



HAL
open science

Stratégie conditionnelle contrôlant la dispersion continentale de l'anguille européenne

H. Imbert

► **To cite this version:**

H. Imbert. Stratégie conditionnelle contrôlant la dispersion continentale de l'anguille européenne. Sciences de l'environnement. Thèse de doctorat sciences et environnement spécialité écologie aquatique, Université de Bordeaux I, 2008. Français. NNT: . tel-02591484

HAL Id: tel-02591484

<https://hal.inrae.fr/tel-02591484>

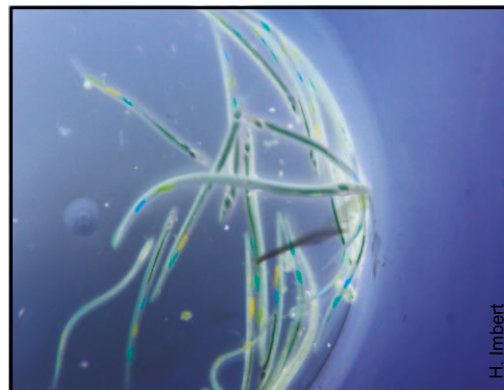
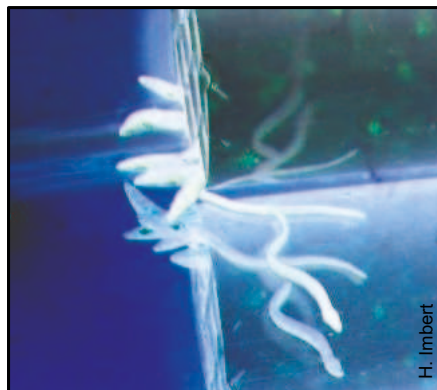
Submitted on 15 May 2020

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.

THÈSE
présentée à
L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1
ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENT
par Hélène IMBERT
pour obtenir le grade de
DOCTEUR
SPÉCIALITÉ : ÉCOLOGIE AQUATIQUE

Stratégie conditionnelle contrôlant la dispersion continentale de l'anguille européenne



Soutenue publiquement le 23 juin 2008

Après avis de :

M. CASTONGUAY Martin	D. R., MPO du Canada	<i>Rapporteur</i>
M. GAUDIN Philippe	D. R., INRA, St Pée sur Nivelle	<i>Rapporteur</i>

Devant la commission d'examen formée de :

M. CASTONGUAY Martin	D. R., MPO du Canada	<i>Rapporteur</i>
M. CHARDY Pierre	Pr., Université de Bordeaux I	<i>Examineur</i>
Mme DUFOUR Sylvie	D. R., CNRS, MNHN Paris	<i>Examineur</i>
M. ÉLIE Pierre	D. R., Cemagref, Bordeaux	<i>Directeur de thèse</i>
M. GAUDIN Philippe	D. R., INRA, St Pée sur Nivelle	<i>Rapporteur</i>

N° d'ordre : 3598

Ce travail de thèse a été co-financé par le Conseil régional d'Aquitaine



Toutes les figures de ce manuscrit - photos, schémas et dessins - ont été réalisées par Hélène Imbert et Philippe Camoin (*Cemagref*)

Les photos de chaque début de chapitre pourraient être légendées :

Couverture (gauche) : Déplacements d'anguillettes

Couverture (droite) : Réveil d'anguillettes marquées au fond d'un seau

Chapitre 1 : Déplacements d'anguillettes

Chapitre 2 : Réveil d'anguillettes marquées au fond d'un seau

Chapitre 3 : Tubes du kit de dosage de la thyroxine T_4

Chapitre 4 : Détail d'un bac expérimental. Arrivée d'eau en haut de la rampe amont

Chapitre 5 : Alice, Christian et Nicolas en pêche électrique sur le Saucats

Chapitre 6 : Anguilles en abris

Prologue

Point final. J'ai souvent rêvé de ce moment où je terminerais la rédaction de ma thèse, je fermerais les yeux et savourerais ce basculement entre présent et passé. LE moment tant attendu où je poserais lentement le point final à mon manuscrit et tournerais la page. Finalement je ne l'ai pas vu passer ce point final, absorbé par le tourbillon de la rédaction des derniers jours. Maintenant que la soutenance est passée, je réfléchis à cette expérience unique sur le point de s'achever. « C'est comme un accouchement », « plus jamais ça » disent les uns, « si j'avais su » disent les autres, « je ne le referais pas, c'est éprouvant », « la fin c'est terrible » (Vraiment ? Personnellement j'ai trouvé le début nettement plus difficile que la fin). Et de nombreux questionnements. Qu'est ce que c'est finalement une thèse ? Une grande aventure humaine ? Oui et petit à petit, la métaphore se dessine : le doctorant est un apprenti-cuisinier. En effet, il me semble que cette expérience de thèse présente des analogies avec la conception d'une recette de cuisine.

Au départ le doctorant est seul, dans une cuisine (le labo d'accueil). Il faut une idée de départ (une problématique). Des ingrédients de qualité (des données). Une bonne recette (un fil conducteur) inspirée de lectures passées (la bibliographie). Les doctorants courageux vont chercher les ingrédients nécessaires pour leur recette, d'autres adaptent la recette au contenu des placards. Il y en a aussi qui collectent plein d'ingrédients et qui les alignent sur la table, certains font un inventaire. Et parfois les ingrédients ont beau être appétissants, la mayonnaise ne prend pas. Laissons de côté cette éventualité, nous essayerons d'ouvrir l'œil pour trouver les meilleurs ingrédients, et la mayonnaise prendra, un point c'est tout. Il faut effectivement de la détermination. Ne pas se laisser abattre, quoi qu'il advienne, garder la tête haute. Afin d'ajouter une touche d'originalité et d'ouverture d'esprit, on peut travailler avec quelques conseillers extérieurs (des collaborateurs). Ainsi que des goûteurs qui interviennent ponctuellement et corrigent l'assaisonnement (un comité de thèse). Et si possible un grand chef cuistot qui supervise le tout (un directeur de thèse). Enfin, le résultat est évalué par des cuisiniers et goûteurs professionnels (les honorables membres du jury) qui attribueront leur verdict.

Trucs et astuces : En cas de manque d'ingrédients ou de manque de temps, concevoir une recette simple, sans marinade et à temps de cuisson très rapide, à feu vif. Il faut que ça fume ...

Août 2008.

Remerciements

Ce travail de thèse a commencé une journée pluvieuse de janvier 2004 pour s'achever une journée chaude et ensoleillée de juin 2008. *Ce qui ne tue pas rend plus fort*¹, certes, mais après quelques périodes bien sombres je suis ravie que ce travail se soit achevé à la lumière! Je tiens à remercier tout d'abord les personnes qui ont nourri mon envie d'arriver jusqu'au début de cette thèse.

Christian Rigaud (*Cemagref*) a été mon premier maître de stage en l'an 2000. Je revenais d'une année en Espagne, des *estrellas* plein les yeux. J'étais étudiante en maîtrise Biologie des Populations et des Ecosystèmes orientation Objectifs Professionnels Non Définis, puis rapidement l'enthousiasme de Christian, sa pédagogie, sa gentillesse et son humilité m'ont encouragée à continuer dans la recherche. Un grand merci Kiki.

Dès l'année suivante, en 2001, j'ai fait un stage dans le laboratoire de Stephen Mullin, à l'Eastern Illinois University aux Etats-Unis. Merci Steve de m'avoir initiée avec beaucoup de patience et de pédagogie aux mystères des serpents et par la même occasion à ceux de l'anglais - a huge challenge. Tu m'imaginais herpétologiste et bilingue, j'étais nulle en anglais et n'avais jamais touché un serpent, même en photo. Et pourtant, tout s'est bien terminé et nous avons même publié un article ensemble - quand j'y repense, quel chemin parcouru en quelques mois! Merci aussi de m'avoir invitée à « The herpetologist international meeting » à Indianapolis; la barre a été placée très haut.

Puis en 2002 je suis allée étudier le comportement des lézards à Santa-Cruz, sous le ciel bleu de Californie. Merci à Jean Clobert et à Barry Sinervo de m'avoir offert cette opportunité exceptionnelle. Au détour des virées à Los Baños et des expéditions sur les Channel Island *into the wild*, ma route a croisé celle de Simon Chamaillé, de Ryan Caslbeek, de Colin Bleay, de Tosha Commandant et de Tatiana Lima. Le type de rencontres qui marquent une Hélène. Ont commencé alors les premiers jours du reste de ma vie.

Retour en France. Le temps a passé très vite depuis mon arrivée au *Cemagref* en novembre 2002, le battement d'aile d'un papillon. Ni amours chiennes ni fureur de vivre, juste le temps qui glisse de 2002 à 2008, parmi lequel les quatre années de thèse. Puis début août 2008, cerise sur le gâteau, je suis allée présenter les résultats de ma thèse aux Etats-Unis lors du colloque de l'International Society of Behavioral Ecology. Mission accomplie, la boucle est bouclée. Partie en pionnière solitaire, légèrement *lost in translation*, mes yeux ont brillé au milieu du millier de participants, me rappelant les paroles de la chanson de Peter Gabriel :

*you know it's never been easy
don't give up
'cause I believe there is a place somewhere where we belong*

1. phrase extraite de *Ecce homo*, autobiographie de Nietzsche écrite en 1888

Durant ces années de thèse, je tiens à remercier² :

- Les membres du jury qui m'ont fait l'honneur de s'intéresser à mon travail : Messieurs Martin Castonguay, Philippe Gaudin, Pierre Chardy, Madame Sylvie Dufour, ainsi que Pierre Elie et Christian Rigaud qui ont encadré ce travail de thèse.

- Paul Gonthier, directeur de l'Unité de recherche Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins du *Cemagref* de Cestas pour m'avoir accueillie dans son équipe, ainsi qu'Eric Rochard, notre directeur scientifique, toujours à l'écoute et disponible malgré son emploi du temps très chargé.

- Les membres de mon comité de thèse, Philippe Gaudin, Dominique Ombredanne, Pierre Elie et Christian Rigaud, pour les discussions constructives qui m'ont été très bénéfiques.

- Les co-auteurs de mes publications qui se reconnaîtront, le personnel de la station expérimentale de saint-Seurin, de la documentation, du service informatique, de la reprographie ainsi que les secrétaires du *Cemagref* pour leur efficacité. Un grand merci en particulier à Philippe Camoin et Rémi Chalmel.

- Les stagiaires ainsi que la jeune relève des chercheurs du *Cemagref* pour leur soutien et leurs conseils, dont Françoise, Laurent, Eric, Caroline, Jérémy, Stéphanie, Aude, Bénédicte, Aymeric, Sarah, Delphine, Maud et particulièrement Géraldine et Mélanie. Merci aux Ludos, à Olivier, Guillaume, Mario et autres co-équipiers de parties de badminton, en élargissant à tous les partenaires de tarot, belote, poker et autres moments de partage inter-unités. Merci aussi aux anciens post-docs : Daniel, Peter et Marco, qui m'ont encouragée à me lancer dans la grande aventure LaTeX et guidée dans mes premiers pas.

Le travail au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, dans l'équipe de Sylvie Dufour, a été une source d'oxygène régénérant. Merci à Sylvie Baloche et Sylvie Dufour ainsi qu'à Madame Bluet de l'Enserm qui m'ont initiée aux joies des hormones thyroïdiennes, du broyage d'anguille, des RadioImmunoAssays et du compteur gamma. La sympathie de toute l'équipe et l'enthousiasme des jeunes du laboratoire, particulièrement Salima Aroua et Marie-Emilie Sébert, ainsi que l'hospitalité de ceux qui m'ont prêté un hébergement, particulièrement ma grand-mère et la famille Marieu, ont rendu mes séjours à Paris plus qu'agréables.

La collaboration avec l'INRA de saint Pée sur Nivelle a beaucoup apporté à ce travail, grâce à Jacques Labonne qui m'a initiée aux analyses de Capture Marquage Recapture et aux modèles de Cormack-Jolly-Sebert. Merci Jacques pour ta disponibilité et tes grandes qualités pédagogiques qui m'ont - presque - fait aimer les matrices.

Parallèlement au travail de thèse, mon expérience d'enseignement à l'Université de

2. Je m'excuse envers les personnes que j'aurais malencontreusement oubliées dans mon listing !

Bordeaux1 en tant que monitrice puis Attachée Temporaire d'Enseignement et de Recherche a été très épanouissante. Je remercie toute l'équipe pédagogique de Biologie Animale avec laquelle j'ai travaillé, en particulier Jacques Puiroux.

Des souvenirs de ces années de travail me reviennent pêle-mêle. Merci à tous ceux qui sont venus me donner un coup de main lors des sorties sur le terrain dans la bonne humeur, dont Charli, Jacques, Nicolas Alary et Julien Saderne, avec une mention spéciale pour la grande efficacité dont Romaric, Louis, Christine et Aymeric-mon-cher-collègue ont fait preuve lorsque j'ai eu besoin d'eux. Un autre merci particulier à mes stagiaires Alice Laharanne et Sophie de Lavergne qui ont allié gentillesse et efficacité à leur amitié ; j'espère qu'elles iront loin dans leurs projets.

Parce que l'épanouissement professionnel est indissociable de l'équilibre personnel, je tiens à remercier mes parents pour leur soutien affectif et matériel ainsi que tous les Imbert, Joyeux et minis Bodéan- -Imbert, les Marieu, Mazo, Godefroid, mes amis et tous ceux qui ont contribué à faire de ces années de thèse des années de vie chargées d'émotions et d'expériences enrichissantes. Je pense aussi aux équipages de Motus, aux membres du club de squash Ornano, aux danseuses de l'Union saint-Jean, aux membres de l'Atelier de la Nuit Venue, ainsi qu'aux jeunes chercheurs d'EPOC. Je glisse un petit remerciement à Tom McRae, Damien Rice, Grand Corps malade, Aaron et les Wiggles pour m'avoir accompagnée et tenue éveillée dans la nuit. Un grand merci aussi à mes correcteurs de dernière minute, fidèles et volontaires dans l'urgence, dont Agnès, Patrick, Karine, David, Vincent, Michel et Za.

MERCI à mes proches qui font vibrer ma cacahuète, qui sont mes soleils, qui ont cru en moi et m'ont soutenue depuis des années. Notamment mon Karinou, Nicolas, Crevette Mother, Alice the Boss, Emilie, Agnès, Dadou, Marie, Marco, les Maillet, les Fouché et vous autres. Laure, Steph et Ale, mes guerrières de la lumière. Vincent, the one, pour qui de battre mon cœur s'est arrêté - et qui m'a aidée dans mon travail au quotidien, le roi de Matlab et de LaTeX. Ce 23 juin fut un grand jour pour moi. Vous voir presque tous réunis lors de ma soutenance fut la cerise sur le gâteau - encore tout chaud - et m'a touchée plus que vous ne l'imaginez. MERCI pour tout, merci merci merci merci (ça déborde de la page).

J'adresse le symbolique dernier remerciement de cette thèse à l'anonyme qui a travaillé dans l'ombre. Celui pour qui je n'étais rien mais qui m'a (re)donné l'envie d'avoir envie. Merci Patrick Lambert !

Au moment où j'écris ces lignes, plongée dans la nostalgie de ces dernières années, des petits coups dans mon ventre me rappellent au présent. Tu croyais que j'allais t'oublier ? ☺

Tu pesais à peine 21 grammes lorsque j'ai terminé la rédaction de ma thèse, augurant la plus belle des transitions pour cette année 2008.

Je te dédie cette thèse, ainsi qu'à la nouvelle génération qui arrive et qui m'émerveille déjà. Vous regarder grandir sera le plus beau spectacle de ma vie.

Ils ne savaient pas que c'était impossible, alors ils l'ont fait.

Mark Twain

Table des matières

1	Introduction	15
1.1	Concepts théoriques	15
1.1.1	Le vilain petit canard	15
1.1.2	Distinction entre stratégie et tactique	16
1.1.3	Distinction entre migration et dispersion	18
1.2	Présentation de notre modèle d'étude : l'anguille européenne	21
1.2.1	Classification	22
1.2.2	Une aire de répartition très vaste	23
1.2.3	Intérêt écologique et économique	23
1.2.4	Espèce en dehors des limites biologiques	24
1.2.5	Cycle de vie complexe	25
1.2.6	Différents stades de développement	26
1.3	Dispersion continentale des anguilles	30
1.3.1	Historique des connaissances sur l'anguille en eau douce	30
1.3.2	Méthodes de suivi des déplacements individuels	32
1.3.3	Facteurs endogènes contrôlant les déplacements	34
1.3.4	Existence de tactiques statut-dépendantes dans l'estuaire	36
1.3.5	Existence des mêmes tactiques en eau douce ?	37
2	Problématique et objectifs de la thèse	39
2.1	Cadrage de l'étude	39
2.1.1	En amont de la limite de marée dynamique	39
2.1.2	Ciblée sur les anguilles de moins de 300 mm	39
2.1.3	À plusieurs échelles spatiales	39
2.2	Problématique et hypothèses de départ	40
2.3	Objectifs de la thèse	41
2.4	Organisation des valorisations scientifiques	42
3	Mises au point méthodologiques	46
3.1	Marquage individuel des anguilles	46
3.1.1	État des connaissances	46

3.1.2	Caractéristiques requises	47
3.1.3	Pit-tag pour les anguilles de plus de 240 mm	48
3.1.4	Quelle méthode pour les anguilles entre 60 et 240 mm ?	51
3.1.5	Article 1 : Evaluation du visible implant elastomer comme méthode de marquage des petites anguilles	51
3.2	Suivi des déplacements sur le terrain	52
3.2.1	Critères de choix de la zone de terrain	52
3.2.2	Description des stations de pêche	63
3.2.3	Organisation des campagnes de pêches	63
3.2.4	Méthode d'analyse des données	64
3.2.5	Concept de transience	66
3.3	Observation du comportement locomoteur en mésocosme	68
3.3.1	Caractéristiques requises	68
3.3.2	Conception des bacs expérimentaux	69
3.3.3	Tests et ajustements	70
3.4	Dosages des hormones thyroïdiennes	70
3.4.1	Principe du dosage RadioImmunoAssay	70
3.4.2	Protocole d'extraction des hormones	73
3.4.3	Protocole de dosage des hormones	74
3.5	En résumé	77
4	Caractérisation des déplacements individuels	79
4.1	Déplacements individuels en rivière	79
4.1.1	Objectif	79
4.1.2	Originalités de notre approche	79
4.1.3	Article 2 : Tactiques taille-dépendantes de transience et résidence	81
4.2	Déplacements individuels en mésocosme	103
4.2.1	Objectifs	103
4.2.2	Article 3 : Mécanismes stade-dépendants dans la migration amont des anguilles	103
4.3	En résumé	118
5	Répartition de la population à l'échelle du bassin versant	120
5.1	Objectifs	120
5.2	Distribution des anguilles au pied des premiers obstacles de petits tributaires	121
5.2.1	Contexte de réalisation des pêches	121
5.2.2	Choix des stations de pêche	121
5.2.3	Méthode et période de prospection	122
5.2.4	Analyse des résultats obtenus	122
5.3	Proposition d'un nouveau descripteur : la distance relative	124

TABLE DES MATIÈRES

5.3.1	Article 4 : Evaluation de la distance relative comme nouveau descripteur de la distribution spatiale des anguilles	126
5.4	En résumé	138
6	Discussion et conclusion	140
6.1	Synthèse des résultats	140
6.2	Complémentarité des trois approches	141
6.3	Interprétation écologique des résultats	143
6.3.1	Tactiques stade-dépendantes	143
6.3.2	Mécanismes statut-dépendants	147
6.3.3	Schéma général de la dispersion en amont de limite tidale	149
6.3.4	Interprétation en écologie évolutive	151
6.4	Conclusion et perspectives	153
A	Synthèses bibliographiques	157
A.1	Le stade anguillette (<i>elver</i>) dans la littérature	157
A.2	Caractérisation des déplacements individuels	159
A.2.1	Suivi des anguilles par marquage-recapture	159
A.2.2	Suivi des anguilles par télémétrie	159
B	Description des stations de pêche du Saucats	162
C	Posters	170
C.1	Validation marquage VIE	170
C.2	Mécanismes de la migration	171

Liste des figures

1.1	Trois types de stratégies	17
1.2	Définitions de la migration et de la dispersion.	20
1.3	Position systématique de l’anguille européenne.	22
1.4	Aire de répartition de l’anguille européenne	24
1.5	Déclin de l’abondance d’anguille chez trois espèces	25
1.6	Cycle biologique de l’anguille.	27
1.7	Limites des stades biologiques des jeunes anguilles	28
1.8	Différentes méthodes d’observation des déplacements individuels.	32
1.9	Approches lagrangienne et eulérienne d’observation des déplacements des anguilles	33
1.10	Tactiques statut-dépendantes dans l’estuaire	36
1.11	Existence de tactiques statut-dépendantes en eau douce?	37
2.1	Hypothèses de départ	41
2.2	Schéma conceptuel de l’étude	43
2.3	Valorisations scientifiques des résultats de l’étude	44
3.1	Marquage d’anguille de plus de 240 mm au pit tag.	50
3.2	Essais de marquage d’anguilles de moins de 240 mm.	52
3.3	Protocole de marquage d’anguille au VIE (Visible Implant Elastomer).	53
3.4	Localisation des 6 stations de pêche sur la rivière Saucats.	63
3.5	Codage du marquage des anguilles sur la rivière Saucats.	65
3.6	Matériel de pêche électrique.	66
3.7	Principe du modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS)	67
3.8	Calcul des probabilités dans un modèle de Cormack-Jolly-Seber	67
3.9	Estimation de la probabilité de transience	68
3.10	Disposition des six bacs expérimentaux	69
3.11	Description détaillée d’un bac expérimental	71
3.12	Détails de la rampe amont et du bouchon aval.	71
3.13	Cycle de production des hormones thyroïdiennes.	72
3.14	Principe RIA (Radio Immuno Assay) par compétition avec marqueur ¹²⁵ I	73
3.15	Protocole d’extraction des hormones thyroïdiennes	75

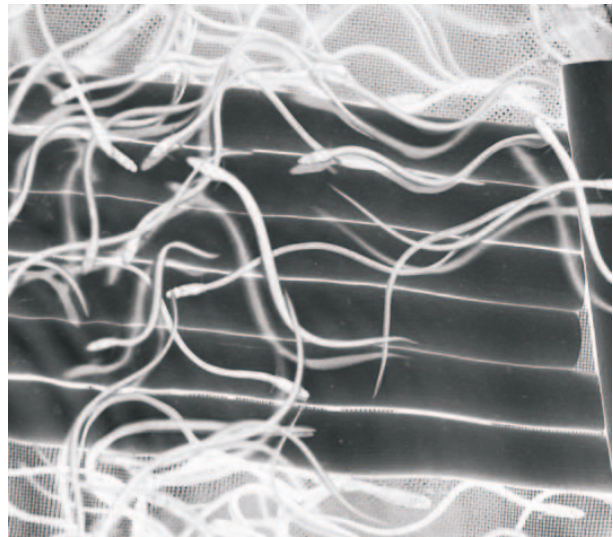
3.16	Protocole de dosage des hormones thyroïdiennes.	76
4.1	Originalités de notre étude de terrain.	80
4.2	Mean eel body length for the different eel groups	96
4.3	Goodness-of-fit tests of the general capture-recapture models	97
4.4	Model selection	98
4.5	Parameter estimates	99
4.6	Fishing site location	100
4.7	Eel survival probability depending on eel body length	101
4.8	Eel transience probability depending on eel body length	102
5.1	Caractéristiques des stations de pêche	122
5.2	Structure de taille des anguilles pêchées	123
5.3	Niveau de présence des différentes classes de taille	123
5.4	Distance tidale et distance relative	125
5.5	Analysis of deviances for the two parts of the delta-gamma GLM	136
5.6	Sampling sites in the Gironde catchment	136
5.7	Tidal distance and relative distance	137
5.8	Relation between tidal distance and relative distance	137
6.1	Différences ontogéniques de comportement	144
6.2	Plasticité comportementale intra-stade	145
6.3	Plasticité phénotypique intra-individuelle	145
6.4	De l'individu à la population	146
6.5	Stratégie conditionnelle contrôlant la dispersion continentale	148
6.6	Schéma général de la dispersion continentale de l'anguille	150
6.7	Changement ontogénique de l'avantage sélectif	152
B.1	Description station de pêche S1 du Saucats.	163
B.2	Description station de pêche S2 du Saucats.	164
B.3	Description station de pêche S3 du Saucats.	165
B.4	Description station de pêche S4 du Saucats.	166
B.5	Description station de pêche S5 du Saucats.	167
B.6	Description station de pêche S6 du Saucats.	168

Liste des tables

1.1	Les cinq espèces d'anguille des régions tempérées et subtropicales	23
1.2	Les dix espèces d'anguille des régions intertropicales	23
1.3	Classification des stades pigmentaires des anguilles	27
3.1	Validation passive integrated transponder (PIT) tag	49
A.1	Stade anguillette (<i>elver</i>) dans la littérature	158
A.2	Suivi des anguilles par marquage-recapture	159
A.3	Suivi des anguilles par télémétrie	160

CHAPITRE 1

INTRODUCTION



Chapitre 1

Introduction

L'étude de la stratégie mise en place par l'anguille européenne lors de sa dispersion continentale nécessite tout d'abord de définir quelques concepts afin de positionner le contexte théorique de notre travail. Nous allons commencer par définir les termes de stratégie et de tactique puis de migration et de dispersion. Nous présenterons ensuite notre modèle d'étude, l'anguille, puis nous décrirons le contexte des connaissances actuelles sur la dispersion continentale des anguilles.

1.1 Concepts théoriques

1.1.1 Le vilain petit canard

Il y a quelques dizaines d'années, lorsqu'un animal adoptait un comportement différent de celui de la majorité de la population, il était rapidement qualifié d'anormal. Par exemple, lorsqu'un canard mâle tentait une copulation forcée au lieu de courtiser la femelle en paradant, on considérait qu'il présentait un comportement anormal à cause du surpeuplement. De même, lorsqu'une grenouille taureau mâle restait assise silencieusement au milieu d'un chœur pendant que les autres mâles croassaient bruyamment pour attirer les femelles, on avait tendance à penser qu'elle était malade ou faisait une sieste. De nos jours la tendance s'inverse et l'on cherche à donner une interprétation écologique à tous les comportements minoritaires (Krebs and Davies, 1993). En effet, dès qu'un animal se comporte différemment des autres on est tenté d'interpréter cela comme une nouvelle tactique ou stratégie. Ainsi, finalement, la grenouille taureau mâle silencieuse n'était peut-être pas fatiguée mais développait peut-être une stratégie furtive¹.

1. Lorsque l'on évoque la théorie des jeux, la sélection fréquence-dépendante et les stratégies alternatives adoptées par les animaux, le terme anglais de « sneaky strategy » est souvent employé en écologie comportementale, qui se traduit en français par « stratégie furtive ». Par exemple chez le lézard tacheté *Uta stansburiana* la stratégie furtive d'accès à la femelle consiste à se cacher et approcher discrètement, en opposition aux stratégies alternatives de territorialité ou d'agressivité (Sinervo and Lively, 1996; Bleay *et al.*, 2007).

Explications de ce changement d'interprétation

L'évolution de l'interprétation des comportements minoritaires peut s'expliquer par trois raisons complémentaires (Krebs and Davies, 1993) :

1. On considérait auparavant que les individus agissaient pour le bien de l'espèce. À présent les arguments de l'évolution sont aussi dirigés en terme de bénéfices pour l'individu, les individus étant aussi en compétition les uns par rapport aux autres.
2. L'application de la théorie des jeux à l'éthologie montre qu'en théorie il est possible d'atteindre un équilibre stable avec des individus ayant des comportements différents.
3. De plus en plus d'études de terrain utilisant du marquage individuel montrent que les individus au sein d'une même espèce adopte souvent plusieurs tactiques et stratégies afin d'optimiser sa fitness.

1.1.2 Distinction entre stratégie et tactique

Les termes de stratégie et de tactique, qui sont essentiels en écologie comportementale dans la théorie des jeux, sont souvent employés sans distinction ou avec ambiguïté. Afin de clarifier cette situation, nous proposons une définition de ces termes, à partir de celles de Gross (1996) et de Hendry and Stearns (2004).

Une **stratégie** est une règle de décision programmée génétiquement qui se traduit par l'allocation de l'effort reproductif et somatique (tels que son énergie et son développement) d'un organisme envers des phénotypes alternatifs appelés *tactiques*. La stratégie s'opère à l'échelle de la population à travers un mécanisme physiologique, neurologique ou autre qui détecte les signaux (appelés en anglais les *cues*) puis met en oeuvre les règles de décision de la stratégie. La stratégie combine les tactiques et les trade-off entre les tactiques. La fonction ultime de toute stratégie est d'optimiser la fitness et de transmettre les gènes à la génération $n+2$. Citons comme exemple la catadromie² de l'anguille.

Une **tactique** est un phénotype qui résulte d'une stratégie. Chaque tactique met en oeuvre des particularités comportementales, morphologiques, physiologiques et/ou de traits d'histoire de vie qui la distingueront d'une autre. La décision, autrement dit le choix entre une tactique et une autre, dépendra de la stratégie de l'individu. Citons comme exemple chaque décision au sein d'une stratégie, comme se déplacer ou rester sur place.

2. qualifie une espèce qui se reproduit en eau salée et effectue sa croissance en eau douce

Trois types de stratégies

La distinction entre stratégie et tactique, combinée à de la sélection fréquence-dépendante et statut-dépendante permet de classer la diversité phénotypique en trois types de stratégies (Gross, 1996) : les stratégies alternatives, les stratégies mixtes et les stratégies conditionnelles (figure 1.1).

Stratégies alternatives Dans le cas d'un polymorphisme génétique, différents génomes expriment différents comportements qui aboutissent à différentes stratégies ayant des fitness égales régulées par la sélection fréquence-dépendante.

Stratégies mixtes Dans le cas d'un monomorphisme génétique, un même génome s'exprime différemment selon les individus de la population qui expriment différentes tactiques, de fitness égales, régulées par la sélection fréquence-dépendante.

Stratégies conditionnelles Dans le cas d'un monomorphisme génétique, un même génome s'exprime différemment selon la condition de l'individu, qui exprime différentes tactiques de fitness inégales. Ces tactiques sont régulées par une sélection statut-dépendante ; les deux fitness sont égales au point de bascule entre les deux tactiques (appelé le *point de bascule* ou *switch point* en anglais).

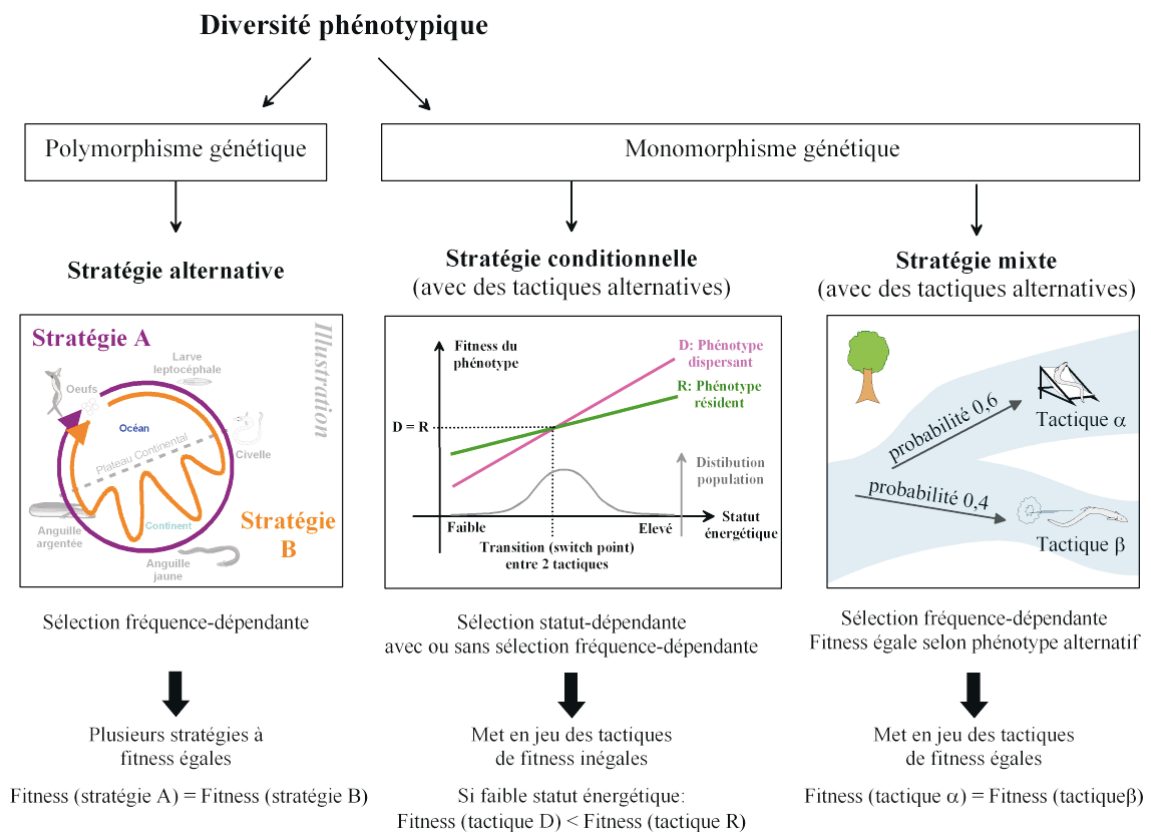


FIGURE 1.1 – Trois types de stratégies, librement adapté de Gross (1996).

Les différents comportements exprimés par les animaux peuvent donc être catégorisés en tactiques à l'échelle individuelle qui sont exprimées dans le cadre d'une stratégie à l'échelle de la population. Cette plasticité phénotypique et comportementale, qu'elle soit liée à un monomorphisme ou à un polymorphisme génétique, a pour finalité ultime d'optimiser le transfert des gènes à une génération $n + 2$.

1.1.3 Distinction entre migration et dispersion

Le phénomène de migration peut-être interprété comme une stratégie mise en place par certaines populations pour s'adapter aux conditions environnementales et optimiser leur survie.

Certains animaux parcourent des distances impressionnantes comme la sterne arctique (*Sterna paradisaea*) qui traverse plus de 16 000 km pour se rendre jusqu'à la banquise antarctique, alors qu'elle pourrait se nourrir sur le chemin (Alerstam *et al.*, 1986; Begon *et al.*, 1996). La barge rousse³ (*Limosa lapponica*) est un oiseau limicole migrateur qui détient le record de la plus longue distance parcourue en vol sans escale, pouvant aller jusqu'à 11 500 kilomètres. La migration est un phénomène qui, historiquement, est particulièrement étudié chez les oiseaux, mais c'est un phénomène présent chez beaucoup d'autres espèces. Ainsi par exemple la baleine bleue *Balaenoptera musculus* parcourt des distances supérieures à 8 000 km pour naviguer entre des sites d'hivernage équatoriaux et des sites de nourrissage aux hautes latitudes (Corkeron and Connor, 1999). Les tortues luth⁴ (*Dermochelys coriacea*) parcourent plusieurs milliers de kilomètres lors de leurs voyages transocéaniques pour rejoindre les aires d'alimentation en méduses. Elles progressent en s'orientant à l'aide du champ magnétique terrestre et quittent chaque année les eaux tropicales pour les eaux polaires en suivant le Gulf Stream. De même les caribous (*Rangifer tarandus*) ou les thons (*Thunnus thynnus*) traversent des centaines ou des milliers de kilomètres au cours de leur vie (Begon *et al.*, 1996). Notre étude est ciblée sur l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) qui parcourt deux grandes migrations trans-océaniques au cours de sa vie (notre modèle biologique est présenté en détail dans le chapitre 1.2). Le terme de migration possède différentes définitions. Nous retiendrons celle de Dingle (1996) qui est résumée ci-dessous.

Définition de la migration

La migration est un type de déplacement parmi beaucoup d'autres, qui s'observe à l'échelle individuelle. Généralement parlant, Dingle (1996) propose une taxonomie où il classe les mouvements en différents types de comportements de déplacements : ceux qui

3. Cette espèce est inscrite sur la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN (International Union for Conservation of Nature)

4. Cette espèce est inscrite sur la liste rouge des espèces en voie d'extinction de l'IUCN (International Union for Conservation of Nature)

maintiennent l'animal dans son espace vital (traduction du terme anglais *home range*) et ceux qui amènent l'animal à changer d'espace vital. Parmi ceux-ci, il distingue les déplacements qui sont distraits par les ressources (tel que le *ranging*) et ceux qui ne sont pas distraits par les ressources (la *migration*) (figure 1.2).

Après avoir étudié un très grand nombre d'organismes, Dingle (1996) propose 5 caractéristiques qui distinguent la migration des autres formes de mouvement, en se basant sur une définition proposée par Kennedy (1985) :

1. la persistance du comportement
2. la droiture du déplacement qui est sans détour
3. l'absence de distraction par des ressources qui ordinairement l'arrêteraient
4. les comportements de départ et d'arrivée sont distincts
5. l'énergie est relocalisée pour soutenir la migration

L'avantage de cette définition est qu'elle fournit des hypothèses à tester pour vérifier si un individu donné est un migrant et peut s'appliquer à tous les organismes.

Il n'est pas toujours possible de faire une distinction si nette entre les différents types de comportement étant donné la complexité de l'équilibre entre la chance et la certitude dans la vie de la plupart des organismes (Dingle, 1996). De plus il faut faire attention de ne pas confondre le comportement avec sa résultante. La dispersion par exemple est la résultante des déplacements individuels à l'échelle de la population.

Définition de la dispersion

La dispersion est un éparpillement des éléments constituant un groupe. En terme biologique la dispersion peut se définir comme l'augmentation de la distance moyenne entre les individus, ce qui, en d'autres mots, est un processus à l'échelle de la population et non pas une caractéristique individuelle. La dispersion et son opposée, l'agrégation, sont des processus de la population qui peuvent se produire lors de mouvement migratoires ou d'autres types de mouvements (figure 1.2).

Définition de la migration partielle

On parle de migration partielle lorsqu'il y a coexistence d'une fraction d'individus migrante et d'une autre fraction non migrante au sein d'une population (Kaitala *et al.*, 1993). La migration peut alors être considérée comme une stratégie alternative à la résidence. De nombreux exemples de migration partielle existent dans la nature; la pluralité de stratégies migratoires au sein d'une population est favorisée par les différences individuelles dans les coûts et les bénéfices de la migration, agissant de concert avec l'hétérogénéité environnementale et la plasticité comportementale (Kaitala *et al.*, 1993).

Dans les années 80, Lundberg (1987) étudie une population d'oiseau qui se reproduit durant l'été. Puis, durant l'hiver, une fraction de la population migre vers le

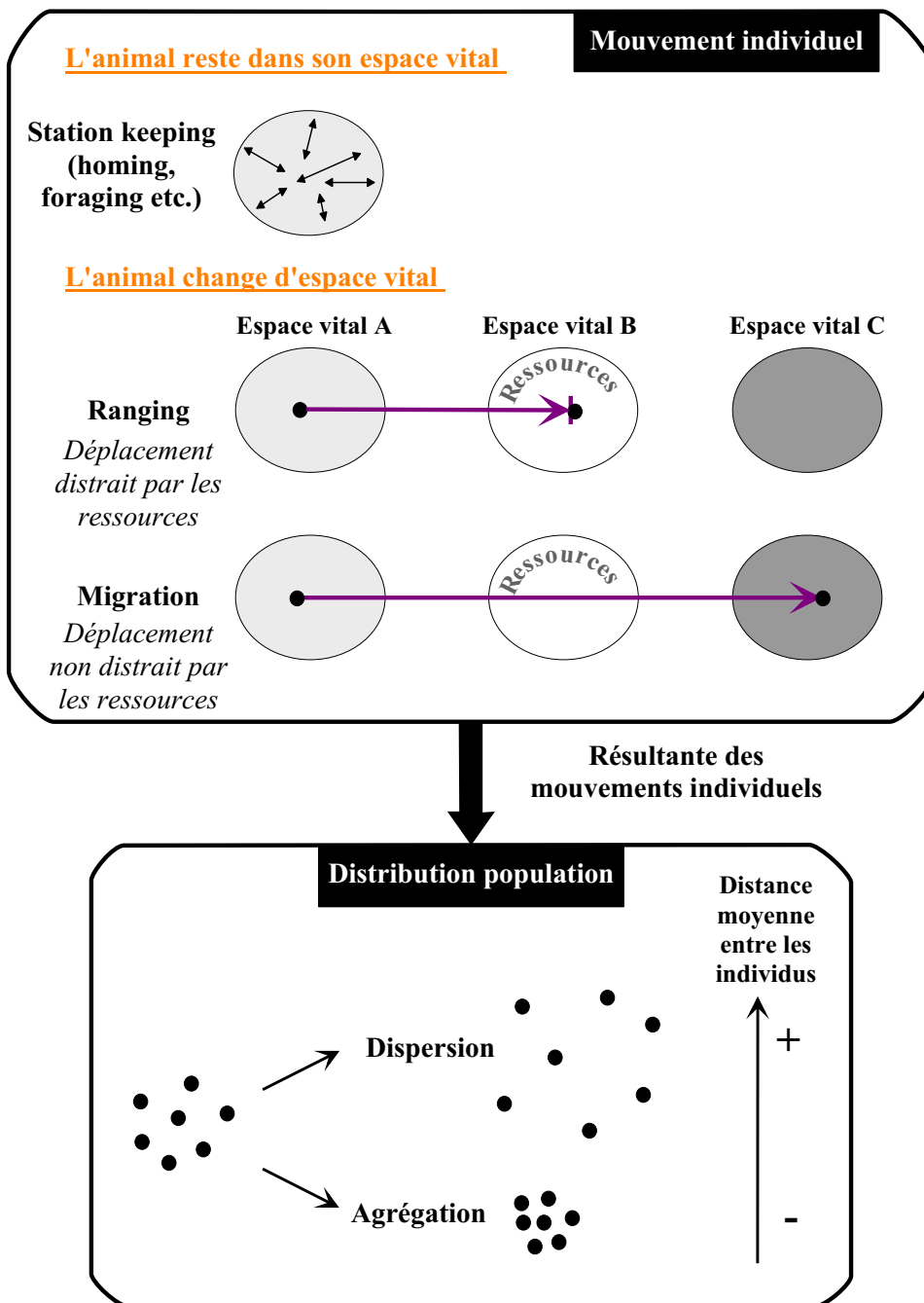


FIGURE 1.2 – Définitions de la migration et de la dispersion.

sud où les conditions sont plus clémentes (individus migrants) tandis qu'une autre partie de la population reste sur le lieu de la reproduction (individus non migrants). La stratégie est interprétée comme la probabilité qu'un individu choisisse un comportement migrant ou non migrant. Ce type de stratégie est appelée *stratégie mixte*, dans un cas de monomorphisme génétique. Tous les individus sont supposés être génétiquement et phénotypiquement équivalents, contrairement à la stratégie alternative qui est basée sur un polymorphisme génétique et donc liée principalement aux gènes et peu au contexte.

Définir la stratégie comme une probabilité de choisir entre deux tactiques nous permet d'étudier des patterns de comportement dichotomiques observés dans les populations migratrices. Dans ce travail de thèse nous nous intéresserons particulièrement au choix qu'ont les anguilles de migrer ou de se sédentariser, ce qui se traduira individuellement par le comportement « bouge » ou « reste ».

1.2 Présentation de notre modèle d'étude : l'anguille européenne

Depuis des siècles l'homme est fasciné par l'anguille, son corps serpentiforme et son agilité. Dès 350 av. J.-C., Aristote⁵ l'utilisait comme un exemple de la génération spontanée puisqu'aucun adulte sexuellement mature n'avait jamais été observé ni aucun événement de reproduction (Bertin, 1951; Williams and Koehn, 1984). Ainsi, alors qu'il consignait par écrit les premières observations sur la vie de ce poisson dans son ouvrage *Historia animalium*, Aristote suggérait que les anguilles venaient des entrailles de la terre et qu'elles se trouvaient où il y avait beaucoup de matière en décomposition, dans la mer où il y avait accumulation d'algues, ainsi que dans les rivières près des berges où la chaleur du soleil induisait la putréfaction (Van Ginneken and Maes, 2005). D'autres hypothèses sur la reproduction des anguilles, telle que leur naissance à partir des crins de chevaux, ont contribué à faire de l'anguille un animal légendaire entouré de mystère. Ce n'est qu'au début du 20^e siècle qu'une périlleuse expédition de plus de 15 ans, menée par l'océanographe Danois Johannes Schmidt, permit pour la première fois d'identifier l'aire de reproduction des deux espèces d'anguille de l'Atlantique, l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) et américaine (*A. rostrata*). Il parcourut l'océan Atlantique de long en large en recueillant un maximum de larves d'anguilles et découvrit que c'était dans la région de la mer des Sargasses qu'elles étaient les plus jeunes (Williams and Koehn, 1984). Malgré l'avancement important des connaissances depuis la mission de Johannes Schmidt, encore plusieurs facettes de la biologie des anguilles sont inconnues. En particulier, aucun événement de reproduction en milieu naturel n'a encore été observé et la phylogénie des 15 espèces d'anguilles réparties à travers le monde est toujours contro-

5. Philosophe grec de l'Antiquité (384 av. J.-C.-322 av J.-C.)

versée (Bertin, 1951; Aoyama *et al.*, 2001; Lecomte-Finiger, 2003).

1.2.1 Classification

L'anguille est un poisson qui fait partie de la super classe des Ostéichthyens⁶ et du super ordre des Elopomorphes, un taxon de Téléostéens phylogénétiquement anciens (Figure 1.3). L'anguille présente un squelette complètement ossifié, de minuscules écailles, des nageoires pectorales mais n'a pas de nageoire pelvienne.

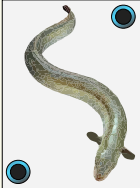
CARTE D'IDENTITE

Nom latin : *Anguilla anguilla*
 Nom commun :
Anguille européenne
 Taille adulte:
40cm - 1m (1.30m max*)
 Poids: **1-4kg (6kg max*)**
 Age : **15-25 ans (85 ans max*)**

Position systématique

Règne	<i>Animalia</i>
Embranchement	<i>Chordata</i>
Sous-embr.	<i>Vertebrata</i>
Super-classe	<i>Osteichthyes</i>
Classe	<i>Actinopterygii</i>
Sous-classe	<i>Neopterygii</i>
Infra-classe	<i>Teleostei</i>
Super-ordre	<i>Elopomorpha</i>
Ordre	<i>Anguilliformes</i>
Sous-ordre	<i>Anguilloidei</i>
Espèce	<i>Anguilla anguilla</i>

* Source fishbase.org



allemand :	aal
anglais :	eel
catalan :	anguila
chinois :	shàn
danois :	ål
espagnol :	anguila
espéranto :	angilo
féroïen :	állur
finnois :	ankerias
grec :	Χέλι
hongrois :	angolna
indonésien :	belut
islandais :	áll
italien :	anguilla
japonais :	unagi
latin :	anguilla
néerlandais :	aal
norvégien :	ål
portugais :	anguia
russe :	yropБ
suédois :	ål
tchèque :	úhor

FIGURE 1.3 – Position systématique de l'anguille européenne.

Le genre *Anguilla*, dont le berceau se situe dans la zone pacifique ouest, compte 15 espèces dans le monde, réparties dans tous les océans excepté l'atlantique sud (Ege, 1939; Bertin, 1951; Tsukamoto and Aoyama, 1998). Sur ces 15 espèces d'anguilles, deux ont élu domicile dans l'Atlantique Nord. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, Linné 1758), bien que génétiquement distincte de l'anguille américaine (*Anguilla rostrata*, Le Sueur 1921), ne diffère physiquement que légèrement de cette dernière, par son nombre supérieur de vertèbres. par ailleurs, son stade larvaire est plus long. Ces deux espèces qui sont étroitement apparentées, sont par contre plus différentes des trois autres espèces qui se trouvent dans les régions tempérées ou subtropicales (table 1.1) ainsi que de la dizaine d'espèces, moins étudiées, qui se trouvent dans les régions intertropicales (table 1.2) (Ege, 1939).

6. Qualifie les poissons osseux

1.2 - Présentation de notre modèle d'étude : l'anguille européenne

TABLE 1.1 – Les cinq espèces d'anguille des régions tempérées et subtropicales

Nom anglais	Nom latin	Auteur	Année
European eel	<i>Anguilla anguilla</i>	Linnaeus	1758
American eel	<i>Anguilla rostrata</i>	Le Sueur	1821
Japanese eel	<i>Anguilla japonica</i>	Temminck & Schlegel	1847
New Zealand shortfinned eel	<i>Anguilla australis</i>	Richardson	1841
New Zealand longfin eel	<i>Anguilla dieffenbachii</i>	Gray	1842

TABLE 1.2 – Les dix espèces d'anguille des régions intertropicales

Nom anglais	Nom latin	Auteur	Année
Indian mottled eel	<i>Anguilla bengalensis bengalensis</i>	Gray	1831
African mottled eel	<i>Anguilla bengalensis labiata</i>	Peters	1852
Indonesian shortfin eel	<i>Anguilla bicolor bicolor</i>	McClelland	1844
Indian shortfin eel	<i>Anguilla bicolor pacifica</i>	Schmidt	1928
Celebes longfin eel	<i>Anguilla celebesensis</i>	Kaup	1856
Highlands longfin eel	<i>Anguilla interioris</i>	Whitley	1938
Indonesian longfinned eel	<i>Anguilla malgumora</i>	Kaup	1856
Marbled eel	<i>Anguilla marmorata</i>	Quoy & Gaimard	1824
Polynesian longfin eel	<i>Anguilla megastoma</i>	Kaup	1856
African longfin eel	<i>Anguilla mossambica</i>	Peters	1852
Mottled eel	<i>Anguilla nebulosa</i>	McClelland	1844
Pacific shortfinned eel	<i>Anguilla obscura</i>	Günther	1872
Speckled longfin eel	<i>Anguilla reinhardtii</i>	Steindachner	1867

1.2.2 Une aire de répartition très vaste

L'aire de répartition de l'anguille européenne est très vaste. Les anguilles européennes sont distribuées le long de la côte ouest du continent européen, au nord-ouest du continent africain, dans le bassin méditerranéen ainsi qu'en Islande (Bertin1951, Avise 2003)(Figure 1.4).

1.2.3 Intérêt écologique et économique

Au delà de son intérêt écologique, l'anguille représente une grande ressource économique. En effet, l'anguille est un poisson très prisé pour sa chair qui fait l'objet d'une pêche importante. Ce poisson est exploité à tous ses stades biologiques continentaux et par tous les types de pêcheurs (amateurs et professionnels). À l'échelle européenne, environ 500 tonnes de civelles et 20 000 tonnes d'anguilles subadultes étaient pêchées annuellement au début des années 2000 (Dekker, 2003). Au stade civelle, l'anguille est majoritairement exportée vers l'Asie pour les élevages de grossissement tandis que les subadultes sont destinées au marché local ou national.

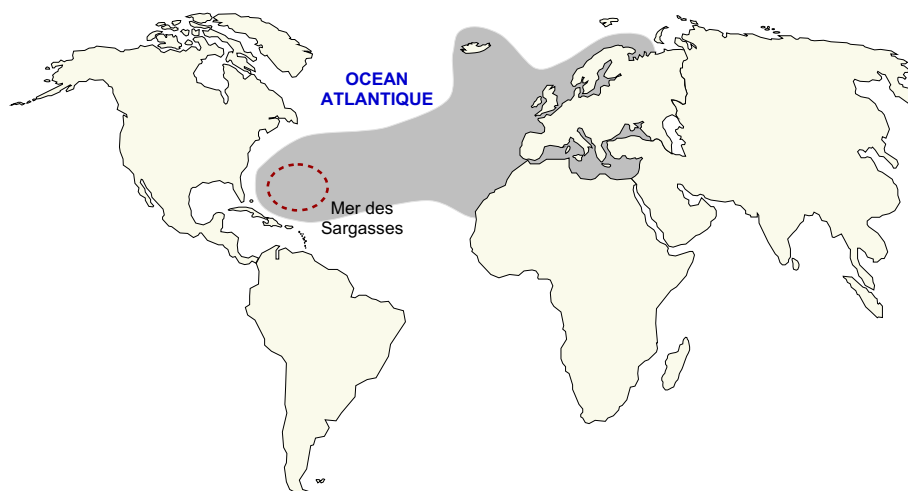


FIGURE 1.4 – Aire de répartition de l’anguille européenne. La zone de reproduction est représentée en rouge.

1.2.4 Espèce en dehors des limites biologiques

La diminution de l’abondance de l’anguille européenne depuis les années 1980 a fait évoluer le statut de l’anguille, qui était communément considérée comme une espèce nuisible jusqu’à ce qu’en France, le Groupe National Anguille remette cette situation en question en 1984 et que la diminution des stocks d’anguille commence à préoccuper les chercheurs à la fin des années 1980 (Bruslé, 1990). Cette évolution aboutira au statut « en dehors de ses limites de sécurité biologique » à la fin des années 1990 (ICES 1999). Aujourd’hui, fin 2007, le niveau des stocks d’anguille est à son minimum historique dans la plupart de son aire de distribution et continue à diminuer (ICES 2007 page 86). En réponse à ce déclin, le règlement du Journal Officiel de l’Union Européenne du 22/09/07 impose que chaque état membre mette en place d’ici 2009 des plans de gestion afin de laisser échapper 40% du nombre de géniteurs par rapport au nombre estimé en situation pristine (sans impact anthropique). Cette diminution de l’abondance d’anguille s’observe sur les autres continents où, par exemple, l’anguille américaine et l’anguille japonaise suivent la même tendance que l’anguille européenne (Figure 1.5).

Les causes évoquées pour expliquer cette diminution sont multiples (Moriarty, 1987; Bruslé, 1994; Castonguay *et al.*, 1994b,a; Haro *et al.*, 2000; Feunteun, 2002; Starkie, 2003) sans pouvoir déterminer leur importance relative. Le cycle biologique complexe de l’anguille la rend vulnérable à des causes à la fois marines et continentales selon le stade de sa vie. L’effet boule de neige de la disparition qualitative et quantitative des géniteurs, combiné à la longueur du cycle biologique (certaines anguilles vivant plus de 40 ans) font que les conséquences d’une diminution des civelles mettront plusieurs années, voire des dizaines d’années, à se répercuter sur les adultes. Parmi les causes principales du déclin nous pouvons citer :

1.2 - Présentation de notre modèle d'étude : l'anguille européenne

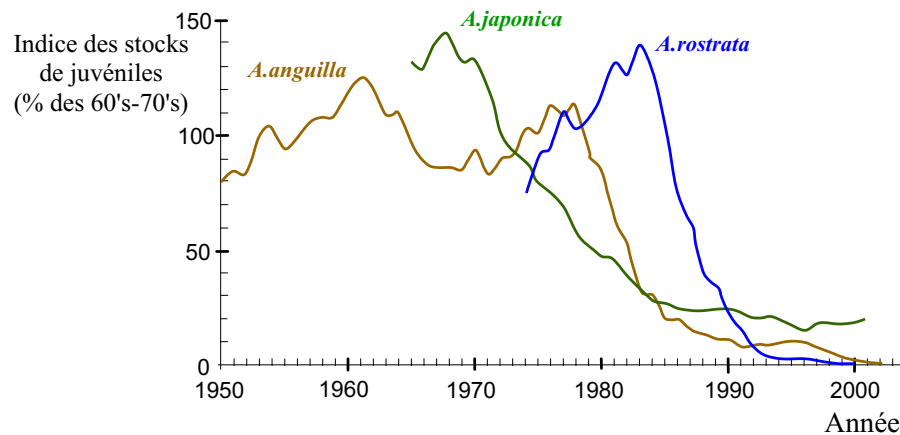


FIGURE 1.5 – Déclin de l'abondance d'anguille chez trois espèces d'après la figure 1 de Dekker *et al.* (2003).

- La pêche légale et le braconnage
- L'effet des xénobiotiques⁷ présents dans les milieux aquatiques, qui peuvent réduire les capacités reproductrices, migratoire ou de résistance au stress
- La construction de nombreux ouvrages sur les cours d'eau qui constituent des obstacles à la migration, ainsi que la modification des habitats par l'aménagement des cours d'eau.
- Le réchauffement climatique qui pourrait dévier les courants océaniques tel que le Gulf Stream qui entraînerait alors les larves vers des eaux plus froides non propices à leur développement
- La contamination par le parasite *Anguillicola crassus* qui détériore la vessie natatoire, pouvant avoir un impact sur la migration transocéanique des futurs reproducteurs
- L'augmentation de la prédation naturelle liée à la protection totale des populations de héron et de cormoran par exemple
- Les turbines hydroélectriques impactant significativement le flux d'anguilles argentées dévalant vers la mer pour aller se reproduire

1.2.5 Cycle de vie complexe

La vie d'une anguille européenne, tout comme l'anguille américaine, commence au niveau de la mer des Sargasses⁸. Les larves leptocéphales apparaissent à la surface

7. Ce sont des substances étrangères à l'organisme, par exemple des métaux lourds tels que le mercure *Hg* et le cadmium *Cd* ou des molécules de synthèse etc.

8. La zone fut découverte pour la première fois par Christophe Colomb, qui y nota l'abondance de végétaux en surface, signe pour lui d'un continent tout proche. Les marins qui sillonnaient l'Atlantique nord aux 15e et 16e siècles, craignaient la mer des Sargasses. En effet, cette zone de calme plat, sans vent ni vague, avait tendance à immobiliser les navires à voile, de sorte qu'il était difficile d'en sortir. De plus, la présence à la surface d'algues sargasses en forte concentration donnait l'impression d'être en

(Schmidt, 1923; Bertin, 1951; Deelder, 1970) puis sont transportées par les courants du Gulf Stream et de l'Atlantique Nord qui leur assurent une migration vers le plateau continental (McCleave, 1993). Les mécanismes de migration sont encore incertains. Certains penchent en faveur d'une migration passive, présumant que les larves n'ont pas suffisamment de réserves d'énergie et qu'elles sont trop petites pour maintenir une nage dirigée pendant la période de migration (McCleave *et al.*, 1998). D'autres personnes qui connaissent la grande variabilité interannuelle des courants océaniques dans l'Atlantique pensent qu'une simple dispersion passive n'explique pas la distribution presque parfaite des larves européennes et américaines et argumentent en faveur d'une nage active (Williams and Koehn, 1984). La durée de la période de migration, difficile à estimer (Cieri and McCleave, 2000), pourrait durer une année ou plus chez l'anguille européenne et serait un peu plus courte pour l'anguille américaine (McCleave, 1993; Arai *et al.*, 2000). Les larves se métamorphosent ensuite en civelle lorsqu'elles atteignent le plateau continental puis se pigmentent. Une partie des anguilles colonisent alors l'amont des cours d'eau et atteignent leur habitat d'eau douce où elles effectuent leur phase de croissance pendant plusieurs années sous la forme appelée anguille jaune. Après un certain nombre d'années, lorsque les anguilles jaunes ont atteint une taille suffisante, elles se métamorphosent en anguilles argentées, entreprennent leur maturation et leur migration vers la mer des Sargasses où elles se reproduisent et meurent (Oliveira, 1999).

1.2.6 Différents stades de développement

Le cycle de vie de l'anguille, présenté figure 1.6, est composé de différents stades biologiques. On distingue ainsi l'œuf, la larve leptocéphale, la civelle, l'anguille jaune, l'anguille argentée et le géniteur. La morphologie et l'écologie de ces stades de développement sont décrits avec précision dans l'ouvrage de référence de Tesch (1977) ainsi que dans la partie 2 intitulée *Life history* du livre de Aida *et al.* (2003). Notre étude est ciblée sur les jeunes stades d'anguilles se trouvant en amont de la limite de marée dynamique. Nous allons préciser ci-dessous la nomenclature de ces jeunes stades.

Les stades pigmentaires des juvéniles

Une fois arrivée sur le plateau continental et métamorphosée en jeune civelle translucide, l'anguille va progressivement se pigmenter jusqu'à devenir une anguille jaune. Cette pigmentation, dont la cinétique dépend notamment de la salinité et de la température (Briand *et al.*, 2004), est découpée en stades pigmentaires présentés tout d'abord par Schmidt (1906) et Strubberg (1913), puis cette classification a été détaillée par différents auteurs (table 1.3). Une synthèse de la dynamique de la mise en place de la pigmentation est proposée par Elie *et al.* (1982).

panne sur une sorte d'immense prairie marine, faite d'algues gigantesques évoquant les bras de pieuvres monstrueuses

1.2 - Présentation de notre modèle d'étude : l'anguille européenne

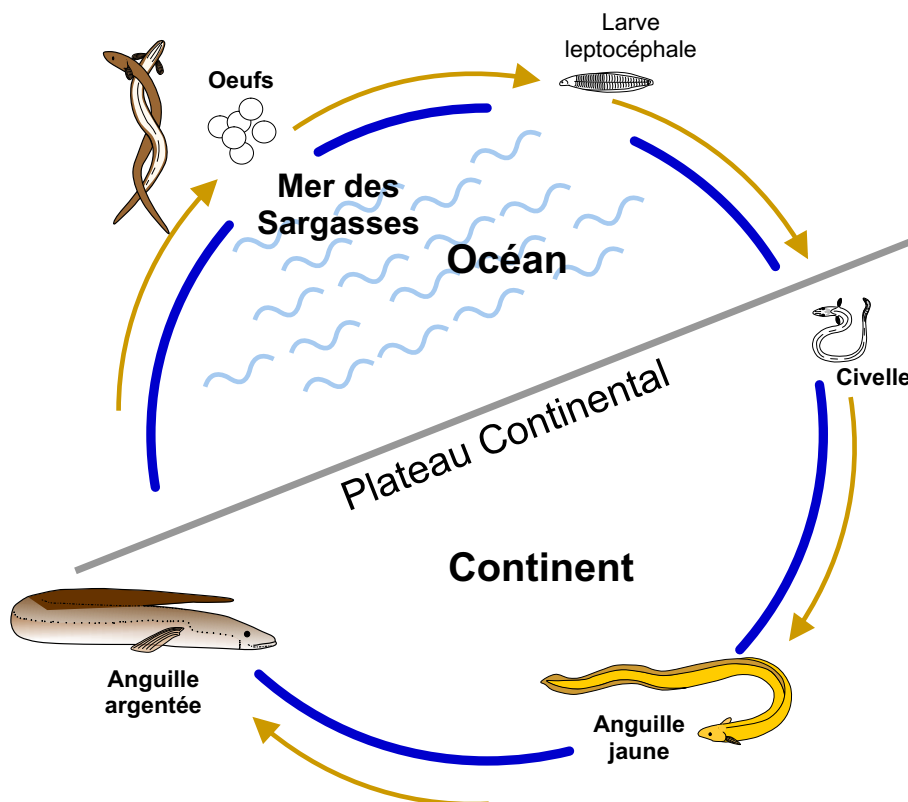


FIGURE 1.6 – Cycle biologique de l'anguille.

Strubberg (1913)	Boëtius (1976)	Tesch (1977)	Charlon and Blanc (1982)	Elie <i>et al.</i> (1982)	Haro and Krueger (1988)
VB	A	VB	1	VB	1
VI AI, 1	B	VI AI	2	VI A0	2
VI AI, 1	B	VI AI	2	VI A1	2
VI AII, 1-4	C	VI AII	3	VI A2	3
VI AIII, 1-3	C	VI AIII	3, 4	VI A3	4
VI AIV, 1-3	D	VI AIV	4	VI A4	5
VI AIV, 4	D	VI AIV	5, 6	VI A4	6
VI B, 1	E	VI B	7	VI B	7

TABLE 1.3 – Correspondance entre différentes classifications des stades pigmentaires. La synthèse des travaux existant est présentée par Elie *et al.* (1982)

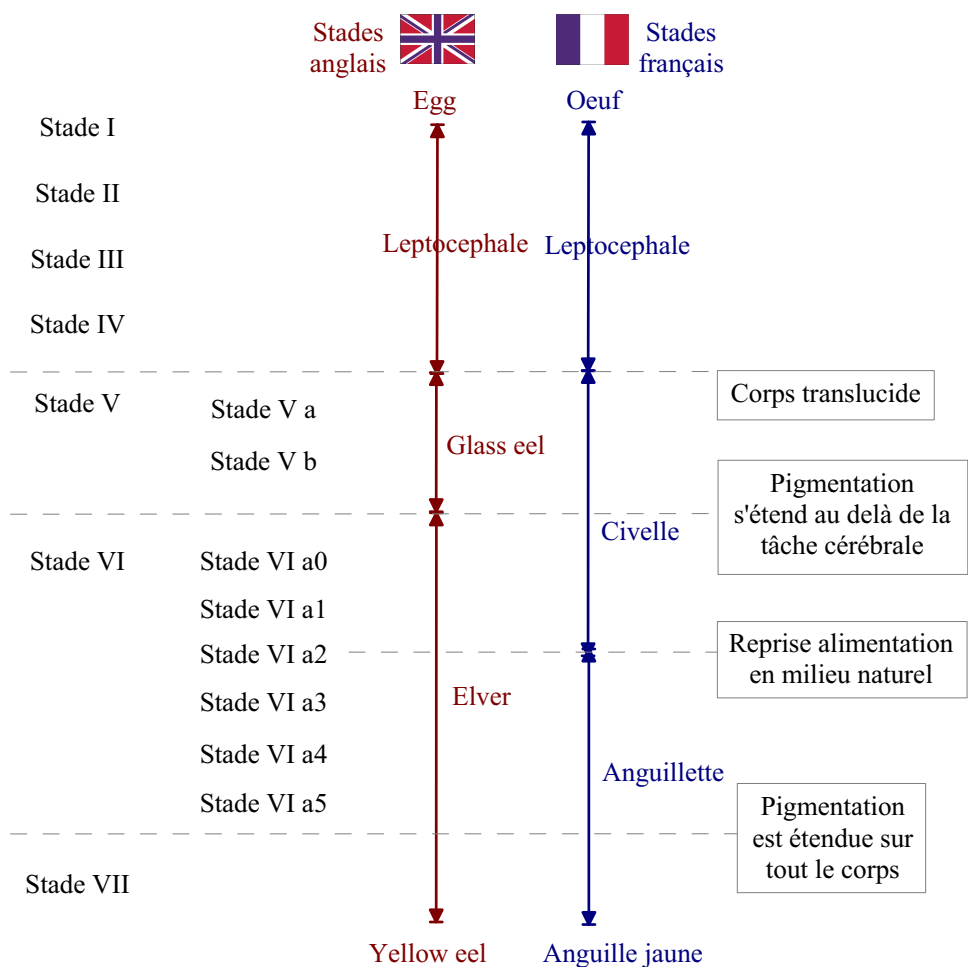


FIGURE 1.7 – Limites des stades biologiques des jeunes anguilles. Comparaison des classifications anglaise et française, d’après Elie *et al.* (1982).

Elver : un stade à part entière ?

Les civelles translucides qui sont dans l’estuaire vont se pigmenter progressivement jusqu’au stade d’anguille jaune correspondant à la fin de la pigmentation sur l’ensemble du corps. Cette étape nous intéresse particulièrement puisqu’elle correspond au moment où l’anguille va choisir entre rester dans l’estuaire ou franchir la limite de marée dynamique et coloniser l’amont des bassins versants, étape de sa vie qui est au centre de notre problématique. Sorensen (1984) a été l’un des premiers à introduire un stade de croissance intermédiaire entre la civelle et l’anguille jaune dans le cycle de vie de l’anguille, appelé *elver*, que nous traduirons en français par *anguillette*. Notons que la classification française des stades pigmentaires est différente de la classification anglaise (Elie *et al.*, 1982). La figure 1.7 montre le chevauchement entre ces deux classifications.

Une définition qui évolue dans le temps

Historiquement l'anguillette est d'abord définie selon des critères de pigmentation comme l'ensemble du stade VI, soit l'intermédiaire entre le stade V (s'achevant par la pigmentation de la tâche cérébrale) et le stade VII (correspondant à une pigmentation étendue sur tout le corps) (Strubberg, 1913, 1923). Puis le terme anglais *elver* fut de plus en plus utilisé pour caractériser les jeunes anguilles complètement métamorphosées, en se basant sur des critères comportementaux de nage active ou de franchissement de limite de marée dynamique, se superposant alors au stade VII.

Depuis une vingtaine d'années, certaines études caractérisent les anguilletes uniquement par leur comportement migratoire. Ainsi, Naismith and Knights (1988); Wood *et al.* (1992); Barbin and Krueger (1994); Jessop (2000a) définissent les anguilletes comme des « anguilles migrant vers l'amont des rivières » sans prendre en considération le développement de leur pigmentation. Un tableau qui référence des études ciblées sur les anguilletes (table A.1 placée en Annexe A.1) montre (1) qu'une partie des auteurs ne précisent pas leurs critères de classification du terme anguillette; (2) que le critère d'entrée dans les eaux douces est souvent utilisé pour caractériser les anguilletes qui sont alors des individus totalement pigmentés.

