



HAL
open science

Place du statut énergétique dans la dynamique migratoire de la civelle d'anguille européenne (*Anguilla anguilla*)

Sarah Bureau Du Colombier

► **To cite this version:**

Sarah Bureau Du Colombier. Place du statut énergétique dans la dynamique migratoire de la civelle d'anguille européenne (*Anguilla anguilla*). Sciences de l'environnement. Thèse en sciences exactes et leurs applications, spécialité physiologie et biologie des organismes, populations, interactions, Université de Pau et des Pays de l'Adour, 2008. Français. NNT : . tel-02591500

HAL Id: tel-02591500

<https://hal.inrae.fr/tel-02591500>

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.

THESE

PRESENTEE A

L'UNIVERSITE DE PAU ET DES PAYS DE L'ADOUR

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES EXACTES ET DE
LEURS APPLICATIONS

PAR

BUREAU DU COLOMBIER Sarah

POUR L'OBTENTION DU GRADE DE

DOCTEUR

Spécialité :

PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE DES ORGANISMES-POPULATIONS-INTERACTIONS

Place du statut énergétique dans la dynamique migratoire de la civelle d'anguille
européenne (*Anguilla anguilla*)

Soutenue le 6 novembre 2008

Après avis de :

Pr J. DODSON
Pr P. PONCIN

Devant la commission d'examen formée de :

Pr M. JARRY
DR E. ROCHARD
CR A. BARDONNET

Je tiens tout d'abord à remercier Philippe GAUDIN et Paul GONTHIER pour m'avoir accueillie au sein de leur Unité de Recherche.

Un grand merci à mon directeur de thèse, Agnès BARDONNET, pour ses grandes qualités scientifiques, sa rigueur, sa sympathie, et pour avoir toujours su trouver du temps à me consacrer.

Merci aussi à mes deux co-encadrants :

- Valérie BOLLIET qui m'a beaucoup aidée en physiologie entre autre, et qui en plus de son travail d'enseignement et de recherche a toujours su trouver du temps pour m'épauler.
- Patrick LAMBERT qui m'a aidée dans l'analyse des données, qui a consacré beaucoup de temps au travail de programmation et qui a toujours su m'aider dans la bonne humeur.

Je tiens également à remercier :

- Julian DODSON pour ses pertinents conseils sur les stratégies de vie, et qui me fait l'honneur d'être l'un des rapporteurs.
- Pascal PONCIN qui me fait aussi l'honneur de rapporter cette thèse.
- Marc JARRY pour nos discussions concernant le travail de modélisation, et pour avoir accepté de participer au jury.
- Eric ROCHARD pour son soutien au cours de cette thèse, ainsi que pour avoir accepté de participer au jury.

Je remercie particulièrement Emmanuel HUCHET, Michel PARADE, Jacques RIVES, Jean Christophe AYMES et François GUERAUT pour la qualité de leur aide technique, leurs efforts et leur disponibilité, ainsi que leur bonne humeur qui a tellement égayé le déroulement des expérimentations au laboratoire et les dures nuits d'hiver passées sur les bords de l'Adour.

Jacques LABONNE et David GRIMARDIAS savent toute l'aide précieuse qu'il m'ont apportée dans l'analyse statistique des résultats de cette thèse, je tiens ici à leur exprimer ma gratitude.

Je tiens également à remercier Françoise MEDALE pour ses avis pertinents lors de ma réflexion sur l'étude de l'énergie chez la civelle.

Merci aussi aux autres membres des deux unités qui m'ont accueillies, dont les compétences et la sympathie ont rendu si agréable le déroulement de cette thèse.

Et enfin, merci à ma famille et mes amis, qui de par leur confiance en moi m'ont motivée à aller jusqu'au bout.

Table des matières

Introduction	9
1. Energie et migration des espèces animales	11
1.1. Qu'est ce que la migration ?.....	11
1.1.1. Définition	11
1.1.2. Rôle de la migration	12
1.2. Coût énergétique de la migration	13
1.3. Migration partielle et cadres théoriques associés.....	13
1.3.1. Plasticité phénotypique et normes de réaction	14
1.3.2. La théorie des jeux	16
1.3.3. Stratégie conditionnelle et modèles de seuil environnemental	18
1.3.4. La notion de contingent.....	19
1.4. Energie et migration partielle.....	20
2. L'anguille européenne, poisson migrateur	20
2.1. Cycle de vie de l'anguille européenne	20
2.2. La migration des juvéniles vers les eaux intérieures : processus de dispersion ou de migration ?.....	22
2.3. L'anguille européenne, thalassotoque facultatif.....	23
2.4. Quelques particularités du stade civelle	24
2.5. Pourquoi étudier l'anguille européenne et plus particulièrement le stade civelle ?.....	26
2.5.1. Intérêt scientifique.....	26
2.5.2. Intérêt économique.....	27
3. L'énergie chez l'anguille : lien avec la complexité de son cycle de vie	28
3.1. Acquisition et dépenses d'énergie au cours de la vie de l'anguille.....	28
3.1.1. Chez la larve leptocéphale.....	28
3.1.2. Chez la civelle	29
3.1.3. Chez l'anguille jaune et argentée	30
3.2. Implication de l'énergie au moment des divergences migratoires.....	31
4. Problématique et présentation des travaux de thèse.....	31

1^{ère} partie : Apport de l'expérimental à la compréhension du rôle de l'énergie lors de la migration estuarienne des civelles..... 37

1. Première évidence de l'implication du statut énergétique dans l'existence de divergences migratoires chez la civelle.....	39
1.1. Présentation des travaux.....	39
1.2. Article 1 : Energie et comportement migratoire chez la civelle (<i>Anguilla anguilla</i>).....	40
2. Validation du protocole expérimental de tri et recadrage du rôle de la teneur en énergie dans le déterminisme du comportement migratoire	49
2.1. Présentation des travaux.....	49
2.2. Article 2 : Utilisation de différents synchroniseurs pour discriminer différents patrons d'activité en conditions expérimentales chez les civelles d' <i>Anguilla anguilla</i>	50
3. Rôle des coûts liés au métabolisme standard, en lien avec l'osmorégulation, dans la différenciation énergétique des civelles ayant une plus ou moins forte propension à migrer	68
3.1. Présentation des travaux.....	68
3.2. Article 3 : Propension des civelles à migrer et coûts énergétiques : est-ce que l'osmorégulation est fortement impliquée ?.....	70
4. Relation entre appétit des civelles et comportement migratoire	83
4.1. Présentation des travaux.....	83
4.2. Article 4 : Le comportement alimentaire est-il lié à la propension à migrer chez la civelle ?	84
5. Discussion et conclusions.....	106
5.1. Synthèse des résultats.....	106
5.1.1. Validation de la démarche expérimentale	106
5.1.2. Comparaison M ⁻ / M ⁺	107
5.2. La plasticité du comportement migratoire chez la civelle : stratégie conditionnelle ou norme de réaction impliquant un seuil d'énergie fixé génétiquement ?	109
5.3. Facteurs pouvant influencer le comportement migratoire de la civelle via leur influence sur le statut énergétique.....	111
5.3.1. Adaptation aux variations de salinité	111
5.3.2. Eventuel rôle du statut hormonal des civelles.....	112
5.3.3. Contamination des civelles par les polluants	113

5.3.4.	Rôle de la sensibilité au stress et de l'hétérozygotie génétique ?.....	113
5.4.	Pourquoi une stratégie de migration partielle chez la civelle ?.....	114
5.5.	Réversibilité de la tactique adoptée au stade civelle.....	116
5.6.	Apport de cette étude à la gestion des stocks d'anguille.....	117
5.7.	Critique de la démarche expérimentale.....	117
5.7.1.	Distinction M^- / M^+	117
5.7.2.	Utilisation du pourcentage de masse sèche pour comparer la teneur en énergie entre individus	119
5.7.3.	Utilisation du stade pigmentaire comme indicateur du niveau de développement	120

2^{ème} partie : Apport de la modélisation à la compréhension du rôle de l'énergie lors de la migration estuarienne des civelles..... 121

1.	Pourquoi une étape de modélisation ?.....	123
2.	Choix de la méthode de modélisation	124
3.	Le pattern.....	125
4.	Construction du modèle	126
4.1.	L'objet CIVELLE.....	127
4.1.1.	L'Energie	127
4.1.2.	Le Statut Migratoire.....	135
4.1.3.	Le Comportement Locomoteur.....	138
4.1.4.	La Vitesse de Nage	141
4.1.5.	La Position dans l'ESTUAIRE	141
4.2.	L'objet ESTUAIRE.....	144
4.2.1.	Taille de l'ESTUAIRE	144
4.2.2.	Caractéristiques relatives à la marée	144
4.2.3.	Caractéristiques relatives à la rivière	146
4.2.4.	Vitesse du courant	146
4.2.5.	Eléments non pris en compte	146
5.	Conditions de simulation.....	147
6.	Essai de simulation dans l'état actuel du modèle.....	148
7.	Discussion et conclusions.....	151
7.1.	Position de la <i>Limite Amont de Marée Dynamique</i>	152
7.2.	Problème de déplacement des civelles	152

7.2.1.	Sous-estimation du niveau d'activité des civelles.....	152
7.2.2.	Vitesses de courant simulées en expérimental	153
7.3.	Contraintes liées à l'intégration de la caractéristique <i>Energie</i>	154
7.3.1.	Utilisation du %MS comme indicateur de la teneur en énergie	154
7.3.2.	Biais dû au passage en eau douce des civelles étudiées en expérimental.....	156
7.3.3.	Différences entre les civelles des différentes vagues de migration...	156
7.3.4.	Distribution des <i>Seuils d'Energie</i>	157
7.3.5.	Intégration du Statut Migratoire.....	158
7.4.	Conclusions et perspectives pour l'amélioration du modèle.....	158
Conclusion générale et perspectives		161
Références bibliographiques		167
Annexes.....		179

Liste des figures

Figure 1. Quatre principales normes de réponse pouvant caractériser le phénotype d'un individu.....	15
Figure 2. Modèles de seuil environnemental, cas de deux tactiques X et Y.....	19
Figure 3. Cycle de vie simplifié de l'anguille européenne.....	21
Figure 4. Aire de répartition continentale de l'anguille européenne, modifié d'après Avise (2003).....	22
Figure 5. Cycle de vie des trois grands groupes d'anguille d'après les résultats des travaux sur la microchimie de l'otolithe (adapté de Tsukamoto et Arai, 2001).	24
Figure 6. Déclin des stocks d'anguille en quelques dizaines d'années chez trois espèces (l'anguille européenne <i>Anguilla anguilla</i> , l'anguille japonaise <i>Anguilla japonica</i> et l'anguille américaine <i>Anguilla rostrata</i>) d'après Dekker et al. (2003).....	26
Figure 7. Grandes étapes de la thèse et place des différents articles.....	35
Figure 8. Localisation d'Urt, site de capture des civelles.	39
Figure 9. Localisation de Molliet, site de capture des civelles.....	50
Figure 10. Synthèse des principaux résultats de la thèse..	108
Figure 11. Lien entre teneur en énergie et comportement migratoire de la civelle.....	109
Figure 12. Comportement migratoire de la civelle en fonction de sa teneur en énergie et de son seuil d'énergie.....	110
Figure 13. Proposition de processus permettant de maximiser la fitness chez la civelle.....	115
Figure 14. Schéma synthétisant les principales caractéristiques de la CIVELLE et celles de l'ESTUAIRE l'influençant directement.	127
Figure 15. Expérience « Dépense » : histogrammes montrant les distributions de la MF, de la MS et du %MS des civelles d'entrée d'estuaire n'ayant pas été transférées en eau douce.	130
Figure 16. Probabilité d'être M^+ en fonction de la <i>Teneur en Energie</i>	136
Figure 17. Fréquence cumulée des seuils d'énergie dans la population de CIVELLES.....	137
Figure 18. Lien entre <i>Statut Migratoire</i> et <i>Teneur en Energie</i> : position des <i>Seuils d'Energie</i> pour une CIVELLE donnée.	137
Figure 19. Distribution bêta cumulée (2,2) des <i>Seuil d'Energie</i> S_1	138
Figure 20. Localisation des principales caractéristiques spatiales de l'objet ESTUAIRE.....	144
Figure 21. <i>Onde de Marée</i> sur un mois en <i>Entrée</i> d'ESTUAIRE et à 20 km de l'embouchure.	145

Figure 22. Résultat du modèle. Distribution spatiale des CIVELLES M , M^+ et <i>Sédentaires</i> au bout de 28 jours de simulation.	148
Figure 23. Résultat du modèle. Distribution spatiale des CIVELLES M , M^+ et <i>Sédentaires</i> au bout de 56 jours de simulation.	149
Figure 24. Résultat du modèle. Distribution spatiale des CIVELLES M^+ normales et témoin au bout de 28 jours de simulation.	151

Liste des tableaux

Tableau 1. Synthèse des expériences réalisées durant la thèse en lien avec l'article auquel elles ont abouti..	124
Tableau 2. Nombre de civelles dont la masse fraîche (MF), la masse sèche (MS) et le pourcentage de masse sèche (%MS) ont été tous les trois déterminés pour chaque expérience présentée dans la 1 ^{ère} partie de la thèse..	129
Tableau 3. Expérience « Rhéotaxie », résultat du modèle utilisé pour connaître le lien entre la perte de MF des civelles et le nombre de fois où elles ont été actives dans le sens du courant et du nombre de fois où elles ont été actives à contre-courant sur 26 jours.....	131
Tableau 4. Expérience « Rhéotaxie », résultat du GLM utilisé pour connaître le lien entre la perte de MS des civelles et le nombre de fois où elles ont été actives dans le sens du courant et du nombre de fois où elles ont été actives à contre-courant sur 26 jours.....	134
Tableau 5. Probabilité d'être <i>Active dans le Sens du Courant</i> (<i>P.ActiveSC</i>), d'être <i>Active à Contre Courant</i> (<i>P.ActiveCC</i>), ou d'être <i>Inactive</i> (<i>P.Inactive</i>) des CIVELLES de <i>Statut Migratoire M</i> et <i>M⁺</i> , durant le <i>Flot</i> et le <i>Jusant</i>	139
Tableau 6. Récapitulatif de toutes les caractéristiques d'une CIVELLE normale et des valeurs correspondantes.....	142
Tableau 7. Récapitulatif de toutes les caractéristiques d'une CIVELLE témoin et des valeurs correspondantes.....	143
Tableau 8. Récapitulatif de toutes les caractéristiques nécessaires à la construction de l'ESTUAIRE et des valeurs correspondantes.....	147

Introduction

Afin de définir le cadre théorique de cette thèse, je commencerai par introduire le concept de migration et insisterai sur les coûts énergétiques qu'elle engendre afin de montrer l'importance particulière du statut énergétique des individus chez les espèces migratrices. Par ailleurs, l'existence de divergences migratoires ayant été mise en évidence chez de nombreuses espèces (Dingle, 1996), les différents cadres théoriques pouvant être utilisés pour discuter de ces divergences au sein des populations et la fréquente implication du statut énergétique des individus au moment des divergences migratoires seront ensuite exposés. Enfin, le cas de l'anguille et l'état des connaissances concernant les divergences de comportement migratoire existant chez ce poisson, particulièrement au stade civelle, seront présentés.

1. Energie et migration des espèces animales

1.1. Qu'est ce que la migration ?

1.1.1. Définition

Si le terme **migration** est utilisé par un grand nombre d'auteurs, sa définition n'est pas unanime (discuté dans Dingle, 1996). La définition que j'ai choisi d'utiliser est celle que Dingle (1996) considère comme étant la plus complète, définition basée sur celle de Kennedy (1985) et selon laquelle les 5 attributs identifiant la migration d'un organisme comme comportement distinct spécialisé sont :

- la persistance du mouvement,
- la droiture du mouvement,
- le fait que l'organisme ne peut pas être distrait dans son mouvement (sauf en cas de réserves lipidiques insuffisantes),
- des caractéristiques de départ et d'arrivée particulières,
- une réallocation de l'énergie spécifique au soutien du mouvement.

Tous les migrants ne présentent pas forcément ces 5 attributs en même temps, on s'attend néanmoins à ce qu'ils présentent certaines si ce n'est pas la plupart de ces caractéristiques la majorité du temps (Dingle, 1996).

Contrairement à la majorité des autres définitions, la définition de Dingle (1996) focalise réellement sur les caractéristiques comportementales de la migration et non pas sur ses résultats.

La distinction entre les termes **migration** et **dispersion** est souvent confuse. Contrairement au terme **migration** qui s'applique à un comportement individuel, celui de **dispersion** est plutôt attribué à un comportement observé au niveau d'une population et caractérise l'éparpillement des individus la composant ; il s'oppose au terme agrégation (Dingle, 1996).

1.1.2. Rôle de la migration

Une question venant immédiatement à l'esprit est : pourquoi certains organismes migrent ?

D'après Northcote (1978), la migration a trois principaux objectifs :

- Elle permettrait tout d'abord de rejoindre les zones de croissance (cas des juvéniles) ; c'est-à-dire qu'elle permettrait aux individus d'aller grandir dans des zones plus favorables car plus riches en aliments par exemple (Jonsson et Jonsson, 1993).
- Elle permettrait ensuite de rejoindre les zones de refuge ; c'est-à-dire qu'elle permettrait aux individus d'éviter les conditions défavorables existant ou survenant dans leur précédent milieu de vie et d'aller se réfugier dans des zones moins contraignantes (Jonsson et Jonsson, 1993).
- Elle permettrait enfin de rejoindre les zones de reproduction (cas des individus matures), l'existence de zones de reproduction particulières permettant d'optimiser le succès de la reproduction.

Certains auteurs ont des points de vue plus tranchés. Sinclair (1988) considère que le principal but de la migration serait l'isolement reproducteur, c'est-à-dire que la migration permettrait aux individus d'aller se reproduire dans une zone unique et que ceux déviant de la trajectoire du reste de la population seraient définitivement perdus pour la population. D'un autre côté, MacCall (1990) pense que le fait de migrer permettrait aux individus de choisir des habitats qui leur sont plus favorables d'un point de vue énergétique et se traduit par une dispersion dont le but ultime serait de maximiser la fitness¹ des individus.

¹ succès reproducteur évalué comme contribution à la génération future

1.2. Coût énergétique de la migration

Si le fait de migrer présente des avantages incontestables, il est également à l'origine de coûts énergétiques parfois considérables. Les premiers coûts auxquels on pense sont bien sûr ceux liés au déplacement des individus, parfois sur de très longues distances (Jonsson et Jonsson, 1993). Dans la rivière Fraser (Colombie Britannique) par exemple, un saumon sockeye consommerait 90 % de ses réserves lipidiques et 15 % de ses réserves protéiques durant sa migration de reproduction vers les zones amont (Idler et Clemens, 1959). Il faut aussi évoquer tous les coûts associés aux changements de milieu. C'est le cas par exemple des variations de température (Bernachez et Dodson, 1987 ; Dingle, 1996). Chez les insectes et les oiseaux, on peut aussi citer les vents et les pluies (Dingle, 1996), et dans le cas des poissons ce sont principalement les courants (Bernachez et Dodson, 1987), la qualité chimique de l'eau (polluants, oxygène) ou les variations de salinité (Fontaine, 1975 ; Jonsson et Jonsson, 1993). Par exemple, les poissons soumis à des changements de salinité doivent dédier de 20 à plus de 50 % de leur budget énergétique à l'osmorégulation (Bœuf et Payan, 2001). L'adaptation à ces contraintes environnementales a un coût direct en terme d'énergie mais elle peut également avoir des coûts indirects liés au stress qu'elle génère. Les coûts énergétiques liés à la migration se font d'autant plus ressentir que, chez de nombreuses espèces, la période de migration est accompagnée d'une période de jeûne (Bernachez et Dodson, 1987 ; Dingle, 1996). Les organismes migrants s'exposent également d'avantage à la prédation et à la maladie, ce qui, en plus des coûts énergétiques nécessaires pour y répondre, augmente leurs risques de mortalité (Jonsson et Jonsson, 1993). Enfin, dans le cas des individus en cours de maturation, toute l'énergie qui sera allouée à la migration ne pourra pas être allouée à la production des gonades (Fleming et Gross, 1989).

1.3. Migration partielle et cadres théoriques associés

Au sein d'une population, des différences de comportement migratoire existent parfois entre les individus. Divers exemples peuvent être donnés dans le monde animal. Chez les oiseaux, on peut citer le Zostérops à dos gris (*Zosterops lateralispar*) par exemple, espèce chez laquelle certains individus migrent sur plus de 1000 km quand d'autres ne réalisent que

de petits déplacements saisonniers (Chan, 2005). On peut citer aussi le cincle d'Amérique (*Cinclus mexicanus*) chez qui seul un petit nombre d'individus reste sur les sites d'hiver durant la saison de reproduction (Morrissey, 2004). Chez les poissons, on trouve entre autres le Mulet gris (*Mugil cephalus*), espèce chez laquelle tous les individus ne vont pas forcément passer une partie de leur vie en rivière avant de rejoindre la zone marine de reproduction (Chang et al., 2004). Il y a aussi de nombreux salmonidés, chez qui certains individus passent une partie de leur vie en eau de mer alors que d'autres ne quittent jamais les rivières (Thorpe, 1987).

Il faut noter qu'en cas de migration partielle, pour que la migration soit réellement profitable d'un point de vue fitness, les coûts qui lui sont associés ne doivent pas outrepasser les bénéfices (Gross, 1987 ; Jonsson et Jonsson, 1993).

Quand il s'agit d'étudier les divergences migratoires existant au sein des populations, différents cadres théoriques peuvent être considérés. Je vais d'abord décrire les concepts de plasticité phénotypique et de norme de réaction. J'introduirai ensuite la théorie des jeux et définirai les notions de stratégie, tactique et stratégie évolutivement stable qui en découlent. Je présenterai la stratégie conditionnelle et les modèles de seuil environnemental. Enfin, j'évoquerai la signification de la notion de contingent.

1.3.1. Plasticité phénotypique et normes de réaction

La capacité qu'ont les individus d'une même espèce d'exprimer des patrons de migration différents peut être considérée comme un exemple de plasticité.

On parle de **plasticité phénotypique** lorsqu'un un génotype particulier a la capacité de produire des phénotypes différents en réponse à des changements de l'environnement (Schlichting et Pigliussi, 1998). De plus, d'après Via et al., 1995 :

- le degré de changement phénotypique à travers les environnements peut varier parmi les caractères,
- la quantité et le type de changement phénotypique observé dépendent du type d'environnement considéré,
- les réponses phénotypiques adaptatives à l'environnement semblent capables d'évoluer dans les populations qui rencontrent des changements environnementaux.

A ce concept de **plasticité phénotypique** est souvent associé celui de **norme de réaction**.

Une **norme de réaction** quant à elle est définie comme le jeu de phénotypes qui peuvent être produits par le génotype d'un individu qui est exposé à des conditions environnementales différentes (Schlichting et Pigliussi, 1998). Le terme **norme de réaction** est plus large que celui de **plasticité phénotypique** (figure 1) car il englobe toutes les possibilités de réponse plastique, dont le cas particulier où il n'y a pas de changement du trait dans un nouvel environnement, c'est-à-dire qu'il inclut réponse plastique et non plastique (Schlichting et Pigliussi, 1998).

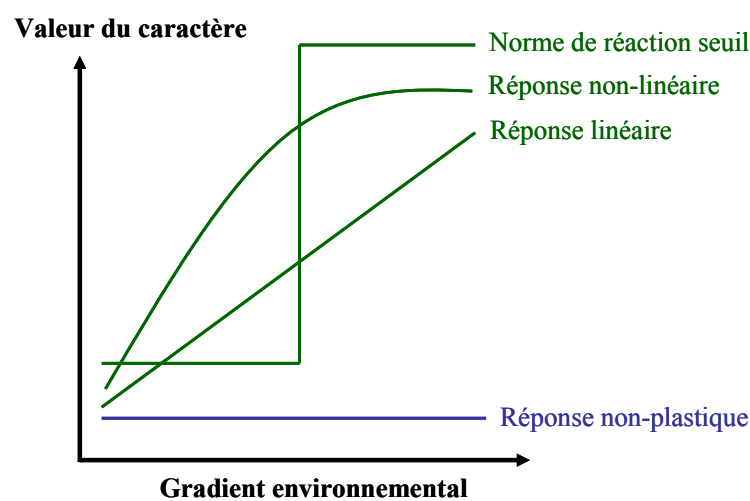


Figure 1. Quatre principales normes de réponse pouvant caractériser le phénotype d'un individu. Les réponses plastiques figurent en vert et la réponse non plastique en bleu.

Pour illustrer ces concepts, on peut donner l'exemple de la migration partielle chez les salmonidés. Chez les salmonidés, le déclenchement de la migration est plastique et n'a lieu que si l'individu a stocké une quantité d'énergie suffisante (Metcalf, 1998 ; Thorpe, 1999). D'après Metcalf (1998), si un seuil d'énergie fixé génétiquement est atteint à une date donnée, le saumon entreprend sa migration en mer et donc sa smoltification ; par contre, si le seuil fixé génétiquement n'est pas atteint, il reste en rivière. Chez les salmonidés, la norme de réaction pour cette migration est donc basée sur la teneur en énergie des individus.

Aux concepts de **plasticité phénotypique** et de **normes de réaction**, est également associée la notion de « **tradeoff** » ou **compromis**. D'après Angilletta et *al.* (2003), un **compromis** est un lien entre deux caractères affectant la fitness relative des génotypes et ainsi

empêchant les caractères d'évoluer séparément. Il peut concerner, par exemple, la température à laquelle telle enzyme est plus efficace, la teneur en énergie d'un individu ou sa couleur.

Les types de **compromis** peuvent être regroupés en trois grandes catégories (Angilletta et al., 2003) :

- les compromis d'allocation qui résultent de la proportion de la ressource,
- les compromis d'acquisition qui sont des compromis entre le fait de maximiser l'acquisition de la ressource et de minimiser le risque de mortalité,
- les compromis spécialiste-généraliste qui résultent de la spécialisation dans un environnement particulier.

Dans le cadre de la migration partielle, la « décision » de migrer ou pas est souvent considérée comme dépendante du compromis entre les coûts et bénéfices liés à la migration, en comparaison avec le fait de se comporter en sédentaire, le but de cette décision étant de maximiser la fitness (Jonsson et Jonsson, 1993).

1.3.2. La théorie des jeux

La **théorie des jeux** est, à la base, un outil mathématique pour les sciences économiques et sociales (von Neumann et Morgenstern, 1944). A partir de cette théorie, la méthode d'analyse des jeux a rapidement été développée (Nash, 1951). Cette méthode introduit la notion d'équilibre de Nash, défini comme un profil de stratégies (une pour chaque joueur) tel qu'aucun joueur ne peut améliorer son gain en changeant sa stratégie tant que les autres ne changent pas la leur. Le concept de théorie des jeux évolutive a ensuite été développé (Maynard Smith et Price, 1973) et a permis de rattacher la théorie des jeux au domaine des sciences de la vie.

Diverses notions ont été dégagées à partir de la théorie des jeux, telles que celles de **stratégie**, **tactique** et **stratégie évolutivement stable**.

1.3.2.1. Stratégies et tactiques

Pour discuter de l'existence de différents patrons de migration au sein d'une population, les termes **stratégie** et **tactique** ont été développés. J'ai repris ici les définitions de Gross (1996).

Une **stratégie** est un programme / une règle de décision défini génétiquement et dont le résultat est l'allocation de l'effort somatique et reproductif d'un organisme (tel que son énergie ou son développement) parmi les phénotypes / tactiques. La stratégie opère par un mécanisme (physiologique, neurologique ou développement) qui détecte les signaux appropriés et met en œuvre la règle de décision de la stratégie.

Une **tactique** est un phénotype résultant d'une stratégie. Autrement dit, le choix de la tactique exprimée dépend de la stratégie.

Dans le cas de l'exemple concernant la migration en mer des salmonidés évoqué précédemment, si la stratégie est l'allocation de l'effort reproducteur, deux tactiques coexistent, à savoir smoltifier pour migrer en mer ou rester en rivière.

1.3.2.2. Stratégie évolutivement stable

La **stratégie évolutivement stable** a été décrite par Maynard Smith (1982) comme une stratégie telle que, si elle a été adoptée par presque tous les membres d'une population, alors aucune stratégie mutante ne pourrait la détrôner, c'est-à-dire envahir la population sous l'influence de la sélection naturelle.

L'exemple le plus connu est celui des combats d'une espèce hypothétique composée d'individus n'ayant que deux tactiques possibles, faucon et colombe, sachant que :

- tactique faucon : se battre jusqu'à gagner (blesser l'autre ou le faire fuir) ou perdre (être blessé),
- tactique colombe : se battre de façon conventionnelle et s'enfuir dès que ça devient dangereux avant d'être blessé.

Dans un combat faucon / colombe, le faucon est sûr de gagner et la colombe sûre de perdre. Dans un combat faucon / faucon ou colombe / colombe, les deux participants ont la même chance de gagner, néanmoins, le combat faucon / faucon peut durer longtemps (car les participants se battent jusqu'à gagner) et les coûts énergétiques du gagnant ne seront pas négligeables, contrairement à ceux du gagnant d'un combat colombe / colombe.

Chez cette espèce hypothétique, la fitness de la tactique faucon est donc meilleure que celle de la tactique colombe si la proportion d'individus employant la tactique faucon dans la population est faible. Inversement, si la proportion d'individus employant la tactique faucon dans la population est trop forte, alors la fitness de la tactique colombe est meilleure. La

stratégie évolutivement stable est celle qui maintient la proportion d'individus employant l'une ou l'autre tactique au point d'équilibre, c'est-à-dire au point où la fitness des deux tactiques est identique.

Dans le cadre de la migration partielle, une stratégie évolutivement stable est une stratégie pour laquelle la fitness relative des tactiques migrante et non migrante est équivalente à l'échelle de la population. La durée sur laquelle il faut prendre en compte cette équivalence dépend de nombreux facteurs dont l'héritabilité et l'hétérogénéité spatiale et temporelle des conditions environnementales.

1.3.3. Stratégie conditionnelle et modèles de seuil environnemental

Dans sa description de la stratégie évolutivement stable basée sur la condition des individus Gross (1996) propose que la plupart des tactiques sont conditionnelles et ont évolué sur la base d'une sélection statut-dépendante. Ce point de vue a été l'objet de critiques (Shuster et Wade, 2003). Ces critiques concernent le fait que la population serait génétiquement monomorphique dans sa réponse au statut énergétique et que la fitness moyenne des techniques alternatives serait égale.

Les modèles de seuil environnemental (environmental threshold models) ont été décrits comme une façon plus adaptée de voir les choses (Tomkins et Hazel, 2007). Ils utilisent une approche basée sur les normes de réaction et une théorie de génétique quantitative pour comprendre l'évolution des stratégies conditionnelles. Ces modèles sont basés sur la notion qu'il y a de la variabilité génétique parmi les individus dans leurs normes de réaction seuil en réponse à un changement environnemental (figure 2). Il existerait deux tactiques X et Y dont l'expression est influencée par les changements environnementaux et pour chaque individu, il existerait une valeur de la variable environnementale au-dessus de laquelle le phénotype Y est produit et en dessous de laquelle c'est le phénotype X qui est produit. En fonction de la valeur de la variable environnementale, certains individus auront le phénotype Y et se trouveront au dessus de leur valeur seuil et d'autres auront le phénotype X car ils se situeront au dessous. La variabilité du seuil serait généralement faible en comparaison avec celle de la variable environnementale. Par ailleurs, la sélection naturelle peut affecter la distribution des seuils à travers la fitness des tactiques alternatives.

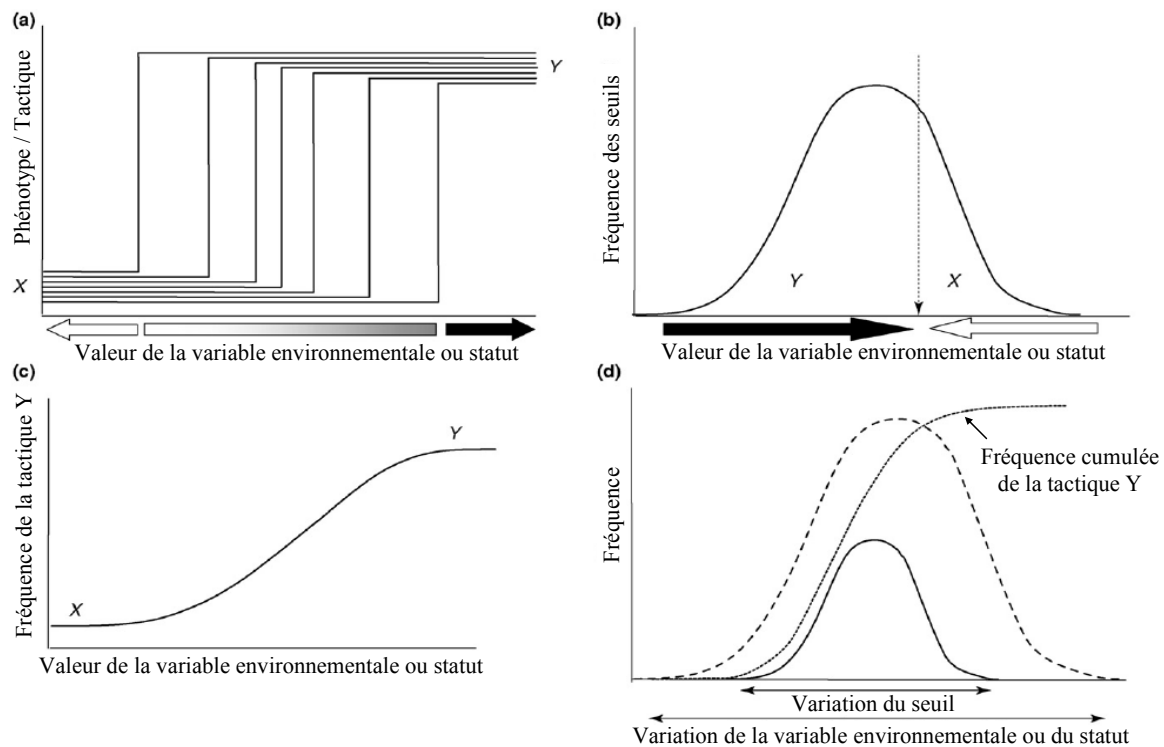


Figure 2. Modèles de seuil environnemental, cas de deux tactiques X et Y. (a) Normes de réaction concernant le phénotype de sept individus en fonction des caractéristiques environnementales, (b) distribution des seuils au sein de la population (distribution supposée continue et normale), (c) distribution de la fréquence cumulée des seuils, et (d) distributions de la caractéristique environnementale et du seuil, d'après Tomkins et Hazel, 2007.

1.3.4. La notion de contingent

Dans une population génétique, l'existence de groupes de poissons présentant des différences de comportement / tactique migratoire a également donné naissance à la notion de **contingent** (Clark, 1968; Secor, 1999). D'après Clark (1968), un **contingent** est un groupe de poissons qui, une fois établi, semble maintenir son intégrité en s'engageant dans un patron de migration saisonnière non partagé par les poissons des autres contingents. L'existence de différents contingents au sein d'une population peut résulter d'une décision des individus en lien avec leur statut énergétique par exemple et refléter l'existence de normes de réactions (Jessop et *al.*, 2002).

La prise en compte de l'existence de plusieurs contingents au sein d'une population à l'intérêt de considérer le fait que s'il existe divers patrons de migration, les individus constituant cette population n'auront pas forcément tous le même futur. Elle permet de mieux comprendre la répartition et les caractéristiques des individus et donc d'adapter au mieux la

gestion des espèces, notamment leur protection. La notion de contingent va beaucoup plus loin que la notion de stock, un stock pouvant être hétérogène et constitué de plusieurs contingents de diverses origines (Clark, 1968).

1.4. Energie et migration partielle

Chez un certain nombre d'espèces, il a été démontré que le statut énergétique des individus était impliqué dans le choix de migrer ou non. Le rôle de l'énergie au moment des divergences migratoires a été évoqué, avec l'exemple des salmonidés chez qui la migration n'est déclenchée que si l'individu atteint un certain seuil d'énergie (Metcalf, 1998 ; Thorpe, 1999). Le rôle de la teneur en énergie des individus dans la décision de migrer ou non a également été mis en évidence chez la morue d'Atlantique (*Gadus morhua*, Cote et al., 2004). Dans le cas des mammifères, on peut citer le cas de l'écureuil (*Spermophilus beldingi*) chez qui le moment de la dispersion dépend d'un seuil d'énergie (Nunes et al., 1999).

2. L'anguille européenne, poisson migrateur

2.1. Cycle de vie de l'anguille européenne

L'anguille européenne *Anguilla anguilla* (Linné, 1758), poisson osseux faisant partie du super ordre des Elopomorphes, a longtemps été considérée comme une espèce amphihaline¹ thalassotoque² (figure 3). Les études basées sur la taille de ses larves suggèrent que cette espèce se reproduirait dans la mer des Sargasses entre mars et juillet (Schmidt, 1922 ; McCleave et al., 1998). Compte tenu de la difficulté à réaliser des études en milieu marin, de nombreuses inconnues demeurent en ce qui concerne la reproduction de cette espèce. L'existence d'un unique site de reproduction puis des études génétiques ont abouti à la conclusion que l'anguille européenne était panmictique (Schmidt, 1925 ; Dannewitz et al., 2005). Certaines études génétiques ont tenté de remettre en cause cette panmixie (Wirth and Bernatchez, 2001 ; Maes et Volckaert, 2002) mais l'interprétation de leurs résultats est encore

¹ se dit d'un poisson qui vit alternativement en eau douce et en eau salée

² se dit d'un poisson qui naît en mer et réalise sa phase de croissance en eau douce

discutée car elles ont négligé le facteur temporel (Dannewitz *et al.*, 2005). En ce qui concerne la position de l'aire de ponte dans la mer des Sargasses, elle n'a toujours pas pu être clairement définie.

Comme chez tous les Elopomorphes, la larve d'anguille est une larve leptocéphale. Grâce au Gulf Stream puis aux différentes branches de courant dont celui de l'Atlantique Nord mais peut-être également grâce à une nage active (McCleave *et al.*, 1998), la larve rejoint les côtes européennes par vagues successives (Charlon et Blanc, 1982 ; Desaunay et Guerault, 1997). La durée de cette migration est encore très controversée et estimée entre sept et neuf mois (Lecomte-Finiger, 1992) ou à plus de deux ans (Kettle et Haines, 2006), avec des arrivées plus nombreuses pendant la période hivernale.

Au niveau du talus continental la larve se métamorphose en civelle. Les civelles traversent l'estuaire et se pigmentent progressivement jusqu'à atteindre le stade anguilllette, c'est à dire petite anguille jaune. L'individu entreprend alors une phase de croissance en rivière. En général, on considère que la proportion de mâles est plus élevée en aval des bassins versants alors que dans les zones amont, où on trouve surtout des femelles (Svardson, 1976 ; Bruslé et Quignard, 2001). A un âge compris entre deux et quinze ans pour les mâles (six ans en moyenne), et quatre et vingt ans pour les femelles (neuf ans en moyenne) (Tesch, 2003), l'anguille subit une deuxième métamorphose suite à laquelle elle devient anguille argentée. L'individu maturant retourne alors dans la mer des Sargasses pour se reproduire à son tour et mourir (Schmidt, 1925).

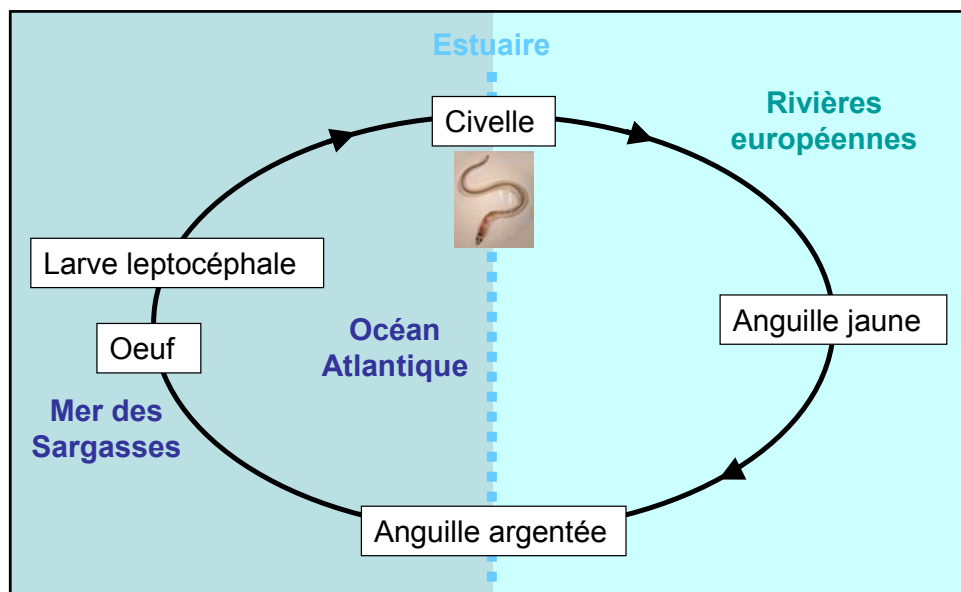


Figure 3. Cycle de vie simplifié de l'anguille européenne.

2.2. La migration des juvéniles vers les eaux intérieures : processus de dispersion ou de migration ?

Chez l'anguille, la migration des juvéniles et leur capacité extraordinaire à s'adapter à une grande diversité d'habitats (Moriarty, 1987) permet une large dispersion des individus et donc la colonisation d'une surface considérable. En effet, le cycle de vie de l'anguille européenne débute en mer des Sargasses et se poursuit dans les eaux intérieures situées à près de 6000 km. De plus, l'aire de répartition continentale des individus s'étend du Maroc à la Scandinavie et inclut la Mer Méditerranée et la Mer Noire (figure 4). Les principaux facteurs motivant la dispersion des juvéniles chez l'anguille semblent avoir initialement été la recherche de zones plus riches en proies et moins riches en compétiteurs (Tsukamoto et *al.*, 2002). La dispersion des individus commence par celle des larves qui est à l'origine d'un éparpillement des individus sur le domaine côtier, puis celle des civelles qui initient la colonisation des bassins versants, et enfin celle des anguilles jaunes qui poursuivent la colonisation des eaux intérieures. Si on peut parler de migration par les leptocéphales et la civelle, un mode de colonisation de l'anguillette par dispersion est envisagé par certains auteurs (Ibbotson et *al.*, 2002).

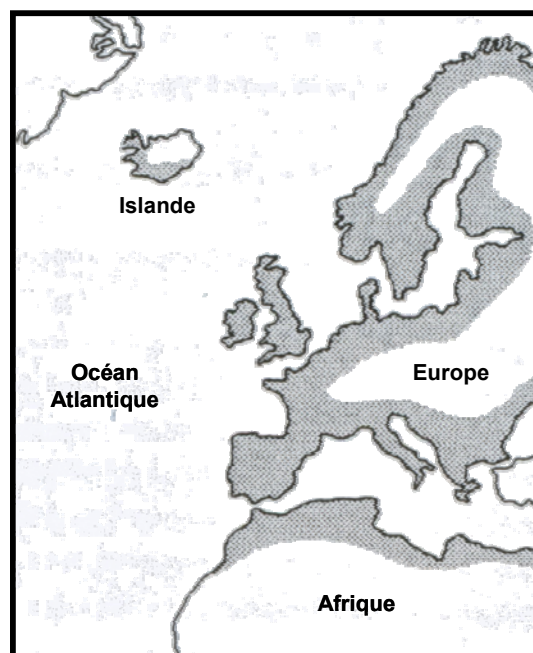


Figure 4. Aire de répartition continentale de l'anguille européenne (en grisé), modifié d'après Avise (2003).

2.3. L'anguille européenne, thalassotoque facultatif

En 1998, des travaux sur la microchimie de l'otolithe ont remis en cause la nécessité de rejoindre les eaux continentales pour la réalisation de la phase de croissance chez l'anguille américaine (*Anguilla rostrata*) et l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) (Tsukamoto et al., 1998). Par la suite, de nombreuses études utilisant le même type d'approche ont confirmé ces résultats (*Anguilla rostrata* : Jessop et al., 2002 ; Daverat et al., 2006 ; Thibault et al., 2007 ; *Anguilla anguilla* : Daverat et al., 2004 ; Daverat et al., 2006 ; Daverat et Tomas, 2006) et les ont étendus à l'anguille japonaise (*Anguilla japonica* : Tzeng et al., 2000, 2002, 2003 ; Tsukamoto et Arai, 2001). Chez chacune de ces trois espèces, trois groupes d'individus peuvent être distingués (Daverat et al., 2006) (figure 5):

- ceux qui passent toute leur phase de croissance en eau douce,
- ceux qui passent toute leur phase de croissance en eau salée,
- les nomades.

Dans ce dernier groupe, quatre sous-groupes d'individus sont également discernables :

- ceux qui vont résider plus de 2 ans en eau saumâtre puis en eau de mer,
- ceux qui vont résider quelque temps en eau douce puis en zone saumâtre,
- ceux qui vont résider quelque temps en eau douce puis vont en estuaire et reviennent en eau douce,
- ceux qui n'ont pas de patron défini mais ont un comportement plutôt estuarien.

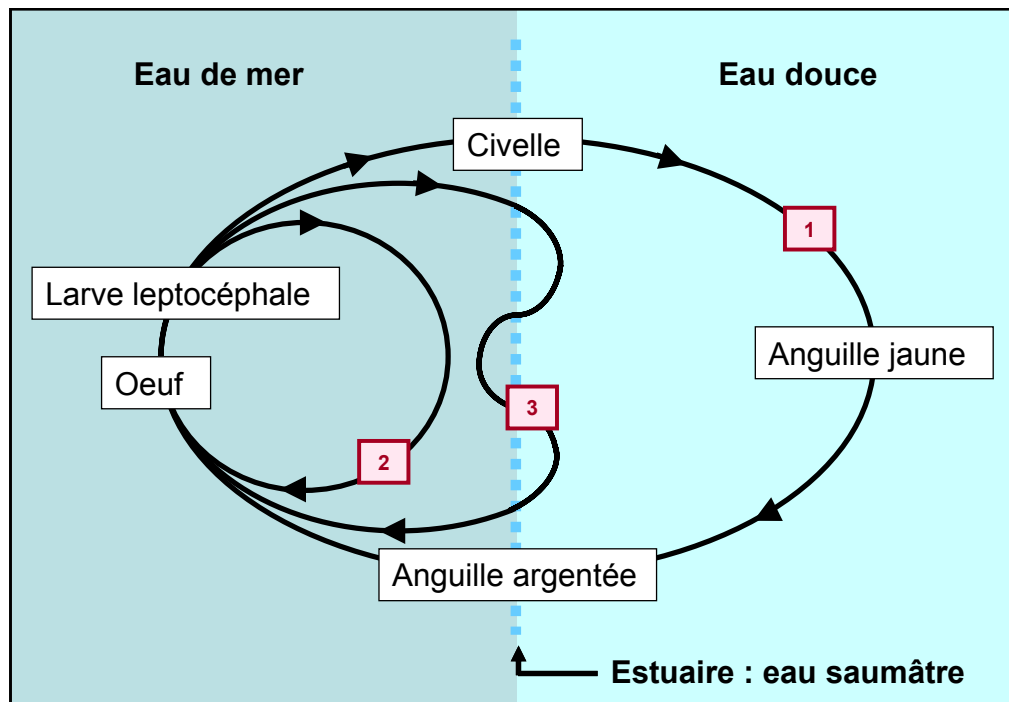


Figure 5. Cycle de vie des trois grands groupes d’anguille d’après les résultats des travaux sur la microchimie de l’otolithe (adapté de Tsukamoto et Arai, 2001). 1 : cas des anguilles qui passent toute leur phase de croissance en eau douce, 2 : cas de celles qui passent toute leur phase de croissance en eau salée, 3 : cas des nomades.

