée d'activité, pouvant modifier sensiblement les résultats des simulations.

Enfin, une synthèse de l'apport de ces tentatives de modélisation à la connaissance de l'écologie de l'anguille est proposée.

Mots Clés : *Anguilla anguilla* – dynamique de population – migration anadrome – estuaire de la Gironde – transport tidal sélectif – modélisation orientée par les patterns – modèle individus centré – modèle matriciel – paradigme – dispersion – horloge interne