Définition d'anguillette dans notre étude

Dans notre étude la transition entre civelle et anguillette est définie comme étant le développement de la pigmentation à l'ensemble du corps parallèlement à une reprise de l'alimentation, ce qui correspond généralement à une taille comprise entre 50 et 80 mm (Elie and Fontenelle, 1982). Puis nous considérons que le stade anguillette se poursuit lorsque les jeunes anguilles métamorphosées franchissent la limite de marée dynamique, nagent activement et se dispersent, pouvant atteindre la taille de 150 mm. Ainsi, dans cette thèse nous appelons *anguilletes* les plus petites anguilles de notre étude (qui mesurent entre 60 et 150 mm) et *anguilles jaunes* les plus grandes anguilles (qui mesurent jusqu'à 300 mm). Notons que cette limite, qui permet de nommer ces deux grandes classes de taille, est *a priori* totalement arbitraire. Lorsque l'anguillette est définie ainsi selon des critères comportementaux dans la littérature, la transition entre le stade de développement anguillette et le stade anguille jaune n'est jamais clairement définie. Nous posons l'hypothèse que l'anguillette peut être définie comme une éthophasse particulière (Lambert and Rigaud, 1999; Lambert, 2005), qui pourrait correspondre aux jeunes anguilles pigmentées qui contribuent significativement à la colonisation des bassins versants. L'anguillette deviendrait alors anguille jaune lorsqu'elle se sédentarise. Cette idée sera approfondie dans le chapitre 4 où nous proposerons une nouvelle définition de la limite entre les anguilletes et des anguilles jaunes.

1.3 Dispersion continentale des anguilles

Dans cette étude nous allons nous intéresser à la période de vie de l'anguille en eau douce, après le franchissement de la limite tidale.

1.3.1 Historique des connaissances sur l'anguille en eau douce

Avant de découvrir que des anguilles pouvaient grandir en eau salée, il était communément admis que la croissance des anguilles s'effectuait uniquement en eau douce. Ainsi l'anguille était l'emblème de la catadromie au 20^e siècle (Tesch, 1977). Différentes approches se sont succédées pour décrire la colonisation des bassins versants par la population d'anguille.

Colonisation massive par cordons

Les études sur le franchissement de la limite de marée dynamique et la progression en eau douce des anguilles étaient au départ des études globales des phénomènes massifs de progression vers l'amont. L'observation de cordons et le franchissement des obstacles donnaient une vision de la progression de la population. La formation de cordons évoquait une réponse identique des individus soumis à une même contrainte (Cantrelle, 1984). Le comportement de regroupement permettait de réduire le coût énergétique de la progression mais la forte baisse de recrutement des anguilles a conduit à la disparition de l'observation massive de cordons. À cette époque la question de l'arrêt des individus à un niveau donné du bassin versant était très peu développée car l'attention était portée sur les observations de la présence étonnante de l'espèce très en amont des bassins versants, dans des habitats souvent surprenants (notamment des mares ou des étangs isolés).

Distribution de la population

Des approches ont été développées ensuite sur la distribution des individus à l'échelle d'un bassin versant, comme par exemple dans le bassin versant de la Vilaine (Elie and Rigaud, 1984), de la Sèvre Niortaise (Legault, 1986) ou de la Tamise (Naismith and Knights, 1993). Ces études ont révélé une augmentation des gabarits conjointement à une diminution des densités avec l'éloignement à la mer (Moriarty, 1986; Aprahamian, 1988; Barak and Mason, 1992; Legault and Feunteun, 1992; Naismith and Knights, 1993; Baras *et al.*, 1994; Ibbotson *et al.*, 2002; Feunteun *et al.*, 2003). Ces phénomènes ont été interprétés comme l'expression du déclin de l'espèce (moins renouvellement), de la multiplication et de l'étanchéité des obstacles (Briand *et al.*, 2005; White and Knights, 1997) ou encore d'une distribution hétérogène des sexes. Les femelles sont de plus gros gabarits et situées vers l'amont tandis que les mâles sont de plus petits gabarits et localisés vers l'aval (Parsons *et al.*, 1977; Aprahamian, 1988; Vollestad and Jonsson, 1988; Durif, 2003; Melià *et al.*, 2006).

Distribution par classes de taille

L'analyse par classes de taille (ou d'âge) a abouti à l'hypothèse diffusive d'Ibbotson *et al.* (2002) ainsi qu'à la mise en évidence d'une répartition concentrique des différentes classes de taille. La distribution des classes de taille de plus de 300 mm est influencée par l'argenteure et la dévalaison (Parsons *et al.*, 1977; Tesch, 1979; Moriarty, 1990; Poole *et al.*, 1990; McCleave and Arnold, 1999; Aoyama *et al.*, 2002; Acou *et al.*, 2005; Westerberg *et al.*, 2007). De plus, leur distribution résulte de phénomènes pouvant être anciens et les taux de croissance peuvent être très hétérogènes selon les zones du bassin versant (Lamaison, 2005).

Habitats préférentiels

Des études ont montré les préférences d'habitat et la répartition hétérogène des anguilles entre différents faciès selon leur classe de taille (Baisez *et al.*, 2000; Glova, 1999; Laffaille *et al.*, 2004). Les comportements sont orientés par la recherche d'habitat préférentiel. Ainsi les petits individus préfèrent les faibles profondeurs d'eau, proches du courant et présentant des abris tels que les zones rivulaires, radiers et plats. Les plus grands individus s'orientent vers des zones plus profondes et élargissent leur espace vital (Sloane, 1984; Aprahamian, 1988; Baisez, 2001; Laffaille *et al.*, 2003, 2004).

Très peu d'approches individuelles ont été développées sur les petits individus (moins de 200 mm) à cause de problèmes méthodologiques pour échantillonner et marquer ces petites tailles.

Vagues de migration

Des chercheurs se sont intéressés à la caractérisation des individus en migration en observant le franchissement des barrages équipés par des passes à anguille. Ces études mettent en évidence des vagues de franchissement concentrées dans le temps sur 4 à 6 semaines dans l'année, suggérant des fenêtres environnementales de migration (Deelder, 1958; Moriarty, 1986; Legault and Feunteun, 1992; Baras *et al.*, 1994). La distribution des tailles observées suit souvent une gaussienne centrée sur une taille moyenne qui augmente avec la distance à la mer. De plus, l'approche par suivi de passes successives permet de suivre la cinétique de colonisation des eaux douces (White and Knights, 1997).

Mise en évidence de la catadromie facultative au 21^e siècle

De récentes recherches sur la microchimie des otolithes révèlent une grande variabilité de patterns de déplacements dans les habitats continentaux. En effet, il a été démontré chez l'anguille européenne, américaine et japonaise qu'une fraction de la population restait en eau salée, en estuaire ou effectuait des allers/retours entre les eaux salées et les eaux douces (Tsukamoto and Arai, 2001; Jessop *et al.*, 2002; Morrison *et al.*,

2003; Tzeng and Shiao, 2003; Arai *et al.*, 2004; Cairns *et al.*, 2004; Daverat *et al.*, 2005; Daverat and Tomas, 2006; Daverat *et al.*, 2006; Jessop *et al.*, 2006; Lamson *et al.*, 2006), sans que nous sachions quel pourcentage du recrutement cela représente. Ainsi une fraction de la population colonise les eaux douces mais une autre fraction de la population, non quantifiée à cause des limites méthodologiques d'échantillonnage en milieu profond, grandit en eau saumâtre, en eau salée ou effectue des allers-retours entre les différents compartiments.

La découverte du caractère facultatif de la catadromie de l'anguille soulève de nombreuses questions. En particulier, elle motive l'étude des facteurs contrôlant la variabilité de comportements individuels observés lors de la dispersion continentale des anguilles. Des études à l'échelle individuelle sont nécessaires pour pouvoir comparer les comportements des individus entre eux.

1.3.2 Méthodes de suivi des déplacements individuels

Différentes méthodes permettent d'étudier les déplacements individuels des anguilles. En particulier nous distinguons les observations directes qui sont faites en temps réel sur les poissons vivants, des observations indirectes faites *a posteriori*, après sacrifice des individus (Figure 1.8).

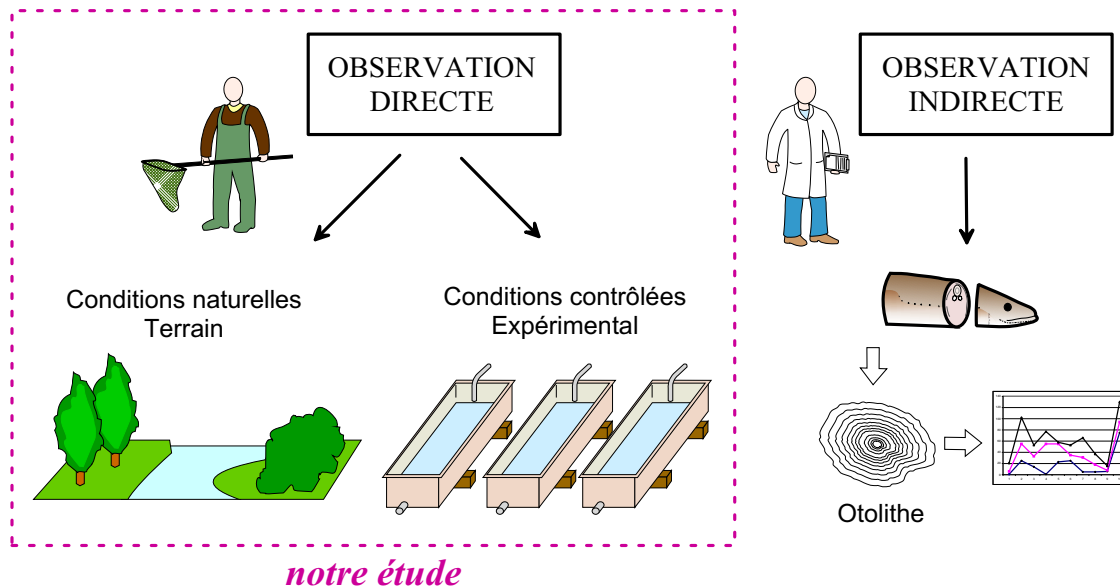


FIGURE 1.8 – Différentes méthodes d'observation des déplacements individuels.

Les observations directes permettent de suivre le comportement des anguilles dans leur milieu naturel ou en structures expérimentales. Dans le cadre de notre étude, nous avons choisi de travailler à partir d'observations directes, les protocoles développés sont décrits en détail dans le chapitre 3.

Caractérisation des déplacements dans leur milieu naturel

Deux types d'approches différentes permettent de caractériser les déplacements des anguilles dans leur milieu naturel : une approche lagrangienne ou eulérienne (Figure 1.9).

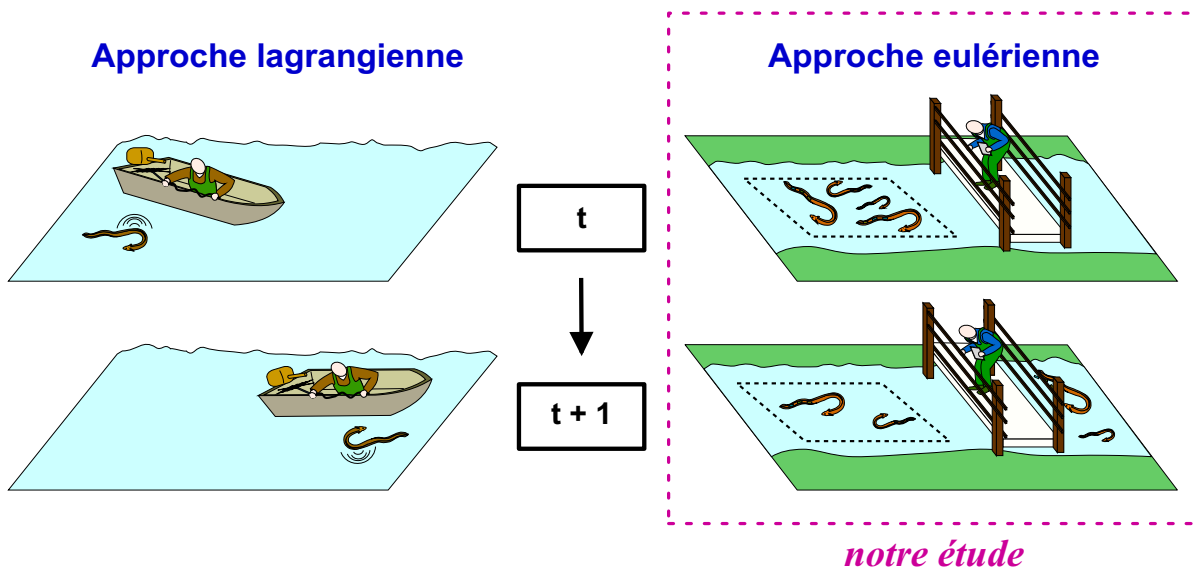


FIGURE 1.9 – Approches lagrangienne et eulérienne d'observation des déplacements des anguilles

L'approche lagrangienne est ciblée sur l'élément en mouvement, tandis que l'approche eulérienne est ciblée sur la fenêtre d'observation. Dans le cas des déplacements des anguilles, on distingue ainsi les études utilisant la télémétrie ciblée sur une anguille précise de celles utilisant le capture-marquage-recapture qui sont ciblées sur des stations de pêche précises. Ces deux approches sont complémentaires :

Les suivis télémétriques (approche lagrangienne) sont très onéreux et permettent de suivre quelques individus. Ils apportent des informations individuelles sur les rythmes des déplacements (Labar *et al.*, 1987; Dutil *et al.*, 1988), les profondeurs de nage (Tesch, 1979), les préférences d'habitat Strickland (2002), les distances parcourues et les tendances au homing (Labar and Facey, 1983; Jellyman *et al.*, 1996; Baras *et al.*, 1998; Lamothe *et al.*, 2000). Une synthèse bibliographique des suivis des anguilles par télémétrie se trouve dans la table A.2 en annexe A.

Les suivis par marquage-recapture (approche eulérienne) dépendent du taux de recapture qui est souvent faible dans les suivis des anguilles (Labar and Facey, 1983; Naismith and Knights, 1988; White and Knights, 1997). Notons que très peu d'études sont ciblées sur les déplacements des anguilles de moins de 200 mm. De plus, il est fréquent que plus de 90% des recaptures aient lieu sur le site de marquage (Chisnall and Kalish, 1993; Jellyman *et al.*, 1996; Oliveira, 1997; Goodwin,

1999; Verdon and Desrochers, 2003; Laffaille *et al.*, 2005). Ces études apportent des informations à l'échelle de la population. Elles permettent d'analyser les préférences d'habitat, mais aussi d'estimer des paramètres démographiques tels que la taille de la population en place ou le taux de mortalité. Dans le cadre de notre étude, nous avons choisi de développer un suivi par marquage-recapture afin de comparer les déplacements des anguilles selon leur taille. Le protocole développé est détaillé dans le chapitre 3 et une synthèse bibliographique des suivis des anguilles par marquage-recapture se trouve dans la table A.3 en annexe A.

Caractérisation des déplacements en structures expérimentales

Des études expérimentales ont été développées afin de déterminer l'impact de paramètres environnementaux tels que la lumière, la température ou la lune, sur l'activité locomotrice des civelles (Bardonnnet *et al.*, 2005b; Linton *et al.*, 2006) et des anguilles adultes (Hain, 1975; Bohun and Winn, 1996). Les préférences de substrat ainsi que l'effet du courant (Barbin and Krueger, 1994; Glova, 1999) et des signaux olfactifs dirigeant les anguilles vers l'amont (Carton and Montgomery, 2003) ont aussi été étudiés en mésocosme, tout comme l'effet de la densité sur les déplacements de différentes classes de taille d'anguilles (Glova, 2001, 2002; Bardonnnet *et al.*, 2005a).

Plus récemment, des études expérimentales ont été développées pour étudier le lien entre les caractéristiques physiologiques (morphologiques, énergétiques et métaboliques) des civelles et leur activité locomotrice (Edeline *et al.*, 2005, 2006; Kim *et al.*, 2006; Bureau du Colombier *et al.*, 2007). Durant ce travail de thèse, ce lien a été exploré chez les anguillettes et anguilles jaunes (voir Chapitre 4).

1.3.3 Facteurs endogènes contrôlant les déplacements

Ce paragraphe propose un résumé des principaux facteurs endogènes contrôlant la dispersion continentale des anguilles, à partir de la synthèse réalisée par Edeline *et al.* (2005) et Edeline *et al.* (in revision). Dans le cadre de notre travail, nous nous intéressons particulièrement à la condition corporelle ainsi qu'aux facteurs endocriniens contrôlant les différents comportements des anguilles ayant franchi la limite tidale.

Facteurs génétiques

La population d'anguille européenne a été considérée pendant longtemps comme étant issue d'une reproduction panmictique sans brassage génétique où tous les individus exprimaient le même génotype. Des études récentes ont montré des niveaux de variabilité génétique chez l'anguille européenne (Daemen *et al.*, 2001; Wirth and Bernatchez, 2001; Maes and Volckaert, 2002), suggérant que la panmixie n'était pas totale. Mais il est toutefois difficile pour l'instant de savoir si les niveaux d'hétérozygotie observés peuvent expliquer des différences de comportement migrateur.

Condition corporelle

La condition corporelle, mesurée par l'indice de condition, est un paramètre important qui influence la dispersion de nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères (Dufty and Belthoff, 2001). Les limitations en réserves énergétiques constituent une contrainte majeure pour la migration (Bernatchez and Dodson, 1987; Forseth *et al.*, 1999). Il a été montré chez les jeunes salmonidés que les tactiques migratoires alternatives (migration ou résidence) dépendaient du statut énergétique (Thorpe, 1994; Thorpe *et al.*, 1998). Les jeunes anguilles en migration qui viennent de franchir la limite tidale sont de petite taille et doivent nager contre le courant, ce qui les rend particulièrement vulnérables aux contraintes énergétiques. De plus, il a été montré chez les civelles qu'une diminution du facteur de condition (Bardonnnet *et al.*, 2003; Edeline *et al.*, 2004, 2006) et du poids sec (Bureau du Colombier *et al.*, 2007) induisaient un arrêt du comportement migratoire. Le statut énergétique semble donc être un facteur endogène majeur contrôlant le comportement migrateur des anguilles. Nous allons étudier le lien entre la condition corporelle et les déplacements des jeunes anguilles en eau douce (Chapitre 4).

Facteurs endocriniens

Les hormones sont des médiateurs clés du comportement car elles intègrent les influences de la génétique et de l'environnement et elles régulent en retour la transcription des gènes ainsi que les activités métaboliques et neuronales (Fontaine, 1975; Woodhead, 1975). Le contrôle endocrinien de la migration a surtout été étudié chez les salmonidés. La transformation du tacon en saumoneau, appelée *smoltification*, est régulée par un pic de production des hormones thyroïdiennes et par un accroissement des taux d'hormone de croissance, de cortisol et de facteur de croissance insuline-analogue 1 (Boeuf, 1993; McCormick, 2001). La relation entre l'activité thyroïdienne et le comportement de migration a été démontrée chez de nombreuses espèces de poissons (voir les revues de Fontaine (1975) et Woodhead (1975)) telles que le saumon coho *Oncorhynchus kisutch* (Grau, 1988), le saumon atlantique *Salmo salar* (Youngson *et al.*, 1986; Youngson, 1989) ou encore la truite arc-en-ciel anadrome *Oncorhynchus mykiss* (Birks *et al.*, 1985). Chez l'anguille, les hormones thyroïdiennes jouent un rôle important dans la métamorphose des leptocéphales (Yamano *et al.*, 1991; Ozaki *et al.*, 2000), la pigmentation corporelle ainsi que la formation du tube digestif (Vilter, 1946; Jegstrup and Rosenkilde, 2003). De plus, les hormones thyroïdiennes stimulent le comportement de migration des civelles (Edeline *et al.*, 2004, 2005; Bureau du Colombier *et al.*, 2007) ainsi que le comportement d'escalade de chutes d'eau observé chez des anguilles jaunes (Castonguay *et al.*, 1990). Ainsi les hormones thyroïdiennes semblent jouer un rôle central dans la régulation d'adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales de l'anguille. Durant ce travail de thèse, nous avons choisi d'étudier le rôle des hormones thyroïdiennes dans

la régulation de la dispersion en eau douce des jeunes anguilles au stade anguillette et anguille jaune (Chapitre 4).

1.3.4 Existence de tactiques statut-dépendantes dans l'estuaire

Une fraction des civelles présentes dans l'estuaire franchit la limite de marée dynamique et se disperse dans les eaux douces tandis qu'une autre fraction de la population reste dans les eaux salées. De récentes études ont montré que le choix entre ces deux tactiques dépendait de la condition corporelle de la civelle, de son statut énergétique et de son statut thyroïdien (Edeline *et al.*, 2004; Edeline, 2005; Edeline *et al.*, 2006; Bureau du Colombier *et al.*, 2007). Ces différentes tactiques et leur lien avec le statut physiologique des civelles sont montrés figure 1.10.

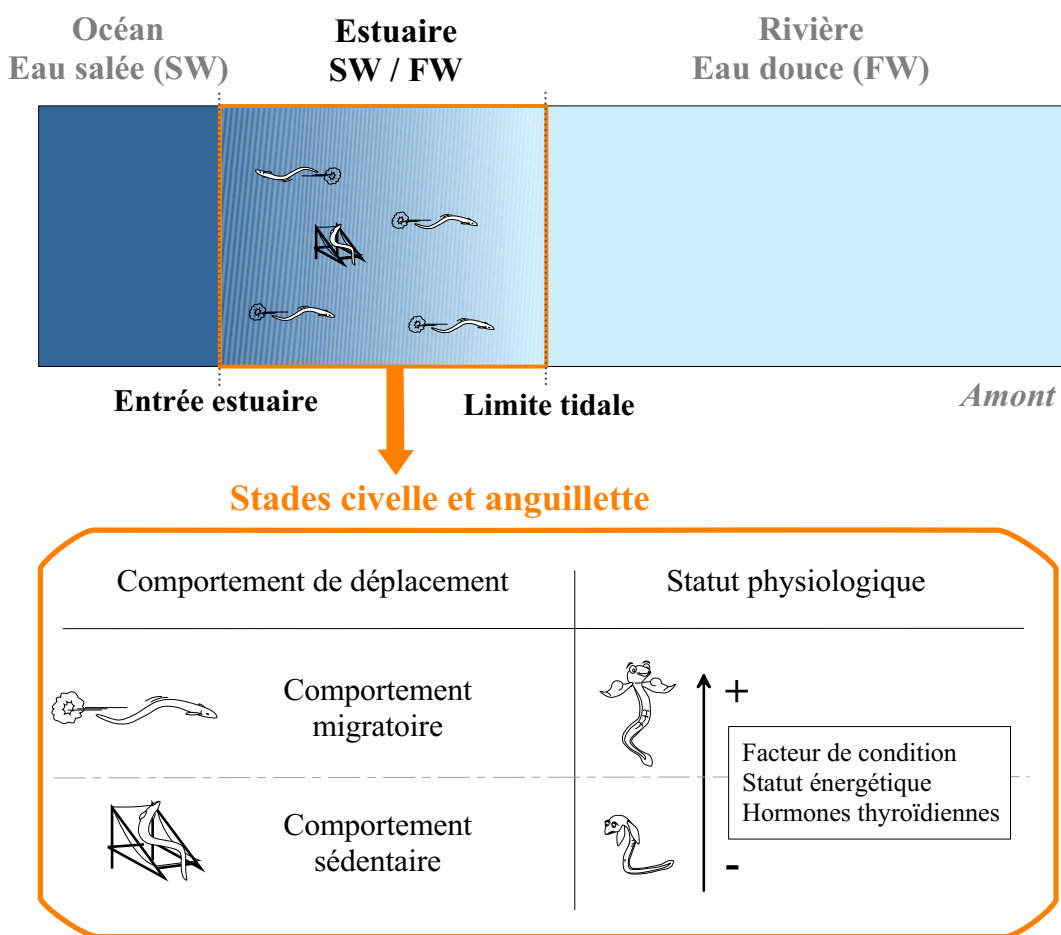


FIGURE 1.10 – Existence de tactiques statut-dépendantes dans l'estuaire d'après la bibliographie (Edeline *et al.*, 2004; Edeline, 2005; Edeline *et al.*, 2006; Bureau du Colombier *et al.*, 2007).

1.3.5 Existence des mêmes tactiques en eau douce ?

Une fois arrivée en eau douce, l'anguille est soumise au même choix que dans l'estuaire : se disperser ou se sédentariser. Très peu d'études se sont intéressées aux déplacements individuels des jeunes anguilles venant de franchir la limite de marée dynamique, principalement à cause de limites méthodologiques (pêche et marquage). La dispersion continentale des anguilles de plus de 200 mm est documentée (Baras *et al.*, 1998; Castonguay *et al.*, 1990; Feunteun *et al.*, 2003; Laffaille *et al.*, 2005; Oliveira, 1997) mais une grande zone d'ombre existe dans les connaissances actuelles sur les tailles intermédiaires entre les civelles de l'estuaire qui sont majoritairement actives (Edeline, 2005) et les anguilles jaunes de plus de 200 mm qui sont majoritairement sédentaires (Laffaille *et al.*, 2005). L'ontogénie de l'anguille voit se succéder des stades biologiques aux caractéristiques morphologiques et capacités différentes (Tesch, 1977; Aida *et al.*, 2003; Edeline *et al.*, 2007). C'est pourquoi nous avons choisi d'observer le comportement individuel de déplacement des jeunes anguilles en eau douce et d'étudier une éventuelle modification de leur comportement parallèlement à leur développement ontogénique (Figure 1.11). Les objectifs auxquels nous souhaitons répondre et le schéma conceptuel de ce travail de thèse sont décrits en détail dans le chapitre 2.

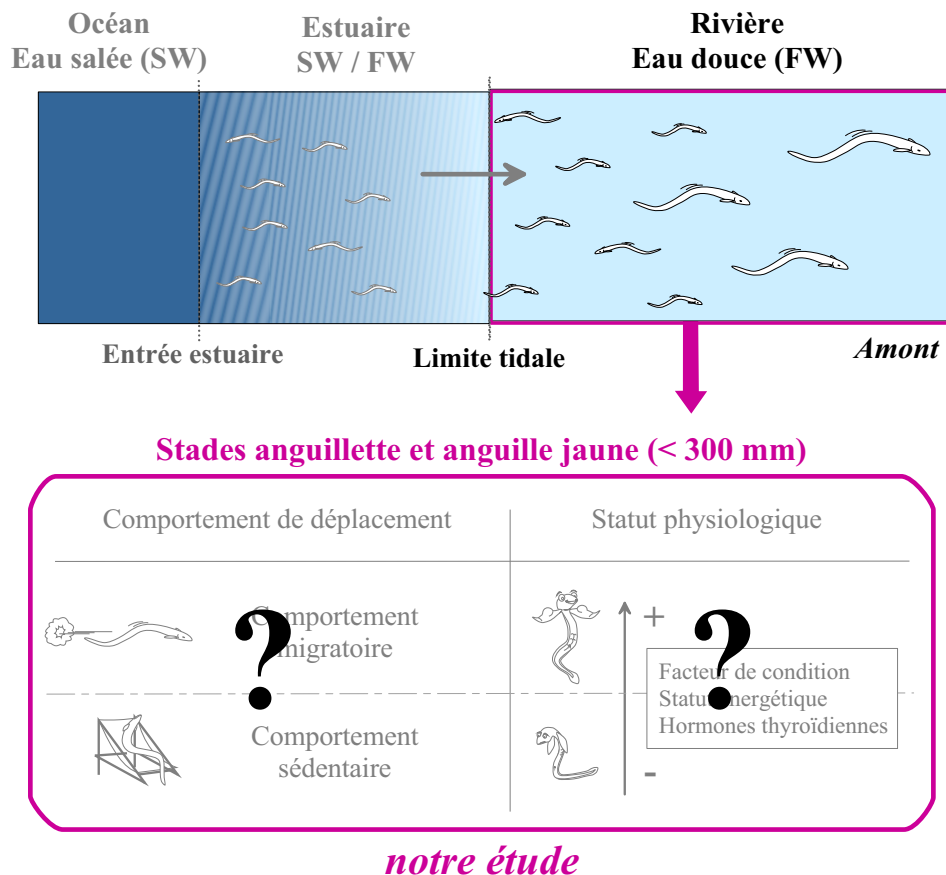
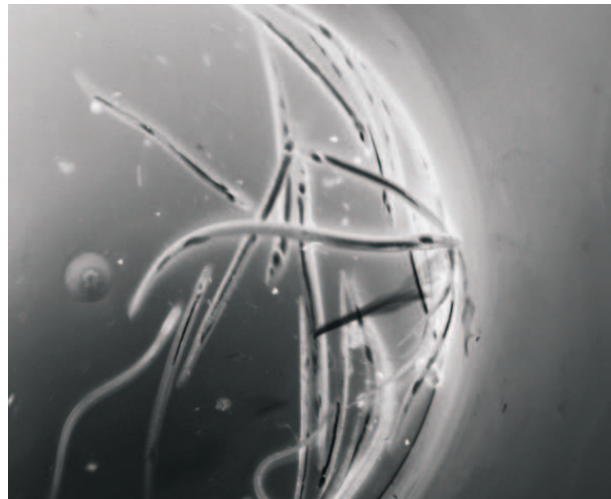


FIGURE 1.11 – Existence de tactiques statut-dépendantes en eau douce ?

CHAPITRE 2

PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS



Chapitre 2

Problématique et objectifs de la thèse

2.1 Cadrage de l'étude

2.1.1 En amont de la limite de marée dynamique

Les anguilles qui se trouvent dans des zones soumises à la marée peuvent se laisser transporter passivement par le courant en utilisant le transport tidal sélectif (STT) (Creutzberg, 1958; McCleave and Kleckner, 1982; Elie and Rochard, 1994). Afin que les déplacements étudiés soient des déplacements actifs, nous nous plaçons en amont de la limite tidale. L'étude est donc limitée aux eaux douces situées en amont des limites de marée dynamique dans le bassin versant Garonne-Gironde-Dordogne.

2.1.2 Ciblée sur les anguilles de moins de 300 mm

Ce travail de thèse est ciblé sur la dispersion continentale des jeunes anguilles en eau douce qui mesurent moins de 300 mm. Cette classe de taille est particulièrement intéressante car elle reflète la situation actuelle du phénomène de colonisation. En effet, une anguille de 300 mm est âgée de 3 à 6 années continentales environ dans le bassin versant Garonne-Gironde-Dordogne (Lamaison, 2005) tandis que la distribution des anguilles de plus grandes tailles peut refléter une situation passée, lorsque les densités de recrutement ou les aménagements des rivières étaient différents. De plus les anguilles de moins de 300 mm ne sont pas -ou peu- influencées par la prise d'argenture et la dévalaison (Acou *et al.*, 2005; Feunteun *et al.*, 2003). Ainsi la classe de taille de moins de 300 mm est un bio-indicateur intéressant du statut récent de l'anguille (Lasne and Laffaille, 2008).

2.1.3 À plusieurs échelles spatiales

Nous travaillons à trois échelles spatiales différentes : à l'échelle du bassin versant, de la rivière et du mésocosme. Les observations à l'échelle du mésocosme et de la rivière permettent de caractériser des différences inter-individuelles de comportement, en condi-

tions expérimentales où les facteurs sont contrôlés ainsi qu'en conditions naturelles où les facteurs ne sont pas contrôlés. L'analyse de ces observations permet de décrire la plasticité des comportements de déplacements lorsque toutes les anguilles sont soumises aux mêmes conditions environnementales. L'observation de la distribution des anguilles à l'échelle du bassin versant permet ensuite de voir comment ces comportements individuels s'expriment lorsqu'ils sont soumis à des pressions environnementales différentes. Les approches, à ces trois différentes échelles spatiales, sont complémentaires et le croisement des résultats permet d'obtenir une vision complète du phénomène de dispersion des anguilles de moins de 300 mm dans le bassin versant.

2.2 Problématique et hypothèses de départ

L'anguille était historiquement considérée comme l'emblème de la catadromie mais des recherches sur la microchimie des otolithes ont révélé que l'étape de croissance en eau douce était facultative et non pas obligatoire (Tsukamoto and Arai, 2001; Jessop *et al.*, 2002; Morrison *et al.*, 2003; Tzeng and Shiao, 2003; Arai *et al.*, 2004; Cairns *et al.*, 2004; Daverat *et al.*, 2005; Daverat and Tomas, 2006; Daverat *et al.*, 2006; Jessop *et al.*, 2006; Lamson *et al.*, 2006). Ainsi certaines anguilles effectuent leur cycle de croissance en demeurant dans l'estuaire ou sur les côtes et seulement une partie de la population colonise les rivières et bassins versants. Ces résultats nous interrogent sur les facteurs contrôlant la colonisation des eaux douces par les anguilles (Edeline, 2007). Il a été montré chez les civelles que le choix entre la tactique de sédentarisation en estuaire et la tactique de colonisation des eaux douces dépendait de la condition physiologique des individus (statut énergétique, facteur de condition et statut thyroïdien)(Edeline *et al.*, 2004; Edeline, 2005; Edeline *et al.*, 2005, 2006; Bureau du Colombier *et al.*, 2007). Il faudrait à présent étudier le développement ontogénique du comportement de migration en eau douce. Particulièrement, il faudrait tester si le phénomène de colonisation des bassins versants par l'anguille européenne peut se décrire par la combinaison de tactiques de déplacements dépendants du stade de développement des anguilles, puis, au sein de chaque stade, de leur statut physiologique. Le comportement d'un individu est la résultante de ses besoins qui s'exprimeront dans un contexte particulier en fonction de ses capacités à un instant donné. Nous posons l'hypothèse de départ que les besoins de l'anguille dépendent de son stade de développement, que le contexte dépendra des caractéristiques environnementales et des habitats disponibles et que ses capacités dépendent de son état physiologique (figure 2.1).

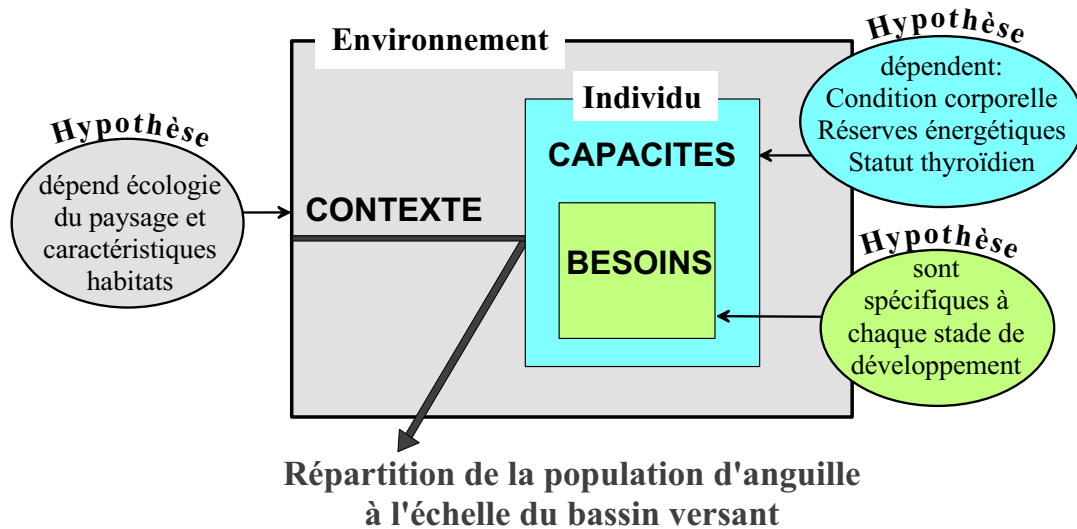


FIGURE 2.1 – Hypothèses de départ de la thèse.

2.3 Objectifs de la thèse

L'objectif global de ce travail de thèse est de caractériser les patterns de la dispersion continentale des anguilles de moins de 300 mm en eau douce. Différents objectifs ont été définis pour y parvenir, le fil conducteur de l'étude est décrit dans le schéma conceptuel présenté figure 2.2.

- Le premier objectif est de valider une méthode de marquage individuel adaptée aux petites anguilles à partir de 60 mm.
- Le deuxième objectif est de tester la présence de transience dans le milieu naturel en fonction de la taille des individus, comme indicateur de l'existence de différentes tactiques de déplacements.
- Le troisième objectif est d'identifier le comportement locomoteur majoritaire des anguilles en structure expérimentale selon leur stade de développement et de vérifier les observations faites en milieu naturel.
- Le quatrième objectif est de définir le lien entre l'état physiologique d'une anguille et son comportement locomoteur, selon son stade de développement.
- Le cinquième objectif est de proposer un schéma des mécanismes mis en jeu dans la dispersion continentale, à l'échelle individuelle.
- Le sixième objectif est de tester un nouveau facteur pour expliquer la répartition des anguilles à l'échelle d'un bassin versant, qui prenne en compte l'écologie du paysage.
- Enfin, le dernier objectif est de proposer un schéma général à l'échelle de la population, qui décrive la dispersion continentale de l'anguille à l'échelle du bassin versant.

2.4 Organisation des valorisations scientifiques

Les principaux résultats de ce travail de thèse ont fait l'objet de valorisations scientifiques sous forme de publications, de communications orales ou de présentation de posters lors de colloques nationaux et internationaux. La figure 2.3 fait la synthèse des valorisations déjà réalisées et envisagées autour de ce travail.

2.4 - Organisation des valorisations scientifiques

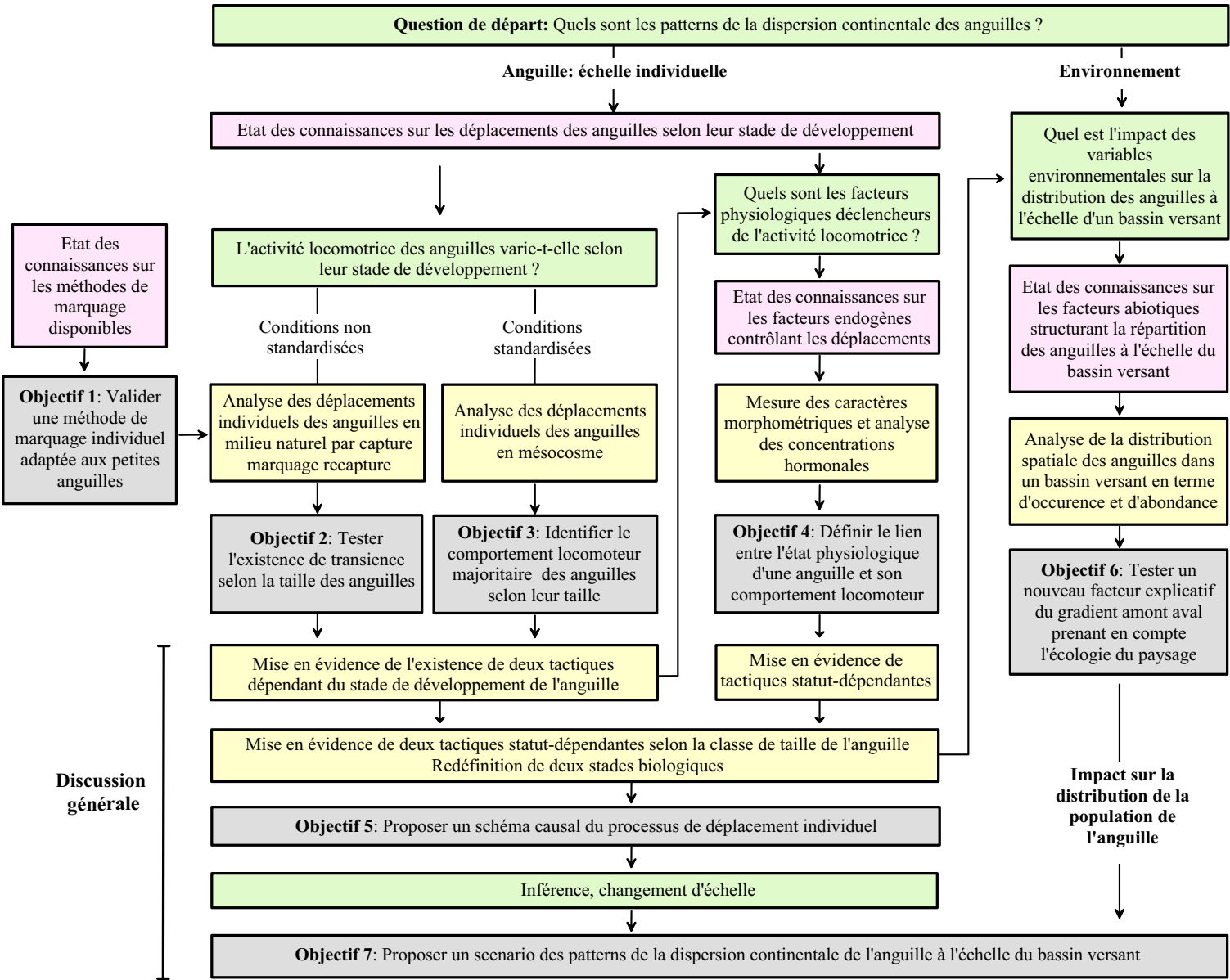


FIGURE 2.2 – Schéma conceptuel de l'étude. En vert la problématique, en jaune la méthodologie, en rose le travail bibliographique préalable nécessaire, en gris les objectifs.

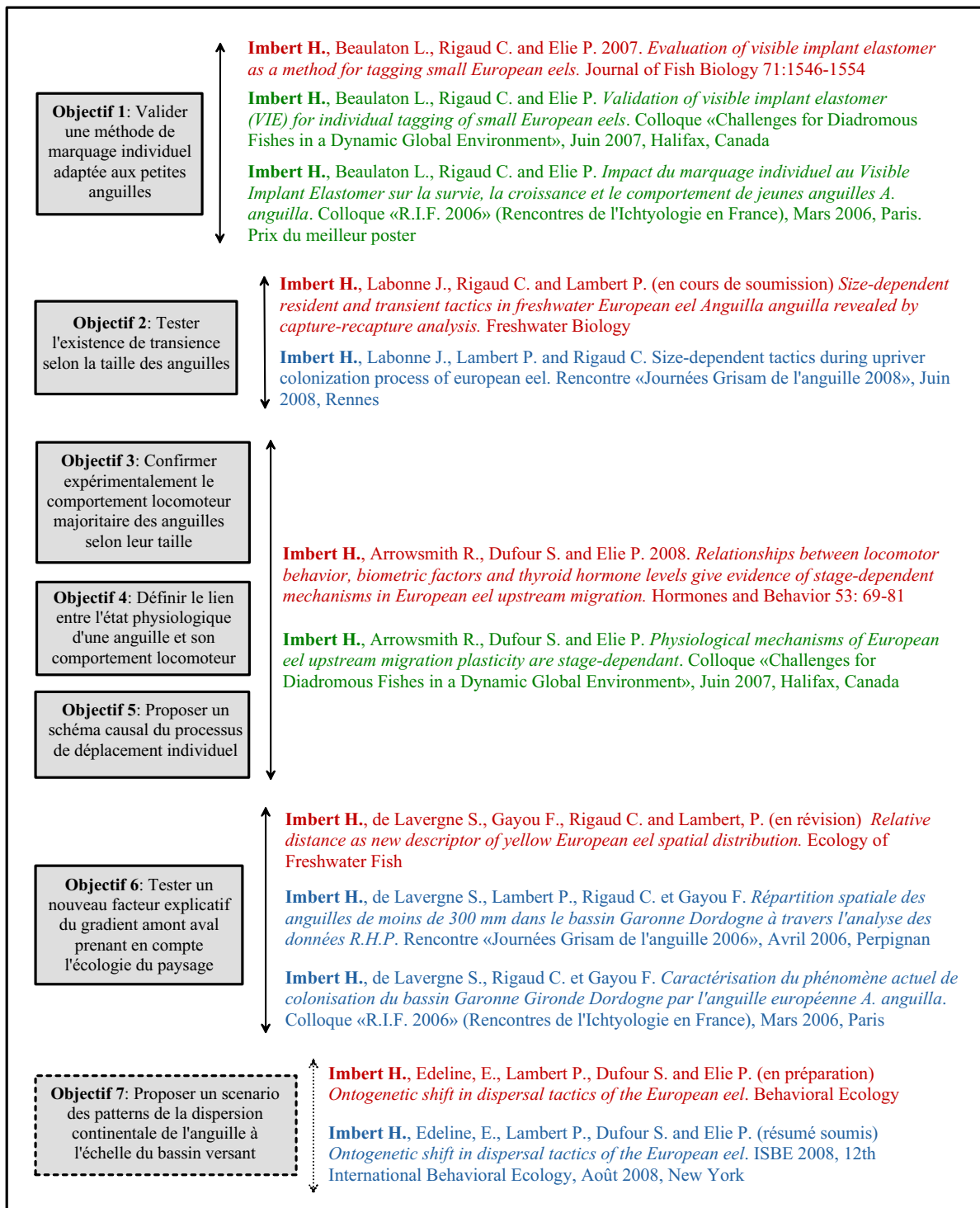


FIGURE 2.3 – Valorisations scientifiques des résultats de l'étude. En rouge les publications scientifiques, en bleu les présentations orales dans des colloques nationaux et internationaux, en vert les présentations de posters ; en flèches pleines les valorisations déjà réalisées et en pointillés les valorisations prévues en 2008.

CHAPITRE 3

MISES AU POINT MÉTHODOLOGIQUES



Chapitre 3

Mises au point méthodologiques

D'importantes mises au point méthodologiques ont été nécessaires au début de ce travail de thèse. Nous souhaitons y consacrer un chapitre entier afin de souligner l'importance de cette étape de mise au points des outils, particulièrement en terme de temps. Ainsi presque deux années se sont écoulées entre le moment où nous avons décidé de suivre les déplacements individuels de jeunes anguilles sur le terrain ainsi qu'en structure expérimentale et l'obtention des premiers résultats analysables. Ces deux années ont été consacrées aux objectifs suivants :

Marquage individuel Mettre au point une méthode de marquage adaptée aux petites anguilles

Site de terrain Choisir un site approprié pour y suivre les déplacements des anguilles lors d'un programme de marquage-recapture

Structure expérimentale Construire des bassins adaptés à la caractérisation expérimentale des déplacements individuels des anguilles de différentes tailles

Dosages hormonaux Adapter les méthodes d'extraction et de dosage des hormones thyroïdiennes testées sur des civelles à des anguilles de plus grande taille

3.1 Marquage individuel des anguilles

L'absence de méthode de marquage adaptée aux petits individus de moins de 200 mm a limité le nombre d'études sur les déplacements individuels des petites anguilles. Afin de pouvoir suivre les déplacements d'anguilles à partir de 60 mm nous avons donc validé une méthode de marquage adaptée aux petites anguilles en vérifiant la qualité du marquage puis en testant son impact sur la survie, la croissance et le comportement locomoteur des anguilles (Paragraphe 3.1.5).

3.1.1 État des connaissances

Une synthèse bibliographique des méthodes de marquage appliquées à l'anguille a été rédigée par Nielsen (1988). Cette étude, rédigée en anglais, fait une distinction

entre les termes « tagging » et « marking »¹. D'après Nielsen (1988), le tagging est un marquage individuel avec un code unique attaché à l'extérieur ou placé en interne de l'animal, à durée de vie illimitée. Le marking, tel que la balnéation dans une solution colorée, le tatouage ou l'ablation d'une nageoire, est une méthode de marquage provisoire à cause de la croissance ou de la régénération des parties modifiées du corps de l'animal. Les méthodes de tagging sont moins blessantes que celles de marking mais présentent le risque de perdre la marque. Ainsi, pour éviter la perte de marque, la plupart des études à durée limitée préfèrent utiliser des méthodes de marking malgré la blessure occasionnée. Par ailleurs il faut souligner que le comportement et la physiologie de l'anguille dépendent de son stade de croissance, et que le choix de la méthode de marquage est entièrement lié à l'objectif de l'étude qui va être développée. Selon ces critères, nous choisirons une méthode de tagging dans notre étude.

3.1.2 Caractéristiques requises

Certaines caractéristiques sont communes à toutes les études de suivi de déplacement : le marquage doit être « transparent » pour l'animal², c'est-à-dire qu'il ne doit affecter ni sa survie, ni sa croissance, ni son comportement. Dans ce travail de thèse, le marquage de l'anguille est utilisé dans deux conditions différentes : d'une part pour identifier individuellement les anguilles lors d'expériences qui durent quelques jours en structures expérimentales ; d'autre part pour développer un programme de marquage-recapture sur le terrain pendant plusieurs années. Les caractéristiques requises sont différentes dans ces deux études.

Marquage en structure expérimentale

Lors des études en structures expérimentales, les anguilles doivent être marquées individuellement avant de commencer les expériences afin de pouvoir les reconnaître pendant aussi bien qu'à la fin des expériences. Dans ce cas, le nombre de codes nécessaires pour un marquage individuel peut être anticipé et dépend du nombre d'anguilles utilisées dans l'expérience (qui s'élève à 500 anguilles dans notre cas). De plus, la méthode de marquage choisie doit permettre de marquer ces 500 poissons dans la même journée afin de limiter les différences de traitement entre les individus, qui pourraient avoir un impact sur leur comportement.

Capture-marquage-recapture sur le terrain

Lors de la campagne de marquage-recapture, toutes les anguilles pêchées doivent être marquées sur le terrain. Dans ce contexte, la méthode de marquage requiert des

1. Le plus souvent le terme « tagging » est utilisé comme traduction américaine du terme « marking » anglais

2. Mais pas pour le lecteur !

qualités spécifiques.

Praticité La méthode doit être adaptée aux conditions de terrain et utilisable quelles que soient les conditions météorologiques.

Rapidité de marquage et de convalescence Il faut que le temps de marquage et de convalescence de l'anguille soit le plus court possible afin que le poisson retourne rapidement dans son milieu naturel après son réveil.

Tenue et visibilité très longue durée La rétention de la marque doit être de 100% et la marque doit être visible toute la vie de l'animal. Les suivis doivent durer au minimum une année dans le cas de l'anguille afin de prendre en compte les effets saisonniers susceptibles de modifier ses déplacements qui sont très liés aux facteurs environnementaux. Le cycle biologique de l'anguille, qui peut passer plusieurs dizaines d'années en rivière, encourage les études à long terme. De plus, il n'est pas rare de voir certaines campagnes programmées initialement pour durer 2 ou 3 ans, être reprises au bout de 10 ans. Cependant, il est difficile de tester la rétention et la visibilité de la marque à si long terme expérimentalement. Dans le cas de notre étude, nous avons décidé de tester la rétention et la visibilité de la marque pendant 12 mois, en considérant que lorsqu'une marque était retenue pendant une année il était peu probable que l'animal la perde les années suivantes. Par contre, la croissance et la pigmentation de la peau de l'anguille changeant au cours de la vie de l'animal, il est probable que la visibilité de la marque diminue sensiblement avec le temps.

Adaptabilité Le nombre d'anguilles à marquer dépend du nombre d'anguilles pêchées et cette inconnue réserve parfois des surprises. Ainsi, lors d'un pic de migration, 1000 anguilles peuvent être pêchées et devoir être marquées en quelques heures. Il faut donc disposer d'un matériel de marquage qui puisse s'adapter à ce type de situation.

3.1.3 Pit-tag pour les anguilles de plus de 240 mm

La plupart des études qui suivent individuellement les anguilles de plus de 240 mm utilisent des « pit tags »³ (Prentice *et al.*, 1990a,b) de 12 mm de long. Le pit tag est une petite marque magnétique, de la forme d'un grain de riz, qui s'injecte dans le muscle de l'animal (Figure 3.1). Cette méthode de marquage est très communément utilisée par les scientifiques pour suivre de nombreuses espèces animales, telles que les tortues, et devient de nos jours fréquemment utilisée par les vétérinaires comme alternative au tatouage pour marquer les animaux domestiques. Différentes tailles de pit-tags sont commercialisées, les plus petites marques étant plus difficilement détectables. Cette

3. Nous utilisons le terme « pit-tags » dans ce document qui signifie Passive Integrated Transponder et qui se traduit « transpondeur intégrateur passif » en français.

3.1 - Marquage individuel des anguilles

méthode de marquage a été validée en vérifiant les taux de rétention de la marque et en montrant que l'utilisation de pit tag n'avait pas d'effet sur la survie, la croissance ou le comportement des poissons (table 3.1). Quelques études se sont intéressées à la taille minimale à laquelle un poisson pouvait être marqué avec succès. En particulier, les effets des pit tags sur la croissance, le développement des gonades et la capacité à accumuler des graisses abdominales ont été testés chez des petites perches *Perca fluviatilis* (Baras *et al.*, 2000). De plus il a été récemment testé que le marquage au pit tag n'avait pas d'effet sur la survie ni sur la croissance des juvéniles de truite *Salmo trutta* à partir de 57 mm, mais impliquait un relativement fort taux de rejet de la marque (jusqu'à 20%) (Acolas *et al.*, 2007). Nous n'avons pas répertorié d'étude validant l'utilisation du pit tag spécifiquement sur l'anguille mais cette méthode a été utilisée avec succès dans plusieurs études sur l'anguille (Goodwin, 1999; Strickland, 2002; Durif, 2003; Verdon and Desrochers, 2003; Laffaille *et al.*, 2005). Nous marquons donc les anguilles de plus de 240 mm au pit tag puisque cette méthode de marquage présente toutes les qualités requises pour nos études expérimentales et de terrain. Particulièrement, la marque reste détectable malgré la pigmentation de la peau ou la croissance des muscles. Cependant le pit tag ne peut pas être utilisé sur les anguilles de moins de 240 mm car ses dimensions sont trop importantes et ne sont pas adaptées aux petites anguilles. En attendant les progrès technologiques qui miniaturiseront les pit tags et les rendront détectables à travers les chairs de l'anguille, nous devons donc utiliser une autre méthode pour marquer individuellement les anguilles mesurant entre 60 et 240 mm.

Référence	Espèce et nom latin	(Nombre) et taille animal	Rétention	Croissance	Mortalité	Comportement	Autre
Baras <i>et al.</i> (2000)	juvenile Eur-asian perch <i>Perca fluviatilis</i>	(90) 55-96 mm, 1.67 à 10.62g	100%	NC	pas d'effet	NC	Pas d'effet sur développement gonades ni sur capacité à accumuler les graisses abdominales
Brakensiek and Hankin (2007)	juvenile coho salmon <i>Oncorhynchus kisutch</i>	(128) 50-94 mm	> 90%	pas d'effet	pas d'effet	Pas d'effet sur performance de nage	NC
Knaepkens <i>et al.</i> (2007)	bullhead <i>Cottus gobio</i>	(128) 50-94 mm	> 90%	pas d'effet	pas d'effet	Pas d'effet sur performance de nage	NC
Newby <i>et al.</i> (2007)	juvenile rainbow trout <i>Oncorhynchus mykiss</i>	(88) 14g	NC	NC	NC	Pas d'effet sur performance de nage	Pas d'effet sur alimentation
Soula <i>et al.</i> (2007)	red porgy <i>Pagrus pagrus</i>	(NC) 3g et 10g	99%	Pas d'effet	24.4% à 3g et 24% à 10g	NC	NC

TABLE 3.1: Exemple d'études validant l'utilisation de pit-tag en testant leur effet sur la survie, la croissance ou le comportement de poissons. NC = non communiqué

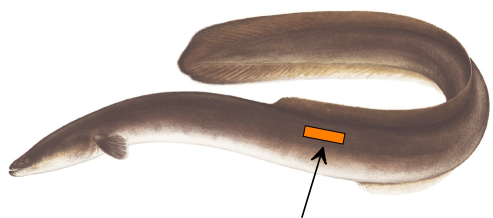


Pit tag 12 mm



Injecteur de pit tag

Injection d'un pit (Passive Integrated Transponder) tag dans une anguille en position dorsale



Position du pit tag



Lecteur de pit tag



Code unique du pit tag

FIGURE 3.1 – Marquage d'anguille de plus de 240 mm au pit tag.

3.1.4 Quelle méthode pour les anguilles entre 60 et 240 mm ?

La synthèse bibliographique des études suivant les déplacements des anguilles présentée en Annexe table A.1 révèle la quasi absence d'étude de capture marquage recapture ciblée sur les anguilles entre 60 et 240 mm. La seule méthode de marquage qui fut utilisée était l'injection de peinture acrylique (Naismith and Knights, 1988; White and Knights, 1997). En effet, les autres méthodes fréquemment utilisées sur les petites anguilles sont des méthodes de marquage massal (colorant) ou nécessitent le sacrifice des individus pour lire le code individuel, tel que le C.W.T. (Coded Wire Tags) validé sur des anguilles de 3,8 g par Thomassen *et al.* (2000).

Différentes méthodes de marquage ont été testées au début de ce travail de thèse afin d'identifier celle qui conviendrait le mieux à nos besoins décrits dans le paragraphe 3.1.2. L'injection de peinture acrylique fait partie des méthodes testées mais la marque obtenue est très diffuse et risque de ne pas être adaptée dans le cas de marquages multiples. La figure 3.2 synthétise les différentes méthodes testées. Le visible implant elastomer (VIE) s'avère être la méthode la plus adaptée car les marques ne sont pas diffuses et permettent d'envisager un codage multiple. Nous avons ensuite lancé une expérience de validation de cette méthode sur des anguilles de 59 à 240 mm pendant plusieurs mois en testant tout d'abord la qualité de la marque (rétention, visibilité, facilité de marquage sur le terrain) puis son impact sur l'animal (survie, croissance et comportement locomoteur). Les résultats de cette étude sont présentés dans l'article publié dans la revue *Journal of Fish Biology* en novembre 2007, qui se trouve paragraphe 3.1.5. De plus, la validation de cette méthode de marquage a fait l'objet d'un poster qui est présenté en annexe C.1.

3.1.5 Article 1 : Evaluation du visible implant elastomer comme méthode de marquage des petites anguilles

Le protocole de marquage détaillé se trouve en Figure 3.3.

Résumé en français

Le marquage au VIE (visible implant elastomer) n'a pas d'effet sur la survie de 230 petites anguilles européennes *Anguilla anguilla* marquées une seule fois ni sur la survie de 60 petites anguilles marquées plusieurs fois. Le taux de rétention moyen de la marque est de 98.7% pendant les expériences de laboratoire qui ont duré 5 mois. Le marquage multiple au VIE n'a pas d'effet sur le comportement locomoteur des petites anguilles. Le VIE apparaît comme une méthode adaptée pour le marquage individuel de petites anguilles européennes et pourrait être utile dans des campagnes de marquage-recapture sur le terrain.

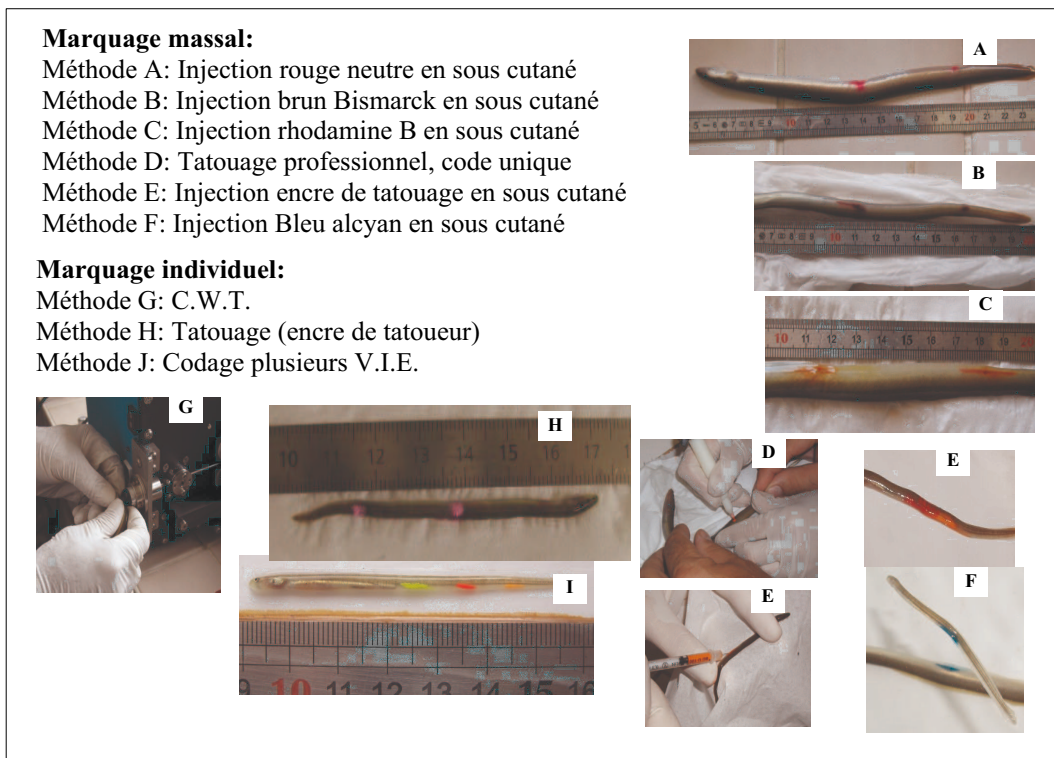


FIGURE 3.2 – Essais de marquage d’anguilles de moins de 240 mm.

3.2 Suivi des déplacements sur le terrain

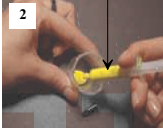
3.2.1 Critères de choix de la zone de terrain

La rivière sur laquelle nous développons la campagne de marquage-recapture doit présenter les caractéristiques suivantes : elle doit se trouver dans le bassin versant Garonne-Gironde-Dordogne. Les stations de pêches doivent se trouver en amont de la limite tidale afin de nécessiter le transport actif des anguilles tout en étant accessible par de jeunes anguilles. De plus il faut que cette rivière soit suffisamment en aval pour que toutes les classes de taille soient présentes, même les plus petites (anguilles à partir de 60 mm). Par ailleurs le cours d’eau ne doit pas être trop anthropisé ni soumis à des pollutions industrielles. Il faut aussi que les stations de pêche soient accessibles pour des opérations de pêches électriques, avec possibilité d’installer le chantier de marquage sur les berges. Après avoir fait une grande campagne de prospection dans le bassin versant début 2004, la rivière choisie s’appelle le Saucats (Figure 3.4). Nous avons choisi une rivière de deuxième catégorie piscicole, de type landaise (sur sable et peu pentue). Des essais de pêches électriques ont été nécessaires durant l’année 2004 avant de commencer le suivi des anguilles d’avril 2005 à mai 2006.

Etape 1


Vérifier et préparer le petit matériel (photo 1). Anesthésier les anguilles en les plongeant dans un bain d'eau avec 0.2 ml/l de solution de clou de girofle (préalablement diluée à 1:10 avec de l'éthanol)

Seringue A
elastomère




2

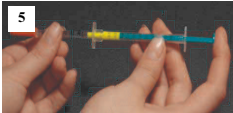
Seringue B
durcisseur




3




4



5



6



7

Etape 2

Préparer les seringues de visible implant elastomer (VIE) pendant que les anguilles commencent à s'anesthésier (ou préalablement pour les premières fois).

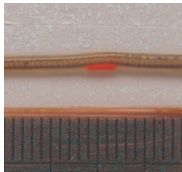



- 1) Dans un petit bécher en plastique, mettre la même quantité de produit coloré (grosse seringue A correspondant à l'élastomère, photo 2) que de produit transparent (grosse seringue B correspondant au durcisseur, photo 3). Toujours respecter cet ordre, car il ne faut pas risquer de contaminer la grosse seringue d'élastomère avec le durcisseur.
- 2) Mélanger avec précaution avec un batonnet en bois, bien mélanger en raclant les bords et le fond du petit récipient, pendant plus d'une minute chronométrée, (photo 4). Une fois le mélange terminé, l'utilisateur disposera d'une à deux heures de temps de travail (selon la température) pendant lesquelles les marques pourront être injectées.
- 3) Retirer le capuchon ainsi que le piston de plusieurs seringues d'injection de 0,3 cc (seringues à insuline orange). Utiliser une seringue de transfert de 1 ml (seringue verte neuve) pour récupérer un peu du mélange coloré du bécher. L'extrémité de cette seringue de transfert verte s'adapte parfaitement à l'arrière de la seringue d'injection. Transférer ainsi le mélange VIE dans la seringue d'injection sans dépasser un tiers de sa capacité, soit 0,1 cc (photo 5). Remplir davantage la seringue rend son utilisation plus difficile par la suite en risquant de casser le piston. Replacer le piston jusqu'à faire sortir du VIE à déposer sur un bout de papier (photo 6); éviter les poches d'air. Replacer le capuchon de la seringue d'injection et la placer dans le réfrigérateur ou dans de la glace pour allonger son temps d'utilisation. Remplir ainsi plusieurs seringues à injection jusqu'à utilisation de tout le mélange coloré.
- 4) Conserver le petit bécher qui a servi au mélange, ainsi que le bout de papier avec du VIE pendant 24 heures (photo 7). Vérifier ainsi que le VIE a bien durci, sinon vérifier les conditions d'utilisation et contacter le fournisseur.

Etape 3

- 1) Lorsqu'une anguille est anesthésiée, la mesurer et la peser avant de la marquer (photo 8).
- 2) Placer le VIE dans une partie de l'anguille ne risquant pas d'endommager ses organes, entre l'anus et la queue par exemple. Injecter le VIE en sous cutané, en faisant attention de maintenir l'aiguille bien parallèle au corps de l'animal pour rester juste en dessous de la peau et ne pas "plonger" dans le muscle de l'animal (photo 9). Dans le cas de petites anguilles ou civelles, attention à ne pas toucher la colonne vertébrale (photo 10).
- 3) Enfoncer l'aiguille sur 8 mm puis appuyer sur le piston en retirant doucement l'aiguille sur 4 mm. Déposer ainsi une marque VIE de 4 mm en retirant délicatement l'aiguille. Il faut interrompre l'injection plusieurs millimètres avant de sortir l'aiguille pour éviter que la marque VIE ne ressorte de l'animal. Placer l'anguille marquée dans un bac de réveil contenant de l'eau claire oxygénée (photo 11).

Etape 4

Vérifier la présence de la marque et le réveil complet des anguilles avant de les remettre dans leur milieu naturel ou en stabulation.

Davantage d'informations et de références sur le site internet du fournisseur Northwest Marine Technology, Inc.
<http://www.nmt.us/products/vie/vie.htm>

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

FIGURE 3.3 – Protocole de marquage d'anguille au VIE (Visible Implant Elastomer).

Evaluation of visible implant elastomer as a method for tagging small European eels

H. IMBERT*, L. BEAULATON, C. RIGAUD AND P. ELIE

*Cemagref, Unité Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins,
50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France*

(Received 19 December 2006, Accepted 14 June 2007)

Visible implant elastomer (VIE) tagging showed no significant effect on survival of either 230 single-tagged or 60 multiple-tagged small European eels *Anguilla anguilla*. Mean tag retention was 98.7% during the 5 month laboratory experiments. Multiple VIE tags had no observed effect on European eel locomotor behaviour. VIE appears a reliable method for individually tagging small European eels, and could be useful in capture–recapture field studies.

© 2007 The Authors

Journal compilation © 2007 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: *Anguilla anguilla*; locomotor behaviour; survival; tag retention; tagging evaluation; visible implant elastomer.

The technique used to tag animals in mark–recapture studies has to be carefully selected. It should not affect growth, survival, behaviour or capture probability of tagged individuals, while the tags should be readable and retained for the duration of the study (Otis *et al.*, 1978). Effect on behaviour is an important criterion but is rarely tested. A review of tested methods for external and internal tagging of anguillids reveals a lack for individual identification of small size animals, typically 60 to 200 mm total length (L_T) (Nielsen, 1988). Most individual tagging techniques on anguillids have been developed for larger individuals (Prentice *et al.*, 1990; Holmgren & Mosegaard, 1996) or do not allow external individual identification (Thomassen *et al.*, 2000; Simon & Dorner, 2005), which is essential for capture–recapture studies focused on individual movements.

The visible implant elastomer (VIE) tag (Northwest Marine Technology Inc., Shaw Island, WA, U.S.A.) consists of an elastomer material, which is injected into transparent body location of the animal by a hyperdermic syringe. Tag visibility depends on pigments of the skin and depth of injection. VIE tags have been successfully used in amphibians, crustaceans, reptiles and various fish species. An increasing body of literature documents the utility of VIE in

*Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33 55789 0800; fax: +33 55789 0801; email: helene.imbert@bordeaux.cemagref.fr

very small aquatic animals but has not been tested on anguillids (Godin *et al.*, 1996; Frederick, 1997; Malone *et al.*, 1999; Brennan *et al.*, 2005; Curtis, 2006). In this study, VIE was evaluated in laboratory as a method for the individual tagging of small European eels *Anguilla anguilla* L. with a captive *ex situ* population. Initially, VIE tag quality was estimated on European eels: tag retention, readability and impact on survival were evaluated, according to VIE tag colour. VIE tag colours could differentially influence tag retention or survival of European eels because of their specific chemical composition. Then, multiple VIE tag effects on European eel locomotor behaviour were tested according to tag age and fish size.