Le stade civelle correspond au stade auquel l’anguille est censée traverser l’estuaire pour la première fois afin de rejoindre les rivières. Des divergences de comportement migratoire existeraient donc dès le stade civelle. Autrement dit, les travaux sur la microchimie de l’otolithe supposent qu’au stade civelle, si une partie des individus migre jusqu’à atteindre les rivières, l’autre s’arrête et se sédentarise en zone côtière ou estuarienne.

2.4. Quelques particularités du stade civelle

Le stade civelle est une étape clé du développement de l’anguille correspondant à une phase de transition entre eau de mer et eau douce. Il constitue la dernière étape d’une phase de métamorphose commencée en fin de stade leptocéphale et durant laquelle l’individu subit d’importantes transformations morphologiques, physiologiques et éthologiques (Elie et Rochard, 1994). En plus d’un développement de la pigmentation (Vilter, 1945 ; Elie et *al.*, 1982), cette métamorphose est caractérisée par un arrêt de l’alimentation et donc de la croissance (Forrest, 1976 ; Charlon et Blanc, 1983 ; Desaunay et Guerault, 1997), qui se traduit par une diminution du poids et de la longueur des individus. Le système digestif

évolue (Vilter, 1945), ce qui serait à l'origine du changement de comportement alimentaire (Otake, 2003) et les dents se développent (Vilter, 1945). Les reins définitifs de même que les branchies et leurs cellules à ions chlorures se développent également (Otake, 2003). La teneur en eau et la concentration ionique du corps diminuent (~ 80 % dans le cas de la teneur en eau et ~ 80-90 % pour la teneur en NaCl) (Otake, 2003). La densité du corps augmentant, l'individu passe d'un comportement leptocéphale pélagique à un comportement benthique (Otake, 2003). La vessie gazeuse se différencie (Zwerger et *al.*, 2002 ; Otake, 2003) mais ne deviendra fonctionnelle qu'en fin de migration estuarienne (Hickman, 1981). Les muscles (Vilter, 1945 ; Willemse et Lieuwma-Noordanus, 1984 ; Otake, 2003), le cerveau et l'acuité visuelle se développent, et les vertèbres s'ossifient (Otake, 2003). Chez les jeunes stades d'anguille (Callamand et Fontaine, 1942 ; Yamano et *al.*, 2007), comme chez les amphibiens (Brown et Cai, 2007), la métamorphose est sous contrôle hormonal, en particulier sous le contrôle des hormones thyroïdiennes, dont les cibles semblent dépendre du stade de la métamorphose (Yamano et *al.*, 1991). Les divers changements auxquels sont confrontés les individus au stade civelle, qu'ils soient internes, c'est-à-dire liés aux processus de métamorphose, ou environnementaux, pourraient influencer leur comportement migratoire.

Pour traverser l'estuaire, les civelles utilisent le transport tidal sélectif (Jellyman, 1979 ; McCleave et Kleckner, 1982 ; Gascuel, 1986 ; Wippelhauser et McCleave, 1987 ; Forward et Tankersley, 2001), c'est-à-dire qu'elles montent dans la colonne d'eau lors du flot pour se déplacer vers l'amont, puis avant le jusant elles redescendent pour éventuellement s'enfouir dans le substrat. Ce type de transport permet de rejoindre la limite de marée dynamique avec une faible dépense énergétique (Hickman, 1981). Le rythme tidal d'activité des civelles est d'origine endogène (McCleave et Wippelhauser, 1987 ; Wippelhauser et McCleave, 1988 ; revue par Forward et Tankersley, 2001) mais la nature des synchroniseurs associés reste obscure. L'importance des odeurs et de l'inversion du courant a été mise en évidence dans plusieurs travaux (Creutzberg, 1959 ; Wippelhauser et McCleave, 1988 ; Bolliet et *al.*, 2007 ; Bolliet et Labonne, 2008). Néanmoins, certaines études suggèrent que toutes les civelles n'auraient pas une utilisation optimale des courants de flot, c'est-à-dire qu'elles ne les utiliseraient ni pendant toute leur durée (Wippelhauser et McCleave, 1987), ni tous (Gascuel, 1986 ; Beaulaton et Castelnaud, 2005). De plus, la migration a lieu principalement de nuit (Jellyman, 1977 ; Gascuel, 1986), et durant la journée une plus forte proportion d'individus reste près du fond (Elie et Rochard, 1994). En effet, la lumière influence le comportement des civelles et principalement la profondeur à laquelle elles se placent dans la colonne d'eau (de

Casamajor et *al.*, 1999). La lumière lunaire peut également inhiber la migration des individus. Néanmoins, dans des eaux suffisamment turbides, l'effet inhibiteur de la lumière est réduit (de Casamajor et *al.*, 1999). Enfin, des études réalisées en estuaire et en milieu expérimental ont démontré que le niveau d'évitement de la lumière chez la civelle est plus fort chez les individus les moins pigmentés (Bardonnnet et *al.*, 2005).

2.5. Pourquoi étudier l'anguille européenne et plus particulièrement le stade civelle ?

Si la forte abondance d'anguilles amenait à considérer ce poisson comme nuisible il y a quelques dizaines d'années (Bruslé, 1990), il est considéré à l'heure actuelle comme vulnérable (Maurin et Keith, 1994). En effet, les stocks d'anguilles ont diminué de façon inquiétante depuis les années 1970 - 1980 (Bruslé, 1994 ; Dekker et *al.*, 2003) (figure 6). De par l'état actuel des stocks, l'étude de la civelle d'anguille européenne a un fort intérêt scientifique mais aussi économique.

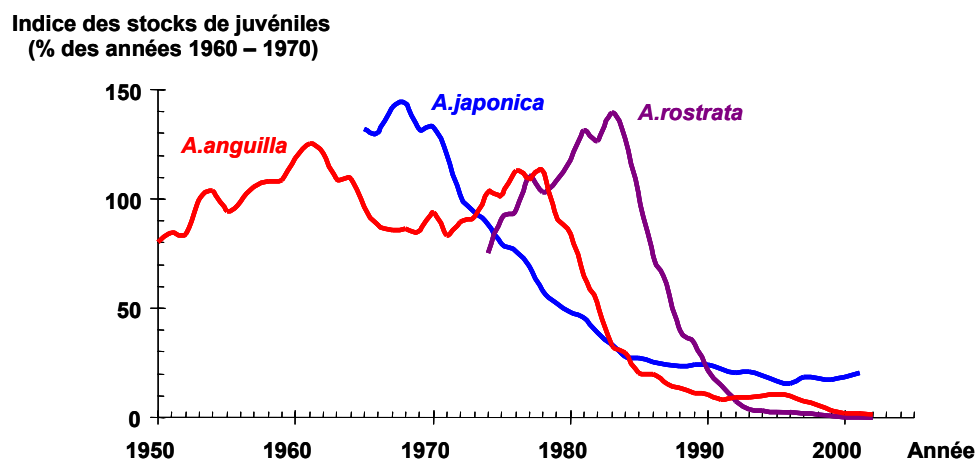


Figure 6. Déclin des stocks d'anguille en quelques dizaines d'années chez trois espèces (l'anguille européenne *Anguilla anguilla*, l'anguille japonaise *Anguilla japonica* et l'anguille américaine *Anguilla rostrata*) d'après Dekker et *al.* (2003).

2.5.1. Intérêt scientifique

D'un point de vue scientifique, l'étude de la civelle d'anguille européenne peut permettre de mieux comprendre les divergences de comportement migratoire existant à ce

stade et donc de mieux connaître le cycle de vie de l'espèce, puisque l'anguille européenne s'avère être un thalassotoque non obligatoire.

L'anguille européenne et les autres espèces du genre *Anguilla* sont issues d'un ancêtre commun (Tsukamoto et al., 2002). Cet ancêtre commun était une espèce marine tropicale dont la boucle de migration a évolué de totalement marine à thalassotoque, probablement en raison de la forte productivité des eaux intérieures. L'amplitude de ce phénomène de migration en eau douce par les jeunes stades a mené à un phénomène de spéciation (Tsukamoto et al., 2002). En zone tempérée, la productivité des eaux douces est faible par rapport à celle de l'océan. Les trois principales espèces de zone tempérée découlant de cette spéciation sont l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), l'anguille américaine (*Anguilla rostrata*) et l'anguille japonaise (*Anguilla japonica*), c'est-à-dire les trois espèces chez lesquelles la diadromie obligatoire a été remise en cause. Ces espèces ayant jusque là présenté des patrons de migration similaires, il y a de bonnes raisons de penser que l'étude du comportement migratoire de l'une d'entre elle, ici l'anguille européenne, permettrait d'améliorer la compréhension des mécanismes / facteurs contrôlant la migration chez les autres espèces d'anguilles thalassotoques facultatives. Par extension, l'étude du comportement migratoire de cette espèce permettrait également d'avoir plus de matière pour étudier et comprendre la migration des autres poissons et espèces migratrices.

2.5.2. Intérêt économique

L'anguille est un poisson à forte valeur commerciale, capturée et consommée à tous ses stades de vie (Bruslé, 1990). Malgré la baisse importante des effectifs, notamment en civelles (figure 6), son exploitation reste rentable du fait de la présence d'un marché asiatique pour lequel un prix au kilo très élevé reste encore rentable. En raison de la baisse des effectifs, un plan de gestion européen a été mis en place dans le but d'augmenter l'échappement des anguilles argentées. En l'absence de plan de gestion conforme à la directive européenne, les sources de mortalité (y compris la pêche) devraient être réduites de moitié. En aidant à mieux connaître et comprendre le cycle de vie de l'espèce, l'étude de la civelle d'anguille européenne permettrait d'avoir plus d'atouts en main pour gérer correctement les stocks de cette espèce, et peut-être aussi des autres espèces d'anguilles thalassotoques facultatives.

3. L'énergie chez l'anguille : lien avec la complexité de son cycle de vie

Les grandes phases du cycle de vie de l'anguille (larve, civelle, anguille jaune et anguille argentée) ont des caractéristiques totalement différentes en terme de stockage et dépense d'énergie. De plus, au sein d'une même phase de développement, les caractéristiques énergétiques des individus pourraient être à l'origine des divergences de comportement migratoire.

3.1. Acquisition et dépenses d'énergie au cours de la vie de l'anguille

3.1.1. Chez la larve leptocéphale

3.1.1.1. Comportement alimentaire

Chez l'anguille, le stade larvaire est une importante phase d'accumulation de réserves énergétiques. Les sources d'alimentation de la larve ne sont pas encore totalement identifiées, mais les auteurs ont noté l'importance de la matière organique particulaire, bien que difficilement assimilable (Pfeiler, 1999), et de la matière organique dissoute (Otake et *al.*, 1993 ; Bishop et Torres, 2001).

La larve leptocéphale a une stratégie de croissance unique, lui permettant de grandir rapidement en taille alors qu'elle destine la majorité de l'énergie qu'elle assimile à son métabolisme plutôt qu'à sa croissance (Bishop et Torres, 2001). En effet, l'accumulation extracellulaire de glycosaminoglycanes permet une augmentation considérable de la taille des individus sans les coûts associés à la prolifération cellulaire (Bishop et Torres, 1999). L'accumulation de réserves énergétiques au stade leptocéphale est étroitement dépendante de la disponibilité en ressources alimentaires, donc des fluctuations environnementales, et détermine probablement en partie le gabarit et le taux de survie des civelles (Desaunay et Guerault, 1997 ; Bonhommeau et *al.*, 2008).

3.1.1.2. Sources de dépenses d'énergie

La larve leptocephale consommerait moins de 50 % de l'énergie généralement utilisée par les autres larves de Téléostéen (Lecomte-Finiger et *al.*, 2004). Même les éventuelles dépenses associées à une nage active (McCleave et *al.*, 1998) demeurent questionnables. En effet, à la migration horizontale s'ajoute une migration verticale et nyctémérale (Lecomte-Finiger et *al.*, 2004), probablement peu coûteuse en énergie en raison de la forte flottabilité de la larve dans le liquide ambiant qui limite l'effort musculaire pour se maintenir entre deux eaux (Lecomte-Finiger et *al.*, 2004).

3.1.2. Chez la civelle

3.1.2.1. Comportement alimentaire

De nombreuses controverses existent concernant le comportement alimentaire de la civelle en estuaire. En effet, certaines études basées sur les analyses de contenus stomacaux suggèrent que les civelles ne s'alimentent pas durant la migration estuarienne et reprendraient leur alimentation au stade VIA₂-VIA₃ (*Anguilla anguilla* : Elie, 1979 ; Charlon et Blanc, 1983), alors que d'autres concluent à une reprise d'alimentation dès le stade VIA₁ (*Anguilla rostrata* : Cieri, 1999). De plus, des travaux basés sur l'étude d'isotopes stables ont démontré que 15 % des civelles migrantes estuariennes s'étaient alimentées en estuaire (Bardonnnet et Riera, 2005).

Quoiqu'il en soit, la reprise d'alimentation partielle ou tardive chez la civelle suppose que, durant la migration estuarienne, la civelle doit en grande partie compter sur les réserves accumulées au stade larvaire (Beaumont et *al.*, 1994).

3.1.2.2. Sources de dépenses d'énergie

Chez la civelle, les dépenses d'énergie liées au métabolisme standard comprennent les dépenses liées à l'adaptation aux diverses variations environnementales rencontrées en estuaire, comme les variations de salinité, de température et de polluants. En plus de ces dépenses d'énergie, les civelles attribueraient une quantité d'énergie variable à leur déplacement en estuaire. L'utilisation du transport tidal sélectif chez les civelles cherchant à

progresser vers l'amont leur permet de dépenser un minimum d'énergie (Weihs, 1978 ; Hickman, 1981). Toutefois, des études expérimentales ont démontré que les civelles soumises à des inversions de courant telles que celles rencontrées en estuaire n'avaient pas toutes le même mode de nage, certaines nageant fortement à contre-courant, peut-être car elles ne chercheraient pas forcément à rejoindre les rivières (Bolliet et Labonne, 2008). Quelle que soit sa direction, une nage à contre-courant en estuaire pourrait être à l'origine de pertes d'énergie importantes.

3.1.3. Chez l'anguille jaune et argentée

Le stade anguille jaune est une phase de croissance plus ou moins longue ayant pour but de préparer l'individu à la migration catadrome (migration vers la zone de reproduction réalisée par l'anguille argentée) et plus largement à la reproduction (Bruslé et Quignard, 2001). A ce stade, l'individu doit donc accumuler un maximum de réserves lipidiques (Bruslé et Quignard, 2001). L'anguille jaune est carnivore (Bruslé et Quignard, 2001). A ce stade, les dépenses d'énergie sont très variables entre les individus, dépendamment des conditions environnementales des milieux de vie des individus (notamment la température), mais aussi de leurs déplacements.

Au stade anguille argentée, l'individu entreprend sa migration catadrome. L'anguille arrête de s'alimenter (Beaumont et *al.*, 1994 ; Bruslé et Quignard, 2001), elle doit compter sur les réserves accumulées au stade anguille jaune (Bruslé et Quignard, 2001) et réorienter son métabolisme énergétique (Beaumont et *al.*, 1994). Les lipides précédemment accumulés au niveau du muscle et du foie sont redistribués aux gonades (Bruslé et Quignard, 2001). L'individu sera confronté aux diverses contraintes liées à la migration, telles que, dans le cas des individus ayant réalisé l'intégralité de leur vie en rivière, le déplacement sur des milliers de kilomètres et le changement de salinité en estuaire par exemple (Beaumont et *al.*, 1994). De plus, l'individu investira une quantité d'énergie considérable pour la libération de ses gamètes. Des études relativement récentes ont démontré que l'anguille avait une nage quatre à six fois plus efficace que les poissons non-anguilliformes (van Ginneken et *al.*, 2005) et qu'elle n'avait besoin que de 40 % de ses réserves lipidiques pour parcourir 6000 km, soit une distance comparable à la traversée de l'Atlantique. Les 60 % restants demeurent alors disponibles pour le développement des gonades (van Ginneken et van den Thillart, 2000).

3.2. Implication de l'énergie au moment des divergences migratoires

La variété de comportements migratoires chez l'anguille peut s'inscrire dans la théorie des contingents, lesquels reflèteraient la plasticité phénotypique du comportement et du choix de l'habitat chez l'anguille (Jessop et *al.*, 2002). Cette plasticité phénotypique pourrait résulter d'une décision de l'individu concernant le compromis énergétique entre maintenance et croissance en lien avec la mortalité. D'après Edeline (2007), les divergences de comportement migratoire chez la civelle s'expliqueraient par l'existence d'une norme de réaction basée sur un seuil relatif au statut énergétique des individus. La stratégie migratoire serait une stratégie évolutivement stable. A chaque individu correspondrait donc une valeur seuil en dessous de laquelle l'individu n'a pas intérêt à migrer s'il veut maximiser sa fitness. Au niveau de la population d'anguilles, cette norme de réaction évoluerait en réponse aux coûts et bénéfices de la diadromie¹ d'un point de vue de la fitness. Cette théorie séduisante mériterait d'être étayée par des résultats expérimentaux.

Chez l'anguille jaune, des travaux basés sur l'analyse des stries de croissance des otolithes ont comparé la taille d'individus à l'âge auquel leur patron de migration avait divergé (autour de 2-3 ans de vie continentale). Ces travaux remettent en cause l'existence d'une stratégie conditionnelle avec sélection statut-dépendante qui contrôlerait le choix de la tactique d'histoire de vie à ce stade (Thibault et *al.*, 2007). Chez la civelle par contre, les résultats d'Edeline concernant le facteur de condition (2005a) et la taille (2005b) des individus vont dans le sens de l'existence d'une stratégie conditionnelle basée sur le statut énergétique. Néanmoins, aucune étude n'a directement porté sur la teneur en énergie des civelles.

4. Problématique et présentation des travaux de thèse

L'origine des différences de comportement migratoire au sein des populations d'anguille n'est pas claire. Toutefois, les premières études réalisées à ce sujet ainsi que celles portant sur d'autres espèces de migrateurs laissent penser que la teneur en énergie des anguilles pourrait influencer leur comportement migratoire. Le but de cette thèse est de mieux comprendre les divergences de patrons de migration au stade civelle et de répondre plus précisément à cette

¹ fait de réaliser des migrations périodiques entre habitat d'eau douce et d'eau salée

question : chez la civelle d'anguille européenne, est-ce que des différences de contenu énergétique sont liées à la différence de comportement migratoire ?

Mes travaux de thèse se sont uniquement intéressés au lien entre propension à migrer et statut énergétique chez la civelle. Le génotype des civelles n'a pas été étudié, de même qu'aucune mesure de fitness n'a été réalisée. Ces travaux n'ont donc pas la prétention de pouvoir mener à des conclusions fermes sur l'existence d'une réelle stratégie ou non et encore moins d'une stratégie évolutivement stable. Néanmoins, une meilleure connaissance de l'implication de l'énergie des civelles dans l'existence de différents patrons de migrations permettrait de mieux cerner la place de l'anguille dans ce contexte.

Pour répondre à la problématique, l'idéal aurait été d'étudier directement des individus présentant des comportements migratoires différents en milieu naturel. Deux protocoles auraient pu être imaginés mais s'avèrent impossibles à réaliser à l'heure actuelle :

- Il aurait fallu suivre des individus en milieu naturel depuis leur arrivée en zone côtière et jusqu'à ce qu'ils s'arrêtent ou atteignent l'amont de l'estuaire ; puis comparer leurs caractéristiques physiologiques. Toutefois, il n'existe pas, pour l'instant, de méthode permettant de suivre individuellement de si petits organismes. De plus, il faudrait marquer un nombre considérable d'individus pour espérer en suivre quelques uns jusqu'au bout.
- Il aurait fallu capturer et comparer physiologiquement des civelles présentant des comportements migratoires différents à un même moment et dans des conditions propices à la migration. Un tel travail a été tenté durant la thèse. Il a consisté à :
 - confectionner un système d'abri attractif permettant de capturer des civelles au niveau du substrat,
 - capturer en milieu naturel, de nuit, au moment du flot (donc dans des conditions propices à la migration) :
 - des civelles au niveau du substrat grâce aux abris confectionnés,
 - des civelles dans la colonne d'eau (donc considérées en cours de migration) grâce à un tamis à main.

Toutefois, si les observations en structure expérimentale ont montré que les abris confectionnés étaient très attractifs, il n'a pas été possible de capturer un nombre suffisant de civelles au niveau du substrat en une seule fois, et donc de comparer des civelles capturées au niveau du substrat et dans la colonne d'eau.

Comme autre contrainte à l'étude du comportement migratoire de la civelle, il faut aussi évoquer le fait que les individus arrivent sur les côtes européennes par vagues successives (Charlon et Blanc, 1982 ; Desaunay et Guerault, 1997) qui se mélangent en estuaire (de Casamajor et *al.*, 2000, 2001a,b). Il est donc impossible avec les moyens existants de savoir si les civelles capturées en estuaire à un même moment proviennent de la même vague de migration. De plus, si l'étude de la microchimie de l'otolithe chez l'anguille permet d'avoir accès à un nombre considérable d'informations (migration ou non entre des milieux de salinité différente), la phase de métamorphose caractérisant le stade civelle complique l'utilisation de cet outil pour l'étude de ce stade.

A cause de ces diverses contraintes, nous avons choisi de travailler dans un environnement simplifié.

La thèse s'est déroulée en deux grandes étapes. La première étape (figure 7) a consisté en un travail expérimental sur des civelles capturées en cours de migration en milieu naturel. Sur ces civelles, un tri comportemental a tout d'abord été réalisé dans le but de distinguer les individus en fonction de leur plus ou moins forte propension à migrer. En estuaire, on a vu (chapitre 2.3.) qu'un des principaux facteurs influençant le comportement migratoire des civelles est l'alternance jour / nuit. Ce stimulus a déjà été utilisé en structure expérimentale par Bardonnnet et *al.* (2003) et a permis de mettre en évidence deux groupes de civelles : celles qui restent cachées la journée mais répondent au signal crépusculaire en sortant des abris et utilisent le courant pour se déplacer, et celles qui restent cachées et ne répondent pas au signal crépusculaire. Il a été décidé d'utiliser ce stimulus pour distinguer les civelles ayant plus ou moins forte propension à migrer dans le cadre de la thèse. Il est impossible de dire que les individus distingués grâce à ce tri expérimental unique seront les futurs migrants et sédentaires. Toutefois, l'observation de différences comportementales semble cohérente avec l'existence de différences de propension à migrer entre ces civelles. Il faut également noter que le tri expérimental ne permet pas d'étudier toute la gamme de comportements existant en milieu naturel mais permet de distinguer des individus ayant des comportements extrêmes.

Après le tri comportemental, la teneur en énergie des deux types de civelles a été comparée dans le but de mettre en évidence le rôle de ce facteur dans l'existence de divergences migratoires chez les civelles ayant atteint le milieu d'estuaire.

Les résultats des premières expérimentations soulignant des différences de teneur en énergie entre les deux types de civelles, une nouvelle expérience a été réalisée dans le but de :

- confronter l'utilisation du signal crépusculaire comme déclencheur de l'activité migratoire chez la civelle à l'utilisation du signal marée,
- mieux comprendre le rôle de l'énergie durant la migration estuarienne des civelles en comparant cette fois la teneur en énergie de civelles capturées en entrée d'estuaire et présentant des différences de propension à migrer,
- estimer les coûts liés à la nage dans le sens et à contre-courant.

Les différences de teneur en énergie entre les civelles présentant des différences de propension à migrer ayant été observées chez les individus capturés en milieu d'estuaire mais pas chez ceux capturés en entrée d'estuaire, il semblerait que la différence de teneur en énergie entre les individus présentant des patrons de migration différents apparaissent au cours de la migration estuarienne. L'apparition de telles différences pourrait être liée à des différences de dépense entre les deux types de civelles. Dans un troisième temps, une expérience a été réalisée afin de comparer la dépense énergétique (perte de masse fraîche) en 28 jours chez des civelles ayant une faible ou forte propension à migrer. Cette expérience a été réalisée dans des conditions non propices au déplacement afin d'éviter d'introduire un coût lié au niveau de déplacement des individus, et à trois salinités différentes (0, 10 et 30 ‰) afin de déterminer si la salinité influence les pertes chez les deux types de civelles.

Les plus fortes dépenses d'énergie observées chez les civelles les plus sujettes à la sédentarisation suggèrent que ces individus auraient intérêt à reprendre leur alimentation dès que possible. De plus, ces individus pourraient être des civelles qui privilégient la reprise d'alimentation au déplacement. Le comportement alimentaire des civelles ayant une plus ou moins forte propension à migrer a alors été comparé, de même que la perte de masse fraîche associée.

Chacun de ces 4 points ayant fait l'objet d'un article, les articles seront utilisés pour mettre en évidence les divers résultats et conclusions.

La seconde étape de la thèse (figure 7) a eu pour but de traduire les résultats expérimentaux sous forme de règles de décision servant à la construction d'un modèle individu centré. Un tel travail doit permettre de mettre en évidence les atouts et limites des résultats expérimentaux et de mieux cibler les pistes à privilégier par la suite. Ce travail de traduction ainsi que son utilité seront également présentés et discutés.

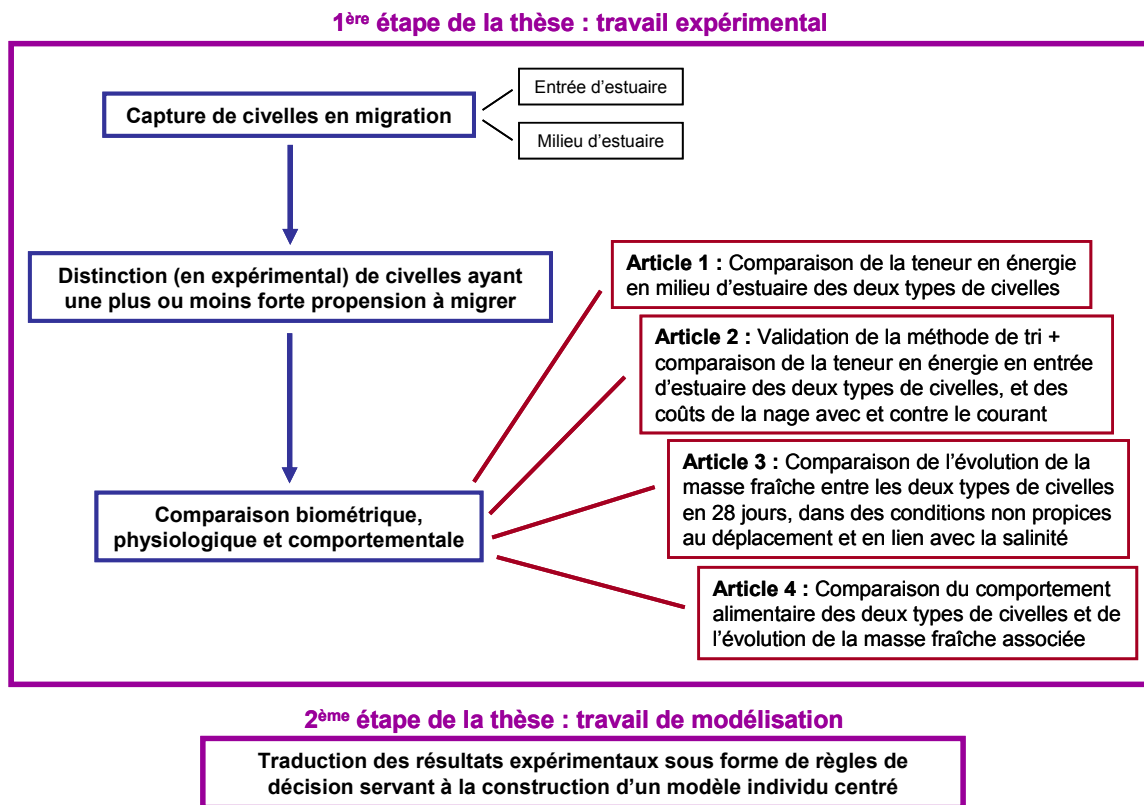


Figure 7. Grandes étapes de la thèse et place des différents articles.

1^{ère} partie :

Apport de l'expérimental à la compréhension du rôle de l'énergie lors de la migration estuarienne des civelles

1. Première évidence de l'implication du statut énergétique dans l'existence de divergences migratoires chez la civelle

1.1. Présentation des travaux

Chez plusieurs espèces, des différences de statut énergétique se sont avérées être à l'origine de divergences migratoires (Secor, 1999). Toutefois, chez la civelle, le rôle de la teneur en énergie des individus dans l'émergence de différents patrons de migration n'a jamais été étudié. Une première étude a été réalisée afin de comparer les teneurs en énergie chez des individus en cours de migration capturés en milieu d'estuaire (Urt, 21 km de l'embouchure de l'estuaire de l'Adour, figure 8) et exprimant des différences de comportement en structure expérimentale en réponse au signal crépusculaire (reconnu comme jouant un rôle dans la migration estuarienne des civelles ; Jellyman, 1977 ; Gascuel, 1986).

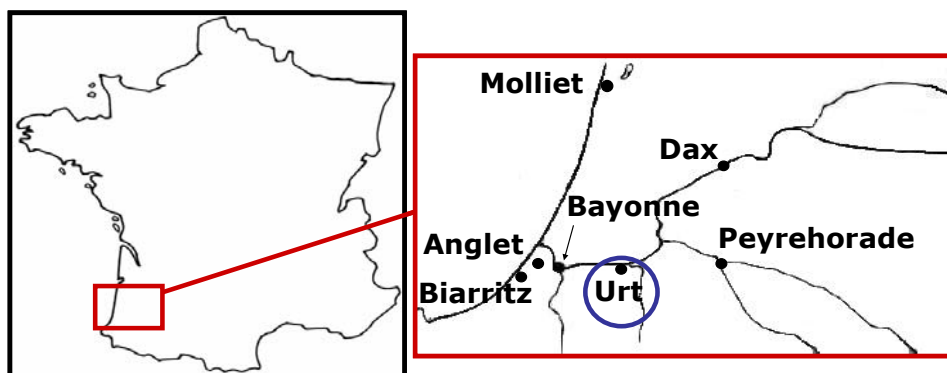


Figure 8. Localisation d'Urt (entouré en bleu), site de capture des civelles.

Les individus répondant au signal crépusculaire ont été désignés dans cette étude comme « actifs » et ceux n'y répondant pas comme « inactifs ». Dans le but d'évaluer l'influence de la saison sur les éventuelles différences de teneur en énergie, les civelles issues de deux tris comportementaux, un réalisé sur des individus capturés en novembre et un autre réalisé sur des individus capturés en février, ont été étudiées. Par ailleurs, afin d'évaluer si les éventuelles différences de teneur en énergie entre « actifs » et « inactifs » existaient dès les premiers stades de développement des civelles et donc dès leur entrée en estuaire, le niveau de développement, indiqué ici par leur stade pigmentaire, a également été considéré.

La comparaison de la teneur en énergie des civelles « actives » et « inactives » a été réalisée grâce à deux types de mesures :

- une mesure directe de la teneur en énergie par calorimétrie, méthode mesurant la quantité de chaleur dégagée par la combustion d'un échantillon de matière sèche ;
- une mesure du pourcentage de masse sèche des civelles.

Si la mesure par calorimétrie semble parfaitement appropriée, elle a l'inconvénient de nécessiter une quantité de matière importante et donc le regroupement des civelles par lots de trois. Le regroupement de civelles réduit au final le nombre d'échantillons et empêche l'accès à des résultats individuels. En ce qui concerne la mesure du pourcentage de masse sèche des civelles, elle ne permet pas d'avoir une valeur directe de teneur en énergie. Néanmoins, diverses études ont montré que le pourcentage de masse sèche d'un poisson est étroitement lié à sa teneur en énergie (Weatherley et Gill, 1983 ; Van Pelt et *al.*, 1997 ; Azevedo et *al.*, 2004). Dans le cadre de cette étude, la teneur en énergie et le pourcentage de masse sèche ont été mesurés en parallèle dans le but de valider l'utilisation du pourcentage de masse sèche comme proxy de la teneur en énergie chez la civelle.

1.2. Article 1 : Energie et comportement migratoire chez la civelle (*Anguilla anguilla*)

Résumé en français

L'influence de la teneur en énergie des civelles (*Anguilla anguilla*) sur leur comportement migratoire a été étudié en novembre 2004 et février 2005 en laboratoire. Des poissons ont été triés en fonction de leur réponse à une diminution d'intensité lumineuse : les civelles devenant actives au crépuscule et utilisant le courant pour se déplacer ont été considérées comme « actives » alors que celles demeurant dans le substrat durant toute la période de piégeage (24 h) ont été considérées comme « inactives ». La teneur en énergie des civelles « actives » était plus forte que celle des « inactives », quel que soit le mois de capture. Les civelles « actives » étaient également plus pigmentées que les « inactives ». Les différences de pourcentage de masse sèche entre civelles « actives » et « inactives » étaient significatives dès les premiers stades pigmentaires, suggérant que la teneur en énergie joue un rôle causal dans la migration estuarienne des civelles. Le possible impact du statut

énergétique sur le développement de différentes tactiques migratoires chez la civelle est discuté.



Energy and migratory behavior in glass eels (*Anguilla anguilla*)

S. Bureau Du Colombier^{a,b,*}, V. Bolliet^a, P. Lambert^b, A. Bardonnnet^a

^a Station d'Hydrobiologie INRA, UMR ECOBIOP INRA/UPPA, Quartier Ibarron, 64310 St Pée sur Nivelle, France

^b CEMAGREF, Unité Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

Received 22 December 2006; received in revised form 27 April 2007; accepted 10 May 2007

Abstract

The influence of energy content of glass eels (*Anguilla anguilla*) on their migratory behavior was investigated in November 2004 and February 2005 under laboratory conditions. Fish were sorted according to their response to a decrease in light intensity: Glass eels becoming active at dusk and using water flow to move with the current were considered as “active”, whereas those remaining in the substratum throughout the catching period (24 h) were categorized as “inactive”. “Active” glass eels exhibited higher energy content than “inactive” ones, whatever the catching month, and were more pigmented. Differences in percentage dry weight between “active” and “inactive” fish were already significant in the first pigmentary stages, suggesting that energy content plays a causal role in the estuarine migration of glass eels. The possible impact of energy state on the development of different migratory tactics in glass eels is discussed.

© 2007 Elsevier Inc. All rights reserved.

Keywords: *Anguilla anguilla*; Estuary; Glass eel; Migration; Physiology

1. Introduction

The catadromous European eel *Anguilla anguilla* reproduces in the Sargasso Sea from March to July [1,2]. Leptocephalus larvae use ocean currents (mainly the Gulf Stream) to migrate to European coastal areas, ranging from North Africa to Scandinavia, and then metamorphose into glass eels as they reach the continental shelf [3,4]. The duration of this migration is still controversial and could range from 7 to 9 months [5] or at least 2 years [6]. The leptocephalus stage is a key stage in the development of the fish, characterized by the accumulation of energy stores for metamorphosis [7] and migration. Leptocephalus growth depends on food availability, travel duration and environmental conditions, and probably affects glass eel size and survival [8,9].

In Europe, glass eels enter estuaries mostly from October to April/May [10]. Estuarine migration is characterized by morphological, physiological and behavioral changes [11], such as a decrease in size [3,12], a pigmentation process [13],

gut development [14], osmotic adaptations [15,16] and hormonal modifications [17]. As in salmonids [18], thyroid hormones are involved in eel metamorphosis [19]. The hyperactivity of the thyroid gland during glass eel metamorphosis [19] may promote migration through changes in energy metabolism [20]. Glass eels are supposed to stop feeding during estuarine migration [8,21], but recent studies have demonstrated that 15% of them appear to feed in the estuary [22]. The factors leading the eels to restart feeding remain obscure.

River colonization by yellow eels (fully pigmented individuals) will not start before May–June for most individuals [23] and is followed by a long fresh-water growth phase. Then, eels undergo a second metamorphosis into silver eels, and return to the Sargasso Sea to reproduce and die [24]. However, the pattern of growth in rivers has recently been questioned by studies using otolith microchemistry in yellow eels, which suggest that some glass eels might never reach rivers and could spend their entire life at sea or in an estuary [25].

In estuaries, glass eels use the selective tidal stream transport to join rivers [26–30]. They move upwards in the water column during flood tide, using water flow as an energetically efficient way to move upstream [31]. However, Gascuel [32] observed that only 10% of the glass eels use the flood tides optimally,

* Corresponding author. Station d'Hydrobiologie INRA, UMR ECOBIOP INRA/UPPA, Quartier Ibarron, 64310 St Pée sur Nivelle, France. Tel.: +33 559 515978; fax: +33 559 545152.

E-mail address: bureau@st-pee.inra.fr (S. Bureau Du Colombier).

while Beaulaton and Castelnaud [33] estimated migration efficiency to be lower than 20%. Thus, some individuals stop their estuarine migration at least temporarily [33], and whether these stops are definitive or not probably depends on environmental and internal factors.

Partial migratory patterns have been described in a number of migratory species including insects, birds, mammals, and fish [reviewed in 34]. In these species, the decision to migrate has often been correlated with internal conditions, mainly body size and energy content [reviewed in 34]. For example, in young crested tits, juveniles having low body mass delay natal dispersal [35]. In squirrels, dispersing males are larger than those that do not disperse [36]. As regards fish, in the Ayu (*Plecoglossus altivelis*), large juveniles become migrants, whereas small ones remain as residents [37]. In anadromous salmonids, smolting is also a well-described example of partial migration, with migrants usually being larger than residents [37,38]. To our knowledge, factors influencing facultative catadromy in fish have never been investigated. In recent studies, Edeline et al. [39,40] showed that glass eel salinity preference was related to body condition and growth rate. In view of all these results, we propose here that a relationship might exist in glass eels between size and/or energy content and the achievement of estuarine migration.

This study aims to compare size, pigmentary stage and energy content of glass eels exhibiting different activity levels at two different periods (November 2004 and February 2005).

2. Materials and methods

2.1. Fish collection

In South-Western France, glass eels enter estuaries mainly from November to March. The experiment was carried out during two separate periods: in November 2004 and February 2005. Glass eels were sampled 21 km from the mouth of the Adour estuary (Urt, South-Western France), *i.e.* half way between the estuary mouth and the upstream limit of tidal influence. Salinity was lower than 0.5‰. In the wild, migration usually takes place during darkness [28,41], and professional fishermen collect glass eels at night by pushing a net during flood tide. Each individual caught under such conditions can be considered at that moment as a migrant. On the morning following their capture, the glass eels were transported to the laboratory and placed in a flume to sort out individuals responding quickly to the dusk signal from those still sheltering after 24 h in the flume, and thus with a lower propensity to migrate.

2.2. Experimental apparatus: the flow-through flume

The flow-through flume is an annular structure composed of two parallel sections 10 m long, 1 m wide and 0.8 m high (Fig. 1). It was filled with tap water up to a depth of 43 cm. The water temperature was maintained at 11.5 ± 0.5 °C and the current speed at 8 ± 1 cm s⁻¹. To provide shelters for glass eels, three gravel areas (gravel diameter: 2–4 mm) of 1 m² each were arranged in each section. In the present study, we used variation in light intensity rather than variation in current direction as a stimulus to trigger glass eel migratory behavior. Many studies have reported that light has an influence on glass eel migration in the wild [*e.g.* 41–43], and this is also effective in the Mediterranean, where the influence of the tide is low [44]. Hence, we can confidently expect there is a correlation between the response of glass eels to dusk and their propensity to migrate. Glass eels were subjected to a 12 L/12 D photoperiod with 30 min of dawn (7:00–7:30) and dusk (18:30–19:00). Light intensity (Philips neon light, daylight quality) was maintained at 27 μW cm⁻² during the L period (day) and 0 μW cm⁻² during the D period (night). Traps were placed at the upstream and downstream ends of each section.

2.3. Behavioral tests

In the morning following their capture, at 10:00, 100 glass eels were released over each area of gravel, with a total of 300 glass eels per flume section. One section was used in November, whereas both sections were used (as replicates) in February, in order to obtain higher numbers of fish for analyses in the latter case. Glass eels were acclimatized to the flume conditions for 24 h (closed traps), after which traps were opened at 10:00 and regularly checked for 24 h, *i.e.* at 13:00, 16:00, just before and after dusk (18:30–19:00) and dawn (7:00–7:30), after the first hour of night (20:00), and finally at 10:00 (24 h after the beginning of trapping). Previous work performed under similar conditions demonstrated that, in response to dusk, a large number of glass eels become active in the first hour of darkness [45]. During the rest of the night and the photophase, the number of captures is negligible. Therefore, in the present study, glass eels caught during the first hour of darkness (19:00–20:00) in downstream traps were designated as “active”. After their capture, glass eels were kept in buckets filled with 11 °C aerated flume water until the following morning. Glass eels not trapped at the end of the catching period were carefully caught by netting and categorized as “inactive”. Individuals caught in

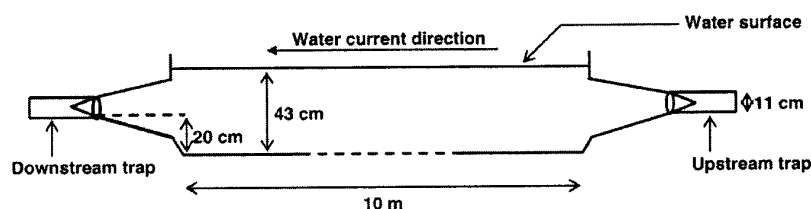


Fig. 1. Schematic lateral view of a section of the flow-through flume.

Table 1
Summary of the data observed for “inactive” and “active” glass eels in November 2004 and February 2005

	November		February	
	“Inactive”	“Active”	“Inactive”	“Active”
Length (mm)	73.8±3.9 (n=60)	73.48±4.2 (n=60)	67±3.8 (n=103)	68.7±4.3 (n=156)
Wet weight (mg)	395.8±66.2 (n=60)	374.6±66.8 (n=60)	268±49.6 (n=103)	283±57.2 (n=156)
Condition factor	0.50±0.037 (n=60)	0.48±0.035 (n=60)	0.46±0.039 (n=103)	0.45±0.037 (n=156)
Percentage dry weight	21.48±1.16% (n=45)	22.11±1.01% (n=45)	19.19±1.60% (n=30)	20.86±1.50% (n=30)
Energy content (kJ/g of DW)			24.87±0.58 (n=9)	25.31±0.46 (n=8)
Pigmentary stages:				
V _A	0% (n=0)	0% (n=0)	0% (n=0)	0% (n=0)
V _B	51.7% (n=31)	65.0% (n=39)	39.8% (n=41)	32.7% (n=51)
VI _{A0}	48.3% (n=29)	30.0% (n=18)	34.0% (n=35)	29.5% (n=46)
VI _{A1}	0% (n=0)	5% (n=3)	11.6% (n=12)	14.1% (n=22)
VI _{A2}	0% (n=0)	0% (n=0)	10.7% (n=11)	16.0% (n=25)
VI _{A3}	0% (n=0)	0% (n=0)	3.9% (n=4)	7.1% (n=11)
VI _{A4}	0% (n=0)	0% (n=0)	0% (n=0)	0.6% (n=1)
VI _B	0% (n=0)	0% (n=0)	0% (n=0)	0% (n=0)

n is the number of samples.
Results are given as mean±standard deviation.

the upstream or downstream traps outside the peak of capture were not taken into account.

2.4. Biometric measurements and pigmentary stage

“Active” and “inactive” fish were anaesthetized by immersion in a solution of 0.036 mL L⁻¹ clove oil. Sixty “active” and 60 “inactive” glass eels for November, and 156 “active” and 103 “inactive” ones for February (individuals were chosen at random) were measured (±0.5 mm) and weighed (Sartorius CP 153 balance, ±1 mg). Their pigmentary stages were determined according to the multicriteria of Elie et al. [13], which described 8 stages: V_A, V_B, VI_{A0}, VI_{A1}, VI_{A2}, VI_{A3}, VI_{A4} and VI_B, in order of increasing pigmentation.