Two size groups of European eels were obtained in September 2004. Small-sized fish, ranging from 59 to 100 mm L_T , were captured by electrofishing on the Canal des Etangs, Gironde, France (44°52' N; 1°08' W). Medium-sized fish, 100–240 mm L_T , were collected from the Tuilières Dam on the Dordogne River, France (44°50' N; 0°38' E). After collection, these two groups were kept separately. The tagging procedure was based on the recommendation of Northwest Marine Technology. Prior to tagging, European eels were anaesthetized in a solution of acetylenol (0.2 ml l⁻¹) to minimize stress; untagged fish were handled in the same way. VIE was prepared according to the instructions of the manufacturer <1 h prior to tagging and then kept on ice. A sample of each colour was retained at room temperature to ensure that it formed a pliable solid within 24 h. A 0.3 ml syringe was used to inject a 3 to 5 mm long VIE tag under the skin at a shallow angle. The flow of elastomer was ended before the needle was fully removed in order to prevent elastomer trailing from the injection. One person carried out all tagging to avoid any tag application variability that might influence trial results. After tagging, European eels were placed in an aerated isolation tank until full recovery, which was assessed by exhibition of swimming behaviour. Full recovery took <1 h.

The first step was to test the impact of four different VIE colours. A total of 230 European eels from 59 to 158 mm (mean \pm s.d. = 106.5 \pm 26.2 mm), distributed into five groups of 46 fish, were used to test single VIE tag quality and the impact on survival depending on VIE colour. Four groups of 46 European eels were tagged once with a specific VIE tag colour (yellow, orange, red or green) and the last group was left untagged as control (Table I). In addition, the reliability of multiple VIE tag was tested on 31 small (62–100 mm) and 29 medium (101–200 mm) fish. Mean \pm s.d. body mass of small European eels was 0.78 \pm 0.40 g and of medium European eels was 9.29 \pm 4.52 g. Half of the small and medium groups were tagged at three and six locations respectively and the remaining fish were left untagged as control (Fig. 1 and Table II). European eel skin colour at the tagging sites was translucent for small and early pigmented, *i.e.* greyish, for the largest European eels. A combination of tag colours and tag locations allowed tagged fish to be identified individually. In order to evaluate single and multiple VIE tag effect during several months, European eels were kept after tagging in nine different 1200 l close-circulated water aquifer-filled tanks at a maximum density of 46 fish per tank. European eels were reared on commercial diet (*i.e.* chironomids for small and shrimp for medium European eels) and kept under natural light (45° N) and temperature conditions (range 11–24° C). Faeces and any uneaten food were siphoned to

TABLE I. Characteristics of single visible implant elastomer (VIE) tagged European eels. Data analyses were started 19 days after tagging, since cannibalism affected survival during this period. Survival was estimated from 19 to 150 days after tagging

VIE tag colour	Days from tagging	Eel number	Mean \pm s.d. L_T (mm)	Survival (%)	Tag retention (%)
Yellow	0	46	108 \pm 26		100
	19	37	117 \pm 24	—	97.8
	150	35	122 \pm 21	94.6	97.8
Orange	0	46	103 \pm 24		100
	19	36	110 \pm 19	—	100
	150	35	116 \pm 18	97.2	100
Red	0	46	108 \pm 28		100
	19	34	121 \pm 19	—	100
	150	32	127 \pm 16	94.1	100
Green	0	46	106 \pm 25		100
	19	37	113 \pm 21	—	95.65
	150	35	120 \pm 17	94.6	95.65
Untagged	0	46	108 \pm 29		
	19	33	123 \pm 19	—	—
	150	32	128 \pm 18	97	

L_T , total length.

waste daily. Thirty sections of PVC pipe were provided within each tank for shelters. Artificial shelters allowed fish to rest and provided refuges from light and cannibalism. Fish were observed for mortality daily for 150 days from September 2004 to February 2005 for the single tags, and for 128 days, from December 2004 to April 2005 for multiple tags. Fish were examined to determine VIE tag retention and code readability 19 days after tagging, and then once a month. At the same time, VIE code was recorded and L_T was measured. Untagged fish were handled in the same way. Each VIE code was recorded by two readers: a constant reader, considered as experienced, and a new reader at each time, considered as inexperienced. Readability was estimated by percentage of agreement between both readers. Tag retention and percentage survival between groups were compared using a Pearson's χ^2 -test (Zar, 1996).

Average speed of tagging for an experienced technician was 150 tags h^{-1} . Mean tag retention was 98.7% since tag retention rate was 97.3% for single tags ($n = 179$ on a total of 184 tags) and 100% for multiple tags ($n = 198$ tags). Only five tags were lost within the first month of the single tag experiment. They corresponded to the first fish tagged indicating that little practice is necessary for VIE injection. In particular, for the smallest European eels, the injection had to be parallel to the body in order not to touch the vertebral column. After the first tagging, no tag loss was observed over a period of 5 months. Other studies of similar duration showed also that most tag loss occurred shortly after tagging and that VIE tags generally have high retention if they are correctly applied (Dewey & Zigler, 1996; Willis & Babcock, 1998; Olsen & Vøllestad, 2001; Woods & James, 2003). This indicates that long-term retention

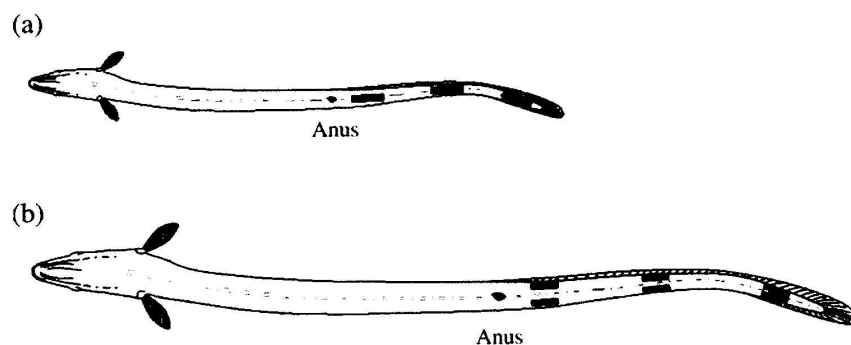


FIG. 1. Locations of multiple visible implant elastomer (VIE) tags on the ventral side of *Anguilla anguilla*. Three and six locations were tested for (a) small (59–100 mm total length, L_T) and (b) medium (100–240 mm L_T) fish respectively.

in the wild could be possible (Willis & Babcock, 1998). Tag retention was not significantly different between the four VIE tag colours (Pearson's χ^2 -test, d.f. = 3, $P > 0.05$). Agreement rate for code colour recognition between the inexperienced reader and the experienced reader was always 100%. The position of tags in transparent tissue on the muscular side of the fish body, between the anus and the base of the anal fin, reduced risk of damage to internal organs and minimized potential tagging effect on European eel behaviour. Woods & Martin-Smith (2004) used VIE to tag big-bellied seahorse *Hippocampus abdominalis* (Leeson) and were able to track up to 500 individuals using a combination of tag colours and locations. In the present study, small (59–100 mm) and medium (100–240 mm) European eels were tagged with four colours placed at three and six body positions, thus theoretically allowing 124 and 15 624 individual codes respectively. Other positions could be tested such as on the head area, in order to further increase the number of possible individual codes.

Survival was not significantly different between tagged and untagged European eels for either single (Pearson's χ^2 -test, d.f. = 4, $P > 0.05$; Table I) or multiple tags (Pearson's χ^2 -test, d.f. = 1, $P > 0.05$; Table II). Survival at the end of the experiment was 65% for single tagged and 100% for multiple tagged fish. Most mortality in single tagged European eels occurred within the first month following tagging because of cannibalism on the smallest fish. This

TABLE II. Characteristics of multiple visible implant elastomer (VIE) tagged European eels

Multiple tag	Initial eel number	Mean \pm S.D. L_T (mm)	Tag retention (%)	Survival (%)
Untagged	15	78 \pm 10	100	86.7
Three VIE	16	83 \pm 9	100	100
Untagged	15	141 \pm 39	100	86.7
Six VIE	14	174 \pm 31	100	100

L_T , total length.

cannibalism affected both tagged and control fish in the same proportion, ruling out possible tank effects (Pearson's χ^2 -test, d.f. = 4, $P > 0.05$; Table I). As a consequence, the fish number decreased. Thereafter, mortality decreased to almost zero (3% for untagged and 2.8–5.9% for tagged fish), making survival between single and multiple tagged European eels comparable (Tables I and II). This cannibalism probably happened in the single tag experiment because very small European eels (60 mm) were placed within a wide L_T range (59–158 mm) in each tank. There was no cannibalism among the multiple tagged European eels since they were thoroughly separated in two L_T classes before starting the experiment (small: 62–100 mm and medium: 101–200 mm). In conclusion, European eels should be thoroughly graded by L_T classes before starting any experiment, in order to avoid inter-size cannibalism. In the tag experiment, initial and final mean L_T were not significantly different among tagged and untagged groups (Kruskal–Wallis test, all $P > 0.05$). In addition, although this mechanism has not been evaluated in the present study, vulnerability to predation has been successfully tested on small reef fishes tagged with VIE (Malone *et al.*, 1999). Mean mass of VIE tag was 0.001 g and minimum European eel body mass was 0.18 g. Thus, since small European eels were tagged with three VIE, maximum relative mass of multiple VIE tags was 1.5% of fish body mass. To conclude, with VIE tag quality, this study demonstrated that VIE tags provided a quick, easy and low-cost method for individual marking of European eels as small as 59 mm: tag retention and colour determination were excellent as long as technicians were experienced and no significant effect of VIE tags on European eel survival was observed.

The second step was to evaluate the effect of VIE tags on European eel locomotor behaviour. Behavioural tests were performed using six experimental flume tanks (4 m long, 0.3 m wide, 0.5 m high, with a 0.3 m water depth) (Fig. 2). Filtered river fresh water was delivered to each flume tank with a constant discharge of mean \pm s.d. 1.40 ± 0.05 l s⁻¹ and a mean \pm s.d. water speed of 93 ± 3 mm s⁻¹. This discharge is close to that on the anguillid ladders of dams (Rigaud *et al.*, 1988; Legault *et al.*, 1990; Gosset *et al.*, 1994) and did not limit the swimming capacity and ramp climbing capacity of the fish (McCleave, 1980). Each tank was equipped with upstream and downstream traps. The upstream trap was an 0.8 m long ramp lined with tufts of synthetic brushes (Legault, 1992). This ramp was inclined at a 45° angle and led to a removable net, which allowed collection of upstream ramp climbers. A specific 'wriggling' activity was required to go into the upstream trap. The downstream trap was an 0.8 m diameter pipe falling into a removable net. The experimental device was designed to test the effect of tag number on the European eel distribution (*i.e.* in the upstream trap, in the downstream trap or in the middle of the tank). It was assumed that European eel distribution was a good indicator of locomotor behaviour since trapped fish were considered to have exhibited locomotor activity. In contrast, European eels remaining in the middle of the tank, often hidden under sections of PVC pipe, were considered to have exhibited no locomotor activity. Following preliminary trials, European eels were kept in the flume tanks without any water current for 1 h before being tested. This procedure avoided accidental catches due to exploratory behaviour. Behavioural tests started at 1400 hours, when the inflowing

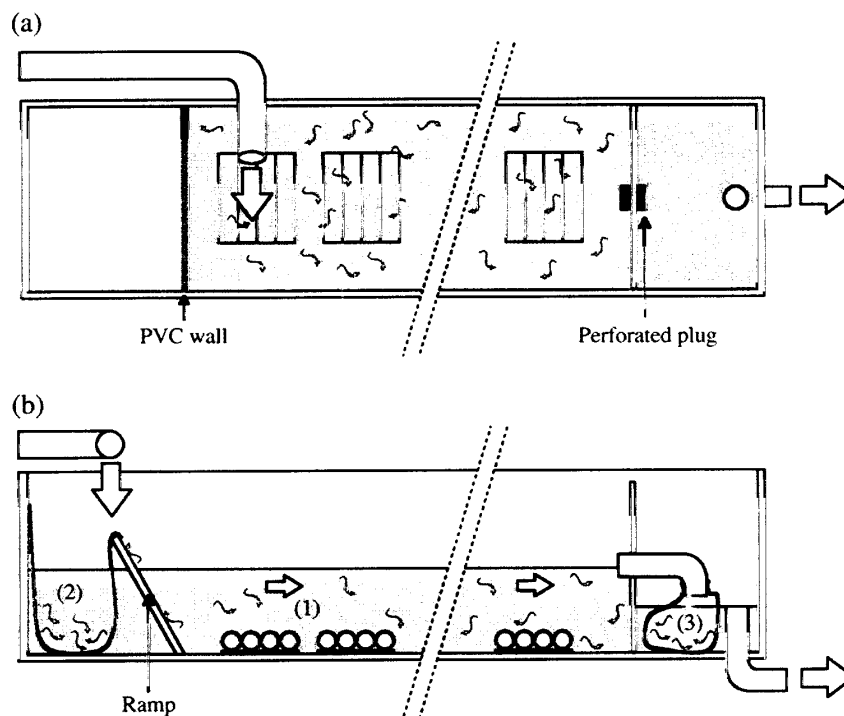


FIG. 2. (a) Plan view, trap closed and (b) side view, trap opened, of an experimental flume tank (4 m long, 0.3 m wide, 0.5 m high, with a 0.3 m water depth), used to test the locomotor behaviour in *Anguilla anguilla*. Arrows indicate water circulation. The experimental device was designed to test the effect of tag number on the fish distribution. The fish could be located either in the middle of the tank (1), in the upstream trap (2) or in the downstream trap (3).

water valve was opened. Traps were set up at 1500 hours and the experiment ran for 3 h. At 1800 hours, European eels were removed from the traps and the flume tanks, they were counted and tags were checked. In order to test short-term impact of VIE tag on locomotor behaviour, experiments were run for 3 h after tagging. A total of 137 small (62–100 mm) and 175 medium (101–198 mm) European eels were randomly chosen and tagged with one VIE, three VIE or were left untagged as controls (Table III). The L_T was not significantly different according to tag number (Kruskal–Wallis test, d.f. = 2, $P > 0.05$). In addition, medium (102–192 mm) European eels tagged for 6 months were tested to assess long-term single tag impact on locomotor behaviour. Thus, three different European eel groups were tested in duplicate and placed in the six flume tanks: small and medium fish tagged for 3 h and medium fish tagged for 6 months. To avoid any possible ‘flume tank effect’, each tank was randomly assigned to one of the three European eel groups. Tag number effect on locomotor behaviour was tested using a non-parametric Kruskal–Wallis test (Zar, 1996). Tag number had no significant observed effect on fish distribution for all three groups (Table III). The tagging effect on fish behaviour should probably occur a short time after tagging. In this study, the effect on behaviour was been tested 3 h after tagging because it corresponded to the moment when marked European eels were released in the field during

TABLE III. Initial characteristics and spatial distribution of European eels used in locomotor experiment. Initial total length (L_T) difference between groups and visible implant elastomer (VIE) tag number effect on fish distribution were tested using a Kruskal-Wallis non-parametric test

Tag age	Tag number	Eel number	Mean \pm s.d. L_T mm	L_T difference	Distribution			Tag number effect on fish distribution
					Upstream trap (%)	Downstream trap (%)	Middle of the tank (%)	
3 h	One VIE	45	72 \pm 7	d.f. = 2 $P > 0.05$	31	54	15	d.f. = 2 $P > 0.05$
	Three VIE	46	72 \pm 6		50	33	17	
	Untagged	46	72 \pm 7		39	49	12	
3 h	One VIE	59	136 \pm 20	d.f. = 2 $P > 0.05$	63	32	5	d.f. = 2 $P > 0.05$
	Three VIE	59	134 \pm 21		53	35	12	
	Untagged	57	132 \pm 17		59	38	3	
6 months	One VIE	34	132 \pm 25	d.f. = 1 $P > 0.05$	53	38	9	d.f. = 1 $P > 0.05$
	Untagged	53	138 \pm 18		46	44	10	

capture–recapture studies. The fact that locomotor behaviour of recently tagged small European eels was not different from untagged fish is encouraging for using VIE tags in the field for future capture–recapture studies in small European eels.

The present study demonstrates that VIE tags provide a quick and easy method for individual marking of European eels as small as 59 mm. Multiple tags allowed individual eel identification using a combination of tag colours and locations. It fulfilled the capture–recapture requirement of no observed effect on locomotor behaviour or survival over the 150 days of experiments. It could be concluded that VIE provides an efficient method of individual tagging of small European eel which could be used in capture–recapture field studies. In the future, VIE tagging impact on European eel growth, predation and social interactions could be other important aspects to investigate.

We thank T. Rouault, L. Jacobs, M. Pelard, D. Mercier, R. le Barh, N. Alary and A. Laharanne (*Cemagref*) for their help in fish maintenance and during flume-tank experiments. We also thank P. Camoin (*Cemagref*) for drawing Figs 1 and 2; P. Lambert, M. Propato, D. Nicolas (*Cemagref*) and S. Dufour (MNHN) for English corrections and critical comments. This study was partly supported by research grants from the FEDER Aquitaine and from Région Aquitaine.

References

- Brennan, N. P., Leber, K. M., Lee Blankenship, H., Ransier, J. M. & DeBruler, R. Jr (2005). An evaluation of coded wire and elastomer tag performance in juvenile common snook under field and laboratory conditions. *North American Journal of Fisheries Management* **25**, 437–445. doi: 10.1577/M04-003.1
- Curtis, J. M. R. (2006). Visible implant elastomer color determination, tag visibility, and tag loss: potential sources of error for mark-recapture studies. *North American Journal of Fisheries Management* **26**, 327–337. doi: 10.1577/M05-099.1
- Dewey, M. R. & Zigler, S. J. (1996). An evaluation of fluorescent elastomer for marking bluegills in experimental studies. *Progressive Fish-Culturist* **58**, 219–220.
- Frederick, J. L. (1997). Evaluation of fluorescent elastomer injection as a method for marking small fish. *Bulletin of Marine Science* **61**, 399–408.
- Godin, D. M., Carr, W. H., Hagino, G., Segura, F., Sweeney, J. N. & Blankenship, L. (1996). Evaluation of a fluorescent elastomer internal tag in juvenile and adult shrimp *Penaeus vannamei*. *Aquaculture* **139**, 243–248. doi: 10.1016/0044-8486(95)01174-9
- Gosset, G., Larinier, M., Porcher, J. P. & Travade, F. (1994). *Passes à poissons. Expertise, conception des ouvrages de franchissement*. Paris: Conseil Supérieur de la Pêche.
- Holmgren, K. & Mosegaard, H. (1996). Implications of individual growth status on the future sex of the European eel. *Journal of Fish Biology* **49**, 910–925. doi: 10.1111/j.1095-8649.1996.tb00089.x
- Legault, A. (1992). Study of some selectivity factors in eel ladders. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* **325**, 83–91.
- Legault, A., Fontenelle, G., Gascuel, D. & Rigaud, C. (1990). Les passes à anguilles en Europe. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* **75**, 843–844.
- Malone, J. C., Forrester, G. E. & Steele, M. A. (1999). Effects of subcutaneous microtags on the growth, survival, and vulnerability to predation of small reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **237**, 243–253. doi: 10.1016/S0022-0981(99)00003-9
- McCleave, J. D. (1980). Swimming performance of European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) elvers. *Journal of Fish Biology* **16**, 445–452. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb03723.x

- Nielsen, J. (1988). Marking and tagging methods applied to eel, *Anguilla anguilla* (L.). *European Inland Fisheries Advisory Commission Occasional Paper* **21**, 24.
- Olsen, E. M. & Vøllestad, L. A. (2001). An evaluation of visible implant elastomer for marking age-0 brown trout. *North American Journal of Fisheries Management* **21**, 967–970.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C. & Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* **62**, 9–11.
- Prentice, E. F., Flagg, T. A. & McCutcheon, C. S. (1990). Feasibility of using implantable passive integrated transponder (PIT) tags in salmonids. *American Fisheries Society Symposium* **7**, 317–322.
- Rigaud, C., Fontenelle, G., Gascuel, D. & Legault, A. (1988). Le franchissement des ouvrages hydrauliques par les anguilles (*Anguilla anguilla*). *Les Publications du département halieutique – No. 9*, p. 148. Rennes: Laboratoire de biologie halieutique, Ecole National Supérieure Agronomique de Rennes.
- Simon, J. & Dorner, H. (2005). Marking the European eel with oxytetracycline, alizarin red and coded wire tags: an evaluation of methods. *Journal of Fish Biology* **67**, 1486–1491. doi: 10.1111/j.1095-8649.2005.00851.x
- Thomassen, S., Pedersen, M. I. & Holdensgaard, G. (2000). Tagging the European eel *Anguilla anguilla* (L.) with coded wire tags. *Aquaculture* **185**, 57–61. doi: 10.1016/S0044-8486(99)00336-1
- Willis, T. J. & Babcock, R. C. (1998). Retention and in situ detectability of visible implant fluorescent elastomer (VIFE) tags in *Pagrus auratus* (Sparidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **32**, 247–254.
- Woods, C. M. C. & James, P. J. (2003). Evaluation of visible implant fluorescent elastomer (VIE) as a tagging technique for spiny lobsters (*Jasus edwardsii*). *Marine and Freshwater Research* **54**, 853–858.
- Woods, C. M. C. & Martin-Smith, K. M. (2004). Visible implant fluorescent elastomer tagging of the big-bellied seahorse, *Hippocampus abdominalis*. *Fisheries Research* **66**, 363–371. doi: 10.1016/S0165-7836(03)00183-8
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall, Inc.

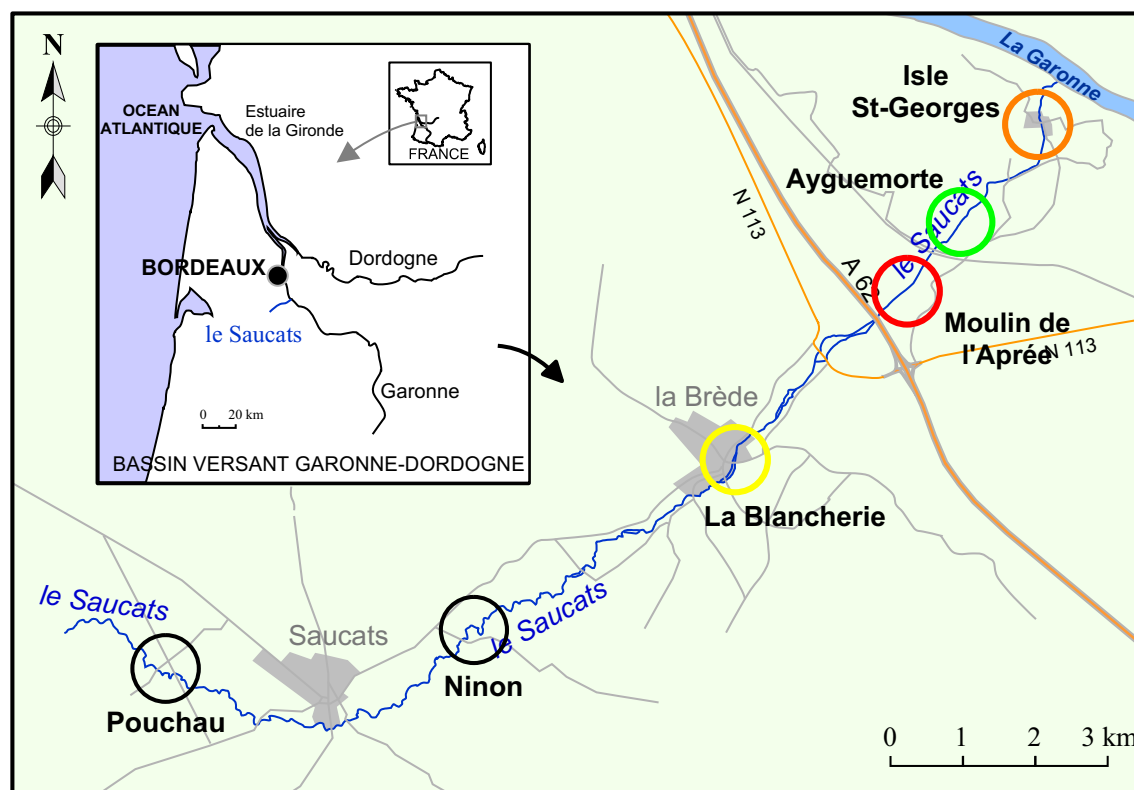


FIGURE 3.4 – Localisation des 6 stations de pêche sur la rivière Saucats.

3.2.2 Description des stations de pêche

Nous avons choisi 6 stations de pêche de 50 mètres de long environ, réparties le long de la rivière Saucats (Figure 3.4). Les deux stations extrêmes situées dans les lieux-dits d'Isle saint Georges et de Pouchau permettent de délimiter la zone de suivi. En effet, la station la plus aval « Isle saint Georges » se trouve à la limite de la marée dynamique (interrompue par la présence d'une porte à flot) et une seule (grosse) anguille a été pêchée sur la station la plus amont « Pouchau ». Les 6 stations présentent des faciès différents les unes des autres, qui sont décrits en détail en annexe B.

3.2.3 Organisation des campagnes de pêches

Calendrier d'échantillonnage

Nous avons commencé les pêches électriques durant l'année 2004 afin de vérifier que les stations choisies présentaient les caractéristiques requises pour notre étude de marquage-recapture. Puis une fois par mois, d'avril à octobre 2005 ainsi qu'en mai 2006, nous avons échantillonné chacune des 6 stations de pêche. Chaque campagne de pêche mensuelle s'étalait sur une semaine calendaire. Nous avons effectué 3 passages de pêche électrique à chaque station. Un inventaire piscicole des différentes espèces présentes a été effectué pour chaque pêche.

Codage du marquage

Après avoir été anesthésiées, mesurées et pesées, toutes les anguilles ont été marquées. Chaque anguille de plus de 240 mm a été marquée par injection d'un pit tag tandis que les anguilles de moins de 240 mm (entre 60 et 239 mm) ont été marquées par injection d'une marque de VIE. Les protocoles de marquage ainsi que les localisations de la marque sur le corps de l'animal sont décrites en figures 3.1 et 3.3 dans le chapitre 3.1. Afin d'identifier de façon unique le lieu ainsi que la date de marquage pour les anguilles de moins de 240 mm, nous avons attribué une couleur de VIE à chaque station de pêche et une position sur l'anguille à chaque date de pêche. Ce codage au VIE par groupe est synthétisé dans la figure 3.5.

Matériel de pêche

Nous avons utilisé du matériel de pêche électrique de type Héron (marque DREAM Electronic). La présence de deux filets (maille de 3 mm) en amont et en aval du secteur de pêche empêchaient les entrées et sorties des poissons. L'échantillonnage est effectué avec 3 personnes dans l'eau (une personne à l'électrode, deux personnes aux épuisettes) en remontant de l'aval vers l'amont, en longeant les berges puis en passant au milieu afin d'être le plus exhaustif possible (Figure 3.6).

3.2.4 Méthode d'analyse des données

Modèle de Cormack-Jolly-Seber

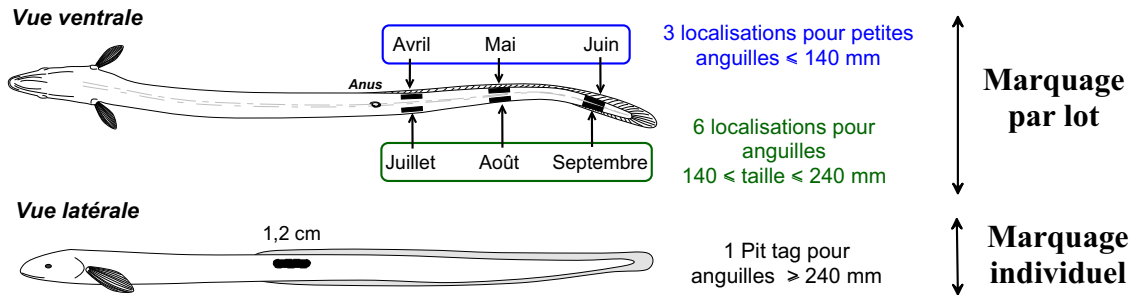
Le modèle de Cormack-Jolly-Seber, que nous avons utilisé dans notre étude, permet d'analyser des données de marquage-recapture dans le cas de population ouverte, lorsqu'il y a entrée et sortie d'individus par naissance, mortalité, émigration ou immigration. Les hypothèses de ce modèle sont les suivantes (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965; Pollock, 2002) :

- tous les individus ont la même probabilité de recapture
- la probabilité de survie pour tous les individus marqués est la même d'un événement de capture à un autre
- les marques ne sont pas illisibles ou perdues
- tous les individus sont relâchés immédiatement après l'échantillonnage et toutes les périodes d'échantillonnage sont de courte durée

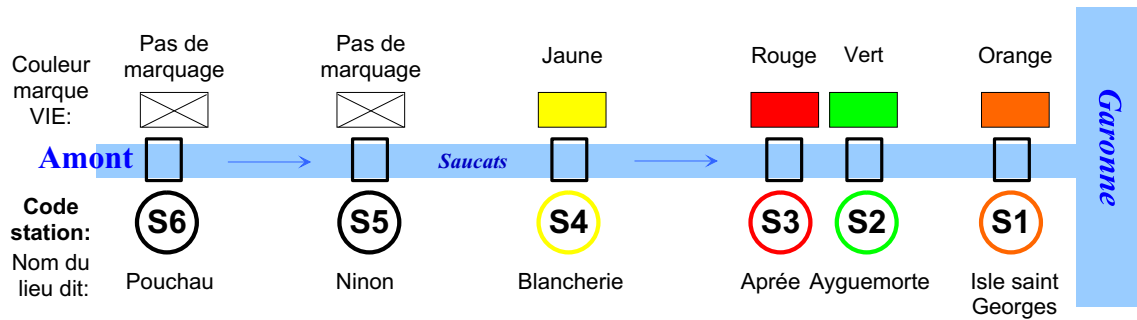
La probabilité de recapter un individu marqué est calculée en multipliant la probabilité de survie apparente de l'individu par sa probabilité de capture (figure 3.7). La figure 3.8 présente les différentes histoires de capture possibles pour un individu marqué au début d'une série de 3 campagnes de pêches ainsi que le calcul des probabilités associées.

La violation des hypothèses du modèle de CJS va biaiser les paramètres démographiques par surestimation ou sous-estimation (Pollock *et al.*, 1990). L'utilisation d'une co-

Echelle temporelle : 1 position par date



Echelle spatiale : 1 couleur par station



Exemple

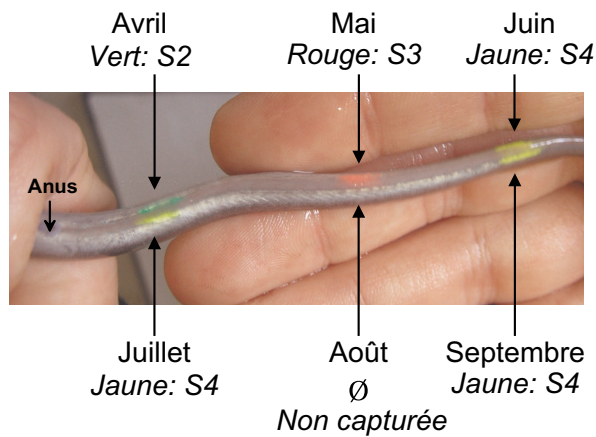


FIGURE 3.5 – Codage du marquage des anguilles sur la rivière Saucats.



FIGURE 3.6 – Matériel de pêche électrique.

variable individuelle de type longueur peut être utilisée pour réduire le biais dû à une hétérogénéité de capture (Pollock, 2002) ou pour étudier les relations avec la survie. Ainsi, par exemple, le programme MARK (White and Burnham, 1999) que nous avons utilisé dans notre étude, nous a permis de tester la covariable taille dans notre modèle.

3.2.5 Concept de transience

Le concept de transience a été décrit par Pradel *et al.* (1997). Dans le cas d'une population présentant une fraction d'individus nomades, l'estimation de la survie est biaisée puisque la mortalité n'est pas séparée de l'émigration. Ainsi l'hétérogénéité présente dans le jeu de données viole les hypothèses du CJS. Il faut donc tester cette hypothèse d'homogénéité avant d'utiliser un modèle CJS. Ce cas peut être pris en compte dans le modèle en séparant les individus vus une seule fois des individus vus plusieurs fois (figure 3.9). En effet, dans ce cas l'estimation de la survie apparente des individus vus une seule fois est biaisée puisqu'elle comprend la mortalité ainsi que l'émigration tandis que la survie des individus vus deux fois (ou plus) n'est pas biaisée. La présence de transience (présence significative d'une fraction de la population vue une seule fois) est testée dans le jeu de données à l'aide du test 3.SR du logiciel U-CARE (Choquet *et al.*, 2001). Ce concept de transience a été utilisé chez quelques espèces pour caractériser deux stratégies d'occupation de l'habitat pendant l'hivernage d'oiseaux en opposant les tactiques de transience et

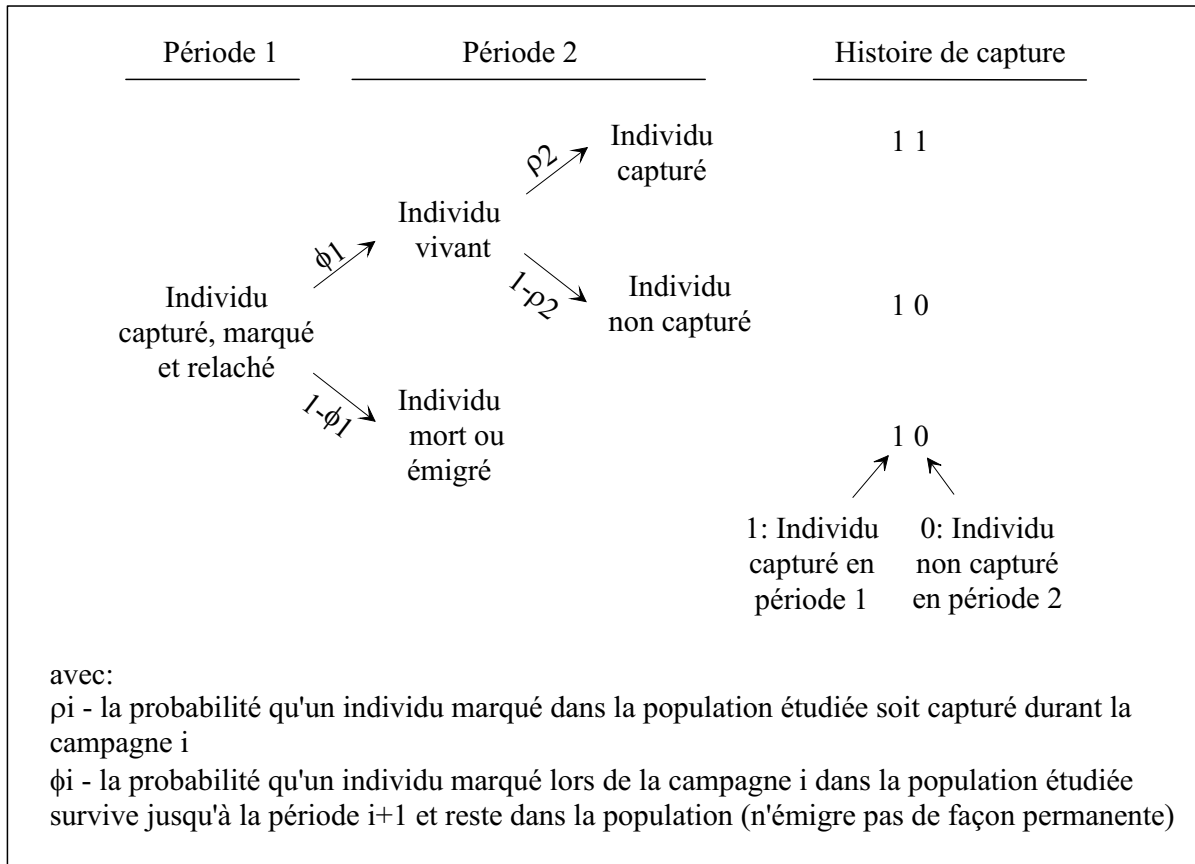


FIGURE 3.7 – Principe du modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS).

Histoire de capture	Probabilité
1 1 1	$\phi_1 \rho_2 \phi_2 \rho_3$
1 1 0	$\phi_1 \rho_2 (1-\phi_2 \rho_3)$
1 0 1	$\phi_1 (1-\rho_2) \phi_2 \rho_3$
1 0 0	$(1-\phi_1) + \phi_1 (1-\rho_2) (1-\phi_2 \rho_3)$

FIGURE 3.8 – Probabilité de revoir un individu marqué dans un modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS). Cette probabilité est calculée à partir de la probabilité de survie apparente (ϕ) et de la probabilité de capture (ρ), qui sont définies figure 3.7.

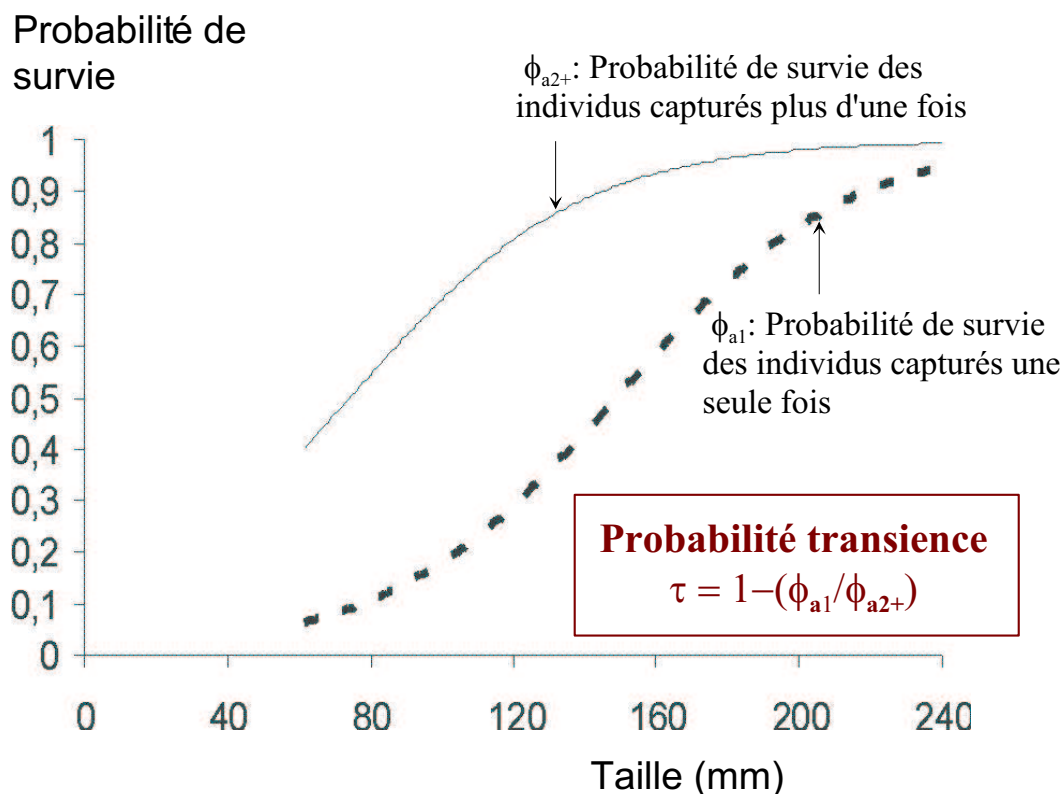


FIGURE 3.9 – Estimation de la probabilité de transience dans un modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS); calculée à partir de la probabilité de survie des individus capturés une seule fois (ϕ_{a1}) et de la survie des individus capturés plus d'une fois (ϕ_{a2+}).

de résidence (Senar *et al.*, 1990, 1992, 2001; Belda *et al.*, 2007). L'existence de transience a aussi été étudiée chez le poisson l'Apron du Rhône (Labonne and Gaudin, 2005) ainsi que chez les tritons (Perret *et al.*, 2003). Cependant ce concept n'a encore jamais été étudié chez l'anguille. L'étude présentée dans l'article du chapitre 4.1.3 teste l'existence de transience au sein des anguilles présentes dans la rivière Saucats.

3.3 Observation du comportement locomoteur en mésocosme

3.3.1 Caractéristiques requises

Ce travail de thèse a nécessité la construction de bacs expérimentaux afin de pouvoir suivre le comportement locomoteur des anguilles en mésocosme⁴. Nous nous sommes inspirés du dispositif expérimental utilisé par Glova (1999); Glova and Jellyman (2000); Glova (2002) pour tester l'effet de la densité sur l'activité locomotrice des anguilles

4. Un mésocosme est un dispositif expérimental clos, de taille moyenne, destiné aux études écologiques. Typiquement, en aquariophilie, c'est un aquarium fonctionnant en milieu fermé qui est un modèle réduit d'un écosystème.



FIGURE 3.10 – Disposition des six bacs expérimentaux. Tous les bacs sont identiques, leur description détaillée est présentée en figure 3.11.

ainsi que leurs préférences de substrats. Ce protocole expérimental était constitué de plusieurs bacs de 4.7 m long, 0.5 m de large et 0.3 m de hauteur avec 0.15 m de hauteur d'eau, parcourus par un courant d'eau maintenu à 15 litres par seconde dans chaque bac, correspondant à un débit moyen de 0.03 mètres par seconde.

3.3.2 Conception des bacs expérimentaux

La figure 3.11 présente en détail l'organisation des bacs expérimentaux que nous avons construits pour la caractérisation du comportement de déplacement des anguilles en conditions contrôlées en mésocosme. Nous avons construit 6 bacs identiques dont la disposition est montrée sur la figure 3.10. Chaque bac qui mesure 4 mètres de long, 30 cm de large et 50 cm de hauteur est alimenté par de l'eau de rivière. Le courant est maintenu à 1.4 litres par seconde, ce qui correspond à un débit moyen de 0.09 mètres par seconde. Nous avons placé une rampe à l'amont inclinée à 45 degrés et recouverte d'un revêtement synthétique équivalent à celui utilisé sur les passes à anguilles pour faciliter le franchissement des barrages. Un filet placé à la sortie de cette rampe à l'amont du bac, ainsi qu'un piège placé à l'aval permettent de capturer les anguilles sorties du dispositif expérimental. De plus, de l'oxygène est distribué de façon homogène le long du bac. Des abris de deux formats différents sont placés au fond des bacs (figure 3.11). L'accès aux

pièges peut être fermé d'une part par une paroi en plexiglass qui bloque l'accès à la rampe amont et d'autre part par un bouchon recouvert d'un filet de maille 2 mm qui empêche l'accès au piège aval tout en laissant passer le courant d'eau (figure 3.12).

3.3.3 Tests et ajustements

Lors d'essais préalables, nous avons été confrontés aux difficultés techniques suivantes qui ont nécessité des ajustements :

1. de nombreuses fuites d'eau qui ont nécessité le renforcement des joints ;
2. le colmatage des bouchons placés en aval pour empêcher la sortie des anguilles, qui provoque le débordement des bacs. Une intervention manuelle régulière (toutes les 8 heures) est nécessaire pour nettoyer les filtres et éviter ainsi le colmatage par les sédiments contenus dans l'eau de rivière ;
3. les fuites d'anguilles qui rampent ou « sautent » par dessus les bords. Afin de résoudre ce problème, des rebords anti-retour sont nécessaires ainsi que la présence d'un filet recouvrant le dessus du bac pour éviter les échappements d'anguilles.

De plus, différents intervalles entre les picots synthétiques du revêtement de la rampe amont ont été testés afin de trouver l'espacement optimal pour faciliter le franchissement de différentes tailles d'anguilles. Les tests montrent que l'intervalle de 12.5 mm entre les picots convient pour les petites anguilles de moins de 150 mm (entre 50 et 150 mm), tandis qu'un espacement de 35 mm convient aux anguilles de plus de 150 mm (entre 150 et 400 mm). Nous avons donc placé un revêtement synthétique dont la moitié gauche présente un espacement entre les picots de 35 mm tandis que la moitié droite présente un espacement entre les picots de 12.5 mm. Des photos du revêtement synthétique de la rampe amont et du bouchon aval non colmaté sont montrées figure 3.12.

3.4 Dosages des hormones thyroïdiennes

Le statut thyroïdien des anguilles est analysé afin de mettre en évidence un éventuel lien entre le statut thyroïdien d'une anguille et son comportement locomoteur. L'extraction et le dosage des hormones T4 (thyroxine) et T3 (triiodothyronine), dont le cycle de production est présenté figure 3.13, nécessitent des protocoles expérimentaux spécifiques qui sont décrits dans les paragraphes ci dessous.

3.4.1 Principe du dosage RadioImmunoAssay

Nous avons utilisé le principe du dosage RadioImmunoAssay par repose sur une analyse compétitive par saturation (Figure 3.14). Cela signifie que l'anticorps spécifique est présent en quantité limitante et les molécules d'hormone de l'échantillon dosé (ou

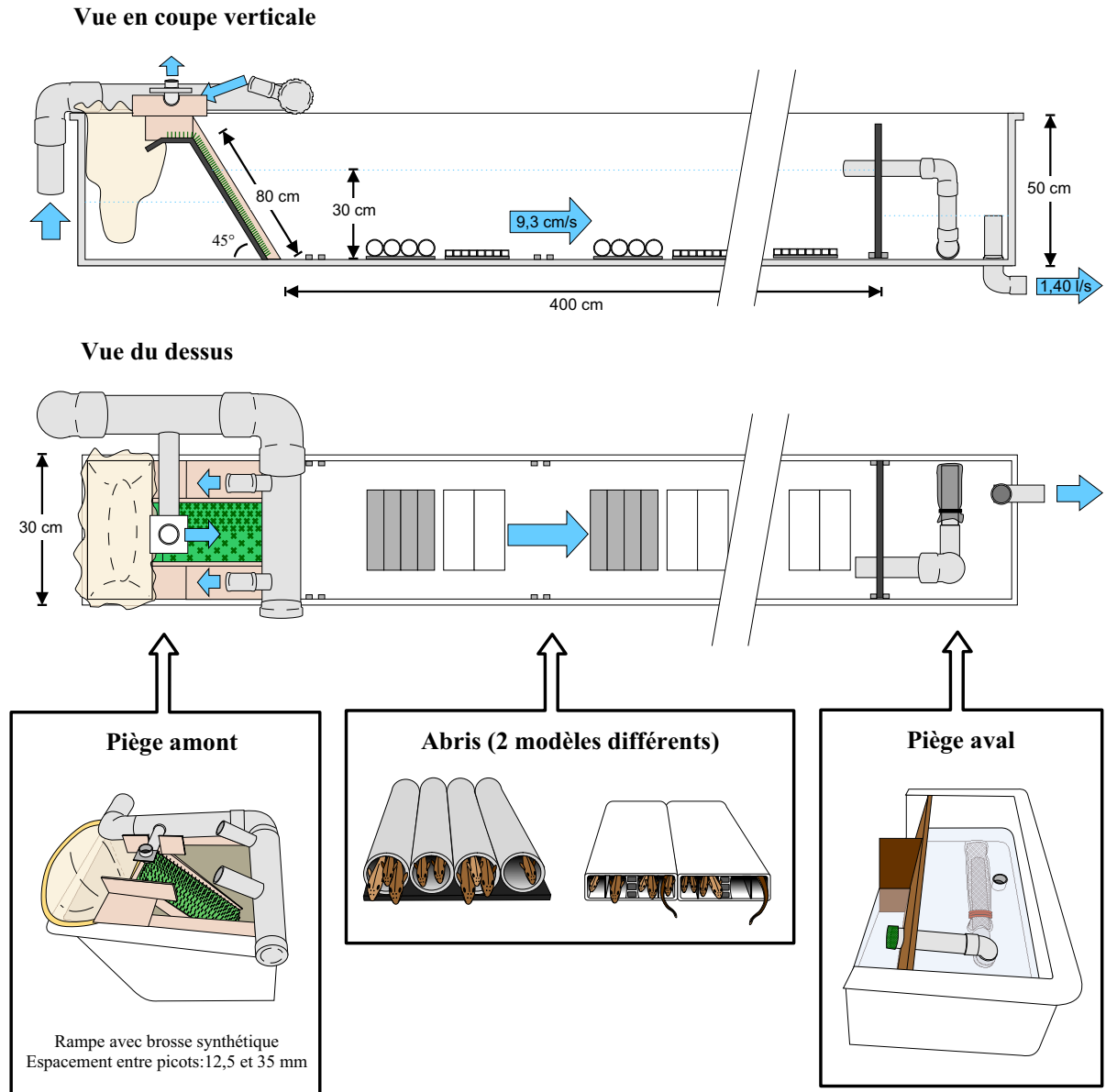


FIGURE 3.11 – Description détaillée des bacs expérimentaux construits pour l'étude des déplacements individuels en mésocosme.

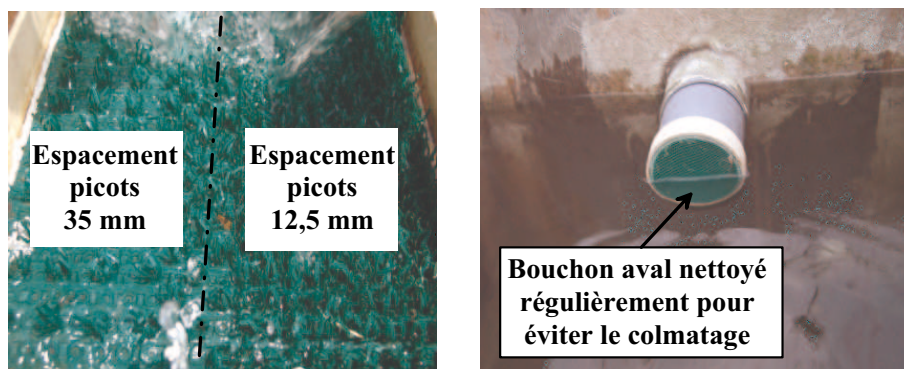


FIGURE 3.12 – Détails de la rampe amont et du bouchon aval.

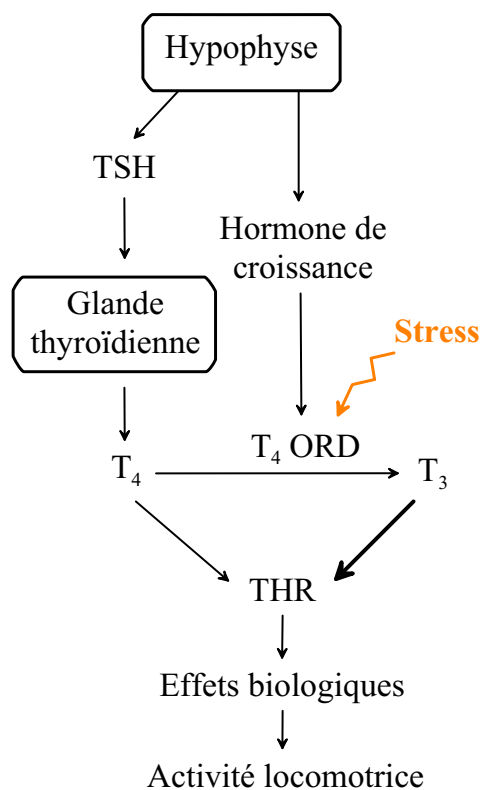


FIGURE 3.13 – Cycle de production des hormones thyroïdiennes.

de la préparation de référence) entrent en compétition avec une quantité fixe d’hormone radioactive (appelée *traceur*) pour les sites de liaison de l’anticorps. Après que l’équilibre est atteint, les anticorps anti-hormones sont précipités par des anticorps anti-immunoglobulines permettant la mesure de la radioactivité associée sur les culots récupérés après centrifugation, c’est-à-dire la quantité d’hormone radioactive qui leur est liée.

Afin de doser la concentration en hormones thyroïdiennes T3 et T4 des anguilles, nous avons utilisé des kits RIA-gnost T3 et T4 (CIS bio international) qui permettent de doser *in vitro* la thyroxine totale (T4) dans le sérum selon ce principe de l’analyse compétitive par saturation. Sous l’action de l’acide 8-anilino-1-sulfonique, la T4 qui doit être mesurée est libérée des protéines de liaison, puis elle entre en compétition avec la $^{125}\text{I-T4}$ pour atteindre les sites de fixation, en nombre limité, d’un anticorps anti-T4 spécifique. La quantité de T4 radioactive liée est donc inversement proportionnelle à la concentration de T4 de l’échantillon ou de l’étalon. L’échantillon (par exemple le plasma de l’anguille jaune) sera placé avec le traceur (contenant de l’acide 8-anilino-1-sulfonique) dans un tube revêtu d’anticorps anti-T4, puis incubé. L’anticorps étant immobilisé sur la paroi interne de la partie inférieure du tube, la fraction libre du traceur peut être facilement séparée par décantation de la fraction liée à l’anticorps. En mesurant la radioactivité de la $^{125}\text{I-T4}$ liée à l’anticorps, on peut par conséquent lire la concentration sérique de T4 à partir d’une courbe d’étalonnage établie dans les mêmes conditions. La

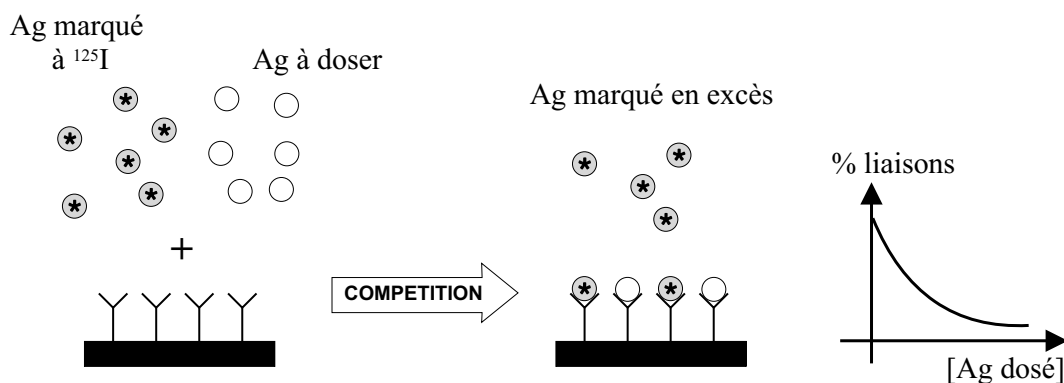


FIGURE 3.14 – Principe RIA (Radio Immuno Assay) par compétition. Les points gris représentent l’hormone radiomarquée à l’iode radioactif ^{125}I et les points blancs l’hormone «froide» à doser dans les échantillons ou dans la préparation hormonale de référence. L’hormone froide entre en compétition avec l’hormone radiomarquée pour l’occupation des sites de liaison de l’anticorps et la radioactivité associée à ces anticorps diminue proportionnellement aux concentrations d’hormone froide présente dans une préparation de référence et les préparations à doser. La comparaison des concentrations des deux préparations donnant les mêmes déplacements permet de mesurer leurs activités relatives.

triiodothyronine totale (T3) est dosée selon le même principe de l’analyse par compétition avec la ^{125}I -T3.

3.4.2 Protocole d’extraction des hormones

Nous avons adapté les protocoles d’extraction et de dosage individuel des hormones thyroïdiennes utilisés préalablement pour des civelles (Edeline *et al.*, 2004; Edeline, 2005) à des anguillettes de plus grande taille (mesurant jusqu’à 129 mm). Seules quelques modifications mineures ont été faites à partir du protocole d’Edeline (2005) qui était basé sur celui décrit par Tagawa and Hirano (1987) sur le saumon kéta *Oncorhynchus keta*.

Le dosage des hormones thyroïdiennes s’effectue à partir d’une prise de sang lorsque les anguilles sont suffisamment grandes (Castonguay *et al.*, 1990). Mais puisque les anguillettes n’ont pas assez de plasma pour permettre le dosage des hormones à partir d’une prise de sang, il faut extraire les hormones à partir de leur corps entier. Notons que dans notre étude, la méthode d’extraction des hormones est donc différente entre les anguillettes qui sont broyées intégralement et les anguilles jaunes dont on n’extrait que le sang. Ainsi dans le cas des anguillettes, toutes les hormones présentes dans le corps de l’animal sont dosées (circulantes dans le sang + présentes dans la glande thyroïde) tandis que chez les anguilles jaunes, seules les hormones en circulation dans le sang sont dosées. Par conséquent, les concentrations hormonales ne peuvent pas être directement comparées entre les anguillettes et les anguilles jaunes.

Prise de sang et plasma

Les anguilles jaunes ont été anesthésiées dans une solution d'acetyeugenol (0.6ml l^{-1}) puis elle ont été sacrifiées par décapitation. Le sang a été recueilli dans un tube héparinisé placé dans de la glace, le plasma a été séparé par centrifugation puis conservé à -20°C .

Extraction corps entier

Cette étape est réalisée en utilisant le protocole d'extraction mis au point par Edeline *et al.* (2004); Edeline (2005) pour des civelles. Nous l'avons testé et adapté à nos anguillettes qui étaient un peu plus grandes. Le protocole détaillé que nous avons utilisé est présenté figure 3.15.

3.4.3 Protocole de dosage des hormones

Nous dosons séparément les hormones T3 et les hormones T4. Le protocole de dosage des hormones T3 est présenté de façon détaillée figure 3.16. Le protocole de dosage des hormones T4 est le même que celui des hormones T3 sauf que nous utilisons un kit RIA-gnost T4 à la place du kit RIA-gnost T3 et nous distribuons $200\mu\text{l}$ de chaque standard et de chaque échantillon au lieu de $75\mu\text{l}$ dans le cas de la T3. Les grandes étapes du dosage de la T3 sont les suivantes :

1. Distribuer $75\mu\text{l}$ de standard ou d'échantillon au fond de chaque tube numéroté
2. Ajouter 1 ml de traceur fourni par le kit RIA-gnost T3
3. Agiter les tubes sur un agitateur horizontal pendant 2 heures (± 5 minutes) à température ambiante ou dans une étuve à 37°C
4. Retirer la solution par décantation (ou renversement des tubes), puis poser les tubes, retournés, sur du papier absorbant et les laisser ainsi pendant 2 à 5 minutes. Éliminer les restes de liquide pouvant adhérer au bord du tube en tapant brièvement les tubes.
5. Mesurer la radioactivité avec un compteur Gamma

Détermination de la concentration en hormone dans chaque échantillon

La concentration en hormone est estimée à partir des dosages de radioactivité. Les différentes étapes sont les suivantes :

1. Calculer le pourcentage de liaisons qui correspond au nombre moyen B ramené au nombre maximum de liaisons possibles, B0 (déterminé par la gamme standard).
2. Déterminer la concentration en hormone par tube à partir de l'équation de la courbe d'étalonnage
3. Exprimer la concentration en hormone par anguille ou gramme d'anguille

3.4 - Dosages des hormones thyroïdiennes

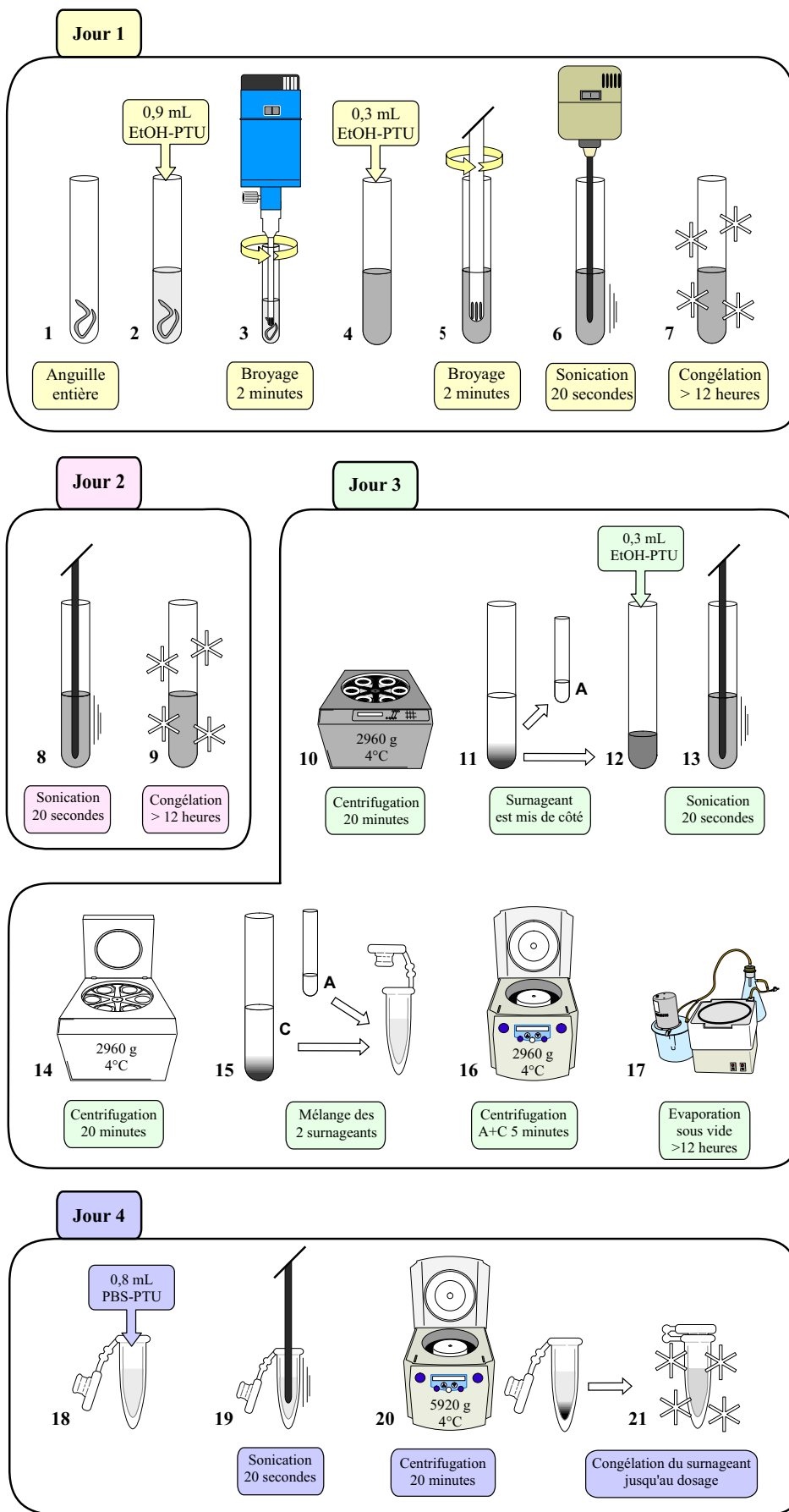


FIGURE 3.15 – Protocole d'extraction des hormones thyroïdiennes des anguillettes à partir du corps entier.

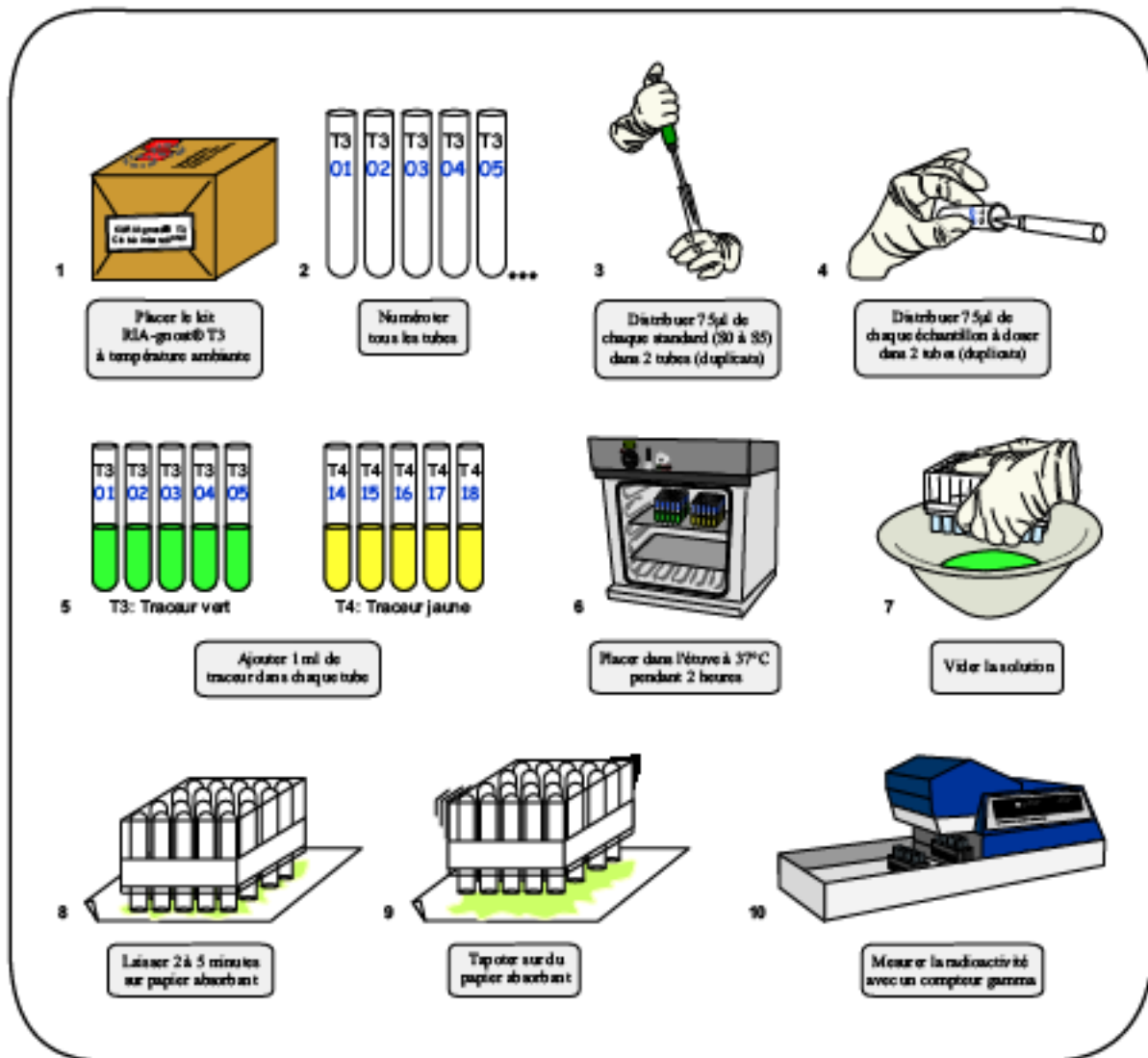


FIGURE 3.16 – Protocole de dosage des hormones thyroïdiennes.

3.5 En résumé

Nous avons mis au point des outils méthodologiques pour caractériser les déplacements individuels des jeunes stades d'anguille

- Nous avons validé l'utilisation du visible implant elastomer (VIE) comme méthode de marquage adaptée aux anguilles entre 60 et 240 mm. Grâce à la validation de cette méthode de marquage adaptée aux petites anguilles à partir de 60 mm, toutes les anguilles présentes sur nos sites de pêche de la rivière Saucats ont été suivies pour la première fois par marquage-recapture, quelle que soit leur taille.
- Nous avons mis en place un programme de marquage-recapture pour caractériser les différentes tactiques de déplacement des anguilles quelle que soit leur taille. Nous avons utilisé des outils d'analyse complets permettant d'estimer séparément la probabilité de survie et la probabilité de capture chez l'anguille (modèle de Cormack-Jolly-Seber). De plus nous avons utilisé le concept de transience pour révéler l'existence de différentes tactiques (transience et résidence) dans le comportement de déplacement de l'anguille.
- Nous avons construit un dispositif expérimental permettant de différencier différents comportements locomoteurs de l'anguille en plaçant une rampe à l'amont d'un bac traversé par un courant, imitant le franchissement d'une passe à anguille dans le milieu naturel.
- Nous avons adapté les protocoles d'extraction et de dosage individuel des hormones thyroïdiennes utilisés préalablement pour des civelles à des anguillettes de plus grande taille (mesurant jusqu'à 129 mm).

CHAPITRE 4

DÉPLACEMENTS INDIVIDUELS



Chapitre 4

Caractérisation des déplacements individuels

4.1 Déplacements individuels en rivière

4.1.1 Objectif

L'objectif de cette étude en rivière est de caractériser le comportement locomoteur des anguilles dans leur milieu naturel, en conditions non contrôlées, en mettant en évidence de la sédentarité. Nous avons développé un programme de marquage-recapture afin de tester l'hypothèse de l'existence de différentes tactiques de déplacement qui pourraient dépendre de la taille des anguilles.

4.1.2 Originalités de notre approche

Les deux principales originalités de notre approche sont synthétisées figure 4.1.

Suivi de toutes les tailles

La première originalité de notre étude réside dans le fait que nous avons marqué toutes les anguilles présentes dans nos secteurs de pêche, quelle que soit leur taille, grâce à la validation de la méthode de marquage détaillée dans le chapitre 3.1. Ainsi nous avons étudié toutes les anguilles, même les plus petites, alors qu'auparavant les limites méthodologiques de marquage ciblaient les suivis sur les anguilles de plus de 200 mm uniquement.

Transience de l'anguille

La seconde originalité de notre étude de terrain réside dans la méthode utilisée pour analyser les données de capture-marquage-recapture (CMR). Les études précédentes de suivi d'anguilles marquées estimaient le stock en place à partir du nombre de recaptures sans séparer la probabilité de survie de la probabilité de capture. Nous analysons nos

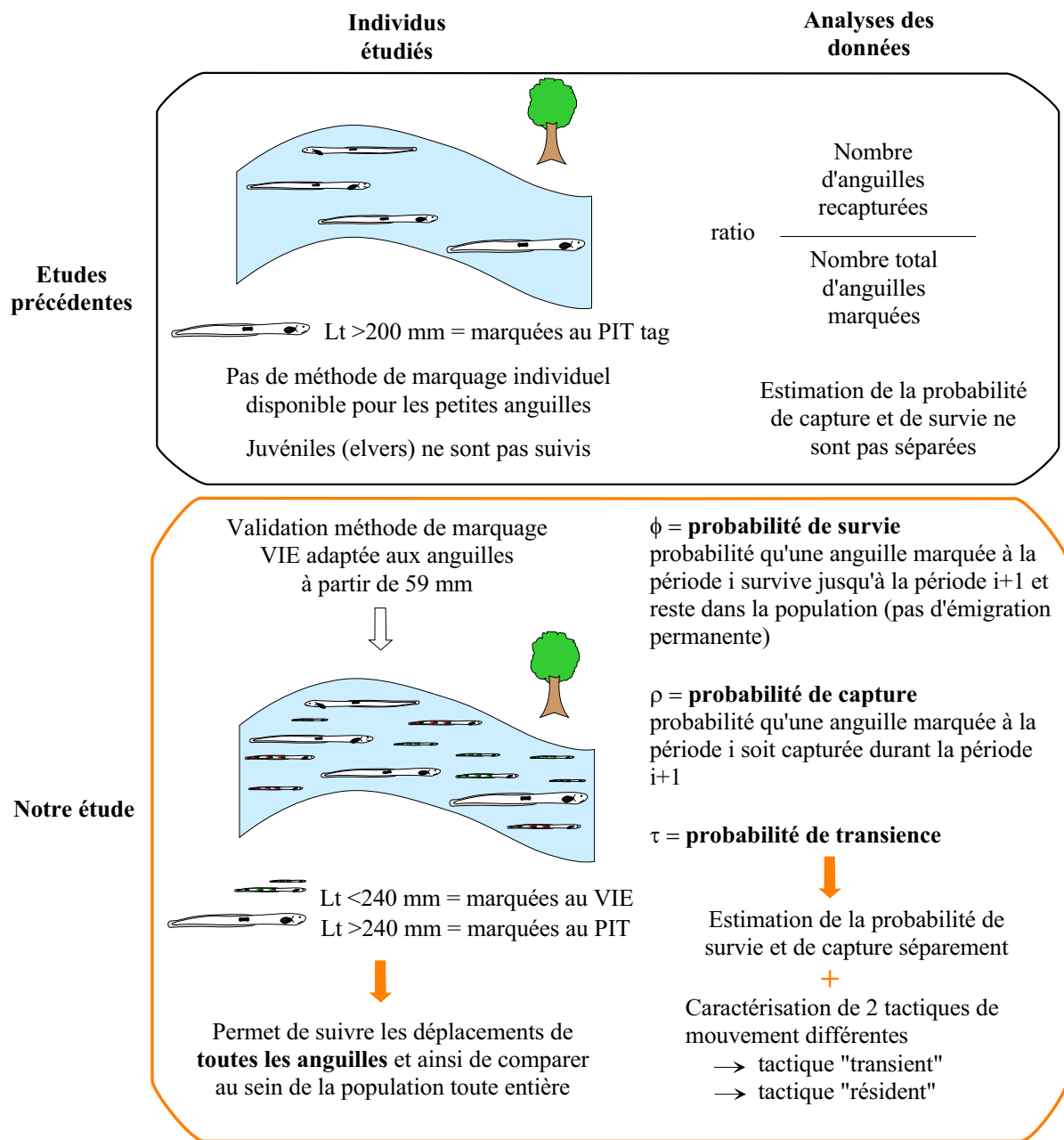


FIGURE 4.1 – Originalités de notre étude de terrain.

données en utilisant le modèle de Cormack-Jolly-Seber (décrit dans le paragraphe 3.2.4) qui estime séparément la probabilité de capture de la probabilité de survie.

De plus nous allons estimer pour la première fois l'émigration dans notre population en introduisant le concept de transience dans la modélisation des données (Pradel *et al.*, 1997). Ce concept est décrit dans le paragraphe 3.2.5.

4.1.3 Article 2 : Tactiques taille-dépendantes de transience et résidence

Résumé en français de l'article

1. Lors d'études de marquage-recapture, la transience traduit de l'hétérogénéité dans les estimations de survie apparente due à un excès d'individus qui n'ont jamais été recapturés. Dans le contexte de la dispersion continentale des anguilles, la transience pourrait révéler un comportement dispersif qui contribue au processus de colonisation de l'amont des rivières.
2. Un programme de marquage-recapture d'un an a été réalisé sur 1505 anguilles européennes (62-633 mm) dans deux sites d'eau douce sur la rivière Saucats, France. Les anguilles ont été séparées en 2 classes de taille selon la méthode de marquage utilisée, 1350 anguilles de moins de 240 mm ont été marquées avec du VIE (visible implant elastomer) tandis que 155 anguilles de plus de 240 mm ont été marquées au PIT (passive integrated transponder).
3. La transience n'est significative que pour les anguilles de moins de 240 mm et diminue avec la taille des anguilles au sein de ce groupe. La probabilité de transience est plus grande les mois d'été, suggérant une fenêtre environnementale pour le processus de colonisation de l'amont des rivières. Durant cette période, la probabilité de transience moyenne est estimée à 79% pour les anguilles de 62 mm, 50% pour les anguilles de 121 mm et 5% pour les anguilles de 223 mm.
4. Cette étude démontre pour la première fois l'existence de tactiques comportementales (transience et résidence) taille-dépendantes au sein de petites anguilles européennes en eau douce en utilisant des modèles de marquage-recapture, qui sont des outils pratiques pour analyser les stratégies de fidélité au gîte et le processus de dispersion. À l'échelle de la vie de l'anguille, la probabilité de transience décroît alors que la probabilité de résidence croît avec la taille du poisson, ce qui révèle une stratégie conditionnelle stade-dépendante. Si nous fixons à 5% la probabilité de transience au-dessus de laquelle les individus contribuent significativement à la colonisation amont des rivières, cela correspond aux anguilles de moins de 220 mm sur le Saucats mais cette taille-seuil est probablement très liée aux caractéristiques du système hydraulique.

Article en cours de soumission à *Freshwater Biology*

Title : Size-dependent resident and transient tactics in freshwater European eel *Anguilla anguilla* revealed by capture-recapture analysis

Author names : Hélène Imbert¹, Jacques Labonne², Christian Rigaud¹ and Patrick Lambert¹

Author addresses : ¹Cemagref Bordeaux, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France ;

²Fish Behavioural Ecology, National Institute of Agronomical Research, Research Unit 1224, BP3, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France

Nominated corresponding author : Hélène Imbert, Cemagref Bordeaux, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France; Tel : +33 5 57 89 08 00; Fax : +33 5 57 89 08 01; e-mail : helene.imbert@bordeaux.cemagref.fr

Short title : Stage-dependent freshwater eel tactics

Abstract :

1. In capture-recapture study, transience reflects heterogeneity in apparent survival estimates due to an excess of individuals that have never been recaptured. In the context of eel continental dispersion, transience could reveal dispersive behaviour that promotes upriver colonization process.
2. A one-year capture-recapture program was performed on 1505 European eels (62-633 mm) in two freshwater sites in the Saucats River, France. Eels were separated into 2 size groups around 240 mm depending on tagging method, 1350 smaller eels were tagged with visible implant elastomer and 155 larger eels were tagged with passive integrated transponder.
3. Transience was significant only for eels smaller than 240 mm and was decreasing with eel body length within this group. Probability of transience was higher in summer months, suggesting environmental window for upriver colonization process. During this period, mean transience probability was estimated as 79% for 62 mm-long eels, 50% for 121 mm long-eels, and 5% for 223 mm long-eels.
4. This is the first study to demonstrate the existence of size-dependent behavioural tactics (residence and transience) among small freshwater European eels using capture-recapture models, which are useful tools to analyse site fidelity strategies and dispersal process. At the eel life scale, transience probability decreased while residence probability increased with body length, which revealed a stage-dependent

conditional strategy. If we fix as $> 5\%$ the transience probability of individuals which significantly contribute to upriver colonization, it corresponded to eels smaller than 220 mm in the Saucats but the threshold length was assumed to be highly river-system dependent.

Keywords : *Anguilla anguilla*, conditional strategy, dispersal, residence, transience

Introduction

Migration has been defined by Dingle (1996) as individual movements undistracted by food, mates, or other resources necessary for its life functions, whereas dispersion has been defined as a population phenomenon that tends to increase the mean distance among individuals. The European eel *Anguilla anguilla* (L.) is a spectacular example of catadromous life cycle composed of two transoceanic migration phases separated by a continental dispersal phase that could be located either in brackish waters or freshwaters (Tsukamoto and Arai, 2001; Daverat *et al.*, 2006; Thibault *et al.*, 2007). Because of its recent population decline (Dekker, 1998; Briand *et al.*, 2003; Stone, 2003), research on the continental dispersal phase of *Anguilla* species is necessary for a better comprehension of upstream migratory processes, and in order to give directions for eel management decisions in riverine ecosystems. The recent protocols supported by the European Commission proposed that eel could be captured during their upstream movements, reared artificially to be later reintroduced at adult stage in upstream parts. Thus, the stocking of juvenile eels captured in the field is encouraged. Not knowing how European eel decide to become sedentary or to adopt a nomadic behaviour casts a shadow over the direct consequences of such policy and over the selective pressure it would generate on natural populations.

After having crossed Atlantic Ocean at the leptocephalus stage, glass eels are known to undertake upstream movements from estuaries up to tidal limit. Beyond this point, eel are supposed to display an active swimming locomotor activity to further colonize upstream areas. Very few studies have analyzed the individual movements of eels in natural river systems. Baras *et al.* (1998); Laffaille *et al.* (2005) have shown that individuals larger than 200 mm (yellow eels) mostly exhibited sedentary behaviour. Yet nothing is known regarding smaller individuals. Feunteun *et al.* (2003) hypothesized different types of individuals linked to particular movement behaviours during the first months of their continental life and then during the rest of their growing phase. Ibbotson *et al.* (2002) agreed that age-dependent dispersal would be a good model for describing the colonization of freshwaters by eels in their study of the Severn River system. In addition, Imbert *et al.* (2008b) have tested in experimental conditions the hypothesis of stage-dependent movements on two length groups concluding that migratory behaviour dominated in el-

vers and habitat settlement in yellow eels.

This general relationship between stage and dispersal behaviour remained untested in field experiments, for two main reasons. First, efficient individual tagging methods were only very recently developed and make it now possible to follow movements of eels as small as 60 mm (Imbert *et al.*, 2007) and therefore to compare individual movements between elver and yellow eel. Second, sampling efficiency in the wild usually prevents to tag and recapture a significant proportion of individuals between different sites to estimate their dispersal probability (Naismith and Knights, 1988; Oliveira, 1997; White and Knights, 1997). As a consequence, many studies conclude to strong sedentarity and therefore underestimate survival, attributing incorrectly individuals never seen again to mortality (Gowan *et al.*, 1994). This problem can be overcome thanks to Capture-Mark-Recapture (CMR) statistical designs. The essence of CMR methods is to disentangle the effects of apparent survival rates and capture probability thanks to individual capture histories. Recent developments of transience models (Pradel *et al.*, 1997) then allow to analyze the components of apparent survival to differentiate real mortality from emigration, by modelling a mixture of individuals with respect to their migratory behaviour (i.e., transience versus residency). It thus provides an indirect estimate of the proportion of transient individuals in the population. The method was used successfully on amphibian (Perret *et al.*, 2003), fish (Labonne and Gaudin, 2005) or bird (Belda *et al.*, 2007).

To test the hypothesis of existence of stage-dependent behavioural strategy during upriver colonization of juvenile freshwater European eels, we initiated a CMR protocol in two sites of a small French river in 2005 and 2006. Using VIE tagging for eels between 60 and 240 mm and PIT tagging for larger eels, we analyzed encounter histories to study dispersal tactics for both elver and yellow eel. We first investigated the existence of transience in our population, using an ad hoc approach based on goodness-of-fit tests (Burnham *et al.*, 1987; Choquet *et al.*, 2001). In a second step, having demonstrated heterogeneity of capture probability between individuals generated by the existence of transient individuals, we built several explicative models to assess temporal, site and growth-stage effects on demographic parameters (survival and capture probabilities) accounting for transience as described by Pradel *et al.* (1997). We analyzed the transience patterns in our population under the best model retained to investigate for possible relationships between movement behaviour and juvenile eel sizes. Finally, our findings were discussed regarding the consequences on catchment colonization process.

Methods

Study sites This study was carried out in the Saucats River, a 20 km-long tributary of the Garonne River, France, located at 120 km upstream from the estuary mouth. We

selected two sampling sites located 2.4 and 3.3 km upstream from the tidal limit (site A at 44°43'34N, 0°29'24O and site B at 44°42'18N, 0°29'38O, Figure 4.6). Each site was 50 m long and 4-6 m wide. Previous field research showed that these areas were easy to access and presented sufficient numbers of eels of all different length-class for our experimental design. Preliminary samplings in four more upstream sites showed that only few and large individuals were present, likely because eel upstream dispersal was disturbed by a weir (Figure 4.6), so it was not possible to develop a feasible monitoring protocol in these areas. In Gironde estuary, glass eel recruitment occurs from late December to early March, and the upstream migration period is carried out by the elvers and yellow eels during about 4 months from April to July. Eels were captured and tagged in both sites once a month from April to September 2005. An additional recapture campaign was done in May 2006. Thus, a total of seven capture sessions were conducted, six of them were separated by a 4-week interval. Each section was sampled by electrofishing, stream sections were individually closed with nets (3 mm mesh size); fishing was then performed in an upstream direction with 3 successive passes. Data from the two fishing sites were analyzed separately in order to evaluate site effect on survival and recapture probabilities and also to provide a replicate in our test for size-dependent movement behaviour.

Tagging methods All captured eels were first anesthetized in a solution of acetylenol (0.2 ml l⁻¹), weighted (nearest 1 g), measured (total length, TL, nearest 1 mm) and then tagged. Tagging method depended on body length. Eels smaller than 240 mm were tagged using visible implant elastomer (VIE, Northwest Marine Technology, Washington, USA) tags that do not impact survival or behaviour of elvers (Imbert *et al.*, 2007). Elvers were tagged once at each capture occasion on the ventral side of their body in order to make a tag sequence between the anus and the base of the anal fin. Three tagging locations were potentially usable for eels smaller than 140 mm, while six locations were potentially usable for eels between 140 mm and 239 mm. The combination of tag location and tag color permitted batch identification. Indeed, the tag location on eel body identified uniquely the tagging date while the tag colour identified uniquely the sampling site. The elastomer marks fluoresce under U.V. light, which enhanced colour tag recognition in case of eel skin pigmentation. Eels larger than 239 mm were individually tagged by injecting passive integrated transponder (PIT, Trovan ID100, EID Aalten B.V., Aalten, The Netherlands) tags into the abdominal cavity (Prentice *et al.*, 1990a; Holmgren and Mosegaard, 1996). It has been proved that PIT tagging had no impact on fish swimming capacity (Mueller *et al.*, 2006; Newby *et al.*, 2007). This tagging method has been successfully used in the field to track movements of European eels (Chadwick *et al.*, 2007; Laffaille *et al.*, 2005) and juvenile brown trout *Salmo trutta* (Linnaeus) (Ombredane *et al.*, 1998) during long-term capture-recapture programs.

Individual encounter histories Encounter histories were easily recomposed for individually PIT tagged eels whereas an *a posteriori* resetting was necessary for VIE tagged eels. Starting from the last fishing campaign, observed VIE tag sequence on eel ventral side allowed resetting of the individual encounter histories. In case of multiple VIE tagged individuals, we used a linear growth model (Lambert *et al.*, 2006) which hypothesized a maximal grow rate of 50 mm per year, to identify the older eel records which should be removed in order to avoid erroneous eel duplicates. The decision rule was based on the assumption that individuals were interchangeable, what could not impact our conclusions since presence and body length were the only individual characteristics which were analysed in this study.

Modelling framework In order to test both site and tagging method effects on survival and capture probability, we split the data in 4 groups as referenced hereafter : group 1, VIE tagged eels in site A ; group 2, PIT tagged eels in site A ; group 3, VIE tagged eels in site B and group 4, PIT tagged eels in site B. As an indicator of eel body length, we integrated the length at the last capture as an individual covariate (Pollock, 2002).

1. Transience detection and modelling To detect the existence of potential transience in our population, we first tested the adequacy between our data and the classic Cormack-Jolly-Seber model for closed populations (CJS ; Cormack (1964); Jolly (1965); Seber (1965)). Using goodness-of-fit (GOF) tests (Burnham *et al.*, 1987; Choquet *et al.*, 2001), we checked for possible violation of the model's hypotheses. In particular, we attempted to detect an excess of individuals seen only once in our data that could reveal a departure from the capture probability homogeneity hypothesis of the CJS model (i.e., all individuals in the sampling zone have the same probability to be captured). To do so, we ran the 3.SR test using the U-care software (Choquet *et al.*, 2001). The significant transience revealed heterogeneity in apparent survival estimates due to an excess of individuals that have never been recaptured (Pradel *et al.*, 1997). Thus we adopted an *ad hoc* modelling approach, which consisted in building a two-tagging age class model to exclude the effect of first recapture on survival (Pradel *et al.*, 1997). The first tagging age class, referenced hereafter as *a1*, incorporated all individuals, including transient individuals, whereas the second tagging age class, referenced hereafter as *a2*, incorporated only individuals captured at least twice. Thus survival estimate for the first tagging age class *a1*, called $\varphi(a1)$, was negatively biased because many individuals were considered as dead only because they had emigrated, whereas survival estimates of the second tagging age class *a2*, called $\varphi(a2)$, was expected to be unbiased.

2. Data analysis and model selection We then proceeded to data analysis using Mark software (White and Burnham, 1999). To do so, we defined a candidate model, in which we included all our methodological and biological assumptions.

We therefore allowed survival and capture probabilities to vary relative to site, tagging method and time.

For groups where the 3.SR GOF test detected a violation of the CJS assumptions, we also included the effect of transience on survival estimates. The candidate model is designated as follows (équation 4.1) :

$$\varphi[(a1, a2) + t] * s] \mu(t * s) \rho(m * t * s) \quad (4.1)$$

where φ is the survival rate of VIE tagged eels, μ is the survival rate of PIT tagged eels, ρ is the capture probability, t is the time effect, s is the site effect, m is the tagging method effect, and $(a1, a2)$ is the transient effect, which illustrates that the model is an *ad hoc* method instead of the usual CJS model. Starting from this candidate model, we tested simplified models by incrementally removing interactions and factors. The simplest model was $\varphi(a1, a2) \mu(.) \rho(.)$ with all parameters constant through time and space and tagging method, except transience which could not be removed if the significant heterogeneity was present in our data (Pradel *et al.*, 1997). Models were fitted with the maximum likelihood method to estimate parameters. We used Quasi-Akaike's information criterion (QAIC) corrected by the quasi-likelihood parameter of the candidate model for overdispersion in the original data, in order to select the most parsimonious models. The lowest values QAICc indicated the best trade-off between parsimony and fit (Anderson *et al.*, 1994; Burnham and Anderson, 2002). We considered that two models were statistically different when quasi-likelihood Akaike information criterion difference ($\Delta QAICc$) was higher than 2 points. When the best model was found, we added the covariate « eel body length » l on survival estimates in order to test if it could explain some of the remaining variation (Pollock, 2002).

3. Parameter estimations For all estimates, we computed mean and standard deviation. Estimates for survival were scaled so to obtain the survival rate in monthly units (e.g., 75 days = 2.5 months). Finally, the proportion of transient τ individuals was estimated as follows (Pradel *et al.*, 1997)(équation 4.2) :

$$\tau = 1 - (\varphi(a1)/\varphi(a2)) \quad (4.2)$$

Results

Population monitoring A total of 1505 unique eels from 62 to 633 mm were caught within which 1355 small eels (< 240 mm) were batch marked with specific sequences of visible implant elastomer and 150 large eels (> 239 mm) were individually marked with passive integrated transponders (Table 4.2). There was no evidence of trap-dependence for any of the four groups (2.CT test, $p > 0.05$, Table 4.3). The proportion of eels seen

more than once was higher for eels larger than 239 mm (37.33%) than for eels smaller than 240 mm (11.51%) (Table 4.2).

Transience detection Transience tests were significant for two of the four groups, corresponding to eels smaller than 240 mm (3.SR test, $p < 0.05$, Table 4.3). No significant transience was detected for eels larger than 239 mm (3.SR test, $p > 0.05$, Table 4.3).

Best model selection The quasi-likelihood parameter of the candidate model (model 11, Table 4.4) was estimated as $c=2.0348$ and was used to adjust the QAICc values for overdispersion in the original data. We first modelled recapture probabilities (models 8-11, Table 4.4). The best model for recapture probabilities included time effect (model 8, Table 4.4). Models considering site and tagging method effects (models 9 and 11, Table 4.4) had lower support (Δ QAICc between these models and model 8 were greater than 3). Thus we retained time effect in recapture probabilities in the rest of the models. We then proceeded to survival rate modelling for the PIT tagged eels, μ (models 6, 5 and 8; Table 4.4). The best model for μ was constant (model 5, Table 4.4). Another acceptable model included time effect (model 6, Table 4.4), so we kept these two models along the selection process. We went on by modelling survival rates for the VIE tagged eels, φ (models 3-7; Table 4.4). The best model for φ included time effect (model 3, Table 4.4). Another acceptable model included time effect on μ (model 4, Table 4.4) but we considered μ as constant for the parameter estimations for parsimony reasons. Finally we tested the effect of the covariate eel body length l on φ (models 1-3, Table 4.4). The best model was noted $\varphi [(a1,a2)+t+1] \mu(.) \rho(t)$ (model 1; Table 4.4). This model considering eel body length effect on φ had great support since Δ AICc between this model and model 3 was greater than 50.

Parameter estimations Parameter estimates were obtained from model 1 (Table 4.4). Annual capture rate ρ was estimated as 0.181 ± 0.040 , with consistent differences between capture occasions (from 0.09 to 0.33 per month, Table 4.5). Annual survival rate of PIT tagged eels, μ , was estimated as 0.394 ± 0.029 . For VIE tagged eels, the annual estimated survival rate between first and second capture, $\varphi(a1)$, was estimated as 0.034 ± 0.130 , ranging monthly from 0.332 ± 0.180 to 0.946 ± 0.042 depending on capture occasion (Table 4.5). The annual estimated survival rate after second capture, $\varphi(a2)$, was estimated as 0.726, ranging monthly from 0.864 ± 0.081 to 0.994 ± 0.006 depending on capture occasion (Table 4.5). For both $\varphi(a1)$ and $\varphi(a2)$, the lowest estimated values corresponded to capture occasion of August 2005 while the highest estimated values corresponded to the last capture occasion of May 2006 (Table 4.5). Transience rate, detected only for eels smaller than 240 mm (model 1 in Table 4.4), was negatively correlated with body length. Parallel to survival estimates, transience estimates depended on capture

occasion ; highest values corresponded to capture occasions of July, August and September 2005 (Table 4.5). During this period, mean transience rate was 0.79 for 62 mm-long eel, 0.768 for 70 mm-long eel, 0.630 for 100 mm-long eel, 0.312 for 150 mm-long eel and 0.095 for 200 mm-long eel (see Figure 4.7). Especially, decrease of transience rate crossed threshold of 0.5 for 121 mm-long eels and decreased under 0.05 for eels larger than 223 mm.

Discussion

Thanks to recently developed tagging method (Imbert *et al.*, 2007) the present study allowed comparison of locomotor activity of all freshwater eel sizes in field conditions for the first time and revealed size dependent transient and resident tactics.

Study sites Our capture-recapture study was performed on freshwater European eel *A. anguilla* by fishing two sites in the Saucats River, France. Since neither capture rate, nor survival rate or transience rate were different between the two fishing sites, it demonstrated that the two sites could be considered as replicates. We did not observe any eel movement between these fishing sites. Previous field studies following eel movements reported that eel was hardly recaptured in mark recapture studies (*i.e.* low recapture rate) and that movements were not likely to be observed between tagging sites (Naismith and Knights, 1988; White and Knights, 1997). Indeed, previous capture-recapture programs have showed that 90 to 100% of tagged eels were recaptured at the release site for European eel (Rossi *et al.*, 1987b,a; Laffaille *et al.*, 2005), American eel *A. rostrata* (Le-Sueur) (Oliveira, 1997; Goodwin and Angermeier, 2003; Verdon and Desrochers, 2003), and *A. australis* (Richardson) (Chisnall and Kalish, 1993; Jellyman *et al.*, 1996).

Size dependent tagging method Tagging method and eel length were nested variables and could not be separated in the modelling analysis since small eels were VIE tagged while large eels were PIT tagged. However, previous studies have showed that none of the tagging method impacted fish behaviour (Ombredane *et al.*, 1998; Mueller *et al.*, 2006; Imbert *et al.*, 2007; Knaepkens *et al.*, 2007; Newby *et al.*, 2007). Moreover, the result that transience was decreasing with eel length was revealed only within the group of eels smaller than 240 mm which have been all tagged with the same comparable method. Boundary of the two different length classes at 240 mm was determined by tagging methods and was not directly reflecting ontogenetic shift. In order to confirm our findings. it would be necessary to use smaller PIT tags, which would be adapted to individual tagging of all eel size-classes.

Demographic parameter estimates We estimated the capture, survival and transience rates in the Saucats' eel population using capture-recapture models. We cannot

compare directly our parameter estimations with other previous mark recapture results since the present modelling approach estimated separately survival and capture rates for the first time. The previous capture-recapture studies on eel population calculated percentage of recapture as a ratio between number of recaptured eels and total number of tagged eels. However, these estimations reported values for *Anguilla* Sp. ranging from 0.09 to 0.46 (Labar *et al.*, 1987; Rossi *et al.*, 1987b; Chisnall and Kalish, 1993; Jellyman *et al.*, 1996; Oliveira, 1997; Goodwin and Angermeier, 2003; Laffaille *et al.*, 2005) which were in agreement with the results of the present study. Some studies have been focused on eel survival in order to estimate which proportion of glass eel recruitment would be potential genitors (Vollestad and Jonsson, 1988; De Leo and Gatto, 1995; Wickström *et al.*, 1996; Wickström and Hamrin, 1997; Dekker, 2000a). At the eel life scale, their instantaneous survival estimations, calculated from the instantaneous natural mortality (Lambert, 2005), were ranging from 0.105 to 0.495 and appear in accordance with our instantaneous natural survival estimates ranging from 0.243 to 0.334. The differences of estimates between capture occasions reflected seasonal variability of elver and yellow eel movements as showed by (Oliveira, 1997). Especially, the highest transience probability was estimated during the summer period (from July to September), which is in accordance with the idea that, at the intra-year time scale, upriver colonisation happened mostly during specific time periods (Moriarty, 1987; Lobon-Cervia *et al.*, 1995). The demographic parameter estimates were coherent with other studies, what validated our system and therefore confirmed validity of our transience estimation.

Interpretation of eel transience The present field study revealed existence of transience for eels smaller than 240 mm which was decreasing with eel body length, while no transience was detected for eels larger than 239 mm. To our knowledge, this is the first study showing eel resident and transient tactics in the field using the capture-recapture approach. Indeed, the simplest explanation of transience was that some eels definitively emigrated from the area while others remained in the area (Senar *et al.*, 1990, 1992). It could reflect the existence of two tactics : a dispersive, migrant, nomadic, high mobility tactic, and a low mobility, site fidelity tactic (Belda *et al.*, 2007). However, there were two alternative explanations.

The first alternative explanation was that all individuals whatever their length, adopted a site fidelity tactic. In this case, either home range of transient was farther than home range of residents or home range of transients was larger than resident. On the one hand, it was unlikely that the transient (*i. e.* the smallest eels) had a site fidelity farther to the fishing site than larger eels since they all came from the same downstream place, the Gironde estuary, which was too close from the fishing sites located at 2.4 and 3.3 km from the tidal limit to suggest eel length segregation. In addition, it would have been detected as significant trap-dependence whereas there was no evidence of trap-

dependence for any of the four groups. On the other hand, it was unlikely that home range of transients (smaller eels) was larger than resident (larger eels) since eel home range size is known to be positively correlated to fish body length (Minns, 1995).

The second alternative explanation was that all individuals adopted a dispersive tactic. In this case, individuals captured more than once were visiting the same area several times within the same year whereas individuals captured only once were visiting the fishing site just once. It means that residents (larger eels) were non oriented dispersal whereas transients (smaller eels) were oriented migrants. In this case, the non oriented movements of larger eels could be interpreted as some foraging movements within the home range as it has been commonly done in previous studies, which were different from a dispersive tactic outside the home range (Dingle, 1996).

We can conclude that since the alternative explanations were unlikely in eel population, thus eel transience could be interpreted as the existence of both dispersive and site fidelity tactics, even if we cannot exclude the possibility that a proportion of transient eels expressed site fidelity and a proportion of resident eels expressed dispersal movements. These tactics may be linked to both individual endogenous characteristics and environmental pressure at a given time.

Consequences on catchment colonization process At eel life history scale, these results suggested a diminution of transience as eel body length increased. Transience rate decreased under the threshold values of 0.50 for 121 mm-long eel, under 0.05 for 223 mm-long eel and was not detected in the group of eels larger than 240 mm. At the eel population scale, if we fixed as > 0.05 the transience probability of individuals which significantly contribute to upriver colonization, it corresponded to eels smaller than 223 mm in the Saucats system. Thus, Saucats colonization process was performed by transient eels until a threshold length estimated around 223 mm in our river system while larger eels were predominantly resident eels which adopt a sedentary lifestyle. The length threshold was estimated around 223 mm in our 20 km-long river system, but this value should be extrapolated at a catchment scale with caution. It would limit catchment colonization process to the 3-4 first eel continental years, which is impossible. Indeed, the Garonne River, a 400 km-long stream of the Gironde catchment, is equipped of eel ladder which is crossed by 250 mm mean length eels. In addition, Naismith and Knights (1988) showed that average size of migrants trapped at a weir in the River Thames increased with distance upstream and that the majority of migrants were 200-300 mm long at a site 15 km from the estuary. Thus, at a population level, the mean length when the behavioural shift between dispersive elvers and resident yellow eels happened may be dependent on the river length and on the upstream position in the catchment.

Definition of two ethophases The life history of eel is commonly split into four life stages represented by the leptocephalus larvae, glass eel, yellow eel and silver eel when considering metamorphosis and reproductive pattern. Elver stage is commonly mentioned in literature as an intermediate growth stage between glass eel and yellow eel but its definition is often unclear. Historically, the first definition of elver stage was based on pigmentation since it has been described as the VIB stage or VII stage of eel skin pigmentation (Strubberg, 1923; Tesch, 1977; Elie *et al.*, 1982). Then, most of studies referred to the elver stage based on migration behaviour criteria (Naismith and Knights, 1988; Wood *et al.*, 1992; Barbin and Krueger, 1994; Jessop, 2000a), where they called elvers the small eels entering in freshwater and migrating upriver. Thus nowadays, elver life-history stage could be considered as an ethophase. In addition, as far as we know, transition between elver and yellow eel stages has never been clearly defined. In this context we suggest that elver could be defined as a specific ethophase (Lambert and Rigaud, 1999; Lambert, 2005) which significantly contributed to upstream colonization while yellow eel could be defined as sedentary growing stage.

Behavioural shift interpretation Eel population in Saucats river was composed of dispersive small individuals which contributed to upriver colonization and larger eels which were mainly resident individuals. The transition between the predominantly active elvers and the predominantly inactive yellow eels has never been specifically studied but has been roughly estimated between 160 and 260 mm eel body length in experimental conditions (Imbert *et al.*, 2008b). The ecological interpretation of this behavioural shift may not directly reflect an ontogenic shift, but rather a social shift from dominated to dominant status, linked to density dependent selection (Ibbotson *et al.*, 2002). In term of evolutionary ecology, existence of the two tactics could be interpreted as an adaptation to resource availability and response to social competition, as it has been suggested by Edeline (2007) in the context of facultative diadromy (Tsukamoto and Arai, 2001; Thibault *et al.*, 2007). The results of the present study revealed stage-dependent strategy involving both dispersive and resident tactics, which would ultimately lead to fitness optimization at eel life history scale. Thus the transient tactic may be interpreted as a risky investment tactic for eels which lose immediate fitness through reduced growth but invest in future fitness gain through competition avoidance (Edeline, 2007). These relations should be further investigated since they may have important implications in future management decisions for a conservation purpose.

Comparison with other field and modelling studies The present study compared eel locomotor activity depending on their size in field conditions using transience modelling approach for the first time. Our results revealed that smaller eel used transient tactic whereas larger eels used resident tactic. Historically, few field studies have

been done on individual movements of elvers because of tagging methodological limits. Rossi *et al.* (1987b,a) have been following eels as small as 210 mm by freeze branding (Sorensen *et al.*, 1983) in a mark recapture program. They found that the percentage recaptured was not independent of fish size. Indeed, the larger eels were recaptured in greater quantity than the smaller ones which were supposed to be less catchable and more easily overlooked by fishermen (Rossi *et al.*, 1987b). Since capture probability was not separated from survival probability, they interpreted their results as an indication of net selectivity (Robson and Regier, 1968). Migrations of elvers and yellow European eels were studied in the River Thames (Naismith and Knights, 1988) where 1460 eels were tagged with subepidermal injections of acrylic paint. They revealed variable tendencies to display migratory behaviour among individuals. Indeed, the relatively high recapture rates achieved from the earlier releases indicated that eels moving early in the season display the strongest migratory behaviour and so were likely to travel the greatest distances upstream in one season. In addition, dynamics of eel upstream migration was investigated in the field by White and Knights (1997) where elvers and juvenile eels were also tagged with subepidermal injections of acrylic paint. They concluded that recaptures rates of marked eels were low (1-2%), implying variable migratory tendencies and/or high mortality since their analysis did not separate capture probability and transience probability from survival probability. By using a modelling approach, Ibbotson *et al.* (2002) have compared eel dispersion rate between different 4 year age-classes. They suggested that age-dependent dispersion would be a good model for describing the colonization of freshwaters by catadromous eels in the Severn River system. The data on the distribution of differently aged eels indicated that elvers (0-4 years old) followed an initial rapid dispersion into freshwaters and it was followed by a much slower dispersion rate for older yellow eels (> 5 years old). The switch between 0-4 to 5-9 year age-classes would correspond to a size-range of 200-300 mm in this eel population according to (Aprahamian, 1987, 1988), a size-range similar to that indicated by the present study. Our field investigation, focused on individual movement of both elvers and yellow eels sampled above the tidal limit, brings new and direct evidence to support the Ibbotson *et al.* (2002) hypothesis.

Comparison with other experimental studies Some experimental studies on eel movement were focused on habitat preference or density effect (Barbin and Krueger, 1994; Bardonnnet *et al.*, 2005a). Glova and Jellyman (2000) investigated the eel diel activity of three size groups (small <100 mm; medium 100-199 mm; large >200-299 mm total length) of shortfinned eels (*A. australis*) and longfinned eels (*A. dieffenbachii*, Gray). They showed that small eels of both species did more swimming than eels of the larger sizes. The existence of two alternative size-dependent tactics during eel migration process has been investigated in experimental conditions (Imbert *et al.*, 2008b) but was

focused on only two different size-groups. However, the analysis supported the hypothesis that elvers from 70 to 129 mm (mean $L_t = 86$ mm) were predominantly upstream climbers whereas yellow eels from 264 to 336 mm (mean $L_t = 305$ mm) were predominantly inactive settlers in flume tanks. These experimental results gave support to our field conclusion of the existence of two tactics resident and transient. Moreover in the experiment 58% of elvers from 70 to 129 mm exhibited a consistent upstream climbing behaviour which was interpreted as a migratory behaviour. For the equivalent eel length range, transience was estimated from 45% to 77% in the present field study. Transience was not presumed to be oriented but the comparable results suggest that transience may reflect upriver colonisation process. In addition, it has been experimentally tested that the physiological release factors for freshwater eel migration were stage-dependent (Imbert *et al.*, 2008b). For elvers from 70 to 129 mm, high thyroid gland activity together with high body condition may be the physiological release factor for migration (Imbert *et al.*, 2008b). In the present study, we could therefore hypothesize that for a given size the resident tactic eels had weaker condition and lower thyroid status than transient tactic eels. Physiological differences between transient and resident eels should be further investigated in the field to corroborate the previous experimental conclusions. Conversely, yellow eels from 264 to 336 mm were predominantly inactive and physiological stress may be the release factor of the minority movements observed in the smallest eels (Imbert *et al.*, 2008b). In the present study, transience was not significant for eels larger than 239 mm.

Behavioural plasticity levels Three different levels of eel behavioural plasticity were revealed in the present study. First, the stage dependent strategies, *i.e.* small eels were predominantly dispersive eels whereas large eels were predominantly resident eels, reflected inter-stage plasticity between elver and yellow eel life history stages. Second, within elver life-history stage, both transient and resident tactics were expressed, revealing intra-stage behavioural plasticity. Third, assuming that the conditional strategy which involved transience and residence tactics was status dependent, an individual may be able to switch from transient to resident or reverse, depending on its physiological condition and thyroid status (Edeline *et al.*, 2004; Edeline, 2005; Imbert *et al.*, 2008b). The existence of such inter-stage, intra-stage and intra-individual plasticity levels has also been demonstrated in experimental conditions for upstream climbing behaviour of elver and yellow eel stages (Imbert *et al.*, 2008b). These various plasticity levels could be further reinforced by the possibility of expressing different behaviours according to biotic and abiotic conditions.

Acknowledgments

We thank all students and colleagues from *Cemagref* involved in field data sampling for their kind help, Philippe Camoin (*Cemagref*) for drawing figure 4.7, Dr Vincent Marieu (Bordeaux University) for Matlab analyses and Georges Clooney for English corrections. We deeply appreciate the comments of Pr Sylvie Dufour (MNHN) that greatly improved the manuscript. This study was partly supported by research grants from FEDER Aquitaine and from Région Aquitaine.

Chapitre 4 - Caractérisation des déplacements individuels

Tagging site	SiteA		SiteB		
Tagging method	VIE tag	PIT tag	VIE tag	PIT tag	
Group Name	Group1	Group2	Group3	Group4	Total
Never recaptured eels	130.18 ± 45.57 (509)	304.02 ± 69.27 (84)	94.75 ± 32.03 (690)	282.60 ± 30.36 (10)	123.74 ± 66.72 (1293)
Recaptured eels (at least once)	167.33 ± 42.77 (86)	315.23 ± 29.48 (44)	128.54 ± 48.52 (70)	306.75 ± 23.98 (12)	193.11 ± 84.93 (212)
Total (all eels)	135.55 ± 46.99 (595)	307.87 ± 58.81 (128)	97.86 ± 35.23 (760)	295.77 ± 29.11 (22)	133.51 ± 73.61 (1505)

FIGURE 4.2 – Mean ± sd (n) eel body length (mm) for the different eel groups.

4.1 - Déplacements individuels en rivière

	U-Care test 2.CT (trap-dependence)		U-Care test 3.SR (transience)	
	N(0,1) signed statistic for trap- dependence	P-level, two- sided test	N(0,1) statistic for transient(>0)	P-level, one- sided test for transience
Group1: site A, VIE tagged eels	-0.433	0.665	3.229	0.001
Group2: site A, PIT tagged eels	-0.237	0.812	1.091	0.138
Group3: site B, VIE tagged eels	0.0565	0.955	5.260	<0.0001
Group4: site B, PIT tagged eels	0.396	0.692	-0.225	0.589
Sum of tests over group	-0.109	0.913	4.883	<0.0001

FIGURE 4.3 – Goodness-of-fit tests of the general capture-recapture models. Significant levels ($P < 0.01$) are in bold.

Chapitre 4 - Caractérisation des déplacements individuels

Model name	Model description	QAICc	Δ QAICc	No. parameters	Deviance
1	$\varphi [(a1,a2)+t+1], \mu(.), p(t)$	937.0858	0	14	908.7281
2	$\varphi [(a1,a2)+1], \mu(.), p(t)$	955.0342	17.9484	10	934.8475
3	$\varphi [(a1,a2)+t], \mu(.), p(t)$	988.6187	51.5329	13	962.3089
4	$\varphi [(a1,a2)+t], \mu(t), p(t)$	989.4557	52.3699	18	952.8711
5	$\varphi [((a1,a2)+t)*s], \mu(.), p(t)$	992.1467	55.0609	20	951.4276
6	$\varphi [((a1,a2)+t)*s], \mu(t), p(t)$	993.2272	56.1414	25	942.1094
7	$\varphi (a1,a2), \mu (.), p(t)$	995.3310	58.2452	8	979.2090
8	$\varphi [((a1,a2)+t)*s], \mu(t*s), p(t)$	1001.9306	64.8448	31	938.2159
9	$\varphi [((a1,a2)+t)*s], \mu(t*s), p(m*t)$	1005.4821	68.3963	36	931.1696
10	$\varphi [((a1,a2)+t)*s], \mu(t*s), p(.)$	1010.6229	73.5371	26	957.4146
11	$\varphi [((a1,a2)+t)*s], \mu(t*s), p(m*t*s)$	1010.7863	73.7005	46	915.0000

FIGURE 4.4 – Model selection. Quasi-likelihood Akaike information criterion (QAICc), quasi-likelihood Akaike information criterion differences with the best model (Δ QAICc), normalised quasi-likelihood Akaike information criterion weights (QAICc W), number of parameters, and deviance values for each of the tested models. The estimated quasi-likelihood parameter ($c = 2.03478$) was used to adjust the QAIC values for overdispersion in the original data. Survival of VIE tagged eels (φ), survival of PIT tagged eels (μ), and recapture (ρ) parameters were held constant (\cdot) or were allowed to vary with site (s), time (t) or tagging method (m). Eel body length (l) was a covariate.

4.1 - Déplacements individuels en rivière

Recapture occasion	Capture rate p	Survival eels < 240 mm φ		
		Survival a1 $\varphi(a1)$	Survival a2 $\varphi(a2)$	Survival eels > 239 mm μ
1. May 2005	0.331 ± 0.062	0.402 ± 0.095	-	0.925 ± 0.029
2. June 2005	0.136 ± 0.032	0.864 ± 0.099	0.985 ± 0.014	0.925 ± 0.029
3. July 2005	0.096 ± 0.026	0.660 ± 0.160	0.952 ± 0.041	0.925 ± 0.029
4. August 2005	0.162 ± 0.035	0.382 ± 0.180	0.864 ± 0.081	0.925 ± 0.029
5. September 2005	0.105 ± 0.027	0.572 ± 0.204	0.932 ± 0.061	0.925 ± 0.029
6. May 2006	0.258 ± 0.059	0.946 ± 0.042	0.994 ± 0.006	0.925 ± 0.029
	Annual rates	0.034	0.726	0.394

FIGURE 4.5 – Parameter estimates from the best model noted : $\varphi[(a1,a2)+t+taille] \mu(.) \rho(t)$. Parameters were calculated at a monthly scale.

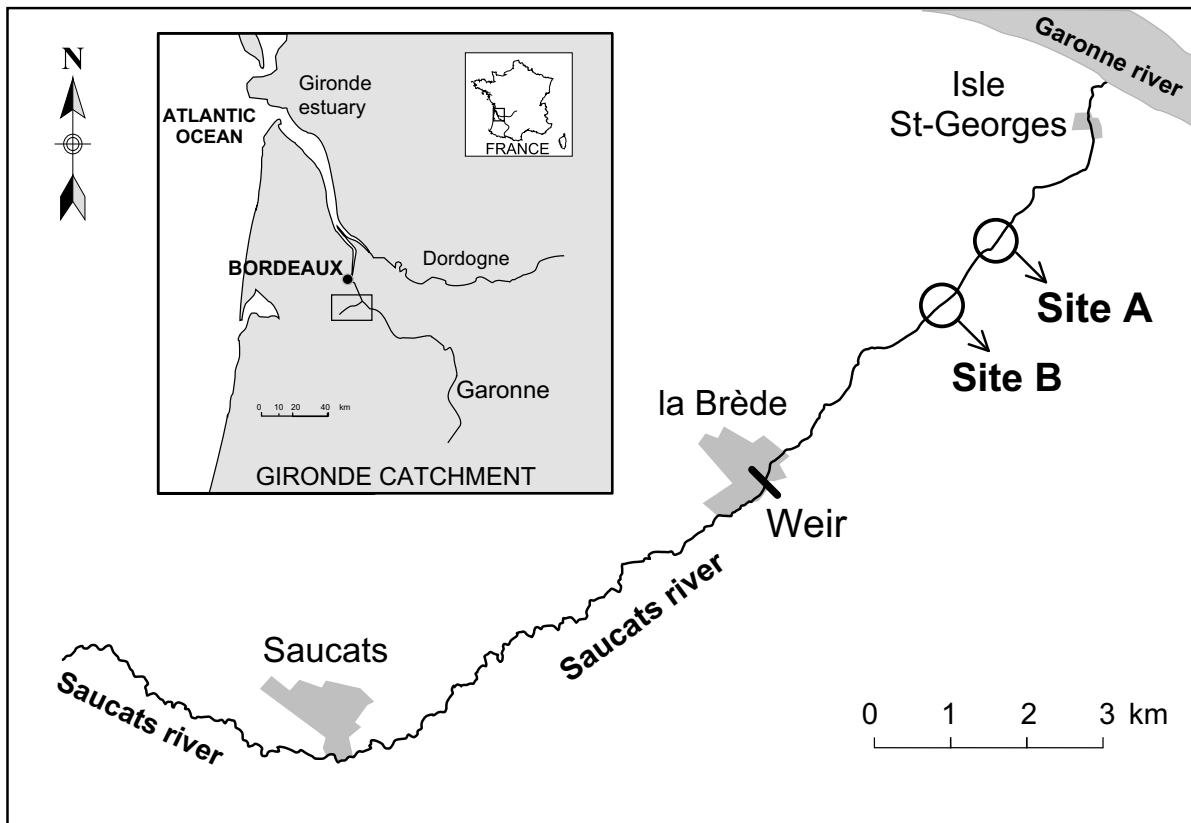


FIGURE 4.6 – Fishing site location.

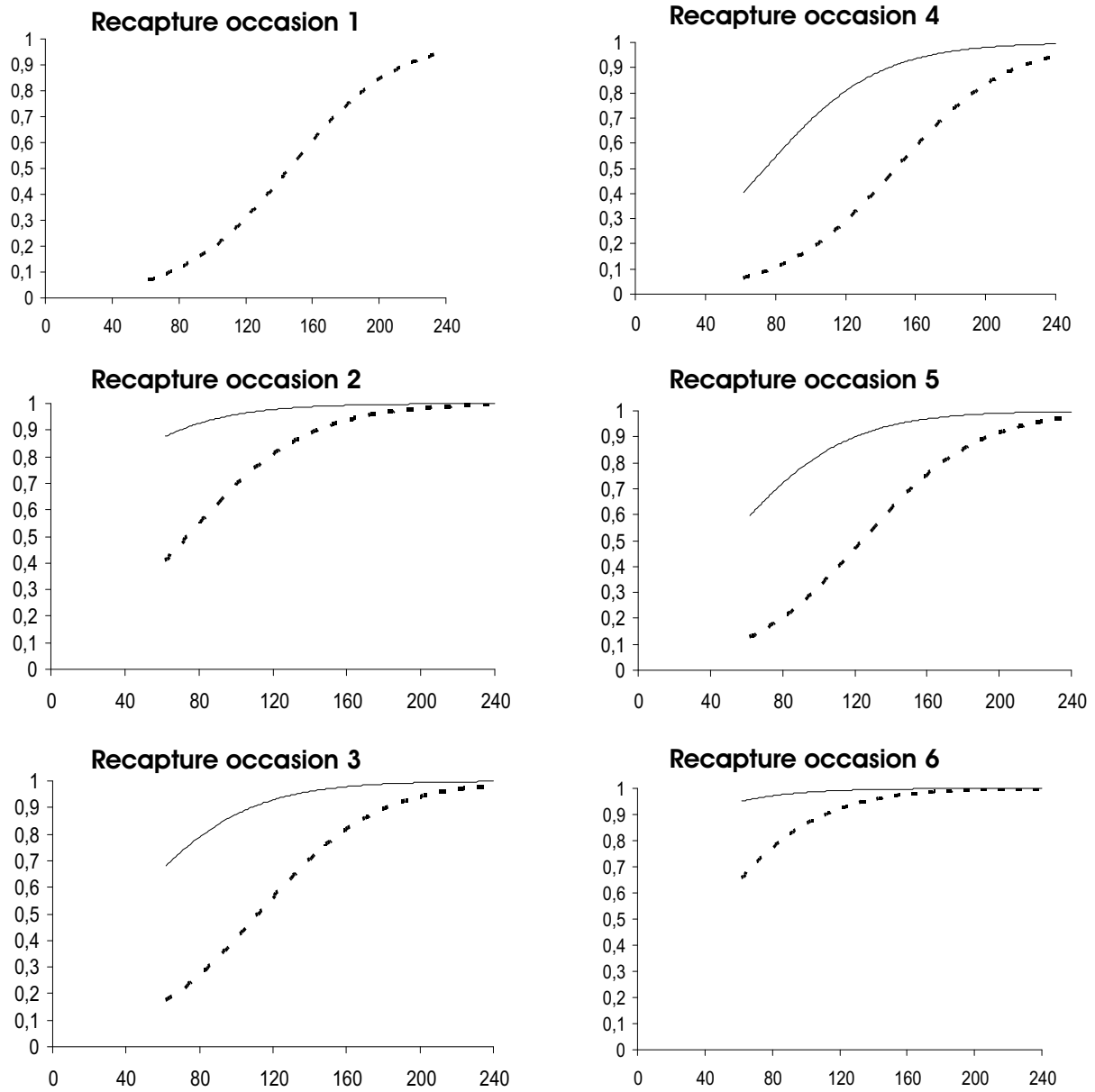


FIGURE 4.7 – Eel survival probability depending on eel body length (mm), for each recapture occasion. The striped line represents $\varphi(a1)$, the estimated survival rate between first and second capture. The full line represents $\varphi(a2)$, the estimated survival rate after second capture.

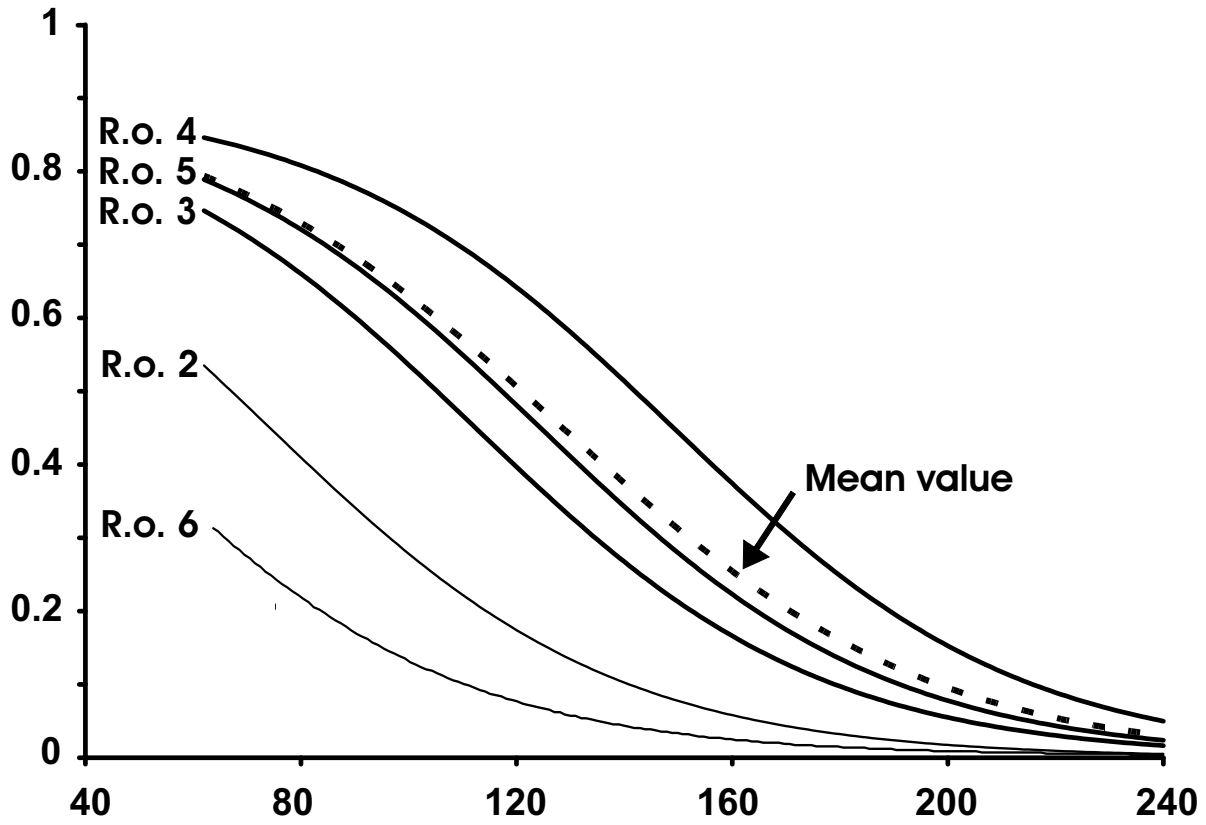


FIGURE 4.8 – Eel transience probability depending on eel body length (mm), for each recapture occasion (R.o.). Mean value has been calculated based on recapture occasions 3, 4 and 5.

4.2 Déplacements individuels en mésocosme

4.2.1 Objectifs

- Le premier objectif de cette étude en mésocosme est d'identifier en conditions expérimentales le comportement locomoteur majoritaire des anguilles selon leur taille ainsi que les différents niveaux de plasticité observables.
- Le second objectif est de définir le lien entre l'état physiologique d'une anguille et son comportement locomoteur en déterminant les facteurs physiologiques déclencheurs du comportement dispersif pour chacun des stades biologiques.

Les résultats de cette étude ont fait l'objet d'un poster qui est présenté en annexe C.2.

4.2.2 Article 3 : Mécanismes stade-dépendants dans la migration amont des anguilles

Résumé en français

Afin de déchiffrer les mouvements des anguilles pendant leur colonisation des eaux douces, nous avons caractérisé expérimentalement le comportement locomoteur individuel de deux stades de vie de l'anguille : les anguillettes et les anguilles jaunes. Une rampe placée en amont d'un bac traversé par un cours d'eau nécessitait un comportement locomoteur spécifique pour être franchie. La persistance du comportement était testée en plaçant les anguilles marquées individuellement trois fois de suite au milieu du bac. Les anguilles qui ont franchi la rampe trois fois de suite ont été classées comme des « grimpeuses amont » tandis que les anguilles qui sont restées au milieu du bac ont été classées « inactives ». Les deux stades ont adopté ces deux comportements persistants opposés. Cependant, les anguillettes étaient majoritairement des « grimpeuses amont » (58.1%) tandis que les anguilles jaunes étaient majoritairement des « inactives » (79.6%). Nous avons mesuré les caractères morphométriques ainsi que les hormones thyroïdiennes afin de déterminer si l'activité locomotrice était liée au facteur de condition corporelle ainsi qu'au statut thyroïdien. Les anguillettes grimpeuses avaient un plus fort indice de condition corporelle ainsi qu'un taux plus élevé de thyroxine (T_4) et de triiodothyronine (T_3) comparé aux anguillettes inactives. Les anguilles jaunes grimpeuses étaient plus petites que les inactives et présentaient un taux plus élevé de triiodothyronine (T_3) ainsi qu'un plus fort ratio ($T_3 : T_4$) comparé aux anguilles jaunes inactives. Ces résultats indiquent que les facteurs physiologiques déclencheurs de la migration amont pourraient être stade-dépendants. Pour les anguillettes, une forte activité de la glande thyroïde, en même temps qu'un fort indice de condition corporelle, pourrait être le déclencheur physiologique de la migration. Au contraire, chez les anguilles jaunes, le stress physiologique pourrait être le facteur déclencheur avec une augmentation de l'activité de désionisation de la T_4 chez les plus petites anguilles. Notre étude révèle une plasticité de comporte-

Chapitre 4 - Caractérisation des déplacements individuels

ment locomoteur entre les deux stades mais aussi au sein de chaque stade biologique. De plus, nos résultats suggèrent des impacts opposés de la condition physiologique sur la migration amont de l'anguille, selon son stade de croissance.

Available online at www.sciencedirect.com

ScienceDirect

Hormones and Behavior 53 (2008) 69–81

Hormones
and Behaviorwww.elsevier.com/locate/yhbeh

Relationships between locomotor behavior, morphometric characters and thyroid hormone levels give evidence of stage-dependent mechanisms in European eel upstream migration

Hélène Imbert^{a,*}, Rory Arrowsmith^b, Sylvie Dufour^b, Pierre Elie^a^a Cemagref, Unité Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins (EPBX), 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas cedex, France^b Muséum National d'Histoire Naturelle, USM 0401, UMR CNRS/MNH/UPMC 5178 « Biologie des Organismes Marins et Ecosystèmes », CP32, 7 rue Cuvier, 75 231 Paris Cedex 05, France

Received 5 March 2007; revised 20 June 2007; accepted 26 June 2007

Available online 4 September 2007

Abstract

In order to decipher movements during freshwater eel colonization, we experimentally characterized individual locomotor behavior of two eel life history stages: elvers and yellow eels. A ramp located at the flume tank upstream side required a specific locomotor behavior to be ascended. Placing individually tagged eels in the middle of the tank three times successively tested behavioral consistency. Eels climbing the ramp on each trial were classified as “upstream climbers” whereas eels settling in the tank middle were classified as “inactive”. Both stages exhibited these two opposite consistent behaviors. However, elvers were predominantly “upstream climbers” (58.1%) whereas yellow eels were predominantly “inactive” (79.6%). We measured morphometric characters and thyroid hormones to determine if upstream activity was related to body condition and thyroid status. Elver upstream climbers had higher body condition as well as higher thyroxine (T_4) and triiodothyronine (T_3) levels compared with inactive elvers. Yellow eel upstream climbers had lower body length as well as higher T_3 and ($T_3:T_4$) ratio compared with inactive yellow eels. This indicated that the physiological release factors for eel upstream migration may be stage dependent. For elvers, high thyroid gland activity, together with high body condition, may be the physiological release factors for migration. In contrast, for yellow eels, physiological stress may be the release factor with an increase in T_4 deiodination activity in the smallest eels. Our study revealed inter-stage and intra-stage locomotor behavior plasticity and suggested stage-dependent opposite impacts of physiological condition on eel upstream migration.

© 2007 Elsevier Inc. All rights reserved.

Keywords: *Anguilla anguilla*; Elver; Yellow eel; Locomotor activity; Migration; Plasticity; Condition factor; Thyroid hormones; T_3 ; T_4

Introduction

The European eel, *Anguilla anguilla*, is a migratory fish of major ecological and economic significance. Due to its population collapse (Briand et al., 2003; Dekker, 1998; Stone, 2003), eel research has never been more essential. A better comprehension of upstream migratory processes is necessary to enable more informed eel management decisions. The leptocephalus larvae migrate from a marine spawning area and metamorphose into glass eels on arrival at the continental shelf. After pigmentation into elvers (Schmidt, 1909), a proportion of them colonize continental waters via upstream migration. Elvers grow

into yellow eels, which have often been considered sedentary, but which have also been shown to migrate in search of habitats.

These observations led to suggestions that upstream migration mechanisms could be stage-dependent. Ibbotson et al. (2002) suggested that age-dependent dispersion would be a good model for describing the colonization of freshwaters by eels in the Severn River system. Modeling based on the distribution of differently aged eels suggested that movement into fresh waters is a two-phase process: firstly, elvers undergo an initial rapid dispersion into freshwaters; and secondly, it is followed by a much slower dispersion rate for older eels. Feunteun et al. (2003) proposed a general model for the movements of eel in inland habitats at the scale of the entire river ecosystem. Their study raised the hypothesis of stage-dependent movements that migratory behavior dominates in elvers and

* Corresponding author. Fax: +33 5 57 89 08 01.

E-mail address: helene.imbert@bordeaux.cemagref.fr (H. Imbert).

habitat settlement in yellow eels. Most studies on continental eel distribution have been conducted on a population level but the individual movement scale requires investigation. Individual movements of yellow eels have been followed in field studies by Baras et al. (1998) and Laffaille et al. (2005), indicating that they mostly exhibit sedentary behavior. Investigations on individual movement at the elver stage are needed to enable inter-stage comparisons.

Within each stage, migratory behavior depends on external environmental factors and internal physiological factors. External factors controlling freshwater eel movement are an area of scientific interest and current research (Chisnall and Kalish, 1993; Ibbotson et al., 2002; Jellyman et al., 1996; Laffaille et al., 2005; Lobon-Cervia et al., 1995). The modeling study of eel spatial organization in a small catchment revealed that distance from the sea, depth and flow velocity governed the patterns of European eel distribution (Laffaille et al., 2003). A review of eel upstream migration and movements in inland waters (Feunteun et al., 2003) describes temperature, oxygen concentration and water quality as being major environmental factors influencing eel movements (Adam and Elie, 1994; Tesch, 1977). Among internal factors, body condition and thyroid status have been implicated in eel movements (Castonguay et al., 1990; Edeline et al., 2004, 2005a). Body condition (i.e., the energetic status) is a life history trait of major importance that influences dispersal in birds and mammals (Dufty and Belthoff, 2001). It is considered a good proxy of physiological condition and regulates the migratory behavior of glass eels since low body condition induces an early settlement in marine or estuarine habitats (Edeline et al., 2006).

Thyroid hormone (TH) level is one of the factors controlling migration due to its stimulatory action on locomotor behavior and metabolic activity. It has been shown that production of metabolic enzymes in the brain, liver and skeletal muscle are activated by THs, which leads to an increase in energy production and aerobic activity (Tripathi and Verma, 2003; Varghese et al., 2001). In birds, thyroid hormones are involved in the migratory disposition (Pathak and Chandola, 1984) since thyroxine (T_4) and triiodothyronine (T_3) stimulated locomotor activity and restored the loss of body mass (Pathak and Chandola, 1982). In fish species, thyroid status is related to migratory and homing behavior (Comeau et al., 2001; Fontaine, 1975; Woodhead, 1975). For example, the studies of Fontaine (1975) and Grau (1988) described eel downstream migration as being initiated by an increased TH concentration. In glass eels, thyroid gland activity was correlated with river colonization (Edeline et al., 2004). The authors concluded that a decrease in TH levels would impair selective tidal stream transport, inducing an early estuarine settlement, while high TH levels may promote further migration in glass eels. Castonguay et al. (1990) showed that yellow eel thyroid status was a significant factor in waterfall climbing activity, migrant eels having more elevated TH levels than sedentary eels. Thyroid hormone production is regulated by the thyrotropic axis, which is activated as follows: the pituitary gland releases thyroid stimulating hormone (TSH), which stimulates T_4 production by the thyroid gland. Then, circulating T_4 is deiodinated to 3,5,3'-triiodo-L-thyronine (T_3),

a reaction stimulated by growth hormone (GH) (De Luze and Leloup, 1984). T_4 and T_3 both stimulate thyroid hormone receptor (THR), which in turn induces biological effects. T_3 has been shown to have a binding affinity to THR up to 10-fold higher than that of T_4 (Bres and Eales, 1986; Darling et al., 1982). In eel as in other teleosts, GH is not only involved in the control of body growth but also in metabolic regulations for drastically different physiological situations such as intense stress or fasting (Lambert et al., 2003; Marchelidon et al., 1996; Rousseau et al., 1999). Elevated GH levels and increased deiodination activity may therefore represent physiological stress signals. Hence, to determine thyroid gland status, plasma T_4 level is the most common proxy (Eales and Brown, 1993) and to estimate deiodination activity, T_3 level or $T_3:T_4$ ratio should also be evaluated (Eales and McLatchy, 1989; Edeline et al., 2005a).

In order to decipher stage-dependent physiological mechanisms in eel dispersal and the impact of body condition and thyroid status on locomotor behavior, we developed a new experimental device to characterize individual upstream locomotor activity of elvers and yellow eels, making it possible to focus on internal physiological variation while controlling external parameters. Different kinds of experimental devices have been used previously. For instance European glass eel salinity preference and rheotactic behavior have been tested in experimental flumes (Edeline et al., 2005a,b). The behavior of migrating European glass eels toward different concentrations of various chemo-attractants has been investigated by binary-choice experiments (Sola and Tosi, 1993). Cover preference, density effect and size related differences in diurnal activity have been studied in replicate channels in shortfinned (*Anguilla australis*) and longfinned eels (*Anguilla dieffenbachii*) (Glova, 1999; Glova and Jellyman, 2000; Glova, 2002). In contrast to these previous experimental devices, which relied on swimming capacity, our system requires ramp climbing activity which is close to the eel ladder climbing behavior in the field (Legault et al., 1990; Rigaud et al., 1988). Furthermore, for relevant extrapolation of these experimental results to the migratory process, we tested consistency of eel locomotor behavior by repeating the same procedure several times successively. Morphometric characters and thyroid hormone levels (T_4 and T_3) were measured in individual experimental eels in order to analyze the possible relationships between locomotor activity and physiological conditions for both elvers and yellow eels. In sum, we tested the hypothesis that eels may express predominant locomotor behaviors (active or inactive) that may differ according to the life stage (elvers or yellow eels). Furthermore, we analyzed if individual variability in locomotor behavior could be related to physiological conditions and if these relationships were stage-dependent.

Materials and methods

Eel origin and maintenance

Two size groups of eels were collected. Elvers from 60 to 160 mm were collected from the Enfreneaux Dam on the Sèvres Niortaise River, France (46°18'N, 0°59'W). Yellow eels from 240 to 400 mm were captured by fishermen

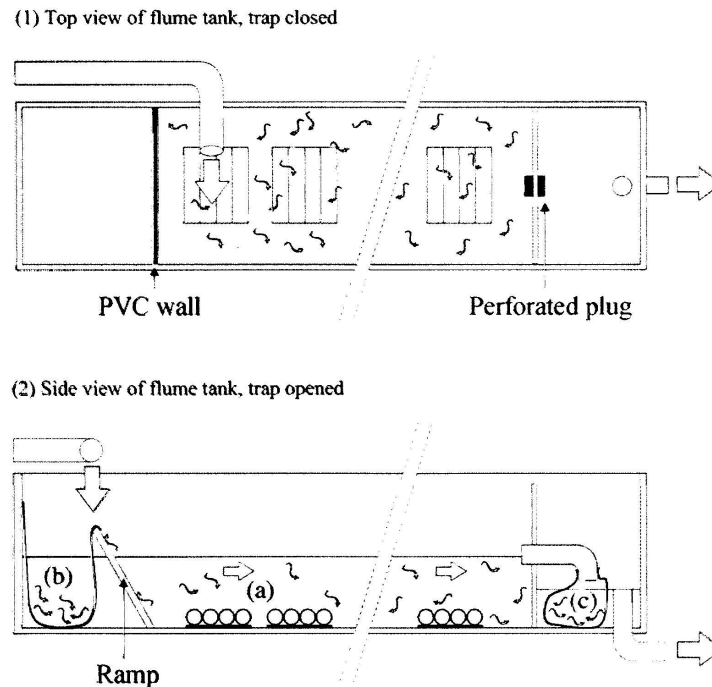


Fig. 1. Locomotor experiment device. Top (1) and side (2) views of an experimental flume tank (400 cm long, 30 cm wide, 50 cm high, with a 30-cm water depth), used to test the locomotor behavior in *A. anguilla* elvers and yellow eels. Water circulation is indicated by white arrows. The upstream trap was an 80-cm-long ramp lined with tufts of synthetic brushes. This ramp was inclined at a 45° angle and led to a removable net (b) which allowed collection of upstream ramp climbers. Synthetic brush clearance was 12.5 mm for elvers and 35 mm for yellow eels. The downstream trap was constructed as an 80-mm-diameter pipe falling into a removable net (c). (1) Flume tank top view, trap closed: eels were put in the middle (a) for 22 h before behavioral test. PVC pipes provided shelters: a PVC wall on the upstream tank side and perforated plug (mesh 1 mm) on the downstream tank side prevented escape. (2) Flume tank side view, trap opened: upstream (b) and downstream (c) traps were set and trapping ran for 24 h. After individual identification of trapped eels, these eels were returned in the middle of the tank with the others. In order to test consistency, we repeated the same procedure 2 more times successively.

in the Grand Lieu Lake, France (47°13N, 1°41W). Both original sites are located upstream the tidal limit in freshwater. Two collections were performed (in May 2005 and May 2006) and experiments were carried out within a month from capture. The season of collection and experiment was chosen in May–June as it represented the peak period for upstream continental colonization in the field. After collection, eels were transferred to the experimental station of Saint-Seurin sur Isle (Gironde, France) where they were kept separately according to size in order to avoid cannibalism. Animal manipulations were performed in compliance with the recommendation of the French ethical committee and under the supervision of authorized investigators. Before experiments, eels were maintained for 15 days in aerated well water. The water was salted at 15 mg l⁻¹ to prevent parasite infections. Water temperature has been recorded every 30 min. It was regulated to mimic ambient river temperature up to a maximum of 22 °C to ensure the welfare of the eels. The range of recorded temperature was 16–22 °C. Both size groups were reared on a commercial diet (i.e. insect larvae for elvers and shrimp for yellow eels) and kept under artificial light synchronized with the natural photoperiod. Tanks were inspected daily. Feces and any uneaten food were siphoned to waste. Sections of PVC pipe were provided as shelters to improve animal welfare.