2.5. Dry weight and energy

Among glass eels used for biometric measurements, 45 “actives” and 45 “inactives” in November, and 30 “actives” and 30 “inactives” in February (chosen at random) were individually dried (105 °C for 24 h) and weighed (Precisia 40SM-200A balance, ±0.1 mg) to calculate percentage dry weight ((dry weight/wet weight)×100). In February, measurements of energy content were also performed on the same fish to supplement the dry weight data. Such measurements could not be performed in November. Pools containing 3 glass eels each had to be made to obtain enough material for energy analyses, which makes 10 “inactive” samples and 10 “active” ones. Pools

Table 2
Results of deviance analysis (Anova, type III) based on the selected generalized linear model (with logit link and binomial distribution) for glass eels that become “active” or stay “inactive” in response to dusk

Effect	Deviance	Degree of freedom	F	Pr(>F)
Percentage dry weight	21.686	1	23.5862	3.134e-06
Pigmentary stage	16.792	3	6.0879	0.0006326
Interaction between percentage dry weight and catching month	3.084	1	3.3539	0.0691549
Interaction between percentage dry weight and pigmentary stage	17.650	3	6.3988	0.0004274

Although the value of the dispersion parameter can differ from unity it is integrated to balance the calculation of the Fisher statistics. *F* represents the value given by the Fisher’s test and Pr(>*F*) is the corresponding *p*-value. Null deviance=207.94 on 149 degrees of freedom.

were made up according to the fish condition factor, which is usually considered as an index of fish plumpness [46], calculated as follows: condition factor=wet weight (g)×length (mm)^{-b}×10⁶ [47], where *b* represents the slope of the linear regression between the logarithms of wet weight and length for all glass eels studied in the laboratory during the winter 2004–2005 (*i.e.* more than a thousand individuals), *b*=3.155. Dry glass eels were manually ground in an agate mortar to obtain a homogenous powder, and samples were kept in desiccators for 48 h before calorimetric analysis (IKA-Calorimeter C4000 adiabatic, ±2%). Because of technical problems, we lost one sample of “inactive” glass eels and two samples of “active” ones, so the caloric values was finally measured on 9 samples of “inactive” glass eels and 8 samples of “active” ones. Energy measurements were conducted in duplicate and expressed as kilojoules per gram of dry weight (kJ/gDW). For each pool, the

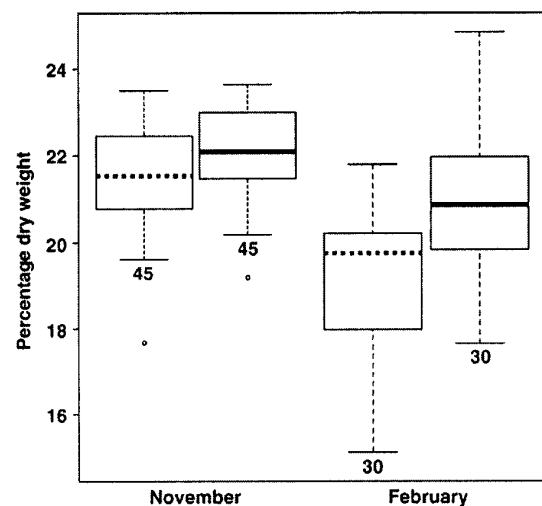


Fig. 2. Percentage dry weight of “inactive” (dotted median) and “active” (continuous median) glass eels in November 2004 and February 2005. Box plots show the median, first and third quartiles as well as extreme values and outliers. The number of individuals is indicated under each box plot.

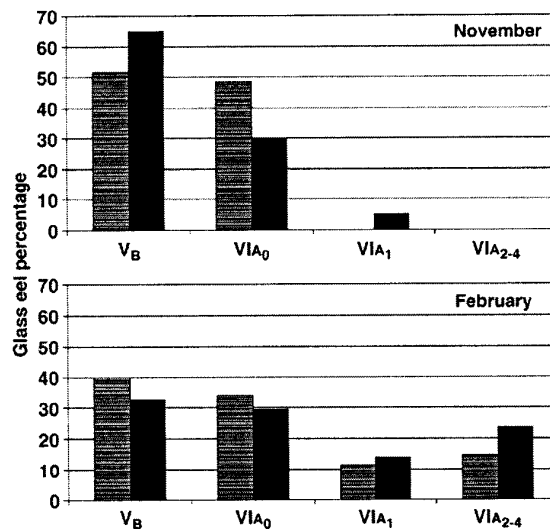


Fig. 3. Percentage of glass eels in each pigmentary stage in relation to their behavior in the flume, in November 2004 and February 2005. VI_{A2-4} means stages from VI_{A2} to VI_{A4}. Lined bars represent “inactive” glass eels and black bars “active” glass eels.

mean of the two replicates was calculated and considered as a single value.

2.6. Statistical analysis

Statistical analysis was performed using R software (2.2.0 version). We carried out an analysis by means of generalized linear models (GLMs), with logit link and binomial distribution, to test the effects of length (quantitative variable used as indicator of fish size), percentage dry weight (quantitative variable used as indicator of energy content), pigmentary stage (qualitative variable used as index of glass eel development, 4

categories: V_B, VI_{A0}, VI_{A1}, and VI_{A2} and more advanced) and catching month (qualitative variable, 2 categories: November and February) on glass eels behavioral response. A total of 256 models were made by combining single effects (*i.e.* length, percentage dry weight, pigmentary stage and month) and crossed effects (*i.e.* interaction between catching month and length, percentage dry weight or pigmentary stage, as well as interaction between pigmentary stage and percentage dry weight). The Akaike information criterion (AIC) [48] was used to determine which of these models best fits the data.

As glass eels had to be pooled for calorimetric measurements, energy values could not be included in the GLM. The Kolmogorov–Smirnov test (KS) was used to assess differences in energy content between “active” and “inactive” glass eels. This test was also used to compare length, wet weight, condition factor and percentage dry weight between November and February. Differences were considered to be significant when $p < 0.05$. In the text, results are given as mean \pm standard deviation.

3. Results

During both experiments, the mortality rate remained low (1%). Length, wet weight, condition factor and percentage dry weight showed significantly ($p < 0.001$) higher values in November than in February. Furthermore, glass eel pigmentary stages were significantly ($p < 0.001$) less advanced in November than in February (summarized in Table 1).

Glass eel length ranged from 64 mm to 82 mm in November and from 57 mm to 78 mm in February. According to the results of the GLM analysis (Table 2), size did not appear to be a key factor governing glass eel activity level. Conversely, the GLM analysis showed that a combination of factors better explained glass eel behavior in response to decrease in light intensity in the flume. In order of increasing importance, these factors were: percentage dry weight, interaction between percentage dry weight and pigmentary stage, pigmentary stage, and interaction between percentage dry weight and catching month (Table 2).

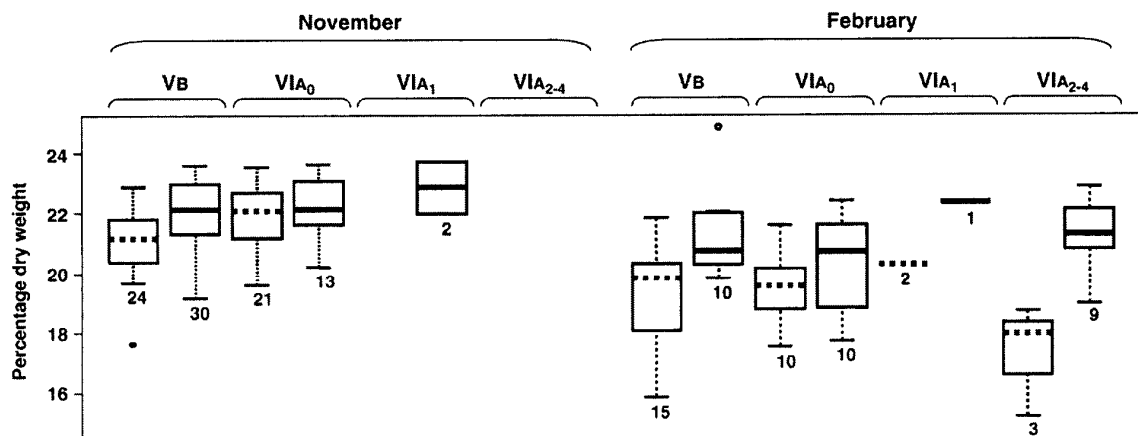


Fig. 4. Percentage dry weight of “inactive” (dotted median) and “active” (continuous median) glass eels in relation to their pigmentary stage in November 2004 and February 2005. VI_{A2-4} means stages from VI_{A2} to VI_{A4}. Box plots show the median, first and third quartiles as well as extreme values and outliers. The number of individuals is indicated under each box plot.

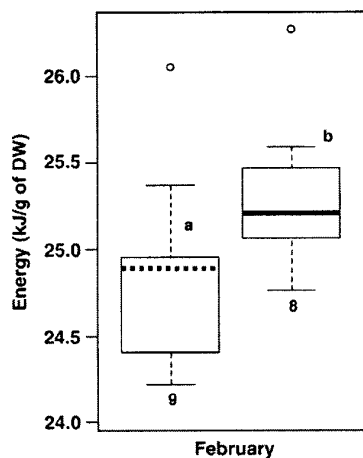


Fig. 5. Caloric value of “inactive” and “active” glass eels in February 2005. Box plots show the median, first and third quartiles as well as extreme values and outliers. The number of individuals is indicated under each box plot. Similar letters mean that differences are not significant (KS, $p > 0.05$).

The model resulting from this analysis explained 28.5% of the total deviance and highlighted that differences between “inactive” and “active” glass eels were linked to percentage dry weight and pigmentary stage, but were also strongly influenced by the interaction between these two variables.

Percentage dry weight was lower in “inactive” glass eels than in “active” ones (Fig. 2). Even if percentage dry weight was higher in November than in February, differences between “inactive” and “active” glass eels were of the same order whatever the month, which explained why there was no significant interaction between percentage dry weight and catching month.

The pigmentary stages ranged from V_B to VI_{A1} in November and from V_B to VI_{A4} in February, with V_B and VI_{A0} being the most abundant (Fig. 3). The important role of pigmentary stage in the model was explained by the different proportion of each stage between “inactive” and “active” glass eels, with “inactive” individuals having lower proportion of pigmented stages (VI_{A1} , VI_{A2} and more) than “active” ones (Fig. 3). “Inactive” glass eels had lower percentage dry weight than “active” ones at any pigmentary stage (Fig. 4), including the earliest (V_B). The high degree of interaction between percentage dry weight and pigmentary stage in the model was probably because differences between “inactive” and “active” glass eels were amplified in older stages (Fig. 4). Given the low number of individuals at more advanced stages than VI_{A0} , this causal interpretation should be considered with care.

The measurements of energy content carried out in February showed that “inactive” glass eels had significantly (KS, $p < 0.05$) lower caloric values than “active” ones (Fig. 5), with 24.87 ± 0.58 kJ/gDW and 25.31 ± 0.46 kJ/gDW respectively. This difference in energy content followed the same tendency as differences in percentage dry weight.

4. Discussion

Glass eels caught in November were longer, heavier, had higher condition factor, higher percentage dry weight, and more

developed pigmentary stages than those caught in February. This result agrees with studies showing a decrease of these parameters and the appearance of more developed stages in the course of the season of migration [9,21,49–52].

This study aimed to discriminate the energetic status of glass eels that exhibited different activity levels in an experimental structure as a means of understanding these factors controlling glass eel migratory patterns in the wild. We demonstrated that “inactive” glass eels have a lower percentage dry weight than “active” ones. In various fish species, it was reported that percentage dry weight is closely linked to energy content [53–55] which is supported by results obtained in February showing a similar trend for percentage dry weight and energy content in glass eels. Our study also provides evidence that glass eel migratory behavior is more closely linked to percentage dry weight than to size. Consequently, their behavior is likely related to energy content.

Authors usually consider that energy content plays an important role in fish migration [e.g. 56,57]. The estuarine migration of glass eels, which make use of selective tidal stream transport, is generally assumed to require little energy [e.g. 51,58]. Nevertheless, in common with other estuarine migrants, glass eels need energy for their standard metabolism, to migrate vertically and possibly to maintain their position in the water column during ebb tide [30]. Also, adaptation to salinity changes is known to be energetically costly [59,60], and despite their high ability to osmoregulate [15,61], glass eels could expend energy to withstand salinity fluctuations during their estuarine migration. In any case, energy expenditure during migration will depend on its duration. Unfavorable environmental conditions, such as low tidal coefficients associated with high rainfall, or strong temperature differences between sea water and coastal water, can halt glass eels progression or even push some of them back into sea water [62], increasing the time necessary to cross the estuary. Thus, energy expenditure can fluctuate according to the environmental migratory conditions of individuals. As most glass eels are believed to stop feeding in the course of estuarine migration [8,21], this should lead to differences in energy content which might affect migration patterns and represents a possible mechanism accounting for estuarine settlement.

On the other hand, glass eels that settle temporarily or definitively in estuaries might already be prone to adopt a sedentary behavior as soon as they enter the estuary. Differences in percentage dry weight between “active” and “inactive” individuals observed from the youngest stages (V_B and VI_{A0}) support this hypothesis. Also consistent with this idea, “inactive” individuals presented lower proportion of pigmented stages (VI_{A1} , VI_{A2} and more) than “active” ones. Therefore, the difference in activity level between glass eels might result from differences in energy content as soon as they arrive in the estuary. Whatever the hypothesis, glass eel migration/residency behavior in estuaries might represent an example of conditional state-dependent strategy based on fish energy content.

In this last hypothesis, differences in energy content between “active” and “inactive” glass eels might be explained by the fact that they belong to different migratory waves. Glass eels reach

the continental shelf in successive waves [8,49] that become mixed in the estuary [50,51,62]. Pujolar et al. [63] showed that significant genetic differentiation exists among arrival waves, and suggested that differences between glass eel waves are linked to spawning time (different spawning populations). Therefore, the condition of recently metamorphosed glass eels could have a genetic basis. However, stochastic changes in oceanic currents and plankton production could also induce differences in glass eel condition.

In studies conducted 25 years ago in the same estuary, Charlon and Blanc [21,49] found higher values of length and percentage dry weight. For example, in February 1980, glass eels attained 75 mm and contained about 23% dry weight compared to about 69 mm and 20% dry weight in the present study. Furthermore, Dekker [64] also observed that glass eels are currently smaller than in the 1970s, and noted that the decrease in glass eel size over time is positively correlated with the decrease in their abundance. This suggests that glass eels entering estuaries nowadays are smaller and have lower energy stores. Glass eel size, energy content and number are probably related to leptocephalus growth and abundance. Knights [65] proposed that the warming of the Sub Tropical Gyre in the Sargasso Sea (as a result of global warming) inhibits thermocline overturn in the spring. This would decrease productivity, and consequently decrease larval growth and survival [66]. Thus, less amount of lipids would be available for glass eel energy stores during metamorphosis. In view of the present results, this could lead to an increase in the estuarine settlement process. In addition to the decrease in glass eel recruitment, this would contribute to a decrease in yellow eel stocks in fresh water as suggested by fisheries data [67].

Migration can be influenced by internal as well as environmental factors such as estuarine pollution, temperature and salinity fluctuations. The understanding of glass eel estuarine migration is especially complex, since individuals reach estuaries in successive waves and are still in the process of metamorphosis, with a general tendency to reduced in size, loss of weight and increased pigmentation with time [e.g. 49,52]. The present results provide the first evidence that energy content might be involved in glass eel migratory behavior. Further experiments are now required to improve our understanding of the cause of changing in energy content and specify its role in controlling glass eel migratory patterns.

Acknowledgments

We thank Emmanuel Huchet, Michel Parade and Jacques Rives for their technical assistance, Jacques Labonne and Laurent Beaulaton for their help with the statistical analysis, and Michael Carpenter for English corrections.

References

- [1] Schmidt J. The breeding places of the eel. *Phil Trans R Soc* 1922;211:179–208.
- [2] McCleave JD, Brickley PJ, O'Brien KM, Kistner DA, Wong MW, Gallagher M, et al. Do leptocephali of the European eel swim to reach continental waters? Status of the question. *J Mar Biol Assoc UK* 1998;78:285–306.
- [3] Schmidt J. Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel (*Anguilla vulgaris* Turt.). *Medd Komm Havunders Ser Fisk* 1909;3:1–17.
- [4] Tesch FW. Occurrence of eel *Anguilla anguilla* larvae west of the European continental shelf, 1971–1977. *Environ Biol Fishes* 1980;5(3):185–90.
- [5] Lecomte-Finiger R. Contribution de l'otolithométrie à l'étude de la dynamique de la migration larvaire de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*. *Bull Fr Peche Piscic* 1994;335:17–31.
- [6] Kettle AJ, Haines K. How does the European eel (*Anguilla anguilla*) retain its population structure during its larval migration across the North Atlantic Ocean? *Can J Fish Aquat Sci* 2006;63:90–106.
- [7] Pfeiler E. Developmental physiology of elopomorph leptocephali. *Comp Biochem Physiol* 1999;123A:113–28.
- [8] Desaunay Y, Gueraud D. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. *J Fish Biol* 1997;51:317–39.
- [9] Kawakami Y, Mochioka N, Kimura R, Nakazono A. Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid contents and immigration adaptability of Japanese glass-eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan. *J Exp Mar Biol Ecol* 1999;238:1–19.
- [10] Elie P. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L., dans l'estuaire de la Loire: Pêche, écophysologie et élevage. Thèse de 3^{ème} Cycle Université Rennes I; 1979. p. 383.
- [11] Elie P, Rochard E. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. *Bull Fr Peche Piscic* 1994;335:81–98.
- [12] Tesch F-W. The eel. Oxford: Blackwell publishing; 2003.
- [13] Elie P, Lecomte-Finiger R, Cantrelle I, Charlon N. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. (Poisson téléostéen anguilliforme). *Vie Milieu* 1982;32:149–57.
- [14] Vilter V. Inhibition expérimentale de la croissance stomacale au cours de la métamorphose larvaire de l'anguille. *CR Séance Soc Biol* 1945;139:817–8.
- [15] Ciccotti E, Macchi E, Rossi A, Cataldi E, Cataudella S. Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimation to freshwater and seawater: morphological changes of the digestive tract. *J Appl Ichthyol* 1993;9:74–81.
- [16] Wilson JM, Antunes JC, Bouca PD, Coimbra J. Osmoregulatory plasticity of the glass eel of *Anguilla anguilla*: freshwater entry and changes in branchial ion-transport protein expression. *Can J Fish Aquat Sci* 2004;61(3):432–42.
- [17] Jegstrup IM, Rosenkilde P. Regulation of post-larval development in the European eel: thyroid hormone level, progress of pigmentation and changes in behaviour. *J Fish Biol* 2003;63(1):168–75.
- [18] Dickhoff WW, Sullivan CV. Involvement of the thyroid gland in smoltification, with special reference to metabolic and developmental processes. *Am Fish Soc Symp* 1987;1:197–210.
- [19] Callamand O, Fontaine M. L'activité thyroïdienne de l'anguille au cours de son développement. *Arch Zool Exp Gen* 1942;82:129–35.
- [20] Edeline E, Bardonnat A, Bolliet V, Dufour S, Elie P. Endocrine control of *Anguilla anguilla* glass eel dispersal: effect of thyroid hormones on locomotor activity and rheotactic behavior. *Horm Behav* 2005;48:53–63.
- [21] Charlon N, Blanc JM. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 2. Régime alimentaire et variations de quelques caractéristiques biochimiques en cours de migration. *Arch Hydrobiol* 1983;98:240–9.
- [22] Bardonnat A, Riera P. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuar Coast Shelf Sci* 2005;63(1–2):201–9.
- [23] White EM, Knights B. Environmental factors affecting migration of the European eel in the River Severn and Avon, England. *J Fish Biol* 1997;50:1104–16.
- [24] Bertin L. Les anguilles, variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme, juvénile, sexualité, migrations, métamorphoses. Paris: Payot; 1951.
- [25] Daverat F, Limburg KE, Thibault I, Shiao JC, Dodson JD, Caron F, et al. Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Mar Ecol Prog Ser* 2006;308:231–41.
- [26] Jellyman DJ. Upstream migration of glass-eels (*Anguilla* spp.) in the Waikato River. *New Zeal J Mar Freshw Res* 1979;13:13–22.
- [27] McCleave JD, Kleckner C. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). *J Cons -Cons Int Explor Mer* 1982;40:262–71.

- [28] Gascuel D. Flow-carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgol Meeresunters* 1986;40:321–6.
- [29] Wippelhauser GS, McCleave JD. Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) utilizing selective tidal stream transport. *J Cons -Cons Int Explor Mer* 1987;44:80–9.
- [30] Forward Jr RB, Tankersley RA. Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 2001;39:305–53.
- [31] Weihs D. Tidal stream transport as an efficient method for migration. *J Cons -Cons Int Explor Mer* 1978;38(1):92–9.
- [32] Gascuel D. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise: biologie, écologie, exploitation. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Rennes; 1987. p. 204.
- [33] Beaulaton L, Castelnaud G. The efficiency of selective tidal stream transport in glass eel entering the Gironde (France). *Bull Fr Peche Piscic* 2005;378–379:5–21.
- [34] Ims RA, Hjermann DØ. Condition-dependent dispersal. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD, editors. *Dispersal*. New York: Oxford University Press Inc.; 2001. p. 203–16.
- [35] Lens L, Dhondt AA. Effects of habitat fragmentation on the timing of crested tit *Parus cristatus* natal dispersal. *Ibis* 1994;136:147–52.
- [36] Nunes S, Duniec TR, Schweppe SA, Holekamp KE. Energetic and endocrine mediation of natal dispersal behavior in belding's ground squirrels. *Horm Behav* 1999;35:113–24.
- [37] Secor DH. Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fish Res* 1999;43:13–34.
- [38] Jonsson B, Jonsson N. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev Fish Biol Fish* 1993;3:348–65.
- [39] Edeline E, Lambert P, Rigaud C, Elie C. Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behaviour. *J Exp Mar Biol Ecol* 2005;31:217–25.
- [40] Edeline E, Dufour S, Edie P. Role of glass eel salinity preference in the control of habitat selection and growth plasticity in *Anguilla anguilla*. *Mar Ecol Prog Ser* 2005;304:191–9.
- [41] Jellyman DJ. Invasion of a New Zealand freshwater stream by glass-eels of two *Anguilla* spp. *NZ J Mar Freshw Res* 1977;11:193–209.
- [42] Creutzberg F. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.), in a tidal area. *Neth J Sea Res* 1961;1:257–338.
- [43] Jellyman DJ, Lambert PW. Factors affecting recruitment of glass eels into the Grey River, New Zealand. *J Fish Biol* 2003;63:1067–79.
- [44] Lecomte-Finiger R. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille *Anguilla anguilla* L. 1758, des milieux lagunaires méditerranéens du Golfe du Lion: Narbonnais et Roussillon. Thèse de 3^{ème} Cycle Université de Perpignan; 1983. p. 203.
- [45] Bardonnnet A, Dasse S, Parade M, Heland M. Influence de l'alternance jour/nuit sur les déplacements de civelles en fluvium. *Bull Fr Peche Piscic* 2003;368:9–20.
- [46] Murphy BR, Brown ML, Springer TA. Evaluation of the relative weight (W sub(r)) index, with new applications to walleye. *N Am J Fish Manage* 1990;10(1):85–97.
- [47] Ricker WE. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull Fish Res Board Can* 1980;191F:409.
- [48] Akaike H. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Automat Contr* 1974;19(6):716–23.
- [49] Charlon N, Blanc JM. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 1. Caractéristiques biométriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation. *Arch Hydrobiol* 1982;93(2):238–55.
- [50] de Casamajor MN, Prouzet P, Lazure P. Identification du flux de civelles (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques de l'estuaire de l'Adour. *Aquat Living Resour* 2000;13:411–20.
- [51] de Casamajor MN, Lecomte-Finiger R, Prouzet P. Détermination de l'état d'amaigrissement des civelles (*Anguilla anguilla*) en migration en zones côtière et estuarienne. *C R Acad Sci Paris Life Sci* 2001;324:345–53.
- [52] Lambert P, Sbahi M, Rochard E, Marchelidon J, Dufour S, Elie P. Variabilités morphologiques 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* 2003;368:69–84.
- [53] Weatherley AH, Gill HS. Protein, lipid, water and caloric contents of immature rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, growing at different rates. *J Fish Biol* 1983;23(6):653–73.
- [54] Van Pelt TI, Piatt JF, Lance BK, Roby DD. Proximate composition and energy density of some North Pacific forage fishes. *Comp Biochem Physiol* 1997;118A(4):1393–8.
- [55] Azevedo PA, Leeson S, Cho CY, Bureau DP. Growth, nitrogen and energy utilization of juveniles from four salmonid species: diet, species and size effects. *Aquaculture* 2004;234(1–4):393–414.
- [56] Fontaine M. Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. In: Russel FS, Yonge M, editors. *Advances in marine biology*, vol. 7. London: Academic Press; 1975. p. 241–355.
- [57] Van Ginneken V, Antonissen E, Müller UK, Booms R, Eding E, Verreth J, et al. Eel migration to the Sargasso: remarkably high swimming efficiency and low energy costs. *J Exp Biol* 2005;208:1329–35.
- [58] Hickman RA. Densities and swimbladder development of juvenile American eels, *Anguilla rostrata* (Lesueur) as related to energetics of migration. *J Fish Biol* 1981;18:507–17.
- [59] Shearer KD. Factors affecting the proximate composition of cultured fish with emphasis on salmonids. *Aquaculture* 1994;119:63–88.
- [60] Laiz-Carrión R, Sangiao-Alvarellos S, Guzmán JM, Martín del Río MP, Miguez JM, Soengas JL, et al. Energy metabolism in fish tissues related to osmoregulation and cortisol action. *Fish Physiol Biochem* 2002;27:179–88.
- [61] Crean SR, Dick JTA, Evans DW, Rosell RS, Elwood RW. Survival of juveniles European eels (*Anguilla anguilla*), transferred among salinities, and developmental shifts in their salinity preference. *J Zool Res (London)* 2005;266:11–4.
- [62] de Casamajor MN, Lecomte-Finiger R, Prouzet P. Passé larvaire des civelles, *Anguilla anguilla* (Linné, 1758) en migration en zones côtière et estuarienne (Adour, golfe de Gascogne) à partir de l'examen des otolithes. *C R Acad Sci Paris Life Sci* 2001;324:1011–9.
- [63] Pujolar JM, Maes GE, Volckaert FAM. Genetic patchiness among recruits in the European eel *Anguilla anguilla*. *Mar Ecol Prog Ser* 2006;307:209–17.
- [64] Dekker W. Long-term trends in the glass eels immigrating at Den Oever, The Netherlands. *Bull Fr Peche Piscic* 1998;349:199–214.
- [65] Knights B. A review of the possible impacts of long-term oceanic and climate changes and fishing mortality on recruitment of anguillid eels of the Northern Hemisphere. *Sci Total Environ* 2003;310:237–44.
- [66] Bonhommeau S, Chassot C, Rivot E. Regime shift in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fish Oceanogr* in press.
- [67] Bruslé J. L'anguille européenne *Anguilla anguilla*, une espèce jugée commune jusqu'à la dernière décennie, mérite-t-elle d'acquiescer aujourd'hui le statut d'espèce menacée. *Bull Soc Zool* 1990;114:61–73.

2. Validation du protocole expérimental de tri et recadrage du rôle de la teneur en énergie dans le déterminisme du comportement migratoire

2.1. Présentation des travaux

Chez des civelles capturées en milieu d'estuaire (Urt, 21 km en amont de l'embouchure de l'Adour), la différence de teneur en énergie entre les individus répondant ou non au signal crépusculaire en fluvarium suggère que ce facteur serait impliqué dans l'existence de divergences migratoires chez la civelle, et va dans le sens d'une stratégie conditionnelle basée sur le statut énergétique des individus. La pertinence du tri comportemental basé sur l'utilisation du signal crépusculaire pour distinguer des civelles ayant une propension à migrer différente peut néanmoins être discutée. En effet, si la photopériode est connue comme influençant le comportement migratoire de la civelle en estuaire (Jellyman, 1977 ; Gascuel, 1986), le mode de déplacement des civelles permettant la migration est principalement synchronisé par des facteurs liés à la marée (Creutzberg, 1961 ; Bolliet et Labonne, 2008). Le premier but de cette étude a donc été de comparer l'utilisation du signal crépusculaire à celui de l'inversion de courant de marée en milieu expérimental, afin de distinguer des civelles ayant une plus ou moins forte propension à migrer. Pour cela, des civelles triées en fluvarium (courant constant) d'après leur réponse au signal crépusculaire ont ensuite été étudiées dans une autre structure expérimentale dans laquelle elles ont été soumises, en plus de la photopériode, à des inversions de courant toutes les 6,2 h.

Dans cette étude et dans la suite de la thèse, pour faciliter la lecture, les civelles considérées comme ayant une faible et forte propension à migrer d'après leur réponse au signal crépusculaire en fluvarium seront désignées respectivement M^- et M^+ .

Le second objectif de cette étude a été de continuer à progresser dans la compréhension du rôle du statut énergétique des individus dans l'expression des patrons de migration. L'hypothèse émise dans l'étude précédente, basée sur les différences de pigmentation entre M^- et M^+ , propose que les différences de teneur en énergie existeraient dès l'entrée des individus en estuaire, et donc que les civelles pourraient être prédisposées à migrer ou à se sédentariser dès leur entrée en estuaire en raison de leur teneur en énergie. Afin de vérifier

cette hypothèse, les civelles ont été capturées en entrée d'estuaire (Molliet, figure 9) et le pourcentage de masse sèche des M^- et M^+ analysé pour comparer leur teneur en énergie.

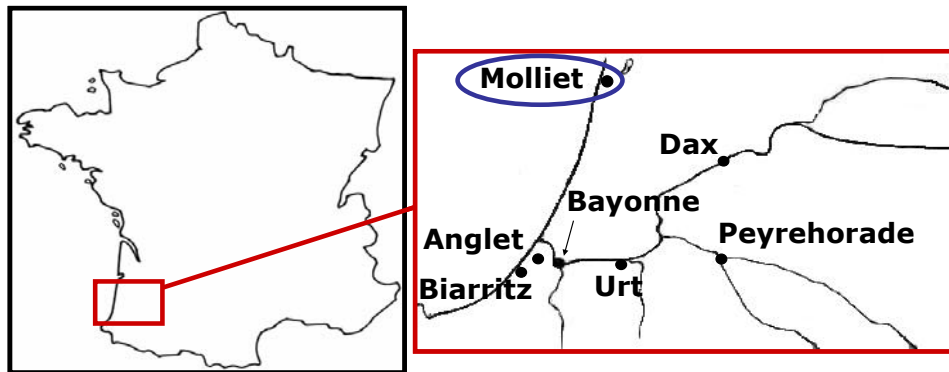


Figure 9. Localisation de Molliet (entouré en bleu), site de capture des civelles.

Enfin, le comportement des M^- et M^+ en réponse à l'inversion du courant en structure expérimentale ainsi que leur perte de poids ont été suivis en individuel, ce qui a permis d'évaluer le coût des différents types de nage en terme de perte de masse fraîche. La perte de masse fraîche a été considérée comme indicateur de la perte d'énergie, le pourcentage de masse sèche ne pouvant pas être utilisé pour un suivi individuel car il nécessite le sacrifice des individus.

2.2. Article 2 : Utilisation de différents synchroniseurs pour discriminer différents patrons d'activité en conditions expérimentales chez les civelles d'*Anguilla anguilla*

Résumé en français

Le comportement de civelles capturées au moment de leur entrée en estuaire a été étudié par leur réponse à un cycle jour / nuit, puis par leur réponse à des inversions de courant couplées à un cycle jour / nuit. La première expérience comportementale (réponse au cycle jour / nuit) a permis de capturer des civelles nageant avec le flot au crépuscule, appelées M^+ , et de récupérer à l'épuisette des civelles restant dans le système durant toute la durée de l'expérience, appelées M^- . Les civelles issues d'un sous-échantillon de chacun de ces deux groupes ont été marquées individuellement et placées dans deux aquariums distincts d'après leur réponse au signal crépusculaire. Elles ont été soumises à des inversions de courant toutes

les 6,2 h (et à la photopériode) et leur comportement de nage a été enregistré 15 s toutes les 40 min pendant un mois. Les individus M^+ présentaient principalement une rhéotaxie négative avec une période tidale alors que les M^- présentaient principalement une rhéotaxie positive. Ces résultats sont en accord avec les conclusions de Bureau du Colombier et *al.* (2007a) et Bolliet et Labonne (2008) sur le fait que les deux stimuli (photopériode et inversion du courant) permettent de discriminer les individus en fonction de leur propension à migrer : M^+ et rhéotaxie négative pour les civelles avec une forte propension à migrer, et M^- et rhéotaxie positive les civelles avec une forte propension à la sédentarisation. Toutefois, les résultats sur la masse fraîche en lien avec l'activité dans l'expérience impliquant des inversions de courant, et sur le pourcentage de masse sèche en lien avec le tri M^+ / M^- dans l'expérience impliquant le cycle jour / nuit, différaient de ceux des études citées précédemment. Ces différences ont été discutées en lien avec l'origine des civelles. Il a été proposé que, dans la présente étude, la propension des civelles à migrer ne serait pas liée à leur niveau d'énergie du fait que les individus ont été capturés en entrée d'estuaire. Dans les deux autres études (Bureau du Colombier et *al.*, 2007a, et Bolliet et Labonne, 2008) impliquant une capture en milieu d'estuaire, la dépense d'énergie durant la migration estuarienne aurait entraîné une relation positive entre le niveau d'énergie et la propension à migrer.

Article en cours de soumission (*Journal of Fish Biology*)

Use of different synchronizers to discriminate different patterns of activity in experimental conditions in *Anguilla anguilla* glass eels

S. Bureau du Colombier^{a,b,*}, V. Bolliet^a, A. Bardonnet^a

^a Station d'Hydrobiologie INRA, UMR ECOBIOP INRA/UPPA, Quartier Ibarron, 64310 St Pée sur Nivelle, France

^b CEMAGREF, Unité Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

* Corresponding author. Tel.: +33 557 892714; fax: +33 557 890801

E-mail address: Sarah.Bureau-du-Colombier@bordeaux.cemagref.fr (S. Bureau du Colombier)

Abstract

The behavior of glass eels caught at the time of their estuary entrance was studied through their response to a light / dark cycle, and then to both water current reversal and light / dark cycle. The first behavioral experiment (light / dark cycle response) allowed the trapping of fish moving with the flow at dusk, further called M^+ fish, and the net collection of glass eels remaining in the system at the end of the experiment, *i.e.* fish which had not exhibited any movement, further called M^- fish. Glass eels from a sub-sample of each of these two groups were individually marked and placed in two distinct aquaria according to their response to dusk. They were submitted to water current reversal every 6.2 h (and to photoperiod), and their swimming behavior was registered during 15 s every 40 min for one month. M^+ individuals mainly exhibited negative rheotaxis with a tidal period, whereas positive rheotaxis was mainly exhibited by M^- individuals. These results were consistent with Bureau du Colombier et al. (2007) and Bolliet and Labonne (2008) conclusions that both cues (photoperiod and water current reversal) allow to discriminate individuals according to their propensity to migrate (M^+ and negative rheotaxis for high propensity to migrate, and M^- and positive rheotaxis for high propensity to settle). However, results on wet weight according to activity in the water current reversal experiment and on percentage dry wet according to the

M^+ / M^- sorting in the light / dark cycle experiment, were not consistent with these two studies. These discrepancies were discussed in relation to the location of glass eel collection. It was proposed that in the present study, glass eel propensity to migrate was not related to energy level because fish were caught at the estuary entrance. In the two other studies (catching at the saline tidal limit) energy expenditure during the estuarine migration led to a positive relation between energy level and propensity to migrate.

Keywords: *Anguilla anguilla*; Energy; Estuary; Glass eel; Migration; Swimming Behavior

1. Introduction

Estuaries are made up of brackish water and often associated with high rates of biological productivity. They are very complex ecosystems whose temperature, pH, salinity and water levels are highly variable. Sources of variation depend on the characteristics of the feeding river and oceans they are connected with. However, large variations also arise temporarily mainly in relation to tides and water flow variations. Estuaries are among the most complex ecosystems, because they are at the meeting point of two water bodies but also because of the tidal phenomenon. In such ecosystems, many organisms and especially those with limited movement capacity, exhibit vertical migration timed directly or not by cues related to photoperiod and tidal cycles. For diadromous species, which have to use sea and freshwater habitats in the course of their ontogeny, estuaries represent an obligatory crossing. In European eel (*Anguilla anguilla* L.), young glass eels have to cross estuaries to join rivers for growth. When crossing the estuary, glass eels travel mainly by night (Gascuel, 1986), *i.e.* when predator efficiency is likely the lowest (e.g. Reichard et al., 2002), and use flood tide transport to migrate up (Jellyman, 1979; McCleave and Kleckner, 1982; Gascuel, 1986; Wippelhauser and McCleave, 1987; Forward and Tankersley, 2001). This transport of low energy cost (Hickman, 1981) consists in moving in the water column during flood tide to be carried upstream by the current and to eventually hide in the substratum during ebb tide. However, recent studies suggested that glass eels do not use every flood tide to migrate (Gascuel, 1987; Beaulaton and Castelnaud, 2005) and that some individuals may not migrate to rivers and complete their life cycle in coastal or estuarine waters (Tsukamoto et al., 1998; Daverat et al., 2006).

For a better understanding of these different migration patterns, Bureau du Colombier et al. (2007) discriminated individuals showing different patterns of activity when subjected to a

constant water current and a photoperiod of 12 L / 12 D in an annular flume. Some glass eels were active at dusk and used water flow to move with the current while others remained sheltered. Glass eels responding to the decrease in light intensity by moving with the flow were related to individuals having a high propensity to migrate in the wild while glass eels staying in the shelters were related to individuals having a high propensity to settle (Bureau du Colombier et al., 2007). Active glass eels had higher energy content than those hidden in the shelters which supports the idea that facultative diadromy might result from the energetic status of individuals (Edeline et al., 2004, 2006; Edeline, 2007). However, the use of photoperiod to sort glass eels having different propensity to migrate in experimental conditions might be questionable. Indeed, whether photoperiod is known to affect glass eel activity, catches occurring mostly at night (Gandolfi et al., 1984; Gascuel, 1986), glass eel migration is mainly synchronised by different cues related to the tide (Creutzberg, 1961; McCleave and Wippelhauser, 1987; Bolliet et al., 2007; Bolliet and Labonne, 2008). In a recent study, water current reversal every 6.2h was used to discriminate different patterns of activity in European glass eels (Bolliet and Labonne, 2008). The authors reported that only some individuals were active, and when active, glass eels moved either mainly with the flow (negative rheotaxis related to individuals able to use flood tide transport and having a high propensity to migrate) or swam mainly against the current (positive rheotaxis possibly used to maintain position and related to individuals having a high propensity to settle). Both swimming activities exhibited a period close to the tidal one. Results also provided evidence that activity increased with increasing weight supporting the above idea that energy content plays a causal role in the estuarine migration. However, because individuals showing positive rheotaxis and related to individuals having a high propensity to settle had high energy status, it was also suggested that energy stores may not be the only factor involved in migration behavior.

The aim of the present study was to confront the use of both experimental cues (photoperiod and water current reversal) in order to strengthen our interpretative analysis of the observed behaviors: namely, the high propensity to migrate (for glass eels moving with the flow at dusk called M^+ , or for glass eels moving with the current in water current reversal experiment) and the high propensity to settle (for glass eels staying in the shelters called M^- , or for glass eels swimming against the current in water current reversal experiment). This was carried out by studying the swimming behavior of M^+ and M^- individuals when submitted to water current reversal. Also, for a better understanding of the role of energy store on migration, the relationship between the energy status of individuals and their swimming

behavior as well as the energy cost of each swimming pattern were investigated.

2. Materials and Methods

2.1. Fish collection

Glass eels were caught in late January 2007 on the Atlantic coast (Molliet, South-Western France, 43°51 N, 1°23 W, at the entrance of the Huchet stream). Fishing took place at night and during flood tide. Individuals caught in such conditions can be considered at the beginning of their estuarine migration. On the morning following their capture, they were placed in an experimental flume to be sorted according to their response to photoperiod.

2.2. Experimental sorting of glass eels according to their response to photoperiod

600 glass eels were subjected to a light / dark cycle (12L / 12D) and a constant water current, as described in Bureau du Colombier et al. (2007). Glass eels responding to the decrease in light intensity at dusk by moving with the flow were called 'M⁺' while those staying sheltered for 24 h of trapping were called 'M⁻'.

2.3. Initial measurements and tagging

Just after the experimental sorting, 112 M⁻ fish and 112 M⁺ fish were anaesthetized by immersion in a solution of 0.036 mL L⁻¹ clove oil, and weighed (Sartorius CP 153 balance, ± 1 mg). Forty fish of each type were used to calculate percentage dry weight (%DW = (dry weight / wet weight) × 100). Among the remaining fish, 36 M⁻ and 36 M⁺ were individually tagged using fluorescent VIE (combinations of one or two hypodermic spot(s) of different colors) as described in Imbert et al. (2007). Each group of tagged M⁺ and M⁻ fish was combined with the same number of untagged individuals to facilitate synchronization by increasing density. All fish were measured, weighed and the 2 groups of M⁺ and M⁻ fish were placed in two similar annular structure (see Bolliet et al., 2007). All glass eels used for this test belonged to young pigment stages (*i.e.* VA or VB, according to Elie et al., 1982).

2.4. Experimental sorting of M⁺ and M⁻ glass eels according to their response to water current reversal

The bottom of each annular structure was covered by a thin layer of gravel (mean diameter: 2 cm) in order to allow glass eels to hide in the substratum. Water temperature was maintained at 11.5 ± 0.5°C and average water velocity ranged from 9 to 13 cm s⁻¹. Glass eels

were subjected to a 11h30 L (6:30-18:00) / 12h30 D and constant UV light ($0.6 \mu\text{W cm}^{-2}$) in order to identify tagged fish. Visible light intensity was $5 \mu\text{W cm}^{-2}$ during the light phase and $0 \mu\text{W cm}^{-2}$ during the dark phase. Water current direction was reversed every 6.2 h by the way of two pumps placed at opposite ends of the aquariums. Glass eels were kept unfed during the whole experiment.

Glass eels were videotaped during 15 s every 40 min during one month and video analyzed as described in Bolliet and Labonne (2008). A total of 926 observations of 15 s were made. The presence of tagged glass eels in the water column and their swimming behavior (positive or negative rheotaxis) were individually recorded. These data were expressed for each tagged glass eel as the number of observations with glass eel in the water column (active) or not visible (inactive), and when activity was observed, the number of observations with a positive or negative rheotaxis.

2.5. Calculation of glass eel loss of weight

At the end of the one month trial, marked glass eels were anaesthetized and weighted as described in 2.3. Then, the amount of wet weight lost by each marked fish was calculated and related to its activity pattern.

2.6. Data analysis

Differences in wet weight and percentage dry weight between M^- and M^+ fish were tested using generalized linear models (GLM) associated to deviance analyses (Anova, type III) to compare fish sorted according to their response to photoperiod in the flume.

In the water current reversal experiment, we used a Bayesian approach such as described in Bolliet and Labonne (2008) in order to test (1) whether glass eels displayed different levels of activity (2), whether glass eels displayed different kinds of rheotactic response. Let a_i be the activity probability of an individual i , and r_i its negative rheotaxis probability. N_i is the total number of observations, Na_i the number of observations where an individual i is active, and Nr_i the number of observations where an individual i is displaying a negative rheotaxis. A mixture model based on binomial distributions was performed with:

$$Na_i \sim \text{binomial}(a_i, N_i)$$

$$Nr_i \sim \text{binomial}(r_i, Na_i).$$

As previous studies showed that weight could influence glass eel swimming behavior (Bardonnnet et al., 2003; Bureau du Colombier et al., 2007), the effect of individual weight (W_i) as an additive factor on probabilities a_i and r_i was integrated.

$$\text{logit}(a_i) = \alpha W_i + \beta_i$$

$$\text{logit}(r_i) = \gamma W_i + \delta_i$$

where α and γ were the slope of the weight effect on each probability, W_i was the initial weight, and β_i and δ_i were 2 vectors of dimension i .

We used a MCMC sampling approach with Gibbs algorithm (Spiegelhalter et al., 2000, Openbugs software (Version 3.0.3, <http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs/>) to estimate parameters. 10 000 iterations were sufficient to reach convergence of estimates. We then ran another set of 10 000 iterations to approximate the posterior distribution of parameter estimates. To investigate the distribution of M^+ and M^- fish among the positive and negative rheotaxis distributions discriminated by the bayesian analysis, the identity of each fish (M^+ or M^-) was assigned and fish contribution to each discriminated peak was calculated (in percentage).

A table summarizing the mean loss of weight of 9 groups of glass eels was built. Glass eels were grouped according to the number of time they were observed moving with and against the flow according to 4 categories: from 0 to 10 times, 11 to 50 times, 51 to 150 and above 150 times. In addition, a GLM was performed to evaluate the link between glass eel loss of wet weight and rheotaxis (GLM: wet weight variation \sim number of times the glass eel moved with the flow + number of times the glass eel moved against the flow, family gaussian). This kind of analysis is not fully appropriate because the numbers of times glass eels move with and against the flow are not independent but this happened rarely (3 glass eels moved importantly both with and against the current). On the other hand, inclusion of the loss of weight directly in the Bayesian model would have over complicated its analysis.

Results were considered as significant when $p < 0.05$.

3. Results

3.1. Mortality

Less than 0.5 % of the glass eels died during the sorting in flume and 3 individuals (3 M^+ fish) died at the beginning of the one month trial in the water current reversal experiment, probably because of the prior handling.

3.2. Wet weight and percentage dry weight of glass eels

At the beginning of the one month trial, there was no significant difference in wet weight (294.92 ± 60.01 mg, Anova: $p = 0.321$) and percentage dry weight (20.73 ± 1.40 %, Anova:

$p = 0.156$) between M^- and M^+ fish (Figure 1).

3.3 Glass eels activity

When submitted to a change in water current direction, individuals either swam with or against the current while only a few of them alternated both behaviors at each change in water current direction (3 of the M^+ fish). During the first week of the experiment, glass eels synchronized their swimming behavior on both photoperiod and water current reversal, positive or negative rheotaxis being observed only at night. Afterwards, both behaviors were observed throughout the light / dark cycle with a tidal period (data not shown). In the M^- fish aquarium, negative rheotaxis was not synchronized to current reversal (data not shown).

3.3.1 Differences in swimming pattern between glass eels

The Bayesian model clearly discriminated two groups of glass eels with different patterns of activity (Figure 2). The first peak corresponded to a group of individuals having a low probability to be active ($a = 0.03$) and the second one to a group with a high probability to be active ($a = 0.23$). Regarding the probability for individuals to swim with the current (negative rheotaxis probability r) the model also discriminated two different peaks (Figure 3). A first peak was estimated at $r = 0.11$, gathering individuals using mainly positive rheotaxis, *i.e.* swimming against the water current, while a second peak was estimated at $r = 0.73$ and corresponded to individuals using mainly negative rheotaxis, *i.e.* swimming with the water current.

3.3.2. Differences in swimming pattern between M^+ and M^- glass eels

In the case of rheotaxis, the individual identification of the fish sorted by the Bayesian analysis showed that a high proportion (75 %) of those set in the first peak by the model were M^- fish, *i.e.* a high proportion of the glass eels having a high probability to exhibit positive rheotaxis, were M^- fish. M^+ glass eels contributed to this first peak for only 25%. On the other hand, 57 % of glass eels sorted in the second peak by the model, *i.e.* glass eels having a high probability to exhibit negative rheotaxis were M^+ fish, while M^- glass eels contributed for 43%. However, in these last ones, negative rheotaxis corresponded to fish which got advected from time to time when trying to swim against the current rather than to fish exhibiting a swimming behavior synchronized to current reversal with a tidal period.