Morphometric characters and eel tagging

For all manipulations, eels were first anesthetized in a solution of acetylcholine (0.2 ml l⁻¹). Morphometric characters were measured: total body length (mm) and total body mass (g); Fulton's condition factor was calculated as: (body mass) (10³)/(body length)³ (Blackwell et al., 2000). Elvers and yellow eels were individually tagged for the experiment performed in 2006. Elvers were measured and tagged 48 h before the experiment using visible implant

elastomer (VIE) tags, according to our recently developed method (Imbert et al., 2007). Elvers were tagged in three positions on the ventral side of their body, between the anus and the base of the anal fin. The combination of three tags and eight colors permitted unique individual identification. We have shown that VIE tags have no effect on the survey, growth and behavior in elvers (Imbert et al., 2007) as in some other juvenile teleosts (Astorga et al., 2005; Hartman and Janney, 2006; Olsen et al., 2004; Walsh and Winkelman, 2004). Yellow eels were measured, weighed and tagged 5 days before the experiment. They were individually tagged by injecting passive integrated transponder (PIT) tags into the abdominal cavity (Holmgren and Mosegaard, 1996; Prentice et al., 1990). This tagging method has been successfully used in the field to follow movements of European eels (Laffaille et al., 2005) and juvenile brown trout (Ombredane et al., 1998) during long-term mark-recapture programs.

Flume tank description

Behavioral tests were performed using six experimental flume tanks (400 cm long, 30 cm wide, 50 cm high, with a 30-cm water depth) (Fig. 1). After filtration, river freshwater, flowing through a pipe, was delivered to each flume tank with a constant discharge providing a mean flow velocity of 1.40 ± 0.05 l s⁻¹ and a mean speed of 9.3 ± 0.3 cm s⁻¹. Therefore, flow velocity on the ramp was close to that used on the eel ladders of dams (Gosset et al., 1994; Legault et al., 1990; Rigaud et al., 1988) and did not limit the swimming capacity and ramp climbing capacity of the eels (McCleave, 1980). Each tank was equipped with upstream and downstream traps. The upstream trap was an 80-cm-long ramp lined with tufts of synthetic brushes (Legault, 1992). This ramp was inclined at a 45° angle and led to a removable net which allowed recuperation of

upstream ramp climbers. Preliminary experiments allowed determination of synthetic brush clearance in order to optimize climbing of both eel stages: this was estimated as 12.5 mm for elvers and 35 mm for yellow eels. A specific wriggling activity was required to go into the upstream trap. The downstream trap was constructed as an 80-mm diameter pipe falling into a removable net.

First set of experiments

A first series of experiments (Experiment 1, 2 and 3) were run in June 2005 in order to test our experimental device. The range of recorded water temperature was 20–26 °C. A total of 345 elvers from 56 to 160 mm and 122 yellow eels from 251 to 393 mm were used. The upstream ramp climbing activity was tested during a single trial for each experiment. Experiment 1 tested the effects of water flow presence on the ramp on elvers and yellow eels. Experiment 2 tested the duration of the trial (6 h or 30 h) on elvers. Experiment 3 tested the climbing activity of yellow eels over 30 h (Table 1). The percentage of upstream climber eels during the single trial was recorded.

Locomotor behavior experiment

After these preliminary experiments, a large-scale trial was performed in May and June 2006 in order to further investigate the locomotor activity of individual eels at two different eel life history stages.

Description of the experimental protocol

A total of 405 elvers from 70 to 129 mm body length (86 ± 14.2 mm) and 180 yellow eels from 264 to 336 mm (305 ± 15.1 mm) were used to test individual locomotor behavior. Eels were individually tagged, as described in the Morphometric characters and eel tagging section. We tested each eel stage successively: the experiment with yellow eels started on May 22 and ended on May 30, 2006. The experiment with elvers started on June 8 and ended on June 16, 2006. Water temperature has been recorded every 30 min during the period of experimentation. The range of recorded water temperature was 20–24 °C.

Two different eel densities were tested in order to ensure density-dependent process were not modifying the locomotor behavior (Bardonnnet et al., 2005; Glova, 2002). Elver densities tested were 12 eels m⁻² (25 elvers per tank) and 50 eels m⁻² (110 elvers per tank) and yellow eel densities tested were 6 eels m⁻² (10 yellow eels per tank) and 30 eels m⁻² (50 yellow eels per tank). In our study, biomass densities were deliberately under the threshold density values inducing density-dependent escapement, estimated between 42 to 83 juvenile (100 to 199 mm) eels m⁻² in replicate channels (Glova, 2002). To avoid any possible “flume tank effect”, we randomly assigned each tank to one of the two densities tested. Thus, three replicates were performed simultaneously for each density (Table 2).

Following preliminary tests, eels were kept in the flume tanks 22 h before opening the traps. This procedure avoided accidental catches due to exploratory

behavior. Three successive trials were performed in order to assess the behavioral consistency of each individual eel (see the Eel behavior classification section). Eels were put in tanks at 16:00 (day 0). Traps were set at 14:00 (day 1) and trapping ran for 24 h. At 14:00 (day 2) eels were removed from traps and were identified. Two hours later, at 16:00 (day 2), they were put back to the middle of their tank. Then we repeated the same process (22 h for acclimatizing and 24 h with traps open) two times successively. The ramp was rinsed before and between each trial in order to avoid attraction of eels due to the smell acquired from previous use.

Eel behavior classification

We tested the individual consistency of the upstream climbing behavior by returning the eels found in traps with eels that stayed in the middle of the tank two times successively. At the end of the experiment, individual identification allowed individual eel classification according to behavioral consistency. Eels climbing upstream three times were considered to have exhibited significant consistency of upstream locomotor activity and were classified as “upstream climbers”. In contrast, eels remaining in the channel the entire experiment, often hidden under shelters, were considered to have exhibited consistent locomotor inactivity and were called “inactive”. Proportions of these two consistent behaviors were compared within the elver and yellow eel stages. The aim of this classification was to separate two extreme opposite locomotor behaviors. We did not include eels caught in the downstream trap in our analysis since those downstream drifters could be either locomotory active or inactive.

Thyroid hormone assay

Thyroid hormone (T₃ and T₄) levels were measured in whole-body extracts of a subsample of elvers and in plasma of a subsample of yellow eels, at the end of the locomotor behavior experiment (Locomotor behavior experiment section).

Morphometric characters of subsampled assayed eels

For elvers, all inactive eels (n=15) and a sample of upstream climber eels (n=50) randomly collected from each replicate tank were used for hormone extraction. For yellow eels, all upstream climber eels (n=9) and a sample of inactive eels (n=16) randomly collected from each replicate tank were used for plasma hormone measures. These eel subsamples for radioimmunoassay (RIA) were deliberately selected with no significant body length difference between upstream climbers and inactive eels in order to avoid interference between body length and thyroid hormone levels.

Elver hormone extraction

The extraction procedure was previously described in Edeline et al. (2005a). Elvers were weighed to the nearest 10⁻³ g, individually stored in cryotubes and then were frozen at -20 °C until extraction. Extraction was performed in

Table 1
First set of experiments on elver and yellow eel climbing activity

Experiment name	Eel life stage	Length range (mm)	Mean length (mm)	Initial eel number per tank	Initial eel density (eel m ⁻²)	Number of tank replicates	Water flow on the ramp	Experimental time (h)	Eel loss	Ramp climbing activity (%)
Experiment 1 2005	Elver	56–80	64.95	60	34	3	No	24	25.60%	36.60
				60	34	2	Yes	24	21.70%	98.10
	Yellow eel	251–393	305.93	20	11	3	No	24	5%	3.50
				20	11	2	Yes	24	12.50%	22.90
Experiment 2 2005	Elver	96–142	116.83	15	9	1	Yes	6	NM	46.70
				30	17	1	Yes	30	20%	80
	Elver	73–160	117.33	30	17	1	Yes	6	–	76.70
				30	17	1	Yes	30	10%	90
Experiment 3 2005	Yellow eel	252–299	290.09	22	13	1	Yes	30	0%	18.20

First set of experiments on eel climbing activity have been run in experimental flumes. Percentage of loss was calculated from the initial eel number. Percentage of activity was calculated from the recovered eel number at the end of the experiment. The upstream ramp climbing activity was tested during a single trial for each experiment. In Experiment 1, the effect of water flow on the ramp on the climbing activity has been tested on elvers and yellow eels over a period of 24 h. In Experiment 2, the duration of the experiment was tested by comparing the percentage of activity after 6 and 30 h on elvers, at two density levels. A third experiment tested the activity of yellow eels over 30 h. NM=not measured.

Table 2
Locomotor behavior of *A. anguilla* elvers and yellow eels per flume tank

Eel life history stage	Initial tank eel density	Initial eel number	Final eel number	Inconsistent behavior (eel number)	Consistent behavior (eel number)		Tank effect on locomotor behavior		Density effect on locomotor behavior	
					Active	Inactive	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>
Elvers	50 eels m ⁻²	110	16*	8	5	3	5.239	0.073	0.71	0.701
	50 eels m ⁻²	110	58*	18	35	5	0.661	0.718		
	50 eels m ⁻²	110	91	34	54	3	1.291	0.524		
	12 eels m ⁻²	25	17	5	11	1	0.093	0.955		
	12 eels m ⁻²	25	11	2	8	1	0.627	0.731		
	12 eels m ⁻²	25	22	8	12	2	0.358	0.836		
	Total	405	215	75	125	15				
Yellow eels	30 eels m ⁻²	50	48	7	2	39	0.26	0.878	0.668	0.716
	30 eels m ⁻²	50	49	5	2	42	0.747	0.688		
	30 eels m ⁻²	50	34	6	4	24	1.787	0.409		
	6 eels m ⁻²	10	9	2	0	7	0.377	0.828		
	6 eels m ⁻²	10	10	1	0	9	0.635	0.635		
	6 eels m ⁻²	10	7	2	1	4	1.515	0.469		
	Total	180	157	23	9	125				

The locomotor behavior consistency of elvers and yellow eels has been tested in experimental flumes. Eels climbing upstream three times were considered to have exhibited significant consistency of upstream locomotor activity and were classified as “upstream climbers”. In contrast, eels remaining in the channel the entire experiment, often hidden under shelters, were considered to have exhibited consistent locomotor inactivity and were called “inactive”. Eels not falling into either of these categories were labeled “inconsistent”. Two different densities and three replicates were used during the locomotor behavior experiment. *Eel loss was due to technical problem unrelated to the experimental device (see the text). The tank and density effect on elver and yellow eel locomotor behavior were tested with a Pearson’s χ^2 test, all *df*=2 (Zar, 1996).

cryotubes in 0.9 ml ice-cold absolute ethanol containing 1 mM 5-Propyl-2-Thiouracil (Sigma) (EtOH-PTU). PTU was used to block endogenous deiodinase activity (Denver, 1993). Homogenization was carried out for 2 min using an Ultra-Turrax homogenizer (Labo Moderne, Paris). The blades of the homogenizer were rinsed with 0.3 ml ice-cold EtOH-PTU. The rinse was added to the homogenate, which was then sonicated for 20 s with a Vibra Cell 72434 sonicator (Biolock). After centrifugation at 2960×*g* for 20 min at 4 °C, the supernatant was kept and the pellet was re-extracted in 0.3 ml ice-cold EtOH-PTU by 20 s sonication. After a second centrifugation, both supernatants were pooled and centrifuged at 2960×*g* for 5 min at 4 °C. The supernatant was vacuum dried at 37 °C for 12 h in a Savant SVC 100 H Speed Vac. Samples were reconstituted by sonication in 800 µl of ice-cold phosphate-buffered saline solution, pH 7.4, containing 1 mM PTU. After centrifugation at 5920×*g* for 20 min at 4 °C, they were analyzed for T₄ and T₃ content by radioimmunoassays.

Yellow eel plasma samples

Yellow eels were anesthetized in a solution of Acetylenol (0.6 ml l⁻¹) and killed by decapitation. Blood samples were collected in heparinized tubes on ice and plasma was separated by centrifugation and stored at -20 °C.

Radioimmunoassays (RIAs)

Thyroid hormones (T₄, T₃) levels were measured in whole-body extracts of a subsample of elvers and in plasma of a subsample of yellow eels using commercial RIA kits for total T₄ and total T₃ (Cis Bio International, Gif sur Yvette) as described by Edeline et al. (2004). Briefly, after addition of sample or standard and radiolabeled hormone to antiserum-coated tubes, tubes were incubated at 37 °C for 2 h and decanted. The radioactive fraction bound to the tube was counted in a gamma counter (LKB 1272 Cline Gamma). The bounded radioactive fraction (B) was expressed as a percentage of the maximal bound radioactive fraction (B₀), which was obtained with no addition of cold TH in the antiserum coated tubes. Percentage B:B₀ was inversely proportional to the amount of cold TH in samples, which was calculated from the standard dilution curve parameters. For elvers, individual whole-body T₄ and T₃ levels were measured in duplicate in both assays (respectively 75 µl and 200 µl) and expressed as ng hormone per g wet body mass. For yellow eels, individual plasma T₄ and T₃ levels were measured in duplicate in both assays

(respectively 20 µl and 100 µl) and expressed as ng hormone per ml plasma. Maximum intra-assay variation was 7.6% (elvers) and 3.7% (yellow eels) for T₄ and 7.0% (elvers and yellow eels) for T₃. Inter-assay variation, given by the manufacturer, was estimated to range between 6.5 to 10.1% for T₃ and 4.6 to 14.3% for T₄.

Eel aging

We used otoliths (sagitta) for aging the same subsample of yellow eels (*n*=25) used in the thyroid hormone study (Daverat et al., 2006; Mounaix and Fontenelle, 1994). Briefly, otoliths were extracted, cleaned and embedded in resin. Otoliths were sectioned on the sagittal plane by fine grinding until the core was exposed. The otolith surface was then polished with 1 µm and 0.05 µm alumine paste, etched with 10% EDTA and finally were stained with 5% toluidine blue to enhance the annuli (Adam, 1997). Age of the specimens was determined by counting the number of blue stained annuli after the nucleus (Frost, 1945). Growth rate was estimated as (body length)/age and was expressed in mm year⁻¹. Such analysis could not be performed on elvers since otoliths were not removed prior to TH extraction.

Statistics

All statistics were performed using R software (R foundation core team, 2005). Data are expressed as means±standard deviation (*n*=number of fish). The statistical significance was accepted for *P*<0.05. Within the consistent locomotor behavior group (consistency), Pearson’s χ^2 test was used to compare the proportions of upstream climbers to the proportions of inactive eels for each stage, and the proportions of upstream climbers between stages. The effect of eel tank and eel density were tested with a Pearson’s χ^2 test. The eel density effect was tested for both stages and the tank effect was also tested for each density. The differences of individual body length, body condition, growth rate and TH levels between groups were tested with a non-parametric Kruskal–Wallis test. The correlation between individual T₃ and T₄ levels was tested with a Pearson’s correlation test. The statistic of both the Kruskal–Wallis test and the Pearson’s correlation test is represented by the symbol χ^2 (Zar, 1996).

Results

First set of experiments

These experiments tested upstream ramp climbing activity during a single trial. In Experiment 1, the effect of water flow on the ramp on the climbing activity has been tested on a total of 300 elvers and 100 yellow eels over a period of 24 h. The water flow had an attracting effect for both stages, as indicated by higher percentage of climbing activity when the water flow was present. Yellow eel percentage of climbing activity was smaller than that of elvers, in both presence (23% versus 98%) or absence (3.5% versus 37%) of the water flow.

According to the results of this first experiment, water flow was set up for all the following experiments. In Experiment 2, the duration of the experiment was tested on 45 elvers, by comparing the percentage of climbing activity after 6 and 30 h, at two density levels. Data indicated a higher percentage of climbing activity after 30 h (80–90% versus 47–77%). A third experiment tested the climbing activity of 22 yellow eels over 30 h. The results confirmed the low climbing activity at this stage (18%). For details, see Table 1.

Locomotor behavior experiment: Consistent and inconsistent locomotor behaviors

After these preliminary experiments, a large-scale trial was performed in order to further investigate the individual locomotor activity at both stages. This experiment was performed on individually tagged elvers and yellow eels (see Materials and methods). Eels were submitted to three successive climbing trials, in order to test the consistency of the locomotor behavior.

We also studied the possible physiological mechanisms involved in the individual and stage-dependent behavioral variability.

A total of 215 of the original group of 405 elvers and 157 of the original group of 180 yellow eels were collected in the flume tanks at the end of the 8-day-long experiment (Table 2). An identified external technical problem with the water circulating system of two tanks during the experiment led to the loss of 97 elvers from the original 405. However, 23% of elvers ($n=93/405$) and 13% of yellow eels ($n=23/180$) were lost for unknown reasons during the experiment, possibly by cannibalism or escape.

Tank and density effect on locomotor behavior

There was no tank effect on locomotor behavior in both elvers and yellow eels (Pearson's χ^2 test, all $P>0.05$, Table 2). Eel density had no significant effect on locomotor behavior in both elvers and yellow eels (Pearson's χ^2 test, elvers: $\chi^2=0.71$, $df=2$, $P=0.701$ and yellow eels: $\chi^2=0.668$, $df=2$, $P=0.716$).

Consistent versus inconsistent behavior

Consistent locomotor behaviors (consistent upstream climbing activity or consistent inactivity during the three successive trials) were dominant over inconsistent behavior (upstream climbing activity once or twice during the three trials) for both stages; they represented 65.1% ($n=140$) of elvers and 85.3% ($n=134$) of yellow eels (Table 2 and Fig. 2).

Consistent locomotor behaviors

Consistent upstream climbing behavior in elvers (58.1%, $n=125$) was significantly more frequent than consistent inactivity (7%, $n=15$, Pearson's χ^2 test, $\chi^2=40.193$, $df=1$, $P<0.001$).

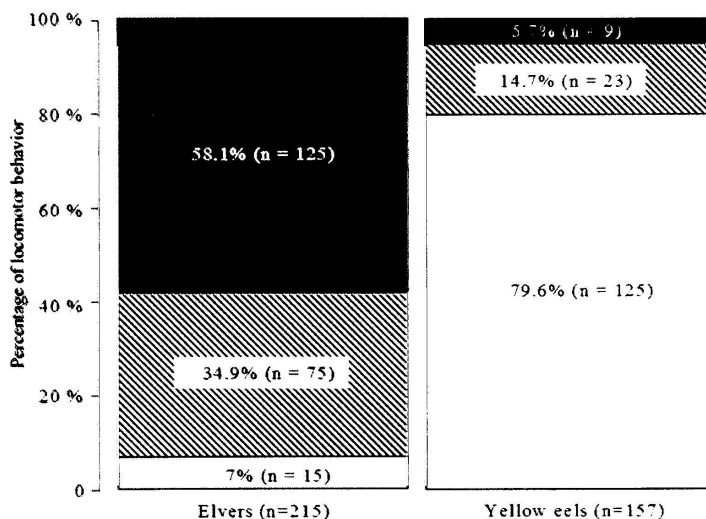


Fig. 2. Locomotor behavior of *A. anguilla* elvers and yellow eels. The locomotor behavior consistency of eels has been tested in experimental flumes. For eel behavior classification, see legend of Table 2. Black bar=upstream climbing activity, striped bar=inconsistent behavior and white bar=inactivity. For detailed statistics, see the Results section.

In contrast, in yellow eels, consistent inactive behavior was significantly higher (79.6%, $n=125$) than consistent upstream climbing behavior (5.7%, $n=9$, Pearson's χ^2 test, $\chi^2=63.969$, $df=1$, $P<0.001$). Behaviors were significantly different between the two stages (Pearson's χ^2 test, $\chi^2=210.513$, $df=2$, $P<0.001$). Consistent upstream climbing behavior was greater for elvers than for yellow eels (Fig. 2).

Relationships between morphometric characters and upstream locomotor behavior

Within the consistent behavior group, body condition had a significant effect on elver locomotor activity: upstream climber elvers had significantly higher body condition (0.79 ± 0.18 , $n=125$) than inactive elvers (0.68 ± 0.14 , $n=15$) (Kruskal–Wallis, $\chi^2=6.383$, $df=1$, $P=0.0115$). Body length between these groups was not significantly different (Kruskal–Wallis, $\chi^2=0.012$, $df=1$, $P=0.911$). For yellow eels, body length had a significant effect on locomotor activity: upstream climber yellow eels had significantly lower body length (295.3 ± 8.9 mm, $n=9$) than inactive eels (306.58 ± 15.40 mm, $n=125$) (Kruskal–Wallis, $\chi^2=6.266$, $df=1$, $P=0.012$). Body condition of the upstream climber yellow eels (1.29 ± 0.16) was slightly but not significantly lower than inactive yellow eels (1.32 ± 0.11) (Kruskal–Wallis, $\chi^2=0.27$, $df=1$, $P=0.603$) (Fig. 3).

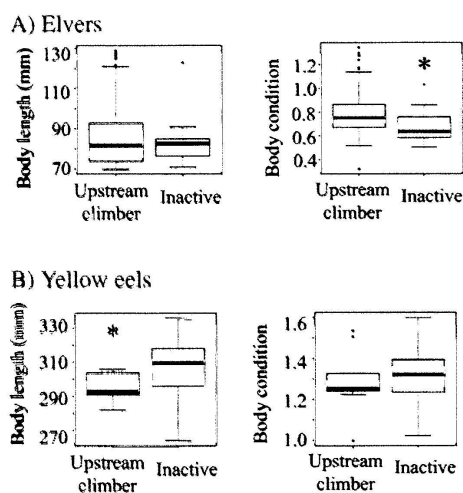


Fig. 3. Morphometric characters of *A. anguilla* elvers (A) and yellow eels (B) depending on locomotor activity. Body condition was calculated as (body mass) $(10^6)/(\text{body length})^3$, where body length was expressed in mm and body mass was expressed in g. The locomotor behavior consistency of eels has been tested in experimental flumes. For eel behavior classification, see legend of Table 2. Results are presented as boxplots showing the lower quartile, median and upper quartile values (R software, package Graphics). For elvers (A), $n=125$ upstream climbers and $n=15$ inactive eels. For yellow eels (B), $n=9$ upstream climbers and $n=125$ inactive eels. The differences of individual body length and body condition between upstream climbers and inactive eels were tested with a Kruskal–Wallis non-parametric test ($*P<0.05$) (Zar, 1996). For detailed statistics, see Results section.

Relationships between thyroid hormone levels and upstream locomotor behavior

Morphometric characters of subsampled assayed eels

Mean body length of the eel subsamples for hormone assays was 79 ± 8.0 mm in upstream climber elvers ($n=50$) and 83.6 ± 12.5 mm in inactive elvers ($n=15$). It was 295 ± 9 mm in upstream climber yellow eels ($n=9$) and 304 ± 17 mm in inactive yellow eels ($n=16$). These subsamples for thyroid hormone assays were selected with no significant body length difference between upstream climbers and inactive eels in order to avoid interference between body length and thyroid hormone levels (Kruskal–Wallis, elvers: $\chi^2=2.582$, $df=1$, $P=0.108$; yellow eels: $\chi^2=2.616$, $df=1$, $P=0.106$). No significant difference was neither found for body mass (Kruskal–Wallis, elvers: $\chi^2=0.005$, $df=1$, $P=0.944$; yellow eels: $\chi^2=4.154$, $df=1$, $P=0.0515$) nor body condition (Kruskal–Wallis, elvers: $\chi^2=2.572$, $df=1$, $P=0.109$; yellow eels: $\chi^2=0.926$, $df=1$, $P=0.336$). For yellow eels, age, as determined by otolithometry, did not differ between the two groups (mean age: 4.33 ± 0.71 years for upstream climber and 4.37 ± 0.62 in inactive yellow eels), indicating similar growth rates between upstream climber (69.44 ± 9.12 mm year $^{-1}$) and inactive yellow eels (70.56 ± 8.96 mm year $^{-1}$) (Kruskal–Wallis, elvers: $\chi^2=2.572$, $df=1$, $P=0.109$; yellow eels: $\chi^2=0.206$, $df=1$, $P=0.65$).

Thyroid status of elvers

Covariations of T_3 and T_4 in each sample of elver whole-body extracts are shown in Fig. 4. Higher individual values for both T_3 and T_4 were observed in upstream climbers (Fig. 4). Means of whole-body T_4 levels were 7.32 ± 4.17 ng g $^{-1}$ in upstream climber elvers and 4.60 ± 2.12 ng g $^{-1}$ in inactive elvers. Whole-body T_3 levels were 2.21 ± 1.08 ng g $^{-1}$ in upstream climber elvers and 1.46 ± 0.72 ng g $^{-1}$ in inactive elvers. Whole-body total TH levels were 9.53 ± 4.93 ng g $^{-1}$ in upstream climber and 6.06 ± 2.66 ng g $^{-1}$ in inactive elvers. Thyroid hormone ratios ($T_3:T_4$) were 0.34 ± 0.11 in upstream climber and 0.33 ± 0.10 in inactive elvers (Fig. 4). Upstream climber elvers had significantly higher T_3 , T_4 and (T_3+T_4) levels than inactive elvers (Kruskal–Wallis, T_3 : $\chi^2=7.612$, $df=2$, $P=0.022$, T_4 : $\chi^2=6.341$, $df=2$, $P=0.042$ and (T_3+T_4): $\chi^2=7.013$, $df=2$, $P=0.03$) while thyroid hormone ratios ($T_3:T_4$) were not significantly different (Kruskal–Wallis, $\chi^2=0.016$, $df=2$, $P=0.992$).

Thyroid status of yellow eels

Covariations of T_3 and T_4 in each yellow eel plasma sample are shown in Fig. 5. For similar T_4 levels, higher individual T_3 levels were observed in upstream climbers (Fig. 5). Mean plasma T_4 levels were 44.12 ± 11.50 ng ml $^{-1}$ in upstream climber yellow eels and 40.45 ± 14.98 ng ml $^{-1}$ in inactive yellow eels. Mean plasma T_3 levels were 19.52 ± 5.37 ng ml $^{-1}$ in upstream climber yellow eels and 11.38 ± 6.51 ng ml $^{-1}$ in inactive yellow eels. Plasma total TH content was 63.64 ± 14.68 ng ml $^{-1}$ in upstream climber yellow eels and 51.83 ± 19.47 ng ml $^{-1}$ in inactive yellow eels. Thyroid hormone ratios ($T_3:T_4$) were 0.45 ± 0.19 in

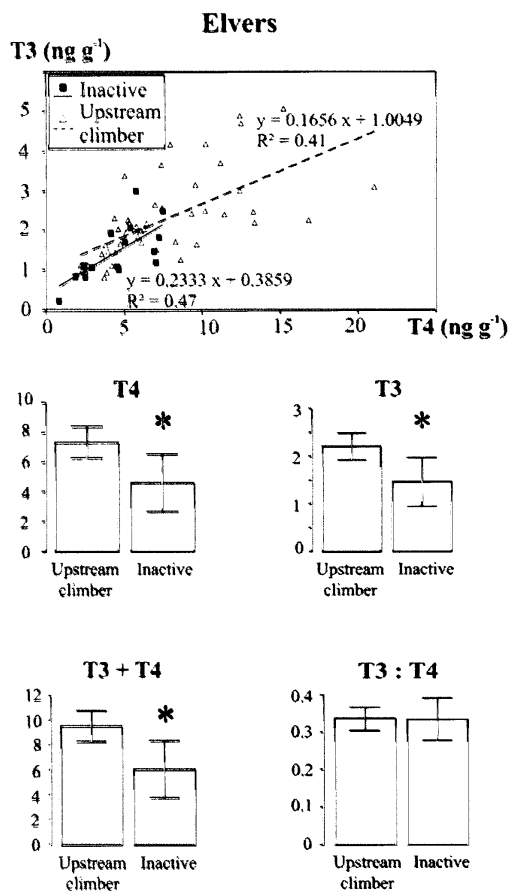


Fig. 4. Thyroid hormone body content of *A. anguilla* elvers. Whole-body thyroid hormones were extracted in ethanol-PTU (see Materials and methods). T_3 and T_4 were measured by radioimmunoassays (RIAs). $T_3 + T_4$ and $(T_3:T_4)$ ratio were calculated. For eel behavior classification, see legend of Table 2. RIAs were performed on body extracts from all inactive eels ($n=15$) and from a subsample of active eels ($n=50$). Results are expressed as ng hormone per g of body mass and presented as individual values (upper graph) or means \pm SD (histograms). The correlations between individual T_3 and T_4 levels for both upstream climbers and inactive eels were tested with a Pearson's correlation test. The differences of mean TH levels between upstream climbers and inactive eels were tested with a Kruskal–Wallis non-parametric test ($*P<0.05$) (Zar, 1996). For detailed statistics, see Results section.

upstream climber yellow eels and 0.29 ± 0.15 in inactive yellow eels (Fig. 5). T_3 levels and thyroid hormone ratios ($T_3:T_4$) were the only significantly different factors between upstream climber yellow eels and inactive yellow eels. Upstream climber yellow eels had significantly higher T_3 levels and thyroid hormone ratios ($T_3:T_4$) than inactive yellow eels (Kruskal–Wallis, T_3 : $\chi^2=7.6955$, $df=1$, $P=0.0055$ and $(T_3:T_4)$ ratios: $\chi^2=5.003$, $df=1$, $P=0.025$) while T_4 and (T_3+T_4) levels were not significantly different (Kruskal–Wallis, T_4 : $\chi^2=0.3205$, $df=1$, $P=0.571$ and (T_3+T_4) : $\chi^2=2.3365$, $df=1$, $P=0.126$).

Complementary experiment

An additional experiment was performed in June 2006 on 600 elvers and 60 yellow eels (body length range: 59–63 mm and 278–329 mm, respectively). A 2-mm mesh size net was placed on the top of the flume tanks. The range of recorded water temperature was 19–23 °C. The upstream swimming activity was tested during a single trial as for the first set of experiments over a period of 23 h. Results indicated a higher percentage of upstream climbers for elvers (87%) than for yellow eels (28%), in agreement with the inter-stage difference observed in the first experiments and in the locomotor behavior experiment. The presence of the net reduced the loss of elvers to 12%, as compared to 23% in the locomotor behavior experiment, and 10–26% in the first set of experiments. Similarly, it reduced the loss of yellow eels to 2%, as compared to 13% in locomotor behavior experiment, and 0–13% in the first

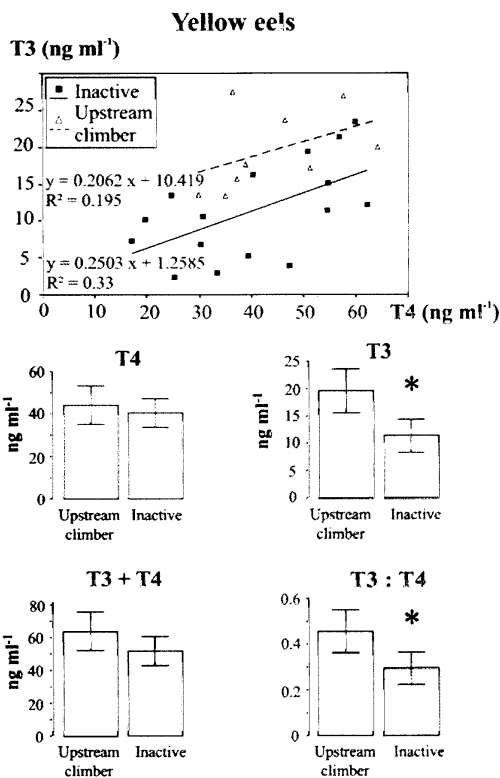


Fig. 5. Thyroid hormone plasma levels of *A. anguilla* yellow eels. T_3 and T_4 were measured by radioimmunoassays (RIAs). $T_3 + T_4$ and $(T_3:T_4)$ ratio were calculated. For eel behavior classification, see legend of Table 2. RIAs were performed on all active eels ($n=9$) and a subsample of inactive eels ($n=16$). Results are expressed as ng hormone per g of body mass and presented as individual values (upper graph) or means \pm SD (histograms). The correlation between individual T_3 and T_4 levels for both upstream climbers and inactive eels were tested with a Pearson's correlation test. The differences of mean TH levels between upstream climbers and inactive eels were tested with a Kruskal–Wallis non-parametric test ($*P<0.05$) (Zar, 1996). For detailed statistics, see Results section.

experiments. Loss was still higher for elvers than yellow eels as in the previous experiments, possibly by cannibalism or by remaining escape.

Discussion

In the present study, we characterized individual locomotor behavior of freshwater eels using a new experimental approach that mimicked eel ladders. The results showed that elvers were predominantly “upstream climbers” whereas yellow eels were predominantly “inactive”. Measurement of several morphometric characters and thyroid hormones in individuals of both eel stages suggested that upstream activity was related to good physiological condition in elvers, but to stress conditions in yellow eels.

Original experimental protocol

The experiment was carried out in a 4-m-long flume tank, filled with circulating water. A ramp lined with tufts of synthetic brushes, located at the upstream side, required a specific active wriggling behavior to be climbed. This ramp climbing behavior mimicked conditions that eels would experience during their upstream ascent that involved being able to swim up the eel ladders that were found at dams (Briand et al., 2002; Legault, 1992). In this study, locomotor activity was defined as upstream ramp climbing behavior whereas locomotor inactivity was defined as settling in the middle of the tank, mainly in shelters. This experimental device was efficient for separating locomotory active eels from the others. The same kind of procedure was used in the field in order to compare locomotor activity between eels caught climbing waterfalls with eels caught below waterfalls (Castonguay et al., 1990).

Beside loss via accidental technical reasons, up to 26% of elvers and 13% of yellow eels were lost by unidentified reasons during the locomotor behavior experiment as well as during the first set of experiments. This loss could be reduced to 12% for elvers and 2% for yellow eels in a complementary experiment with nets covering the flume tanks. The remaining loss for elvers could be due to escape (despite of the net) or cannibalism. Many cases of cannibalism have been observed within eel species, both in experimental and field studies (Bardonnnet et al., 2005; Degani and Levanon, 1983; Knights, 1987), so that we cannot rule out this possibility even if we did not find any trace of it. Since escape could be considered as intense locomotor activity such as ramp climbing, missing elvers would further reinforce the conclusion of dominant upstream climbing behavior at this stage.

A novel aspect of our experiment was to test consistency of locomotor activity. By returning the upstream climber eels with the other eels two times it allowed determination of individual consistency of locomotor behavior. Significant consistency was determined by repetition of behavior in 100% of trials. Since this consistent upstream climbing activity could be considered as extreme locomotor activity, it enabled a reliable extrapolation for migratory (upstream climber) and settlement (inactive) behaviors in the eel colonization processes.

Eel origin

Elvers were sampled at the Enfreneaux Dam on the Sèvres Niortaise River (France) meanwhile yellow eels were captured by fishermen in Grand Lieu Lake (France). Due to population collapse, it was impossible to collect enough eels for both stages from a unique original site. We purposefully chose to select a unique location for each stage in order to increase the relevance of intra-stage comparisons. Nevertheless, we chose both sampling sites as located upstream the tidal limit in freshwater, meaning that all eels had previously exhibited positive rheotactic swimming behavior. There was no evidence that the difference of sampling site location could influence experimental locomotor behavior although we cannot deny this possibility.

Eel density effect

During the present study, we observed no density effect on either locomotor behavioral consistency or upstream climbing activity in both elvers and yellow eels. Other experimental studies on European eel demonstrated that some locomotor behaviors could be density dependent. For instance, density effect on glass eel survival, growth, movement and shelter use were studied under experimental conditions by Bardonnnet et al. (2005). In our study, densities were deliberately under threshold density values inducing density-dependent escapement. Further experimental studies could address the effect of higher densities on individual locomotor behavior.

Stage-specific predominant behaviors

The first series of experiments indicated a difference in upstream climbing activity between eel life history stages, the percentage of climbers as measured in a single trial, being higher in elvers than in yellow eels. These results were confirmed in the locomotor behavior experiment. Indeed, this study demonstrated that elvers were predominantly upstream climbers (58.1% of a total of 215 elvers), whereas yellow eels were predominantly inactive (79.6% of a total of 157 yellow eels) in our experimental set-up with three successive trials on individually tagged eels.

Considered at a larger scale, our results may indicate that a majority of elvers exhibited upstream migratory behavior whereas a majority of yellow eels exhibited sedentary behavior. Most studies on movements of yellow eels in the field used telemetry (Baras et al., 1998) or capture–recapture (Laffaille et al., 2005). For instance, individual movements of yellow eels were followed by telemetry by Baras et al. (1998) showing that they predominantly exhibited sedentary behavior. Laffaille et al. (2005) analyzed the movement of yellow eels over the long-term, using an 8-year mark-recapture program on European eels in a small French catchment. They concluded that yellow eels larger than 200 mm may adopt a sedentary lifestyle in freshwater area. Our study brought new experimental evidence and reinforced this conclusion that the majority of yellow eels exhibited consistent inactive locomotor behavior, at least at the

time scale of days. By using an abundance and modeling approach, Ibbotson et al. (2002) suggested that age-dependent dispersion would be a good model for describing the colonization of freshwaters by catadromous eels in the Severn River system. The data on the distribution of differently aged eels indicated that elvers followed an initial rapid dispersion into freshwaters and it was followed by a much slower dispersion rate for older yellow eels. However, very few studies have been done on elver dispersal. Our investigation, focused on individual movement of both elvers and yellow eels, sampled above the tidal limit, supported the Ibbotson et al. (2002) hypothesis.

Yellow eel movements may differ among seasons and may be influenced by various environmental factors (Oliveira, 1997). We chose to run the experiment in late May and June, since this period represents the eel migration activity peak observed in the field (Feunteun et al., 2003; Legault, 1994; Moriarty, 1987; Tesch, 1977; Vollestad and Jonsson, 1988). Our experiments used natural river water in order to respect environmental water quality and temperature conditions. Thus, water temperature corresponded to field temperature and did not limit eel locomotor activity (Baras et al., 1998; Dou et al., 2003; Edeline et al., 2006; Kim et al., 2006; Lobon-Cervia et al., 1995; Walsh et al., 1983).

Inter-individual and individual behavioral plasticity

Our study supported the hypothesis that the predominant locomotor behavior of elvers and yellow eels was stage-dependent since elvers were predominantly upstream climbers whereas yellow eels were predominantly inactive. Nevertheless, it is important to note that these two opposite behaviors were exhibited in both stages. Indeed, besides the 58.1% of consistent upstream elver climbers, we identified 7% of consistent inactive elvers. Conversely, in yellow eels, besides the 79.6% of consistent inactive eels, there were 5.7% consistent upstream climbers. Yellow eel active locomotor behavior has also been observed in field studies, for instance in American eel *Anguilla rostrata* (Oliveira, 1997). We can conclude that both stages may express a high inter-individual behavioral plasticity.

Moreover, although we focused on opposite extreme consistent behaviors in our study, we also found a continuum of corresponding inconsistent alternative behaviors. They represented 34.9% of elvers and 14.7% of yellow eels. These inconsistent behaviors gave evidence of an individual plasticity, which could reveal the possibility of expressing different behaviors according to biotic and abiotic conditions. High behavioral plasticity has been suggested in eel to explain the variability of its distribution and habitats (Feunteun et al., 2003).

Thus, our study demonstrated the existence of various plasticity levels: inter-stage (between elvers and yellow eels) and intra-stage with both inter-individual and individual plasticity. In order to investigate further the possible physiological factors involved in behavioral inter-stage and inter-individual plasticity, we analyzed the biological parameters (morphometric characters and thyroid hormone levels) that could explain these different behaviors.

Stage-dependent impact of morphometric characters on upstream migration

Upstream climber elvers had significantly higher body condition than inactive elvers. Body length was not significantly different between these groups. This corroborated with previous results from glass eel field studies, suggesting that early settling individuals have a significantly lower body condition compared to estuarine migrants (Edeline et al., 2004). Body condition, which indicated the energetic stores, was considered a good proxy of physiological condition (Edeline et al., 2006; Kawakami et al., 1999). It may directly affect locomotor behavior by providing the energy and metabolites necessary for active swimming.

Results were strikingly different for yellow eels. Ramp climber yellow eels had significantly lower body length than inactive eels. They also had lower body condition than inactive eels but the difference was not significant. Accordingly, in American yellow eel *A. rostrata*, Castonguay et al. (1990) found that yellow eels caught climbing waterfalls (migratory) were in lower condition than yellow eels caught below waterfalls (sedentary). Our results indicated that mechanisms underlying upstream climbing behavior were strongly stage dependent, weakest elvers being sedentary whereas weakest yellow eels being migrants. In the field, the smaller size of active yellow eels could result from a lower growth rate and might be reflective of unfavorable environmental conditions. Age analyses on the subsample of yellow eels showed no significant difference of growth rate between upstream climbers and inactive eels. Nevertheless, if we hypothesized that eel predominant behavior switched from a migrating behavior to a sedentary behavior during the last two years of these yellow eels, our scale of observation might not have permitted a reliable interpretation on eel growth rate differences. Further analysis should be done to decipher eel growth rate variability at an intra-year scale.

Our results showed that elver and yellow eel upstream migration may be influenced by body length and body condition and thus be linked to environmental factors. However, favorable environmental conditions would have opposite effects on each stage, favoring upstream migration for elvers but settlement for yellow eels. Body length and body condition may also be influenced by genetic variability as indicated by recent studies (Maes et al., 2005; Pujolar et al., 2005, 2006).

Stage-dependent mechanisms of thyroid hormone increase

Eel subsamples for RIA were deliberately selected with no significant body length difference between upstream climbers and inactive eels for both elvers and yellow eels in order to avoid an interference between body size and thyroid hormone levels. In elvers, there was a significant difference between upstream climbers and inactive eels for T_3 , T_4 and total thyroid hormones (T_3+T_4), therefore indicating a higher thyroid gland activity for climbers. There was no change in $T_3:T_4$ ratio between the groups, which signified that deiodination activity was not different between upstream climbers and inactive elvers.

Since individual assay at the elver stage was an original approach, no direct comparison can be made with any existing study. Nevertheless, some data on the preceding eel life history stage (glass eels) showed that rheotactic behavior was linked to high thyroid hormone level and high body condition in glass eel (Edeline et al., 2004, 2005a, 2006). All together, this indicated that similar physiological conditions may induce migratory behaviors in both glass eel and elver stages, implying a continuity of characteristics. Upstream climber elvers have climbed the eel ladder three times, an extreme behavior mimicking the colonization of river habitats. Hence, our results strongly suggested that the activation of the thyroid gland was up-related during the colonization of river habitats by elvers.

Contrary to the elver stage, yellow eel thyroid status had previously been investigated by other authors. A relationship between waterfall climbing activity and an increase in thyroid hormone levels has been shown in yellow eels by Castonguay et al. (1990), but endocrine analyses were done on pooled blood samples. Our approach using individual assays allowed analysis of inter-individual variability. It showed that upstream climber yellow eels had significantly higher T_3 levels and thyroid hormone ratios ($T_3:T_4$) than inactive yellow eels, whereas T_4 level and total thyroid hormone (T_3+T_4) levels did not vary significantly. T_3 has been shown to have a binding affinity to THR up to 10-fold higher than that of T_4 (Bres and Eales, 1986; Darling et al., 1982). Selective increase in T_3 involved an increasing deiodination, without thyrotropic axis activation. This suggested that upstream climber yellow eels had increased deiodination, likely related to physiological stress, compared to inactive eels (Eales and Brown, 1993). The hypothesis of the stressed condition of the upstream climber yellow eels was reinforced by the observation of lower body length and slightly lower body condition, as discussed above.

Our data revealed that in both elver and yellow stages, an increase in thyroid status would be linked to upstream locomotor activity. But mechanisms would be drastically different: in upstream climber elvers, the thyrotropic axis was activated, whereas for yellow eel climbers it was due to increased deiodination, which is a physiological stress indicator.

Conclusion

During this study, we characterized individual locomotor behavior of freshwater eels using a new experimental approach. The observation of consistent ramp climbing behavior closely mimicked the eel ladder climbing behavior in the field and enabled reliable extrapolation to migratory behavior. The upstream behavior was predominant in elvers whereas inactive behavior was predominant in yellow eels. We determined the effect of morphometric characters and thyroid status on upstream climbing activity of elvers and yellow eels. Our study revealed that the physiological release factors for freshwater eel migration may be stage dependent. For elvers, high thyroid gland activity together with high body condition may be the physiological release factor for migration. In contrast, for yellow eels, physiological stress may be the release factor increasing deiodination activity in weakest eels. The identification

of predominant consistent behaviors and the observation of alternative consistent behaviors within both elver and yellow eel stages demonstrated the existence of inter-stage and intra-stage plasticity levels. Moreover, the observation of inconsistent behaviors provided evidence of an individual plasticity, which could reveal further possibility of expressing different behaviors according to biotic and abiotic conditions.

Acknowledgments

We would like to thank T. Rouault, L. Jacobs, M. Pelard, D. Mercier, R. le Barh, C. Gazeau and A. Guibert (*Cemagref*) for their technical assistance. We are grateful to J. Saderne and C. Rigaud for their help during flume tank experiments. The eel aging process was conducted by C. Gazeau, C. Rigaud and F. Daverat (*Cemagref*). S. Baloché (MNHN) and T. Bluet (Inserm) helped us during hormone extraction and Radio-immunoassays. We thank them all for their kind help. Moreover, we thank K. Limburg (State University of New York, Syracuse), P. Lambert, L. Beaulaton and M. Béguer (*Cemagref*) for critical comments and for their help during data analysis. We are grateful to the reviewers for their constructive comments, which helped us improving our manuscript. This study was partly supported by research grants from Région Aquitaine (H.I.), the Leonardo Da Vinci European programme (R.A.) and MNHN (Plan pluri-formation).

References

- Adam, G., 1997. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L. 1758): dynamique de la sous-population du lac de Grand-Lieu en relation avec les facteurs environnementaux et anthropiques. Doctorat de l'université en hydrobiologie, Université Paul Sabatier.
- Adam, G., 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. Peche Piscic.* 335, 123–132.
- Astorga, N., Afonso, J.M., Zamorano, M.J., Montero, D., Oliva, V., Fernandez, H., Izquierdo, M.S., 2005. Evaluation of visible implant elastomer tags for tagging juvenile gilthead seabream (*Sparus auratus* L.): effects on growth, mortality, handling time and tag loss. *Aquac. Res.* 36, 733–738.
- Baras, E., Jeandrain, D., Serouge, B., 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.
- Bardonnet, A., Rigaud, C., Labonne, J., 2005. Experimental study on glass eel behaviour: Influence of fish density and shelter availability. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 47–65.
- Blackwell, B.G., Brown, M.L., Willis, D.W., 2000. Relative weight (Wr) status and current use in fisheries assessment and management. *Rev. Fish Sci.* 8, 1–44.
- Bres, O., Eales, J.G., 1986. Thyroid hormone binding to isolated trout (*Salmo gairdneri*) liver nuclei *in vitro*: binding affinity, capacity, and chemical specificity. *Gen. Comp. Endocrinol.* 61, 29–39.
- Briand, C., Fatin, D., Legault, A., 2002. Role of eel odour on the efficiency of an eel, *Anguilla anguilla*, ladder and trap. *Environ. Biol. Fishes* 65, 473–477.
- Briand, C., Fatin, D., Fontenelle, G., Feunteun, E., 2003. Estuarine and fluvial recruitment of the European glass eel, *Anguilla anguilla*, in an exploited Atlantic estuary. *Fisheries Manag. Ecol.* 10, 377–384.
- Castonguay, M., Dutil, J.D., Audet, C., Miller, R., 1990. Locomotor activity and concentration of thyroid hormones in migratory and sedentary juvenile American eels. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119, 946–956.

- Chisnall, B.L., Kalish, J.M., 1993. Age validation and movement of fresh-water Eels (*A. dieffenbachii* and *A. australis*) in a New-Zealand Pastoral Stream. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.* 27, 333–338.
- Comeau, L.A., Campana, S.E., Chouinard, G.A., Hanson, J.M., 2001. Timing of Atlantic cod *Gadus morhua* seasonal migration in relation to serum levels of gonadal and thyroidal hormones. *Mar. Ecol., Prog. Ser.* 221, 245–253.
- Darling, D.S., Dickhoff, W.W., Gorbman, A., 1982. Comparison of thyroid hormone binding to hepatic nuclei of the rat and a teleost (*Oncorhynchus kisutch*). *Endocrinology* 111, 1936–1943.
- Daverat, F., Limburg, K.E., Thibaut, I., Shiao, J.C., Dodson, J.J., Caron, F., Tzeng, W.-N., Iizuka, Y., Wickström, H., 2006. Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Mar. Ecol., Prog. Ser.* 308, 231–241.
- De Luze, A., Leloup, J., 1984. Fish growth hormone enhances peripheral conversion of thyroxine to triiodothyronine in the eel (*Anguilla anguilla* L.). *Gen. Comp. Endocrinol.* 56, 308–312.
- Degani, G., Levanon, D., 1983. The influence of low density on food adaptation cannibalism and growth of eels (*Anguilla anguilla* (L.)). *Bamidgeh* 35, 53–60.
- Dekker, W., 1998. Long-term trends in the glass eels immigrating at Den Oever, the Netherlands. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 349, 199–214.
- Denver, R.J., 1993. Acceleration of anuran amphibian metamorphosis by corticotropin-releasing hormone-like peptides. *Gen. Comp. Endocrinol.* 91, 38–51.
- Dou, S., Miller, M.J., Tsukamoto, K., 2003. Growth, pigmentation and activity of juvenile Japanese eels in relation to temperature and fish size. *J. Fish Biol.* 63, 152–165.
- Dufty, A.M., Belthoff, J.R., 2001. Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. In: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A., Nichols, J.D. (Eds.), *Dispersal*. Oxford Univ. Press, New York, pp. 217–229.
- Eales, J.G., Brown, S.B., 1993. Measurement and regulation of thyroidal status in teleost fish. *Rev. Fish Biol. Fish.* 3, 199–347.
- Eales, J.G., McLatchy, D.L., 1989. The relationship between T3 production and energy balance in salmonids and other teleosts. *Fish Physiol. Biochem.* 7, 289–293.
- Edeline, E., Dufour, S., Briand, C., Fatin, D., Elie, P., 2004. Thyroid status is related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. *Mar. Ecol., Prog. Ser.* 282, 161–270.
- Edeline, E., Bardonnat, A., Bolliet, V., Dufour, S., Elie, P., 2005a. Endocrine control of *Anguilla anguilla* glass eel dispersal: Effect of thyroid hormones on locomotor activity and rheotactic behavior. *Horm. Behav.* 48, 53–63.
- Edeline, E., Dufour, S., Elie, P., 2005b. Role of glass eel salinity preference in the control of habitat selection and growth plasticity in *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol., Prog. Ser.* 304, 191–199.
- Edeline, E., Lambert, P., Rigaud, C., Elie, P., 2006. Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 331, 217–225.
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J.M., Acou, A., 2003. A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels. Towards a general theory. In: Aida, K., Tsukamoto, K., Yamauchi, K. (Eds.), *Eel Biology*. Springer-Verlag, Tokyo, pp. 191–213.
- Fontaine, M., 1975. Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. *Adv. Mar. Biol.* 13, 241–355.
- Frost, W.E., 1945. The age and growth of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere catchment area, Part I. *J. Anim. Ecol.* 14, 26–36.
- Glova, G.J., 1999. Cover preference tests of juvenile shortfinned eels (*A. australis*) and longfinned eels (*A. dieffenbachii*) in replicate channels. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.* 33, 193–204.
- 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., 2000. Size-related differences in diel activity of two species of juvenile eel (*Anguilla*) in a laboratory stream. *Ecol. Freshw. Fish* 9, 210–218.
- Gosset, G., Larinier, M., Porcher, J.P., Travade, F., 1994. Passes à poissons. Expertise, conception des ouvrages de franchissement, ed. Conseil Supérieur de la Pêche, Paris.
- Grau, E.G., 1988. Environmental influences on thyroid function in Teleost fish. *Am. Zool.* 28, 329–335.
- Hartman, K.J., Janney, E.C., 2006. Visible implant elastomer and anchor tag retention in largemouth bass. *N. Am. J. Fish. Manag.* 26, 665–669.
- Holmgren, K., Mosegaard, H., 1996. Implications of individual growth status on the future sex of the European eel. *J. Fish Biol.* 49, 910–925.
- Ibbotson, A., Smith, J., Scarlett, P., Aprahamian, M., 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshw. Biol.* 47, 1696–1706.
- Imbert, H., Beaulaton, L., Rigaud, C., Elie, P., 2007. Evaluation of visible implant elastomer as a method for tagging small European eel. *J. Fish Biol* 71 (5), 1546–1554.
- Jellyman, D.J., Glova, G.J., Todd, P.R., 1996. Movements of shortfinned eels, *Anguilla australis*, in Lake Ellesmere, New Zealand: Results from mark-recapture studies and sonic tracking. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.* 30, 371–381.
- Kawakami, Y., Mochioka, N., Kimura, R., Nakazono, A., 1999. Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid contents and immigration adaptability of Japanese glass-eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu. *Jpn. J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 238, 1–19.
- Kim, W.S., Yoon, S.J., Kim, J.W., Lee, J.A., Lee, T.W., 2006. Metabolic response under different salinity and temperature conditions for glass eel *Anguilla japonica*. *Mar. Biol.* 149, 1209–1215.
- Knights, B., 1987. Agonistic behaviour and growth in the European eel, *Anguilla anguilla* L., in relation to warm-water aquaculture. *J. Fish Biol.* 31, 265–276.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Baisez, A., Robinet, T., Acou, A., Legault, A., Lek, S., 2003. Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecol. Freshw. Fish* 12, 254–264.
- Laffaille, P., Acou, A., Guillouet, J., 2005. The yellow European eel (*Anguilla anguilla* L.) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. *Ecol. Freshw. Fish* 14, 191–196.
- Lambert, P., Sbaihi, M., Rochard, E., Marchelidon, J., Dufour, S., Elie, P., 2003. Variabilités morphologique et du taux d'hormone de croissance des civelles d'anguilles européennes (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de la Gironde au cours de la saison 1997–1998. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 368, 69–84.
- Legault, A., 1992. Study of some selectivity factors in eel ladders. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 325, 83–91.
- Legault, A., 1994. Etude préliminaire du recrutement fluvial de l'anguille. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 335, 33–41.
- Legault, A., Fontenelle, G., Gascuel, D., Rigaud, C., 1990. Les passes à anguilles en Europe. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 75, 843–844.
- Lobon-Cervia, J., Utrilla, C.G., 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.
- Maes, G.E., Raeymaekers, J.A.M., Pampoulie, C., Seynaeve, A., Goemans, G., Belpaire, C., Volckaert, F.A.M., 2005. The catadromous European eel *Anguilla anguilla* (L.) as a model for freshwater evolutionary ecotoxicology: Relationship between heavy metal bioaccumulation, condition and genetic variability. *Aquat. Toxicol.* 73, 99–114.
- Marchelidon, J., Schmitz, M., Houdebine, L.M., Vidal, B., Le Belle, N., Dufour, S., 1996. Development of a radioimmunoassay for European eel growth hormone and application to the study of silvering and experimental fasting. *Gen. Comp. Endocrinol.* 102, 360–369.
- McCleave, J.D., 1980. Swimming performance of European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) elvers. *J. Fish Biol.* 16, 445–452.
- Moriarty, C., 1987. Factors influencing recruitment of the Atlantic species of anguillid eels. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 483–491.
- Mounaix, B., Fontenelle, G., 1994. Anguilles estuariennes et fluviales—Apport de l'otolithométrie. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 335, 67–80.
- Oliveira, K., 1997. Movements and growth rates of yellow-phase American eels in the Annaquatucket River, Rhode Island. *Trans. Am. Fish. Soc.* 126, 638–646.
- Olsen, E.M., Gjosaeter, J., Stenseth, N.C., 2004. Evaluation of the use of visible implant tags in age-0 Atlantic cod. *N. Am. J. Fish. Manag.* 24, 282–286.
- Ombredane, D., Bagliniere, J.L., Marchand, F., 1998. The effects of Passive Integrated Transponder tags on survival and growth of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) and their use for studying movement in a small river. *Hydrobiologia* 372, 99–106.

- Pathak, V.K., Chandola, A., 1982. Involvement of thyroid gland in the development of migratory disposition in the redheaded bunting, *Emberiza bruniceps*. *Horm. Behav.* 16, 46–58.
- Pathak, V.K., Chandola, A., 1984. Variations in circulating thyroxine and triiodothyronine concentration in relation to spring migration in rosy pastor, *Sturnus roseus*. *Horm. Behav.* 18, 111–116.
- Prentice, E.F., Flagg, T.A., McCutcheon, C.S., 1990. Feasibility of using implantable passive integrated transponder (PIT) tags in salmonids. *Am. Fish. Soc. Symp.* 7, 317–322.
- Pujolar, J.M., Maes, G.E., Vancoillie, C., Volckaert, F.A.M., 2005. Growth rate correlates to individual heterozygosity in the European eel, *Anguilla anguilla* L. *Evolution* 59, 189–199.
- Pujolar, J.M., Maes, G.E., Volckaert, F.A.M., 2006. Genetic patchiness among recruits in the European eel *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol., Prog. Ser.* 307, 209–217.
- R foundation core team, 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rigaud, C., Fontenelle, G., Gascuel, D., Legault, A., 1988. Le franchissement des ouvrages hydrauliques par les anguilles (*Anguilla anguilla*), pp. 148. Les Publications du département halieutique—n°9. Laboratoire de biologie halieutique, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- Rousseau, K., Le Belle, N., Marchelidon, J., Dufour, S., 1999. Evidence that corticotropin-releasing hormone acts as a growth hormone-releasing factor in a primitive teleost, the European eel (*Anguilla anguilla*). *J. Neuroendocrinol.* 11, 385–392.
- Schmidt, J., 1909. Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel. *Medd. Komm. Havunders.*, Ser. Fisk. 3, 1–17.
- Sola, C., Tosi, L., 1993. Bile salts and taurine as chemical stimuli for glass eels, *Anguilla anguilla*: a behavioural study. *Environ. Biol. Fishes* 37, 197–204.
- Stone, R., 2003. Freshwater eels are sleep-sliding away. *Science* 302, 221–222.
- Tesch, F.W., 1977. *The Eel*, Second ed. Chapman and Hall, London.
- Tripathi, G., Verma, P., 2003. Differential effects of thyroxine on metabolic enzymes and other macromolecules in a freshwater teleost. *J. Exp. Zool., Part A* 296, 117–124.
- Varghese, S., Shameena, B., Oommen, O.V., 2001. Thyroid hormones regulate lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in *Anabas testudineus* (Bloch). *Comp. Biochem. Physiol., Part B Biochem. Mol. Biol.* 128, 165–171.
- Vollestad, L.A., 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.
- Walsh, M.G., Winkelman, D.L., 2004. Anchor and visible implant elastomer tag retention by hatchery rainbow trout stocked into an Ozark stream. *N. Am. J. Fish. Manag.* 24, 1435–1439.
- Walsh, P.J., Foster, G.D., Moon, T.W., 1983. The effects of temperature on metabolism of the American eel: compensation in the summer and torpor in the winter. *Physiol. Zool.* 56, 532–540.
- Woodhead, A.D., 1975. Endocrine physiology of fish migration. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 13, 287–382.
- Zar, J.H., 1996. *Biostatistical Analysis*, Fourth ed. Prentice-Hall, Inc., New Jersey.

4.3 En résumé

Une campagne de marquage-recapture sur la rivière Saucats met en évidence l'existence de deux tactiques alternatives (transience et résidence) au sein de la population d'anguille en conditions naturelles. La probabilité de transience diminue avec la taille des anguilles. Si l'on fixe à 5% la probabilité de transience au-dessus de laquelle la population d'anguille contribue significativement au processus de colonisation amont du bassin versant, cette valeur seuil est atteinte par les anguilles de moins de 223 mm dans le cas de la population du Saucats. Cette valeur n'est pas généralisable et dépend très probablement du système hydraulique, en particulier de la taille de la rivière et de sa position dans le bassin versant.

L'existence de ces deux tactiques est confirmée en conditions expérimentales. Les anguillettes sont majoritairement des « grimpeuses amont » tandis que les anguilles jaunes sont majoritairement « inactives » en mésocosme. Ces résultats observés en structure expérimentale confirment nos observations en milieu naturel et nous permettent de définir le lien entre le statut physiologique d'une anguille et son comportement locomoteur.

Les tactiques employées dépendent du statut physiologique du poisson, de sa condition corporelle et de son statut thyroïdien, mais les mécanismes sont différents entre les deux stades de croissance. Chez les anguillettes (de moins de 129 mm) majoritairement migrantes, l'activité locomotrice est liée à une bonne condition corporelle ainsi qu'à une forte activité de la glande thyroïde tandis que chez les anguilles jaunes (de plus de 264 mm) majoritairement résidentes, l'activité locomotrice semble liée à un stress physiologique.

CHAPITRE 5

RÉPARTITION À L'ÉCHELLE DU BASSIN VERSANT



Chapitre 5

Répartition de la population à l'échelle du bassin versant

5.1 Objectifs

Nous quittons à présent l'approche individu-centrée pour travailler à l'échelle de la répartition de la population dans le bassin versant. L'objectif de ce chapitre est d'analyser la répartition des jeunes anguilles dans le bassin versant pour voir comment la variabilité individuelle s'exprime lorsque les anguilles sont soumises à la grande variabilité des caractéristiques des hydrosystèmes.

Les réserves énergétiques permettent à l'anguille de fuir la densité, la compétition et la prédation qui sont présentes dans l'estuaire en lui permettant de développer l'activité locomotrice nécessaire au franchissement de la limite tidale et de se disperser en eaux douces.

Notre approche individuelle sur le Saucats a révélé que les anguilles de plus de 220 mm se sédentarisent et ne contribuent plus significativement à la colonisation de notre rivière atelier. Dans un premier temps, nous regardons si cette bascule comportementale apparaît à l'échelle du bassin versant en observant les anguilles au pied des premiers ouvrages de petits tributaires de la Garonne et de la Dordogne.

Puis, dans un second temps, nous testons l'hypothèse selon laquelle les anguilles se sédentarisent selon un gradient aval/amont qui ne dépend pas seulement de la distance à parcourir par l'anguille. Nous proposons un nouveau descripteur de ce gradient aval/amont que nous testons sur un jeu de données historiques (1995-2003) à l'échelle du bassin Garonne-Gironde-Dordogne.

5.2 Distribution des anguilles au pied des premiers obstacles de petits tributaires

5.2.1 Contexte de réalisation des pêches

Un déficit important d'informations a été constaté concernant les individus de petit gabarit (<15 cm et 15-30 cm) correspondant à des anguilles ayant pénétré dans le bassin girondin depuis au maximum 3 ans pour le premier groupe et au maximum 7 ans pour le second (Lamaison, 2005), notamment dans les 100 premiers kilomètres en amont des limites de marée dynamique sur les axes principaux. Il faut y voir la résultante de divers facteurs (mauvaise efficacité de la méthode de capture en zone profonde, maillage inadapté des épuisettes utilisées, habitats préférentiels non ciblés, etc.), le problème étant surtout visible pour les individus de moins de 150 mm.

Devant ce constat, des travaux complémentaires de suivi ont été initiés dans le cadre du projet Indicang le long de l'axe Loire (Université de Rennes) en prospectant les zones rivulaires des bras morts et le long des axes Garonne et Dordogne en prospectant dans les petits tributaires. Pour le bassin girondin, ce travail a été mis en oeuvre de manière complémentaire et coordonnée par des équipes du Cemagref, de Migado (Migrateurs Garonne-Dordogne) et du C.S.P.¹ (Conseil Supérieur de la Pêche). Nous ne développerons pas ici toute l'analyse des résultats obtenus, mais nous nous intéresserons particulièrement à l'observation de la présence des différentes classes de taille observées lors des opérations Cemagref-CSP.

5.2.2 Choix des stations de pêche

La structure du réseau d'observation repose sur l'hypothèse selon laquelle la progression des individus de petits gabarits (moins de 300 mm) dans un grand axe fluvial peut être surveillée indirectement dans des petits tributaires répartis tout le long de cet axe.

Les opérations de prospection sont ciblées sur les faciès peu profonds (hauteur d'eau 40 cm max., radier, plats, courants, zones rivulaires) présents dans les 50 mètres en aval du premier obstacle sur chaque tributaire de manière à pouvoir travailler avec des moyens techniques légers et dans des zones où le signal de présence sera aisément détecté.

Dans le cas des 12 stations prospectées par le Cemagref-CSP depuis 2004, un certain nombre de petites rivières ont été choisies ayant des confluences avec les axes Garonne ou Dordogne qui s'échelonnent entre 0 et 53 km des limites de marée dynamique. Quelques caractéristiques de ces stations sont regroupées dans le tableau 5.1.

Dans le cadre d'Indicang, la prise en charge depuis 2005 d'un autre pool de stations

1. Le C.S.P. est devenu l'ONEMA (Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques) en 2007.

Chapitre 5 - Répartition de la population à l'échelle du bassin versant

Sous bassin	Rivière	Lieu dit	Distance à la limite de marée dynamique (km)	Altitude (m)
Dordogne	Barbanne	Les Billaux (pont les Dagueys)	0	5
	Lary	Moulin de Chabreville	4,5	8
	Lidoire	Moulin de Louis	5,1	9
	Dureze	Moulin de Peromat	12,5	12
	Caudeau	Gala (pied usine)	53,3	24
	Conne	Moulin Blanc	58,5	27
	Couze	Couze et St Franc (aval camping)	75,1	44
	Lalinde	La Guillou (bras du canal)	79,6	41
	Drayaux	La Tuilières	80,9	42
Estuaire	Jalle de Tiquetorte	Moulin de Tiquetorte	1,2	9
Garonne	Saucats	Isle saint Georges	0	5
	Beuve	Moulin Vernet (aval pont D224)	3,4	14
	Vignague	Sortie de Morizès (pont D15)	10,4	14
	Lisos	Rabèze (amont D116)	21,1	20

FIGURE 5.1 – Caractéristiques des stations de pêche (Cemagref-CSP) au pied du premier ouvrage de tributaires sur la Dordogne et la Garonne.

(15 à 20) par Migado est venue élargir le réseau en renseignant notamment la situation au-delà des 50 premiers kilomètres sur l'axe Garonne. L'analyse de l'ensemble des données collectées sur ces deux réseaux complémentaires est en cours par les agents de Migado.

5.2.3 Méthode et période de prospection

L'objectif est de repérer la présence des différentes classes de taille d'anguille dans les stations prospectées. Pendant les deux premières années (2004-2005), la méthode de prospection utilisée sur le réseau Cemagref-CSP était une approche semi-quantitative de prospection systématique mais sur un seul passage, avec du matériel de pêche de type Martin Pêcheur, dans des zones de faible profondeur (radiers, plats, courants, zones rivulaires, moins de 40 cm d'eau). En 2006, de manière coordonnée avec Migado, un second passage a été effectué afin d'identifier le niveau d'efficacité des opérations et d'obtenir un indice d'abondance sur les sites travaillés. Les épuisettes utilisées avaient des mailles fines (1 à 2 mm) et le temps passé par site est en moyenne de 1h30. Les 22 opérations de pêche sur le réseau Cemagref-CSP qui font l'objet de notre analyse se sont toutes déroulées au mois de juin (2004, 2005 et 2006).

5.2.4 Analyse des résultats obtenus

La figure 5.2 montre la structure de taille de la totalité des individus capturés lors des 22 opérations de pêche électrique mises en oeuvre sur le réseau Cemagref-CSP de 2004 à 2006.

Les effectifs élevés d'anguilles de petite taille montrent que la stratégie utilisée (choix des faciès, méthode de prospection) cible bien les individus de petit gabarit peu ou

5.2 - Distribution des anguilles au pied des premiers obstacles de petits tributaires

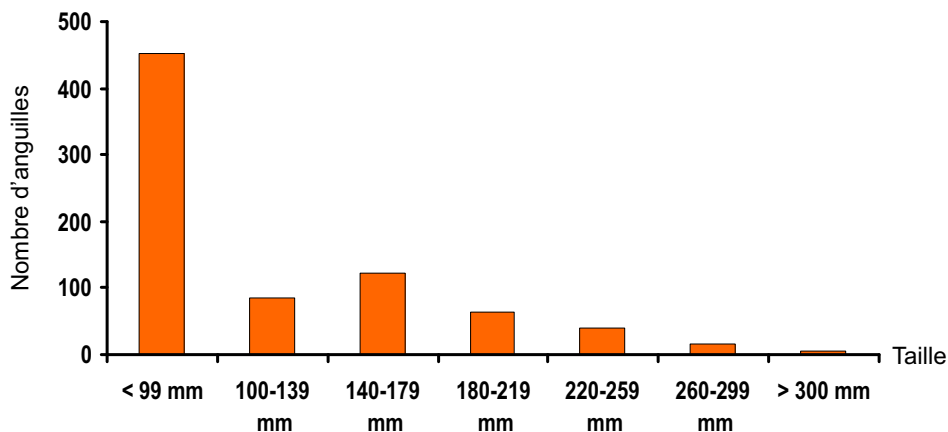


FIGURE 5.2 – Structure de taille des captures totales (787 anguilles) réalisées lors des 22 opérations spécifiques de pêche en pied d’ouvrages en juin 2004, 2005 et 2006.