3.4. Relationship between rheotaxis and loss of wet weight

The analysis of fish loss of weight according to their swimming behavior classified by category indicated a mean loss of wet weight of 34 mg in the group of fish exhibiting low activity levels (0 to 10 times, Table 1), which corresponded to more than 10 % of their initial wet weight. When swimming importantly with and / or against the current, higher losses of wet weight were observed. The highest losses (between 50 and 65 mg on average) concerned fish seen more than 50 times swimming against the current (Table 1).

The GLM explained 48 % of the deviance (Table 2). Glass eels with low activity during the one month trial lost about 35 mg, which was consistent with the descriptive analysis (Table 1). The loss associated with one observation of positive rheotaxis (0.14 mg, $p < 0.001$) was on average four times higher than the one associated with one observation of negative rheotaxis. However, in this last case, the estimation of the loss was not statistically valid ($p = 0.1$). The energy expense of fish exhibiting a negative rheotaxis was very variable (mean = 0.03 mg, standard deviation = 0.021), probably in relation to the different behaviors covered by negative rheotaxis classification: glass eels exhibiting "true" negative rheotaxis swimming synchronized to water current reversal, and others exhibiting a negative rheotaxis swimming not synchronized to current reversal. This second kind of glass eels exhibited positive rheotaxis most often but got advected from time to time and then was registered as exhibiting negative rheotaxis.

4. Discussion

When subjected to photoperiod and constant water current in a flume, glass eels displayed two different patterns of activity. Some glass eels (M^+) responded to the decrease in light intensity by moving with the flow while some others (M^-) stayed in the shelters. When subjected to water current reversal every 6.2 h and a 12L / 12D photoperiod, active glass eels displayed two different patterns of behavior. Some individuals had a high probability of swimming with the current (negative rheotaxis) while the others showed a high probability of swimming against the current (positive rheotaxis). Both results (pattern of activity in the flume, and pattern of rheotaxis under water current reversal) were consistent with the study of Bureau du Colombier et al. (2007) and Bolliet and Labonne (2008), respectively. In addition, M^+ individuals mostly swam with the current, and some of them alternated negative and positive rheotaxis at each change in the water current direction, two behaviors related to glass eels having a high propensity to migrate in the study of Bolliet and Labonne (2008). M^- glass

eels formed the bulk of the fish exhibiting a rhythmic swimming activity against the current (positive rheotaxis) and this result is also consistent with the study of Bolliet and Labonne (op. cited) suggesting that glass eels exhibiting such behavior represented individuals with a high propensity to settle. In addition, M^- fish were among the less active fish (the nine glass eels seen less than 5 times in the course of the water current reversal experiment were all M^- fish), and an important swimming activity characterized 4 of the M^+ fish (seen more than 100 times swimming with the current), whereas the maximum observed for M^- fish was 62 times. Thus, we are quite confident in interpreting M^- fish as glass eels with a high propensity to settle, and M^+ fish as glass eels with a high propensity to migrate in accordance with Bureau du Colombier et al. (2007).

In the study of Bureau du Colombier et al. (2007), M^- individuals had a lower percentage dry weight than M^+ ones and the authors suggested that glass eels propensity to remain active and migrate was an example of conditional state-dependant strategy based on fish energy. Such differences in percentage dry weight between M^+ and M^- fish were not observed in the present study. Also, in Bolliet and Labonne (2008), the relation between initial wet weight and fish activity was strong and positive whereas the relation between initial wet weight and fish activity was low and negative in the present study (Bayesian analysis, data not shown). These discrepancies might result from the origin of the glass eels. Indeed, in the present experiment, fish were captured at the entrance of the estuary, *i.e.* without energy expenditure in relation to estuarine progression, whereas Bureau du Colombier et al. (2007) and Bolliet and Labonne (2008) studies were conducted with glass eels caught at Urt (21 km from the mouth of the Adour estuary). According to Weihs (1978), the use of selective tidal transport allows an energy saving up to 80% in the case of small fish. However, in his model, the gain in energy for longer migration was always less than for short journey in relation to the greater ratio of resting time (waiting for the tide to reverse) to swimming time. Estuary crossing can take time and glass eels do not feed (Desaunay and Guerault, 1997; Charlon and Blanc, 1983) or very little (Bardonnet and Riera, 2005). According to Beaulaton and Castelnaud (2005), glass eels would use on average 1 tide among 6 flood tides, with an average distance of 3.5 km traveled per day. Applying these results to the Adour estuary, glass eels would need 7 days to reach Urt (21 km above the Adour estuary mouth). However, this estimate applies to a very large and turbid estuary (Gironde) and may not be valid in the Adour estuary. Indeed, it is much smaller than Gironde and water transparency is usually high. These two factors can increase the travel time. Water transparency and clear sky nights were negatively related to the abundance of catches in the Adour estuary (de Casamajor et al., 2003). In addition, winter

floods can create conditions with no flow reversal quite frequently in this small estuary, and such hydraulic blocking conditions may last (e.g. 2 weeks, de Casamajor et al., 2000). Under such conditions, glass eels would have to swim only against the current to continue migration. The swimming capacity in sustained swimming is not bad (around 30 cm.s⁻¹, Langdon and Collins 2000), and they might be able to progress upstream just above the boundary layer in relatively low water velocity areas as observed in the present study and also described by Barbin and Krueger (1994). However, this behavior would be much more energetically costly than flood tide transport. In the present experiment, glass eel exhibiting low levels of activity lost 1 mg per day on average, and positive rheotaxis increased loss of weight by 0.14 mg per observation. So, even in a short estuary like the Adour estuary, it is likely that during their progression up the saline tidal limit (Urt catching site), fish have to face significant energy losses (related to the waiting for favorable conditions or to progress against the flow). Thus, the control of glass eel propensity to migrate by fish energy content suggested by Bureau du Colombier et al. (2007) might occur only after significant losses related to their estuarine migration (dependent on individual swimming behavior and migration duration).

The fact that, in the present study, M⁺ and M⁻ fish showed different propensity to migrate despite the lack of significant difference in wet weight suggests that at their entrance in the estuary, energy status might not be a limiting factor to migrate and that other factors might be involved. Another possible explanation refers to Edeline's hypothesis (2007) that facultative diadromy may depend on individual threshold in energy store below which fish stop migration. Since thresholds may fluctuate among individuals some fish would be concerned from the start of their migration while others may continue their progression with similar or even lower levels of energy stores.

Concerning the relation between rheotaxis and initial wet weight, results were consistent between Bolliet and Labonne (2008) and the present experiment: fish exhibiting a positive rheotaxis had higher initial wet weight than fish exhibiting a negative rheotaxis (Bayesian analysis, data not shown). This could mean that among the active M⁻ fish, those swimming against the current had higher initial wet weight than those swimming with the current.

Although application of laboratory experiments to field conditions must be interpreted with caution, such experimental studies, controlling environmental factors and allowing to follow swimming behavior at the individual level might help to better understand the mechanisms driving the different patterns of migration. This study provides evidence that the discrimination of different patterns of activity by the use of photoperiod as a synchronizer of glass eels swimming activity was rather consistent with results obtained with a synchronizer

related to tide. The use of glass eels caught at the entrance of estuary allowed to reconsider the role of energy in glass eel migratory behavior. It led to hypothesize that limitative energy levels may affect glass eel migration behavior after some time spent in the estuary but not at its entrance.

Acknowledgements

We thank J-C Aymes, E Huchet, M Parade and J Rives for their technical assistance, and J Labonne for his help with statistical analysis.

References

- Barbin GP, Krueger WH. Behaviour and swimming performance of elvers of the American eel, *A. rostrata*, in an experimental flume. *J Fish Biol* 1994;45:11-121.
- Bardonnet A, Dasse S, Parade M, Heland M. Influence de l'alternance jour/nuit sur les déplacements de civelles en fluvarium. *Bull Fr Peche Piscic* 2003;368:9–20.
- Bardonnet A, Riera P. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuar Coast Shelf Sci* 2005;63(1–2):201–9.
- Beaulaton L, Castelnaud G. The efficiency of selective tidal stream transport in glass eel entering the Gironde (France). *Bull Fr Peche Piscic* 2005;378–379:5–21.
- Bolliet V, Lambert P, Rives J, Bardonnet A. Rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels: Synchronisation to water current reversal under laboratory conditions. *J Exp Mar Biol Ecol* 2007;344(1):54-66.
- Bolliet V, Labonne J. Individual patterns of rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels synchronised to water current reversal. *J Exp Mar Biol Ecol* 2008;362(2):125-130.
- Bureau du Colombier S, Bolliet V, Lambert P, Bardonnet A. Energy and migratory behavior in glass eels *Anguilla anguilla*. *Phys Behav* 2007; 92:684-690.
- Charlon N, Blanc JM. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 1. Caractéristiques biométriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation. *Arch Hydrobiol* 1982;93(2):238-255.
- Charlon N, Blanc JM. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 2. Régime alimentaire et variations de quelques caractéristiques biochimiques en

- cours de migration. Arch Hydrobiol 1983;98:240–9.
- Creutzberg F. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.), in a tidal area. Neth J Sea Res 1961;1:257–338.
- Daverat F, Limburg KE, Thibault I, Shiao JC, Dodson JD, Caron F, et al. Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. Mar Ecol Prog Ser 2006;308:231–41.
- de Casamajor MN, Prouzet P, Lazure P. Identification du flux de civelles (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques de l'estuaire de l'Adour. Aquat Living Resour 2000;13:411–20.
- De Casamajor MN, Lecomte Finiger R, Prouzet P. Caractéristiques biologiques des civelles (*Anguilla anguilla*) lors de la transition en estuaire. Bull Fr Pêche Piscic 2003;368:109-124.
- Desaunay Y, Guerault D. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. J Fish Biol 1997;51:317-339.
- Edeline E, Elie P. Is salinity choice related to growth in juvenile eel *Anguilla anguilla*? Cybium 2004;28:77-82.
- Edeline E, Lambert P, Rigaud C, Elie P. Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. J Exp Mar Biol Ecol 2006;331:217-225.
- Edeline E. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. Mar Ecol Prog Ser 2007;341:229-232.
- Elie P, Lecomte-Finiger R, Cantrelle I, Charlon N. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. (Poisson téléostéen anguilliforme). Vie Milieu 1982;32:149–57.
- Forward Jr RB, Tankersley RA. Selective tidal-stream transport of marine animals. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 2001;39:305–53.
- Gandolfi G, Pesaro M, Tongiorgi P. Environmental factors affecting the ascent of elvers, *Anguilla anguilla* (L.) into the Arno river. Oebalia 1984;10:17-35.
- Gascuel D. Flow-carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. Helgol Meeresunters 1986;40:321–6.
- Gascuel D. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise: biologie, écologie, exploitation. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Rennes; 1987. p. 204.
- Hickman RA. Densities and swimbladder development of juvenile American eels, *Anguilla rostrata* (Lesueur) as related to energetics of migration. J Fish Biol 1981;18:507–17.

- Imbert H, Beaulaton L, Rigaud C, Elie P. Evaluation of visible implant elastomer as a method for tagging small European eel. *J Fish Biol* 2007;71(5):1546–1554.
- Jellyman DJ. Upstream migration of glass-eels (*Anguilla* spp.) in the Waikato River. *New Zeal J Mar Freshw Res* 1979;13:13–22.
- Langdon SA, Collins AL. Quantification of the maximal swimming performance of Australian glass eels, *A. australis* and *A. reinhardtii*, using a hydraulic flume swimming chamber. *New Zeal J Mar Freshw Res* 2000;34:629-636.
- McCleave JD, Kleckner C. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). *J Cons-Cons Int Explor Mer* 1982;40:262–71.
- McCleave JD, Wippelhauser GS. Behavioral aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. *Am Fish Soc Symp* 1987;1:138-150.
- Reichard M, Jurajda P, Ondrackova M, The effect of light intensity on the drift of young-of-the-year cyprinid fish. *JFB* 2002;61:1063-1066.
- Spiegelhalter D, Thomas A, Best N. WinBUGS Version 1.3 User Manual. MRC Biostatistics; 2000.
- Tsukamoto K, Nakai I, Tesch W-V. Do all freshwater eels migrate? *Nature* 1998;396:635-636.
- Weihls D. Tidal stream transport as an efficient method for migration. *J Cons -Cons Int Explor Mer* 1978;38(1):92–9.
- Wippelhauser GS, McCleave JD. Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) utilizing selective tidal stream transport. *J Cons -Cons Int Explor Mer* 1987;44:80–9.

Table 1. Mean loss of wet weight (\pm standard deviation) of glass eels in one month according to the number of time they were observed moving with or against the flow. Glass eels were pooled in 9 groups according to their swimming behavior. 'n' indicates the number of glass eels of each group, and 'ND' means no data.

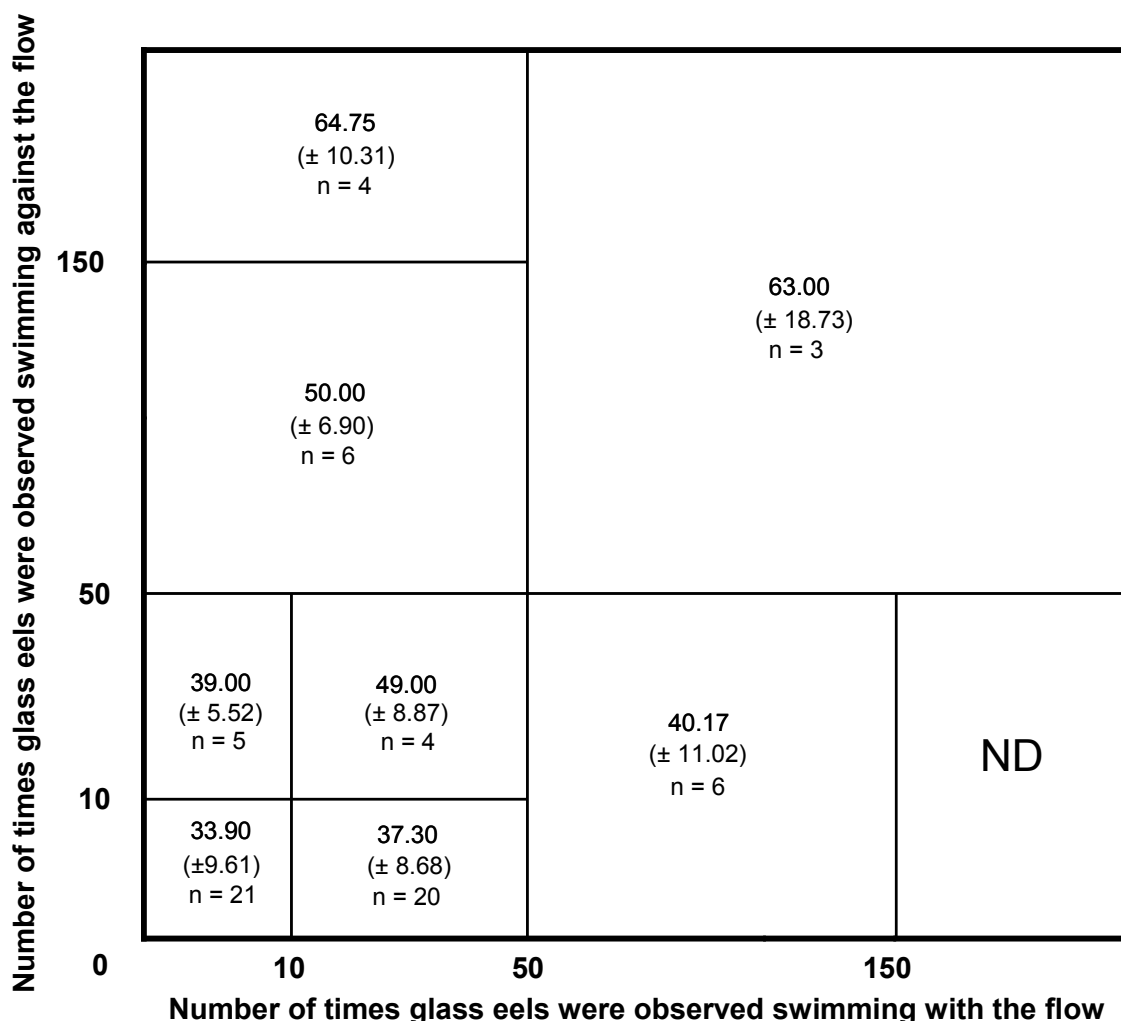


Table 2. Result of the GLM performed to evaluate the link between glass eel loss of wet weight and rheotaxis. The 'Intercept' indicates the loss of wet weight (mg) of a glass eel which was never observed in activity, 'Swimming against the flow' and 'Swimming with the flow' indicate the amount (mg) of wet weight lost each time a glass eel was observed swimming respectively against and with the flow. 't' corresponds to the result of the Student's test and 'P(>|t|)' indicates the corresponding probability. The model explains 48 % of the deviance.

	Estimate	Standard error	t value	Pr(> t)
Intercept	35.645	1.364	26.139	< 2E-16
Swimming against the flow	0.141	0.021	6.757	4.36E-09
Swimming with the flow	0.035	0.021	1.664	0.101

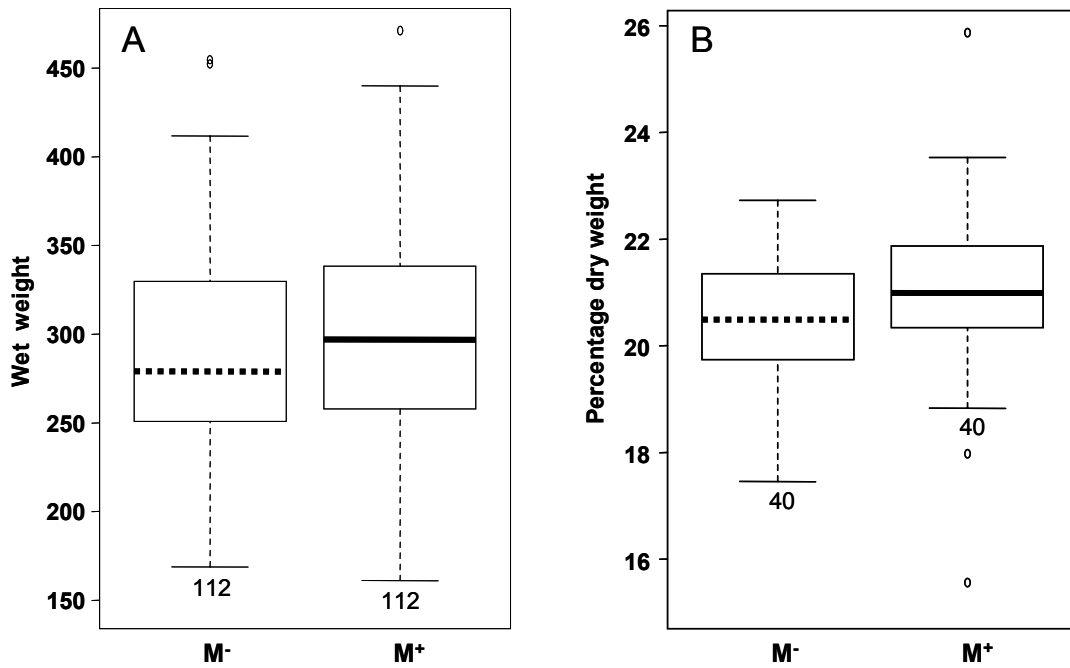


Figure 1. Wet weight (A) and percentage dry weight (B) of M⁻ (dotted median) and M⁺ (continuous median) glass eels at the start of the one month trial. Box plots show the median, first and third quartiles as well as extreme values and outliers. The number of individuals is indicated under each box plot.

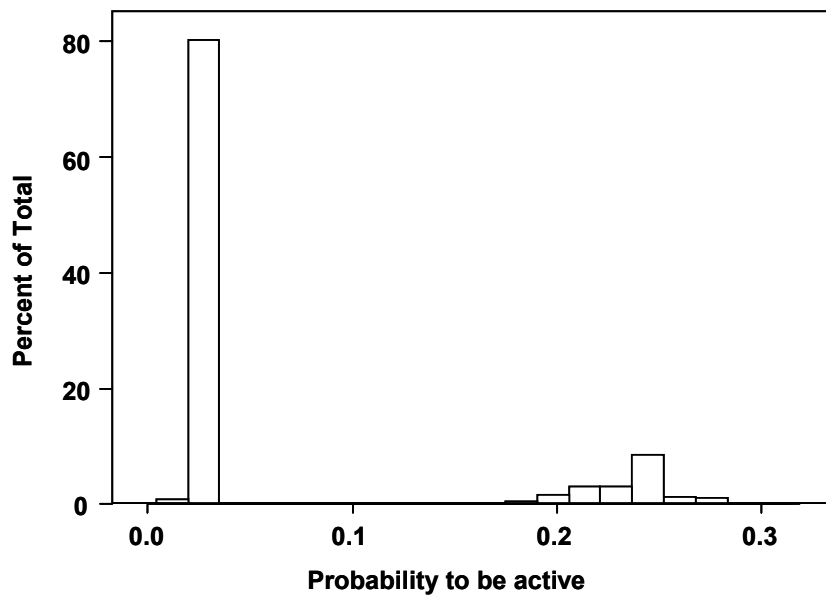


Figure 2. Percentage of glass eels corresponding to each probability to be active.

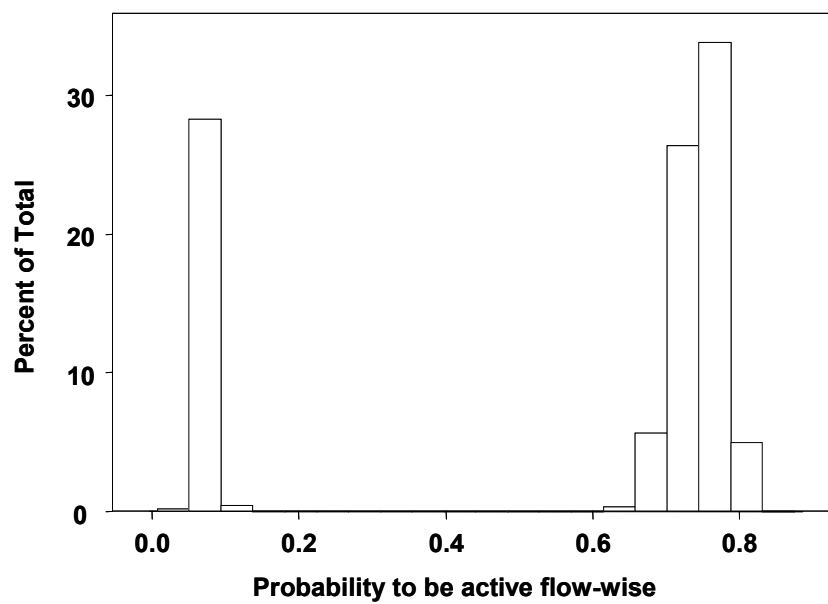


Figure 3. Percentage of glass eels corresponding to each probability to swim with the current (negative rheotaxis).

3. Rôle des coûts liés au métabolisme standard, en lien avec l'osmorégulation, dans la différenciation énergétique des civelles ayant une plus ou moins forte propension à migrer

3.1. Présentation des travaux

Les résultats obtenus jusqu'ici suggèrent que la différence de teneur en énergie des civelles présentant différentes propensions à migrer en milieu d'estuaire résulterait de dépenses d'énergie plus fortes chez les individus ayant une plus forte tendance à la sédentarisation. La nature des dépenses d'énergie impliquées reste néanmoins à préciser.

Les dépenses d'énergie d'un organisme à jeun sont généralement classées en deux types :

- les dépenses dues au métabolisme d'activité, et donc liées au déplacement,
- les dépenses dues au métabolisme standard, c'est-à-dire assurant les fonctions vitales au repos.

Afin de mieux comprendre l'origine de la différence de teneur en énergie en milieu d'estuaire entre les civelles présentant des patrons de migration différents, la dépense d'énergie d'individus ayant une plus ou moins forte propension à migrer et placés dans des conditions non propices au déplacement a été étudiée.

Comme évoqué précédemment, de nombreux facteurs internes et environnementaux sont à l'origine de pertes d'énergie chez la civelle en cours de migration, d'autant plus qu'elle ne se nourrit pas ou peu (Charlon and Blanc, 1983 ; Desaunay and Guerault, 1997 ; Bardonnnet et Riera, 2005). Les contraintes et éventuelles sources de stress rencontrées en estuaire, sont par exemple la présence de polluants et les variations de température ou de salinité. Leur effet se fait d'autant plus ressentir que la durée de migration est longue.

La traversée de l'estuaire constituant une phase de transition d'un milieu de forte salinité à un milieu où la salinité est faible voire nulle, la civelle passe d'un état d'hypo-osmorégulation (excrétion d'ions) à un état d'hyper-osmorégulation (absorption d'ions) (Wilson et *al.*, 2004). Durant leur métamorphose, les civelles subissent également des

modifications irréversibles permettant l'adaptation à l'eau douce, comme un changement de la structure de leur tube digestif (Ciccoti et *al.*, 1993 ; Rodriguez et *al.*, 2005). L'adaptation à l'eau douce est également permise par la diminution de l'expression de protéines associées à une excrétion active d'ions, telles que la Na⁺/K⁺-ATPase (Wilson et *al.*, 2004, 2007a), par une diminution des cellules à ions chlorures riches en mitochondries (Wilson et *al.*, 2004, 2007a) et par une modification de la teneur en eau (Wilson et *al.*, 2007a,b). Le coût énergétique d'une telle adaptation à l'eau douce chez la civelle demeure imprécis en partie à cause du manque de données sur l'osmolarité de la civelle lors de sa migration. Chez les autres espèces de poissons, le budget énergétique dédié à l'osmorégulation atteindrait 10 % du budget énergétique total de l'individu d'après des études récentes et même de 20 à plus de 50 % d'après les précédentes (synthèse dans Bœuf et Payan, 2001). A 12 °C, un transfert brutal de civelles d'une salinité de 20 à 0 psu serait à l'origine d'un stress physiologique sévère, appréciable par une diminution immédiate de 22 % du rythme de consommation d'oxygène (Kim et *al.*, 2006). Néanmoins, un tel stress métabolique ne serait pas ressenti au cours de la migration estuarienne en raison des changements cycliques de température dont l'influence sur la consommation d'oxygène inhibe celle de la salinité. D'un autre côté, des résultats expérimentaux ont démontré que la teneur en sodium corporelle est plus faible en eau douce (~55 µEq g⁻¹ masse fraîche) qu'en eau salée (~60 µEq g⁻¹ masse fraîche) (Wilson et *al.*, 2007b). De plus, si la leptocéphale est en équilibre osmotique avec l'eau de mer (Pfeiler, 1999), son osmolarité varie de 483 à 1057 mOsm kg⁻¹ durant la première phase de sa métamorphose à de 500 à 650 mOsm kg⁻¹ durant la seconde. En rapprochant son osmolarité de celle de l'eau douce, la civelle minimiserait les coûts nécessaires liés à l'osmorégulation.

Au stade civelle, il reste cependant possible que des différences de capacité d'adaptation à la salinité existent entre les individus et soient à l'origine de dépenses énergétiques plus ou moins fortes. Le second objectif a donc été d'investiguer l'influence de la salinité sur la perte d'énergie et d'essayer de mettre en évidence un effet plus ou moins fort de ce facteur en fonction de la propension à migrer de civelles.

Dans cette étude, la perte d'énergie en individuel n'a pas pu être comparée par l'utilisation du pourcentage de masse sèche qui, comme déjà évoqué, ne permet pas de réaliser un suivi individuel à différents pas de temps. La perte de masse fraîche a été choisie comme indicateur de la perte d'énergie. De plus, dans le cadre de l'expérience, les individus sont maintenus en stabulation individuellement, sans alimentation et dans des conditions non

propices au déplacement, les pertes de masse fraîche observées ont donc été considérées comme reflétant une dépense liée au métabolisme standard.

3.2. Article 3 : Propension des civelles à migrer et coûts énergétiques : est-ce que l'osmorégulation est fortement impliquée ?

Résumé en français

Les études réalisées durant les dix dernières années ont montré que l'anguille était un thalassotoque facultatif et ont décrit différents patrons de migration. L'origine des différences de comportement migratoire au sein des populations d'anguille n'est pas claire. Les premières études supportent le rôle de la teneur en énergie chez les jeunes stades. La présente étude a pour but de mieux comprendre l'origine des différences de teneur en énergie chez les civelles présentant des patrons de migration différents et de comparer l'influence de la salinité sur le développement de ces individus. Des civelles (*Anguilla anguilla* L.) capturées sur la côte Atlantique ont été triées en fonction de leur réponse au signal crépusculaire et donc en fonction de leur propension à migrer (civelles M⁺ ou M⁻). Ensuite, les poissons ont été placés individuellement à différentes salinités (0, 10 ou 30‰) pendant 28 jours, dans des petits containers équipés d'abris. La masse fraîche et le stade pigmentaire des individus ont été déterminés aux jours 1 et 28. De plus, la masse sèche et le pourcentage de masse sèche ont été mesurés sur un sous-échantillon de 30 civelles choisies au hasard au jour 1 et sur tous les poissons au jour 28. Quelle que soit la date considérée, aucune différence significative de masse sèche et pourcentage de masse sèche n'a été observée entre les civelles M⁺ et M⁻. Néanmoins, quelle que soit la salinité, les civelles M⁻ ont perdu plus de masse fraîche que les M⁺. Cette plus forte perte de masse fraîche chez les civelles ayant une plus faible propension à migrer (M⁻) pourrait s'expliquer par un plus fort métabolisme standard et / ou une plus forte sensibilité aux conditions éventuellement stressantes liées à la captivité. Par contre, les résultats ne supportent pas de différence de dépense liée à la salinité entre civelles M⁺ et M⁻.

Article en préparation

Glass eel propensity to migrate and energetic costs: is osmoregulation highly involved?

S. Bureau du Colombier ^{1,2,*}, V. Bolliet ¹, P. Lambert ², A. Bardouet ¹

¹ Station d'Hydrobiologie INRA, UMR ECOBIOP INRA/UPPA, Quartier Ibarron, 64310 St Pée sur Nivelle, France

² CEMAGREF, Unité Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

Corresponding author. Tel.: +33 557 892 714; fax: +33 557 890 801

E-mail address: Sarah.Bureau-du-Colombier@bordeaux.cemagref.fr

Abstract

Studies realised during the last decade showed that eel catadromy is facultative and described different migratory patterns. The origin of the differences in migratory behaviour within eel populations is not clear. First studies support the role of energy content in young stages. The present work aimed to better understand the origin of the differences in energy content between glass eels showing different migratory behaviour, and to compare the influence of salinity on the ontogeny of these individuals. Glass eels (*Anguilla anguilla* L.) caught on the Atlantic coast were sorted according to their rheotactic response to the darkness signal, and thus to their propensity to migrate (M^+ or M^- fish). Then, fish were individually placed at different salinities (0, 10 or 30‰) for 28 days in small containers equipped with shelters. Individual wet weight and pigmentary stage were determined on Day 1 and Day 28. In addition, dry weight and percentage dry weight were measured on a sub-sample of 30 fish randomly chosen on Day 1, and on all fish on Day 28. No significant difference in dry weight and percentage dry weight was observed between M^- and M^+ fish at any of the tested dates. However, M^- fish lost more wet weight than M^+ fish, whatever the salinity. This higher weight loss in glass eels having lower propensity to migrate (M^-) might be explained by higher standard metabolism and/or higher sensitivity to possibly stressful conditions linked to captivity. On the other hand, results do not support any difference in expenditure linked to salinity between M^- and M^+ fish.

Key words: Glass eel; Metabolism; Migratory Behaviour; Ontogeny; Salinity

1. Introduction

Eels (*Anguilla* spp.) have been described as fish with catadromous life cycle. In the case of the European eel (*Anguilla anguilla* L.), individuals reproduce in one area, the Sargasso Sea. Leptocephalus larvae start a long travel across the Atlantic Ocean to join the continental shelf and metamorphose into glass eels. As a general scheme, they cross estuaries and join river area at the end of spring, where they grow for 3 to 20 years as yellow eels. Then, individuals start maturing and go back to the breeding site to reproduce and probably die.

However, studies realised during the last decade now agree that eel catadromy is facultative (Tsukamoto et al., 1998; Daverat et al., 2006), *i.e.* whereas some eels grow in river other complete their life cycle in marine or estuarine waters. This also means that at the glass eel stage, individuals do not necessarily migrate to fresh water. Mechanisms linked to these different migratory patterns are not clearly understood. Many factors might influence glass eel migratory behaviour, such as food availability, temperature, density, competition, predation, and also fish physiology. Indeed, Bureau du Colombier et al. (2007a) showed that energy content might influence glass eel migratory behaviour. Furthermore, Edeline (2007) considers eel diadromy as a threshold reaction norm to an individual's energetic status. When individuals undertake estuarine migration, they are in the course of metamorphosis. Among other things, glass eels become more and more pigmented (Elie et al., 1982), do not feed or very little (Charlon and Blanc, 1983; Desaunay and Guerault, 1997; Bardonnnet and Riera, 2005) and decrease in size and weight (Schmidt, 1909; Tesch, 2003). To complete their migration, glass eels mainly rely on energy accumulated during larval oceanic migration. In experimental conditions, Rodriguez et al. (2005) observed that starved glass eels reduce their activity level to decrease metabolic costs. To progress up to rivers, glass eels use the selective tidal stream transport (Jellyman, 1979; Gascuel, 1986), *i.e.* they take advantage of flood tide, which results in minimal energy expenditure (Weihs, 1978). Also, transition from marine to fresh waters during migration requires osmoregulation and thus additional energy expenditure. Several studies have suggested that low salinity of river water in comparison to sea water acts as an attractive cue during glass eels migration (Tosi et al., 1988, 1990). However, in experimental studies on glass eel salinity preference, attraction by fresh water was not obligatory, *i.e.* some glass eels did not choose to migrate towards fresh water (Tosi et

al., 1988, 1990; Edeline et al., 2005, 2006). Fish energy budget dedicated to osmoregulation remains under debate. It reaches 10% of the total energy budget according to recent studies but represents 20 to more than 50 % according to previous studies (reviewed in Boeuf and Payan, 2001). Even if glass eels are able to tolerate acute salinity changes (Wilson et al., 2004), differences in osmoregulation ability might exist between individuals and could influence migratory behaviour.

The aim of the present study is to investigate and compare changes in weight and pigmentary stages between glass eels belonging to groups more or less prone to migrate (further called M^+ and M^- fish) subjected during one month to three different salinity conditions. We hypothesise that the energetic costs of osmoregulation differs between M^- and M^+ fish, and thus could explain the observed differences in their propensity to migrate.

2. Materials and Methods

2.1. Fish collection

Glass eels were collected in January 2007 on the Atlantic coast (Molliet, South-Western France). At this site, individuals just begin their estuarine migration (catching at less than 50 m upstream from the coast line). Fishing took place by netting at night and during flood tide, *i.e.* in conditions favouring migration (Jellyman, 1977; Gascuel, 1986).

Thirty glass eels (control individuals, chosen at random) were anaesthetised by ice cooling (without direct contact with ice), weighted (Sartorius CP 153 balance, ± 1 mg), and frozen at -20°C for dry weight measurements after a lethal anaesthesia in clove oil. Other individuals (810) were placed in an experimental apparatus to be sorted out according to their activity level, and to a larger extent to their propensity to migrate (Bureau du Colombier et al., 2007a).

2.2. Description of the experimental apparatus

The experimental apparatus used in the present study is a flow-through flume composed of two parallel sections 10 m long, 1 m wide and 0.8 m high. The flume was subjected to a 12 L/12 D photoperiod with 30 min of dawn (7:00-7:30) and dusk (18:30-19:00). Light intensity was maintained at $27 \mu\text{W cm}^{-2}$ during the L period (day) and $0 \mu\text{W cm}^{-2}$ during the D period (night). Traps were disposed at the upstream and downstream ends of each section (Bardonnnet et al., 2003; Bureau du Colombier et al., 2007a,b).

The flume was filled with water up to a depth of 43 cm. For technical reason and in agreement with the high ability of glass eels to withstand salinity transfers (e.g. Wilson et al.,

2004; Crean et al., 2005), the behavioural test was realised in fresh water. Water temperature was maintained at $11.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ and water current at $8 \pm 1 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$. Two artificial shelter areas of 25 dm^2 were placed in each section.

2.3. Behavioural test

In the morning following their capture, 405 glass eels were released in each section of the flume and acclimatised for 24 h (no trapping). Then, trapping started for another 24 h cycle. Glass eels responding to the darkness signal (M^+ fish) were distinguished from those remaining sheltered during all the catching period (M^- fish) (see Bureau du Colombier et al., 2007a,b for more details).

2.4. Salinity influence test

After anaesthesia by immersion in a solution of $0.036 \text{ mL}\cdot\text{L}^{-1}$ clove oil, 120 M^- and 120 M^+ fish were weighed (Sartorius CP 153 balance, $\pm 1 \text{ mg}$), and their pigmentary stages were determined according to the multicriteria of Elie et al. (1982), which described 8 stages: VA, VB, VIA₀, VIA₁, VIA₂, VIA₃, VIA₄ and VIB, in order of increasing pigmentation. Thirty M^- fish and 30 M^+ fish were chosen at random and immediately frozen at -20°C for dry weight measurements. Other (2×90) individuals were used for further tests. Each glass eel was individually placed in a container (15 cm high, diameter: 8 cm) filled with 7 cm of fresh, brackish or sea water (respectively 0‰, 10‰ or 30‰) maintained at $11.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. For both types of glass eels (M^- and M^+ fish), individuals were split in three groups of 30 fish corresponding to each salinity treatment (*i.e.* 2 behaviours \times 3 treatments \times 30 individuals). Waters of different salinity were made from mineral water (“Source Centrale”) and artificial marine salt (“Zolux”).

Photoperiod was the same as during the behavioural test but light intensity was reduced to $1 \mu\text{W cm}^{-2}$ during the day. As shelter, one synthetic plant 3.5 cm high was placed in each container.

Glass eels were kept in such conditions for 28 days, without food. The first of these 28 days was termed Day 1 and the last one Day 28. Once a week, temperature and oxygen content were checked, as well as fish activity and mortality. In addition, 10% of water was carefully renewed in all containers according to salinity conditions.

On Day 28, glass eels were anaesthetised by immersion in a solution of $0.036 \text{ mL}\cdot\text{L}^{-1}$ clove oil (respecting the three salinity conditions), weighed (Sartorius CP 153 balance,

± 1 mg), and their pigmentary stages were determined. Then, they were killed by a lethal immersion and immediately frozen at -20°C waiting for dry weight measurements.

2.5. Dry weight measurements

All glass eels were individually dried (105°C for 24 h) and weighted (Precisia 40SM-200A balance, ± 0.1 mg) to calculate dry weight (DW) and percentage dry weight (%DW) as follows: %DW = (dry weight / wet weight) × 100.

2.6. Statistical analysis

Statistics were conducted using R software 2.5.0 version. Linear models associated to deviance analyses (Anova, type III) were carried out to test the effect of transfer to freshwater on glass eel wet weight, dry weight and percentage dry weight, as well as the link between these biometric data on Day 1 and fish behaviour (M^- / M^+). Furthermore, these tests were also used to check the role of salinity and of behaviour (M^- / M^+) on glass eel wet weight, dry weight, percentage dry weight and loss of wet weight measured after 28 days. For this last parameter (loss of wet weight) the interaction between salinity and behaviour was also considered. The influence of the date (Day1 / Day28) on dry weight and percentage dry weight was also tested. Loss of wet weight data were log-linearised to perform the subsequent linear model.

Pearson's chi-square test (χ^2) was used to compare pigmentary stages of M^- and M^+ fish on Day 28, and to test the effects of salinity and behavioural response in the flume on glass eel pigmentation process. Pigmentation process was assessed by the number of stages gained by each fish in 28 days. To respect conditions required to perform this last test, individuals that gained 3 and 4 pigmentary stages were pooled.

Differences were considered to be significant when $p < 0.05$.

3. Results

No mortality occurred during the behavioural and salinity tests.

3.1. Day 1

Pigmentary stages of glass eels used for the salinity influence test ranged from VA to VIA₀ with 94 % of VB.

Glass eels that underwent the behavioural test, *i.e.* individuals that spent 48 h in fresh water (M^- and M^+ fish), had similar wet weight (Figure 1A) and dry weight (Figure 1B), but significantly lower percentage dry weight (Figure 1C) than those directly weighted and frozen at the time of their arrival in the laboratory (control) (Table 1A). The experimental groups (salinity \times behaviour) formed after the behavioural test had similar wet weight (Table 1B). Furthermore, measurements made on the subsample of glass eels did not highlight any difference in dry weight and percentage dry weight between M^- and M^+ fish (Figure 1, Table 1C).

3.2. Day 28

Pigmentary stages of glass eels used for the salinity influence test ranged from VB to VIA₃ on Day 28 (Table 2). They were roughly equally distributed among VIA₀, VIA₁ and VIA₂ stages. Furthermore, there was no significant difference between M^- and M^+ fish (χ^2 , $p=0.58$), and no difference between salinities (χ^2 , $p=0.34$).

There was no significant difference in wet weight, dry weight and percentage dry weight between M^- and M^+ fish (Table 1D). Wet weight and dry weight did not differ between salinities (in order of increasing salinity, 304.6 ± 69.7 mg, 295.9 ± 64.0 mg and 302.6 ± 65.3 mg for wet weight, and 65.4 ± 17.2 mg, 65.3 ± 16.1 mg and 68.2 ± 17.1 mg for dry weight), but percentage dry weight was significantly affected by salinity (0‰: 21.3 ± 1.0 mg, 10‰: 21.9 ± 1.0 mg and 30‰: 22.4 ± 1.3 mg) (Table 1D).

3.3. Variations in body weight in 28 days

There were significant differences in dry weight between the sub-sample of glass eels frozen on Day 1 and glass eels frozen on Day 28. However, percentage dry weight did not differ (Table 1E). The loss of wet weight was around 32 mg (*i.e.* 10 % of the weight on average), and it was significantly higher in M^- fish than in M^+ fish (Table 1F) at all the salinities tested (Figure 2). The highest loss of weight was observed at the highest salinity (Table 1F, Figure 2) while the loss of wet weight was not significantly affected by the interaction between behaviour and salinity (Table 1F).

Individual data did not show any influence of behaviour or salinity on glass eel pigmentation process (χ^2 , $p=0.45$ and $p=0.13$, respectively).

4. Discussion

4.1. Glass eel sensitivity to salinity transfers

During the experiment, there was no mortality linked to the salinity transfer or to the 28 days spent in fresh, brackish or sea water. This result agrees with studies concluding that glass eels have a high ability to withstand salinity changes (Wilson et al., 2004; Crean et al., 2005). Lower percentage dry weight in glass eels having spent 48 h in the flume (fresh water) in comparison to control individuals (frozen as soon as they were received) can likely be explained by a passive entry of water in fresh water transferred glass eels. Such change in percentage water was also observed to a similar extent (1 %) by Wilson et al. (Fig. 1b, 2004), even if test failed to be significant, probably because of the sample size and/or the lower initial salinity (24‰ against 30‰ in our study). In addition, in this study, the percentage water remained constant between Day 1 and Day 7, which indicates that the change in water absorption is very quick and persists at least for 7 days (Wilson et al., 2004).

4.2. Propensity to migrate and costs linked to osmoregulation

In the present work, M^- fish lost more weight than M^+ fish in 28 days at all salinities, but the interaction between behaviour and salinity did not significantly affect the loss of weight. This suggests that differences between M^- and M^+ fish are similar whatever the salinity, which does not support the hypothesis of an influence of the energetic cost linked to osmoregulation on glass eel propensity to migrate.

4.3. Propensity to migrate and loss of weight

In a recent work, Bureau du Colombier et al. (2007a) linked migratory behaviour of glass eels caught in the middle of the estuary to energy content, by showing that M^- fish had less energy stores than M^+ fish. In contrast, the present study ran with marine glass eels sorted according to their propensity to migrate showed similar dry weight and percentage dry weight, suggesting that glass eel migratory behaviour is not linked to their energy content at their estuary entrance, but would rather appear during the estuarine migration. The higher loss of wet weight in M^- fish than in M^+ fish in 28 days whatever the salinity supports this hypothesis. Differences in the loss of wet weight between M^- and M^+ fish might result from (1) differences in the progress of metamorphosis, which seems unlikely as there was no difference in pigmentation between M^- and M^+ fish, (2) higher nocturnal activity in M^- fish, which is also unlikely in view of their absence of activity in the flume, (3) higher stress in M^-

fish, or (4) higher standard metabolism in M⁻ fish. Whatever the origin of this loss of weight, results suggest that glass eels less prone to migrate might also be more prone to loose weight.

4.4. Influence of salinity on glass eel loss of weight and pigmentation

Present results highlight an effect of salinity on glass eel loss of weight. Indeed, while no obvious difference was observed between fresh and brackish waters, the highest loss of wet weight was observed at the highest salinity (30‰). Such differences seem to be linked to differences in water content, but complementary studies involving measurements of fish osmolarity are required to fully understand this result.

On the other hand, results did not underline any influence of salinity on glass eel pigmentation, whereas previous works (Lecomte-Finiger, 1985; Briand et al., 2005) concluded in a slower pigmentation at high salinity. The number of fish used in our study and the length of the experiment might have hidden part of these differences. However, to our knowledge, this is the first study monitoring pigmentary stages at the individual level. Above all, it highlighted a high disparity at the individual level. If 84 % of the fish gained from 1 to 3 pigmentary stages in 28 days, 11 % exhibited no change whereas 5 % gained 4 pigmentary stages during the same time.

5. Conclusion

Our study suggests that glass eel osmoregulatory ability is not strongly related to estuarine migration. In addition, present results show that, whatever the salinity, glass eels less prone to migrate lost more weight than the others. This suggests that individuals prone to loose energy, possibly because of a high standard metabolism, might choose to settle at sea or in the estuary.

Acknowledgments

The authors thank Jean-Christophe Aymes, Emmanuel Huchet, Michel Parade and Jacques Rives for their technical assistance, and Jacques Labonne and Laurent Beaulaton for their help in GLM interpretation.