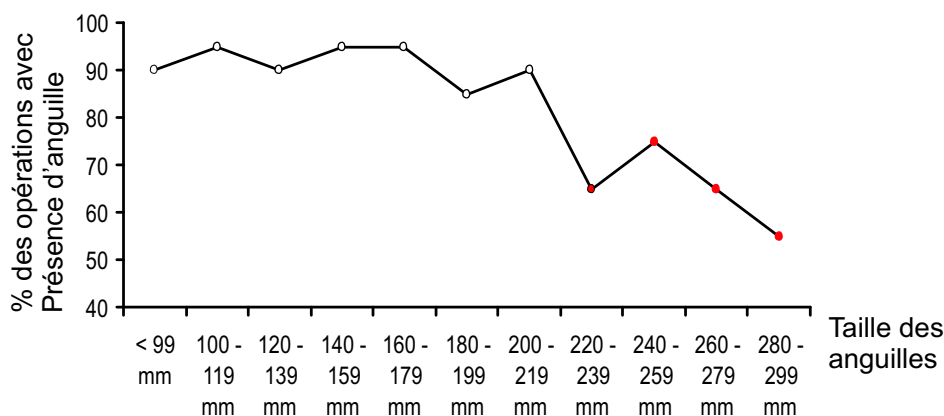


FIGURE 5.3 – Niveau de présence des différentes classes de taille au pied des premiers ouvrages des petits tributaires de la Garonne et de la Dordogne (en pourcentage).

mal représentés dans les captures lors d’opérations plus classiques, non spécifiquement ciblées sur les petites anguilles. En 2006, les deux passages successifs sur les mêmes zones de prospection ont permis d’estimer l’efficacité des pêches selon les classes de taille. Une sensible amélioration de l’efficacité des prospections est constatée sur les individus de plus de 180 mm.

La figure 5.3 illustre le niveau d’occurrence des divers groupes de taille lors des 22 opérations de pêche en pied d’ouvrage sur les petits tributaires. Alors que les gabarits inférieurs à 220 mm sont très présents dans les observations (90 à 95 % des stations révèlent leur présence) nous observons une disparition des individus de plus de 220-240 mm dans les stations prospectées (Figure 5.3). Ils n’apparaissent pas en effet dans 30 à 45 % de ces mêmes stations. L’hypothèse la plus plausible réside dans la modification du comportement des individus vis-à-vis de ces faciès peu profonds à partir de cette gamme de taille.

Cette observation rejoint celles réalisées sur des zones peu éloignées de la mer avec

la mise en évidence de l'influence significative de facteurs locaux (Laffaille *et al.*, 2003; Baisez, 2001; Laffaille *et al.*, 2004). Ainsi, la hauteur d'eau ou de vase (pour les zones humides) ainsi que l'abondance de végétaux ou d'abris ont une influence sur la répartition des différents gabarits dans le milieu. Les petits individus (moins de 150, voire de 300 mm) recherchent ainsi les zones peu profondes et présentant de nombreux abris (végétation, branchages). Certains auteurs observent également une préférence plus marquée des anguilles de grande taille pour les milieux plus profonds (Sloane, 1984; Aprahamian, 1988; Baisez, 2001; Laffaille *et al.*, 2003, 2004). Ce changement de préférence semble s'opérer autour de 300 mm. Notre observation sur des petits tributaires girondins va dans le même sens mais en révélant une gamme de taille à partir de laquelle le changement de comportement et de recherche d'un type d'habitat semble s'enclencher.

5.3 Proposition d'un nouveau descripteur : la distance relative

La distribution spatiale des anguilles est communément étudiée selon un gradient aval/amont représenté par la distance à la mer ou la distance à la limite tidale (Aprahamian, 1988; Lobon-Cervia *et al.*, 1995; Smogor *et al.*, 1995; Glova *et al.*, 1998; Gayou and Garmendia, 2000; Ibbotson *et al.*, 2002; Laffaille *et al.*, 2003; Wiley *et al.*, 2004; Domingos *et al.*, 2006). Il est considéré, dans ce cas, que la répartition des anguilles dépend de la distance à parcourir. Nous testons un nouveau descripteur de ce gradient aval/amont, appelé distance relative, que nous testons sur un jeu de données historiques (1995-2003) à l'échelle du bassin Garonne-Gironde-Dordogne dans l'article ci-dessous. La distance relative est expliquée en français dans la figure 5.4.

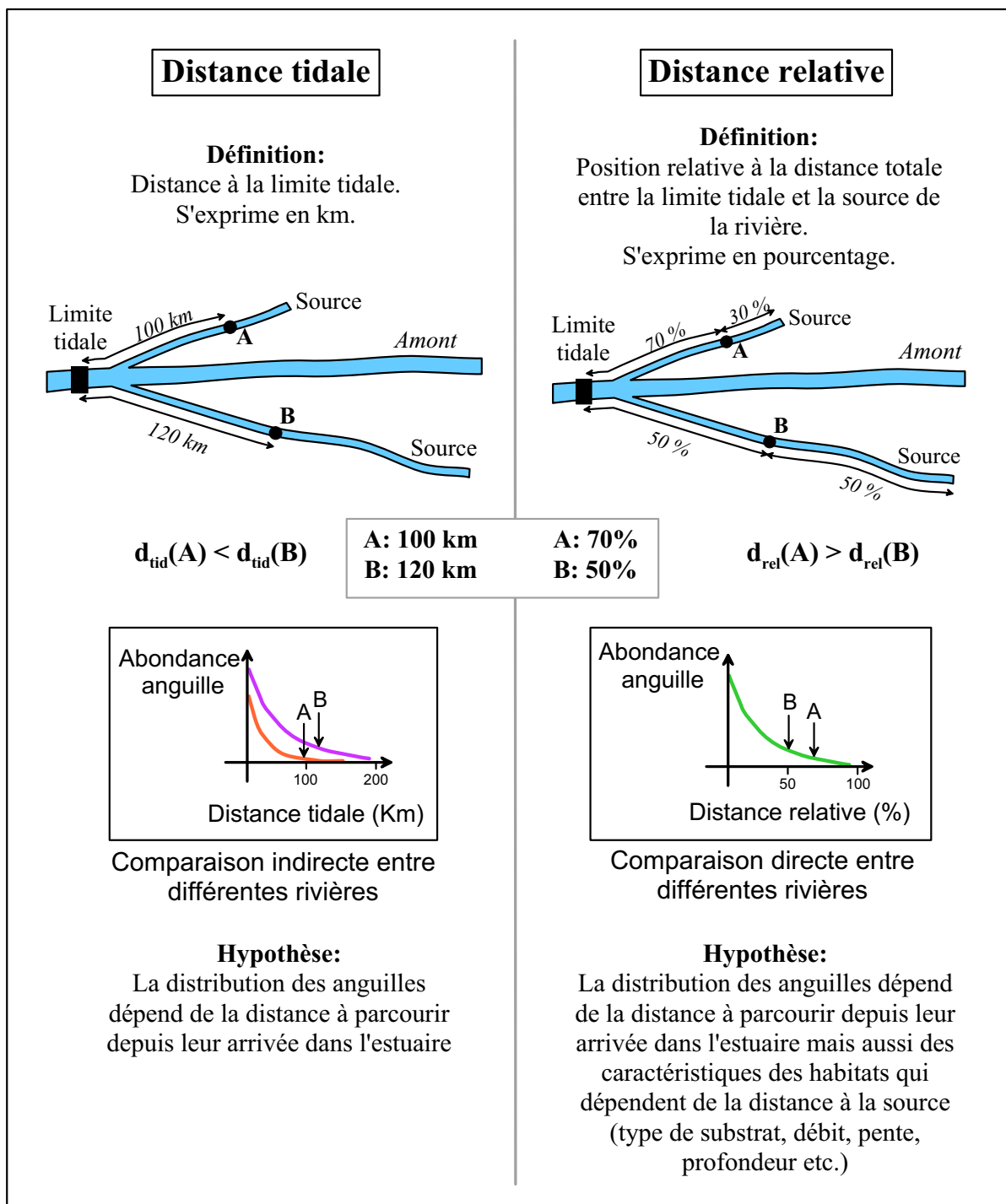


FIGURE 5.4 – Comparaison entre la distance tidale et la distance relative.

5.3.1 Article 4 : Evaluation de la distance relative comme nouveau descripteur de la distribution spatiale des anguilles

Résumé en français

Nous avons analysé la distribution spatiale des anguilles jaunes européennes (*Anguilla anguilla*) de moins de 300 mm lors du processus de migration amont. Pendant 9 années, de 1995 à 2003, un programme de pêche électrique a collecté des données de présence-absence des anguilles sur 256 stations et des données de densités d'anguille sur 23 stations du bassin versant de la Gironde (Gironde-Garonne-Dordogne). Des modèles linéaires généralisés montrent que la répartition spatiale des petites anguilles décroît avec la pente de la rivière, le nombre de barrages, ainsi qu'avec le gradient amont-aval, estimé d'une part avec la distance à la limite tidale, appelée « distance tidale », et d'autre part avec la « distance relative », calculée comme étant la position du poisson relativement à la distance totale entre la limite tidale et la source de la rivière. Ce nouveau descripteur devrait être considéré dans les futures analyses de distribution des anguilles puisqu'il révèle une dimension fractale dans la distribution spatiale des anguilles et il pourrait fournir une méthode standardisée pour comparer directement les estimations d'anguilles en eau douce entre des rivières et bassins versants de différentes tailles. Si la pertinence de ce descripteur est confirmée, il pourrait avoir des implications importantes dans la gestion de la conservation des populations d'anguille.

Article publié dans *Ecology of Freshwater Fish* (Imbert *et al.*, 2008a)

Title : Evaluation of relative distance as new descriptor of yellow European eel spatial distribution

Author names : Hélène Imbert¹, Sophie de Lavergne¹, Francis Gayou², Christian Rigaud¹ and Patrick Lambert¹

Author addresses : ¹Cemagref Bordeaux, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France ;

²ONEMA, Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques, DIR Sud-Ouest, 7 boulevard de la Gare, 31500 Toulouse, France

Nominated corresponding author : Hélène Imbert, Cemagref Bordeaux, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France ; Tel : +33 5 57 89 08 00 ; Fax : +33 5 57 89 08 01 ; e-mail : helene.imbert@bordeaux.cemagref.fr

Short title : Relative distance as new descriptor of yellow eel spatial distribution

Abstract : The spatial distribution of yellow European eel (*Anguilla anguilla*) smaller than 300 mm was analysed during the upstream colonisation process. A 9-year electric-fishing programme in the Gironde catchment (France) provided eel occurrence data in 256 sites and eel abundance data in 23 sites. Generalized linear models showed

5.3 - Proposition d'un nouveau descripteur : la distance relative

that small eel spatial distribution decreased with river slope, dam number and with downstream-upstream distance, estimated using either the distance from the tidal limit, called « tidal distance », or the « relative distance », calculated as the fish's position relative to the total distance between tidal limit and river source. This new descriptor should be considered in future eel distribution studies since it reveals a fractal dimension in eel spatial distribution and may provide a standardised method to compare directly freshwater eel assessment between streams and catchments of different lengths. If the relevancy of this descriptor is subsequently confirmed, it may have important implications for the management of eel population conservation.

Keywords : *Anguilla anguilla*, spatial distribution, Generalized Linear Models, relative distance, tidal distance, yellow eel

Introduction

The European eel *Anguilla anguilla* (L.) is an important economic and ecological resource in western Europe. Because of its recent population decline (Dekker, 1998; Briand *et al.*, 2003; Stone, 2003), research on the spatial distribution of *Anguilla* species is necessary for a better comprehension of upstream migratory processes with which to inform eel management decisions. The leptocephalus larvae migrate from a marine spawning area and metamorphose into glass eels on arrival at the continental shelf. After pigmentation they become elvers (Schmidt, 1909) and a proportion of these colonise continental waters via upstream migration. Elvers grow into yellow eels, which have often been considered sedentary, but which have also been shown to migrate in search of habitats.

Distribution of eel larger than 300 mm within a catchment may have been influenced by previous events (e.g. changes in longitudinal connectivity or pollution events) since the residence time is variable and may be long. Analysis of the distribution of these large eels is difficult to interpret and may have limited applications in a conservation context. In contrast, eels smaller than 300 mm have recently been recruited and exhibit active colonisation behaviour. Thus, the monitoring of small size-classes is highly likely to provide information on current trends in stocks and habitat changes. Consequently, as suggested by Lasne and Laffaille (2008), the distribution of eels smaller than 300 mm may be a good bioindicator of recent eel status.

Previous studies have described eel distribution patterns at the catchment scale as an exponential model, decreasing along the downstream-upstream gradient. These studies were based on abundance data for the American eel *Anguilla rostrata* (Smogor *et al.*, 1995) and the European eel (Lobon-Cervia *et al.*, 1995; Ibbotson *et al.*, 2002). To complement abundance analysis, or when this data was not available, logistic models on occurrence data have frequently been used to model the occurrence of fish and to predict riverine and estuarine fish assemblages. Oberdorff *et al.* (2001) used logistic regressions

to model the occurrence of the 34 most common fish species in France in relation to regional and local environmental factors. Following this method, occurrence data have recently been used to analyse the longitudinal distribution patterns of yellow European eels in the Loire catchment, and this confirms an exponential decrease in eels under 300 mm along the downstream-upstream gradient (Lasne and Laffaille, 2008).

The downstream-upstream gradient has generally been assessed on the basis of distance from the sea (Lobon-Cervia *et al.*, 1995; Smogor *et al.*, 1995; Glova *et al.*, 1998; Gayou and Garmendia, 2000; Laffaille *et al.*, 2003; Wiley *et al.*, 2004; Domingos *et al.*, 2006) but few studies have used the distance upstream from the « flow reversal » (Aprahamian, 1988), also expressed as the distance upstream from the tidal limit (Ibbotson *et al.*, 2002). Distance from the sea was a good proxy for energy demand since it evaluated the swimming distance required of an individual migrating from the estuary. Nevertheless, it was assumed that other complementary environmental factors may describe the downstream-upstream gradient. For instance ecological processes that affect populations in complex landscapes may directly or indirectly influence fish distribution (Schlosser, 1991; Dunning *et al.*, 1992; Armstrong *et al.*, 1998; Domingos *et al.*, 2006). It was hypothesised that eel distribution in a catchment was dependent not only on distance from the sea, which indicates eel swimming distance (related to eel energy status), but also on another distance factor that takes into account a fractal dimension in habitat characteristics with reference to the distance from the stream source (Huet, 1956).

In the present study the longitudinal distribution patterns of small yellow European eels were analysed in the Gironde catchment in order to investigate whether a new descriptor called relative distance, which takes into account the eel's relative position between the tidal limit and the stream source, could predict eel occurrence and eel abundance. In order to do this, models based on occurrence and abundance data from a 9-year eel fishing programme were tested and compared in the Gironde catchment, France.

The objectives of the study were : (1) to check that general trends of the small eel spatial distribution in the Gironde catchment were in agreement with other catchment observations ; (2) to introduce a new distance factor, called relative distance, which took into account the eel's relative position between the tidal limit and the stream source ; (3) to test whether models using relative distance fitted the eel occurrence and abundance data well and could describe small eel spatial distribution ; (4) to suggest and discuss an ecological interpretation of this new descriptor. This relative distance factor was examined in particular to consider the relevance of an original integrative and dimensionless descriptor and would therefore reveal a fractal dimension in eel spatial distribution and to allow comparisons of eel distribution to be made between rivers of different lengths.

Study area

The Gironde catchment is located in the Southwest of France and covers an area of about 80,000 km^2 (Figure 5.6). The overall length of the rivers and tributaries is 3,414 km, comprising the Gironde Estuary and two main rivers : the Garonne and Dordogne. Tidal limit is located 80 km upstream of the junction of these two rivers at the Bec d'Ambes (Figure 5.6). The river Garonne is 575 km long and its mean discharge is 631 m^3/s , while the river Dordogne is 483 km long and its mean discharge is 330 m^3/s . Most streams in the Gironde catchment are regulated by barriers which fish, eel included, are able to pass with varying degrees of difficulty.

- Location for Figure 5.6 -

Material and methods

An extract from the long-term data set of the Conseil Supérieur de la Pêche was used, which was previously described by Oberdorff *et al.* (2001). This data set consists of a network of sampling sites distributed throughout the Gironde catchment that were sampled once a year between 1995 and 2003 during low-flow periods (from August to October). When the same fishing station was sampled in different years, sampling was performed in the same month to enable inter-year comparisons to be made. The average (min-max) fished length was 29 m (75-540 m) and average fished width was 19 m (1-85 m). The sampling protocol involved single-pass electrofishing by wading in shallow water or from a boat in deeper areas. In each case, all characteristic river habitats were sampled to obtain the most reliable picture of the fish community present in a given site (see Oberdorff *et al.* (2001)). Thus, the size of each sample was sufficient to include the home range of the dominant fish species as defined by Minns (1995) and Scott and Hall (1997), and to encompass complete sets of the characteristic river form (e.g. pools, riffles, runs). Fishing was carried out by day using non-pulsed D.C, the span of voltage was 225-334 V, mesh size was 4 mm and the shore areas were fished thoroughly. Eel abundance was estimated in eel numbers per km of river, without correction for catch efficiency. First, sites where stocking was strongly suspected were eliminated : our total data set was then composed of 685 fishing operations located in 256 different sites yielding eel occurrence. In this data set, 99 operations in 23 different sites yielded abundance data for 150-299 mm size-class of eels (Figure 5.6). Next, tidal distance, relative distance and the number of barriers to migration were calculated for each of the 256 stations (Figure 5.7). Selective tidal transport (STT) may affect estimation of the active swimming distance. Indeed, eels may exhibit inactive swimming behaviour downstream of the tidal limit (McCleave and Wippelhauser, 1987), therefore both tidal distance and relative distance were calculated from the tidal limit and not from the sea. Relative distance was calculated as the position of the individual relative to the total distance between the tidal limit and

the source of the particular tributary in which the individual was located (Figure 5.7).

- Location for Figure 5.7 -

The relation between tidal distance and relative distance is non-linear in the data set (Figure 5.8).

- Location for Figure 5.8 -

The data were separated by year, for the nine years sampled, in order to test a time effect on both eel occurrence and abundance.

Generalized linear models (GLM) (McCullagh and Nelder, 1989) were used to identify the effects of abiotic factors on eel occurrence and densities. The *glm* function on the R software (R Development core team 2005) was used. To avoid problems associated with the presence of null values, data were treated in two steps (Stefansson, 1996) (Figure 5.5) : Firstly, the likelihood of eel occurrence ($P_{0/1}$) was estimated by a GLM based on a binomial distribution (Le Pape *et al.*, 2003) (equation 5.1).

$$P_{0/1} \sim Factor1 + \dots + Factor_n + \varepsilon_{0/1} \quad (5.1)$$

Where $[1, 2, \dots, n]$ corresponds to the number of introduced factors and $0/1$ represents the random error term supposed to be independent of explicative factors and having a normal distribution.

Secondly, the log-transformed positive values of eel densities $\log(Dens+)$, i.e. values corresponding to electric hauls that caught at least one eel, were estimated by a GLM based on a gamma distribution (equation 5.2).

$$\text{Log}(Dens+) \sim Factor1 + \dots + Factor_n + \varepsilon_+ \quad (5.2)$$

Time effect and river slope effect were tested on both eel occurrence and abundance as explanatory variables. A variable called « dam number » was added to the model, representing the total number of dams located on the migration route. This number was estimated by the eel working group of the Migratory Fish Management Committee (COGEPOMI) (Teyssier *et al.*, 2002). Slope was measured as the altitude of the fishing station divided by the tidal distance. As tidal distance and relative distance were correlated factors, they were tested one after the other. Hence, the factors « slope », « year » and « dam number » were combined in turn with « tidal distance » in Model 1 and with « relative distance » in Model 2 (Figure 5.5). Models with relevant ecological interpretation were tested. Best models were selected according to Burnham and Anderson (2002) using the Akaike Information Criterion ($AIC = 2 \times \log\text{-likelihood} + 2n$, where n is the number of estimated parameters). Models with AIC included in the range of minimum AIC and minimum AIC plus 2 were considered as acceptable models (Figure 5.5).

Results

Best models included dam number, river slope, tidal distance and relative distance, meaning that these factors were good descriptors of eel occurrence and abundance. There was no effect of year in our results, except for the occurrence data model with relative distance (Figure 5.5). Occurrence and abundance of small eels decreased with both tidal distance and relative distance as well as with dam number and river slope.

When tested with the tidal distance factor (Model 1) the best models included tidal distance and river slope for both occurrence and abundance of small eels (Figure 5.5, Models 1.c). Models in which dam number had been added, i.e. models with tidal distance, river slope and dam numbers (Models 1d), were also acceptable models since their AIC was close to minimum AIC.

When tested with the relative distance factor (Model 2) the best models included relative distance, river slope and year for occurrence of small eels (Figure 5.5, Model 2.e) and only relative distance for abundance of small eels (Figure 5.5, Model 2.a). Models in which dam number had been added (respectively Models 2.d and 2.b) were also acceptable models since their AIC was close to minimum AIC.

Comparison of the best Model 1 and the best Model 2 showed that the relative distance factor fitted the data better than the tidal distance factor for both occurrence and abundance models.

- Location for Figure 5.5 -

Discussion

The use of abundance and occurrence data on a large scale may be appropriate if sampling is similar across sites, making samples comparable. The data set used in the present study was extracted from a national data base, set up to allow multi-specific fish assemblage studies with similar sampling across sites. Meanwhile, because of their specific hiding behaviour and very small size, eels smaller than 150 mm may be considered as not being efficiently sampled with the current fishing method and net mesh size (Lambert *et al.*, 1994). This data set has previously been described and analysed with logistic regression procedures by Oberdorff *et al.* (2001) in order to develop a probabilistic model characterizing fish assemblages in French rivers, and also by Lasne and Laffaille (2008) to describe eel distribution according to size-class in the Loire catchment. The present study was deliberately focused on the 150-299 mm eel size-class in order to obtain a reliable image of the recently recruited eel fraction in the colonisation process. In addition, Laffaille *et al.* (2003) hypothesised that European eels change behaviour and microhabitat characteristic preference around a size of 300 mm, which could interfere in our ecological interpretations.

Eel freshwater distribution, like all stream organism distributions, may depend on the

interaction of multi-scale factors. Armstrong *et al.* (1998) demonstrated the importance of integrating across time and spatial scales when applying scientific knowledge to the management of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Schlosser (1991) emphasised that land use, which influences the terrestrial-aquatic interface, can affect fish populations and their community dynamics. Thus, eel spatial distribution on the scale of the catchment, as observed in the present study, may result from complex interactions of multi-scale processes between the large scale of catchment, the intermediate scale of landscape and the small scale of habitat. On a large scale, eel abundance and size distribution have been widely described on the basis of distance from the sea, the river slope or the presence of barriers to migration (Naismith and Knights, 1993; Glova *et al.*, 1998; Gayou and Garmendia, 2000; Ibbotson *et al.*, 2002; Laffaille *et al.*, 2003; Domingos *et al.*, 2006; Hightower and Nesnow, 2006; Aprahamian *et al.*, 2007). In this study, river slope, tidal distance and relative distance had a negative effect on the occurrence and distribution of small eel. Dam number had only a marginal effect, and was probably linked to the poor quality of dam number information in the Gironde catchment. Indeed, more precise information about presence or absence of eel ladder equipment and eel accessibility levels for each station would be required. Thus it could be presumed that dam number probably impacted eel distribution, as has been broadly shown in various studies (Naismith and Knights, 1993; Glova *et al.*, 1998; Gayou and Garmendia, 2000; Ibbotson *et al.*, 2002; Laffaille *et al.*, 2003; Domingos *et al.*, 2006; Aprahamian *et al.*, 2007) although it has not been clearly revealed in the present study. In any case, this in no way called into question the possibility of using relative distance to describe eel spatial distribution. Thus, general trends of small eel spatial distribution in the Gironde catchment were in accordance with other catchment observations. Year factor has been included as a explanatory variable in order to test potential inter-year variability. However, in this analysis the year effect has been revealed only for the occurrence of relative distance. Thus the « year » factor was considered to have a limited impact on eel spatial distribution.

On the intermediate scale Dunning *et al.* (1992) and Schlosser (1995) showed that three landscape attributes may influence fish population dynamics in streams : (1) the influence of terrestrial-aquatic ecotones on trophic processes in streams ; (2) the role of large-scale spatial habitat relationships in regulating fish population dynamics, and (3) the influence of the presence or absence of refugia on organism response to harsh environmental conditions. A thorough knowledge of landscape and microhabitat characteristics throughout the Gironde catchment may be required in future to assess the impact of these landscape attributes on small eel distribution. It was hypothesised that factors directly or indirectly linked to the distance from the stream source, such as water temperature and water flow, instream substrate or cover, may significantly influence eel colonisation dynamics and spatial distribution.

To date, on the small scale, it is widely known that fish species show strong ontogenetic

5.3 - Proposition d'un nouveau descripteur : la distance relative

and seasonal patterns of habitat use (Giske *et al.*, 1998; Lamouroux *et al.*, 1999). In addition, biotic interactions such as intraspecific and interspecific competition are major forces in structuring size-class segregation in stream fish assemblages (Angermeier, 1992; Spina, 2000). Habitat features that influence small eel distribution in large rivers have been described for the American eel *Anguilla rostrata* (Smogor *et al.*, 1995; Wiley *et al.*, 2004) (Domingos *et al.* (2006) for a review). For the European eel, canonical correspondence analyses were used in a recent investigation by Domingos *et al.* (2006) to explain the relationships between abiotic and biotic habitat variables and eel length distribution in the River Mondego (Portugal). These authors showed that spatial variation was strongly associated with distance from the sea, number of obstacles, river width and percentage of instream cover. Depth, river flow, water temperature and cannibalism had weaker effects on the longitudinal distribution but contributed as explanatory variables for the model. In their results the influence of spatial variables outweighed the importance of temporal variables as predictors in their model. Meanwhile, the authors suggested that the observed correlation between river width and distance from the sea may reflect a lowland distribution of small eels rather than a preference for wider stretches. This interpretation was in agreement with Smogor *et al.* (1995) who stated that eel distribution and abundance may be artefactually related to habitat features as a consequence of habitat correlations with distance from the sea. In our study, calculation of relative distance is based on tidal distance and source distance. It could be considered that tidal distance, which is the current position of an eel, reflects physiological status through the furthest travelled distance, whilst distance from the source reflects eel carrying capacity through habitat and landscape characteristics. Consequently, it was suggested that the relative distance may indirectly reflect the combined influence of eel physiological status and local carrying capacity on eel spatial distribution and may be a relevant factor to investigate further. Assuming this to be the case, the role of factors tested by Domingos *et al.* (2006), combined with the relative distance factor, should be thoroughly explored in future investigations to confirm our hypothesis for the Gironde catchment.

It has been shown in various river systems that eel density declined systematically with distance from tidal influence and could be efficiently modelled with an exponential rate of decrease (Lobon-Cervia *et al.*, 1995; Knights *et al.*, 2001; Ibbotson *et al.*, 2002). Such a diffusive model could be interpreted as a simple density-dependent mechanism moving fish from high density to lower density areas. In addition, this simple model could be made more complex by integrating fluctuations in local carrying capacity along the river. Eel distribution seems to be invariant across spatial scales since the exponential decrease in eel density together with the increase in eel mean size, both of which depend on longitudinal gradient (Lobon-Cervia *et al.*, 1995; Knights *et al.*, 2001; Ibbotson *et al.*, 2002; Lasne and Laffaille, 2008), appeared independent of catchment size and river length. In

this « scale invariancy » context the relative distance factor reveals a fractal dimension in eel spatial distribution and allows direct comparison between different sized catchments, paralleling the fractal geometry of the European eel stock suggested by Dekker (2000b). In addition, the relative distance factor was calculated as the relative position of the individual with respect to the total distance from tidal limit to stream source. This original approach may allow the simplification of the global catchment spatial representation since different length streams could be positioned in the single axis of the relative distance representation. Within a catchment it could be assumed that if the pattern of eel distribution depending on relative distance was known in one river, this could help predict eel distribution in other rivers. This approach could also be useful when comparing catchments with similar glass eel recruitments.

To determine whether relative distance could be a good descriptor of eel spatial distribution, published data from other catchment studies were examined. Lasne and Laffaille (2008) studied distribution patterns of yellow European eels in the Loire catchment by comparing two rivers of different lengths : the river Loire, which is the largest French river (1,012 km long), and the river Maine, which is a tributary of the Loire (source distance of about 300 km). In their analysis, yellow eel distribution was dependent on distance from the sea. They observed different colonisation patterns in these two rivers, which were attributed to dam number effect, but these should be estimated again by testing the relative distance factor on this dataset. Indeed, the dam number effect may have been overestimated in their analysis and should be corrected by the catchment size effect. Thus the relative size should be considered when comparing different sized catchments.

Ibbotson *et al.* (2002) showed that the relationship between eel density and distance from tidal influence can be modelled using an exponential model of the form : $y = aebx$, where the coefficient 'a' represents the abundance at the tidal limit and 'b' represents the instantaneous rate of decline, which would be expected to vary between river systems. All sizes of eels were included in Ibbotson *et al.* (2002) whereas the present study focused on eels from 150 to 299 mm, making this dataset not directly comparable. However, it was assumed that the fractal dimension observed for small eels would be observed for the entire population. In an analysis of quantitative data from 9 U.K. rivers tidal distance was replaced by relative distance in our calculation (Table1 in Ibbotson *et al.* (2002)). In this way, the coefficient of variation of the instantaneous rate of decline b was reduced from 0.843 to 0.598. The observation of a reduction in the b variation coefficient when using the relative distance factor was in accordance with our results in the Gironde catchment and further strengthened our conclusion that relative distance is a good descriptor of eel distribution. The explanation of the b coefficient is an important issue to investigate but was beyond the scope of the present study. Indeed, detailed geo-morphological data, waterflow, stream cover data and other habitat characteristics were not available for the

5.3 - Proposition d'un nouveau descripteur : la distance relative

685 fishing operations analysed in this study. Consequently, a thorough analysis of the relationship between habitat characteristics and relative distance should be undertaken in future studies.

To conclude, this study confirmed that spatial distribution of small eels on a catchment scale decreased with river slope, dam number and with a downstream-upstream gradient estimated by distance from the tidal limit. In addition, these results provide evidence that the downstream-upstream gradient could also be expressed by a new descriptor called relative distance which revealed a fractal dimension in eel spatial distribution. It was hypothesised that distance from the river source could determine some landscape characteristics, such as waterflow, which could in turn directly or indirectly influence eel spatial distribution. The relationship between relative distance and habitat characteristics should be further explored in the future, and the relative distance factor may therefore be taken into account in future eel spatial distribution analysis. If the relevancy of this new descriptor is tested and confirmed in further catchments it may have important implications for eel population conservation in terms of management. For instance, the mapping of potential silver eel production and the extrapolation of yellow eel production at the catchment scale should be carried out using the relative distance factor.

Acknowledgments

We are grateful to the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (formerly Conseil Supérieur de la Pêche) for providing the data. The authors thank Sylvie Dufour (MNHN) for her comments, Nicole Dunn and Sarah Harris (Keele University, U.K.) for English corrections and C. Camoin (*Cemagref*) for drawing figure 5.6. This study was partly supported by research grants from the FEDER Aquitaine and from Région Aquitaine.

Chapitre 5 - Répartition de la population à l'échelle du bassin versant

Model name	Variables	Occurrence data model (0/1 eel)				Abundance data model (Dens+)			
		d.f.	AIC	Explained deviance	Residual deviance	d.f.	AIC	Explained deviance	Residual deviance
Models 1 with tidal distance	1.a tidal distance	683	482.66	87.24	478.7	97	224.59	3.55	197.68
	1.b tidal distance + dam number	682	479.81	92.13	473.81	96	226.51	3.68	197.55
	1.c tidal distance + slope	682	348.99	222.95	342.99	96	220.89	12.35	188.88
	1.d tidal distance + slope + dam number	681	350.46	223.48	342.46	95	221.84	13.92	187.31
	1.e tidal distance + slope + year	674	353.59	234.35	331.59	88	226.76	27.16	174.07
	1.f tidal distance + slope + dam number + year	673	355.4	234.54	331.4	87	228.73	27.19	174.04
Models 2 with relative distance	2.a relative distance	683	327.08	242.84	323.1	97	217.03	15.14	186.09
	2.b relative distance + dam number	682	328.86	243.08	322.86	96	218.84	15.43	185.8
	2.c relative distance + slope	682	324.24	247.7	318.24	96	218.93	15.28	185.95
	2.d relative distance + slope + dam number	681	326.23	247.71	318.23	95	220.6	15.79	185.44
	2.e relative distance + slope + year	674	321.93	266.01	299.93	88	227.86	25.59	175.64
	2.f relative distance + slope + dam number + year	673	323.81	266.13	299.81	87	229.64	25.91	175.32

FIGURE 5.5 – Analysis of deviances for the two parts of the delta-gamma GLM. Columns indicate residual degrees of freedom (d.f.), Akaike Information Criterion (AIC), explained deviance of the model and residual deviance of the model. Lowest AIC (i.e. acceptable models) are in bold.

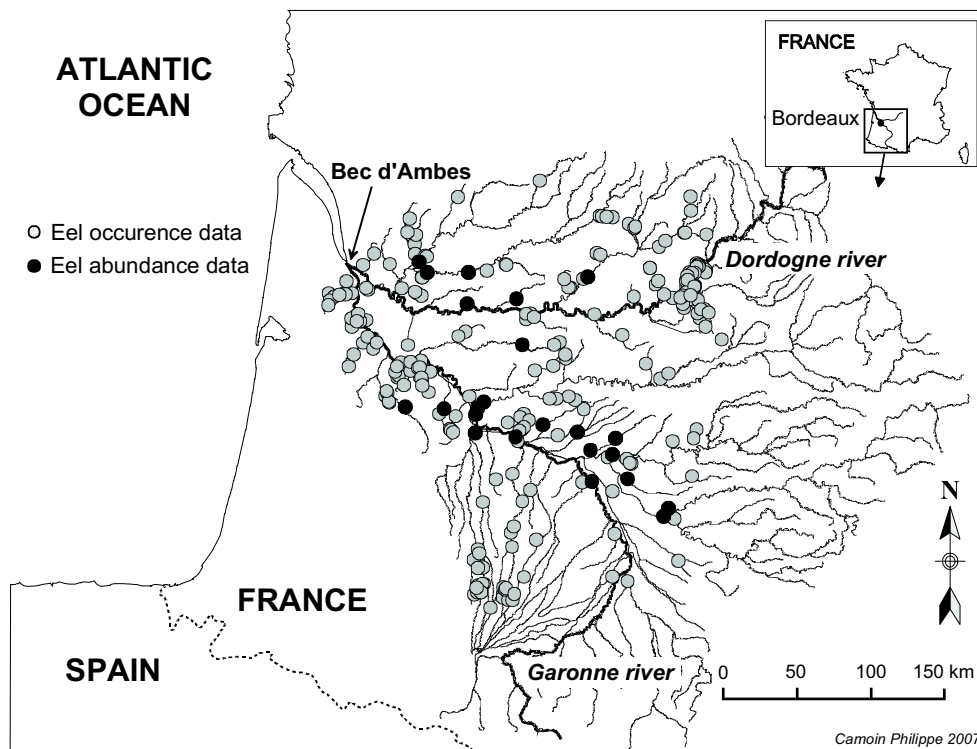


FIGURE 5.6 – Sampling sites in the Gironde catchment. Only the main rivers are represented for better legibility.

5.3 - Proposition d'un nouveau descripteur : la distance relative

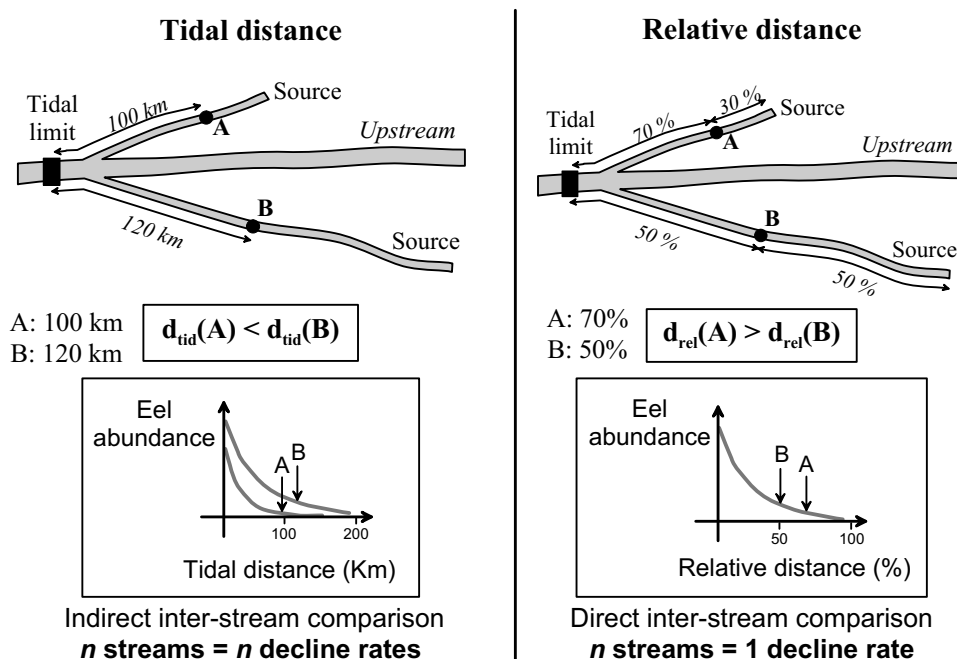


FIGURE 5.7 – Tidal distance and relative distance. Tidal distance is the distance between the individual and the tidal limit ; it is expressed in km. Relative distance is calculated as the relative position of the individual with respect to the total distance between the tidal limit and the stream source ; it is expressed as a percentage.

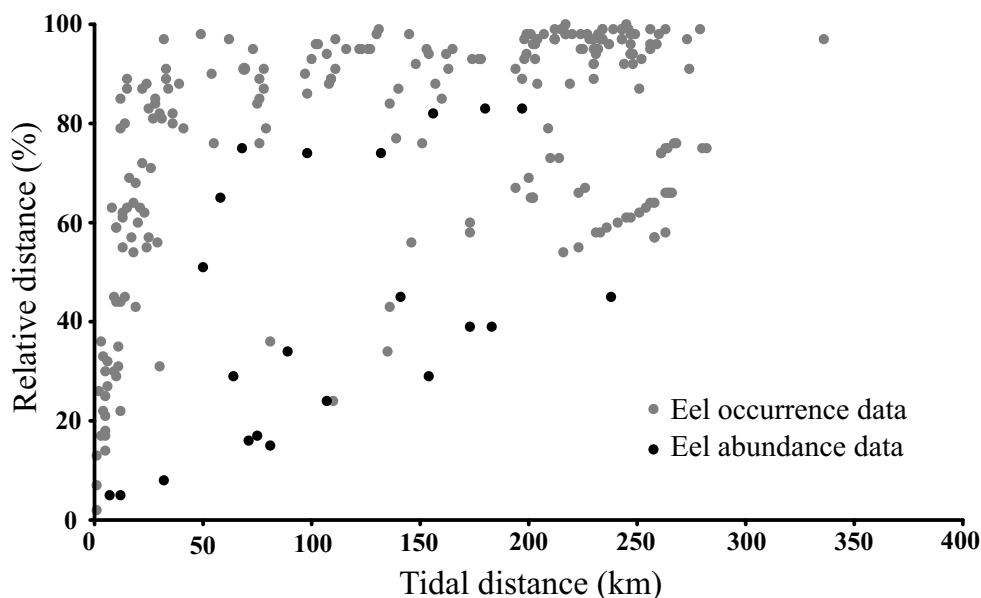


FIGURE 5.8 – Non-linear relation between tidal distance and relative distance of the 256 fishing stations.

5.4 En résumé

L'analyse d'un jeu de données historiques sur la répartition des anguilles de 150 à 299 mm à l'échelle du bassin versant révèle la pertinence d'utiliser de nouveaux descripteurs prenant en compte les caractéristiques de l'habitat et la capacité d'accueil du milieu. Dans notre jeu de données de 1995 à 2003, la distance relative explique mieux la distribution des anguilles de moins de 300 mm que la distance tidale simple, exprimée en kilomètres. L'invariance d'échelle observée à travers des courbes de distribution identiques entre des cours d'eau de 400 km et des cours d'eau de 20 km de long, révèle que les distances parcourues par les anguilles dépendent conjointement de leurs réserves énergétiques mais aussi des caractéristiques du milieu (type de substrat, débit, pente, profondeur).

Par ailleurs, l'analyse des anguilles de moins de 300 mm présentes au pied des premiers obstacles de petits tributaires de la Garonne et de la Dordogne en 2006 révèle une rupture dans les classes de taille en phase de dispersion ciblée autour de 220 mm. Alors que les gabarits inférieurs à 220 mm sont très présents dans les observations (90 à 95 % des stations révèlent leur présence) et que ces gabarits sont bien échantillonnés (bonne efficacité de pêche à partir de 180 mm), il apparaît nettement une tendance à la disparition des individus de plus de 220-240 mm dans les stations prospectées. Ils n'apparaissent pas en effet dans 30 à 45 % de ces mêmes stations. L'hypothèse la plus plausible réside dans la modification du comportement des individus vis-à-vis de ces faciès peu profonds à partir de cette gamme de taille.

CHAPITRE 6

DISCUSSION ET CONCLUSION



Chapitre 6

Discussion et conclusion

Les parties précédentes de cette thèse ont montré que l'anguille était un bon modèle biologique pour étudier les tactiques de comportement de déplacement mises en oeuvre lors de la dispersion continentale. Dans ce chapitre de discussion nous allons faire la synthèse des résultats observés aux différentes échelles spatiales, puis nous allons faire le point sur la complémentarité de ces différentes approches (points forts et faibles de chacune). A partir de ces résultats, nous allons proposer un modèle conceptuel expliquant la dispersion continentale des anguilles dans un bassin versant.

6.1 Synthèse des résultats

Ce travail de thèse avait pour objectif de caractériser les patterns de la dispersion continentale des jeunes anguilles en eau douce en croisant des études à différentes échelles spatiales. Rappelons que nous travaillons en amont de la limite de marée dynamique et que nous appelons *anguillettes* les anguilles de moins de 150 mm puis *anguilles jaunes* les plus grandes anguilles (qui mesurent jusqu'à 340 mm dans notre étude). Les principaux résultats de ce travail sont les suivants :

1. Validation des outils méthodologiques pour caractériser les déplacements individuels des jeunes stades d'anguille :
 - Validation du visible implant elastomer (VIE) comme méthode de marquage adaptée aux anguilles entre 60 et 240 mm.
 - Mise en place d'un programme de marquage-recapture pour caractériser différentes tactiques de déplacement, modélisation de la survie et de la probabilité de capture séparément en utilisant le modèle de Cormack-Jolly-Seber, estimation de la transience pour la première fois chez l'anguille.
2. Caractérisation de comportements majoritaires taille-dépendants :
 - Mise en évidence sur le terrain de deux tactiques (transience et résidence). La transience décroît avec la taille des anguilles. Caractérisation de la fraction de la population qui contribue significativement à la colonisation du bassin ver-

- sant estimée en dessous de 220 mm sur notre rivière, mais la taille-seuil varie probablement selon les systèmes.
- Mise en évidence expérimentale d'un comportement locomoteur majoritairement migrant chez les anguillettes et résident chez les anguilles jaunes.
3. Caractérisation de facteurs endogènes déclencheurs taille-dépendants :
 - Migration liée à une bonne condition corporelle et à une forte activité thyroïdienne chez les anguillettes.
 - Migration liée à un stress physiologique chez les anguilles jaunes.
 4. Evaluation d'un nouveau descripteur de la répartition spatiale des anguilles de 150 à 299 mm dans un bassin versant, appelé la distance relative :
 - Mise en évidence de la dimension fractale de la répartition des anguilles : la distance relative (*i.e.* la position du poisson relativement à la distance totale entre la limite tidale et la source de la rivière) décrit mieux la répartition des anguilles que la distance tidale (*i.e.* la distance parcourue depuis la limite tidale).
 - La distribution spatiale des anguilles dans un bassin versant dépend conjointement de leurs réserves énergétiques mais aussi des caractéristiques des habitats (type de substrat, débit, pente, profondeur) qui reflètent probablement la capacité d'accueil du milieu.

6.2 Complémentarité des trois approches

Armstrong *et al.* (1998) a démontré l'importance d'intégrer différentes échelles spatiales et temporelles lorsque l'on souhaite appliquer des connaissances scientifiques à la gestion du saumon atlantique (*Salmo salar* L.). Notre étude croise les résultats des caractérisations des déplacements en mésocosme à ceux observés en conditions naturelles. Les conclusions obtenues à l'échelle individuelle sont ensuite confrontées à celles observées à l'échelle de la population dans le bassin versant.

Déplacements individuels en rivière Nous avons mis en évidence l'existence de deux tactiques comportementales (transience et résidence) en rivière. Cette approche de terrain permet de comparer les comportements des individus entre eux lorsqu'ils sont soumis à des conditions naturelles où aucun facteur n'est contrôlé, où le système est ouvert et dynamique (Article 2). Cette approche est particulièrement adaptée à la description des comportements, mais, en contrepartie, les effets des différents facteurs impliqués ne peuvent pas être isolés. Tous les facteurs sont liés (l'abiotique, le biotique, les interactions sociales) et les résultats sont donc plus difficiles et complexes à analyser et à interpréter.

Déplacements individuels en mésocosme Nous avons confirmé l'existence de différentes tactiques de déplacement en structures expérimentales. Puis nous avons analysé les caractéristiques physiologiques des individus adoptant chacune de ces

tactiques. Nous avons ainsi démontré expérimentalement le lien entre l'état physiologique d'une anguille et son comportement de déplacement. Nous avons aussi révélé que les mécanismes différaient selon le stade de développement de l'anguille (Article 3). Les expériences en structure expérimentale permettent d'analyser un paramètre isolé. Dans notre étude, la fonction précise étudiée est la capacité individuelle à franchir la rampe placée à l'amont du bac expérimental traversé par un courant. Puis nous avons analysé les caractéristiques morphométriques et physiologiques des anguilles ayant adopté cette tactique de déplacement. Ce type d'approche expérimentale présente quelques faiblesses : les manipulations inhérentes à toutes les expérimentations (pêche, stabulation) peuvent perturber le comportement des poissons. De plus l'isolement du facteur testé peut être interprété comme une vision trop simplifiée par rapport à la complexité des interactions existantes entre une multitude de facteurs dans le milieu naturel. Ainsi ce travail, qui se trouve à des échelles spatiale et temporelle réduites, permet une extrapolation des conclusions relativement limitée et qui doit toujours être nuancée, en gardant à l'esprit que les observations pourraient ne pas être représentatives de ce qui se passe dans le milieu naturel.

Répartition de la population dans un bassin versant Nous avons testé un nouveau descripteur révélant la dimension fractale de la répartition spatiale des anguilles dans un bassin versant (Article 4). Pour cela, nous avons analysé la distribution spatiale des anguilles dans le bassin versant Garonne-Gironde-Dordogne qui fait une superficie de 80 000 km², à partir de données collectées par le Conseil Supérieur de la Pêche entre 1995 et 2003. Cette approche permet une analyse à des échelles spatiale et temporelle larges par rapport à celles observées en mésocosme (sur quelques mètres pendant quelques jours) ou en rivière (sur une zone atelier de 20 km pendant un an). En contrepartie, elle sollicite des moyens techniques lourds, avec des différences (méthode de pêche, personnel recruté etc.) qui peuvent avoir un impact sur les observations malgré une volonté d'homogénéité. De plus, les poissons pêchés ne sont pas toujours individuellement mesurés et pesés, ce qui induit une précision d'information hétérogène. Par ailleurs, l'image obtenue au terme de l'analyse de ces données est une image non dynamique du système (sans marquage ou suivi individuel des déplacements), chaque pêche donnant juste une image statique de ce qui est présent sur la station de pêche à un instant donné.

6.3 Interprétation écologique des résultats

6.3.1 Tactiques stade-dépendantes

Polyphénisme et norme de réaction

Une histoire de vie observée est le résultat de forces d'évolution à long terme, mais aussi de réponses plus immédiates d'un organisme face à l'environnement dans lequel il vit. L'évolution favorisera le développement d'une diversité génotypique ou phénotypique plutôt que le développement d'un seul génotype ou phénotype optimal (Krebs and Davies, 1993; Begon *et al.*, 1996). En effet, maintenir la biodiversité ainsi que les brassages et le polymorphisme génétique contribuent à assurer la pérennité de la vie sur terre, en assurant que certains individus puissent s'adapter si les conditions dans lesquelles l'individu évolue venaient à changer. Ainsi, en favorisant la diversité, l'évolution réduit la vulnérabilité des espèces (Krebs and Davies, 1993).

La plasticité phénotypique peut se définir comme l'habilité d'un même génotype à s'exprimer de différentes façons lorsqu'il se trouve dans différents environnements (Begon *et al.*, 1996). La plasticité phénotypique peut être un phénomène discret ou continu. Dans le cas d'un phénomène discret, on parle de *polyphénisme* : la plasticité phénotypique s'exprime à travers des types (ou état) alternatifs selon l'environnement. Par exemple, la plante annuelle du désert *Ononis sicula* produira des graines dormantes ou non dormantes selon la longueur de jour (Silvertown, 1984). Le passage d'un état à un autre est appelé en anglais un *switch* que nous traduirons par une *bascule*. Dans le cas d'un phénomène continu, la plasticité phénotypique s'exprime à travers une variation continue. La relation entre la valeur des traits d'histoire de vie et celle d'une variable environnementale est alors appelée *norme de réaction*. Ce terme a été défini par Woltereck en 1909 : une norme de réaction représente l'étendue de phénotypes potentiels qu'un seul génotype pourrait développer s'il était exposé à un éventail spécifique de conditions environnementales. Nous donnerons un exemple de polyphénisme et de norme de réaction chez l'anguille à la fin de ce paragraphe. Il est probable que la plasticité phénotypique soit gouvernée par la sélection naturelle ; la compréhension des détails de son évolution est cependant compliquée (Via and Lande, 1985; Dejong, 1990; Scheiner and Lyman, 1991; Gebhardt and Stearns, 1992).

Les résultats de nos expériences mettent en évidence différents niveaux de plasticité comportementale dans le comportement locomoteur des anguilles.

Différences ontogéniques de comportement

Nos résultats expérimentaux révèlent que les comportements locomoteurs dominants sont différents selon le stade de développement de l'anguille puisque les anguillettes sont majoritairement migrantes tandis que les anguilles jaunes sont majoritairement résidentes (Figure 6.1) (Article 3).

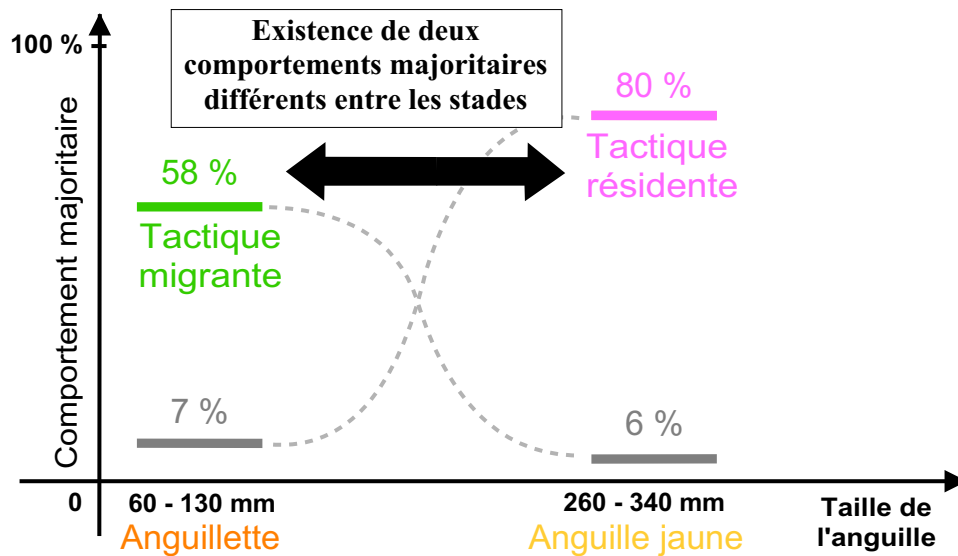


FIGURE 6.1 – Différences ontogéniques de comportement révélant l'existence de tactiques de déplacement stade-dépendantes chez l'anguille.

Ces conclusions sont confirmées dans le milieu naturel puisque la probabilité de transience est maximale pour les plus petits individus puis décroît avec la taille des anguilles (Article 2). Ces résultats majeurs mettent ainsi en évidence des tactiques stade-dépendantes chez l'anguille. Les mécanismes mis en jeu au sein de chaque stade dans le choix entre ces tactiques sont discutés dans le paragraphe 6.3.2.

Plasticité comportementale intra-stade

Il est important de noter qu'à côté de ces comportements majoritaires stade-dépendants (*i.e.* migration pour les anguillettes et sédentarisation chez les anguilles jaunes), chaque stade a adopté le comportement alternatif (Figure 6.2).

En effet, à côté des 58.1% d'anguillettes constamment migrantes, nous avons observé 7% d'anguillettes qui sont restées constamment résidentes. Inversement, chez les anguilles jaunes, 5.7% ont adopté constamment le comportement migrant à côté des 79.6% résidentes. Des anguilles jaunes en déplacements ont déjà été observées sur le terrain, par exemple chez l'anguille américaine *A. rostrata* (Oliveira, 1997). Ce comportement minoritaire peut expliquer les vagues de migration des anguilles de plus de 200 mm observées lors du franchissement des passes à anguilles qui équipent les barrages (Rigaud *et al.*, 1988).

Plasticité phénotypique intra-individuelle

Lors des expériences en mésocosme, nous travaillons sur la persistance du comportement en répétant trois fois de suite les mêmes observations. Bien que nous ayons ciblé nos analyses physiologiques sur les anguilles exhibant un comportement locomoteur

6.3 - Interprétation écologique des résultats

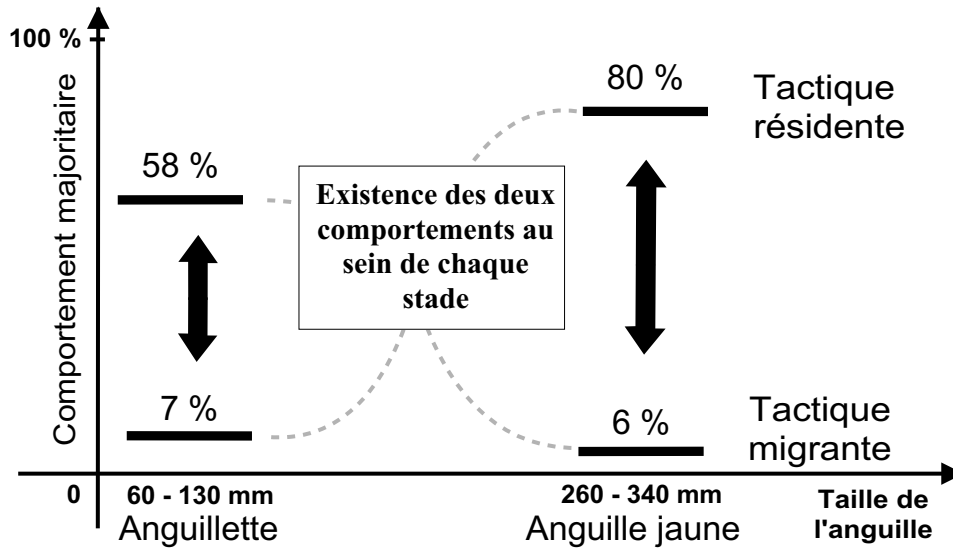


FIGURE 6.2 – Plasticité comportementale intra-stade.

persistant, nous avons aussi observé un continuum correspondant aux comportements non persistants, qui représentent 34.9% des anguillettes et 14.7% des anguilles jaunes étudiées (Figure 6.3).

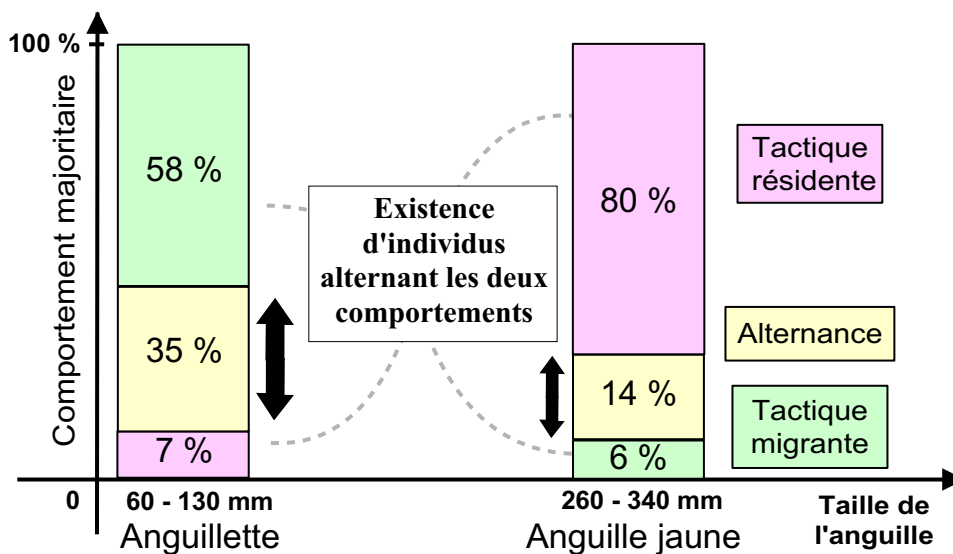


FIGURE 6.3 – Plasticité phénotypique intra-individuelle.

L'observation de ces comportements non persistants chez les deux stades de développement met en évidence une plasticité individuelle qui peut traduire la capacité d'une anguille à s'adapter aux variations des conditions biotiques et abiotiques. Une forte plasticité comportementale des anguilles a été suggérée par Feunteun *et al.* (2003) pour expliquer leur grande variabilité de distribution spatiale et d'occupation des habitats.

De l'individu à la population

Le changement d'échelle dans cette approche phénoménologique est expliqué figure 6.4.

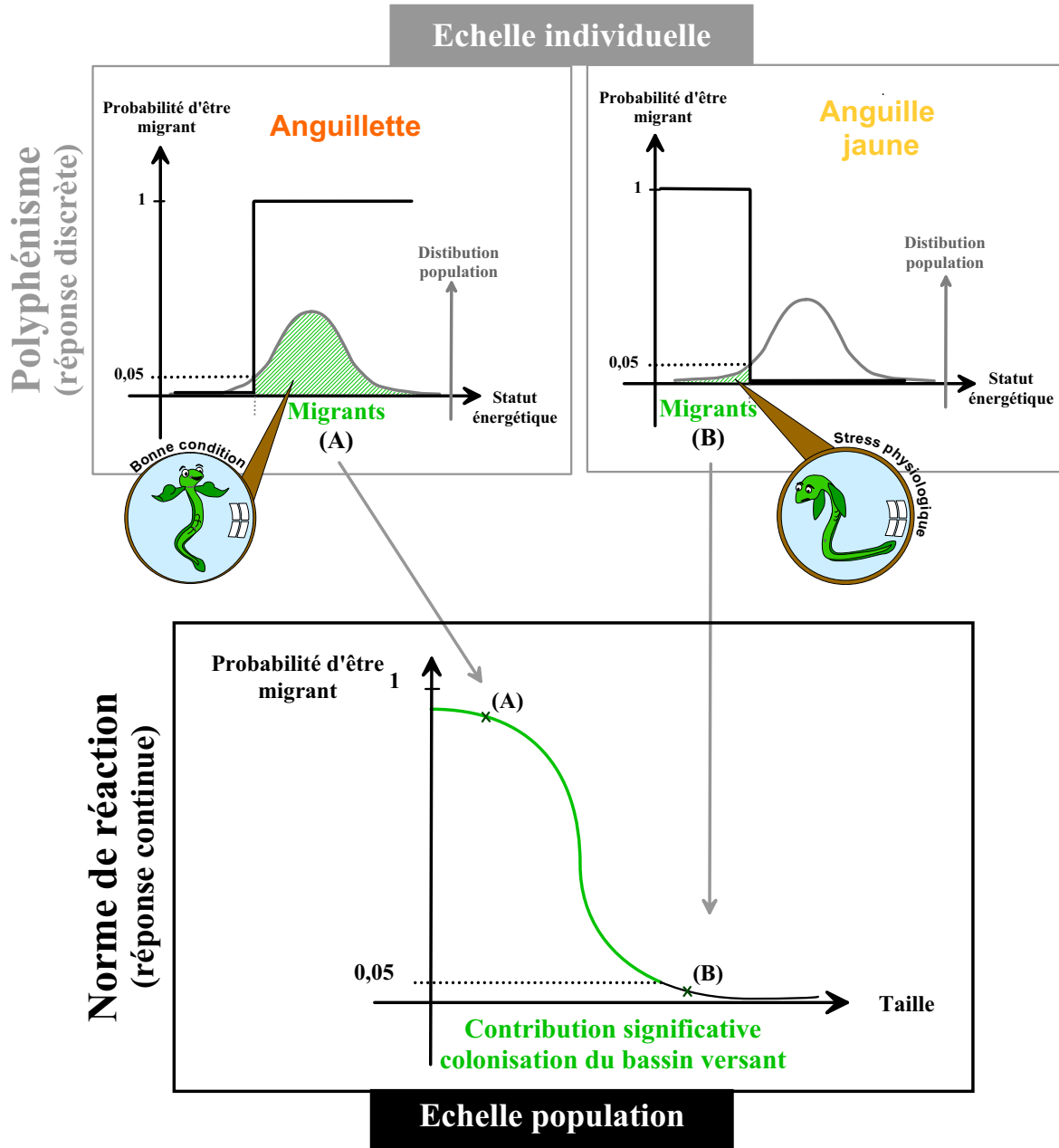


FIGURE 6.4 – De l'individu à la population. La probabilité individuelle d'être migrant est discrète (polyphénisme) puisque l'anguille adopte le phénotype migrant ou sédentaire selon son statut énergétique. Sa résultante à l'échelle de la population est continue (norme de réaction) puisque la bascule comportementale a lieu à une taille variable selon les individus.

À l'échelle individuelle, l'anguille adopte le phénotype migrant ou sédentaire selon son statut énergétique. La probabilité individuelle d'être migrant est discrète (polyphénisme) alors que sa résultante à l'échelle de la population est continue (norme de

réaction) (Figure 6.4). Notons que cette bascule comportementale semble irréversible à l'échelle de la population mais elle n'exclut pas qu'à l'échelle individuelle une anguille puisse changer plusieurs fois de comportement selon sa condition physiologique, comme évoqué précédemment.

6.3.2 Mécanismes statut-dépendants

Nos résultats montrent l'existence de plasticité comportementale à la fois inter- et intra-individuelles. Afin d'étudier les facteurs physiologiques potentiellement impliqués dans ces niveaux de plasticité, nous avons analysé les caractéristiques morphométriques ainsi que les status thyroïdiens qui pourraient déclencher ces différents comportements.

Stratégie conditionnelle

Nos résultats montrent qu'au sein de chaque stade de développement le choix entre la tactique migrante et la tactique sédentaire dépend du statut physiologique de l'anguille. Ainsi, notre étude met en évidence l'existence d'une stratégie conditionnelle dans le comportement migratoire de l'anguille qui met en oeuvre des tactiques statut-dépendantes (Gross, 1996). Cependant, les mécanismes mis en jeu sont opposés selon le stade de développement de l'animal (Article 3). En effet, chez l'anguillette, le comportement migrateur majoritaire semble provoqué par une activité importante de la glande thyroïde parmi les anguilles en bonne condition physique, tandis que chez l'anguille jaune, l'activité migratrice minoritaire est déclenchée par un stress physiologique (augmentation de la production de T3 sur les plus petites anguilles, qui est un indicateur de stress). La figure 6.6 synthétise ces résultats en précisant que les facteurs physiologiques de déclenchement de la dispersion continentale de l'anguille sont différents entre l'anguillette et l'anguille jaune.

Il serait nécessaire de mesurer à présent les caractères morphométriques et de doser le statut thyroïdien des anguilles pêchées sur le Saucats et classées comme transientes ou résidentes afin de vérifier nos conclusions expérimentales en conditions naturelles.

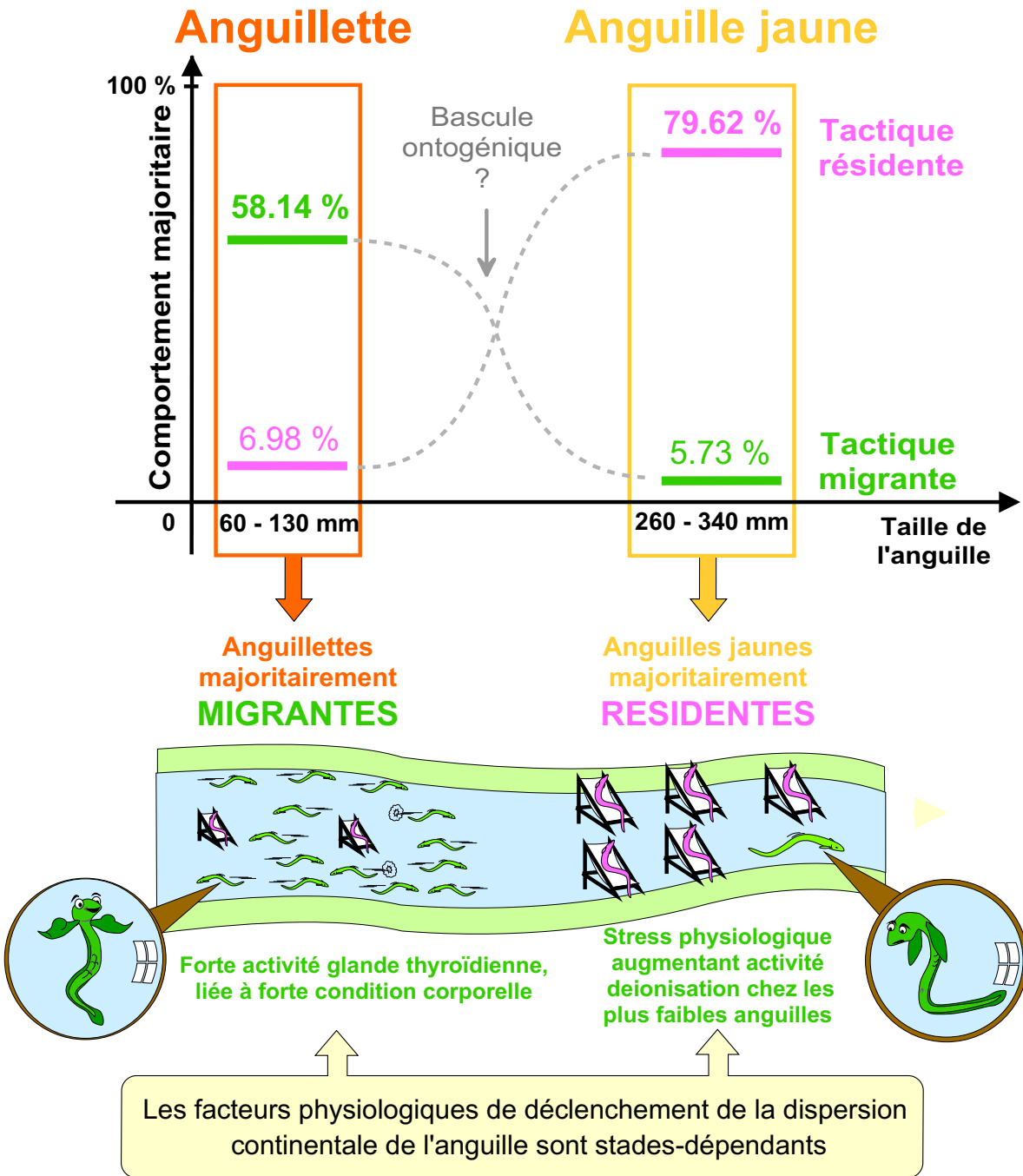


FIGURE 6.5 – Stratégie conditionnelle contrôlant la dispersion continentale de l’anguille européenne. Les mécanismes physiologiques mis en jeu sont opposés selon le stade de développement de l’animal puisque chez l’anguillette le comportement migrateur (majoritaire) est déclenché par une activité importante de la glande thyroïde chez les anguilles en bonne condition physique, tandis que chez l’anguille jaune, l’activité migratrice (minoritaire) est déclenchée par un stress physiologique.

Transition comportementale ontogénique

A l'échelle de la vie de l'anguille, nous observons un changement de comportement majoritaire au fil de son développement qui passe de migrant chez les anguillettes à sédentaire chez les anguilles jaunes (Figure 6.6). Cette bascule comportementale est liée à l'ontogénie de l'anguille et intervient à une taille comprise entre 130 et 260 mm en conditions expérimentales (Article 3). Sur notre rivière atelier Saucats, nous avons montré que la probabilité de transience diminuait avec la taille de l'anguille, franchissait la valeur seuil de 50% pour une taille de 121 mm et descendait en dessous de 5% pour des anguilles de plus de 223 mm. Nos résultats révèlent donc une bascule qui a lieu entre 120 et 250 mm mais nous n'avons pas d'informations précises sur son déroulement. Elle dépend probablement de la condition physiologique des individus mais aussi des conditions environnementales et des caractéristiques du milieu (Article 4) et vise probablement à optimiser le rapport entre les coûts et les bénéfices liés à la migration et à la croissance. Nous allons proposer une interprétation spéculative de ce changement de tactique en terme d'avantage sélectif dans le paragraphe 6.3.4 mais nos hypothèses devront être vérifiées empiriquement, *i.e.* expérimentalement ainsi qu'en conditions naturelles.

Nous pouvons faire un parallèle entre cette bascule comportementale et d'autres événements importants dans le développement ontogénique de l'anguille qui se passent autour de 200-300 mm, tels que la différenciation sexuelle (Colombo and Grandi, 1995; Beullens *et al.*, 1997a,b). Le comportement alimentaire se modifie aussi entre 250 et 300 mm avec l'apparition de l'ichtyophagie (de Nie, 1987; Bergersen and Klemetsen, 1988; Barak and Mason, 1992; Schulze *et al.*, 2004). Parallèlement, la stratégie d'occupation de l'espace change et la préférence d'habitat passe des radiers peu profonds à des zones plus profondes (Laffaille *et al.*, 2003, 2004). La taille de l'espace vital (*home range*) augmente aussi avec la taille du poisson (Minns, 1995). Par ailleurs, les patterns de déplacements mis en évidence grâce aux analyses micro-chimiques des otolithes révèlent que certaines anguilles qui étaient en eau douce retournent grandir en eau salée à partir d'une taille estimée autour de 300 mm (Daverat and Tomas, 2006).

6.3.3 Schéma général de la dispersion en amont de limite tidale

Nous faisons à présent la synthèse de tous nos résultats pour proposer un schéma général de la dispersion continentale à l'échelle de la population d'anguilles.

La stratégie conditionnelle statut-dépendante que nous mettons en évidence chez les anguillettes de moins de 150 mm en eau douce (Articles 2 et 3) met en jeu les mêmes mécanismes que chez les civelles en estuaire (Figure 6.6). En effet, l'activité locomotrice des civelles dépend de leur condition corporelle et de leurs réserves énergétiques (Edeline *et al.*, 2006; Bureau du Colombier *et al.*, 2007). De plus le rôle des hormones thyroïdiennes a été démontré comme facteur endogène déclencheur de la migration chez les civelles en

bonne condition corporelle (Edeline *et al.*, 2004; Edeline, 2005; Edeline *et al.*, 2005).

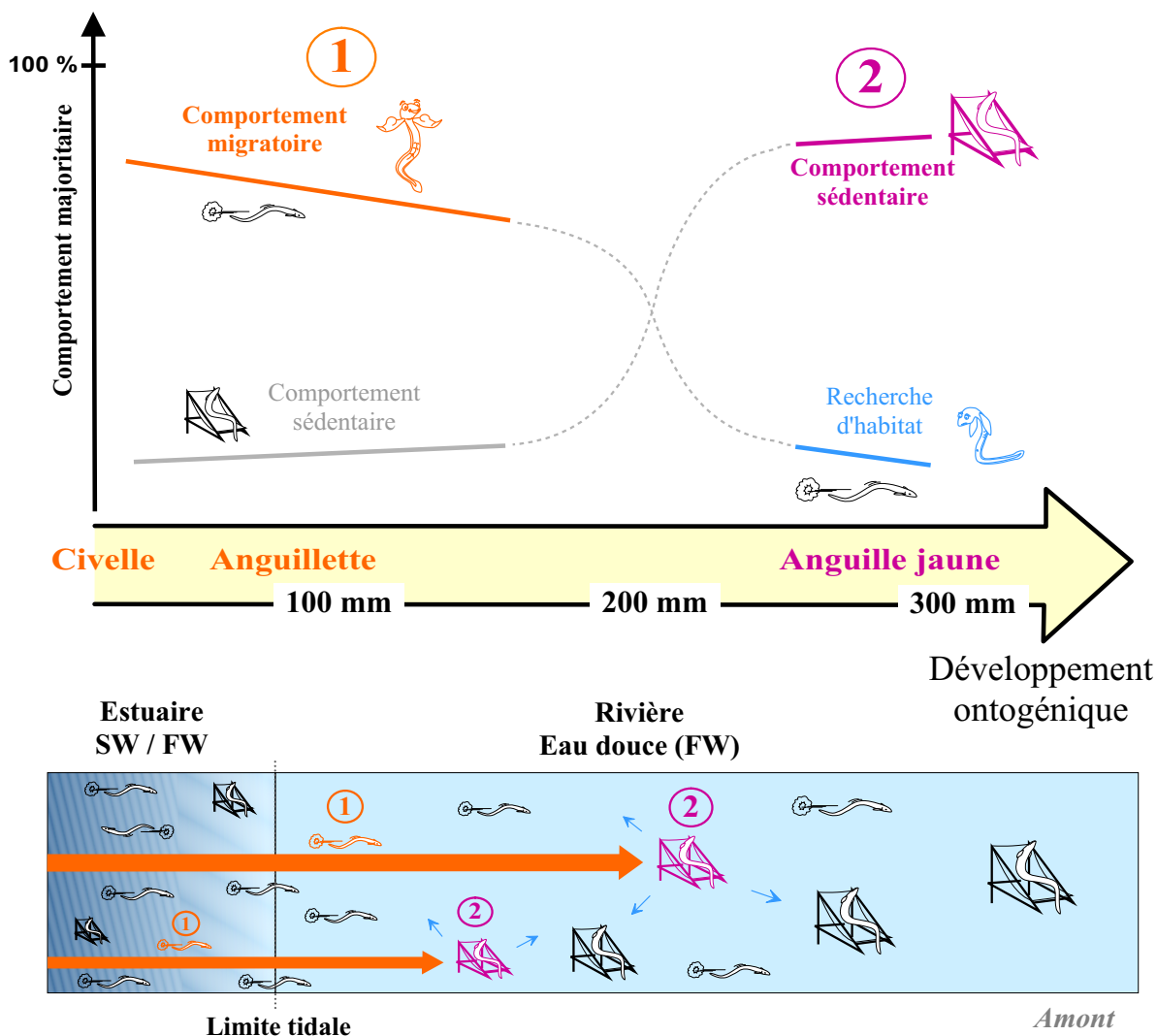


FIGURE 6.6 – Schéma général de la dispersion continentale de l’anguille composée de deux phases successives : dans une première phase de migration, toutes les anguilles qui ont un statut énergétique suffisant migrent vers l’amont sans être distraites par les ressources. Les anguilles qui ont un statut énergétique trop faible se sédentarisent. Durant la seconde phase de sédentarisation, les anguilles ne migrent plus vers l’amont. Les déplacements minoritaires observés sont orientés par les ressources et la recherche d’habitat.

Nous proposons le schéma de dispersion suivant : les civelles qui ont un statut énergétique suffisant migrent dans l’estuaire et franchissent la limite de marée dynamique. Elles poursuivent ensuite leur migration continentale en eau douce. La sédentarisation intervient ensuite, à une taille comprise entre 150 et 300 mm selon les individus et les caractéristiques du milieu.

Notre schéma général de la dispersion des anguilles en amont de la limite tidale est composé de deux phases successives (Figure 6.6) :

1. Une première phase de migration où toutes les anguilles qui ont un statut énergétique

suffisant migrent vers l'amont sans être distraites par les ressources. Les anguilles qui ont un statut énergétique trop faible se sédentarisent.

2. Une deuxième phase de sédentarisation où les anguilles ne migrent plus vers l'amont. Les déplacements minoritaires observés sont orientés par les ressources et la recherche d'habitat.

Lors de cette seconde phase, l'endroit où l'anguille va se sédentariser dépendra des caractéristiques de l'habitat et la capacité d'accueil du milieu (Article 4). Nous avons montré que la distance relative, calculée comme la position du poisson relativement à la distance totale entre la limite tidale et la source de la rivière et qui s'exprime en pourcentage, explique mieux la distribution des anguilles de 150 à 299 mm que la distance tidale simple, exprimée en kilomètres. Les distances parcourues par les anguilles dépendent donc conjointement de leur statut physiologique (réserves énergétiques) et des caractéristiques du milieu (type de substrat, débit, pente, profondeur).

Il a été suggéré que ce pourrait être l'achèvement de la métamorphose larvaire de l'anguille (caractérisé par le développement total de la pigmentation du corps, du tube digestif et des dents définitives) qui induirait la fin du comportement migratoire vers l'amont et une bascule vers des déplacements densité-dépendants liés à la recherche de nourriture (Edeline *et al.*, 2007). Nos résultats empiriques confirment le modèle spéculatif proposé par Edeline (2007) qui décompose la dispersion continentale en une phase migratrice et une phase de recherche d'habitat. Cependant, nos observations permettent d'affirmer que la bascule comportementale entre la migration et la sédentarisation ne serait pas liée à la métamorphose, puisque les anguilles que nous observons en phase migratrice sont entièrement métamorphosées, ni au franchissement de la limite de marée dynamique (Articles 2 et 3). Nos résultats montrent que cette bascule pourrait avoir lieu plus tard dans le développement ontogénique de l'anguille et plus en amont dans le bassin versant.

6.3.4 Interprétation en écologie évolutive

La théorie des jeux (fréquence-dépendance) et les concepts associés tels que les ESS (Evolutionarily Stable Strategy) permettent d'étudier les phénotypes alternatifs en terme de coûts et de bénéfices pour l'évolution de leur avantage sélectif (traduction du terme *fitness*) (Gross *et al.*, 1988; Edeline, 2007). Nous suggérons à présent une interprétation évolutive théorique du schéma de la dispersion continentale (figure 6.6) qui rejoint celle proposée par Edeline (2007) pour expliquer la diadromie facultative.

Le rapport coûts/bénéfices lié à la migration évolue avec le développement ontogénique

La mise en évidence de stratégies conditionnelles opposées entre l'anguillette et l'anguille jaune montre que les besoins de l'anguille évoluent au cours de sa vie conti-

mentale.

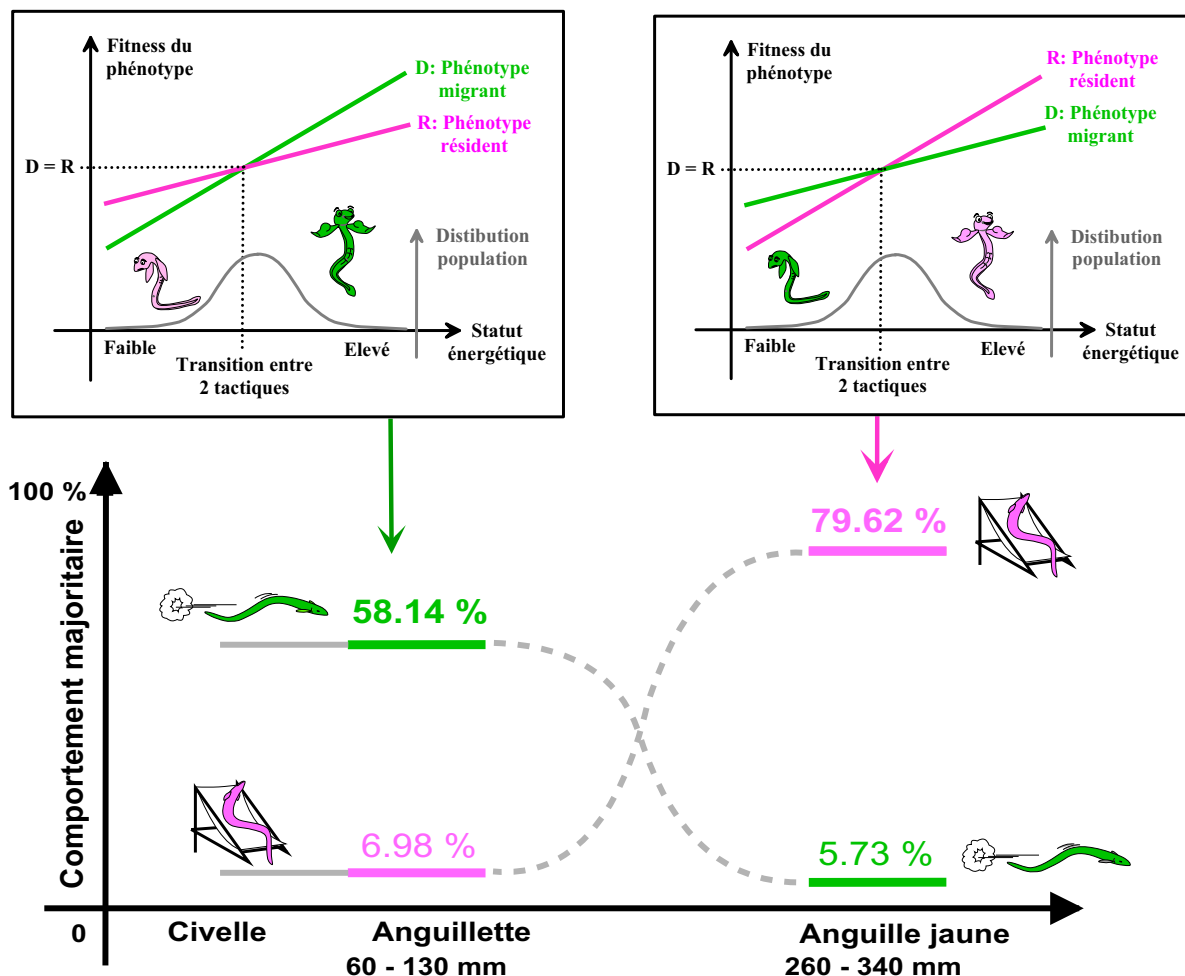


FIGURE 6.7 – Changement ontogénique de l’avantage sélectif. Chez les anguillettes, le coût énergétique de la migration serait compensé par le bénéfice en terme de survie et de croissance. Les anguillettes auraient donc intérêt à fuir la compétition et la prédation présentes dans l’estuaire en adoptant le phénotype migrant. Puis en grandissant, les relations sociales changeraient, le statut de l’anguille évoluerait et les anguilles jaune auraient alors intérêt à se sédentariser pour optimiser leur croissance.

Le choix d’une stratégie a pour finalité d’optimiser la fitness de l’individu. Le rapport coûts/bénéfices lié à la migration s’inverse donc avec le développement ontogénique de l’anguille et induit un arrêt progressif du comportement migrateur au sein de la population (figure 6.7).

Le rapport entre le coût et le bénéfice de la migration serait différent pour chaque stade de développement :

Anguilles jusqu’à 150-250 mm Le coût énergétique de la migration serait compensé par le bénéfice en terme de survie et de croissance. Les anguillettes auraient donc intérêt à fuir la compétition et la prédation présentes dans l’estuaire.

Anguilles à partir de 150-250 mm En grandissant, les relations sociales changeraient,

le statut de l'anguille évoluerait et l'anguille jaune aurait alors intérêt à se sédentariser pour optimiser sa croissance.

La migration continentale de l'anguille en eau douce est un trait ancestral qui résulte de l'apparition des anguilles dans les latitudes tropicales où la productivité primaire est meilleure en eau douce qu'en eau salée (Gross *et al.*, 1988). C'est cependant l'inverse sous nos latitudes où la productivité est meilleure en eau salée qu'en eau douce, ce qui sert d'argument pour expliquer la diadromie facultative (Tsukamoto and Arai, 2001). Malgré cette différence de productivité avantageant les eaux salées, la diadromie demeure la tactique de migration dominante chez les jeunes anguilles, comme suggéré par la programmation ontogénique pour l'osmorégulation en eaux douces Ciccoti *et al.* (1993). L'explication la plus souvent avancée pour expliquer que la migration en eau douce soit favorisée malgré ses coûts (coût énergétique et coût de croissance) est que la migration en eau douce permet de réduire la compétition inter- et intra-spécifiques, qui sont des composantes essentielles de l'évolution du phénomène de dispersion chez de nombreuses espèces (Clobert *et al.*, 2001). Par exemple, la migration en eau douce permet aux anguilles d'échapper à des prédateurs marins redoutables (Jonsson and Jonsson, 1993) tels que le congre, ainsi qu'à de fortes densités conspécifiques (Tesch, 1977). Dans ce cas, les interactions sociales peuvent être considérées comme des forces majeures dans l'évolution de la migration chez l'anguille.

Afin d'expliquer la migration des anguillettes, le trade-off entre la recherche de l'habitat le plus productif et la fuite de la compétition doit compenser le coût énergétique élevé induit par la migration, qui augmente la mortalité et réduit conjointement la croissance de l'anguille (Figure 6.7).

Des zones d'ombre à éclaircir

Mais qu'est-ce qui prouve que la compétition et la prédation sont plus fortes en estuaire qu'en eau douce ?

Il est communément admis que les petites anguilles vont vers l'amont pour optimiser leur survie, puis, en corollaire, que la survie des petites anguilles est moins bonne en estuaire qu'en eau douce. Mais il faudrait maintenant le vérifier. Un effort particulier doit être développé pour préciser le rôle des relations sociales inter- et intra-spécifiques dans les mécanismes de la dispersion continentale de l'anguille.

6.4 Conclusion et perspectives

Notre étude révèle l'existence d'une stratégie conditionnelle dans la dispersion des anguilles en eau douce qui met en jeu des tactiques de déplacement dépendant du statut physiologique des individus. Nos résultats montrent que la dispersion des anguilles en amont de la limite tidale se décompose en deux phases successives variant selon le

stade de développement des anguilles. Dans une première phase, les mêmes mécanismes physiologiques que ceux qui permettent aux civelles de franchir la limite tidale favorisent la migration des anguillettes. Ainsi les anguillettes qui ont un statut énergétique suffisant migrent vers l'amont tandis que les anguillettes qui ont un statut énergétique trop faible se sédentarisent. Puis, dans une seconde phase, les anguilles jaunes adoptent un comportement majoritairement sédentaire. La distribution spatiale des anguilles dépend alors des caractéristiques des habitats (type de substrat, débit, pente, profondeur) qui reflètent probablement la capacité d'accueil du milieu.

Ainsi, la diversité de patterns de dispersion des anguilles dans les habitats continentaux pourrait être contrôlée par une bascule ontogénique entre le stade anguillette qui migre vers l'amont lorsque son statut énergétique le permet et le stade anguille jaune sédentaire qui se déplace à la recherche de nourriture et d'habitat. Cette bascule comportementale est évaluée entre 150 et 250 mm mais son étude détaillée doit être approfondie à l'avenir. Nous suggérons que, chez les anguillettes, le comportement migrateur est favorisé pour fuir la prédation et la dominance sociale, tandis que chez les anguilles jaunes le comportement sédentaire est favorisé pour optimiser la croissance. Le rapport coûts/bénéfices lié à la migration s'inverse donc avec le développement ontogénique de l'anguille et induit un arrêt progressif du comportement migrateur au sein de la population.

Les résultats de ce travail aboutissent à un certain nombre de perspectives. Celles-ci doivent permettre à la fois d'affiner et de compléter la compréhension des mécanismes de la dispersion continentale des anguilles :

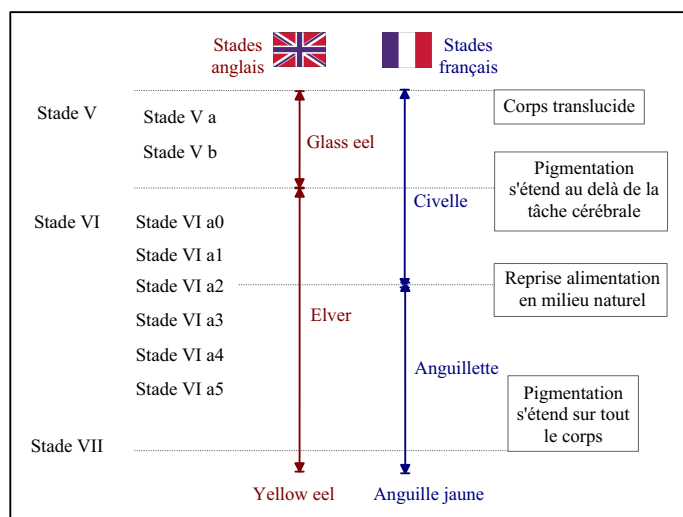
- Analyser les caractéristiques physiologiques des anguilles transientes et résidentes sur la rivière Saucats. Cela nous permettrait de confirmer en conditions naturelles l'existence des deux mécanismes physiologiques différents selon le stade de développement des anguilles que nous avons observés en conditions expérimentales. De plus, nous avons effectué des pêches dans les 200 mètres se trouvant en aval et en amont des stations de marquage sur le Saucats. L'analyse de la répartition des anguilles marquées dans ces zones adjacentes nous permettra de vérifier si les déplacements des anguillettes sont dirigés vers l'amont contrairement aux déplacements des anguilles jaunes.
- Mettre en évidence d'éventuelles différences génétiques entre les anguilles adoptant différents comportements lors de la dispersion continentale. Cela pourrait mettre en évidence un polymorphisme génétique qui placerait la stratégie conditionnelle de l'anguille au niveau d'une stratégie alternative où les fitness des différents comportements pourraient être égales.
- Préciser les déclencheurs internes et externes de la bascule ontogénique. En particulier, tester l'effet de la densité et des interactions sociales sur le comportement

des anguilles.

- Préciser dans quelle mesure la distance relative reflète la capacité d'accueil du milieu. Analyser les caractéristiques des habitats et apporter un point de vue géomorphologique sur la notion de capacité d'accueil à l'échelle du bassin versant.
- Comparer les tactiques de déplacement de l'anguille avec celles d'autres migrateurs thalassotoques. Un projet de recherche est en cours au sein de notre unité de recherche du *Cemagref* pour caractériser et comparer les tactiques des juvéniles de flets, anguilles et mulets.

ANNEXE A

SYNTHÈSES BIBLIOGRAPHIQUES



Annexe A

Synthèses bibliographiques

A.1 Le stade anguilette (*elver*) dans la littérature

Référence	Espèce	Taille	Poids	Critères elver	Sujet d'étude
Strubberg (1923, 1913)	<i>A. vulgaris</i>	Très détaillé	Très détaillé	Pigmentation	Classification métamorphose elver
Lowe (1951)	<i>A. anguilla</i>	NC	NC	NC	Facteurs influençant course des elvers
Deelder (1952, 1958)	<i>A. vulgaris</i>	NC	NC	NC	Vitesse nage
Creutzberg (1958, 1959, 1961, 1963)	<i>A. vulgaris</i>	NC	NC	Pigmentation, un an après métamorphose	Impact odeur et courant
Boëtius (1976); Boëtius and Boëtius (1989)	<i>A. anguilla</i> et <i>A. rostrata</i>	Environ 58 à 83 mm	Environ 0,151 et 0,222 g	Classification entre A et E	Stades pigmentaires
Ezzat and El-Serafy (1977)	<i>A. anguilla</i>	60 à 75 mm	NC	NC	Facteurs influençant migration
Parsons <i>et al.</i> (1977)	<i>A. anguilla</i>	Moyenne 65 à 68 mm	NC	Première année arrivée	Sex ratio anguilles argentées
Appelbaum and Hecht (1978)	<i>A. anguilla</i>	NC	NC	NC	Lien taille anguille et otolithe
Tarr and Hill (1978)	<i>A. mossambica</i> , <i>A. marmorata</i> and <i>A. nebulosa labiata</i>	NC	0,69 g	Pigmentation	Oxygène, alimentation et énergie
Kuhlmann (1979)	<i>A. anguilla</i>	63,7 et 75,2 mm	0,25 et 0,48 g	NC	Facteurs influençant croissance
McCleave (1980)	<i>A. anguilla</i>	72 mm (69 à 75 mm)	NC	Pigmentation	Performance nage
Jellyman and Ryan (1983)	<i>A. australis</i> et <i>A. dieffenbachii</i>	66 à 242 mm	NC	Classe d'âge 0 à 5	Classe d'âge : « glass eel age class 0 » et « elver age-class 1 »
Kastelein (1983)	<i>A. anguilla</i>	NC	0,32 g	NC	Alimentation et croissance
Gallagher <i>et al.</i> (1984)	<i>A. rostrata</i>	NC	0,3 à 2,4 g	NC	Consommation oxygène
Tzeng (1984b,a)	<i>A. japonica</i>	Moyenne 56-58 mm	NC	Cite Tesch (1977), stade VA à VIA, surtout du VB	Migration et dispersion
Gandolfi <i>et al.</i> (1984)	<i>A. anguilla</i>	65 à 73 mm	NC	stades pigmentaires A à E	Migration amont selon environnement
Hvidsten (1985)	<i>A. anguilla</i>	65 à 70 mm et 100 à 150 mm	NC	Cite Tesch (1977), re-groupe glass eels et pigmented eels	Ascension passe à anguille
Wickins (1985, 1987)	<i>A. anguilla</i>	NC	0,13 à 0,40 g	Glass eels, stages VB à VIA Tesch (1977) puis séparation par poids	Croissance elver
Hansen and Fattah (1986)	<i>A. anguilla</i>	NC	0,36 g et 0,21 g	NC	Marquage radioactivité
Moriarty (1986, 1990, 1996); Moriarty and Tesch (1996)	<i>A. anguilla</i>	NC	NC	Franchissement limite salinité, Age 0+	Suivi abondance

Chapitre A - Synthèses bibliographiques

Référence (suite)	Espèce (suite)	Taille (suite)	Poids (suite)	Critères elver (suite)	Sujet d'étude (suite)
Sorensen (1986)	<i>A. rostrata</i>	56 mm	NC	NC	Olfaction elver
Sorensen and Bianchini (1986)	<i>A. rostrata</i>	50 à 69 mm	NC	Cite Tesch (1977) (pigmentation + comportement)	Migration eau douce
Aprahamian (1987)	<i>A. anguilla</i>	NC	NC	Age < 3ans	Age et otolithes
Haro and Krueger (1988)	<i>A. rostrata</i>	56 mm de moyenne	NC	Freshwater migration, 7 stades classification pigmentation	Comparaison pigmentation et taille <i>A. rostrata</i> et <i>A. anguilla</i>
Naismith and Knights (1988)	<i>A. anguilla</i>	Glass eel non pigmentées, 64 à 78 mm	0,17 à 0,83 g	Migration amont (up-river migration)	Migration
Andersson <i>et al.</i> (1991)	<i>A. anguilla</i>	NC	0,2 g	NC	Croissance et IC
McGovern and McCarthy (1992)	<i>A. anguilla</i>	69 à 76 mm	NC	NC mais pigmentation notée Tesch (1977)	Taille et Indice de condition
Tzeng and Tsai (1992)	<i>A. japonica</i>	49 à 64,5 mm, moyenne 56 mm	NC	pigmentation, stade VA et VB	Otolithe et age elver
Wood <i>et al.</i> (1992)	<i>A. anguilla</i>	60 mm à 70 mm	NC	Migration	Pigments
Barbin and Krueger (1994)	<i>A. rostrata</i>	49 à 64 mm	NC	Premier stade de colonisation en nage active	Comportement et nage
Jorgensen <i>et al.</i> (1994)	<i>A. anguilla</i>	NC	NC	ongrowing of eel larvae (elvers)	Virus infection
Martin (1995)	<i>A. rostrata</i>	NC	NC	NC	Facteurs environnementaux et migration
Holmgren and Mosegaard (1996)	<i>A. anguilla</i>	62 à 80 mm, 71 mm de moyenne	moyenne de 0,33 à 0,23 g	Newly pigmented glass eel	Croissance otolithe
White and Knights (1997)	<i>A. anguilla</i>	69 à 74 mm ; 0,20 à 0,32 g	Clé pigmentation Elie, Lecomte-Fininger, Cantrelle and Charlon, 1982	Développement pigmentation	Vitesse migration, effet barrages et température
Jessop (1998, 2000a)	<i>A. rostrata</i>	Très bien défini	Très bien défini	Pigmentation, taille, poids	Caractéristiques elver
Oliveira and Campbell (1998)	<i>A. rostrata</i>	64-78 mm	NC	NC	Parasite
Wang and Tzeng (1998)	<i>A. rostrata</i>	moyenne 48 à 60 mm	NC	pigmentation, stade V, VIA1 et VIA2	Variation géographique taille
Birrell <i>et al.</i> (2000)	<i>A. anguilla</i>	NC	NC	Pigmentation	Transition fin perte poids
Jessop (2000b)	<i>A. rostrata</i>	Elver début croissance 60 mm ; reste NC	Elver début croissance 0,16 g ; reste NC	Migration amont. Tout ce qui mesure plus de 60 mm (?)	Caractéristiques biologiques, mortalité et effet environnement sur migration
Arai <i>et al.</i> (2003)	<i>A. rostrata</i>	NC	NC	NC	Distribution métaux dans otolithes
Robinet <i>et al.</i> (2003)	<i>A. marmorata</i>	100-120 mm	NC	NC	Croissance
Rodriguez <i>et al.</i> (2005)	<i>A. anguilla</i>	63,6 mm	0,16 g	Pigmentation	Nutrition et jeun
Gomez-Mourelo (2005a,b)	<i>A. anguilla</i>	modelisation	modelisation	Description stade elver basé sur arrêt alimentation etc.	Modelisation mouvement colonisation
Dou and Tsukamoto (2007)	<i>A. japonica</i>	NC	0,28 à 0,39 g et 0,31 à 0,43 g	NC	Rythme d'activité

TABLE A.1: Critères de détermination du stade anguillote (*elver*) dans la littérature

A.2 Caractérisation des déplacements individuels

A.2.1 Suivi des anguilles par marquage-recapture

Référence	Espèce	Méthode	Taille (nb)	Taux recapture
Beumer (1979)	<i>A. australis</i> et <i>A. reinhardtii</i>	Floy anchor tag	310 à 900 mm (n=1051)	18,5% 1051 marquées, 194 recapturées
Labar and Facey (1983)	<i>A. rostrata</i>	Floy anchor tag	633 à 712 mm (n=369)	8,67% 369 marquées, 32 recapturées
Bozeman <i>et al.</i> (1985)	<i>A. rostrata</i>	Floy anchor tag	200 à 800 mm (n=645)	43,7% 645 marquées, 282 recapturées
Rossi <i>et al.</i> (1987b)	<i>A. anguilla</i>	Freeze branding	moyenne 270 et 330 mm (n=2137)	21,2% 2137 marquées, 453 recapturées
Naismith and Knights (1988)	<i>A. anguilla</i>	Peinture acrylique	64 à 450 mm (n=1460)	6,75% en 1985 et 2,57% en 1986
Chisnall and Kalish (1993)	<i>A. australis</i> et <i>A. dieffenbachii</i>	Injection bleu alcyon et tubes plastiques	360 à 828 mm (n=47)	43,7% 47 marquées, 31 recapturées
Jellyman <i>et al.</i> (1996)	<i>A. australis</i>	Streamer tag	> 200 mm (n=9956)	19,9% 9956 marquées, 1982 recapturées
Oliveira (1997)	<i>A. rostrata</i>	Freeze branding	160 à 740 mm (n=829)	24,13% 829 marquées, 200 recapturées
White and Knights (1997)	<i>A. rostrata</i>	Peinture acrylique	69 à 74 mm et 80 à 140 mm (n=406 et 5962)	0% elvers et 2% juvéniles
Goodwin (1999)	<i>A. rostrata</i>	Pit tag	470 à 906 mm (n=279)	15,4% 279 marquées, 43 recapturées
Strickland (2002)	<i>A. rostrata</i>	Pit tag	217 à 672 mm (n=61)	11,48% 61 marquées, 7 recapturées
Durif <i>et al.</i> (2003)	<i>A. anguilla</i>	Pit tag	570 à 900 mm (n=15)	60 à 100% recapturées
Verdon and Desrochers (2003)	<i>A. rostrata</i>	Pit tag	moyenne 469 mm (n=3980)	12,54% 3980 marquées, 499 recapturées
Laffaille <i>et al.</i> (2005)	<i>A. anguilla</i>	Pit tag	200 à 700 mm (n=799)	46,4% 799 marquées, 371 recapturées

TABLE A.2: Suivi des déplacements des anguilles par capture-marquage-recapture.

A.2.2 Suivi des anguilles par télémétrie

Référence	Espèce	Méthode	Taille (nb)	Conclusion
Tesch (1979)	<i>A. anguilla</i>	Télémétrie ultrasonique	810 à 1040 mm (n=12)	Préférence profondeur de nage dépend plus de la luminosité que du cycle lunaire. Dépend fortement aussi des thermoclines et haloclines
Westerberg (1979)	<i>A. anguilla</i>	Télémétrie ultrasonique	700 à 850 mm (n=3)	Orientation grâce à gradient interne produit par mouvement à travers le champ magnétique terrestre. Comportement de base est la rhéotaxie positive qui s'inverse si stimuli olfactif d'origine d'eau douce
Labar and Facey (1983)	<i>A. rostrata</i>	Télémétrie radio	600 à 800 mm (n=16)	Retour au site de capture après déplacement suggérant du homing
Labar <i>et al.</i> (1987)	<i>A. anguilla</i>	Télémétrie radio	480 à 580 mm (n=7)	Plus de déplacements la nuit que le jour et double de surface explorée. Activité de jour augmente quand plus faible luminosité (nuage ou pluie)
Dutil <i>et al.</i> (1988)	<i>A. rostrata</i>	Télémétrie ultrasonique	520 à 650 mm (n=14)	Fréquence et distance des mouvements augmentent quand forte marée. Activité augmente la nuit. Espace vital entre 0,5 et 2 hectares
Parker (1995)	<i>A. rostrata</i>	Télémétrie ultrasonique	410 à 820 mm (n=21)	Après déplacement, retour au lieu de capture ? Espace vital environ 325 ha, non lié à la taille. Utilisation courants de marée pour se déplacer, surtout au crépuscule
Jellyman <i>et al.</i> (1996)	<i>A. australis</i>	Télémétrie ultrasonique	582 à 920 mm (n=10)	Tendance homing, retour au site de capture

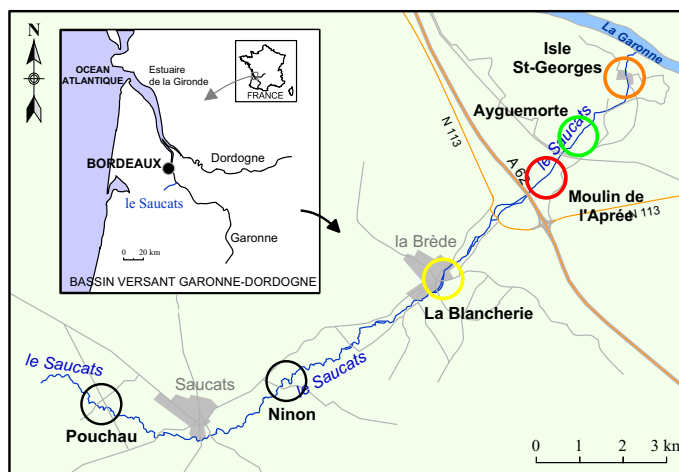
Chapitre A - Synthèses bibliographiques

Référence (suite)	Espèce (suite)	Méthode (suite)	Taille (nb) (suite)	Conclusion (suite)
Parker and McCleave (1997)	<i>A. rostrata</i>	Téléométrie ultrasonique	410 à 840 mm (n=20)	Malgré utilisation du transport tidal sélectif, n'optimisent pas à chaque marée. Certains signaux non utilisés : température, salinité, conductivité, changement de pression hydrostatique
Baras <i>et al.</i> (1998)	<i>A. anguilla</i>	Téléométrie radio	572 à 643 mm (n=7)	Anguilles jaunes sont sédentaires
Barbin (1998)	<i>A. rostrata</i>	Téléométrie ultrasonique	520 à 840 mm (n=16)	Rôle important de l'olfaction dans utilisation des courants de marée
Barbin <i>et al.</i> (1998)	<i>A. rostrata</i>	Téléométrie ultrasonique	580 à 840 mm (n=25)	Signaux chimiques exogènes sont importants pour guider migration estuarienne des anguilles argentées
McCleave and Arnold (1999)	<i>A. anguilla</i>	Téléométrie acoustique	670 à 950 mm (n=18)	Déplacements dirigés des anguilles jaunes vers l'amont tandis que non dirigés des anguilles argentées
Lamothe <i>et al.</i> (2000)	<i>A. rostrata</i>	Téléométrie radio	499 à 757 mm (n=20)	Mouvements nocturnes. Moitié des anguilles retournent au lieu de capture. Evoque du homing
Aoyama <i>et al.</i> (2002)	<i>A. japonica</i>	Téléométrie acoustique	585 à 645 mm (n=4)	Toutes les anguilles jaunes : relâchées dans l'estuaire retournent dans la rivière.
Aoyama <i>et al.</i> (2002)	<i>A. japonica</i>	Téléométrie acoustique	895 à 930 mm (n=3)	Anguilles argentées : mouvements rapides vers la mer
Jellyman and Tsukamoto (2002)	<i>A. dieffenbachii</i>	Téléométrie radio	1359 à 1520 mm (n=4)	Longs déplacements. Vitesse moyenne entre 15,1 et 31,3 km par jour. Peu de mouvements verticaux quotidiens dans colonne d'eau
Strickland (2002)	<i>A. rostrata</i>	Téléométrie radio	520 à 671 mm (n=33)	Activité supérieure pendant printemps et été, surtout la nuit. Peu de mouvements automne et hiver, proche hibernation. Préférence habitat pour milieu profond avec substrat grossier. Meilleure croissance quand faible densité et température élevée
Jellyman and Sykes (2003)	<i>A. australis</i> et <i>A. dieffenbachii</i>	Téléométrie radio	422 à 1052 mm (n=21)	Mouvements après marquage mais peu ensuite. Espace vital moyen estimé à 10m <i>A. dieffenbachii</i> et 30m <i>A. australis</i> . Mouvements que vers les berges. Grande fidélité à berge spécifique
Watene <i>et al.</i> (2003)	<i>A. australis</i> et <i>A. dieffenbachii</i>	Téléométrie acoustique	870 à 1040 mm (n=17)	Migration aval anguilles argentées surtout la nuit, mouvements en surface, dans les 4 premiers mètres de la colonne d'eau. Vitesse moyenne entre 16 et 89 cm par seconde. Recherche trajectoire sans obstacle
Gosset <i>et al.</i> (2005)	<i>A. anguilla</i>	Téléométrie radio	355 à 1694 g (n=74)	Moitié des anguilles reviennent au lieu de capture. Période de repos dans zone à faible courant
Jellyman and Tsukamoto (2005)	<i>A. dieffenbachii</i>	Téléométrie radio	1282 à 1445 mm (n=10)	Nage en grande profondeur. Problème géoposition. Mouvements quotidiens verticaux enregistrés. Profondeur max. enregistrée 980m
Westerberg <i>et al.</i> (2007)	<i>A. anguilla</i>	Téléométrie acoustique	640 à 850 mm (n=16)	Grande distance parcourue, moyenne 16 km par jour. Mouvements unidirectionnels anguilles argentées

TABLE A.3: Suivi des déplacements des anguilles par téléométrie.

ANNEXE B

DESCRIPTION DES STATIONS DE PÊCHE

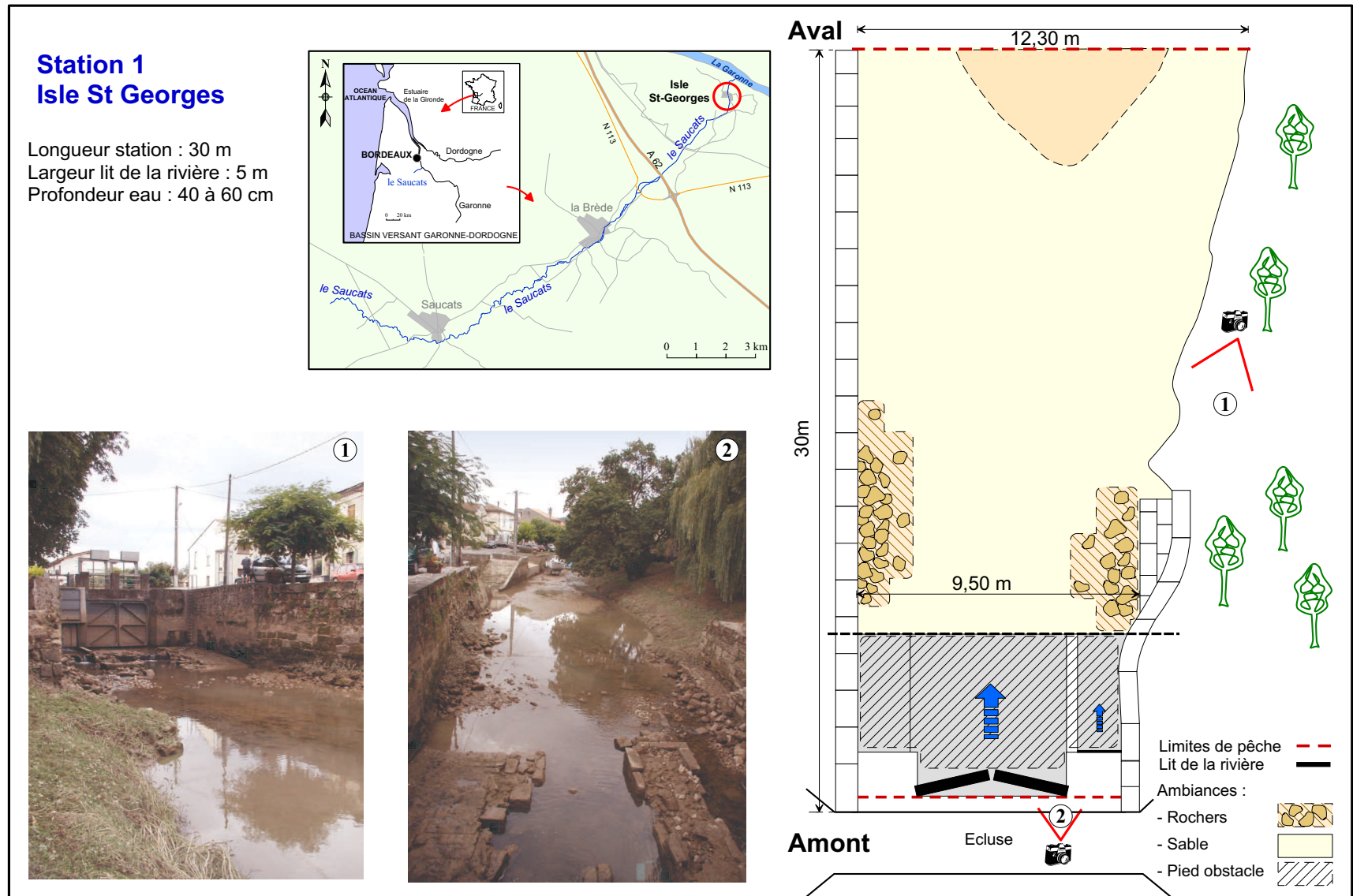


Annexe B

Description des stations de pêche du Saucats

- Station 1 - Isle saint Georges (figure B.1)
- Station 2 - Ayguemorte (figure B.2)
- Station 3 - Moulin de l'Aprée (figure B.3)
- Station 4 - La Blancherie (figure B.4)
- Station 5 - Ninon (figure B.5)
- Station 6 - Pouchau (figure B.6)

FIGURE B.1 – Description station de pêche S1 du Saucats.



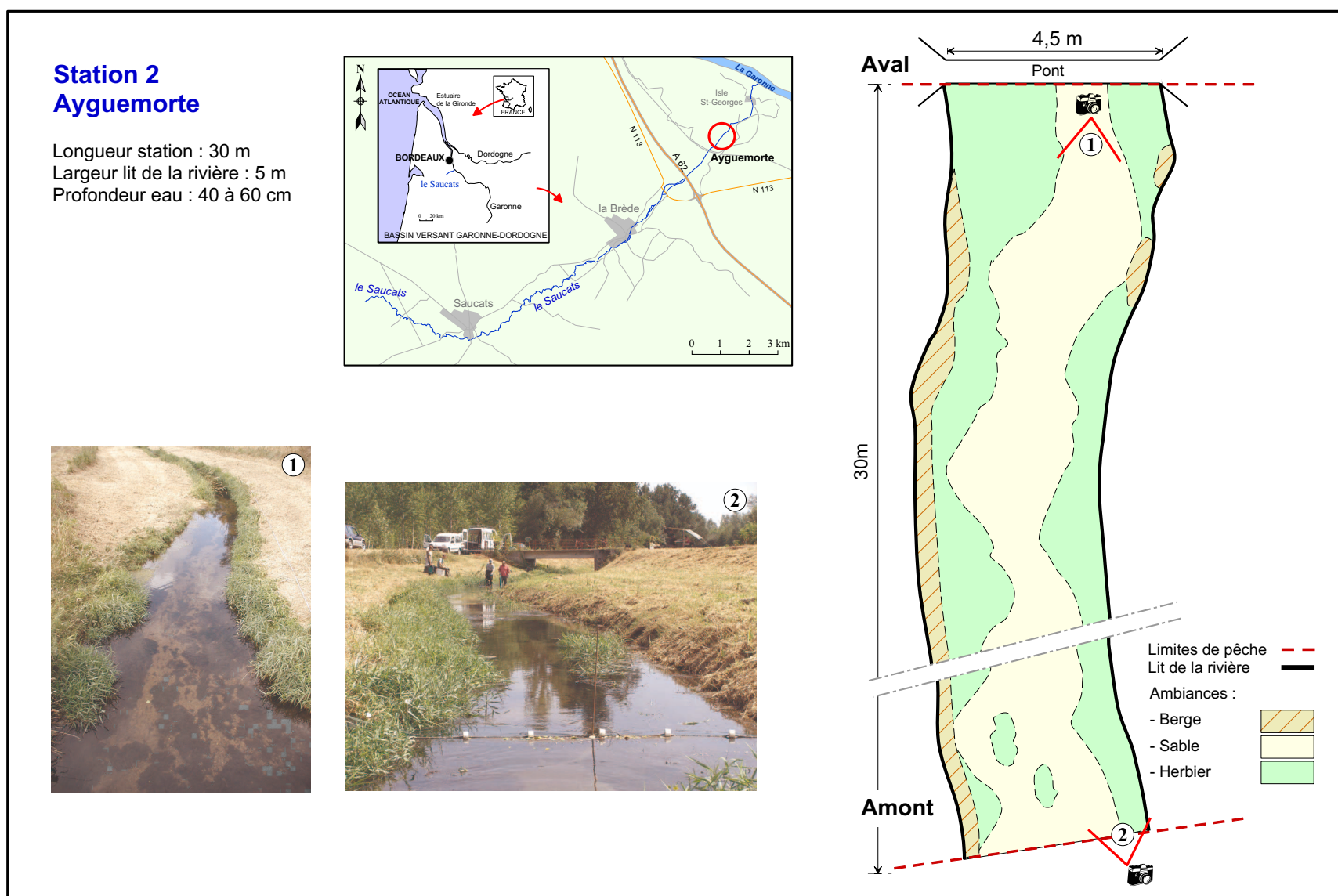
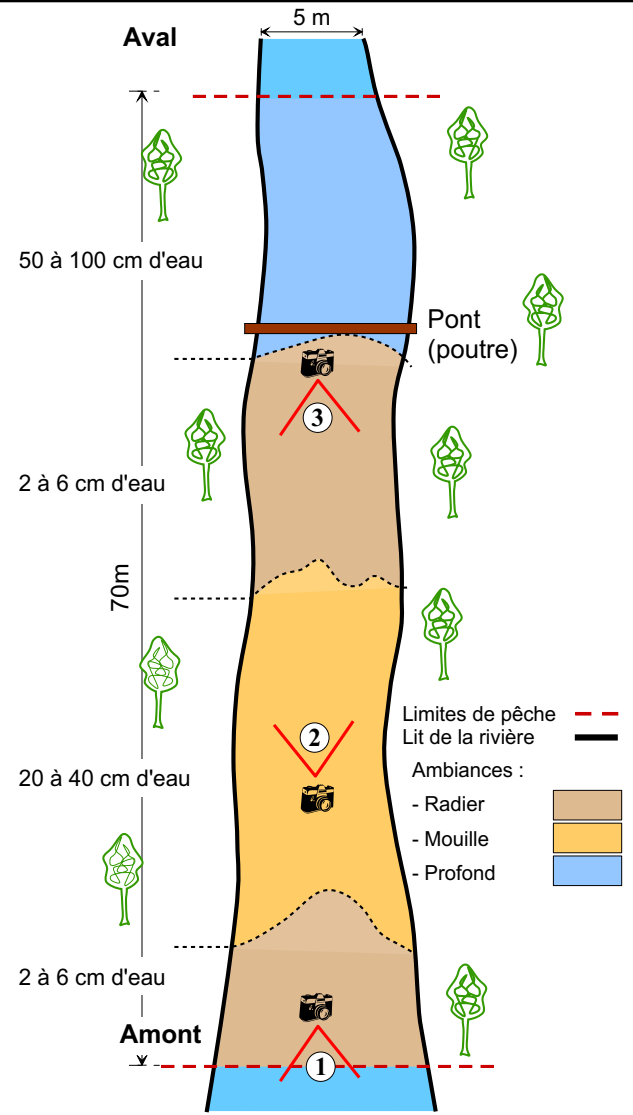
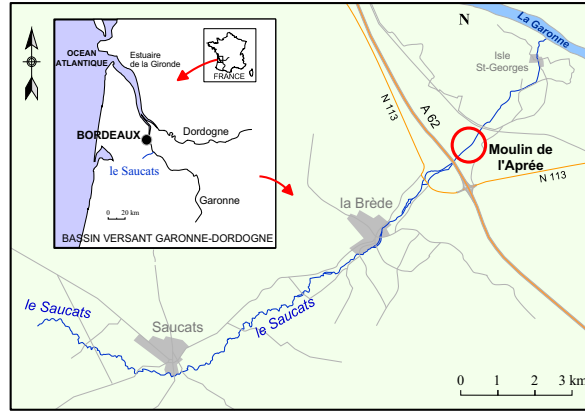


FIGURE B.2 – Description station de pêche S2 du Saucats.

FIGURE B.3 – Description station de pêche S3 du Saucats.

Station 3 Moulin de l'Aprée

Longueur station : 70 m
Largeur lit de la rivière : 5 à 7 m
Surface en eau : 4 à 7 m



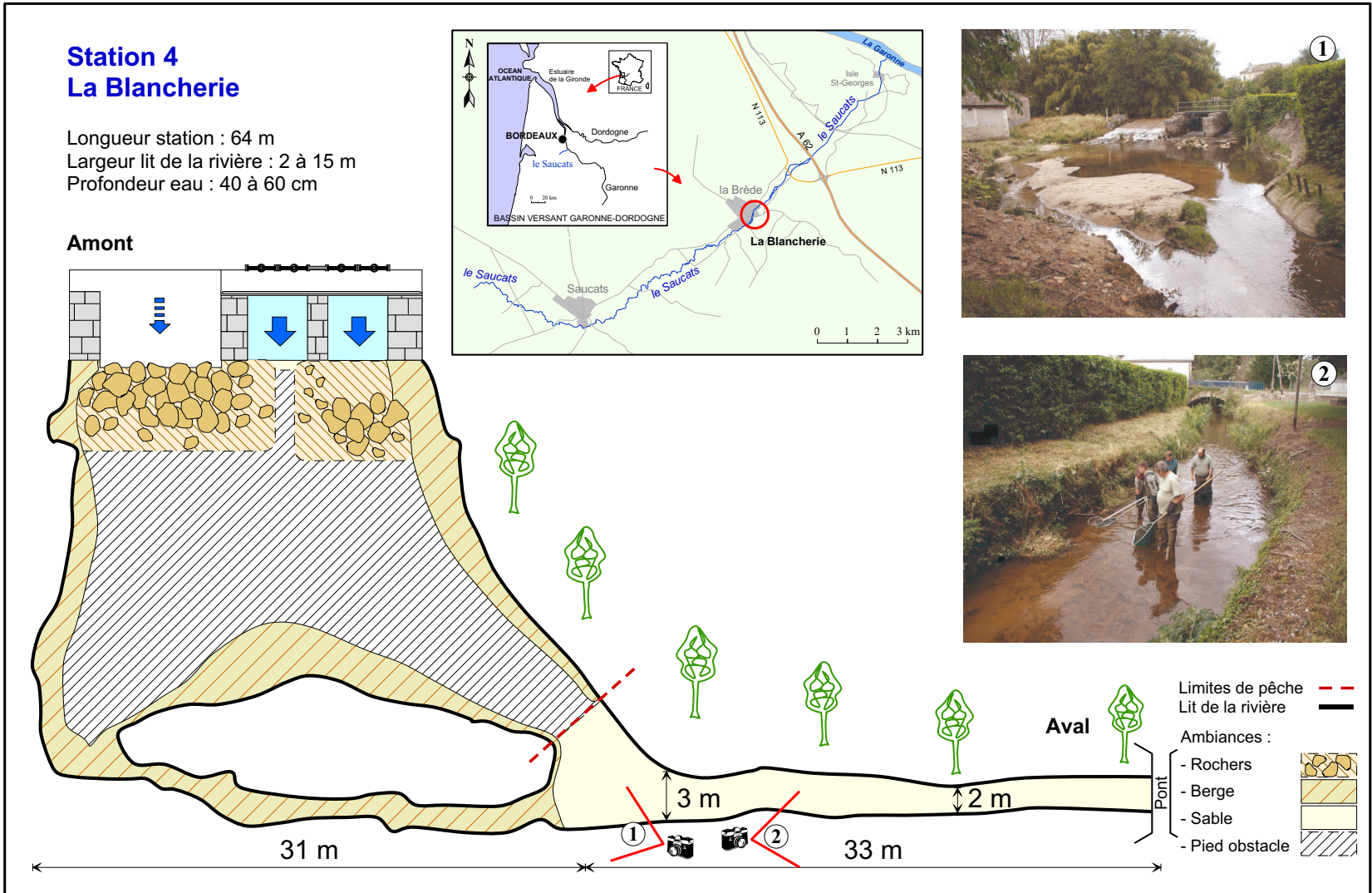
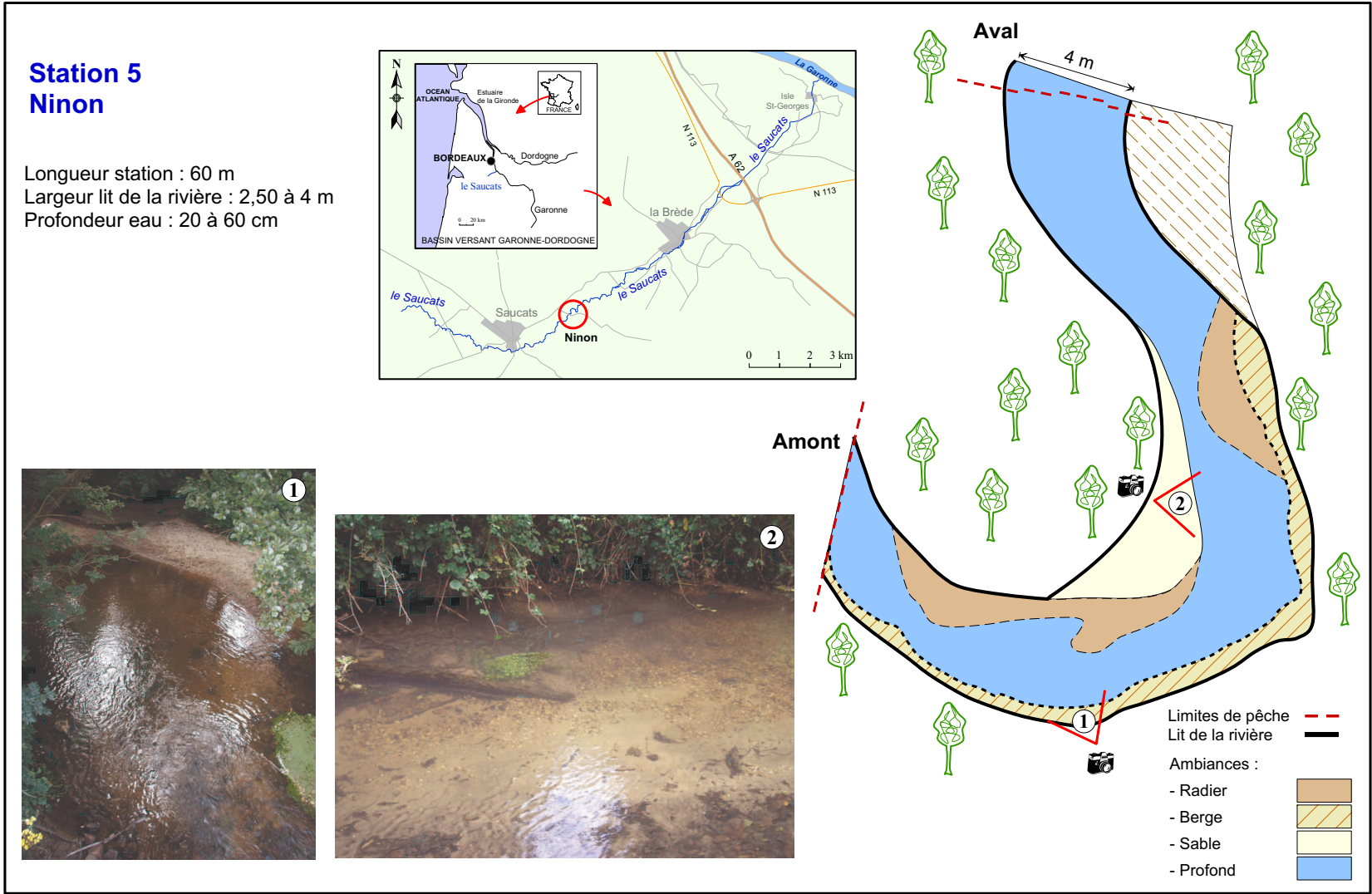


FIGURE B.4 – Description station de pêche S4 du Saucats.

FIGURE B.5 – Description station de pêche S5 du Saucats.



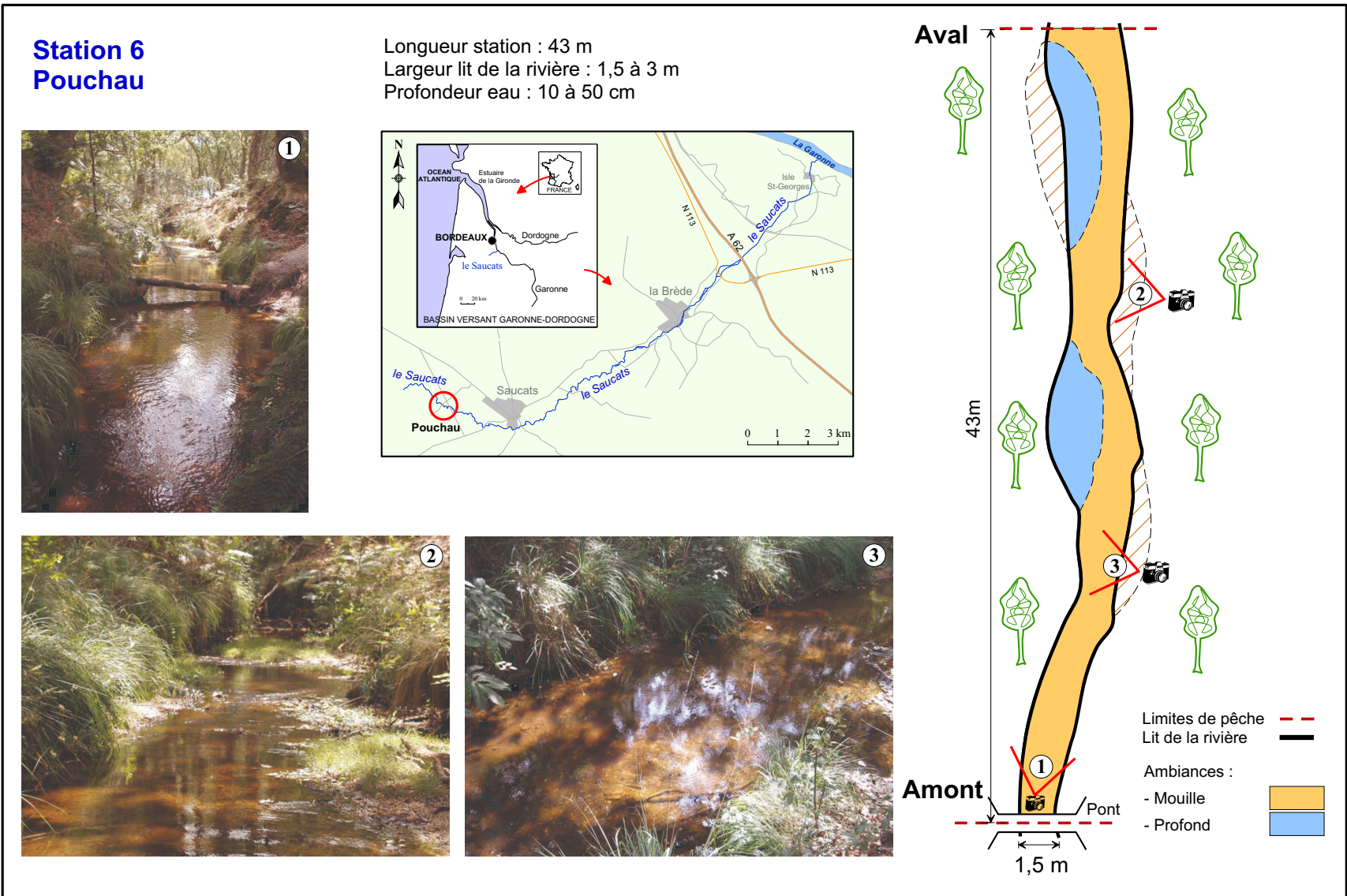
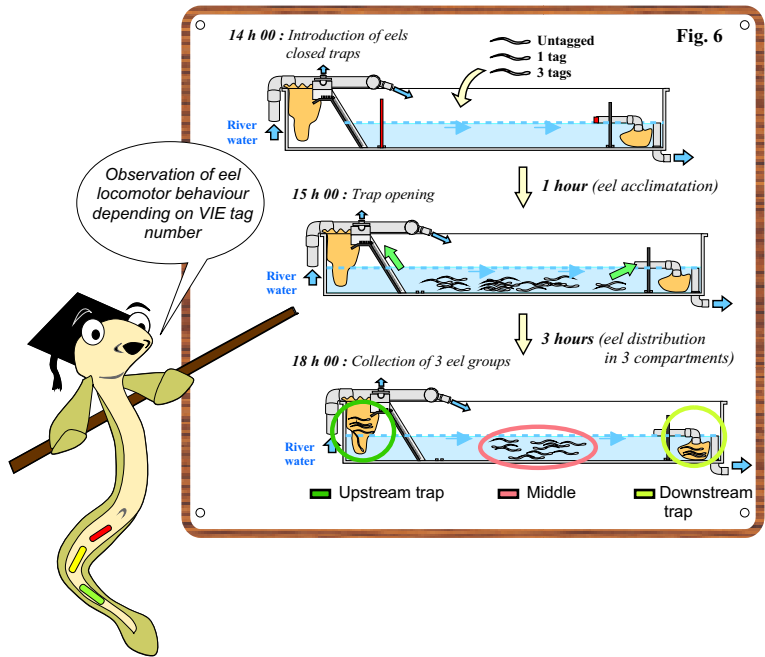


FIGURE B.6 – Description station de pêche S6 du Saucats.

ANNEXE C

POSTERS



Annexe C

Posters

Ces deux posters ont été présentés lors du colloque international « Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment » qui s'est tenu à Halifax, au Canada, en juin 2007.

C.1 Validation marquage VIE

Titre : Validation of visible implant elastomer for individual tagging of small European eelvers

Auteurs : Imbert H., Beaulaton L., Rigaud C., Elie P.

Résumé : Visible implant elastomer (VIE) was evaluated as a method for individual tagging of small European eel *A. anguilla* from 59 to 240 mm. We observed tag retention, readability and effect on eel survival and growth over a 150 daylong laboratory experiment. VIE provides a quick, easy and low-cost method for tagging of eels as small as 59 mm. Multiple tagging allows individual eel identification using a combination of tag colors and locations. Tag retention was not different between the four tag colors (yellow, orange, red and green). Agreement rate for code color recognition between inexperienced and experienced readers was 100%. In addition, we developed an experimental device to test tagging effect on eel locomotor behavior according to tag number, tag age and eel size. To our knowledge, this study with its behavioral approach is one of the most complete studies on VIE tagging so far, especially on such small animals. This method, which fulfilled the capture-recapture requirement of no observed effect on eel survival, growth and locomotor behavior, was further validated in the field. Multiple recaptures and identification could be successfully performed over a two year field study. This tagging method is now available for individual survey of eel movements and population dispersal.

C.2 Mécanismes de la migration

Titre : Physiological mechanisms of European eel upstream migration plasticity are stage-dependant

Auteurs : Imbert H., Arrowsmith R., Dufour S., Elie P.

Résumé : In order to identify physiological mechanisms in freshwater eel *A. anguilla* migration, we developed a new experimental device to observe the impact of biometric parameters and thyroid status on consistent upstream locomotor behavior of elvers and yellow eels. Our study reveals that the physiological release factors for freshwater eel migration may be stage-dependent. For elvers, high thyroid gland activity, related to high body condition, may be the physiological release factor for migration. In contrast, for yellow eels, physiological stress may be the release factor and will increase deiodination activity in weakest eels. The identification of predominant consistent locomotor behaviors (*i.e.* locomotor activity for elvers and inactivity for yellow eels) and the observation of alternative consistent behaviors within both elver and yellow eel stages demonstrate the existence of inter-stage and intra-stage plasticity levels. Moreover, the observation of inconsistent behaviors provides evidence of an individual plasticity, which could reveal further possibilities of expressing different behaviors according to biotic and abiotic conditions. Thus we assume that climate change and anthropogenic influences on eel physiological condition could stage-dependently affect eel behavioral plasticity and disturb the extent of continental colonization. Visible implant elastomer (VIE) was evaluated as a method for individual tagging of small European eel *A. anguilla* from 59 to 240 mm. We observed tag retention, readability and effect on eel survival and growth over a 150 daylong laboratory experiment. VIE provides a quick, easy and low-cost method for tagging of eels as small as 59 mm. Multiple tagging allows individual eel identification using a combination of tag colors and locations. Tag retention was not different between the four tag colors (yellow, orange, red and green). Agreement rate for code color recognition between inexperienced and experienced readers was 100%. In addition, we developed an experimental device to test tagging effect on eel locomotor behavior according to tag number, tag age and eel size. To our knowledge, this study with its behavioral approach is one of the most complete studies on VIE tagging so far, especially on such small animals. This method, which fulfilled the capture-recapture requirement of no observed effect on eel survival, growth and locomotor behavior, was further validated in the field. Multiple recaptures and identification could be successfully performed over a two year field study. This tagging method is now available for individual survey of eel movements and population dispersal.

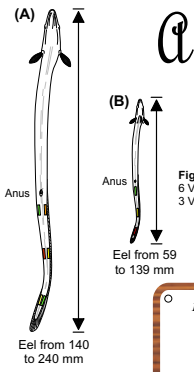
EEL TAGGING

Validation of visible implant elastomer (VIE) for individual tagging of small European eels

Hélène IMBERT, Laurent BEAULATON, Christian RIGAUD and Pierre ELIE

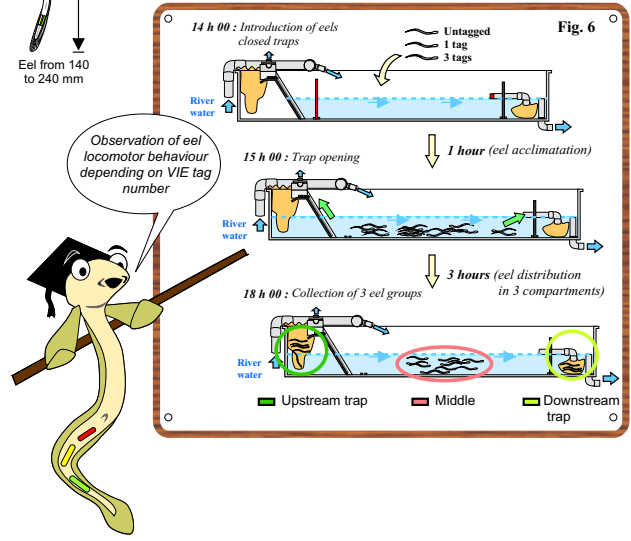


Hélène IMBERT
helene.imbert@cemagref.fr

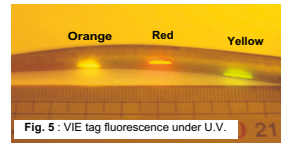


review of tested methods for external and internal tagging of eels reveals a lack of individual identification of small size animals, typically 60 to 200 mm total length (1). Most individual tagging techniques on eels have been developed for larger individuals (2) or do not allow external individual identification, which is essential for capture-recapture study focused on eel individual movements.