References

- Bardonnet, A., Riera, P., 2005. Feeding of glass eels (Anguilla anguilla) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 63, 201-209.
- Bardonnet, A., Dasse, S., Parade, M., Heland, M., 2003. Study of glass-eels movements in a flume in relation to nyctimeral changes. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 368, 9-20.
- Bœuf, G., Payan, P., 2001. How should salinity influence fish growth? *Comp. Biochem. Physiol.* 130C, 411-423.
- Briand, C., Fatin, D., Ciccoti, E., Lambert, P., 2005. A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel (Anguilla anguilla) pigmentation development. *J. Fish Biol.* 67, 993-1009.
- Bureau du Colombier, S., Bolliet, V., Lambert, P., Bardonnet, A., 2007a. Energy and migratory behavior in glass eels (Anguilla anguilla). *Physiol. Behav.* 92, 684-690.
- Bureau du Colombier, S., Bareille, G., Lambert, P., Bolliet, V., Bardonnet, A., 2007b. Micro-pollutant content in Anguilla anguilla glass eels and relationship with migratory behaviour. *Vie Milieu* 57(4),223-227.
- Charlon, N., Blanc, J.M., 1983. Etude des civelles d'Anguilla anguilla L. dans la région du bassin de l'Adour. 2. Régime alimentaire et variations de quelques caractéristiques biochimiques en cours de migration. *Arch. Hydrobiol.* 98(2), 240-249.
- Crean, S.R., Dick, J.T.A., Evans, D.W., Rosell, R.S., Elwood, R.W., 2005. Survival of juveniles European eels (Anguilla anguilla), transferred among salinities, and developmental shifts in their salinity preference. *J. Zool. Lond.* 266, 11-14.
- Daverat, F., Limburg, K.E., Thibault, I., Shiao, J.C., Dodson, J.D., Caron, F., Tzeng, W.-N.; Iizuka, Y., Wickström, H., 2006. Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate species Anguilla anguilla, A. japonica and A. rostrata. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 308, 231-241.
- Desaunay, Y., Guerault, D., 1997. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. *J. Fish Biol.* 51(A), 317-339.
- Edeline, E., 2007. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 341, 229-232.
- Edeline, E., Dufour, S., Elie, P., 2005. 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 behaviour. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*

331(2), 217-225.

- Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I., Charlon, N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'Anguilla anguilla L. (Poisson téléostéen anguilliforme). *Vie Milieu* 32(3), 149-157.
- Gascuel, D., 1986. Flow-carried and active swimming migration of the glass eel (Anguilla anguilla) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgol. Meeresunters* 40, 321-326.
- Jellyman, D.J., 1977. Invasion of a New Zealand freshwater stream by glass-eels of two Anguilla spp. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* 11, 193-209.
- Jellyman, D.J., 1979. Upstream migration of glass-eels (Anguilla spp.) in the Waikato River. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* 13(1), 13-22.
- Lecomte-Finiger, R., 1985. Evolution morphométrique et énergétique de la civelle (Anguilla anguilla L., 1758) en Méditerranée au cours de sa pigmentation. *Vie Milieu* 35(2), 87-92.
- Rodriguez, A., Gisbert, E., Castello-Orvay, F., 2005. Nutritional condition of Anguilla anguilla starved at various salinities during the elver phase. *J. Fish Biol.* 67, 521-534.
- Schmidt, J., 1909. Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel (Anguilla vulgaris Turt.). *Medd Komm Havunders Ser Fisk* 3, 1-17.
- Tesch, F.-W., 2003. *The eel*. 5th ed. Blackwell publishing, Oxford.
- Tosi, L., Sala, L., Sola, C., Spampanato, A., Tongiori, P., 1988. Experimental analysis of the thermal and salinity preferences of glass eels, Anguilla anguilla (L.), before and during the upstream migration. *J. Fish Biol.* 33, 721-733.
- Tosi, L., Spampanato, A., Sola, C., Tongiori, P., 1990. Relation of water odour, salinity and temperature to ascent of glass-eels, Anguilla anguilla (L.): a laboratory study. *J. Fish Biol.* 36, 327-340.
- Tsukamoto, K., Nakai, I., Tesch, W.-V., 1998. Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396, 635-636.
- Weihls, D., 1978. Tidal stream transport as an efficient method for migration. *J. Cons. CIEM* 38, 92-99.
- Wilson, J.M., Antunes, J.C., Bouça, P.D., Coimbra, J., 2004. Osmoregulation plasticity of the glass eel of Anguilla anguilla: freshwater entry and changes in branchial ion-transport protein expression. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 432-442.

Table 1. Results of the deviance analyses (ANOVA, type III) linked to all the linear models that were tested. d. f. means degree of freedom, F represents the value given by the Fisher's test and $\text{Pr}(>F)$ is the corresponding p-value. 48 h FW fish corresponds to the sub-sample of glass eels that spent 48 h in fresh water without being subjected to the behavioural test.

	Factor to explain	Effect	d. f.	F	Pr(>F)
A	Wet weight	Transfer to fresh water	1, 89	0.00	0.944
	Dry weight	Transfer to fresh water	1, 89	0.72	0.398
	Percentage dry weight	Transfer to fresh water	1, 89	20.09	<0.001
B	Wet weight on Day 1	Behaviour	1, 179	0.77	0.381
		Salinity	2, 179	0.75	0.476
C	Dry weight (48h FW fish)	Behaviour	1, 59	0.01	0.927
	Percentage dry weight (48h FW fish)	Behaviour	1, 59	1.15	0.288
D	Wet weight on Day 28	Behaviour	1, 179	0.10	0.755
		Salinity	2, 179	0.28	0.755
	Dry weight on Day 28	Behaviour	1, 179	0.03	0.863
		Salinity	2, 179	0.58	0.558
	Percentage dry weight on Day 28	Behaviour	1, 179	0.01	0.931
		Salinity	2, 179	14.07	<0.001
E	Dry weight	Date	1, 239	6.38	0.012
	Percentage dry weight	Date	1, 239	0.54	0.463
F	Loss of wet weight in 28 days	Behaviour	1, 179	16.87	<0.001
		Salinity	2, 179	3.35	0.037
		Interaction between Behaviour and Salinity	2, 179	2.19	0.115

Table 2. Number of glass eels per pigmentary stage on Day 28, in the case of M^- and M^+ fish, and at each salinity (i.e. 0, 10 and 30‰).

		VA	VB	VIA₀	VIA₁	VIA₂	VIA₃	Total
0‰	M^- fish	0	3	8	6	10	3	30
	M^+ fish	0	2	8	4	13	3	30
10‰	M^- fish	0	1	11	7	10	1	30
	M^+ fish	0	3	11	6	8	2	30
30‰	M^- fish	0	4	11	9	5	1	30
	M^+ fish	0	5	10	4	11	0	30

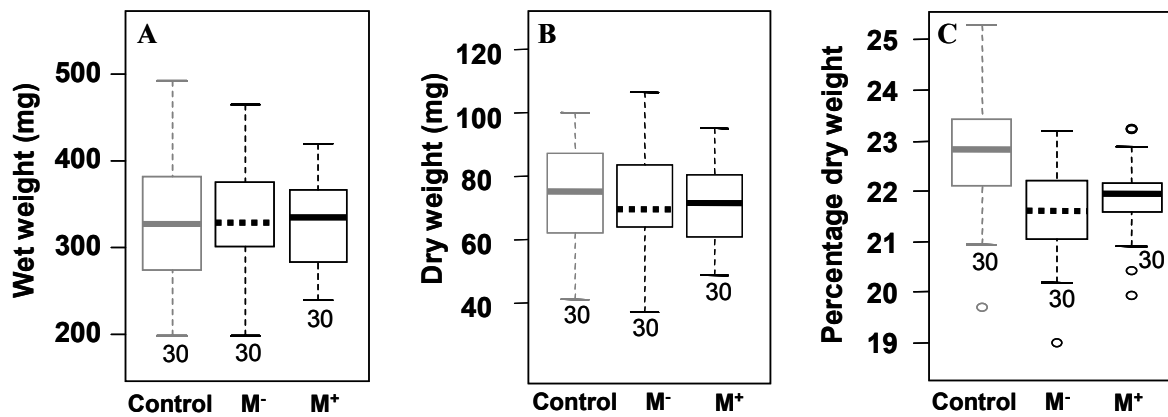


Fig. 1. Wet weight (mg) (A), dry weight (mg) (B) and percentage dry weight (C) of glass eels frozen as soon as received (Control, grey plot), and of M⁻ fish (black plot, dotted median) and M⁺ fish (black plot, continuous median) on Day 1. Box plots show the median, first and third quartiles as well as extreme values and outliers. The number of individuals is indicated under each box plot.

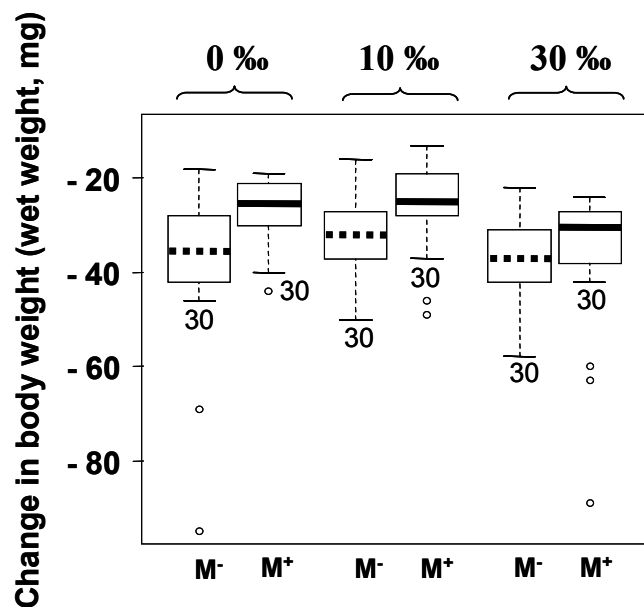


Fig. 2. Variation in the wet weight (mg) of M⁻ fish (dotted median) and M⁺ fish (continuous median) of each salinity group (0, 10 and 30‰) in 28 days. Box plots show the median, first and third quartiles as well as extreme values and outliers. The number of individuals is indicated under each box plot.

4. Relation entre appétit des civelles et comportement migratoire

4.1. Présentation des travaux

Chez la civelle, la différenciation de teneur en énergie entre les individus présentant des patrons de migration différents a été attribuée à des différences de dépenses d'énergie, possiblement liées au métabolisme des individus et à leur sensibilité au stress. En raison des plus fortes dépenses auxquelles elles sont sujettes, les civelles ayant une plus forte propension à se sédentariser auraient intérêt à reprendre leur alimentation dès que possible. De plus, ces individus pourraient être des civelles qui privilégient la reprise d'alimentation au déplacement.

Le comportement alimentaire de la civelle est très discuté. Si les études de contenus stomacaux ont menés certains auteurs à considérer que la civelle ne s'alimentait qu'à un stade très avancé (Elie, 1979 ; Charlon et Blanc, 1983), des travaux récents basés sur une étude isotopique ont mis en évidence une alimentation chez des jeunes stades de civelles (Bardonnet et Riera, 2005), ce qui suggère des variations individuelles de comportement alimentaire chez la civelle.

Le but initial de cette étude a été de vérifier l'hypothèse que les civelles avec une faible propension à migrer étaient le plus aptes à se sédentariser et reprendraient donc leur alimentation plus rapidement que les autres. En d'autres termes, ces travaux ont cherché à savoir si des différences de comportement alimentaire pouvaient être en partie corrélées à la plus ou moins forte propension à migrer des individus. Ces travaux se sont également intéressés à la comparaison du gain d'énergie permis par la reprise d'alimentation chez les civelles présentant des patrons de migration différents.

Compte tenu de l'impossibilité d'utiliser le pourcentage de masse sèche comme indicateur de la teneur en énergie dans le cadre de cette étude impliquant un suivi, la masse fraîche des civelles a été considérée. Les variations de masse fraîche ont donc été utilisées comme indicateur de la croissance des individus.

4.2. Article 4 : Le comportement alimentaire est-il lié à la propension à migrer chez la civelle ?

Résumé en français

Des études ont montré que la diadromie est facultative chez l'anguille et que les divergences migratoires pourraient apparaître durant la migration estuarienne des civelles. L'origine des différences de comportement migratoire parmi les civelles demeure obscure mais les premières évidences soutiennent le rôle du statut énergétique et thyroïdien des individus. Même si la migration des civelles est généralement associée à une période de jeûne, certaines civelles pourraient s'alimenter. Une expérimentation a été réalisée pour comparer les niveaux d'alimentation de civelles triés expérimentalement en fonction de leur propension à migrer. Dans le cas des poissons alimentés, le niveau d'alimentation et le gain de poids étaient plus forts chez les civelles ayant une forte propension à migrer (M^+) que chez celles ayant une faible propension à migrer (M^-). Par contre, dans le cas des poissons non alimentés (poissons témoin), aucune différence significative relative à la variation du poids corporel n'a été observée. Les civelles M^- avaient initialement un plus faible pourcentage de masse sèche que les M^+ , ce qui suggère un lien entre appétit, propension à migrer et teneur en énergie. Le rôle joué par les signaux endocriniens sur ces processus est discuté. Chez les poissons, les hormones thyroïdiennes contribuent au contrôle de la croissance et du développement. De plus, elles jouent un rôle dans la métamorphose des poissons plats et des leptocéphales et semblent impliquées dans le comportement migratoire des saumons et civelles. Ainsi, elles constituent un bon candidat qui promouvrait la propension à migrer et le développement du système digestif. Cependant, leur rôle dans le contrôle hormonal de la consommation d'aliments reste vague.

Le fort et brutal déclin des abondances de civelles observé depuis les années 80 pourrait en partie être expliqué par des changements de productivité océanique. Si c'est le cas, il pourrait être accompagné par une diminution des réserves énergétiques des civelles. La capacité de reprendre son alimentation au cours de la traversée de l'estuaire pourrait représenter un sérieux avantage afin de maintenir des niveaux d'énergie compatibles avec la migration.

Article sous presse (*Estuarine Coastal and Shelf Science*)

Is feeding behaviour related to glass eel propensity to migrate?

Sarah Bureau du Colombier ^{1,2,*}, Patrick Lambert ², Agnès Bardouet ¹

¹ Station d'Hydrobiologie INRA, UMR ECOBIOP INRA/UPPA, Quartier Ibarron, 64310 St Pée sur Nivelle, France

² CEMAGREF, Unité Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

* Corresponding author. Tel.: +33 557 892 714; fax: +33 557 890 801

E-mail address: Sarah.Bureau-du-Colombier@bordeaux.cemagref.fr

Abstract

Several studies showed that eel diadromy is facultative and that migratory divergences may appear during glass eel estuarine migration. Origin of the differences in migratory behaviour among glass eels remains unclear but first evidences support the role of individual energetic and thyroidal status. Even if starvation usually is associated to glass eel migration, feeding seems to occur in some glass eels. The aim of the present study was to investigate feeding behaviour and glass eel growth in relation to propensity to migrate. Feeding rate and weight gain were higher in fish having a high propensity to migrate (M^+ fish) than in fish having a low propensity to migrate (M^- fish) in fed glass eels, whereas no clear difference in the variation in body weight was observed among unfed fish (controls). M^- fish had initially lower percent dry weight than M^+ fish, which suggests a link between appetite, propensity to migrate, and energy content. We discuss about the role played by endocrine signals on these processes. In fish, thyroid hormones contribute to the control of growth and development. In addition, they play a role in flatfish and leptocephalus metamorphosis and appear to be involved in smolt and glass eel migratory behaviour. As such, they represent a good candidate which would promote propensity to migrate and digestive system development. However, their role in the hormonal control of food intake remains vague.

The large and sharp decline in glass eel abundances observed since the 80's could partly be explained by changes in ocean productivity. If so, it could be accompanied by a decrease in

glass eel energy stores. Then, the ability to resume feeding in the course of the estuarine crossing would represent a serious advantage to maintain energy levels compatible with migration.

Key words: *Anguilla anguilla*; feeding; glass eel; migratory behaviour; physiology

1. Introduction

The European eel *Anguilla anguilla* is traditionally viewed as a catadromous species reproducing in the Sargasso Sea and growing in rivers of the Atlantic East coast (from Iceland to North Africa). After birth, larvae cross the Atlantic Ocean to reach the continental shelf where they metamorphose into glass eels. Glass eels use selective tidal stream transport (mainly during darkness) to migrate up rivers with minimal energy expenditure. Individuals grow for 3 to 20 years in rivers, begin their maturation, and return to the breeding area to reproduce and presumably die.

However, recent studies using otoliths microchemistry have evidenced that eel catadromy is facultative, by showing that some yellow eels complete their growth without ever reaching fresh water (Tsukamoto et al., 1998; Daverat et al., 2006). Absence of migration toward freshwater suggests divergences in migratory behaviour in the tidal area, i.e. some glass eels would migrate upstream when other individuals would settle in marine waters or in estuary. Factors controlling these different migratory patterns are not fully understood, but energy content (Bureau du Colombier et al., 2007; Edeline, 2007) and thyroidal status (Edeline et al., 2004, 2005a) of glass eels seem to be involved. According to Edeline et al. (2004) fish which settle in the estuary (glass eels remaining on the bottom during flow tide) had lower thyroid hormone levels than fish caught during the ebb or flow tides. Then, a link between the hormonal control (mainly thyroid), the energetic status of fish and their propensity to migrate may exist.

During estuarine migration, glass eels are in the course of metamorphosis. They undergo numerous changes among which production of thyroid hormones which are highly implicated in the process of metamorphosis (Callamand and Fontaine, 1942; Yamano et al., 2007). Externally, start of pigment process (Vilter, 1945; Elie et al., 1982) and decrease in size and weight (Charlon et Blanc, 1983; Desaunay and Guerault, 1997) have been largely reported. In addition, their musculature evolves (Vilter, 1945; Willemse and Lieuwma-Noordanus, 1984), their swim bladder spread (Zwerger et al., 2002), and teeth and digestive tract progressively

develop (Vilter, 1945). From stomach analyses most authors concluded that glass eels do not eat during estuarine migration and only restart feeding at stages VIA₂-VIA₃ (Charlon and Blanc, 1983). However, glass eels do not use all flow tides to progress (one among six on average, according to Beaulaton and Castelnaud, 2005), and stomach analyses are carried out on fish caught in the water column in the course of their upstream progression with the flow tide. Thus, stomach emptiness during waiting periods on the bottom remains unverified. In addition, stable isotope analysis showed that 15 % of European glass eels had fed in the estuary (Bardonnnet and Riera, 2005). This finding highlights differences in feeding behaviour among glass eels.

The present study aims to evaluate possible relationships between European glass eel migratory behaviour, subsequent feeding behaviour and somatic growth. Glass eels were caught by professional fishermen using pushed nets at the limit of the saline tidal limit. These glass eels had thus realised about half way between their estuary entrance and the estuarine flow tidal limit. The question is whether there is some internal mechanism linking together propensity to migrate, energy, ontogeny (assessed thanks to the development of pigmentation) and feeding resumption.

2. Methods

2.1. Fish collection

Glass eels were collected in January 2007, 21 km from the mouth of the Adour estuary (Urt, South-Western France, 43°28' N, 1°17' W), i.e. half way between the estuary mouth and the upstream limit of tidal influence. Water salinity was ≤ 0.5 . Individuals were caught by commercial fishermen by pushing a net at night during flood tide, that is in conditions favouring migration (Jellyman, 1977; Gascuel, 1986). Hence glass eels captured in this way can be considered as migrant. On the morning following their collection, glass eels were placed in an experimental apparatus to be sorted according to their propensity to migrate with the flow or to remain sedentary (Bureau du Colombier et al., 2007).

2.2. Behavioural sorting

The experimental apparatus used for behavioural sorting was a flow-through flume. It is an annular structure composed of two parallel sections 10 m long, 1 m wide and 0.8 m high. Shelters were arranged in each section and traps were placed at the upstream and downstream

ends of each section. The flume was filled with tap water up to a depth of 43 cm, water temperature was maintained at 11.5 ± 0.5 °C and current speed at 8 ± 1 cm s⁻¹.

The two main mechanisms synchronising glass eel estuarine migration are tidal flow (Jellyman, 1979; Gascuel, 1986) and variation in light intensity (Jellyman, 1977; Gascuel, 1986). Captures of glass eels were showed to be negatively correlated to light intensity (de Casamajor et al., 1999), which is also effective in estuaries such as the Mediterranean where the influence of tide is low. Hence, we confidently trust in a correlation between the response of glass eels to dusk and their propensity to migrate, and used variation in light intensity to trigger glass eel migration in the flume. Furthermore, in the flume, Bardonnet et al. (2005) already showed that a decrease in light intensity immediately trigger mass movement with the flow in some glass eels while others remain hidden until the end of the experiment.

The behavioural test was performed on a total of 490 fish (245 per section). Glass eels were subjected to a 12 L / 12 D photoperiod with 30 min of dawn (7:00–7:30) and dusk (18:30–19:00). Light intensity was maintained at $27 \mu\text{W cm}^{-2}$ during the L period (day) and $0 \mu\text{W cm}^{-2}$ during the D period (night). Glass eels were acclimatized to the flume conditions for 24 h (closed traps), after which traps were opened and regularly checked for 24 h (more details in Bureau du Colombier et al., 2007). In the present study, glass eels caught in response to dusk in downstream traps were designated as “M⁺ fish” and fish not trapped at the end of the catching period were carefully caught by netting and categorised as “M⁻ fish”. Individuals caught in the upstream or downstream traps outside the peak of capture were not taken into account.

The day corresponding to the end of the behavioural test in the flume is termed Day 1 (D1, see time schedule, Fig. 1).

2.3. Preliminary measurements

After the behavioural sorting, 164 fish were classified as M⁺ (33 %) and 219 as M⁻ (45 %). On Day 1, 144 M⁺ fish and 144 M⁻ fish were anaesthetised by immersion in a solution of 0.036mL.L^{-1} clove oil, and weighed to ± 1 mg. Their pigment stages were determined according to the criteria of Elie et al. (1982), which described 8 stages: VA, VB, VIA₀, VIA₁, VIA₂, VIA₃, VIA₄ and VIB, in order of increasing pigmentation. In various fish species, it was reported that percent dry weight is closely linked to energy content (Weatherley and Gill, 1983; Van Pelt et al., 1997; Azevedo et al., 2004). To compare energy content of M⁻ fish and M⁺ fish, 32 individuals of each of these two groups were chosen at random and used for dry

weight measurements and percent dry weight (%DW) calculations ($\%DW = (\text{dry weight} / \text{wet weight}) \times 100$). Other individuals (112×2) were used for feeding tests.

2.4. Feeding trials

Fourteen groups of 16 glass eels (chosen at random) were formed: seven groups of M^- fish and seven groups of M^+ fish. They were placed in separate aquaria 50 cm long, 25 cm wide and 30 cm high. Each aquarium was filled with tap water to 15 cm depth. Water was re-circulated through a filter and a UV light, and temperature was maintained at 11 ± 0.5 °C. As shelter, 4 artificial plants 10 cm high (resembling *Elodea*) were placed at equal distances on the bottom of each aquarium. Aquaria were subjected to a 12 L / 12 D photoperiod with 30 min of dawn (7:00-7:30) and dusk (18:30-19:00). Light intensity was maintained at $5 \mu W \text{ cm}^{-2}$ during the L period (day) and $0 \mu W \text{ cm}^{-2}$ during the D period (night). Black walls surrounded each aquarium to isolate glass eels from the outside, avoiding any disturbance linked to external movements.

Glass eels were kept under these conditions up to the start of feeding (Day 9). Three aquaria of M^- and three of M^+ fish were kept unfed throughout the experiment (control groups). Four aquaria of M^- and M^+ fish were fed daily with live Chironomidae larvae for 16 days (once a day, at 10:00) (Period 1, Fig. 1). Feeding was suspended on Day 25 and 26. On Day 27, fish were anaesthetised, weighed, and their pigment stages were determined. Feeding was restarted on Day 9 and continued for 16 additional days (Period 2). After this period, glass eels were left again without food for two days, and finally anaesthetised on Day 47 for weight measurement and pigment stage determination. Variations in wet body weight per aquarium for the first and second feeding periods were calculated by subtracting the mean wet weight of glass eels from each aquarium on Day 27 from the one on Day 1, and the mean wet weight on Day 47 from the one on Day 27.

The number of Chironomidae larvae provided each day was precisely counted. Larvae not consumed after 2 h were removed from aquaria and their number subtracted to calculate glass eel feeding rate per day for each aquarium. To start, 16 larvae (one per fish) were given to each of the eight fed aquaria. The ration was increased by 8 larvae per day per aquarium, each day following the consumption of all the prey in at least one aquarium. Larvae used during the first 16 days of feeding weighed between 1.5 and 3.0 mg. At the end of Period 1, consumption was so high that it became difficult to count all larvae, so for Period 2 the size of the larvae was increased (weight: 3.0 to 4.5 mg). At the beginning of Period 2, 16 larvae were

given to each aquarium. On subsequent days the ration was increased according to the same protocol in Period 1.

Every day, before feeding, glass eel excrements were removed from each aquarium and temperature as well as mortalities were checked. Dead or dying individuals were removed.

2.5. Statistical analysis

All analysis was conducted using R software (2.5.0 version). We performed linear models to test if initial wet weight differed between treatments (M^- / M^+ fish, fed / unfed), if variations in body weight (expressed in percent body weight loss) differed between treatments (M^- / M^+ fish, fed / unfed) according to time, if feeding rates differed according to behaviour (M^- fish / M^+ fish) and according to time, and if percent dry weight on Day 1 differed according to glass eel behaviour (M^- fish / M^+ fish). Relationships between variation in body weight and mortality, as well as larvae consumption and mortality, were tested in the same way. Deviance analyses (Anova, type III) were performed in all these models.

Differences in pigment stages between M^- and M^+ fish were tested using Pearson's chi-square test (χ^2). To suit conditions required to realise the χ^2 , VIA₂ and VIA₃ stages, as well as VIA₄ and VIB stages, were pooled.

Differences were considered to be significant at $p < 0.05$.

3. Results

3.1. Wet weight and feeding data

On Day 1, glass eels weighed 340 mg on average (Table 1), and differences between the 4 treatments (M^- / M^+ fish, fed / unfed) were not significant (Table 2A).

Over the entire feeding trial (Period 1 + Period 2), mean wet weight decreased in all aquaria. Weight loss (%) was greatest in unfed fish, 17 to 25 % (Fig. 2). Unfed fish lost more wet weight than fed fish only in the case of M^+ fish (Fig. 2 and Table 1B, interaction behaviour*feeding: $p = 0.007$). In fed glass eels, one would expect losses to be greatest in aquaria that fed the least. However, the aquarium with greatest weight loss (M_2^-) showed the greatest food consumption (Fig. 2, Table 1). This outlying data point explains why the difference in larvae consumption between M^- and M^+ fish was not significant in the deviance analysis when the whole feeding trial was considered (Table 1C).

In Period 1, food consumption in M^- aquaria was significantly lower than in M^+ aquaria (Fig. 3 and Table 1C). During that Period, the loss of weight was higher in fed M^- fish than in

fed M⁺ fish (Fig. 4 and Table 1B, interaction behaviour*feeding: $p = 0.011$). However, no significant difference in the variation in body weight was observed between fed and unfed aquaria (Table 1B).

During Period 2, food consumption in M⁻ aquaria did not significantly differ from M⁺ aquaria (Table 1C). The gain in wet weight was higher in M⁺ aquaria than in M⁻ aquaria (Fig. 4 and Table 1B, interaction behaviour*feeding: $p = 0.021$). Most of the fed aquaria stopped to lose weight (Fig. 4) and a significant difference in the variation in body weight was observed according to feeding treatment (Table 1B). Unfed controls continued to lose weight although at a lower rate than during Period 1 (Fig. 4).

3.2. Pigment stages

Glass eel pigment stages ranged from VB to VIA₃ on Day 1, from VIA₂ to VIA₄ on Day 27, and from VIA₂ to VIB on Day 47 (Fig. 5). There was no significant difference in pigment stages between M⁻ and M⁺ fish either on Day 1 or on Day 27. On Day 47, no significant difference was observed among fed glass eels, but among the unfed controls, M⁻ fish showed significantly less advanced stages than M⁺ fish.

3.3. Mortality

Total mortality reached 8 % (4 % during each Period, Table 1). However, it was not significantly related to variation in body weight or to feeding rate (Table 1D).

3.4. Percent dry weight

Measurements made on the sub-sample of glass eels obtained on Day 1 showed lower percent dry weight in M⁻ fish than in M⁺ fish (Table 1E), with respectively 22.07 ± 1.02 % and 22.70 ± 0.89 %.

4. Discussion

In unfed aquaria, M⁻ and M⁺ fish showed very similar patterns in body weight variation according to time. Both groups of fish lost more weight during Period 1 compared to Period 2, which might be due to an additional period of 9 non-feeding days, i.e. the measurement period was longer (27 vs. 20 days).

M⁻ and M⁺ fish in unfed controls differed in their pigment stages after 1.5 months in the laboratory. As this difference was observed in unfed controls only, this could suggest that in

the absence of feeding, ontogenesis is slower in M^- than in M^+ fish. Such difference might be explained by fish hormonal status. Indeed, thyroid hormones are known to regulate fish growth and metamorphosis (Yamano et al., 1991; Power et al., 2001; Brown, 1997) and particularly glass eel pigmentation (Jegstrup and Rosenkilde, 2003). Recent studies also provide evidence that thyroid hormones are involved in glass eel migration (Edeline et al., 2004, 2005a). Lower level of thyroid hormones in M^- fish might explain their slower development and their lower propensity to migrate.

In all fed aquaria, a loss in weight was observed during Period 1. Weight losses at the beginning of glass eel feeding in experimental studies have previously been reported by other authors (e.g. Elie and Daguzan, 1976; Lecomte-Finiger, 1985; de Silva et al., 2001), and are thought to be related to the physiological demands of metamorphosis and adaptation to a new environment (Appelbaum et al., 1998). In the present work, weight gains were observed during Period 2 in all M^+ aquaria and in only one M^- aquarium. In addition, over the entire experiment, M^- fish lost more weight than M^+ fish. These differences in weight gains can partly be explained by differences in feeding rate.

M^+ fish consumed more prey than M^- fish during Period 1. Differences in food consumption might be attributed to differences in the process of metamorphosis. Both groups had similar pigment stages at the end of Period 1 but differences might be due to differential development of fish digestive tract. Indeed, when some authors consider that the speed of development of the digestive system tends to be linked to the progress of pigmentation (Strubberg, 1913; Bertin, 1956), Jegstrup and Rosenkilde (2003) observed substantial variability in the digestive tract development according to pigment stage. Furthermore, isotopic studies showed that some glass eels could ingest and metabolise food from the stage VB (Bardonnet and Riera, 2005), which confirms that pigment and digestive tract development are not closely linked in the course of the metamorphosis process. So, M^- fish might be individuals with a lower appetite and / or a less developed digestive system. Millot et al. (2008) suggest that feeding motivation disturbances may be a relevant indicator of fish welfare. So, we cannot exclude the possibility that higher sensitivity to stress in M^- fish explains their lower feeding rates.

During Period 2, differences in food consumption between M^- and M^+ fish were less obvious. The four aquaria of M^+ fish followed similar feeding patterns, but feeding rates of the M^- aquaria diverged substantially. Indeed, two aquaria of M^- fish continued to eat less than M^+ aquaria, whereas the two others caught up with or surpassed the feeding rate of M^+

glass eels. This variation among M^- aquaria reduced the amplitude of differences between M^+ and M^- aquaria. There is no ready explanation for such differences. Social interactions can lead to group effects in behaviour (Clayton, 1978; Bolliet et al., 2001). It is possible that our sorting protocol may have mis-classified some fish with a high propensity to migrate as M^- fish, and the behaviour of these fish may have encouraged others to feed.

Another divergence in the M^- aquaria concerns the relation between feeding rate and variation in body weight. Indeed, the aquarium which fed the most intensely during Period 2 (M^-_2) was the one in which individuals lost the most weight. High food consumption associated with high loss of weight suggests low efficiency in food assimilation possibly due to slow development of the digestive tract, previously evoked to explain differences in feeding rate between M^- and M^+ fish.

Food consumption increased with time in all aquaria. After one month of feeding, 6 aquaria among 8 reached similar feeding rate (between 12 and 15 mg of chironomids per fish per day). Therefore, the difference between M^- and M^+ glass eel feeding behaviour may represent a "feeding lag" rather than a difference in "feeding rate" per se, possibly explained by differences in the speed of metamorphosis and maybe linked to hormonal control or to differences in sensibility to stress.

Several authors previously worked on glass eel feeding behaviour (Elie and Daguzan, 1976, 1980; Lecomte-Finiger, 1985; de Silva et al., 2001) but not in relation to propensity to migrate. However, in a recent study, Edeline et al. (2005b) fed groups of glass eels previously sorted according to their salinity preference. After two months of rearing at 18°C, fish having chosen marine water (presumably future settlers) presented the highest growth. In the present work, conclusions were at the opposite, i.e. lower growth for fish having presumably the lowest propensity to migrate. However, it remains possible that on a longer term, once all fish had started feeding, higher locomotor activity in M^+ fish induced lower growth efficiency, and met Edeline et al.'s conclusions. Indeed, according to their results differences in body lengths were not significant during the first month of growth despite high rearing temperature. Another explanation to the opposite conclusions of the two studies could be laid in the origin of glass eels. In Edeline et al.'s study glass eels were caught just after their entrance in the estuary, whereas in the present study they were caught at the tidal salinity limit. Consequently, the "salinity contingent" of Edeline et al.'s study, supposed to settle in the salted part of the estuary was probably lacking in the glass eels used in the present experiment.

At the beginning of the experiment, M⁻ fish had a lower percent dry weight than M⁺ fish. This result is in accordance with Bureau du Colombier et al. (2007), who reported higher energy content in M⁺ fish and suggested that migratory behaviour in glass eels might be related to their energetic state. Present results show that glass eels with a high propensity to migrate had higher percent dry weight, fed at higher level and / or earlier and could be more efficient in food conversion than glass eels having a low propensity to migrate.

Previous results have shown that glass eel propensity to migrate was linked to energy stores (Bureau du Colombier et al., 2007), which agrees with the hypothesis that eel diadromy would be a threshold reaction norm to individual's energetic status (Edeline, 2007). Edeline (op.cit.) also proposed that migration and foraging were two conflicting behaviours in glass eels. Even if counter intuitive, present result indicates that feeding behaviour is more intense or develops earlier in migrants than in future estuarine residents. The possible advantage would be the opportunity for these migrants to maintain high energy levels when faced to conditions unfavourable for migration. This might occur in case of hydrologic blocking, as it often happens during winter season, when low tide coefficients meet river floods. Under such conditions, fish cannot progress with the rising tide. Glass eels having the highest motivation to migrate would exhibit the highest motivation to feed and would then maintain their energetic stores to a level compatible with migration until favourable conditions for migration reappear.

Literature provided evidences that differences in thyroid hormones levels would be involved in migratory divergences in glass eels (Edeline, 2004, 2005a), and also in leptocephali metamorphosis (Yamano et al., 2007). The ability of glass eels to feed and assimilate food could then partially depend on the level of thyroid hormones since the induction of gastric differentiation is one of the well-recognised special effects of thyroid hormones in flounder metamorphosis (Soffientino and Specker, 2003). Regulation of food intake is highly complex. The mechanisms controlling motivation to feed are not well understood even in mammals. Besides a complex regulation by inhibitory and stimulatory peptides which acted in the short term, hormones regulating metabolism should act in a longer term in response to the size of the fat stores (De Pedro and Björnsson, 2001). Possible signaling mechanisms and pathways are various, but those involving leptin may be important (De Pedro et al., 2006). Feeding resumption in glass eel probably relies on long term factors such as whole-body energy balance. If the long-term regulation of energy in fish could be mediated via leptin-like signal molecule (Volkoff et al., 2005), the link with thyroid hormones is not established.

This study provided some evidence that glass eels exhibiting a high propensity to migrate also exhibited a rapid restart of feeding. Control by thyroid hormones can be invoked as a possible mechanism linking these two phenomena through a stimulatory effect on glass eel migration and metamorphosis process. However, other mechanisms, probably dependant on the level of energy stores and mediated by other hormones such as leptin, ghrelin or insuline might be involved and act on feeding resumption in order to maintain a level of energy compatible with estuarine migration.

The abundances in European eels are in a sharp decline since 1980. Recently, a strong correlation between primary productivity in the growing area of young leptocephali in relation to climate change and abundances of glass eels has been evidenced (Bonhommeau et al., 2008). Besides survival, lower growing opportunities in the Sargasso sea area may have also reduce energy stored by leptocephali, and subsequently glass eel energy content. Indeed, Dekker (1998) underlined that the decrease in glass eel abundances was associated with a decrease in the size of glass eels. For migrant glass eels, this would increase the risk to met low energy level in the course of the estuarine migration, and so decrease the proportion of fish capable to cross the entire estuary. If an increased proportion of fish cross estuaries on the verge of lacking energy, the opportunity to resume feeding in the estuary could become a limiting factor for river colonisation.

Acknowledgements

We thank V. Bolliet for her contribution setting up the experiment, and J.-C. Aymes, E. Huchet, M. Parade and J. Rives for their technical assistance. We also thank J. Labonne and M. Jarry for their help with statistical analysis, and anonymous referees for their highly constructive comments.

References

- Appelbaum, S., Chernitsky, A., Birkan, V., 1998. Growth observations on European (*Anguilla anguilla* L.) and American (*Anguilla rostrata* Le Sueur) glass eels. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 349, 187-193.
- Azevedo, P.A., Leeson, S., Cho, C.Y., Bureau, D.P., 2004. Growth, nitrogen and energy utilization of juveniles from four salmonid species: diet, species and size effects. Aquaculture 234, 393-414.

- Bardonnnet, A., Riera, P., 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: New insights from stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63, 201-209.
- Bardonnnet, A., Bolliet, V., Belon, V., 2005. Recruitment abundance estimation: Role of glass eel (*Anguilla anguilla* L.) response to light. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 321, 181-190.
- Beaulaton, L., Castelnaud, G., 2005. The efficiency of selective tidal stream transport in glass eel entering the Gironde (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 378-379, 5-21.
- Bertin, L., 1956. Eels: a biological study. Cleaver Hume Press Ltd., London, 192pp.
- Bolliet, V., Aranda, A., Boujard, T., 2001. Demand-feeding rhythm in rainbow trout and European catfish - Synchronisation by photoperiod and food availability. *Physiology & Behavior* 73, 625-633.
- Bonhommeau, S., Chassot, E., Rivot, E., 2008. Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fisheries Oceanography* 17, 32-44.
- Brown, D.D., 1997. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94, 13011-13016.
- Bureau du Colombier S., Bolliet, V., Lambert, P., Bardonnnet, A., 2007. Energy and migratory behavior in glass eels (*Anguilla anguilla*). *Physiology & Behavior* 92, 684-690.
- Callamand, O., Fontaine, M., 1942. L'activité thyroïdienne de l'anguille au cours de son développement. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 82, 129-135.
- Charlon, N., Blanc, J.M., 1983. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 2. Régime alimentaire et variations de quelques caractéristiques biochimiques en cours de migration. *Archiv für Hydrobiologie* 98(2), 240-249.
- Clayton, D.A., 1978. Socially facilitated behavior. *Quarterly Review of Biology* 53, 373-392.
- Daverat, F., Limburg, K.E., Thibault, I., Shiao, J.C., Dodson, J.D., 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*. *Marine Ecology Progress Series* 308, 231-241.
- De Casamajor, M.N., Bru, N., Prouzet, P., 1999. Influence de la luminosité nocturne et de la turbidité sur le comportement vertical de migration de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 355, 327-347.

- Dekker, W., 1998 Long-term trends in the glass eels immigrating at Den Oever, The Netherlands. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 349, 199–214.
- De Pedro, N., Björnsson, B.T., 2001. Regulation of food intake by neuropeptides and hormones. In: Houlihan, D., Boujard, T., Jobling, M. (Editors), *Food intake in fish*. Blackwell Science Ltd., Chap.12, pp. 269-296.
- De Pedro, N., Martinez-Alvarez, R.M., Delgado, M.J., 2006. Acute and chronic leptin reduces food intake and body weight in goldfish. *Journal of Endocrinology* 188, 513-520.
- Desaunay, Y., Guerault, D., 1997. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. *Journal of Fish Biology* 51(A), 317-339.
- De Silva, S.S., Gunasekera, R.M., Ingram, B.A., Dobson, J.L., 2001. Weaning of Australian shortfin glass eels (*Anguilla australis*): A comparison on the effectiveness of four types of fish roe. *Aquaculture* 195, 133-148.
- Edeline, E., Dufour, S., Briand, C., Fatin, D., 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., Elie, P., 2005a. 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., Elie, C., 2005b. Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behaviour. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31, 217–25.
- Edeline, E., 2007. Adaptative phenotypic plasticity of eel diadromy. *Marine Ecology Progress Series* 341, 229-232.
- Elie, P., Daguzan, J., 1976. Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* L (poisson téléostéen anguilliforme) élevées expérimentalement, a diverses températures, au laboratoire. *Annales de la Nutrition et de l'Alimentation* 30, 95-114.
- Elie, P., Daguzan, J., 1980. Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* L (poisson téléostéen anguilliforme) élevées expérimentalement en « canalisation », au laboratoire. *Annales de Zootechnie* 29, 229-244.
- Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I., Charlon, N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* (poisson téléostéen anguilliforme). *Vie & Milieu* 32, 149-157.

- Gascuel, D., 1986. Flow carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgolander Meeresuntersuchungen* 40, 321-326.
- Jegstrup, I.M., 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, 168-175.
- Jellyman, D.J., 1977. Invasion of a New Zealand freshwater stream by glass-eels of two *Anguilla* spp. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 11, 193-209.
- Jellyman D.J., 1979. Upstream migration of glass-eels (*Anguilla* spp.) in the Waikato River. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 13, 13-22.
- Lecomte-Finiger, R., 1985. Evolution morphométrique et énergétique de la civelle (*Anguilla anguilla* L., 1758) en Méditerranée au cours de sa pigmentation. *Vie & Milieu* 35, 87-92.
- Millot, S., Bégout, M.L., Person-Le Ruyet, J., Breuil, G., Di-Poï, C., Fievet, J., Pineau, P., Roué, M., Sévère, A., 2008. Feed demand behavior in sea bass juveniles: Effects on individual specific growth rate variation and health (inter-individual and inter-group variation). *Aquaculture* 274, 87-95.
- Power, D.M., Llewellyn, L., Faustino, M., Nowell, M.A., Bjoernsson, B., Einarsdottir, I.E., Canario, A.V.M., Sweeney, G.E., 2001. Thyroid hormones in growth and development of fish. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part C* 130, 447-459.
- Soffientino, B., Specker, J.L., 2003. Age-dependent changes in the response of the stomach to thyroidal signaling in developmentally arrested larval flounder. *General and Comparative Endocrinology* 134, 237-243.
- Strubberg, A., 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. *Medd Komm Havund Fisk* 4(3), 1-11.
- Tsukamoto, K., Nakai, I., Tesch W.V., 1998. Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396, 635-636.
- Van Pelt, T.I., Piatt, J.F., Lance, B.K., Roby, D.D., 1997. Proximate composition and energy density of some north pacific forage fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A* 118, 1393-1398.
- Vilter, V., 1945. Métamorphose myo-somatique de larves d'anguille et relations avec la croissance stomacale. *Compte rendu des séances de la Société Biologique de Marseille*, 808-810.

- Volkoff, H., Canosa, L.F., Unniappan, S., Cerdà-Reverter, J.M., Bernier, N.J., Kelly, S.P., Peter, R.E. 2005. Neuropeptides and the control of food intake in fish. *General and Comparative Endocrinology* 142, 3-19.
- Weatherley, A.H., Gill, H.S., 1983. Protein, lipid, water and caloric contents of immature rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, growing at different rates. *Journal of Fish Biology* 23(6), 653–73.
- Willemse, J.J., Lieuwma-Noordanus, C., 1984. The generation of new "white" muscle fibers by budding in the lateral musculature of elvers *Anguilla anguilla* (L.) during normal development. *Experientia* 40, 990–992.
- Yamano, K., Tagawa, M., Grace de Jesus, E., Hirano, T., Miwa, S., Inui, Y., 1991. Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *Journal of Comparative Physiology - Part B* 161, 371-375.
- Yamano, K., Nomura, K., Tanaka, H., 2007. Development of thyroid gland and changes in thyroid hormone levels in Leptocephali of Japanese Eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture* 270, 499-504.
- Zwenger, P., Nimeth, K., Wuertz, J., Salvenmoser, W., Pelster, B., 2002. Development of the swimbladder in the European eel (*Anguilla anguilla*). *Cell and Tissue Research* 307, 155-164.

Table 1. Summary of glass eel wet weight (mg) on D1, D27 and D47 in each aquarium, as well as feeding rate and mortality during Periods 1 and 2. Results are given as mean \pm standard deviation. Feeding rate corresponds to the mass of larvae consumed per day per glass eel, and mortality to the number of dead glass eels during each period.

	Wet weight			Feeding rate		Mortality	
	D1	D27	D47	Period 1	Period 2	Period 1	Period 2
Unfed aquaria							
M₁⁻	326.4 \pm 60.8	287.2 \pm 55.7	268.4 \pm 46.6			0	2
M₂⁻	341.9 \pm 76.6	297.9 \pm 74.8	276.8 \pm 74.6			0	0
M₃⁻	311.9 \pm 63.4	260.5 \pm 59.9	233.4 \pm 60.8			1	0
M₁⁺	350.3 \pm 56.8	297.2 \pm 51.4	265.2 \pm 56.8			0	0
M₂⁺	333.4 \pm 54.8	283.6 \pm 56.7	258.1 \pm 59.4			0	0
M₃⁺	358.2 \pm 61.5	297.1 \pm 62.0	265.9 \pm 61.2			1	0
Fed aquaria							
M₁⁻	382.9 \pm 74.7	331.5 \pm 75.1	330.7 \pm 71.2	0.7 \pm 0.7	5.2 \pm 1.5	0	0
M₂⁻	376.9 \pm 66.5	309.1 \pm 72.2	298.9 \pm 84.3	0.7 \pm 0.9	9.9 \pm 3.3	1	4
M₃⁻	335.4 \pm 94.7	290.4 \pm 79.2	295 \pm 78.8	1.2 \pm 1.1	7.1 \pm 2.7	0	0
M₄⁻	328.1 \pm 76.4	268.1 \pm 62.1	266.5 \pm 62.9	0.6 \pm 0.7	4.9 \pm 1.7	1	1
M₁⁺	353.1 \pm 87.2	319.4 \pm 82.8	330.7 \pm 83.5	1.2 \pm 1.3	8.6 \pm 2.8	2	0
M₂⁺	336.8 \pm 64.2	297.8 \pm 50.0	319 \pm 56.1	1.7 \pm 1.3	8.6 \pm 2.1	1	1
M₃⁺	302.2 \pm 53.7	268.9 \pm 41.9	272.9 \pm 44.2	1.7 \pm 1.3	8.3 \pm 2.7	0	0
M₄⁺	326.4 \pm 58.4	287.3 \pm 52.3	292.1 \pm 56.5	1.7 \pm 1.4	8.9 \pm 2.6	3	0

Table 2. Results of the deviance analyses (Anova, type III) based on the linear models performed to test A) if the initial wet weight did not differ between treatments (M^- / M^+ fish, fed / unfed), B) if glass eel behaviour and feeding treatment can explain the variation in wet body weight, C) if glass eel behaviour can explain differences in food consumption, D) relationships between the variations in body weight and mortality, as well as larvae consumption and mortality, E) if percent dry weight vary significantly according to glass eel behaviour (M^- fish / M^+ fish). F represents the value given by Fisher's test and $Pr(>F)$ is the corresponding p-value.

Factor to explain	Effect	Degree of freedom	F	Pr(>F)	
A Initial wet weight	Behaviour	1, 13	1.41	0.262	
	Feeding treatment	1, 13	3.22	0.103	
	Interaction between behaviour and feeding treatment	1, 13	4.17	0.069	
B Variation in body weight (%) over the entire experiment	Behaviour	1, 13	1.78	0.211	
	Feeding treatment	1, 13	3.08	0.11	
	Interaction between behaviour and feeding treatment	1, 13	11.39	0.007	
	Variation in body weight (%) during Period 1	Behaviour	1, 13	1.41	0.262
		Feeding treatment	1, 13	1.72	0.22
		Interaction between behaviour and feeding treatment	1, 13	9.64	0.011
	Variation in body weight (%) during Period 2	Behaviour	1, 13	1.50	0.249
		Feeding treatment	1, 13	21.55	0.001
		Interaction between behaviour and feeding treatment	1, 13	7.54	0.021
C Mass of larvae consumed over the entire experiment	Behaviour	1, 7	4.91	0.069	
	Mass of larvae consumed during Period 1	Behaviour	1, 7	21.44	0.004
	Mass of larvae consumed during Period 2	Behaviour	1, 7	2.60	0.158
D Variation in body weight over the entire experiment	Mortality	1, 13	0.02	0.877	
	Mass of larvae consumed over the entire experiment	Mortality	1, 7	1.52	0.264
E Percent dry weight	Behaviour	1, 63	7.01	0.010	

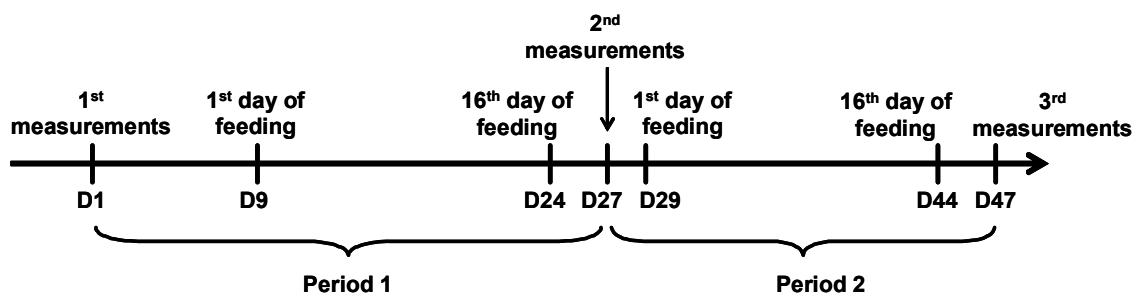


Fig. 1. Time scale showing important steps of the feeding trial. D1, D27 and D47 represent the 3 times glass eel wet weight was measured. Day 1 corresponds to the end of the behavioural test, and D9 to the start of feeding.

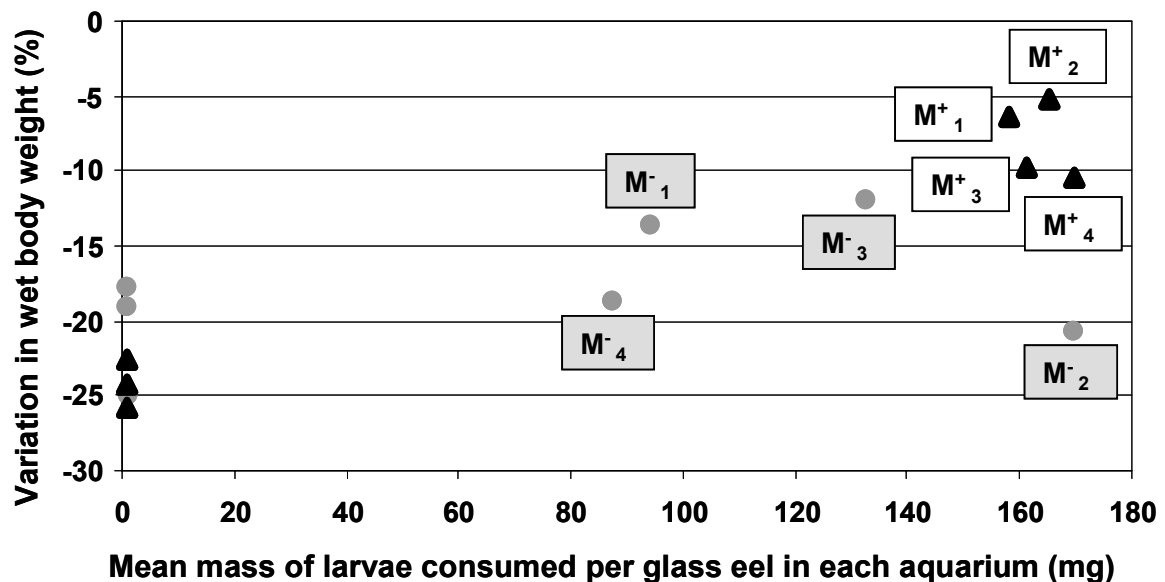


Fig. 2. Variation in wet body weight (%) during the whole experiment in relation to the mean mass of Chironomidae larvae consumed per M⁻ fish (grey circles) and M⁺ fish (black triangles) in each aquarium. Aquarium names are indicated only in the case of fed ones.

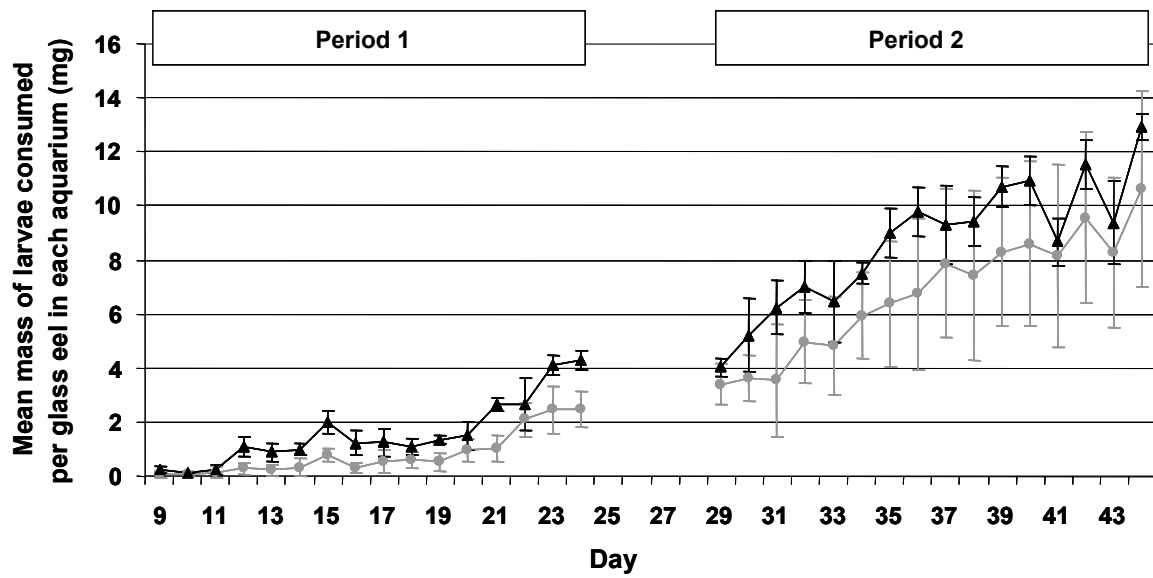


Fig. 3. Mean mass of Chironomidae larvae consumed per M⁻ glass eels (grey lines with circles) and M⁺ glass eels (black lines with triangles) per day. Standard deviations are indicated on both curves.

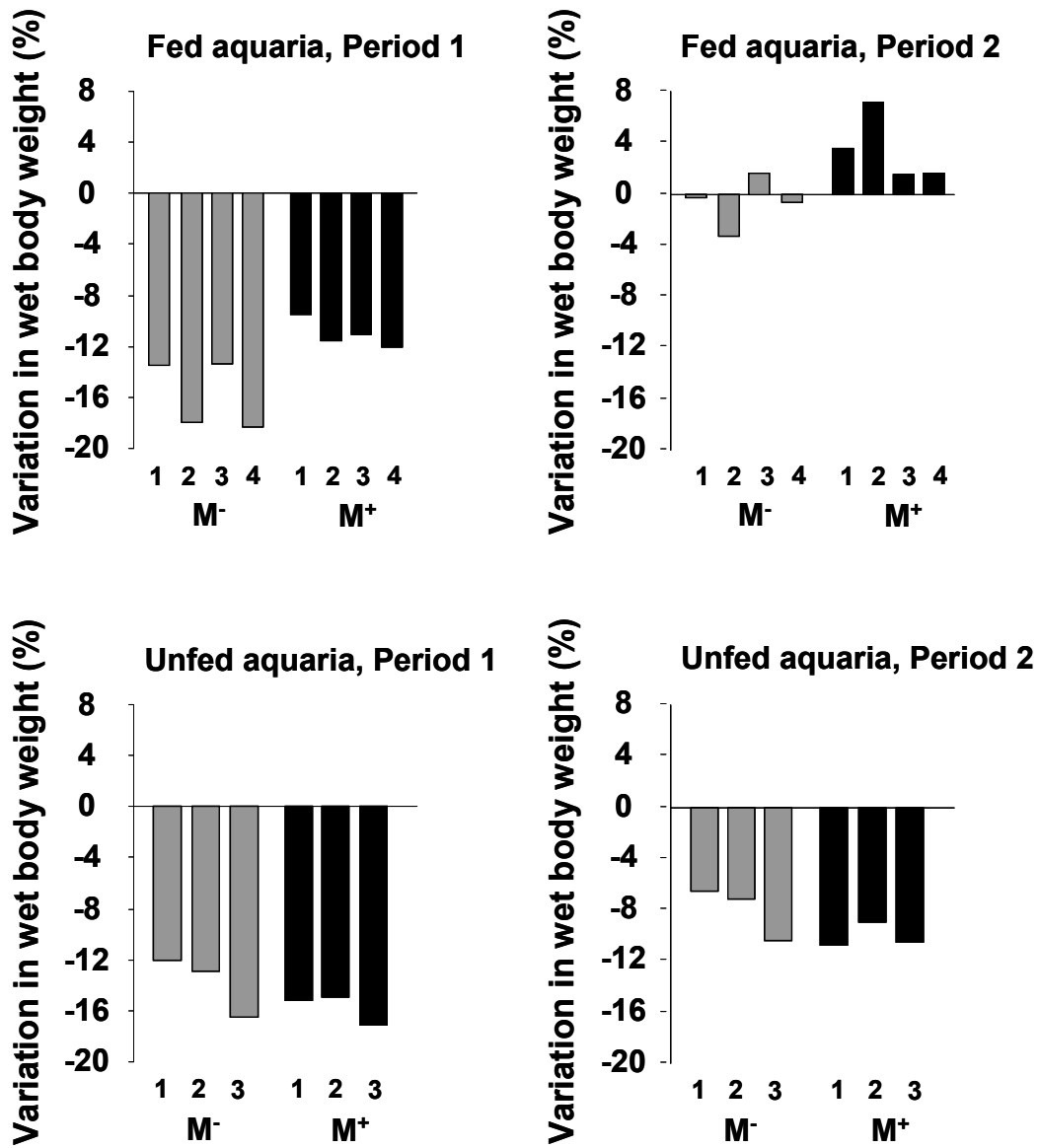


Fig. 4. Mean variation in wet body weight (%) of M⁻ fish (grey plots) and M⁺ fish (black plots) in fed and unfed aquaria during Period 1 and Period 2.

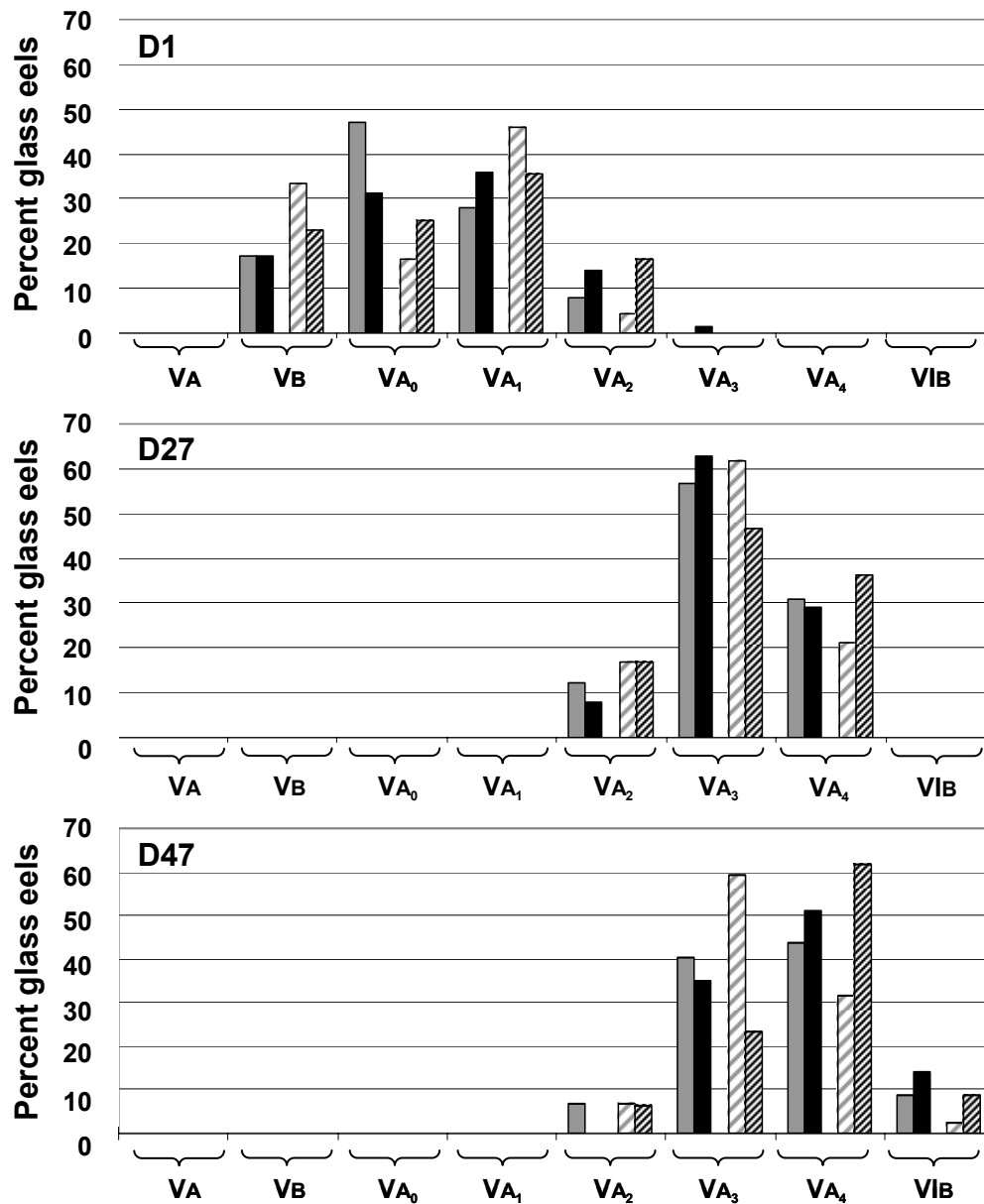


Fig. 5. Percent glass eels in each pigment stage for M⁻ (grey bars) and M⁺ (black bars) fed (unhatched bars) and unfed (hatched bars) aquaria, on D1, D27 and D47.

5. Discussion et conclusions

Le but de cette première partie du travail de thèse était de mieux comprendre l'origine des divergences de comportement migratoire existant au stade civelle et en particulier le rôle du statut énergétique des individus. Une synthèse rapide des différents résultats expérimentaux sera faite ici, puis l'existence d'une stratégie conditionnelle chez la civelle sera discutée. La complexité du rôle de la teneur en énergie sera soulignée et les facteurs l'influant seront évoqués. Sera ensuite discuté le pourquoi de l'existence de différentes tactiques, leur réversibilité au cours de la vie de l'anguille et en quoi la connaissance de l'origine des différentes tactiques aide à la compréhension de l'évolution des stocks, donc à leur gestion. Enfin, une critique de certains aspects de la démarche expérimentale sera faite afin d'en souligner les limites mais aussi de mettre d'avantage en évidence les contraintes liées à la résolution de la problématique de cette thèse.

5.1. Synthèse des résultats

L'essentiel des travaux de cette thèse a porté sur la comparaison de civelles qui, d'après leur réponse au signal crépusculaire en structure expérimentale (fluvarium), avaient un plus ou moins fort potentiel à migrer.

5.1.1. Validation de la démarche expérimentale

Le comportement des civelles triées d'après leur réponse au signal crépusculaire a été suivi dans un autre type de structure (chronotron) dans laquelle elles ont été soumises, en plus des variations nyctémérales, à un autre important synchroniseur de la migration estuarienne : l'inversion du courant (rythme tidal). Les différences comportementales entre les civelles M^- et M^+ en réponse à ce deuxième stimulus ont permis de valider l'utilisation du signal crépusculaire pour distinguer des civelles ayant un plus ou moins fort potentiel à migrer. En effet, les civelles répondant au signal crépusculaire en fluvarium (M^+) sont des individus qui ont plutôt tendance à se déplacer dans le sens du courant et utiliseraient donc efficacement le flot en milieu naturel, alors que celles qui ne répondent pas au signal crépusculaire en

fluvarium (M^-) ont plutôt tendance à nager à contre-courant. En accord avec les conclusions de Bolliet et Labonne (2008) sur le potentiel migrant des civelles se déplaçant plutôt avec ou plutôt contre le courant, les résultats supportent la différence de propension à migrer en milieu naturel des civelles appelées ici M^- et M^+ .

Par ailleurs, la concordance des résultats issus de l'utilisation de la méthode de calorimétrie et de ceux issus de l'utilisation du pourcentage de masse sèche, et en accord avec la littérature existant chez d'autres espèces de poissons (Weatherley et Gill, 1983 ; Van Pelt et *al.*, 1997 ; Azevedo et *al.*, 2004), les travaux de thèse ont également permis de valider l'utilisation du pourcentage de masse sèche pour comparer la teneur en énergie des individus M^- et M^+ .

5.1.2. Comparaison M^- / M^+

Les résultats (figure 10) ont mis en évidence un plus fort pourcentage de masse sèche, et par extension une plus forte teneur en énergie chez les M^+ que chez les M^- dans le cas des civelles capturées en milieu d'estuaire (Urt) (Article 1, Bureau du Colombier et *al.*, 2007a). Ils ont également montré que cette différence n'était pas observée chez celles capturées en entrée d'estuaire (Molliet), suggérant que la différenciation de la teneur en énergie entre M^- et M^+ apparaît au cours de la migration estuarienne (Article 2).

Il a été démontré que les civelles M^- étaient moins actives que les M^+ , et lorsqu'elles l'étaient, leur mode de déplacement (nage surtout à contre-courant) était plus coûteux en énergie que celui des M^+ (nage surtout dans le sens du courant) (Article 2). De plus, dans des conditions non propices au déplacement, la perte de masse fraîche des civelles en un mois était plus forte chez les M^- que chez les M^+ , ce qui suggère une plus forte perte d'énergie chez les M^- , peut-être liée au métabolisme standard. Les différences de pertes de masse fraîche entre M^- et M^+ étant du même ordre de grandeur quelle que soit la salinité (0, 10 ou 30 ‰), l'existence d'un lien entre tolérance à la salinité et propension à migrer n'a pu être mise en évidence (Article 3).

Les expérimentations ont aussi mis en évidence une reprise d'alimentation plus précoce et / ou un niveau d'alimentation plus haut chez les M^+ que chez les M^- (Article 4, Bureau du Colombier et *al.*, sous presse). Une étude des isotopes de l'azote et du carbone avait été réalisée afin de savoir si, avant leur capture, les civelles présentant des différences dans leur propension à migrer présentaient aussi une signature isotopique différente (données non

présentées). Les résultats n'avaient pas mis en évidence de tendance claire. Toutefois, la vitesse de turnover des isotopes dans les tissus n'est pas connue chez la civelle, de même que les sources d'alimentation. Une étude plus approfondie mériterait d'être entreprise, après investigation de la vitesse de turnover des isotopes de l'azote et du carbone chez la civelle, pour savoir si certains M^+ , contrairement aux M^- , auraient déjà repris leur alimentation en estuaire.

Enfin, dans certaines conditions (individus non alimentés), la vitesse de pigmentation serait plus rapide chez les M^+ que chez les M^- , ce qui confirme l'observation de Bardonnnet et *al.* (2003) d'une pigmentation plus avancée chez les M^+ . Ce résultat suggère un développement / une métamorphose plus rapide chez les M^+ , peut-être en raison d'une plus forte production d'hormones thyroïdiennes. En effet, ces hormones seraient impliquées dans la métamorphose de poissons (Yamano et *al.*, 1991 ; Brown, 1997 ; Power et *al.*, 2001) et particulièrement dans la pigmentation (Jegstrup et Rosenkilde, 2003) et la migration des civelles (Edeline et *al.*, 2004, 2005b).

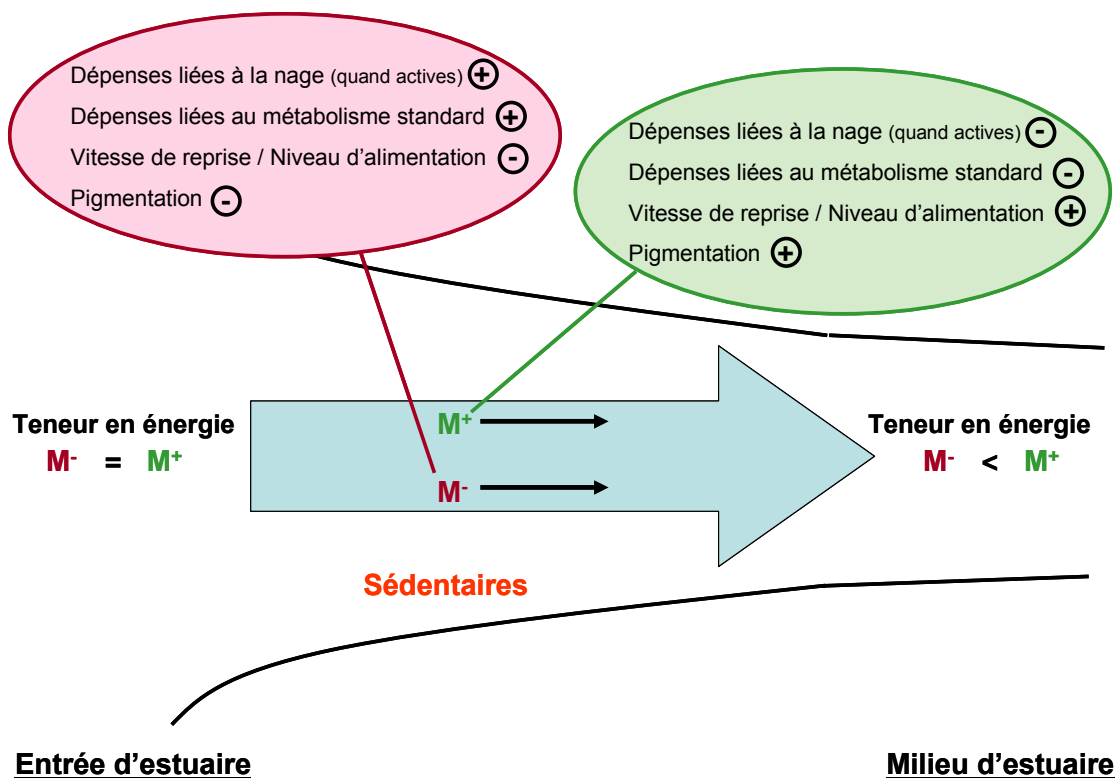


Figure 10. Synthèse des principaux résultats de la thèse. Les signes \oplus et \ominus signifient plus / moins élevé que chez les civelles exprimant l'autre comportement (M^- ou M^+).

5.2. La plasticité du comportement migratoire chez la civelle : stratégie conditionnelle ou norme de réaction impliquant un seuil d'énergie fixé génétiquement ?

Les différences de teneur en énergie chez les civelles capturées en milieu d'estuaire et présentant une propension à migrer différente, vont dans le sens de l'existence d'une stratégie conditionnelle. Chez les salmonidés, les individus ont besoin d'atteindre une certaine taille corporelle pour pouvoir entreprendre une phase de croissance océanique (Metcalf, 1998 ; Thorpe, 1999). Dans le cas de la civelle, la migration vers les rivières pour la réalisation de la phase de croissance ne serait possible que si les individus ont une teneur en énergie suffisante (figure 11).

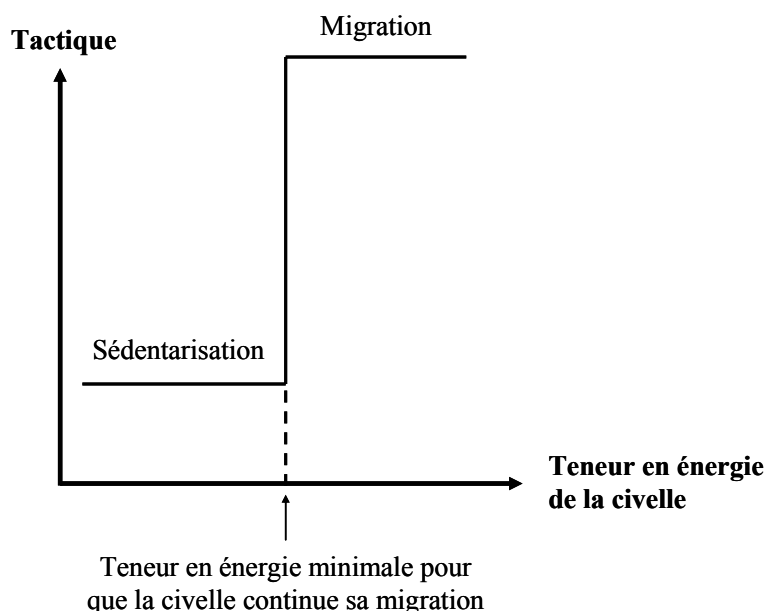


Figure 11. Lien entre teneur en énergie et comportement migratoire de la civelle.

Cependant, malgré la différence globale de teneur en énergie entre les individus capturés en milieu d'estuaire présentant des différences de propension à migrer, certaines civelles de faible teneur en énergie présentent un potentiel migrant fort alors que d'autres, ayant une teneur en énergie élevée ont un faible potentiel migrant. De plus, les résultats des expérimentations réalisées sur des civelles en cours de migration capturées en entrée d'estuaire n'ont pas mis en évidence de différence de teneur en énergie entre les individus ayant une plus ou moins forte propension à continuer leur migration. Ces observations

suggèrent qu'un facteur autre que la « simple » teneur en énergie des civelles serait impliqué dans l'existence de divergences migratoires.

En se basant sur les modèles de seuil environnemental (Tomkins et Hazel, 2007), Edeline (2007) a émis l'hypothèse que la migration partielle chez l'anguille serait le résultat d'une réponse comportementale de la civelle selon une norme de réaction basée sur le statut énergétique des individus. Les résultats des travaux de thèse vont dans le sens de cette théorie. Ainsi, chaque civelle aurait :

- une certaine teneur en énergie, qui dépendrait d'une composante génétique, de ses dépenses énergétiques et de son niveau d'alimentation antérieur,
- un seuil d'énergie fixé génétiquement, qui déterminerait le comportement migratoire de l'individu.

Si la teneur en énergie d'une civelle est au dessus de ce seuil, elle peut continuer sa migration vers les rivières, par contre, si sa teneur en énergie descend plus bas que le seuil, la civelle est contrainte à se sédentariser en zone côtière ou estuarienne pour peut-être y réaliser toute ou partie de sa phase de croissance (figure 12).

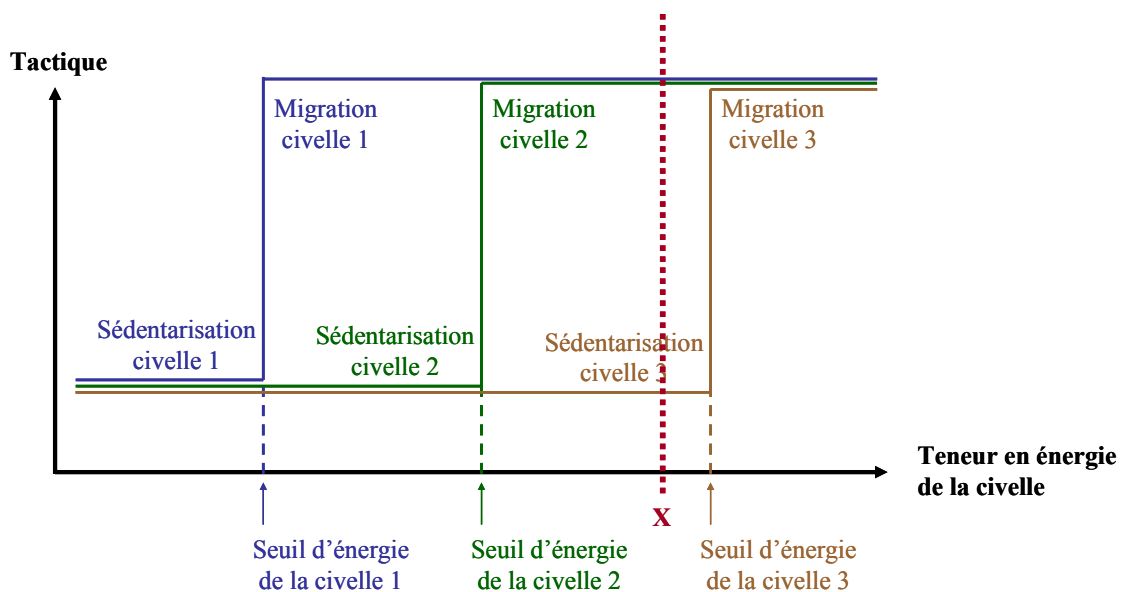


Figure 12. Comportement migratoire de la civelle en fonction de sa teneur en énergie et de son seuil d'énergie. Cas de 3 individus. Dans le cas où les 3 civelles ont la même teneur en énergie X, $X >$ seuil des civelles 1 et 2 mais $X <$ seuil de la civelle 3, et donc les civelles 1 et 2 continueront leur migration vers les rivières pour y réaliser leur phase de croissance, alors que la civelle 3 se sédentarise en zone côtière ou estuarienne.

Les civelles arrivent sur les côtes européennes par vagues successives (Charlon et Blanc, 1982 ; Desaunay et Guerault, 1997) qui se retrouvent mélangées en estuaire (de Casamajor et

al., 2000, 2001a,b). Pujolar *et al.* (2006) ont démontré qu'il existait des différences génétiques entre mais aussi au sein de ces vagues de civelles. Ces résultats suggèrent également le rôle de facteurs génétiques dans l'existence de divergences caractérisant les civelles présentant des potentiels de migration différents. Il aurait été intéressant d'étudier les caractéristiques génétiques des civelles, en vérifiant si les M^+ et M^- étaient plus éloignées génétiquement que les M^+ entre elles et les M^- entre elles.

Une hypothèse autre que celle de l'existence d'un seuil d'énergie individuel fixé génétiquement pourrait néanmoins être émise pour expliquer la migration partielle chez la civelle. Il pourrait exister un seuil d'énergie commun pour toutes les civelles, dans ce cas :

- la différenciation de la teneur en énergie entre les individus au cours de la migration estuarienne expliquerait les divergences migratoires observées en milieu d'estuaire,
- en entrée d'estuaire par contre, l'existence de différents patrons de migration pourrait être liée à un facteur autre qu'énergétique.

5.3. Facteurs pouvant influencer le comportement migratoire de la civelle via leur influence sur le statut énergétique

Les résultats expérimentaux ont suggéré qu'au cours de la migration estuarienne, la différenciation de la teneur en énergie des civelles ayant des potentiels de migration différents pourrait être liée à un mode de nage plus coûteux en énergie et des dépenses liées au métabolisme standard plus fortes chez les civelles ayant une plus forte propension à se sédentariser. Ils ont également suggéré qu'une plus forte motivation à s'alimenter chez les civelles ayant un plus fort potentiel migrant leur permettrait de maintenir leur niveau d'énergie. Divers facteurs pourraient être impliqués dans l'existence de ces différences, tels que le coût énergétique lié à l'adaptation à la salinité, le statut hormonal, le coût énergétique lié à la détoxification, la sensibilité au stress et certains facteurs génétiques.

5.3.1. Adaptation aux variations de salinité

Si les travaux de thèse suggèrent une plus forte dépense d'énergie chez les civelles ayant une plus faible propension à migrer, ils n'ont pas réussi à mettre en évidence d'effet de la salinité sur la différence de dépense d'énergie entre M^- et M^+ . D'un autre côté, des études

expérimentales ont démontré que l'eau douce agit généralement comme attractant chez la civelle (Tosi et *al.*, 1988, 1990), mais que cette attraction par l'eau dessalée n'est pas obligatoire (Tosi et *al.*, 1988, 1990 ; Edeline et *al.*, 2005a, 2006).

La mise en place de différents processus d'adaptation à l'eau douce a été observée chez la civelle, comme la modification du tube digestif (Ciccotti et *al.*, 1993), la diminution de l'expression de protéines associées à une excrétion active d'ions telles que la Na⁺/K⁺-ATPase (Wilson et *al.*, 2004, 2007a), une diminution des cellules à ions chlorures riches en mitochondries (Wilson et *al.*, 2004, 2007a) et une modification de la teneur en eau (Wilson et *al.*, 2007a,b). De tels processus d'adaptation à l'eau douce seraient sous contrôle hormonal chez les poissons, et s'accompagneraient entre autre d'une augmentation de la sécrétion de prolactine (Ayson et *al.*, 1994 ; Manzon, 2002 ; Wada et *al.*, 2004). De plus, le budget énergétique dédié à l'osmorégulation n'est pas négligeable (synthèse dans Bœuf et Payan, 2001). Chez la civelle, une forte tolérance aux variations de salinité a été mise en évidence (Wilson et *al.*, 2004) mais les coûts énergétiques liés à l'osmorégulation n'ont jamais été clairement évalués. Les éventuelles différences de capacité à osmoréguler entre les civelles présentant des différences de propension à migrer et leur influence sur les dépenses liées au métabolisme standard mériteraient d'être d'avantage étudiées.

5.3.2. Eventuel rôle du statut hormonal des civelles

La métamorphose des poissons est sous contrôle hormonal, en particulier sous contrôle des hormones thyroïdiennes (Yamano et *al.*, 1991 ; Power et *al.*, 2001 ; Brown, 1997). Ces hormones sont impliquées, entre autre, dans l'adaptation à la salinité (Ciccotti et *al.*, 1993 ; Monaco et *al.*, 1981), la pigmentation (Brown, 1997, Jegstrup et Rosenkilde, 2003), l'activité locomotrice (Castonguay et Cyr, 1998), ainsi que la mobilisation des réserves énergétiques (Eales et MacLatchy, 1989 ; Roscari et Murphy, 1975). Les expériences réalisées durant la thèse ont mis en évidence une meilleure utilisation des courants, une plus faible dépense énergétique, une pigmentation plus avancée et une alimentation plus forte / plus précoce suggérant un développement plus rapide, chez les civelles ayant une plus forte propension à migrer. D'un autre côté, les travaux d'Edeline et *al.* (2004, 2005b) supportent une plus forte activité thyroïdienne chez les individus qui ont une plus forte tendance à migrer. Ces divers résultats suggèrent qu'en raison de leur rôle dans la métamorphose (développement du tube

digestif par exemple) et dans la mobilisation des réserves énergétiques, les hormones thyroïdiennes seraient impliquées dans l'existence de divergences migratoires chez la civelle.

5.3.3. Contamination des civelles par les polluants

La présence de polluants, en particulier de micropolluants, a été constatée chez la civelle (Metayer et *al.*, 1984 ; Rahhou et *al.*, 2001 ; Bureau du Colombier et *al.*, 2007b). De plus, Bureau du Colombier et *al.* (2007b, Annexe 1) ont mesuré de plus fortes concentrations en plomb et en zinc chez les civelles ayant une plus forte propension à se sédentariser (individus capturés en milieu d'estuaire). Cette différence de concentration pourrait être la conséquence tout comme la cause du statut énergétique des individus mais les données actuelles ne permettent pas de trancher. Les individus les plus faibles, de par leur plus faible teneur en énergie peut-être, pourraient avoir tendance à accumuler plus de polluants. D'un autre côté, une plus forte teneur en polluants pourrait être à l'origine d'un plus fort coût énergétique lié à la détoxification.

5.3.4. Rôle de la sensibilité au stress et de l'hétérozygotie génétique ?

La présence de polluant, déjà évoquée, mais aussi les variations de salinité, de température et de courants, ainsi que la présence de prédateurs, sont des sources potentielles de stress chez la civelle. Il est alors légitime de se demander si les différences de comportement migratoire et de teneur en énergie chez la civelle ne pourraient pas être liées à des différences de sensibilité au stress. Les nombreuses différences entre M⁻ et M⁺, à savoir la différence d'efficacité d'utilisation du courants, de motivation à s'alimenter, de niveau de développement, de teneur en énergie, de dépense d'énergie, et peut-être aussi de seuil d'énergie, vont dans le sens d'un plus fort stress chez les civelles les plus sujettes à la sédentarisation.

L'hétérozygotie génétique pourrait peut-être être impliquée dans l'existence de telles différences. En effet, l'hétérozygotie génétique augmente l'efficacité physiologique¹ diminuant les coûts énergétiques liés au métabolisme standard (Mitton et Koehn, 1985). Chez les salmonidés, des auteurs ont corrélé la taille / le développement corporel ainsi que le moment de première alimentation à l'hétérozygotie génétique des individus (McCarthy et *al.*,

¹ efficacité d'utilisation des réserves énergétiques et capacité d'osmoréguler par exemple

1996). De plus, une corrélation entre hétérozygotie et fitness a été observée chez l'anguille européenne, les individus présentant une variabilité génétique plus forte au niveau des loci de leurs allozymes¹ étant plus longs et plus lourds et ayant un meilleur facteur de condition que les autres individus (Pujolar et *al.* 2005).

5.4. Pourquoi une stratégie de migration partielle chez la civelle ?

Tout comme les autres espèces du genre *Anguilla*, l'anguille européenne aurait comme ancêtre une espèce marine tropicale (Tsukamoto et *al.*, 2002) caractérisée par :

- Une zone de reproduction unique en eaux profondes, ce qui lui permettait une capacité infinie de fertilisations croisées (Helfman et *al.*, 1987).
- Un large éparpillement de ses larves, ce qui lui permettait, de par sa capacité d'adaptation extraordinaire, la colonisation d'un nombre et d'une diversité considérable d'habitats (Moriarty, 1987).

Le cycle de vie entièrement marin de cette espèce aurait évolué vers un cycle amphihalín en raison de la forte productivité des eaux estuariennes et intérieures comparativement aux eaux marines (Tsukamoto et *al.*, 2002). Se seraient alors mises en place des migrations entre ces zones productives et les zones profondes adjacentes de la Mer des Sargasses dans le cas de l'anguille américaine (*Anguilla rostrata*) et européenne (*Anguilla anguilla*). Si la variabilité des zones de croissance est forte, la zone de reproduction serait conservée car elle nécessiterait de répondre à de nombreuses contraintes écologiques et physiologiques ne pouvant pas être facilement changées (Tsukamoto et *al.*, 2002).

Les auteurs soutiennent que chez les espèces de migrateurs facultatifs la migration a lieu quand les bénéfices qu'elle engendre en terme de fitness sont supérieurs à ses coûts (Jonsson et Jonsson, 1993). Dans le cas de l'anguille européenne (et des autres espèces du genre *Anguilla*), les eaux intérieures (rivières) ont l'avantage d'être dépourvues du principal prédateur qu'est le congre et de minimiser les risques de compétition et de cannibalisme en raison de plus faibles densités de conspécifiques (Moriarty, 1987). Néanmoins, la croissance de l'anguille dans les eaux intérieures est beaucoup moins efficace que chez les poissons d'eau douce, ce qui augmente la durée pour passer du stade oeuf au stade adulte reproducteur et donc la durée totale du cycle de vie (Moriarty, 1987). En raison de la plus faible productivité des eaux douces en zone tempérée, l'unique avantage de migrer en eau douce

¹ Un allozyme est une enzyme synthétisée par différents allèles d'un même gène.

pour une anguille non tropicale serait l'évitement de la prédation et la diminution du nombre de conspécifiques. La migration en rivière n'est alors pas forcément avantageuse :

- elle est coûteuse en énergie et donc à l'origine de mortalités,
- elle se voit contrainte par les nombreux obstacles à la migration que constituent par exemple les barrages,
- la croissance y est plus faible.

La migration partielle chez la civelle pourrait être le résultat d'un choix individuel dépendant de la teneur en énergie des individus et de leur seuil d'énergie minimale pour migrer. Le fait que chaque individu choisisse sa tactique en fonction de ses caractéristiques énergétiques permettrait de maximiser sa fitness et pourrait être vu, comme l'a suggéré Edeline (2007), comme une stratégie évolutivement stable. La proportion de civelles migrantes au sein de la population pourrait varier en fonction de la densité de conspécifiques en rivière par une évolution de la distribution des seuils d'énergie au sein de la population (figure 13).

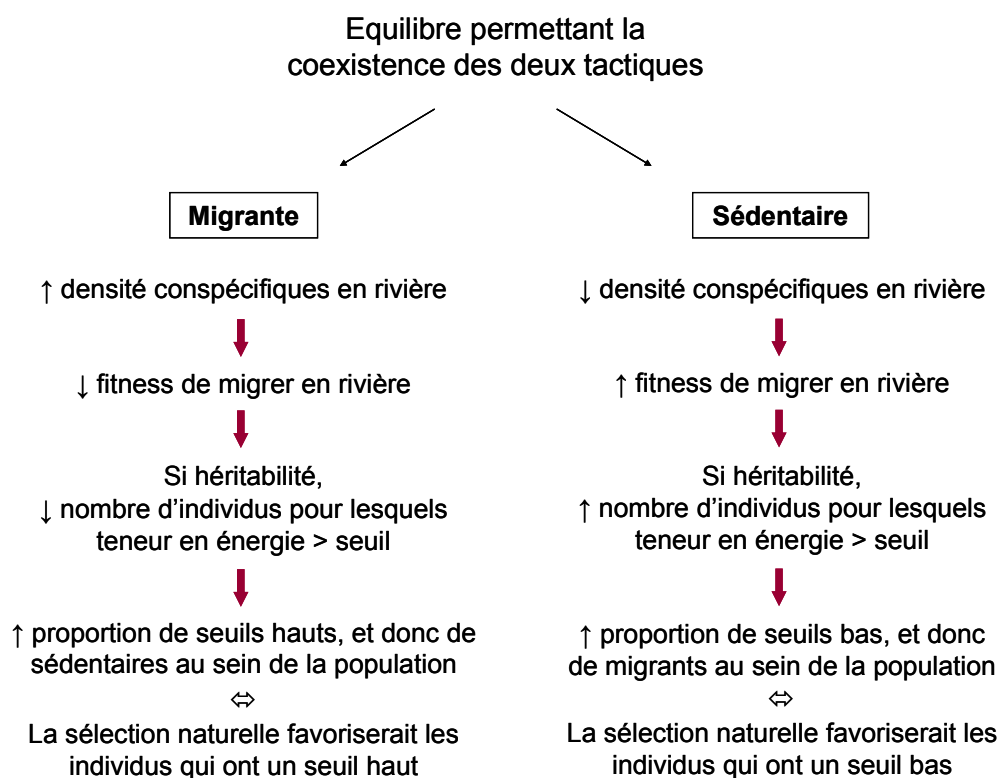


Figure 13. Proposition de processus permettant de maximiser la fitness chez la civelle. ↑ et ↓ signifient respectivement augmentation et diminution.

5.5. Réversibilité de la tactique adoptée au stade civelle

La grande variabilité des patrons de migration caractérisés par l'étude de la microchimie de l'otolithe chez l'anguille suggère une réversibilité du choix migratoire réalisé au stade civelle. Il a été constaté par exemple qu'autour de 2-3 ans de vie en rivière, une partie des anguilles jaunes retournerait en estuaire pour continuer leur croissance (Daverat et Tomas, 2006 ; Thibaut et *al.*, 2007). Grâce au rétro calcul de la taille à un âge donné (lecture des otolithes), la taille des anguilles jaunes au moment de leur retour en estuaire a été comparée à celle des anguilles de même âge demeurant en eau douce (Daverat et Tomas, 2006 ; Thibaut et *al.*, 2007). Toutefois, il n'a pas été possible de conclure en une différence de taille entre les individus demeurant ou non en rivière. La différence de comportement migratoire à ce stade semble donc indépendante de la croissance (Thibaut et *al.*, 2007). L'existence d'un seuil d'énergie individuel fixé génétiquement pourrait peut-être être impliquée, c'est-à-dire que si la teneur en énergie d'un individu descend en dessous d'un certain seuil, il aurait peut-être intérêt à retourner en estuaire où la quantité de nourriture est plus forte. Les individus pourraient aussi subir des modifications physiologiques, qui influenceraient leur comportement migratoire.

Dans une étude récente, Imbert et *al.* (2008) ont distingué expérimentalement, au sein d'un groupe d'anguillettes de moins de 16 cm et d'un groupe d'anguilles jaunes de plus de 24 cm, capturés en amont de la limite de marée dynamique, des individus ayant plutôt tendance à migrer vers l'amont et d'autres ayant plutôt tendance à rester sur place (les « inactifs »). L'étude de la condition corporelle et de la teneur en hormones thyroïdiennes de ces individus a suggéré un impact opposé de la condition physiologique sur la migration vers l'amont entre les deux stades d'anguilles (< 16 cm et > 24 cm). Chez les anguillettes de moins de 16 cm, les individus migrant vers l'amont avaient une plus forte condition corporelle et sécrétaient plus d'hormones thyroïdiennes (thyroxine et triiodothyronine) que les inactifs, alors que chez les anguilles jaunes (> 24 cm), les individus migrant vers l'amont étaient de taille plus petite et sécrèteraient plus de triiodothyronine uniquement (indicateur de stress physiologique) que les inactifs. Ces résultats supportent un rôle du statut énergétique variable au cours du cycle de vie de l'anguille. Autrement dit, si leur statut énergétique incite les individus à migrer ou non en rivière au stade civelle, il pourrait aussi être à l'origine d'autres choix migratoires au cours de sa vie.