Tagging method for eels between 60 and 240 mm ?
Objective: VIE was evaluated in the laboratory as a method for the individual tagging of small European eel *A. anguilla*.
Criteria: It should not affect growth, survival, behaviour or capture probability of tagged individuals, while the tags should be readable



Material
Visible Implant Elastomer (VIE)
 Elastomer material with external visibility
 Several colours available
 Fluorescence under U.V. light (Fig.5)
 Is injected into transparent body location of the animal by a hyperdermic syringe
 Marketed by Northwest Marine Technology, INC. (4)



Methods
Single tagging (Fig.2 and 3): Test of 4 colours (yellow, orange, red and green) on 230 small eels from 59 to 158 mm for 150 days, from September 2005 to February 2005.
Multiple tagging (Fig.1, 4 and 5): Test of 3 tags on 58 small eels (65 to 112 mm) and 6 tags on 27 medium eels (160 to 240 mm) for 128 days, from December 2004 to April 2005.
Eel maintenance
 Once a month, eel total length was measured and VIE code was recorded by two independent readers: one experienced and the other inexperienced. Readability was estimated by percentage of agreement between both readers. Survival between each colour tagged groups and also with untagged eels was compared using Pearson's χ^2 test.
Tagging impact on behaviour (Fig.6)
 We experimentally observed locomotor behaviour of 414 eels from 62 to 214 mm in 6 flume tanks. Eels were separated in two size class (small and medium eels) to avoid cannibalism. We tested the effect of tag number (3 VIE, 1 VIE or none) on the eel spatial distribution (i.e. in the upstream trap, in the downstream trap or in the middle of the tank), depending on tag age (3 hours or 6 months). Tag number effect on locomotor behaviour was tested using a non-parametric Kruskal-Wallis test.

VIE tag colour	Days from tagging	Eel number	L _T mean ± s.e. (mm)	Survival	Tag retention
Yellow	0	46	108 ± 26	100 %	100 %
	19	37	117 ± 24	97.8 %	97.8 %
	150	35	122 ± 21	94.6 %	97.8 %
Orange	0	46	105 ± 24	100 %	100 %
	19	36	110 ± 19	100 %	100 %
	150	35	116 ± 18	97.2 %	100 %
Red	0	46	106 ± 28	100 %	100 %
	19	34	121 ± 19	100 %	100 %
	150	32	127 ± 16	94.1 %	100 %
Green	0	46	106 ± 25	100 %	100 %
	19	37	113 ± 21	96.6 %	96.6 %
	150	35	120 ± 17	94.6 %	95.6 %
Untagged	0	46	106 ± 29	100 %	-
	19	33	123 ± 19	100 %	-
	150	32	128 ± 18	97 %	-

Table 1. Characteristics of single VIE tagged eels. Data analysis were started 19 days after tagging, since survival was distorted by cannibalism artefact during this period.

Eel group	Days from tagging	Eel number	L _T mean ± s.e. (mm)	Survival	Tag retention
Untagged	0	15	78 ± 10	100 %	100 %
	128	13	82 ± 10	86.7 %	100 %
Three VIE	0	16	83 ± 9	100 %	100 %
	128	16	83 ± 10	100 %	100 %
Untagged	0	15	141 ± 39	100 %	100 %
	128	13	143 ± 39	86.7 %	100 %
Six VIE	0	14	174 ± 31	100 %	100 %
	128	14	174 ± 31	100 %	100 %

Tag age	Tag number	Eel number	Eel body length mean ± s.e. (mm)	Eel distribution		
				Upstream trap	Downstream trap	Middle of the tank
3 hours	One VIE	45	72 ± 7	31 %	53 %	15 %
		Untagged	46	72 ± 7	50 %	49 %
3 hours	Three VIE	59	138 ± 20	32 %	3 %	1 %
		Untagged	57	134 ± 21	53 %	35 %
6 months	One VIE	34	132 ± 25	53 %	38 %	9 %
		Untagged	53	138 ± 18	46 %	44 %

Table 3. Characteristics and spatial distribution of eels used in locomotor experiment.

Results

- Tag retention ?**
Tag retention was 98.9% for single tagging (n = 184) and 100% for multiple tagging (n = 198) (Tables 1 and 2).
- Tag readability ?**
Agreement rate for code colour recognition between the inexperienced reader and the experienced reader was always 100%.
- Utilisation of 4 colours ?**
There was no significant difference for neither tag visibility, tag retention, nor eel survival between the 4 VIE colours tested (Table 1).
- Survival ?**
Survival was not significantly different between tagged and untagged eels for neither single nor multiple tags. At the end of the experiment, survival was 95% for single tagged eels and 100% for multiple tagged eels (Tables 1 and 2).
- Behaviour ?**
Tag number had no significant observed effect on eel distribution for all three groups (Table 3). Tagging effect on fish behaviour should likely happen on a short time after tagging. The fact that locomotor behaviour of recently tagged small eels was not different from untagged eels is encouraging for using VIE tag in the field for future capture-recapture studies in small eels.

Impact on eel: NONE observed **Tag quality: VERY GOOD**

Conclusion

Validation of VIE tagging method for small eels

Utilisation of 4 colours placed at 3/6 body positions on the same eel allows:
 - 124 individual codes for small eels (59 to 139 mm)
 - 15 624 individual codes for medium eels (140 to 240 mm)

Other colours and positions could be tested in order to further increase the number of possible individual codes.

Perspectives

This tagging method is now available for **MARK RECAPTURE STUDY**

↓

Possibility of **Individual survey of eel movements and population dispersal in the field (5)**

↓

Advection ? Diffusion ?



Fig. 7 : Eel mark-recapture study in a

Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment - 18 - 21 June 2007, Halifax

Cemagref, Unité EPBX
 Estuarine ecosystems and diadromous fish research unit
 50 Av. de Verdun - 33612 Cestas, FRANCE
 Contact : helene.imbert@cemagref.fr
 Web site : www.diadfish.org

Acknowledgments
 We thank T. Rouault, L. Jacobs, M. Pelard, D. Mercier, R. le Barh, N. Alary and A. Laharanne (Cemagref) for their help in fish maintenance and during flume tank experiments. We also thank P. Lambert (Cemagref) and S. Dufour (CNRS) for English corrections and critical comments. This study was partly supported by research grants from the FEDER Aquitaine and from Région Aquitaine.
 Pictures: H. Imbert; Figures: P. Camoin.

P. Camoin and H. Imbert - May 2007
 (4) Northwest Marine Technology, INC. Shaw Island, Washington, USA
 www.nmt.us

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

EEL MOVEMENTS

Physiological mechanisms of European eel upstream migration plasticity are stage-dependent

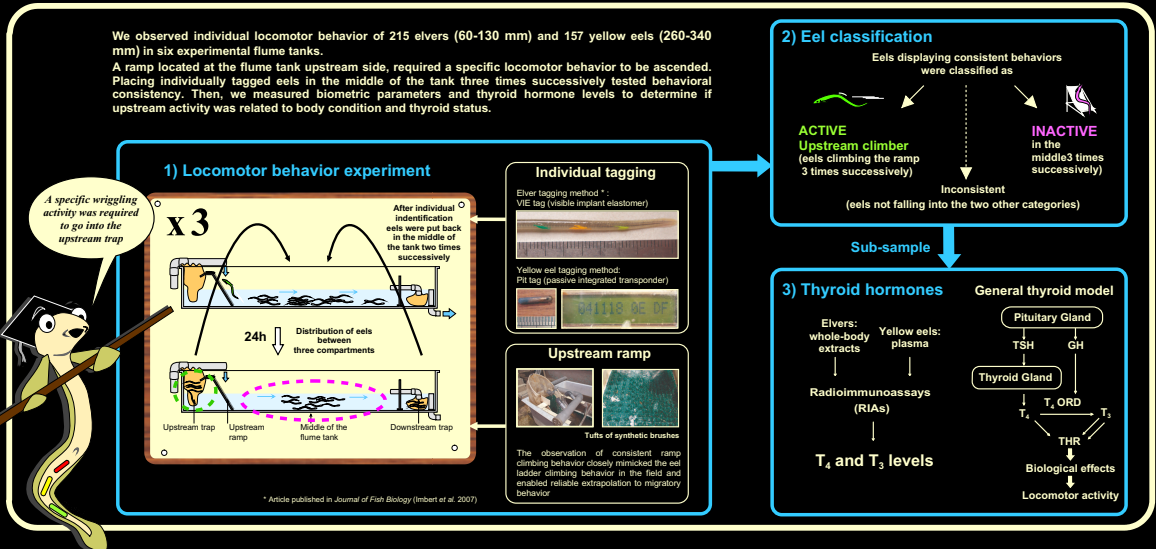
Hélène IMBERT, Rory ARROWSMITH, Sylvie DUFOUR and Pierre ELIE



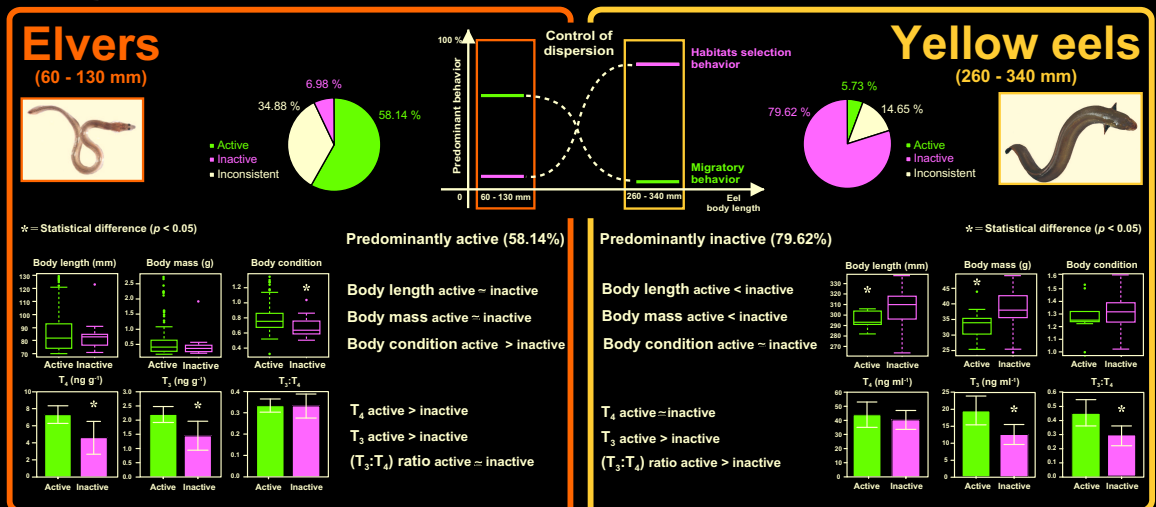
Hélène IMBERT
helene.imbert@cemagref.fr

Due to eel population collapse, a better comprehension of upstream migratory processes is necessary to enable more informed eel management decisions. In order to decipher movements during freshwater eel colonization, we experimentally characterized eel individual locomotor behavior. We tested the hypothesis that eels may express predominant locomotor behaviors (active or inactive) that may differ according to the life stage (elvers or yellow eels). Furthermore, we analyzed if individual variability in locomotor behavior could be related to physiological conditions and if these relationships were stage-dependent.

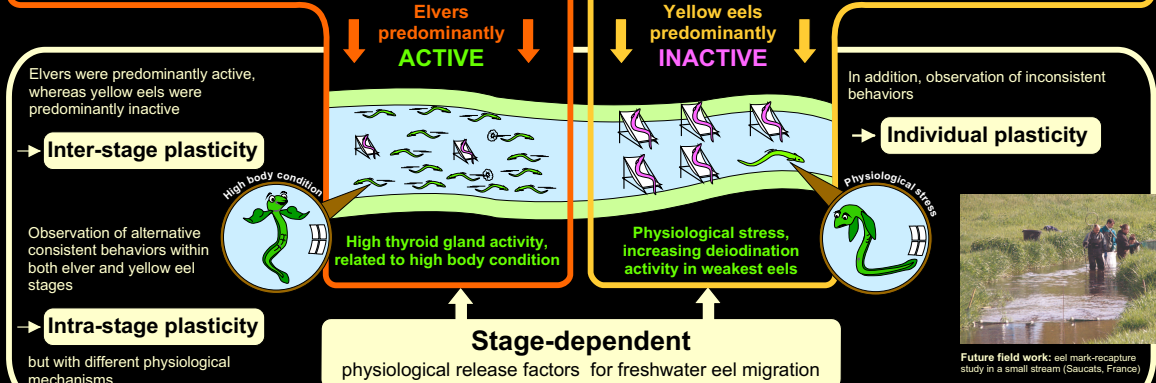
MATERIAL AND METHODS



RESULTS



DISCUSSION



Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment - 18 - 21 June 2007, Halifax, NS, Canada

Cemagref, Unité EPBX
Estuarien ecosystems and diadromous fish research unit
50 Av. de Verdun - 33612 Cestas, FRANCE
Contact: helene.imbert@cemagref.fr
Web site: www.diadfish.org

We would like to thank T. Rouault, L. Jacobs, M. Pelard, D. Mercier, R. le Barh, C. Gezeu and A. Guibert (Cemagref) for their technical assistance. We are grateful to J. Saderna and C. Rigaud for their help during flume tank experiments. S. Baloch (MWH) and F. Blot (Inserm) helped us during hormone extraction and Radioimmunoassays. K. Limburg (State University of New York, Syracuse), P. Lambert and M. Beguer (Cemagref) helped us with critical comments and help during data analysis. We thank them all for their kind help.

CNRS UMR 5178
Biologie des Organismes Marins et Écosystèmes (BOME)
Muséum National d'Histoire Naturelle
7 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05 - France



CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Bibliographie

- Acolas, M.L., Roussel, J.M., Lebel, J.M., and Baglinière, J.L. 2007. Laboratory experiment on survival, growth and tag retention following PIT injection into the body cavity of juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Fisheries Research*, **86**(2-3) : 280–284.
- Acou, A., Boury, P., Laffaille, P., Crivelli, A. J., and Feunteun, E. 2005. Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Archiv für Hydrobiologie*, **164**(2) : 237–255.
- Aida, K., Tsukamoto, K., and Yamauchi, K. 2003. *Eel Biology*. Springer.
- Alerstam, T., Hjort, C., Hogstedt, G., Jonsson, P. E., Karlsson, J., and Larsson, B. 1986. Spring migration of birds across the Greenland inlandice. *Meddelelser om Gronland, Bioscience*, **21**.
- Anderson, D. R., Burnham, K. P., and White, G. C. 1994. AIC Model Selection in Overdispersed Capture-Recapture Data. *Ecology*, **75**(6) : 1780–1793.
- 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. *Journal of Applied Ichthyology*, **7**(2) : 78–89.
- Angermeier, P. L. 1992. Predation by Rock Bass on Other Stream Fishes - Experimental Effects of Depth and Cover. *Environmental Biology of Fishes*, **34**(2) : 171–180.
- Aoyama, J., Nishida, M., and Tsukamoto, K. 2001. Molecular Phylogeny and Evolution of the Freshwater Eel, Genus *Anguilla*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **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.
- Appelbaum, S., and Hecht, T. 1978. Otolith length/fish relationship of leptocephali, elvers and sub adult (reared) eels *Anguilla anguilla*. *Environmental Biology of Fishes*, **3**(2) : 245–247.

- Aprahamian, M. W. 1987. Use of the burning technique for age determination in eels (*Anguilla anguilla* (L.)) derived from the stocking of elvers. *Fisheries Research*, **6**(1) : 93–96.
- Aprahamian, M. W. 1988. Age structure of eel (*Anguilla anguilla*, L.) population in the rivers Severn (England) and Dee (Wales). *Aquaculture and Fisheries Management*, **19** : 365–376.
- Aprahamian, M. W., Walker, A. M., Williams, B., Bark, A., and Knights, B. 2007. On the application of models of European eel (*Anguilla anguilla*) production and escapement to the development of Eel Management Plans : the River Severn. *ICES Journal of Marine Science*, **64**(7) : 1472–1482.
- Arai, T., Otake, T., and Tsukamoto, K. 2000. Timing of metamorphosis and larval segregation of the Atlantic eels *Anguilla rostrata* and *A. anguilla*, as revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Marine Biology*, **137**(1) : 39–45.
- Arai, T., Sato, H., Ishii, T., and Tsukamoto, K. 2003. Alkaline earth metal and Mn distribution in otoliths of *Anguilla* spp. glass eels and elvers. *Fisheries Science*, **69**(2) : 421–423.
- Arai, T., Kotake, A., Lokman, P.M., Miller, M.J., and Tsukamoto, K. 2004. Evidence of different habitat use by New Zealand freshwater eels *Anguilla australis* and *A. dieffenbachii*, as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series*, **266** : 213–225.
- Armstrong, J. D., Grant, J. W. A., Forsgren, H. L., Fausch, K. D., DeGraaf, R. M., Fleming, I. A., Prowse, T. D., and Schlosser, I. J. 1998. The application of science to the management of Atlantic salmon (*Salmo salar*) : integration across scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55** : 303–311.
- 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 - habitat*. Thèse de doctorat, Université de Toulouse III.
- Baisez, A., Rigaud, C., and Feunteun, E. 2000. Hétérogénéité de répartition de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.) observée par pêche électrique dans un marais endigué de la côte atlantique française (Marais breton). *Cybium*, **24**(3) : 23–32.
- Barak, N. A. E., and Mason, C. F. 1992. Population density, growth and diet of eels, *Anguilla anguilla* L., in two rivers in eastern England. *Aquaculture and Fisheries Management*, **23** : 59–70.

- Baras, E., Salmon, B., and Philippart, J. C. 1994. Evaluation de l'efficacité d'une méthode d'échantillonnage par nasses de anguilles jaunes (*Anguilla anguilla* L.) en migration dans la Meuse. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **335** : 7–16.
- 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., Malbrouck, C., Houbart, M., Kestemont, P., and Melard, C. 2000. The effect of PIT tags on growth and physiology of age-0 cultured Eurasian perch *Perca fluviatilis* of variable size. *Aquaculture*, **185**(1-2) : 159–173.
- Barbin, G. P. 1998. The role of olfaction in homing and estuarine migratory behavior of yellow-phase American eels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **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. *Journal of Fish Biology*, **45**(1) : 111–121.
- 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. *Environmental Biology of Fishes*, **53**(3) : 283–291.
- Bardonnet, A., Dasse, S., Parade, M., and Heland, M. 2003. Influence de l'alternance jour/nuit sur les déplacements des civelles en fluvarium. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **368** : 9–20.
- Bardonnet, A., Rigaud, C., and Labonne, J. 2005a. Experimental study on glass eel behaviour : Influence of fish density and shelter availability. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 47–65.
- Bardonnet, A., Bolliet, V., and Belon, V. 2005b. Recruitment abundance estimation : Role of glass eel (*Anguilla anguilla* L.) response to light. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **321**(2) : 181–190.
- Begon, M., Harper, J. L., and Townsend, C. R. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Third edn. Boston, Massachusetts : Blackwell Scientific.
- Belda, E. J., Barba, E., and Monros, J. S. 2007. Resident and transient dynamics, site fidelity and survival in wintering Blackcaps *Sylvia atricapilla* : evidence from capture-recapture analyses. *Ibis*, **149**(2) : 396–404.

- Bergersen, R., and Klemetsen, A. 1988. Freshwater Eel *Anguilla anguilla* L. from North Norway with Emphasis on Occurrence Food Age and Downstream Migration. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 54–66.
- Bernatchez, L., and Dodson, J. J. 1987. Relationship between bioenergetics and behavior in anadromous fish populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **44** : 399–407.
- Bertin, L. 1951. *Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphroditisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses*. Bibliothèque scientifique edn. Paris : Payot.
- Beullens, K., Eding, E. H., Gilson, P., Ollevier, F., Komen, J., and Richter, C. J. J. 1997a. Gonadal differentiation, intersexuality and sex ratios of European eel (*Anguilla anguilla* L) maintained in captivity. *Aquaculture*, **153**(1-2) : 135–150.
- Beullens, K., Eding, E. H., Ollevier, F., Komen, J., and Richter, C. J. J. 1997b. 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.
- Beumer, J. P. 1979. Feeding and movement of *Anguilla australis* and *A. reinhardtii* in Macleods Morass, Victoria, Australia. *Journal of Fish Biology*, **14**(6) : 573–592.
- Birks, E. K., Ewing, R. D., and Hemmingsen, A. R. 1985. Migration tendency in juvenile steelhead trout, *Salmo gairdneri* Richardson, injected with thyroxine and thiourea. *Journal of Fish Biology*, **26** : 291–300.
- Birrell, L., Cramb, G., and Hazon, N. 2000. Osmoregulation during the development of glass eels and elvers. *Journal of Fish Biology*, **56**(6) : 1450–1459.
- Bleay, C., Comendant, T., and Sinervo, B. 2007. An experimental test of frequency-dependent selection on male mating strategy in the field. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, **274**(1621) : 2019–2025.
- Boeuf, G. 1993. Salmonid smoltification : a pre-adaptation to the oceanic environment. In : Rankin, J. C., and Jensen, F. B. (eds), *Fish Ecophysiology*. London : Chapman and Hall. pp. 105–135.
- Bohun, S., and Winn, H. E. 1996. Locomotor activity of the American eel *Anguilla rostrata*. *Chesapeake Science*, **7**(3) : 137–147.
- Boëtius, I., and Boëtius, J. 1989. Ascending elvers, *Anguilla anguilla*, from five localities. Analyses of pigmentation stages, condition, chemical composition and energy reserves. *Dana*, **7** : 1–12.

- Boëtius, J. 1976. Elvers, *Anguilla anguilla* and *Anguilla rostrata* from two Danish localities. Size, body weight, developmental stage and number of vertebrae related to time ascent. *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- Og Havunder Soegelser. Serie : Fiskeri*, **7** : 199–220.
- Bozeman, E. L., Helfman, G. S., and Richardson, T. 1985. Population size and home range of American eels in a Georgia tidal creek. *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**(6) : 821–825.
- Brakensiek, K.E., and Hankin, D.G. 2007. Estimating overwinter survival of juvenile coho salmon in a northern California stream : Accounting for effects of passive integrated transponder tagging mortality and size-dependent survival. *Transactions of the American Fisheries Society*, **136**(5) : 1423–1437.
- 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. *Fisheries Management and Ecology*, **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., Fontenelle, G., and Feunteun, E. 2005. Effect of the re-opening of a migratory pathway for el (*Anguilla anguilla*, L.) at a watershed scale. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **379-379** : 67–86.
- Bruslé, J. 1990. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), une espèce jugée commune jusqu'à la dernière décennie, mérite-t-elle d'acquérir aujourd'hui le statut d'espèce menacée? *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **114**(3) : 61–73.
- Bruslé, J. 1994. L'anguille européenne *Anguilla anguilla*, un poisson sensible aux stress environnementaux et vulnérable à diverses atteintes pathogènes. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **335** : 237–260.
- Bureau du Colombier, S., Bolliet, V., Lambert, P., and Bardonnnet, A. 2007. Energy and migratory behaviour in glass eels (*Anguilla anguilla*). *Physiology and Behavior*, **92**(4) : 684–690.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., White, C., Brownie, C., and Pollock, K. H. 1987. *Design and analysis method for fish survival experiments based on release-recapture*. Tech. rept. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach*. 2ème edn. New York, USA : Springer Verlag.

- Cairns, D. K., Shiao, J. C., Iizuka, Y., Tzeng, W. N., and McPherson, C. D. 2004. Movement patterns of American eels in an impounded watercourse, as indicated by otolith microchemistry. *North American Journal of Fisheries Management*, **24**(2) : 452–458.
- Cantrelle, I. 1984. Le marquage par coloration appliqué à l'étude des migrations des civelles (*Anguilla anguilla*, Pisces, *Anguillidae*). *Cybium*, **8**(3) : 69–78.
- Carton, A. G., and Montgomery, J. C. 2003. Evidence of a rheotactic component in the odour search behaviour of freshwater eels. *Journal of Fish Biology*, **62**(3) : 501–516.
- 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. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**(6) : 946–956.
- Castonguay, M., Hodson, P. V., Moriarty, C., Drinkwater, K. F., and Jessop, B. M. 1994a. Is there a role of ocean environment in American and European eel decline? *Fisheries Oceanography*, **3**(3) : 197–203.
- Castonguay, M., Hodson, P. V., Couillard, C. M., Eckersley, M. J., Dutil, J. D., and Verreault, G. 1994b. Why is recruitment of the American eel, *Anguilla rostrata*, declining in the St. Lawrence River and Gulf? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**(2) : 479–488.
- Chadwick, S., Knights, B., Thorley, J. L., and Bark, A. 2007. A long-term study of population characteristics and downstream migrations of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) and the effects of a migration barrier in the Girnock Burn, north-east Scotland. *Journal of Fish Biology*, **70**(5) : 1535–1553.
- 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. *Archiv für Hydrobiologie*, **93**(2) : 238–255.
- Chisnall, B. L., and Kalish, J. M. 1993. Age validation and movement of fresh-water eels (*Anguilla dieffenbachii* and *A. australis*) in a New-Zealand pastoral stream. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **27**(3) : 333–338.
- Choquet, R., Reboulet, A. M., Pradel, R., and Lebreton, J. D. 2001. *U-care (Utilities Capture-Recapture) user's guide : version 1.1*. Tech. rept. Environment in a Global Information Society, Montpellier, France.
- Ciccoti, E., Macchi, E., Rossi, A., Cataldi, E., and Cataudella, S. 1993. Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimation to freshwater and seawater : morphological changes of the digestive tract. *Journal of Applied Ichthyology*, **9** : 74–81.

- Cieri, M. D., and McCleave, J. D. 2000. Discrepancies between otoliths of larvae and juveniles of the American eel : is something fishy happening at metamorphosis? *Journal of Fish Biology*, **57**(5) : 1189–1198.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A., and Nichols, J. D. 2001. *Dispersal*. New York : Oxford Univ. Press.
- Colombo, G., and Grandi, G. 1995. Sex differentiation in the European eel - Histological analysis of the effects of sex steroids on the gonad. *Journal of Fish Biology*, **47**(3) : 394–413.
- Corkeron, P. J., and Connor, R. C. 1999. Why do baleen whales migrate? *Marine Mammal Science*, **15**(4) : 1228–1245.
- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, **51** : 429–438.
- 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. *Netherlands Journal of Sea Research*, **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.
- Daemen, E., Cross, T., Ollevier, F., and Volckaert, F. A. 2001. Analyse of the genetic structure of the European eel (*Anguilla anguilla*) using microsatellites DNA and mtDNA markers. *Marine Biology*, **139** : 755–764.
- Daverat, F., and Tomas, J. 2006. Tactics and demographic attributes of the European eel (*Anguilla anguilla*) : the case study of the Gironde watershed (Southwest France). *Marine Ecology Progress Series*, **307** : 247–257.
- Daverat, F., Tomas, J., Lahaye, M., Palmer, M., and Elie, P. 2005. Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios : validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde Garonne Dordogne watershed. *Marine and Freshwater Research*, **56**(5) : 619–627.
- Daverat, F., Limburg, K. E., Thibault, I., Shiao, J. C., Dodson, J. D., Caron, F., Tzeng, W. N., Iizuka, Y., and Wickström, H. 2006. Phenotypic plasticity of habitat use by

- three temperate eel species *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Marine Ecology-Progress Series*, **308** : 231–241.
- De Leo, G. A., and Gatto, M. 1995. A size and age-structured model of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**(7) : 1351–1367.
- de Nie, H. W. 1987. Food, Feeding Periodicity and Consumption of the Eel *Anguilla anguilla* (L) in the Shallow Eutrophic Tjeukemeer (the Netherlands). *Archiv Fur Hydrobiologie*, **109**(3) : 421–443.
- 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. 1970. *Synopsis of biological data on the eel Anguilla anguilla (Linnaeus) 1758*. Fao fish. synops. edn. Rome : Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Dejong, G. 1990. Quantitative Genetics of Reaction Norms. *Journal of Evolutionary Biology*, **3**(5-6) : 447–468.
- Dekker, W. 1998. Long-term trends in the glass eels immigrating at Den Oever, the Netherlands. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, **349** : 199–214.
- Dekker, W. 2000a. A Procrustean assessment of the European eel stock. *Ices Journal of Marine Science*, **57**(4) : 938–947.
- Dekker, W. 2000b. The fractal geometry of the European eel stock. *Ices Journal of Marine Science*, **57**(1) : 109–121.
- Dekker, W. 2003. Status of the European eel stock and fisheries. In : Aida, K., Tsukamoto, K., and Yamauchi, K. (eds), *Eel Biology*. Tokyo : Springer-Verlag.
- Dekker, W., Casselman, J. M., Cairns, D. K., Tsukamoto, K., Jellyman, D. J., and Lickers, H. 2003. Worldwide decline of eel resources necessitates immediate action. *Fisheries*, **28**(12) : 28–30.
- Dingle, H. 1996. *Migration : the biology of life on the move*. Oxford Univ. Press.
- Domingos, I., Costa, J. L., and Costa, M. J. 2006. Factors determining length distribution and abundance of the European eel, *Anguilla anguilla*, in the River Mondego (Portugal). *Freshwater Biology*, **51**(12) : 2265–2281.

BIBLIOGRAPHIE

- Dou, S., and Tsukamoto, K. 2007. Locomotor activity rhythm in the Japanese eel *Anguilla japonica* elvers. *Acta Oceanologica Sinica*, **26**(5) : 76–89.
- Dufty, A. M., and Belthoff, J. R. 2001. Proximate mechanisms of natal dispersal : the role of body condition and hormones. *In* : Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A., and Nichols, J. D. (eds), *Dispersal*. New York : Oxford Univ. Press. pp. 217–229.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., and Pulliam, H. R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**(1) : 169–175.
- Durif, C. 2003. *La migration d'avalaison de l'anguille européenne Anguilla anguilla : Caractérisation des fractions dévalantes, phénomène de migration et franchissement d'obstacles*. Doctorat de l'université en Écologie Aquatique, Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse.
- 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* : Dixon, D.A. (ed), *Biology, Management and Protection of Catadromous Eels*, vol. 33. Bethesda, Maryland, USA : American Fisheries Society Symposium. pp. 343–356.
- Dutil, J.-D., Giroux, A., Kemp, A., Lavoie, G., and Dallaire, J.-P. 1988. Tidal influence on movements and on daily cycle of activity of American eels. *Transactions of the American Fisheries Society*, **117**(5) : 488–494.
- Edeline, E. 2005. *Facteur du contrôle de la dispersion continentale chez l'anguille*. Ph.D. thesis, Université Bordeaux I.
- Edeline, E. 2007. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Marine Ecology Progress Series*, **341** : 229–232.
- Edeline, E., Dufour, S., Briand, C., Fatin, D., and Elie, P. 2004. Thyroid status is related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. *Marine Ecology-Progress Series*, **282** : 161–270.
- Edeline, E., Bardonnnet, A., Bolliet, V., Dufour, S., and Elie, P. 2005. Endocrine control of *Anguilla anguilla* glass eel dispersal : Effect of thyroid hormones on locomotor activity and rheotactic behavior. *Hormones and Behavior*, **48** : 53–63.
- Edeline, E., Lambert, P., Rigaud, C., and Elie, P. 2006. Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **331**(2) : 217–225.
- Edeline, E., Beaulaton, L., R., Le Barh., and Elie, P. 2007. Dispersal in metamorphosing juvenile eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series*, **344**.

- Edeline, E., Dufour, S., and Elie, P. in revision. Proximate and ultimate control of eel continental dispersal. *In* : Van Den Thillart G., Dufour S., and J.C., Rancin (eds), *Reproduction capacity of European eel*. Springer.
- Ege, V. 1939. *A revision of the genus Anguilla Shaw : a systematic, phylogenetic and geographical study*. Dana report, vol. 16.
- Elie, P., and Fontenelle, G. 1982. La pêche de la civelle d'*Anguilla anguilla* en France. Nécessité d'une gestion de cette ressource. *In* : Ecologiques, Association Internationale des Entretiens (ed), *Colloque sur la production et le commercialisation du poisson d'eau douce*.
- 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*. Tech. rept. Rapport CEMAGREF de Bordeaux-Faculté des sciences de Rennes-URFDAAPP.
- Elie, P., and Rochard, E. 1994. Migration des civelles d'anguille dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, **335** : 81–98.
- Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I., and Charlon, N. 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* (Poisson, Téléostéens, Anguilliforme). *Vie et Milieu*, **32**(3) : 149–157.
- Ezzat, A., and El-Serafy, S. 1977. The migration of elvers of *Anguilla anguilla* L. in the Mex canal, Alexandria, Egypt. *Journal of Fish Biology*, **11**(3) : 249–256.
- Feunteun, E. 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*) : An impossible bargain. *Ecological Engineering*, **18**(5) : 575–591.
- 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* : Aida, K., Tsukamoto, K., and Yamauchi, K (eds), *Eel Biology*. Tokyo : Springer-Verlag. pp. 191–213.
- Fontaine, M. 1975. Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. *Advances in Marine Biology*, **13** : 241–355.
- Forseth, T., Naesje, T. F., Jonsson, B., and Harsaker, K. 1999. Juvenile migration in brown trout : a consequence of energetic state. *Journal of Animal Ecology*, **68**(4) : 783–793.

- Gallagher, M. L., Kane, E., and Courtney, J. 1984. Differences in oxygen consumption and ammonia production among American elvers *Anguilla rostrata*. *Aquaculture*, **40**(2) : 183–187.
- 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.
- Gayou, F., and Garmendia, L. 2000. *Situation de l'anguille sur le bassin Garonne-Dordogne-Charente-Leyre-Seudre*. Note de synthèse. Note de synthèse COGEPOMI-GT Anguille.
- Gebhardt, M. D., and Stearns, S. C. 1992. Phenotypic Plasticity for Life-History Traits in *Drosophila-Melanogaster*. 3. Effect of the Environment on Genetic-Parameters. *Genetical Research*, **60**(2) : 87–101.
- Giske, J., Huse, G., and Fiksen, O. 1998. Modelling spatial dynamics of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **8**(1) : 57–91.
- Glova, G. J. 1999. Cover preference tests of juvenile shortfinned eels (*Anguilla australis*) and longfinned eels (*A. dieffenbachii*) in replicate channels. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **33**(2) : 193–204.
- 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. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **35**(2) : 221–233.
- Glova, G. J. 2002. Density effects on juvenile shortfinned eel (*Anguilla australis*) cover preferences in replicate channels. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **36** : 483–490.
- Glova, G. J., and Jellyman, D. J. 2000. Size-related differences in diel activity of two species of juvenile eel (*Anguilla*) in a laboratory stream. *Ecology of Freshwater Fish*, **9**(4) : 210–218.
- 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. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **32** : 255–269.
- Gomez-Mourelo, P. 2005a. A model for the upstream motion of elvers in the Adour River. *Comptes Rendus - Biologies*, **328**(4) : 367–378.
- Gomez-Mourelo, P. 2005b. From individual-based models to partial differential equations : An application to the upstream movement of elvers. *Ecological Modelling*, **188**(1) : 93–111.

- Goodwin, K. A., and Angermeier, P. L. 2003. Demographic characteristics of American eel in the Potomac River drainage, Virginia. *Transactions of the American Fisheries Society*, **132**(3) : 524–535.
- Goodwin, K. R. 1999. *American eel subpopulation characteristics in the Potomac River Drainage, Virginia*. Master's Thesis.
- Gosset, C., Travade, F., Durif, C., Rives, J., and Elie, P. 2005. Tests of two types of bypass for downstream migration of eels at a small hydroelectric power plant. *River Research and Applications*, **21** : 1095–1105.
- Gowan, C., Young, M.K., Fausch, K. D., and Riley, S.C. 1994. Restricted Movement in Resident Stream Salmonids - a Paradigm Lost. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**(11) : 2626–2637.
- Grau, E. G. 1988. Environmental influences on thyroid function in Teleost fish. *American Zoologist*, **28**.
- Gross, M. R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics : diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**(2) : 92–98.
- Gross, M.R., Coleman, R.M., and McDowall, R. M. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science*, **239** : 1291–1293.
- Hain, J. H. W. 1975. The behaviour of migratory eels, *Anguilla rostrata*, in response to current, salinity and lunar period. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **27** : 211–233.
- Hansen, H. J. M., and Fattah, A. T. A. 1986. Long-term tagging of elvers, *Anguilla anguilla*, with radioactive europium. *Journal of Fish Biology*, **29**(5) : 535–540.
- 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.
- Hendry, A.P., and Stearns, S.C. 2004. *Evolution Illuminated, Salmon and Their Relatives*. Oxford Univ. Press.
- Hightower, J. E., and Nesnow, C. 2006. Distribution and abundance of American eels in the White Oak River estuary, North Carolina. *Southeastern Naturalist*, **5**(4) : 693–710.
- Holmgren, K., and Mosegaard, H. 1996. Implications of individual growth status on the future sex of the European eel. *Journal of Fish Biology*, **49** : 910–925.

- Huet, M. 1956. Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. *Transactions of the American Fisheries Society*, **88**(3) : 155–163.
- Hvidsten, N. A. 1985. Ascent of elvers (*Anguilla anguilla* L.) in the stream Imsa, Norway. *Information of the Institute of Freshwater Research Drottningholm*, **62** : 71–74.
- Ibbotson, A., Smith, J., Scarlett, P., and Aprahamian, M. W. 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biology*, **47**(9) : 1696–1706.
- Imbert, H., Beaulaton, L., Rigaud, C., and Elie, P. 2007. Evaluation of visible implant elastomer as a method for tagging small European eel. *Journal of Fish Biology*, **71**(5) : 1546–1554.
- Imbert, H., de Lavergne, S., Gayou, F., Rigaud, C., and Lambert, P. 2008a. Evaluation of relative distance as new descriptor of yellow European eel spatial distribution. *Ecology of Freshwater Fish*, **17** : 520–527.
- Imbert, H., Arrowsmith, R., Dufour, S., and Elie, P. 2008b. Relationships between locomotor behavior, morphometric characters and thyroid hormone levels give evidence of stage-dependent mechanisms in European eel upstream migration. *Hormones and Behavior*, **53**(1) : 69–81.
- Jegstrup, I. M., and Rosenkilde, P. 2003. Regulation of post-larval development in the European eel : thyroid hormone level, progress of pigmentation and changes in behaviour. *Journal of Fish Biology*, **63**(1) : 168–175.
- Jellyman, D., and Tsukamoto, K. 2002. First use of archival transmitters to track migrating freshwater eels *Anguilla dieffenbachii* at sea. *Marine Ecology-Progress Series*, **233** : 207–215.
- Jellyman, D., and Tsukamoto, K. 2005. Swimming depths of offshore migrating longfin eels *Anguilla dieffenbachii*. *Marine Ecology Progress Series*, **286** : 261–267.
- Jellyman, D. J., and Ryan, C. M. 1983. Seasonal migration of elvers (*Anguilla* spp.) into Lake Pounui, New Zealand, 1974-1978. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **17** : 1–15.
- Jellyman, D. J., and Sykes, J. R. E. 2003. Diel and seasonal movements of radio-tagged freshwater eels, *Anguilla* spp., in two New Zealand streams. *Environmental Biology of Fishes*, **66**(2) : 143–154.
- Jellyman, D. J., Glova, G. J., and Todd, P. R. 1996. Movements of shortfinned eels, *Anguilla australis*, in Lake Ellesmere, New Zealand : Results from mark-recapture

- studies and sonic tracking. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **30**(3) : 371–381.
- Jessop, B. M. 1998. The management of, and fishery for, American eel elvers in the maritime provinces, Canada. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **349** : 103–116.
- Jessop, B. M. 2000a. Estimates of population size and instream mortality rate of American eel elvers in a Nova Scotia river. *Transactions of the American Fisheries Society*, **129**(2) : 514–526.
- Jessop, B. M. 2000b. Size, and exploitation rate by dip net fishery, of the run of American eel, *Anguilla rostrata* (LeSueur), elvers in the East River, Nova Scotia. *Dana*, **12** : 43–57.
- Jessop, B. M., Shiao, J. C., Iizuka, Y., and Tzeng, W. N. 2002. Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology-Progress Series*, **233** : 217–229.
- Jessop, B.M., Shiao, J.-C., Iizuka, Y., and Tzeng, W.-N. 2006. Migration of juvenile American eels *Anguilla rostrata* between freshwater and estuary, as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series*, **310** : 219–233.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, **52** : 225–247.
- Jonsson, B., and Jonsson, N. 1993. Partial migration : niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **3** : 348–365.
- Jorgensen, P. E. V., Castric, J., Hill, B., Ljungberg, O., and de Kinkelin, P. 1994. The occurrence of virus infections in elvers and eels (*Anguilla anguilla*) in Europe with particular reference to VHSV and IHNV. *Aquaculture*, **123**(1-2) : 11–19.
- Kaitala, A., Kaitala, V., and Lundberg, P. 1993. A theory of partial migration. *American Naturalist*, **142** : 59–81.
- Kastelein, P. 1983. Survival and growth of elvers (*Anguilla anguilla* L.) reared on an expanded granulated diet. *Aquaculture*, **30**(1-4) : 155–172.
- Kennedy, J. S. 1985. Migration, behavioral and ecological. *Contributions in Marine Science*, **27**(SUPPL.) : 5–26.
- Kim, W. S., Yoon, S. J., Kim, J. W., Lee, J. A., and Lee, T. W. 2006. Metabolic response under different salinity and temperature conditions for glass eel *Anguilla japonica*. *Marine Biology*, **149**(5) : 1209–1215.

BIBLIOGRAPHIE

- Knaepkens, G., Maerten, E., Tudorache, C., De Boeck, G., and Eens, M. 2007. Evaluation of passive integrated transponder tags for marking the bullhead (*Cottus gobio*), a small benthic freshwater fish : Effects on survival, growth and swimming capacity. *Ecology of Freshwater Fish*, **16**(3) : 404–409.
- Knights, B., Bark, A., Ball, M., Williams, F., Winter, E., and Dunn, S. 2001. *Eel and elver stocks in England and Wales. Status and management options*. Tech. rept. Research and Development Technical Report W248. Environmental Agency.
- Krebs, J. R., and Davies, N. B. 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Third edn. Oxford, U.K. : Blackwell Publishing.
- Kuhlmann, H. 1979. The influence of temperature, food, initial size, and origin on the growth of elvers (*Anguilla anguilla* L.). *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **174** : 59–63.
- Labar, G. W., and Facey, D. E. 1983. Local movements and inshore population sizes of American eels in Lake Champlain, Vermont. *Transactions of the American Fisheries Society*, **112**(1) : 111–116.
- Labar, G. W., Hernando Casal, J. A., and Delgado, C. F. 1987. Local movements and population size of European eels, *Anguilla anguilla*, in a small lake in southwestern Spain. *Environmental Biology of Fishes*, **19**(2) : 111–117.
- Labonne, J., and Gaudin, P. 2005. Exploring population dynamics patterns in a rare fish, *Zingel asper*, through capture-mark-recapture methods. *Conservation Biology*, **19**(2) : 463–472.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Baisez, A., Robinet, T., Acou, A., Legault, A., and Lek, S. 2003. Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**(4) : 254–264.
- Laffaille, P., Baisez, A., Rigaud, C., and Feunteun, E. 2004. Habitat preferences of different European eel size classes in a reclaimed marsh : A contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands*, **24**(3) : 642–651.
- Laffaille, P., Acou, A., and Guillouet, J. 2005. The yellow European eel (*Anguilla anguilla* L.) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. *Ecology of Freshwater Fish*, **14**(2) : 191–196.
- Lamaison, G. 2005. *Variabilité de la croissance de l'Anguille européenne (Anguilla anguilla L.1758) au sein du bassin Gironde-Garonne-Dordogne*. Diplôme d'Etudes Spécialisées, Université de Bordeaux 1, Bordeaux.

- Lambert, P. 2005. *Exploration multiscale des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation*. Thèse de doctorat, Bordeaux I.
- 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*. Tech. rept. CSP- Cemagref.
- Lambert, P., Feunteun, E., and Rigaud, C. 1994. Etude de l'anguille en marais d'eau douce. Première analyse des probabilités de capture observées lors des inventaires par pêche électrique. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **335** : 111–121.
- Lambert, P., Beaulaton, L., Daverat, F., and Rigaud, C. 2006. Assessment of eel stock status in Garonne and Dordogne water bodies by analysing length structures. *In : Annual science conference*. CM 2006/J :07. Maastricht, the Netherlands : ICES.
- Lamothe, P. J., Gallagher, M., Chivers, D. P., and Moring, J. R. 2000. Homing and movement of yellow-phase American eels in freshwater ponds. *Environmental Biology of Fishes*, **58**(4) : 393–399.
- Lamouroux, N., Olivier, J. M., Persat, H., Pouilly, M., Souchon, Y., and Statzner, B. 1999. Predicting community characteristics from habitat conditions : fluvial fish and hydraulics. *Freshwater Biology*, **42**(2) : 275–299.
- Lamson, H. M., Shiao, J. C., Iizuka, Y., Tzeng, W. N., and Cairns, D. K. 2006. Movement patterns of American eels (*Anguilla rostrata*) between salt- and freshwater in a coastal watershed, based on otolith microchemistry. *Marine Biology*, **149**(6) : 1567–1576.
- Lasne, E., and Laffaille, P. 2008. Analysis of distribution patterns of yellow European eels in the Loire catchment using logistic models based on presence-absence of different size-classes. *Ecology of Freshwater Fish*, **17**(1) : 30–37.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Mahevas, S., Lazure, P., Guerauld, 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. *Journal of Sea Research*, **50**(2-3) : 139–149.
- Lecomte-Finiger, R. 2003. The genus *Anguilla* Schrank, 1798 : current state of knowledge and questions. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **13**(3) : 265–279.
- Legault, A. 1986. Distribution du peuplement d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) à l'échelle d'un bassin versant : étude en Sèvre niortaise. *Vie et Milieu*, **36**(4) : 261–265.
- Legault, A., and Feunteun, E. 1992. *Etude de la migration estivale des anguilles au barrage de Golfech sur la Garonne*. Tech. rept. MIGADO, Agen.

BIBLIOGRAPHIE

- Linton, E. D., Jonsson, B., and Noakes, D. L. 2006. Effects of water temperature on the swimming and climbing behavior of glass eels, *Anguilla* spp. *Environmental Biology of Fishes*, **78**(3) : 189–192.
- 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. *Ecology of Freshwater Fish*, **4** : 17–27.
- Lowe, R. H. 1951. Factors influencing the runs of elvers in the river Bann, Northern Ireland. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **17**(3) : 299–315.
- Lundberg, Per. 1987. Partial bird migration and evolutionarily stable strategies. *Journal of Theoretical Biology*, **125**(3) : 351–360.
- Maes, G. E., and Volckaert, F. A. 2002. Clinal genetic variation and isolation by distance in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, **77** : 509–521.
- Martin, M. H. 1995. Validation of daily growth increments in otoliths of *Anguilla rostrata* (Lesueur) elvers. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **73**(1) : 208–211.
- McCleave, J. D. 1980. Swimming performance of European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) elvers. *Journal of Fish Biology*, **16** : 445–452.
- McCleave, J. D. 1993. Physical and behavioural controls on the oceanic distribution and migration of leptocephali. *Journal of Fish Biology*, **43**(Supp A) : 243–273.
- 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 Journal of Marine Science*, **56**(4) : 510–536.
- 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., and Wippelhauser, G. S. 1987. Behavioural aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. *American Fisheries Society Symposium*, **1** : 138–150.
- 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. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **78**(1) : 285–306.

- McCormick, S. D. 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish. *American Zoologist*, **41**(4) : 781–794.
- McCullagh, P., and Nelder, J.A. 1989. *Generalized linear models*. London : Chapman and Hall.
- McGovern, P., and McCarthy, T. K. 1992. Elver migration in the River Corrib system, western Ireland. *Irish Fisheries Investigations. Serie A : Freshwater*, **36** : 25–32.
- Melià, P., Bevacqua, D., Crivelli, A. J., Panfili, J., De Leo, G. A., and Gatto, M. 2006. Sex differentiation of the European eel in brackish and freshwater environments : a comparative analysis. *Journal of Fish Biology*, **69**(4) : 1228–1235.
- Minns, C. K. 1995. Allometry of home-range size in lake and river fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**(7) : 1499–1508.
- Moriarty, C. 1986. Riverine migration of young eels *Anguilla anguilla* (L.). *Fisheries Research*, **4** : 43–58.
- Moriarty, C. 1987. Factors influencing recruitment of the Atlantic species of anguillid eels. *American Fisheries Society Symposium*, **1** : 483–491.
- Moriarty, C. 1990. Short note on the silver eel catch on the Lower River Shannon. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, **75**(6) : 817–818.
- Moriarty, C. 1996. Variation in numbers of eels *Anguilla anguilla* caught by constant effort in a lake, 1981-1994. *Ecology of Freshwater Fish*, **5** : 148–152.
- Moriarty, C., and Tesch, F. W. 1996. Possible increase in catch of Atlantic elver *Anguilla anguilla* in 1993 and 1994. *Ecology of Freshwater Fish*, **5**(4) : 213–215.
- Morrison, M. A., Secor, D.H., and Piccoli, P.M. 2003. Estuarine habitat use by Hudson River American eels as determined by otolith strontium : calcium ratios. In : Dixon, D. A (ed), *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eels*, vol. 33. Bethesda, Maryland, USA. : American Fisheries Society Symposium. pp. 87–99.
- Mueller, R. P., Moursund, R. A., and Bleich, M. D. 2006. Tagging juvenile pacific lamprey with passive integrated transponders : Methodology, short-term mortality, and influence on swimming performance. *North American Journal of Fisheries Management*, **26**(2) : 361–366.
- Naismith, I. A., and Knights, B. 1988. Migrations of elvers and juvenile European eels, *Anguilla anguilla* L., in the River Thames. *Journal of Fish Biology*, **33**(supplement A) : 161–177.

- Naismith, I. A., and Knights, B. 1993. The distribution, density and growth of the European eel, *Anguilla anguilla*, in the freshwater catchment of the River Thames. *Journal of Fish Biology*, **42**(2) : 217–226.
- Newby, N.C., Binder, T.R., and Don Stevens, E. 2007. Passive integrated transponder (PIT) tagging did not negatively affect the short-term feeding behavior or swimming performance of juvenile rainbow trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, **136**(2) : 341–345.
- Nielsen, J. 1988. *Marking and tagging methods applied to eel, Anguilla anguilla (L.)*. Occas. Pap. 21. EIFAC.
- Oberdorff, T., Pont, D., Hugueny, B., and Chessel, D. 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers : a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology*, **46**(3) : 399–415.
- Oliveira, K. 1997. Movements and growth rates of yellow-phase American eels in the Annaquatucket River, Rhode Island. *Transactions of the American Fisheries Society*, **126**(4) : 638–646.
- Oliveira, K. 1999. Life history characteristics and strategies of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**(5) : 795–802.
- Oliveira, K., and Campbell, R. A. 1998. The occurrence and pathological effects of *Stephanostomum tenue* in elvers of the American eel. *Journal of Fish Biology*, **53**(3) : 690–692.
- Ombredane, D., Bagliniere, J. L., and Marchand, F. 1998. The effects of Passive Integrated Transponder tags on survival and growth of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) and their use for studying movement in a small river. *Hydrobiologia*, **372** : 99–106.
- Ozaki, Y., Okamura, H., Kazeto, Y., Ikeuchi, T., Ijiri, S., Nagae, M., Adachi, S., and Yamauchi, K. 2000. Developmental changes in pituitary-thyroid axis, and formation of gonads in leptocephali and glass eels of *Anguilla* spp. *Fisheries Science*, **66**(6) : 1115–1122.
- Parker, S. J. 1995. Homing ability and home range of yellow phase American eels in a tidally dominated estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **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. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **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. *Journal of Fish Biology*, **10** : 211–229.
- Perret, N., Pradel, R., Miaud, C., Grolet, O., and Joly, P. 2003. Transience, dispersal and survival rates in newt patchy populations. *Journal of Animal Ecology*, **72**(4) : 567–575.
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., and Hines, J. E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, **107**.
- Pollock, K.H. 2002. The use of auxiliary variables in capture - Recapture modelling : An overview. *Journal of Applied Statistics*, **29**(1-4) : 85–102.
- 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. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, **75**(6) : 807–815.
- Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J. D., and Nichols, J. D. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, **53**(1) : 60–72.
- Prentice, E. F., Flagg, T. A., and McCutcheon, C. S. 1990a. Feasibility of using implantable passive integrated transponder (PIT) tags in salmonids. *American Fisheries Society Symposium*, **7** : 317–322.
- Prentice, E. F., Flagg, T. A., and McCutcheon, C. S. 1990b. PIT tag monitoring systems for hydroelectric dams and fish hatcheries. *American Fisheries Society Symposium*, **7** : 323–334.
- Rigaud, C., Fontenelle, G., Gascuel, D., and Legault, A. 1988. *Le franchissement des ouvrages hydrauliques par les anguilles Anguilla anguilla*. Tech. rept. Les Publications du département halieutique - n°9, Laboratoire de biologie halieutique, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- Robinet, T., Guyet, S., Marquet, G., Mounaix, B., Olivier, J. M., Tsukamoto, K., Valade, P., and Feunteun, E. 2003. Elver invasion, population structure and growth of marbled eels *Anguilla marmorata* in a tropical river on Reunion Island in the Indian Ocean. *Environmental Biology of Fishes*, **68**(4) : 339–348.
- Robson, D. S., and Regier, H. A. 1968. Estimation of population number and mortality rates. In : Ricker, W.E. (ed), *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. Blackwell. pp. 124–158.

BIBLIOGRAPHIE

- Rodriguez, A., Gisbert, E., and Castello-Orvay, F. 2005. Nutritional condition of *Anguilla anguilla* starved at various salinities during the elver phase. *Journal of Fish Biology*, **67**(2) : 521–534.
- Rossi, R., Carrieri, A., Franzoi, P., Cavallini, G., and Gnes, A. 1987a. A study of eel (*Anguilla anguilla* L.) population dynamics in the Comacchio lagoons (Italy) by mark-recapture method. *Oebalia*, **XIV** : 1–14.
- Rossi, R., Bianchini, M., Carrieri, A., and Franzoi, P. 1987b. Observations on movements of yellow eels, *Anguilla anguilla* L., after displacement from coastal waters to sea. *Journal of Fish Biology*, **31**(2) : 155–164.
- Scheiner, S. M., and Lyman, R.F. 1991. The Genetics of Phenotypic Plasticity. 2. Response to Selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **4**(1) : 23–50.
- Schlosser, I. J. 1991. Stream Fish Ecology - a Landscape Perspective. *Bioscience*, **41**(10) : 704–712.
- Schlosser, I. J. 1995. Critical Landscape Attributes That Influence Fish Population-Dynamics in Headwater Streams. *Hydrobiologia*, **303**(1-3) : 71–81.
- 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. *Meddelelser fra Kommissionen for Havundersogelser, Serie Fiskeri*, **3** : 1–17.
- Schmidt, J. 1923. The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **211** : 179–208.
- Schulze, T., Kahl, U., Radke, R. J., and Benndorf, J. 2004. Consumption, abundance and habitat use of *Anguilla anguilla* in a mesotrophic reservoir. *Journal of Fish Biology*, **65**(6) : 1543–1562.
- Scott, M. C., and Hall, L. W., Jr. 1997. Fish assemblages as indicators of environmental degradation in Maryland coastal plain streams. *Transactions of the American Fisheries Society*, **126** : 349–360.
- Seber, G. A. F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika*, **52** : 249–259.
- Senar, J.C., Copete, J.L., and Metcalfe, N.B. 1990. Dominance relationships between resident and transient wintering siskins. *Ornis Scandinavica*, **21**(2) : 129–132.

- Senar, J.C., Burton, P.J.K., and Metcalfe, N.B. 1992. Variation in the nomadic tendency of a wintering finch *Carduelis spinus* and its relationship with body condition. *Ornis Scandinavica*, **23**(1) : 63–72.
- Senar, J.C., Camerino, M., and Uribe, F. 2001. Body mass regulation in resident and transient wintering siskins *Carduelis spinus*. *Etologia*, **9** : 47–52.
- Silvertown, J. W. 1984. Phenotypic Variety in Seed-Germination Behavior - the Ontogeny and Evolution of Somatic Polymorphism in Seeds. *American Naturalist*, **124**(1) : 1–16.
- Sinervo, B., and Lively, C. M. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, **380**(6571) : 240–243.
- Sloane, R.D. 1984. Preliminary observations of migrating adult freshwater eels *Anguilla australis australis* Richardson, in Tasmania. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **35** : 471–476.
- 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. *Transactions of the American Fisheries Society*, **124**(6) : 789–803.
- 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*. *Environmental Biology of Fishes*, **17**(3) : 185–200.
- Sorensen, P. W., and Bianchini, M. 1986. Environmental correlates of the freshwater migration of elvers of the American eel in the Rhode Island Brook. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**(2) : 258–268.
- Sorensen, P.W., Bianchini, M., and Winn, H.E. 1983. Individually marking American eels by freeze branding. *The Progressive Fish Culturist*, **45**(1) : 62–63.
- Soula, M. M., Navarro, A., Zamorano, M. J., Roo, J., Real, F., Gines, R., and Afonso, J. M. 2007. Evaluation of visible implant elastomer (VIE) and passive integrated transponder (PIT) systems to tag fingerling of red porgy (*Pagrus pagrus*) : Effects on growth, mortality and tag loss. *Aquaculture*, **272** : S311–S312.
- Spina, A. P. 2000. Habitat partitioning in a patchy environment : Considering the role of intraspecific competition. *Environmental Biology of Fishes*, **57**(4) : 393–400.
- Starkie, A. 2003. Management issues relating to the European eel, *Anguilla anguilla*. *Fisheries Management and Ecology*, **10**(6) : 361–364.

BIBLIOGRAPHIE

- Stefansson, G. 1996. Analysis of groundfish survey abundance data : combining the GLM and delta approaches. *ICES Journal of Marine Science*, **53**(3) : 577–588.
- Stone, R. 2003. Freshwater eels are sleep-sliding away. *Science*, **302**(5643) : 221–222.
- Strickland, P. A. 2002. *American eel distribution and growth in selected tributaries of the James River*. Master's thesis, Virginia Polytechnic Institute and state University, Blacksburg.
- Strubberg, A. 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. Some experiments. *In : Medd. Komm. Havund. Fisk.*, vol. IV.
- Strubberg, A. 1923. *Elvers from North and South Europe*. Tech. rept.
- Tagawa, M., and Hirano, T. 1987. Presence of thyroxine in eggs and changes in its content during early development of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *General and Comparative Endocrinology*, **68** : 129–135.
- Tarr, R. J. Q., and Hill, B. J. 1978. Oxygen consumption, food assimilation and energy content of southern African elvers (*Anguilla* sp.). *Aquaculture*, **15** : 141–150.
- Tesch, F. W. 1979. Tracking of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in different shelf areas of the northeast Atlantic. *In : Thurow, F. (ed), Eel research management*. Rapports et procès-verbaux des réunions, vol. 174. Helsinki : Conseil international pour l'exploration de la mer.
- Tesch, F.W. 1977. *The eel*. London : Chapman and Hall.
- Teyssier, F., Gayou, F., Filszinger, P., Galiay, E., Lemoine, A., and Taillebois, L. 2002. *Plan de gestion des poissons migrateurs amphihalins Garonne - Dordogne - Charente - Leyre - Seudre. Situations et propositions*. Tech. rept. Rapport CSP, Groupe anguille.
- Thibault, I., Dodson, J. J., Caron, F., Tzeng, W., Iizuka, Y., and Shiao, J. 2007. Facultative catadromy in American eels : testing the conditional strategy hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*, **344** : 219–229.
- Thomassen, S., Pedersen, M. I., and Holdensgaard, G. 2000. Tagging the European eel *Anguilla anguilla* (L.) with coded wire tags. *Aquaculture*, **185**(1-2) : 57–61.
- Thorpe, J. E., Mangel, M., Metcalfe, N. B., and Huntingford, F. A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology*, **12**(5) : 581–599.
- Thorpe, J.E. 1994. An alternative view of smolting in salmonids. *Aquaculture*, **121** : 105–113.

- Tsukamoto, K., and Aoyama, J. 1998. Evolution of freshwater eels of the genus *Anguilla* : a probable scenario. *Environmental Biology of Fishes*, **52**(1-3) : 139–148.
- Tsukamoto, K., and Arai, T. 2001. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Marine Ecology-Progress Series*, **220** : 265–276.
- Tzeng, W. N. 1984a. An estimate of the exploitation rate of *Anguilla japonica* elvers immigrating into the coastal waters of Shuang-Chi River, Taiwan. *Bulletin. Institute of Zoology, Academia Sinica*, **23**(2) : 173–180.
- Tzeng, W. N., and Shiao, J. C. 2003. Life history patterns of Japanese eel *Anguilla japonica* in Mikawa Bay, Japan. In : Dixon, D. A (ed), *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eels*, vol. 33. Bethesda, Maryland, USA. : American Fisheries Society Symposium. pp. 285–293.
- Tzeng, W. N., and Tsai, Y. C. 1992. Otolith microstructure and daily age of *Anguilla japonica*, Temminck and Schlegel elvers from the estuaries of Taiwan with reference to unit stock and larval migration. *Journal of Fish Biology*, **40**(6) : 845–857.
- Tzeng, W.N. 1984b. Dispersal an upstream migration of marked Anguillid eel, *Anguilla japonica*, elvers in the Estuary of the Shuang River, Taiwan. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography*, **45** : 10–19.
- Van Ginneken, V. J. T., and Maes, G.E. 2005. The European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus), its Lifecycle, Evolution and Reproduction : A Literature Review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **15**(4) : 367–398.
- Verdon, R., and Desrochers, D. 2003. Upstream migratory movements of American eel *Anguilla rostrata* between the Beauharnois and Moses-Saunders power dams on the St. Lawrence River. In : Dixon, D. A (ed), *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eels*, vol. 33. Bethesda, Maryland, USA. : American Fisheries Society Symposium. pp. 139–151.
- Via, S., and Lande, R. 1985. Genotype-Environment Interaction and the Evolution of Phenotypic Plasticity. *Evolution*, **39**(3) : 505–522.
- Vilter, V. 1946. Action de la thyroxine sur la métamorphose larvaire de l'anguille. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie et de ses Filiales*, **140**(19-20) : 783–785.
- 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. *Journal of Animal Ecology*, **57** : 983–997.
- Wang, C. H., and Tzeng, W. N. 1998. Interpretation of geographic variation in size of American eel *Anguilla rostrata* elvers on the Atlantic coast of North America using their life history and otolith ageing. *Marine Ecology-Progress Series*, **168** : 35–43.
- Watene, E., Boubée, J., and Haro, A. 2003. Downstream movement of mature eels in a hydroelectric reservoir in New Zealand. In : Dixon, D. A (ed), *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eels*, vol. 33. Bethesda, Maryland, USA. : American Fisheries Society Symposium. pp. 295–305.
- Westerberg, H. 1979. Counter-current orientation in the migration of European eel. In : Thurow, F. (ed), *Eel research management*. Rapports et procès-verbaux des réunions, vol. 174. Helsinki : Conseil international pour l'exploration de la mer.
- Westerberg, H., Lagenfelt, I., and Svedang, H. 2007. Silver eel migration behaviour in the Baltic. *ICES Journal of Marine Science*, **64**(7) : 1457–1462.
- White, E. M., and Knights, B. 1997. Dynamics of upstream migration of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in the Rivers Severn and Avon, England, with special reference to the effects of man-made barriers. *Fisheries Management and Ecology*, **4**(4) : 311–324.
- White, G.C., and Burnham, K.P. 1999. Program MARK : Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, **46**(SUPPL.).
- Wickins, J. F. 1985. Growth variability in individually confined elvers, *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of fish biology*, **27**(4) : 469–478.
- Wickins, J. F. 1987. Effects of size, culling and social history on growth of cultured elvers, *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of fish biology*, **31**(1) : 71–82.
- Wickström, H., and Hamrin, S. 1997. Sweden. In : Moriarty, C., and Dekker, W. (eds), *Management of the European eel*, vol. 15. Dublin : Fisheries Bulletin. pp. 46–52.
- Wickström, H., Westin, L., and Clevestam, P. 1996. The biological and economic yield from a long-term eel-stocking experiment. *Ecology of Freshwater Fish*, **5** : 140–147.
- Wiley, D. J., Morgan, R. P., Hilderbrand, R. H., Raesly, R. L., and Shumway, D. L. 2004. Relations between physical habitat and American eel abundance in five river basins in Maryland. *Transactions of the American Fisheries Society*, **133**(3) : 515–526.
- Williams, G.C., and Koehn, R.K. 1984. Population genetics of North Atlantic catadromous eels (*Anguilla*). *Evolutionary Genetics of Fishes*, 529–560.

- Wirth, T., and Bernatchez, L. 2001. Genetic evidence against panmixia in the European eel. *Nature*, **409**(6823) : 1037–1040.
- Wood, P., Partridge, J. C., and Degrip, W. J. 1992. Rod visual pigment changes in the elver of the eel *Anguilla anguilla* L measured by microspectrophotometry. *Journal of Fish Biology*, **41**(4) : 601–611.
- Woodhead, A. D. 1975. Endocrine physiology of fish migration. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **13** : 287–382.
- Yamano, K., Tagawa, M., De Jesus, E. G., Hirano, T., Miwa, S., and Inui, Y. 1991. Changes in whole body concentrations of thyroid-hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *Journal of Comparative Physiology, B : Biochemical, Systematic and Environmental Physiology*, **161**(4) : 371–375.
- Youngson, A. F. 1989. Thyroid hormones in migrating Atlantic salmon. *Aquaculture*, **82**(1-4) : 319–327.
- Youngson, A. F., McLay, H. A., and Olsen, T. C. 1986. The responsiveness of the thyroid system of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts to increased water velocity. *Aquaculture*, **56**(3-4) : 243–255.

Stratégie conditionnelle contrôlant la dispersion continentale de l'anguille européenne

Résumé : L'objectif de ce travail de thèse est de tester si la dispersion des anguilles dans les bassins versants peut être considérée comme une stratégie conditionnelle où la nature et les signaux déclencheurs des mouvements changent durant l'ontogénie. Un programme de marquage-recapture est développé en amont de limite de marée dynamique afin de caractériser différentes stratégies de déplacement en conditions naturelles selon la taille des anguilles. Parallèlement, une étude en structure expérimentale est mise en place afin de caractériser les facteurs endogènes contrôlant les différentes tactiques de déplacement. Les anguillettes métamorphosées (anguilles de 60 à 150 mm) adoptent un comportement majoritairement migrant tandis que les anguilles jaunes (individus de plus de 200 mm) adoptent un comportement majoritairement sédentaire. Chez les anguillettes, la migration amont est déclenchée par une forte activité de la glande thyroïde chez les individus en bonne condition corporelle. Chez les anguilles jaunes, les individus en déplacement sont minoritaires et présentent des signes de stress physiologique, suggérant que les mouvements des anguilles jaunes répondent principalement à des interactions agonistes. Ainsi, la diversité de patterns de dispersion des anguilles dans les habitats continentaux pourrait être contrôlée par une transition ontogénique. Celle-ci a lieu entre le stade anguilllette qui migre vers l'amont lorsque son statut énergétique le permet et le stade anguille jaune sédentaire qui se déplace à la recherche de nourriture et d'habitat. En nous basant sur un modèle conceptuel de stratégie évolutivement stable (ESS), nous suggérons que les changements de densité de population sont cruciaux dans l'expression et l'évolution de ces comportements.

Mots-clés : Dispersion, migration, déplacement, anguille européenne, stratégie, tactique, statut thyroïdien, transition ontogénique.

Conditional strategy controlling continental dispersion of European eel

Abstract : European eels migrate between marine spawning and continental feeding areas. Investigations on otolith microchemistry indicate a large variability of movement patterns in continental habitats and raise questions about the factors controlling this dispersal variability. We used a combination of laboratory and field experiments to show that eel continental dispersal may be considered as a conditional strategy in which the nature and cues for movements change over ontogeny. Metamorphosed elvers were found to be predominantly upstream colonizers while fully metamorphosed juvenile yellow eels were predominantly settlers (*i.e.* non migratory). During the elver stage, a high body condition and a high thyroid status triggered active upstream migration, while a low body condition and a low thyroid activity favored settlement. Therefore, variations in energetic and thyroid status may lead to elver settlement in different habitats ranging from the coastline to rivers. During the yellow stage, minority dispersers were small and physiologically-stressed individuals, suggesting that yellow eel movements mainly respond to agonistic interactions. Therefore, eel dispersal diversity in continental habitats may be controlled by an ontogenetic shift from a plastic, upstream migratory stage to a resource-search dispersing stage. Based on a conceptual model of evolutionarily stable conditional strategy, we suggest that changes in population density are crucial for the expression and evolution of both behaviors.

Keywords : Dispersion, migration, movement, European eel, strategy, tactic, thyroid status, ontogenetic shift.