5.6. Apport de cette étude à la gestion des stocks d'anguille

Dans une étude de 1998, Dekker évoque une diminution de la taille des civelles depuis les années 1970 et note que la diminution de la taille avec les années est positivement corrélée à leur abondance. Cette diminution de taille et d'abondance des civelles suggère que les larves leptocéphales arrivant sur les côtes européennes de nos jours auraient une plus faible croissance océanique et seraient moins nombreuses qu'il y a quarante ans. Cette évolution semble liée au réchauffement climatique, à l'origine d'une plus faible production primaire (Bonhommeau et *al.*, 2008) et donc certainement à une plus faible croissance et survie larvaire.

En plus de la diminution de leur effectif, la proportion de civelles entrant en estuaire ayant une teneur en énergie suffisante pour compléter leur migration estuarienne se trouverait alors fortement réduite. Par ailleurs, si moins d'une quarantaine d'années a suffi pour que le recrutement des civelles et leur statut énergétique chutent, il est improbable que si peu de temps suffise à l'évolution globale des seuils d'énergie au sein de la population. Une plus forte proportion de civelles se sédentariserait alors en estuaire.

L'augmentation de la proportion d'individus se sédentarisant en estuaire est un élément essentiel à prendre en compte dans l'évaluation des stocks de civelles et plus largement d'anguilles, évaluation jusqu'ici principalement basée sur les pêches en rivières. Les divers choix migratoires caractérisant le cycle de vie de l'anguille sont à l'origine de l'existence de multiples contingents (Jessop et *al.*, 2002), ce qui ne facilite pas l'évaluation des stocks. Toutefois, la compréhension de l'origine des divergences de comportement migratoire chez l'anguille permet une meilleure évaluation de l'estimation de la répartition des individus et donc d'avancer vers l'adoption de méthodes de gestion des stocks plus adaptées.

5.7. Critique de la démarche expérimentale

5.7.1. Distinction M⁻ / M⁺

Chez la civelle d'anguille européenne, le comportement migratoire est un comportement plastique. La distinction d'individus par leur réponse au signal crépusculaire n'a pas permis d'étudier toute la gamme des comportements résultant de cette plasticité mais seulement les

comportements extrêmes. De plus, le tri comportemental réalisé ici se base sur la réponse des individus à un moment donné. Néanmoins, si une civelle ne répond pas au stimulus choisi à un moment donné, il n'est pas sûr qu'elle n'y réponde jamais. La significativité des résultats indique qu'il y a bien des différences entre M^- et M^+ , toutefois, l'absence de significativité dans certains cas pourrait s'expliquer non pas par l'absence de différence mais par une mauvaise classification de certains individus. La classification de civelles ayant un fort potentiel de migration comme M^- par exemple, pourrait avoir atténué l'ampleur de certaines différences ou peut-être même les avoir masquées.

Réaliser deux tris successifs aurait été une solution pour discriminer les civelles de façon plus fine. Cette méthode a été testée durant la thèse (résultats non présentés ici). Elle a consisté à distinguer une première fois les civelles répondant et ne répondant pas au signal crépusculaire en fluvarium, puis à attendre quelques jours et à répéter la même opération sur les deux groupes d'individus. Cette méthode semblait effectivement affiner le tri puisque l'ampleur des différences de biométrie entre M^- et M^+ à l'issue du deuxième tri était plus forte qu'à l'issue du premier. Toutefois, cette méthode n'a pas pu être utilisée comme souhaitée car elle s'avère très contraignante :

- Elle est plus longue à réaliser que le simple tri, ce qui pose problème aux périodes pendant lesquelles il est nécessaire d'enchaîner les expériences.
- Elle nécessite l'utilisation d'un grand nombre de civelles, souvent difficile à obtenir lors d'une unique nuit de pêche en un même site.

En raison de la forte concordance entre la réponse au signal crépusculaire des civelles et leur réponse à l'inversion du courant, une autre solution aurait été de comparer des individus présentant des différences de comportement migratoire en réponse à ces deux stimuli. Cette méthode aurait permis de comparer non seulement les comportements extrêmes mais aussi les comportements intermédiaires, et aurait davantage renseigné sur la plasticité, tout en permettant un tri précis. Toutefois, cette méthode comporte aussi divers inconvénients :

- La durée de l'expérience est beaucoup plus longue, d'autant plus qu'il faut parfois attendre un temps non négligeable avant de réussir à synchroniser les civelles.
- Cette méthode nécessite un enregistrement en continu de l'activité des civelles, donc un dépouillement des vidéos coûteux en temps.
- Cette méthode nécessite aussi un marquage individuel des civelles et le nombre de codes couleurs pouvant être réalisés est limité, de par la petite taille d'une civelle et le nombre de couleurs distinguables sur un écran. Il n'est donc pas possible d'étudier un

grand nombre d'individus en même temps et un trop faible nombre de civelles par comportement ne permet pas une comparaison physiologique correcte.

Enfin, quelle que soit la méthode de tri choisie, l'impossibilité d'étudier, à l'heure actuelle, des civelles sédentarisées en milieu naturel constitue un frein considérable à l'étude de la migration partielle. Cet obstacle persistera tant qu'il ne sera pas possible de capturer directement un nombre suffisant de civelles présumées sédentaires en milieu naturel. L'étude des otolithes pourrait sembler appropriée de par les informations qu'elle a déjà pu fournir dans le cas du stade anguille jaune (Daverat et Tomas, 2006 ; Thibaut et *al.*, 2007). Toutefois, en partie à cause de la période de non / faible alimentation caractérisant le stade civelle, des variations estuariennes de salinité et des limites du lien entre évènement réel et incorporation de l'information dans l'otolithe, cet outil n'est pas assez fin à l'heure actuelle pour permettre d'aller plus loin dans l'étude du comportement migratoire de la civelle.

5.7.2. Utilisation du pourcentage de masse sèche pour comparer la teneur en énergie entre individus

Même si l'utilisation du pourcentage de masse sèche pour comparer la teneur en énergie des civelles a précédemment été validé, cet indicateur doit être utilisé avec précaution.

S'il permet la comparaison entre des civelles capturées à un même endroit et supposées au même stade de leur migration, il ne permet pas la comparaison entre individus de stades très différents (Wuenschel et *al.*, 2006), comme la comparaison entre civelles et anguilles en pleine croissance (comparaison pouvant concerner d'autres problématiques chez l'anguille), entre autre en raison de la différence de composition corporelle (lié au comportement alimentaire entre autre) entre ces stades. En effet, le pourcentage de masse sèche renseigne sur la teneur en énergie car il est positivement corrélé à la teneur en lipides (Weatherley et Gill, 1983 ; Van Pelt et *al.*, 1997 ; Azevedo et *al.*, 2004) (les lipides étant hydrophobes) mais il ne renseigne pas sur la proportion de protéines et lipides dans les tissus, lesquels lorsque mobilisés ne fournissent pas la même quantité d'énergie (1 g de lipides fournit 1,4 fois plus d'énergie que 1 g de protéines, Bureau et *al.*, 2002). Des différences de rapport lipides / protéines influencent la pente de la corrélation entre pourcentage de masse sèche et teneur en énergie.

Une analyse de la composition élémentaire des civelles (teneur en carbone, hydrogène, azote, soufre et oxygène) a été réalisée durant la thèse pour évaluer la teneur en lipides et

protéines des individus (données non présentées). Cette étude n'a pas permis de mettre en évidence de différence significative de composition entre M^- et M^+ , probablement car les échantillons étaient trop proches (pas de différence de pourcentage de masse sèche). Elle mériterait d'être reconduite avec des échantillons présentant des différences de pourcentage de masse sèche. De plus, elle permettrait d'approfondir le lien entre pourcentage de masse sèche, teneur en énergie et composition corporelle à l'échelle individuelle.

Par ailleurs, la masse fraîche d'un individu étant la somme de sa masse sèche et de sa teneur en eau, le pourcentage de masse sèche indique également le pourcentage d'eau de l'organisme. Dans des expériences affectant la teneur en eau des individus, telles que celles réalisées à différentes salinités, il faut donc veiller à n'utiliser cet indicateur que pour comparer des civelles soumises aux mêmes conditions (salinité identique en l'occurrence).

Enfin, un gros inconvénient de la mesure du pourcentage de masse sèche comme indicateur de la teneur en énergie est que, tout comme les mesures d'énergie par calorimétrie ou analyseur élémentaire, elle nécessite le sacrifice des civelles et ne permet donc pas de réaliser un suivi individuel temporel. Dans le cas d'un suivi individuel de l'énergie, il faut alors se résoudre à l'utilisation d'indicateurs biométriques tels que la masse fraîche.

5.7.3. Utilisation du stade pigmentaire comme indicateur du niveau de développement

Le niveau de pigmentation de la civelle est parfois difficile à expliquer. En effet, la vitesse de pigmentation peut être affectée par divers facteurs environnementaux tels que la salinité ou la température (Lecomte-Finiger, 1985 ; Dou et *al.*, 2003 ; Briand et *al.*, 2005) ainsi que par des facteurs internes tels que le statut hormonal (hormones thyroïdiennes, Jegstrup et Rosenkilde, 2003). De plus, des résultats expérimentaux ont démontré que dans des conditions de salinité et température identiques et sur une même durée (28 jours), la pigmentation de certains individus n'évolue pas ou peu alors que d'autres gagnent jusqu'à quatre stades.

L'expérience concernant l'alimentation de civelles a également suggéré des différences de niveau / vitesse de développement entre M^- et M^+ , notamment de développement de leur système digestif alors que leur niveau / vitesse de pigmentation était identique. Comme le suggèrent certains auteurs (Jegstrup et Rosenkilde, 2003), la pigmentation peut constituer un indicateur de la progression de la métamorphose mais il ne serait pas forcément corrélé avec le développement interne chez la civelle.

2^{ème} partie :

Apport de la modélisation à la compréhension du rôle de l'énergie lors de la migration estuarienne des civelles

1. Pourquoi une étape de modélisation ?

Les résultats des expérimentations présentées dans la 1^{ère} partie montrent que la teneur en énergie des civelles serait impliquée dans le déterminisme du comportement migratoire. Une deuxième étape est maintenant de construire un modèle reprenant les principaux résultats expérimentaux afin d'évaluer jusqu'où ils aident à mieux comprendre la migration estuarienne des civelles.

Plusieurs modèles se sont intéressés à la civelle mais la majorité d'entre eux avait pour objectif l'estimation des stocks et des mortalités associées (e.g. Dekker, 2000 ; Hegedis et *al.*, 2005 ; Aprahamian et *al.*, 2007 ; Beaulaton et Briand, 2007 ; Bevacqua et *al.*, 2007) et rares sont ceux qui se sont intéressés plus particulièrement à la compréhension du comportement migratoire de la civelle (Prouzet, 2002 ; Lambert, 2005). Le modèle réalisé par l'équipe de Prouzet (2002) s'est intéressé aux déplacements horizontaux et verticaux de la civelle dans le but d'estimer l'évolution des densités de civelles en estuaire. Celui de Lambert (Lambert, 2005) est allé assez loin dans l'effort de compréhension du comportement migratoire de la civelle, mais a principalement insisté sur les rythmes biologiques et n'a pas réussi à intégrer de façon correcte le processus de sédentarisation des civelles. En fait, aucun de ces modèles n'a réussi à reproduire la sédentarisation de certaines civelles en estuaire. Edeline (2007) a récemment proposé un modèle expliquant les divergences de comportement migratoire chez la civelle par l'existence d'une norme de réaction basée sur un seuil relatif au statut énergétique des individus. Dans ce modèle, il décrit une distribution normale du statut énergétique des individus de la population mais aussi de leur seuil d'énergie et considère que :

- les individus qui ont une teneur en énergie plus forte que leur seuil optent pour une tactique diadrome car ils auront une meilleure fitness en migrant vers les eaux douces ;
- les individus qui ont une teneur en énergie plus faible que leur seuil optent pour une tactique non-diadrome car ils auront une meilleure fitness en se sédentarisant en zone saline.

Ce modèle est séduisant mais il n'est pour l'instant que conceptuel, c'est-à-dire qu'il n'est pas directement relié à des données expérimentales ou de terrain.

Il a semblé pertinent de construire un nouveau modèle permettant de tester si le statut énergétique permet d'expliquer à la fois l'accomplissement de la traversée de la zone estuarienne pour une partie des individus et la sédentarisation en estuaire d'une autre partie des civelles, en se basant sur des données expérimentales.

Le travail présenté ici n'a pas la prétention de construire un modèle abouti mais de chercher à :

- définir quels éléments sont nécessaires à la construction d'un tel modèle,
- traduire les résultats issus des expérimentations (tableau 1) sous formes d'éléments du modèle,
- montrer les difficultés associées à un tel travail,
- faire ressortir quelles sont les pistes à privilégier pour assurer la robustesse du modèle.

Tableau 1. Synthèse des expériences réalisées durant la thèse en lien avec l'article auquel elles ont abouti. Les expériences « EnergieNov » et « EnergieFév » correspondent respectivement aux expériences réalisées en novembre et février de l'Article 1. ED, ES et EM signifient respectivement eau douce, eau saumâtre et eau de mer.

Nom de l'expérience	N° Article	Origine des civelles	Détail de l'expérience
EnergieNov	1	Urt (21km)	tri comportemental
EnergieFév	1	Urt (21km)	tri comportemental
Rhéotaxie	2	Molliet (0km)	tri comportemental puis observation de l'activité / rhéotaxie sur 26 jours
Dépense	3	Molliet (0km)	tri comportemental puis stabulation pendant 28 jours en ED, ES ou EM
Alimentation	4	Urt (21km)	tri comportemental puis alimentation pendant 2 × 16 jours

2. Choix de la méthode de modélisation

La méthode de modélisation utilisée ici est la modélisation individu centrée (DeAngelise et Gross, 1992) orientée par les patterns (Grimm et *al.*, 1996). La modélisation individu centrée est tout à fait adaptée à notre problématique car elle permet de prendre plus particulièrement en compte la variabilité inter-individuelle chez la civelle, la variabilité de son environnement (milieu physique) et les interactions locales entre individus et environnement. En ce qui concerne l'approche orientée par les patterns (structures caractéristiques, clairement identifiables dans la nature elle-même ou dans les données extraites de la nature), c'est une stratégie évitant de se disperser puisqu'elle permet (Grimm et *al.*, 1996) :

- de définir dès le début l'échelle spatiale et temporelle du modèle,

- d'orienter la définition des processus sous-jacents à la dynamique et de préciser les besoins en données du modèle,
- d'aider à formuler des prédictions secondaires qu'il est possible de tester en expérimental ou sur le terrain.

Il est nécessaire de noter que la reproduction d'un pattern ne constitue qu'une étape de la modélisation. C'est le point d'arrêt d'un cycle de modélisation. Le test de nouvelles hypothèses et la modification du pattern relanceraient le travail de modélisation. Dans la mesure où il existe plusieurs façons de reproduire le pattern (plusieurs modèles reproduisant le pattern), une telle réussite ne garantit pas la pertinence des processus simulés. C'est seulement en situation d'échec que l'on peut conclure que la représentation choisie du phénomène est incomplète ou erronée. De plus, le modèle ne s'entend qu'en fonction du pattern choisi. Si ensuite le pattern change (parce qu'un point est réfuté ou que de nouveaux éléments lui sont ajoutés) le modèle devra vraisemblablement être modifié.

Dans le cadre de la construction d'un modèle individu centré orienté par les patterns, il est conseillé (Mullon et *al.*, 2003) de commencer par émettre des hypothèses sur les processus à tester, puis de lancer le modèle, de comparer les résultats du modèle avec le pattern et de discuter de leur validité. Si le modèle ne convient pas, il faut alors tester de nouvelles hypothèses puis suivre à nouveau les différentes étapes. Nous avons suivi cette démarche, au moins dans ses premières phases. Un pattern a tout d'abord été défini, puis un modèle a été construit dans le but d'essayer de reproduire ce pattern. Toutefois, le modèle n'étant pas abouti, je me contenterai de faire une analyse critique des éléments inclus dans le modèle et d'évoquer et discuter les premiers résultats des simulations qu'il engendre.

3. Le pattern

Le pattern défini ici possède 3 caractéristiques :

- Une partie des civelles rejoint la limite de marée dynamique alors que l'autre reste dans l'estuaire moyen (Lambert, 2005). La proportion d'individus correspondant à chaque groupe de civelles n'est toutefois pas connue.
- En moyenne, une civelle est six fois moins efficace qu'une particule inerte qui utiliserait tous les flots pendant toute la durée du flot (Beaulaton et Castelnaud, 2005).

- A 21 km de l'embouchure (Urt, expériences de la thèse), le pourcentage de masse sèche (%MS) des civelles M^- (à forte propension à se sédentariser) et M^+ (à forte propension à migrer) est de, respectivement, $21,07 \pm 1,81 \%$ et $21,94 \pm 1,34 \%$. La forme des distributions correspondantes ne sera pas considérée.

Ces caractéristiques sont les éléments qui doivent émerger du modèle. Le pattern est structurant pour le modèle, il faut néanmoins veiller à ne pas le reproduire dans la structure du modèle, même indirectement.

4. Construction du modèle

La construction du modèle a dû être entreprise précocement, c'est-à-dire avant d'avoir terminé l'interprétation des résultats expérimentaux. Les idées n'étaient donc pas totalement claires au début de sa construction et sont susceptibles d'évoluer. Certaines contraintes n'ayant pas été identifiées dès le début, elles ont été découvertes au fur et mesure et il n'a pas toujours été possible d'y répondre dans le temps imparti.

Je me suis principalement investie dans la conception du modèle, à savoir dans le choix des éléments du modèle et la façon de les inclure dans le modèle. L'essentiel de mon travail a donc porté sur la traduction des résultats expérimentaux sous forme de processus correctement paramétrés. Le logiciel « R » (version 2.6.2) a été utilisé pour réaliser l'ensemble des ajustements statistiques. Le travail de programmation proprement dit a été réalisé principalement par Patrick Lambert en utilisant le cadriciel SimAquaLife, conçu pour la modélisation de la dynamique spatiale d'organismes aquatiques (Dumoulin, 2007) dans l'environnement intégré de développement Eclipse. Le langage utilisé est Java.

Le modèle est constitué de deux principaux objets, CIVELLE et ESTUAIRE, artéfacts informatiques des civelles et de l'estuaire dans le monde réel. Pour plus de clarté, les deux objets du modèle apparaissent en petites majuscules dans le texte et leurs principales caractéristiques en italique. Je vais d'abord décrire la CIVELLE qui nous intéresse directement, puis l'ESTUAIRE qui représente l'environnement dans lequel vivent et se déplacent les CIVELLES.

4.1. L'objet CIVELLE

Les cinq principales caractéristiques de la CIVELLE sur lesquelles se base le modèle sont son *Energie*, son *Statut Migratoire*, son *Comportement Locomoteur*, sa *Vitesse de Nage* et sa *Position* dans l'ESTUAIRE (figure 14).

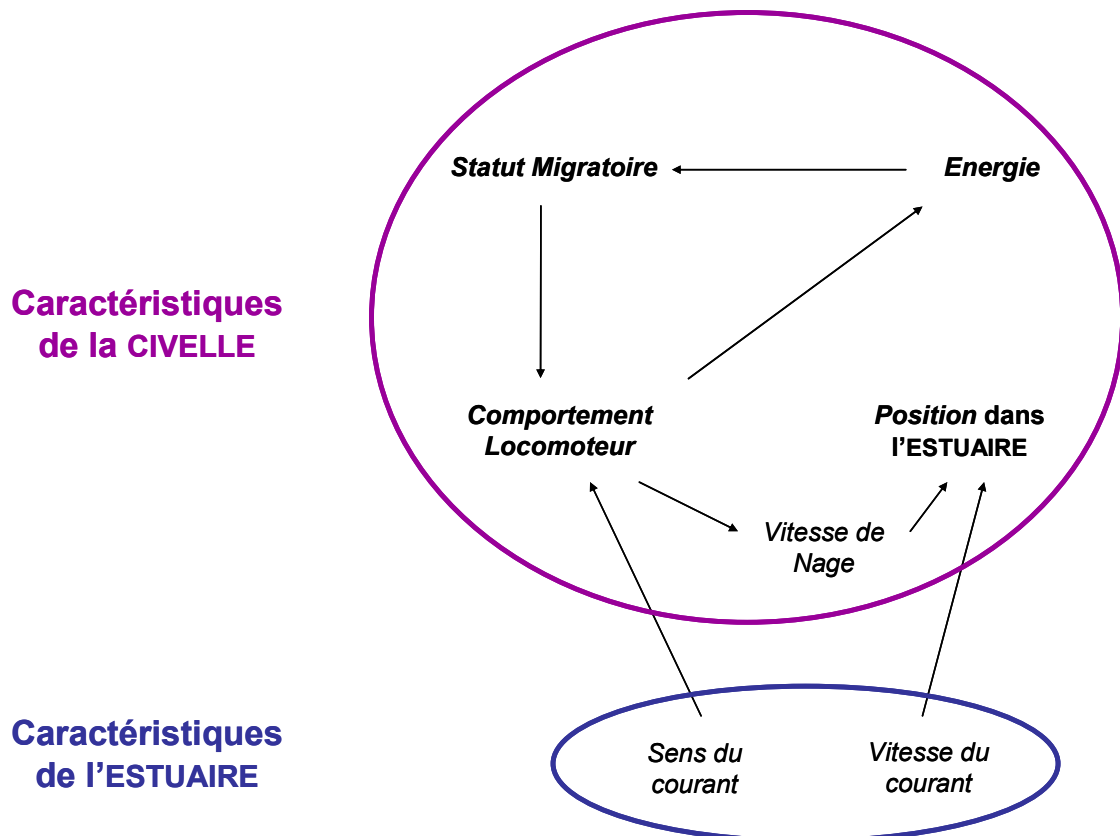


Figure 14. Schéma synthétisant les principales caractéristiques de la CIVELLE et celles de l'ESTUAIRE l'influençant directement. Les cinq principales caractéristiques de la CIVELLE sont son *Energie*, son *Statut Migratoire*, son *Comportement Locomoteur*, sa *Vitesse de Nage* et sa *Position* dans l'ESTUAIRE. Les diverses flèches signifient « influence ».

4.1.1. L'Energie

Chaque CIVELLE i est caractérisée par sa *Teneur en Energie* $E_i(t)$ au pas de temps t .

A son entrée en ESTUAIRE, une *Teneur en Energie* initiale $E_i(0)$ est attribuée à chaque CIVELLE. Cette *Teneur en Energie* est diminuée à chaque pas de temps par les *Pertes* liées au *Métabolisme Standard* et au *Métabolisme d'Activité*. La *Perte d'Energie* liée au *Métabolisme Standard* M_s est identique pour chaque pas de temps. Celle liée au *Métabolisme d'Activité*

Ma varie en fonction de l'activité de la CIVELLE au pas de temps considéré ; elle est notée $Ma(t)$. Même si cela va à l'encontre de l'esprit des modèles individu centrés, pour éviter de complexifier davantage le modèle, la *Perte d'Énergie liée au Métabolisme Standard* et, pour une même activité, la *Perte d'Énergie liée au Métabolisme d'Activité* sont considérées, dans un premier temps, identiques quelle que soit la CIVELLE. A partir de ces définitions, il est alors possible d'écrire l'équation suivante :

$$E_i(t) = E_i(t-1) - (Ms + Ma(t-1))$$

Dans un premier temps, l'éventuelle alimentation de certains individus en estuaire (Bardonnnet et Riera, 2005) n'a pas été prise en compte dans cette version du modèle. Les CIVELLES ne peuvent donc pas gagner de l'énergie et l'Action Dynamique Spécifique (métabolisme lié à l'alimentation) n'est pas considérée.

Chez diverses espèces de poissons, l'existence d'un lien entre pourcentage de masse sèche (%MS) et teneur en lipides a été observée (Weatherley et Gill, 1983 ; Van Pelt et *al.*, 1997 ; Azevedo et *al.*, 2004). De plus, les résultats des expériences « EnergieNov » et « EnergieFév » (Article 1) montrent que les civelles ont un plus fort %MS en début qu'en fin de saison de migration, ce qui est en accord avec les travaux de Charlon et Blanc (1982) montrant une diminution de la teneur en lipides des civelles au cours de la saison de migration. Ces résultats vont dans le sens d'un lien entre %MS et teneur en lipides chez la civelle. N'ayant pas de mesure plus précise de la teneur en énergie des civelles, la *Teneur en Énergie* d'une CIVELLE sera représentée par son %MS dans le modèle. Soit $MF(t)$, $MS(t)$ et $\%MS(t)$ respectivement la MF, la MS et le %MS au pas de temps t , $\%MS(t)$ est calculé ainsi :

$$\%MS(t) = \frac{MS(t)}{MF(t)} \times 100$$

4.1.1.1. *Teneur en Énergie* en entrée d'ESTUAIRE $E_i(0)$

Lors des expériences réalisées durant la thèse, les caractéristiques initiales des civelles (MF, MS et %MS) étaient généralement déterminées suite au tri en fluvarium et donc après transfert des civelles en eau douce (tableau 2).

Tableau 2. Nombre de civelles dont la masse fraîche (MF), la masse sèche (MS) et le pourcentage de masse sèche (%MS) ont été tous les trois déterminés pour chaque expérience présentée dans la 1^{ère} partie de la thèse. Certaines données ont été récoltées avant tri comportemental et dans ce cas les civelles n'ont jamais connu l'eau douce (ED). D'autres données ont été récoltées à l'issue du tri comportemental qui a toujours été réalisé en eau douce. Et enfin, d'autres données ont été récoltées après environ un mois supplémentaire d'expérience (voir détails tableau 1 ou 1^{ère} partie de la thèse) en eau douce (ED), eau saumâtre (ES) ou eau de mer (EM). Dans le cas de toutes les civelles gardées en expérimental pendant un mois la masse fraîche avait également été mesurée juste après le tri comportemental.

Expérience	Origine des Civelles	Nombre de civelles mesurées (MF, MS et %MS)								
		Avant tri M ⁻ / M ⁺		Après tri M ⁻ / M ⁺		Après tri M ⁻ / M ⁺ suivi d' un mois d'expérience				
		Civelles jamais ED		Tri en ED		en ED		en ES		en EM
		M ⁻	M ⁺	M ⁻	M ⁺	M ⁻	M ⁺	M ⁻	M ⁺	
EnergieNov	Urt (21km)			45	45					
EnergieFév	Urt (21km)			31	30					
Rhéotaxie	Molliet (0km)			40	40	36	36			
Dépense	Molliet (0km)	30		30	30	30	30	30	30	30
Alimentation	Urt (21km)			32	32					

A son entrée en estuaire, la civelle n'a théoriquement connu que l'eau salée puisqu'elle termine sa migration océanique. La civelle a une forte capacité d'osmorégulation (Wilson et *al.*, 2004; Crean et *al.*, 2005), néanmoins, les résultats de l'expérience « Dépense » ont démontré que, chez des civelles capturées en eau de mer, le transfert en eau douce est à l'origine d'une absorption d'eau par les tissus se traduisant par une diminution de 1 % du %MS des civelles. Compte tenu du %MS moyen d'une civelle, une telle erreur suppose une surestimation de la MF de l'ordre de 4-5 %. Pour avoir des valeurs les plus fiables possibles, il a donc été décidé de n'utiliser que les valeurs de MF, MS et %MS de civelles n'ayant pas été transférées en eau douce dans le cadre des expérimentations. Les seules civelles pour lesquelles nous avons des données sont celles mises de côté en début de l'expérience « Dépense » (civelles de Molliet, entrée d'estuaire, n = 30). La MF, la MS et le %MS de ces civelles sont respectivement de $330,33 \pm 67,05$ mg, $75,33 \pm 16,42$ mg et $22,74 \pm 1,21$ %.

D'après le test de normalité de Shapiro-Wilk, la MF, la MS et le %MS sont distribués normalement ($P > 0,05$) (figure 15).

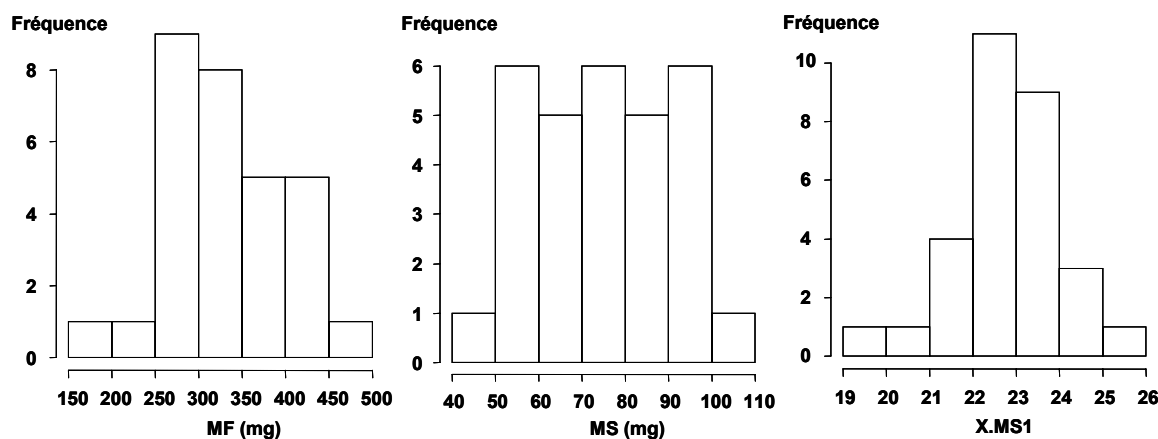


Figure 15. Expérience « Dépense » : histogrammes montrant les distributions de la MF, de la MS et du %MS des civelles d'entrée d'estuaire n'ayant pas été transférées en eau douce. Le nombre total d'individus est de 30.

A son entrée en ESTUAIRE, un pourcentage de masse sèche $\%MS_i(0)$ (indicateur de $E_i(0)$) est attribué à chaque CIVELLE. Ce pourcentage de masse sèche est tiré aléatoirement dans une distribution gaussienne de moyenne 22,74 et d'écart type 1,21.

Afin de déterminer des valeurs ultérieures (voir 4.1.1.2.), il est également nécessaire de déterminer les MF et les MS correspondantes, c'est-à-dire $MF_i(0)$ et $MS_i(0)$. La masse sèche de chaque CIVELLE est tirée aléatoirement dans une distribution gaussienne de moyenne 75,33 et d'écart type 16,42. Pour chaque CIVELLE, $MF_i(0)$ est ensuite calculée de la façon suivante :

$$MF_i(0) = \frac{MS_i(0)}{\%MS_i(0)} \times 100$$

Le choix de calculer $MF_i(0)$ à partir des deux autres variables plutôt que de calculer $MS_i(0)$ à partir de $\%MS_i(0)$ et $MF_i(0)$ s'explique par la plus forte gamme de valeurs existant dans le cas de la MF. Il est théoriquement moins probable d'obtenir des valeurs au-delà des extrêmes en cherchant à calculer $MF_i(0)$ qu'en cherchant à calculer $MS_i(0)$.

La démarche employée ici s'avère critiquable. En effet, même si la corrélation entre la MS et le % MS est faible ($R^2 = 0,24$), elle est significative ($P < 0.05$). Le temps imparti n'ayant pas permis de modifier cette démarche, elle a été conservée mais sera discutée et des propositions d'amélioration seront faites en fin de cette 2^{ème} partie.

4.1.1.2. Pertes d'énergie liées au *Métabolisme Standard* et au *Métabolisme d'Activité*

Le %MS correspondant au résultat d'un calcul faisant intervenir un rapport (rapport MS / MF), parler de perte de %MS pour évoquer des *Pertes d'Energie* est critiquable. Pour évaluer les *Pertes d'Energie*, il a alors été décidé de s'intéresser aux pertes de MF et MS observées en expérimental.

Les données utilisées pour déterminer les *Pertes d'Energie* liées au *Métabolisme Standard* et celles liées au *Métabolisme d'Activité* sont celles de l'expérience « Rhéotaxie » (civelles de Molliet, entrée d'estuaire, n = 69 : 36 M⁻ et 33 M⁺, température en expérimental maintenue à 11 °C). En effet, durant cette expérience (et seulement durant celle-ci), le niveau d'activité des civelles ainsi que leur perte de MF pendant un mois ont été suivis en individuel.

Plus précisément, un modèle (régression linéaire double) a tout d'abord été utilisé pour connaître la perte de MF des civelles en fonction du nombre de fois où elles étaient actives dans le sens du courant et du nombre de fois où elles étaient actives à contre-courant (tableau 3). Le modèle réalisé ici est critiquable car ses résidus ne sont pas distribués normalement (test de normalité de Shapiro-Wilk, $P = 0,011$) et sont partiellement (positivement) corrélés à la MF initiale des civelles ($R^2 = 0,48$). Un modèle multiplicatif (lien logarithmique) aurait été vraisemblablement plus adapté mais aurait été beaucoup plus difficile à interpréter dans le contexte de notre modélisation.

Tableau 3. Expérience « Rhéotaxie », résultat du modèle utilisé pour connaître le lien entre la perte de MF des civelles et le nombre de fois où elles ont été actives dans le sens du courant et du nombre de fois où elles ont été actives à contre-courant sur 26 jours. L'ordonnée à l'origine indique la perte de MF d'une civelle ne s'étant pas déplacée. « Sens du courant » et « Contre courant » indiquent la MF (mg) perdue par une civelle à chaque fois qu'elle s'est déplacée dans le sens du courant ou à contre-courant. « t » correspond au résultat du test de Student et « P(>|t) » indique la valeur de la probabilité associée. Le modèle explique 48 % de la variance.

	Moyenne	Ecart type	Valeur de t	P(> t)
Ordonnée à l'origine	35,64464	1,36363	26,139	< 2e-16
Sens du courant	0,03520	0,02115	1,664	0,101
Contre courant	0,14056	0,02080	6,757	4,36e-09

Le tableau 3 indique que pour une civelle qui ne s'est pas déplacée, la perte de MF en 26 jours est de $35,64 \pm 1,36$ mg. On considère que cette valeur correspond au métabolisme standard d'une civelle. En une minute, une civelle consomme donc $9,52 \cdot 10^{-4} \pm 3,63 \cdot 10^{-5}$ mg de sa MF. Dans cette première approche, nous supposons que les civelles les plus actives ne sont pas forcément celles qui ont un plus fort métabolisme standard et inversement. Une analyse avec comme covariable le niveau d'activité permettrait dans un deuxième temps de tester cette hypothèse.

Durant l'expérience « Rhéotaxie », les civelles étaient filmées 15 s toutes les 40 min. On considère que l'activité d'une civelle est, en moyenne, la même pendant les 40 min séparant les observations que pendant les 15 s d'observation. D'après le résultat du GLM (tableau 3), la perte de MF liée à une observation de nage dans le sens du courant est de $0,035 \pm 0,021$ mg. Avec l'hypothèse précédente, cette valeur représente la perte liée à une nage de 40 min dans le sens du courant. En une minute d'activité dans le sens du courant, une civelle perd donc $8,80 \cdot 10^{-4} \pm 5,29 \cdot 10^{-4}$ mg de MF. De même, en une minute d'activité à contre-courant, une civelle perd $3,51 \cdot 10^{-3} \pm 5,20 \cdot 10^{-4}$ mg de MF.

Ensuite, la perte de MS des civelles a été considérée. Pour réaliser des mesures de MS il est nécessaire de sacrifier les individus. Il n'a donc pas été possible de connaître en début d'expérience la MS des civelles dont l'activité a été suivie. Seule leur MS en fin d'expérience est connue et la MS des civelles en début d'expérience a dû être estimée.

Dans un premier temps, la corrélation entre MS et MF a été calculée. Pour éviter d'inclure dans nos calculs un éventuel biais lié à l'absorption d'eau par les tissus en raison d'un transfert en eau douce, les valeurs utilisées pour calculer la corrélation entre ces deux variables sont celles des civelles d'entrée d'estuaire n'ayant pas séjourné en eau douce de l'expérience « Dépense » (civelles de Molliet, $n = 30$) et de celles ayant passé 28 jours en eau salée (civelles de Molliet, $n = 60$).

L'équation de la droite reliant la MS à la MF s'écrit ainsi :

$$MS = 0,25 \times MF - 7,28 \quad (R^2 = 0,95).$$

L'ordonnée à l'origine étant significativement différente de 0 ($P < 0,001$), cette équation suggère que si la MF est nulle la MS ne l'est pas. D'un point de vue biologique, un tel résultat est incohérent. Le problème pourrait surtout se faire ressentir si les valeurs de MS apparaissant dans le modèle s'éloignent de façon importante des valeurs utilisées pour calculer cette corrélation. Pour cette raison, il a été décidé de chercher une équation

allométrique de type $y = ax^b$, cas dans lequel si x est nul, y l'est aussi. L'équation obtenue est la suivante :

$$MS = 0,11205 \times MF^{1,12171} \quad \text{équation (1)}$$

Que ce soit en début ou en fin d'expérience les corrélations d'allométrie entre MS et MF sont bonnes ($R^2 = 0,95$ et $R^2 = 0,96$ respectivement). En début d'expérience l'équation de la droite s'écrit $MS = 0,137 \times MF^{1,089}$, alors qu'en fin de saison elle s'écrit $MS = 0,105 \times MF^{1,133}$. Ces deux droites ont des équations relativement proches, ce qui est confirmé par les résultats de l'ANCOVA réalisée à partir de ces données ($P = 0,391$). La corrélation entre MS et MF est donc identique en début et en fin d'expérience.

La MS réelle des 69 civelles utilisées pour l'expérience « Rhéotaxie » est connue en fin d'expérience ; elle est appelée $MS_{f.obs}$. Dans un second temps, pour chaque civelle, la MS en fin d'expérience a été estimée avec la relation précédente ; elle est appelée $MS_{f.est}$. Puis l'écart relatif Rap entre la valeur estimée et la valeur observée en fin d'expérience a été calculé.

$$Rap = \frac{MS_{f.obs}}{MS_{f.est}}$$

Dans un dernier temps, pour chacune des 69 civelles, la MS en début d'expérience (MS_d) a pu être calculée. Pour commencer, elle a été soumise à une première estimation grâce à l'équation (1). La valeur obtenue a été appelée $MS_{d.prov}$. On considère ici que si la valeur de masse sèche finale d'un individu est au dessus de la valeur issue de la droite, sa valeur de masse sèche initiale l'était aussi. Cette première valeur a donc été corrigée grâce à l'écart relatif Rap calculé en fin d'expérience, afin d'obtenir une estimation plus juste appelée $MS_{d.est}$. En d'autres termes, pour chaque civelle, l'écart entre la valeur réelle reliant sa MS et sa MF et la valeur issue de la droite ajustée d'équation (1) a été pris en compte.

$$MS_{d.est} = MS_{d.prov} \times Rap$$

La perte de MS (dMS) peut alors être calculée ainsi :

$$dMS = MS_{d.est} - MS_{f.obs}$$

De la même façon que pour la MF, un modèle linéaire généralisé (GLM, distribution gaussienne) a été utilisé pour connaître la perte de MS des civelles en fonction du nombre de fois où elles ont été actives dans le sens du courant et du nombre de fois où elles ont été

actives à contre-courant (tableau 4). Comme dans le cas de la MF, les résidus du GLM ne sont pas distribués normalement ($P = 0,013$) et ils sont partiellement (positivement) corrélés à la MS initiale des civelles ($R^2 = 0,59$).

Tableau 4. Expérience « Rhéotaxie », résultat du GLM utilisé pour connaître le lien entre la perte de MS des civelles et le nombre de fois où elles ont été actives dans le sens du courant et du nombre de fois où elles ont été actives à contre-courant sur 26 jours. L'ordonnée à l'origine indique la perte de MS d'une civelle ne s'étant pas déplacée. « Sens du courant » et « Contre courant » indiquent la MS (mg) perdue par une civelle à chaque fois qu'elle s'est déplacée dans le sens du courant ou à contre-courant. « t » correspond au résultat du test de Student et « P(>|t|) » indique la valeur de la probabilité associée. Le modèle explique 29 % de la variance.

	Moyenne	Ecart type	Valeur de t	P(> t)
Ordonnée à l'origine	8,331126	0,369112	22,571	< 2e-16
Sens du courant	0,007597	0,005726	1,327	0,189
Contre courant	0,024606	0,005630	4,370	4,50e-05

D'après le résultat du GLM (tableau 4), en une minute, une civelle inactive perd $2,23 \cdot 10^{-4} \pm 9,86 \cdot 10^{-6}$ mg de MS. De plus, pour une minute d'activité dans le sens du courant, une civelle perd $1,90 \cdot 10^{-4} \pm 1,43 \cdot 10^{-4}$ mg de MS et pour une minute d'activité à contre-courant elle perd $6,15 \cdot 10^{-4} \pm 1,41 \cdot 10^{-4}$ mg de MS.

Pour faire simple, il a été considéré dans le modèle qu'une CIVELLE perd $9,52 \cdot 10^{-4}$ mg de MF, associés à une perte de MS de $2,23 \cdot 10^{-4}$ mg à chaque minute. S'ajoute à cette valeur une perte de MF de $8,80 \cdot 10^{-4}$ mg pour chaque minute où la CIVELLE est active dans le sens du courant et de $3,51 \cdot 10^{-3}$ mg pour chaque minute où elle est active à contre-courant. Les pertes de MS associées à ces pertes de MF sont respectivement de $1,90 \cdot 10^{-4}$ et $6,15 \cdot 10^{-4}$ mg. A partir de toutes ces valeurs de perte et des valeurs de MF et MS au pas de temps t , il est possible de calculer les valeurs de MF et MS et d'en déduire le %MS de chaque CIVELLE à $t+1$. Soit Ms_{MF} et Ma_{MF} la perte de MF liée respectivement au *Métabolisme Standard* et au *Métabolisme d'Activité*, et Ms_{MS} et Ma_{MS} la perte de MS liée respectivement au *Métabolisme Standard* et au *Métabolisme d'Activité*,

$$MF_i(t) = MF_i(t-1) - (Ms_{i,MF} + Ma_{i,MF}(t-1))$$

$$MS_i(t) = MS_i(t-1) - (Ms_{i,MS} + Ma_{i,MS}(t-1))$$

$$\%MS_i(t) = 100 \times \frac{MS_i(t)}{MF_i(t)}$$

4.1.2. Le Statut Migratoire

Les études réalisées à partir d'otolithes d'anguilles suggèrent que, au stade civelle, certains individus rejoignent les rivières alors que d'autres s'arrêtent en estuaire ou peut-être même avant (Tsukamoto et *al.*, 1998 ; Daverat et *al.*, 2006). En milieu naturel, de par leur différence de comportement migratoire, 2 types de civelles peuvent donc être distingués :

- les civelles **migrantes** : civelles ayant rejoint les rivières,
- les civelles **sédentaires** : civelles ayant arrêté leur migration avant d'avoir rejoint les rivières, c'est-à-dire en estuaire ou en zone côtière. Ces individus rejoindront peut être un jour les rivières mais pas au stade civelle.

Dans ce travail, une civelle dite **en cours de migration** est une civelle qui, au moment considéré, cherche à rejoindre les rivières. Il s'agit d'une civelle se déplaçant principalement dans le sens du courant lors du flot et / ou à contre-courant lors du jusant, et pour laquelle il est impossible de savoir de façon certaine, au moment considéré toujours, si elle sera migrante ou sédentaire.

Il faut bien distinguer arrêt de la migration et pause dans la migration. Un individu qui s'arrête ne cherchera plus à rejoindre les rivières au stade civelle. Une civelle qui fait une pause dans la migration pourra quant à elle reprendre sa migration quelques marées ou quelques jours plus tard.

Toutes les civelles utilisées dans le cadre des expérimentations décrites dans la 1^{ère} partie ont été capturées en cours de migration. En début d'expérimentation, le tri en fluvarium a été utilisé dans le but de distinguer parmi ces individus capturés en cours de migration, lesquels auraient une forte propension à continuer à migrer et lesquels auraient une faible propension à continuer à migrer, ce qui a permis de les classer en tant que :

- **M⁺** : civelle capturée en cours de migration et qui a une forte propension à continuer à migrer,
- **M⁻** : civelle capturée en cours de migration et qui a une faible propension à continuer à migrer, autrement dit une forte propension à devenir sédentaire.

Dans le modèle, la caractéristique *Statut Migratoire* cherche à reproduire la classification des expérimentations. Le *Statut Migratoire* d'une CIVELLE correspond à sa propension à migrer à chaque pas de temps. Pour s'accorder avec les résultats des expérimentations, dans le modèle, à chaque pas de temps, le *Statut Migratoire* d'une CIVELLE peut être M^+ ou M . Le *Statut Sédentaire* a également été ajouté pour être exhaustif. Les 3 *Statuts Migratoires* peuvent être redéfinis ainsi :

- M^+ : CIVELLE en cours de migration et qui a une forte propension à continuer à migrer,
- M : CIVELLE en cours de migration mais qui a une forte propension à devenir *Sédentaire*,
- *Sédentaire* : CIVELLE qui a abandonné le comportement de migration.

Dans le modèle, une CIVELLE est considérée comme ayant réussi à rejoindre la rivière si elle atteint la *Limite Amont de Marée Dynamique* (terme décrit Chapitre 4.2.). Je parlerai donc de CIVELLE *Migrante* dans le cas d'une CIVELLE qui a rejoint la *Limite Amont de Marée Dynamique*.

Dans le modèle, le *Statut Migratoire* d'une CIVELLE peut varier d'un pas de temps à un autre en fonction de ses caractéristiques énergétiques. A partir des expérimentations, il est possible de tracer une courbe explicitant la probabilité d'être M^+ en fonction du %MS (figure 16).

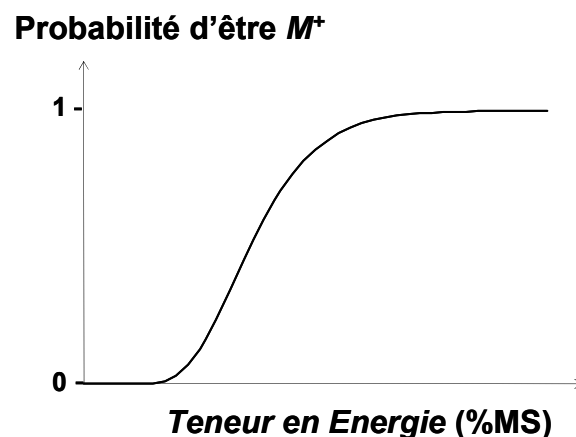


Figure 16. Probabilité d'être M^+ en fonction de la *Teneur en Energie*.

Deux interprétations sont alors possibles. Soit on considère cette courbe comme étant la réponse individuelle d'une CIVELLE, soit on suppose l'existence d'un seuil d'énergie variable d'un individu à l'autre mais fixe au cours du temps, dont la fréquence cumulée suit la courbe.

Le second cas a été choisi car l'existence de seuils d'énergie entre dans le cadre de la théorie sur les normes de réaction (Tomkins et Hazel, 2007). Cette démarche peut également être suivie en prenant en compte les *Sédentaires* (figure 17).

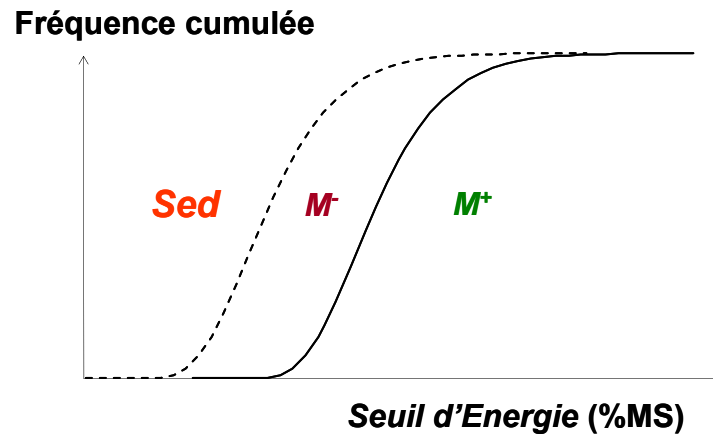


Figure 17. Fréquence cumulée des seuils d'énergie dans la population de CIVELLES. La courbe en trait plein correspond au seuil pour passer de M^+ à M et celle en pointillé au seuil pour passer de M à *Sédentaire* (*Sed*).

Au final, pour une civelle i , soit $S_{1,i}$ le *Seuil* pour passer de M^+ à M et $S_{2,i}$ le *Seuil* pour passer de M à *Sédentaire*, avec $S_{1,i} > S_{2,i}$ (figure 18):

- si $E_i(t) > S_{1,i}$ la CIVELLE sera M^+ au pas de temps $t + 1$,
- si $S_{1,i} \geq E_i(t) > S_{2,i}$ la CIVELLE sera M au pas de temps $t + 1$,
- si $S_{2,i} \geq E_i(t)$ la civelle sera *Sédentaire* au pas de temps $t + 1$.

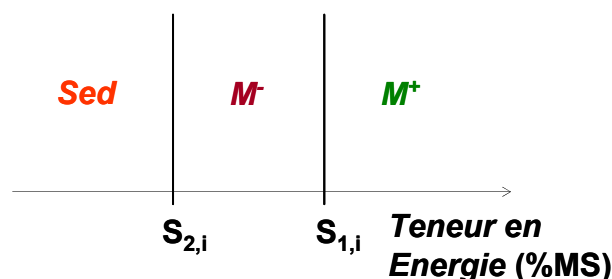


Figure 18. Lien entre *Statut Migratoire* et *Teneur en Énergie* : position des *Seuils d'Énergie* pour une CIVELLE donnée. *Sed* signifie *Sédentaire*.

Néanmoins, l'inconvénient est que l'on ne dispose que de peu de données sur l'énergie pour construire une telle distribution. D'après les données expérimentales, le %MS minimal et maximal des civelles capturées en cours de migration en milieu naturel est de respectivement

15 et 27 %. Ces valeurs ont permis de borner une distribution bêta cumulée de paramètres (2,2) (figure 19). Pour chaque CIVELLE entrant dans le modèle, un *Seuil d'Energie* S_1 est tiré aléatoirement dans cette distribution.

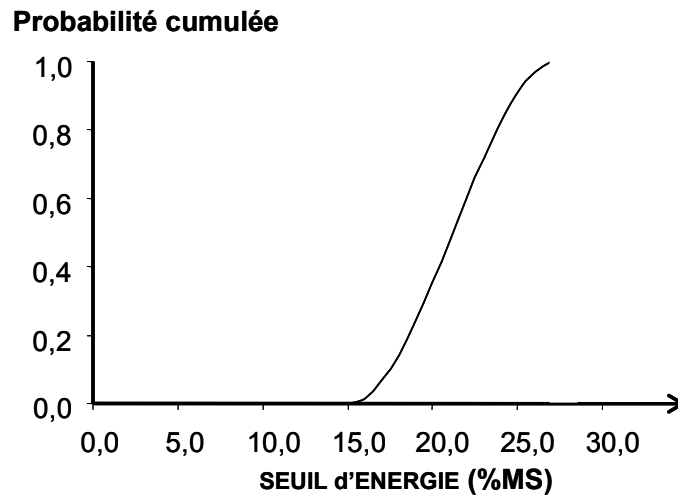


Figure 19. Distribution bêta cumulée (2,2) des *Seuil d'Energie* S_1 .

N'ayant aucune information concernant les civelles qui seraient sédentaires en milieu naturel, il est encore plus difficile d'estimer S_2 . Il a alors été considéré que, pour chaque civelle, $S_2 = S_1 - 1$. L'écart de 1 % défini arbitrairement entre S_1 et S_2 est de l'ordre de grandeur de l'écart type sur le %MS en entrée d'estuaire. Toutefois, il est difficile de dire si cette valeur est trop ou pas assez forte.

4.1.3. Le Comportement Locomoteur

Durant la migration estuarienne, la civelle est censée utiliser principalement les courants de flot afin de se déplacer vers l'amont (Jellyman, 1979 ; Gascuel, 1986). Néanmoins, elle n'utilise pas forcément tous les flots (Beaulaton et Castelnaud, 2005) et pourrait être, durant le flot comme durant le jusant, dans le substrat, en activité dans le sens du courant ou en activité à contre-courant (Bolliet et *al.*, 2007 ; Bolliet et Labonne, 2008 ; Article 2). L'activité et la rhéotaxie des civelles ont été pris en compte dans le modèle.

Le *Comportement Locomoteur* est défini ici comme le comportement de nage de la CIVELLE. Dans le modèle, les 3 comportements observables en milieu naturel ont été considérés. Ainsi, à chaque pas de temps, une CIVELLE peut être soit *Active dans le Sens du*

Courant (ActiveSC), soit *Active à Contre Courant (ActiveCC)*, soit *Inactive* (c'est-à-dire dans le substrat). Chez une CIVELLE en cours de migration, la probabilité d'être dans chacun de ces trois états est liée à son *Statut Migratoire* au pas de temps correspondant ainsi qu'à la phase de la marée (tableau 5).

Tableau 5. Probabilité d'être *Active dans le Sens du Courant (P.ActiveSC)*, d'être *Active à Contre Courant (P.ActiveCC)*, ou d'être *Inactive (P.Inactive)* des CIVELLES de *Statut Migratoire M* et *M⁺*, durant le *Flot* et le *Jusant*.

		<i>M</i>	<i>M⁺</i>
Flot	P.ActiveSC	0,025	0,110
	P.ActiveCC	0,007	0,004
	P.Inactive	0,968	0,886
Jusant	P.ActiveSC	0,009	0,017
	P.ActiveCC	0,127	0,065
	P.Inactive	0,864	0,918

Les différentes probabilités ont été calculées à partir des résultats de l'expérience « Rhéotaxie », pour laquelle il est possible d'estimer par rapport au nombre total d'observations, combien de fois chaque civelle a été ActiveSC, ActiveCC ou Inactive, en lien avec le sens du courant. Le sens du courant était contrôlé grâce à deux pompes situées à l'extrémité des chronotrons et fonctionnant alternativement. Certaines caractéristiques de l'estuaire (signaux chimiques par exemple) n'ont pas été reproduites en chronotrons. Les civelles n'ont donc aucune indication concernant le sens dans lequel elles doivent aller. Néanmoins, on peut supposer que les civelles s'activant en chronotrons choisissent (peut-être aléatoirement) un sens de déplacement (ou une direction à atteindre) et qu'elles essaieront de le maintenir en nageant avec le courant quand une pompe fonctionne et à contre-courant quand c'est l'autre pompe qui fonctionne. La pompe sur laquelle une civelle nage le plus fréquemment avec le courant simule le flot et l'autre le jusant.

Pour chaque civelle, ont été compté : le nombre de fois où elle est active dans le sens du courant sur la pompe 1 (*nSCP1*), le nombre de fois où elle est active à contre-courant sur la pompe 1 (*nCCP1*), le nombre de fois où elle est active dans le sens du courant sur la pompe 2 (*nSCP2*) et le nombre de fois où elle est active à contre-courant sur la pompe 2 (*nCCP2*). Ensuite, « A » a été calculé tel que :

$$A = (nSCP1 + nCCP2) - (nSCP2 + nCCP1)$$

- Si $A \geq 0$, la civelle est supposée considérer la pompe 1 comme étant le flot (et donc la pompe 2 comme étant le jusant).

- Si $A < 0$, la civelle est supposée considérer la pompe 2 comme étant le flot (et donc la pompe 1 comme étant le jusant).

Pour chaque civelle, il est donc possible de savoir, par rapport au nombre total d'observations, combien de fois elle a été :

- ActiveSC durant le flot supposé,
- ActiveCC durant le flot supposé,
- Inactive durant le flot supposé,
- ActiveSC durant le jusant supposé,
- ActiveCC durant le jusant supposé,
- Inactive durant le jusant supposé.

Pour chacun de ces 6 cas, on peut estimer la probabilité pour que la civelle adopte ce comportement locomoteur. Sachant que, durant le flot comme durant le jusant :

$$P.activeSC + P.activeCC + P.inactive = 1$$

Pour terminer, la moyenne des probabilités correspondant à chacun des 6 cas est calculée pour les M^- et les M^+ séparément (tableau 6).

L'expérience « Rhéotaxie » avait duré 26 jours. Néanmoins, il a été décidé de considérer uniquement les observations réalisées durant la dernière semaine d'expérimentation pour déterminer les probabilités, afin d'éviter l'éventuel biais pouvant être induit par des délais variables de synchronisation de l'activité de nage liés à l'adaptation à la structure expérimentale.

Dans le pattern, il est dit qu'en moyenne, une civelle est six fois moins efficace qu'une particule inerte qui utiliserait tous les flots pendant toute la durée du flot (Beaulaton et Castelnaud, 2005). Pour vérifier que les caractéristiques du modèle autres que l'*Energie* et le *Comportement Locomoteur* ne restreignent pas (ou pas de façon aberrante) le déplacement des CIVELLES, nous simulerons aussi le déplacement de CIVELLES (CIVELLES témoin) dont la *Teneur en Energie* n'est pas limitante et qui ne sont *Actives* que dans le *Sens du Courant* lors du *Flot* et seulement un *Flot* sur six (tableau 7). Les résultats seront ensuite comparés à ceux obtenus sur des civelles « normales » (civelles ayant des caractéristiques énergétiques et des probabilités d'activité telles que définies précédemment).

4.1.4. La Vitesse de Nage

Durant les expériences réalisées pendant la thèse, il a été constaté que, lorsqu'elles sont soumises à un courant moyen de 11 cm.s^{-1} , les civelles nagent en moyenne à 5 cm.s^{-1} quand elles vont dans le sens du courant (soit une vitesse de progression observée de 16 cm.s^{-1}) et à 15 cm.s^{-1} quand elles vont à contre-courant (soit une vitesse de progression observée de 4 cm.s^{-1}). Ces valeurs ont donc été retenues pour la modélisation (tableau 6).

4.1.5. La Position dans l'ESTUAIRE

La *Position* d'une CIVELLE dans l'ESTUAIRE varie à chaque pas de temps en fonction de son *Comportement Locomoteur*, de la *Vitesse du Courant* et de sa *Vitesse de Nage*. Une CIVELLE dans le substrat ne change pas de position au pas de temps correspondant.

Le modèle est donc un modèle à une dimension puisque les CIVELLES se contentent d'avancer vers l'aval ou l'amont. Les CIVELLES pourront être dans le substrat ou non si elles se déplacent mais le déplacement vertical dans la colonne d'eau n'a pas réellement été pris en compte.

Tableau 6. Récapitulatif de toutes les caractéristiques d'une CIVELLE normale et des valeurs correspondantes.

Caractéristiques	Valeur
<i>Energie</i>	
Teneur en Energie initiale : %MS _i (0)	22,74 ± 1,21 %
Masse sèche initiale : MS _i (0)	75,33 ± 16,42 mg
Masse fraîche initiale : MF _i (0)	MS _i (0) × 100 / %MS _i (0)
<i>Pertes liées au Métabolisme Standard,</i>	
perte de MF	9,52.10 ⁻⁴ mg.min ⁻¹
perte de MS	2,23.10 ⁻⁴ mg.min ⁻¹
<i>Pertes liées au Métabolisme d'Activité</i>	
perte de MF, nage dans le sens du courant	8,80.10 ⁻⁴ mg.min ⁻¹
perte de MS, nage dans le sens du courant	1,90.10 ⁻⁴ mg.min ⁻¹
<i>Pertes liées au Métabolisme d'Activité</i>	
perte de MF, nage à contre courant	3,51.10 ⁻³ mg.min ⁻¹
perte de MS, nage à contre courant	6,15.10 ⁻⁴ mg.min ⁻¹
<i>Statut Migratoire</i>	
Seuil d'Energie S ₁ , passage M ⁺ / M	distribution bêta cumulée (2,2) comprise entre 15 et 27 %
Seuil d'Energie S ₂ , passage M / Sédentaire	S ₁ - 1
<i>Comportement Locomoteur</i>	
Probabilité d'être ActiveSC lors du Flot	M ⁻ : 0,025 ; M ⁺ : 0,110
Probabilité d'être ActiveCC lors du Flot	M ⁻ : 0,007 ; M ⁺ : 0,004
Probabilité d'être Inactive lors du Flot	M ⁻ : 0,968 ; M ⁺ : 0,886
Probabilité d'être ActiveSC lors du Jusant	M ⁻ : 0,009 ; M ⁺ : 0,017
Probabilité d'être ActiveCC lors du Jusant	M ⁻ : 0,127 ; M ⁺ : 0,065
Probabilité d'être Inactive lors du Jusant	M ⁻ : 0,864 ; M ⁺ : 0,918
<i>Vitesse de Nage</i>	
Vitesse de Nage dans le sens du courant	5 cm.s ⁻¹
Vitesse de Nage à contre courant	15 cm.s ⁻¹

Tableau 7. Récapitulatif de toutes les caractéristiques d'une CIVELLE témoin et des valeurs correspondantes.

Caractéristiques	Valeur
<i>Energie</i>	
Teneur en Energie initiale : %MS _i (0)	30 %
Masse sèche initiale : MS _i (0)	100 mg
Masse fraîche initiale : MF _i (0)	MS _i (0) × 100 / %MS _i (0)
<i>Pertes liées au Métabolisme Standard,</i>	
perte de MF	0 mg.min ⁻¹
perte de MS	0 mg.min ⁻¹
<i>Pertes liées au Métabolisme d'Activité</i>	
perte de MF, nage dans le sens du courant	0 mg.min ⁻¹
perte de MS, nage dans le sens du courant	0 mg.min ⁻¹
<i>Pertes liées au Métabolisme d'Activité</i>	
perte de MF, nage à contre courant	0 mg.min ⁻¹
perte de MS, nage à contre courant	0 mg.min ⁻¹
<i>Statut Migratoire</i>	
Seuil d'Energie S ₁ , passage M ⁺ / M	1
Seuil d'Energie S ₂ , passage M / Sédentaire	S ₁ - 1
<i>Comportement Locomoteur</i>	
Probabilité d'être ActiveSC lors du Flot	0,167
Probabilité d'être ActiveCC lors du Flot	0
Probabilité d'être Inactive lors du Flot	0,833
Probabilité d'être ActiveSC lors du Jusant	0
Probabilité d'être ActiveCC lors du Jusant	0
Probabilité d'être Inactive lors du Jusant	1
<i>Vitesse de Nage</i>	
Vitesse de Nage dans le sens du courant	5 cm.s ⁻¹
Vitesse de Nage à contre courant	15 cm.s ⁻¹

4.2. L'objet ESTUAIRE

L'ESTUAIRE reconstitué ici ne cherche pas à reproduire toutes les caractéristiques d'un estuaire mais plutôt celles nécessaires à la résolution de notre problématique. Cet estuaire théorique s'inspire de celui de Gómez-Mourelo (2005a,b). Les caractéristiques nécessaires à la construction de l'ESTUAIRE (récapitulatif tableau 8) sont inspirées de celles de l'estuaire de l'Adour.

4.2.1. Taille de l'ESTUAIRE

Les civelles entrent dans le modèle en *Entrée* d'ESTUAIRE (figure 20), c'est-à-dire au kilomètre 0, ce qui correspondrait au début de l'estuaire en milieu naturel. Dans le modèle, il a néanmoins fallu fixer une limite en aval de celle-ci pour éviter de perdre dès le départ les éventuelles CIVELLES qui reculeraient aux premiers pas de temps. Cette limite a été appelée *Limite Aval* de l'ESTUAIRE, en lien avec le nom de l'objet, mais en milieu naturel elle se situerait à 20 km de la côte. La *Limite Amont* de l'ESTUAIRE a été fixée à 70 km, ce qui se passe au-delà n'étant pas considéré.



Figure 20. Localisation des principales caractéristiques spatiales de l'objet ESTUAIRE.

4.2.2. Caractéristiques relatives à la marée

La *Limite Aval d'Influence de la Marée* a été fixée à -20 km (figure 20), ce qui correspond à la *Limite Aval* de l'ESTUAIRE. En ce qui concerne la *Limite Amont d'Influence de la Marée*, elle a été fixée à 70 km, en accord avec la limite maximale observée dans l'estuaire de l'Adour (Snoussi, 1988).

L'Onde et la Célérité de la Marée ont également été prises en compte. L'Onde de la Marée (figure 21) est constituée de l'Onde Lunaire ainsi que de l'Onde Solaire (Guérin, 1993). L'Onde Lunaire est caractérisée par une Période de 12,42 h et une Amplitude de 2,04 alors que l'Onde Solaire a une Période de 12 h et une Amplitude de 0,75. En estuaire, la célérité de la marée correspond à la vitesse de propagation de la marée. Dans le modèle, elle a été estimée à $3,9 \text{ m.s}^{-1}$ pour coller avec l'Adour, même si elle est variable en lien avec le stade de la marée (Val d'Adour Maritime).

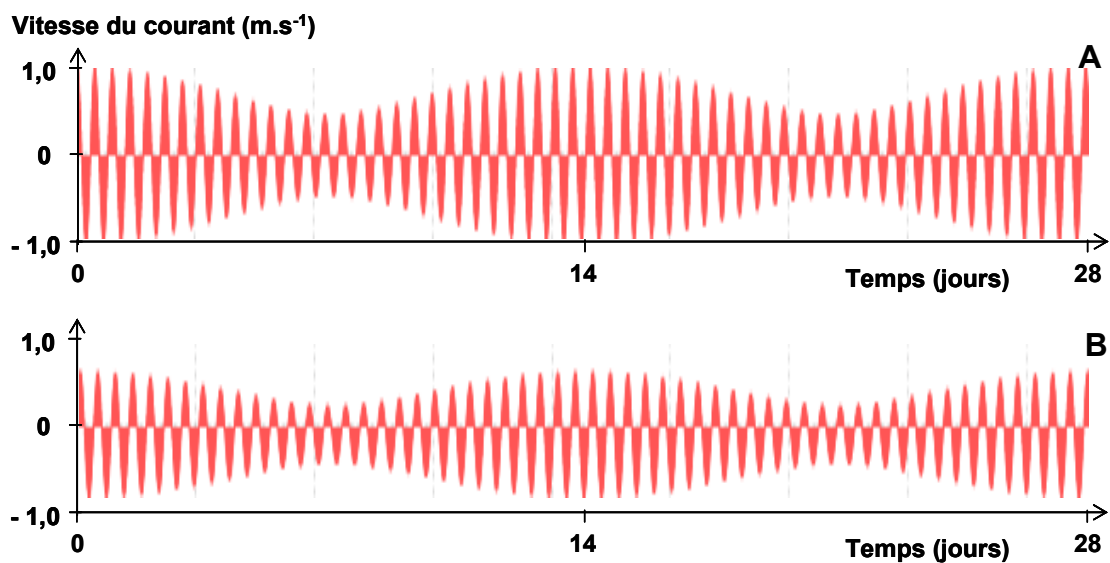


Figure 21. Onde de Marée sur un mois en Entrée d'ESTUAIRE (A) et à 20 km de l'embouchure (B).

La Limite Amont de Marée Dynamique, c'est-à-dire la limite amont qu'une CIVELLE doit atteindre pour être considérée comme Migrante, a également été déterminée. Cette limite n'a jamais été clairement définie en lien avec la migration estuarienne de la civelle. Dans le modèle, je considère qu'elle correspond à la Limite Amont Minimale d'Inversion de la Marée, c'est-à-dire à la limite au-delà de laquelle, dans certaines conditions (mortes eaux), il n'y a plus d'inversion du courant. Ce choix a été fait afin d'éviter de se retrouver avec des CIVELLES bloquées dans des zones où il n'y a plus d'inversion du courant pendant plusieurs jours. Avec les caractéristiques de L'ESTUAIRE choisies, la Limite Amont de Marée Dynamique se retrouve à 42,5 km (figure 20).

4.2.3. Caractéristiques relatives à la rivière

En estuaire, en plus des courants de marée, la civelle est soumise aux flux d'eau venant des rivières et ayant tendance à l'entraîner vers la mer (direction opposée à son mouvement). Dans le modèle, les caractéristiques relatives à la rivière ont été prises en compte en s'appuyant sur la démarche de Gómez-Mourelo (2005a,b). Les *Limites Aval* et *Amont d'Influence de la Rivière* ont été fixées respectivement à 0 et 70 km (figure 20).

4.2.4. Vitesse du courant

La vitesse du courant en estuaire est la résultante de la vitesse liée à la marée et de celle liée à la rivière ; il est difficile de distinguer la part des deux. Dans le modèle, le terme *Vitesse du Courant* correspond à la somme de ces deux composantes. Dans la partie aval de l'estuaire principalement, la vitesse du courant a tendance à prendre des valeurs positives lors du flot et négatives lors du jusant. Dans le modèle, la *Vitesse du Courant* en *Entrée* d'ESTUAIRE a été fixée à 1 m.s^{-1} . Cette valeur est du même ordre de grandeur que celles observées dans le cas de l'Adour (Prouzet, 2002).

De par les différentes caractéristiques attribuées à l'objet ESTUAIRE, dans le modèle (comme en milieu naturel), l'influence de la marée se fait moins ressentir à mesure que les individus progressent vers l'amont. Inversement, l'influence de la rivière se fait plus ressentir à mesure que les individus progressent vers l'amont. De même, si la durée du flot est équivalente à celle du jusant en entrée d'estuaire (~ 6 h), la durée du flot diminue alors que celle du jusant augmente en direction de l'amont.

4.2.5. Éléments non pris en compte

Puisque dans la version actuelle du modèle, l'influence de la température, de la salinité et de la concentration en polluants sur le comportement migratoire de la civelle n'a pas été intégrée, les variations de ces facteurs en estuaire n'ont pas été simulées. Les variations d'intensité lumineuse, liées entre autre à la succession jour / nuit, ainsi que les éventuelles crues hivernales n'ont pas non plus été considérées. Si les variations d'intensité lumineuses n'ont pas été intégrées directement dans le modèle, l'importance du signal jour / nuit n'a néanmoins pas été négligée. En effet, c'est la réponse au signal crépusculaire qui a permis de

distinguer des civelles M^- et M^+ en expérimental à partir desquelles ont été issues les caractéristiques énergétiques attribuées aux M^- et M^+ du modèle. De plus, le *Comportement Locomoteur* a été défini à partir du comportement moyen (jour et nuit confondus) en expérimental des M^- et M^+ .

Tableau 8. Récapitulatif de toutes les caractéristiques nécessaires à la construction de l'ESTUAIRE et des valeurs correspondantes.

Caractéristique	Valeur
<i>Limite Aval de l'ESTUAIRE</i>	-20 km
<i>Entrée d'ESTUAIRE</i>	0 km
<i>Limite Amont de l'ESTUAIRE</i>	70 km
<i>Limite Aval d'Influence de la Marée</i>	-20 km
<i>Limite Amont d'Influence de la Marée</i>	70 km
<i>Période de l'Onde Lunaire</i>	12 h 42
<i>Amplitude de l'Onde Lunaire</i>	2,04
<i>Période de l'Onde Solaire</i>	12 h
<i>Amplitude de l'Onde Solaire</i>	0,75
<i>Célérité de la Marée</i>	3,9
<i>Amplitude de la Marée</i>	1,0
<i>Limite Amont de Marée Dynamique</i>	42,5
<i>Limite Aval d'Influence de la Rivière</i>	0 km
<i>Limite amont d'Influence de la Rivière</i>	70 km
<i>Amplitude de la Rivière</i>	0,3

5. Conditions de simulation

Il a été décidé de modéliser le déplacement de 1000 CIVELLES et de les faire arriver toutes en même temps en ESTUAIRE. Le pas de temps a été fixé à 15 min ; la durée d'une marée en entrée d'estuaire étant approximativement de 6 h, ce pas de temps semble adéquat.

Arbitrairement, la simulation débute au maximum du *Flot* en conditions de vives eaux, conditions les plus favorables à la migration des civelles vers l'amont.

La simulation a été lancée sur 28 puis 56 jours. La première durée semble de l'ordre de grandeur du temps que doit mettre une civelle pour traverser un estuaire de 70 km. La

seconde durée a été testée au cas où les CIVELLES du modèle ne progresseraient pas assez vite, ce qui semble possible au vu des fortes probabilités d'inactivité attribuées aux CIVELLES (Chapitre 4.1.3.).

6. Essai de simulation dans l'état actuel du modèle

Le modèle a été testé dans l'état. Le résultat de l'avancée des CIVELLES en fin de simulation en lien avec leur *Statut Migratoire* à ce moment là est représenté figures 22 et 23.

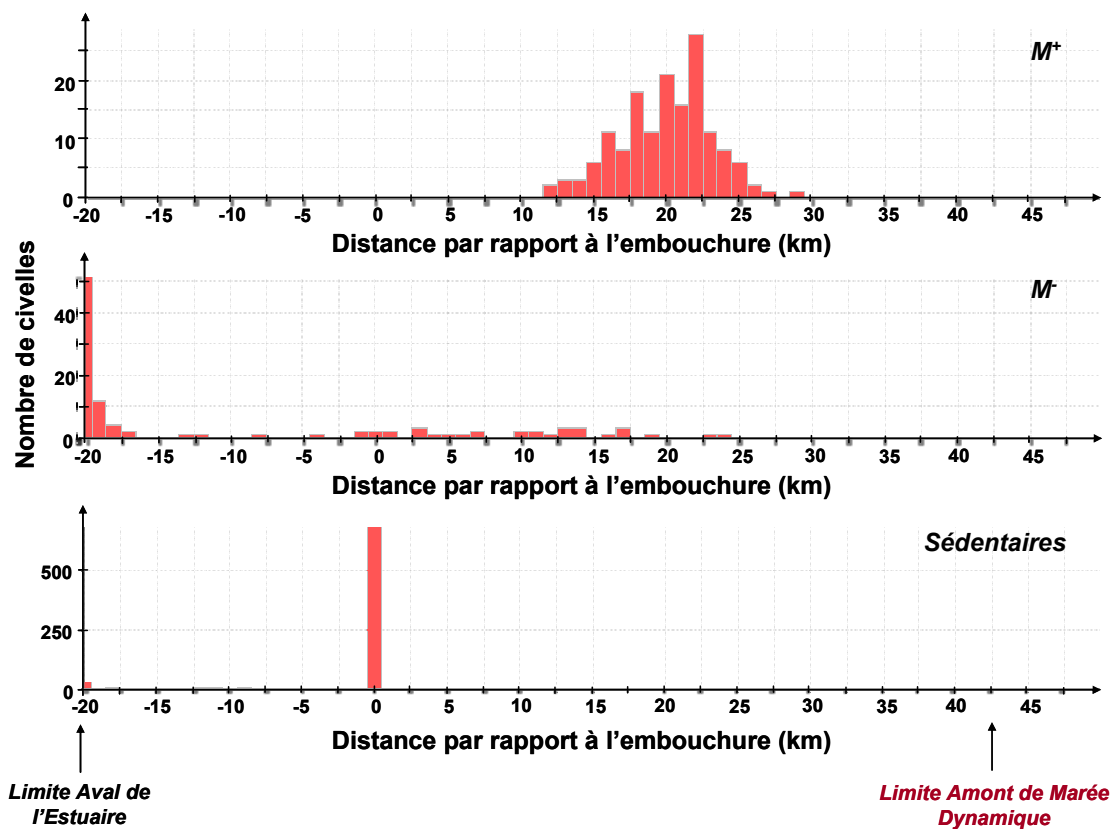


Figure 22. Résultat du modèle. Distribution spatiale des CIVELLES M , M^+ et *Sédentaires* au bout de 28 jours de simulation.

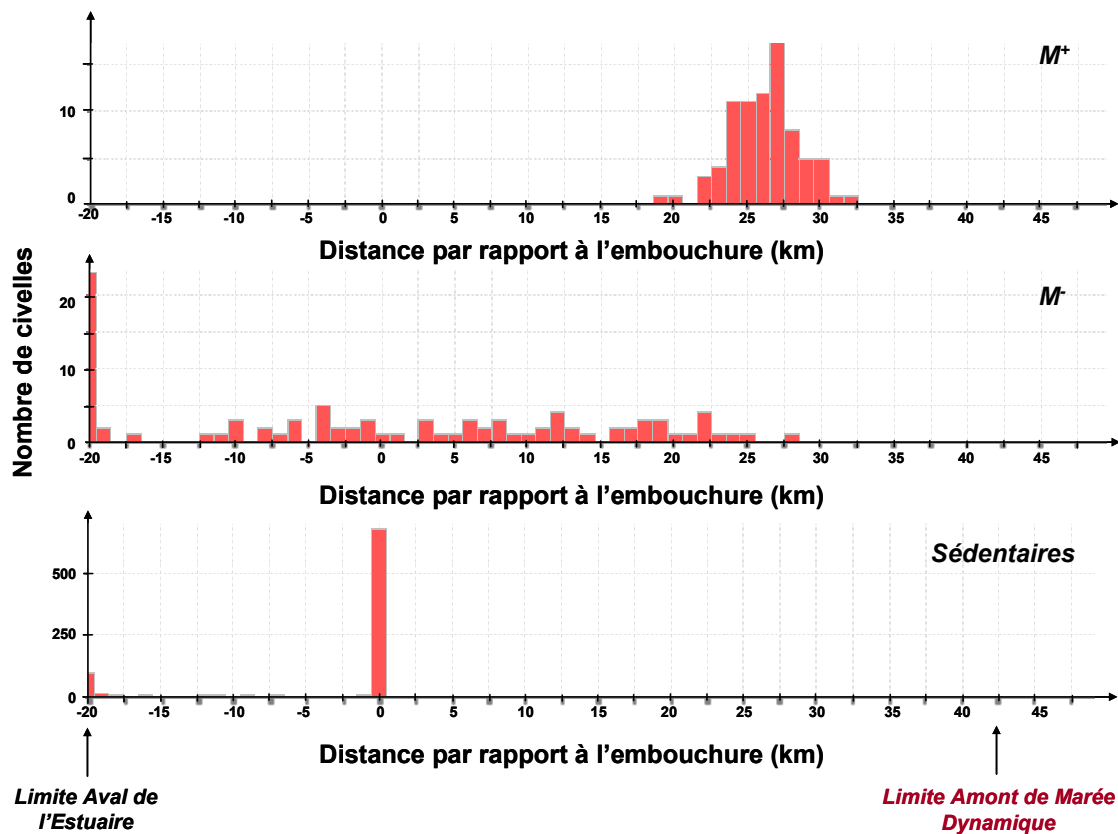


Figure 23. Résultat du modèle. Distribution spatiale des CIVELLES M , M^+ et *Sédentaires* au bout de 56 jours de simulation.

Quelle que soit la durée de simulation considérée, aucune CIVELLE n'a atteint la *Limite Amont de Marée Dynamique*. Dans le cas de la simulation sur 28 jours, la CIVELLE qui est allée le plus loin se trouve à 29 km de l'*Entrée* de l'ESTUAIRE. En 56 jours, la CIVELLE qui est allée le plus loin est à 32,5 km de l'*Entrée* de l'ESTUAIRE. En 28 jours supplémentaires de simulation les CIVELLES n'ont donc pas progressé beaucoup vers l'amont. Le *Flot* se faisant de moins en moins ressentir à mesure que les CIVELLES progressent vers l'amont et les probabilités de déplacement dans le sens du courant lors du *Flot* et à contre-courant durant le *Jusant* étant faibles, plus elles progressent vers l'amont, plus leur progression est difficile.

Quelle que soit la durée de simulation considérée, de nombreuses CIVELLES M se sont accumulées à -20 km, c'est-à-dire en *Limite Aval* de l'ESTUAIRE. Ceci s'explique en partie par le fait que certaines CIVELLES nagent parfois à contre-courant alors que la vitesse de celui-ci est plus élevée que la vitesse de nage des individus. En milieu naturel, il semble peu probable qu'une civelle s'efforce de nager si ça ne lui permet pas d'avancer. Un moyen d'améliorer le modèle serait de préciser que, aux pas de temps où une CIVELLE est sensée être *Active à Contre Courant*, si la *Vitesse du Courant* est trop forte pour qu'elle puisse progresser (*Vitesse*

du Courant \geq *Vitesse de Nage* de la CIVELLE, soit 15 cm.s^{-1}), alors la CIVELLE demeure enfouie dans le substrat (et reste donc *Inactive*).

Les résultats des simulations montrent également que les CIVELLES devenues *Sédentaires* se sont sédentarisées entre -20 km et 0 km. Ces résultats indiquent que les CIVELLES accumulées à 0 km seraient des individus qui avaient un *Seuil d'Energie* S_2 plus haut que leur *Teneur en Energie* à leur *Entrée* en ESTUAIRE (c'est-à-dire au premier pas de temps). Ceux sédentarisés plus en aval seraient des individus qui étaient *M* à leur entrée en estuaire mais dont l'écart entre le *Seuil* S_2 et la *Teneur en Energie* était faible. La nage dans le sens du courant lors du flot n'étant pas le *Comportement Locomoteur* majoritaire chez ces individus, quand ils ont nagé, ils l'ont principalement fait à contre-courant lors du jusant mais ont reculé à cause de vitesses de courants plus fortes que leur vitesse de nage ; ils ont aussi en partie nagé à contre-courant lors du flot et / ou dans le sens du courant lors du jusant, ce qui les a conduits en aval de l'*Entrée* de l'ESTUAIRE. Le grand nombre de CIVELLES déjà *Sédentaires* à leur entrée dans le modèle (plus de la moitié des individus) suggère des *Seuil d'Energie* S_2 relativement hauts comparés à la *Teneur en Energie* initiale des individus.

Dans le cas des CIVELLES témoin, c'est-à-dire des CIVELLES dont la *Teneur en Energie* n'est pas limitante et qui ne sont *Actives* que dans le *Sens du Courant* lors du *Flot* et seulement un *Flot* sur six, 28 jours de simulations suffisent pour que les individus atteignent la limite de marée dynamique (figure 24). Ce résultat indique tout d'abord que les caractéristiques attribuées à l'ESTUAIRE permettent aux individus de rejoindre la *Limite Amont de Marée Dynamique* en 28 jours. D'un autre côté, il indique également que les autres CIVELLES du modèle n'ont pas atteint la *Limite Amont de Marée Dynamique* en raison de leur *Comportement Locomoteur*, c'est-à-dire que le niveau d'*Activité* de ces CIVELLES dans le *Sens du Courant* lors du *Flot* et / ou à *Contre Courant* lors du *Jusant* a été sous-estimé ou simplement que la *Probabilité d'Inactivité* a été sur-estimée.

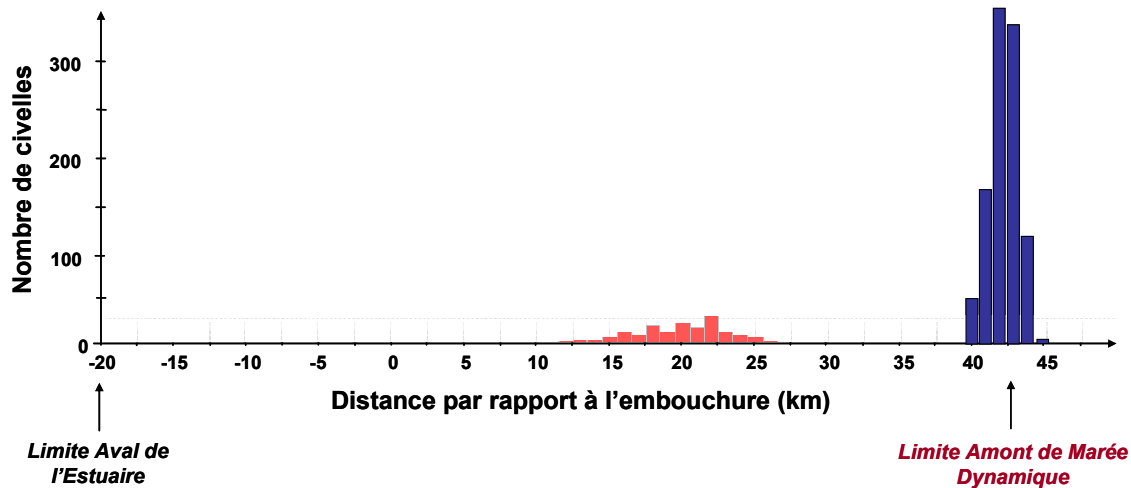


Figure 24. Résultat du modèle. Distribution spatiale des CIVELLES M^+ normales (rouge) et témoin (bleu) au bout de 28 jours de simulation.

7. Discussion et conclusions

L'étape de traduction des résultats expérimentaux a permis de construire la première version d'un modèle permettant de tester si la teneur en énergie permet d'expliquer à la fois l'accomplissement de la traversée de la zone estuarienne pour une partie des civelles et la sédentarisation en estuaire d'une autre partie des individus. Toutefois, l'effort de traduction des résultats a rapidement mis en évidence les limites des informations issues des expérimentations. Ce travail a également permis de cerner quelles informations demeurent nécessaires à la construction d'un modèle abouti.

Le modèle construit ici ne permet pas dans son état actuel de reproduire le pattern. Bien qu'une partie des CIVELLES se soit sédentarisée dans L'ESTUAIRE, aucun individu n'a réussi à atteindre la *Limite Amont de Marée Dynamique*, même au bout de 56 jours de simulation, et les CIVELLES sont loin d'avoir utilisé en moyenne un flot sur six comme décrit par Beaulaton et Castelnaud (2005). Le modèle n'ayant pas réussi à reproduire au moins deux éléments du pattern et le nombre de CIVELLES ayant atteint 21 km étant ridicule (simulation sur 28 jours) ou faible (simulation sur 56 jours), la comparaison de la *Teneur en Energie* des CIVELLES du modèle à cet endroit avec celle des civelles directement capturée à Urt (21 km de l'embouchure de l'estuaire de l'Adour) dans le cadre des expérimentations ne présente pas d'intérêt et n'a pas été essayée.

Seront discutés ici la position de la *Limite Amont de Marée Dynamique*, puis les problèmes liés à l'interprétation des résultats sur le déplacement des civelles qui sont probablement à l'origine de l'échec de la reproduction des deux premiers éléments du pattern et de l'accumulation d'individus à la limite inférieure de l'environnement modélisé (-20 km). Les contraintes et maladresses liées à l'intégration de la caractéristique *Energie* seront ensuite revues. Pour terminer, une synthèse des possibilités d'amélioration permettant la construction d'un modèle abouti sera réalisée.

7.1. Position de la *Limite Amont de Marée Dynamique*

Si les observations réalisées à partir des CIVELLES témoin ont permis de conclure que les caractéristiques attribuées à l'ESTUAIRE permettent aux CIVELLES d'atteindre la *Limite Amont de Marée Dynamique* même en 28 jours, le choix de cette limite peut néanmoins être discuté. En effet, quelques kilomètres en aval de la limite définie ici, les *Vitesses de Courant* sont très faibles et ne permettent plus aux CIVELLES qui ne se déplacent que dans le sens du courant lors du flot de se déplacer rapidement. Ainsi, la *Limite Amont de Marée Dynamique* aurait aussi pu être définie comme la limite au-delà de laquelle, dans certaines conditions (mortes eaux), la *Vitesses de Courant* est inférieure à une certaine valeur, 10 cm.s⁻¹ par exemple (valeur arbitraire). Toutefois, ne connaissant pas réellement la limite amont correspondant à la fin de la migration estuarienne d'une civelle en milieu naturel, il est difficile de définir une limite indiscutable. Compte tenu des faibles distances parcourues par les CIVELLES en 28 jours comme en 56 jours, la position de la *Limite Amont de Marée Dynamique* n'a néanmoins pas été limitante dans le cadre de cette première étape de modélisation.

7.2. Problème de déplacement des civelles

7.2.1. Sous-estimation du niveau d'activité des civelles

Le fait que les CIVELLES témoin réussissent, contrairement aux autres individus, à atteindre la *Limite Amont de Marée Dynamique* en 56 jours comme en 28 jours suggère que le niveau d'activité des individus est sous-estimé dans le modèle et que la traduction des

résultats de l'expérience « Rhéotaxie » a été biaisée. D'après les résultats expérimentaux de Barbin et Krueger (1994), une civelle passe entre 25 et 75 % du temps enfouie dans le sédiment. Durant de la dernière semaine de l'expérience « Rhéotaxie », le temps passé dans le substrat par les civelles a été, que ce soit dans le cas des M^- ou des M^+ et durant le flot ou le jusant supposé, supérieur à 85 %. Il est possible que l'absence de certains signaux présents en milieu naturel (signaux chimiques par exemple) n'ait pas permis la synchronisation de certains individus. Une proposition pour pallier à ce problème serait de modifier les probabilités obtenues à partir de l'expérience « Rhéotaxie ». Il faudrait par exemple augmenter (proportionnellement) les probabilités d'être *ActiveSC* et *ActiveCC* (que ce soit durant le *Flot* ou durant le *Jusant* et pour les M^+ comme pour les M^-), pour qu'en moyenne les CIVELLES du modèle soient seulement six fois moins efficaces qu'une particule inerte qui utiliserait tous les *Flots* pendant toute la durée du *Flot*. Par contre, le fait qu'une civelle est six fois moins efficace qu'une particule inerte qui utiliserait tous les flots pendant toute la durée du flot est une des caractéristiques du pattern pour l'instant. Il faudrait alors modifier le pattern puisqu'aucune de ses de ses caractéristiques ne doit être reproduite dans la structure du modèle.

7.2.2. Vitesses de courant simulées en expérimental

L'expérience « Rhéotaxie » a été réalisée à des vitesses de courant de l'ordre de 11 cm.s^{-1} , ce qui est faible en comparaison avec les *Vitesses de Courant* maximales modélisées en ESTUAIRE (de l'ordre de 1 m.s^{-1}). Les vitesses de nage des civelles dans de telles conditions sont certainement différentes des valeurs moyennes observées en expérimental à 11 cm.s^{-1} . McCleave (1980) estime qu'un courant de 40 cm.s^{-1} autorise des déplacements à contre-courant, même si c'est seulement sur une très courte distance. Ce résultat indique que les civelles adaptent leur vitesse de nage à la vitesse du courant. Dans le modèle, la *Vitesse de Nage* attribuée aux individus dépend uniquement du sens de la nage ; pour inclure plus de précision il aurait certainement fallu la faire varier en lien avec la vitesse du courant, donnée qui peut-être évaluée en expérimental.

Le fait que les vitesses de courant plus fortes en milieu naturel influencent le comportement des civelles en estuaire pourrait également expliquer l'accumulation d'un grand nombre d'individus à -20 km dans le cadre du modèle. Il semble logique de penser

qu'une civelle ne s'efforcera pas à nager à contre-courant alors que la vitesse du courant est plus forte que la sienne et qu'elle ne pourra donc pas avancer en nageant. D'après Creutzberg (1959), en structure expérimentale, une civelle s'enfouie ou se réfugie près du fond quand le courant atteint entre 0,35 et 0,50 m.s⁻¹. Dans le modèle, il aurait donc fallu préciser qu'une CIVELLE reste enfouie dans le substrat lorsque nager ne lui permet pas de progresser dans la direction souhaitée. D'un autre côté, en milieu naturel, la vitesse du courant n'est pas homogène dans toute la masse d'eau et les civelles cherchant à se déplacer pourraient choisir les zones qui leur sont le plus favorables. L'hétérogénéité des vitesses de courant dans la colonne d'eau pourrait être prise en compte par la suite mais l'ESTUAIRE modélisé deviendrait alors beaucoup plus complexe et devrait prendre en compte d'autres variables telles que le débit, la largeur, la profondeur, etc. Il faudrait alors partir de modèles hydrodynamiques tels que l'adaptation du modèle de Lazure (1998) au cas de l'Adour (de Casamajor et *al.*, 2000).

7.3. Contraintes liées à l'intégration de la caractéristique *Energie*

7.3.1. Utilisation du %MS comme indicateur de la teneur en énergie

La traduction des résultats expérimentaux afin de définir l'*Energie* des CIVELLES et son évolution suscite également de nombreuses remarques. Tout d'abord, l'utilisation du pourcentage de masse sèche comme indicateur de l'énergie est contraignante. En effet, le pourcentage de masse sèche ne permettant pas expérimentalement de réaliser un suivi individuel, il a été utilisé comme indicateur du statut énergétique à chaque pas de temps mais les *Pertes d'Energie* ont dû être évaluées à partir de données concernant des pertes de masse fraîche. De plus, le pourcentage de masse sèche correspond au résultat d'un rapport (rapport entre la masse sèche et la masse fraîche) et reste donc lourd à utiliser dans le cadre des analyses statistiques.

Pour ne pas avoir à parler de pertes de pourcentage de masse sèche et ainsi éviter divers problèmes statistiques, il a été choisi de simuler l'évolution de la masse fraîche et de la masse sèche pour étudier l'évolution de la *Teneur en Energie* des individus. En résumé, au premier pas de temps un pourcentage de masse sèche et une masse sèche ont été tirés aléatoirement pour chaque CIVELLE et ont permis de calculer la masse fraîche correspondante. La perte de masse fraîche des individus est issue des résultats expérimentaux et c'est la corrélation entre

masse fraîche et masse sèche en expérimental qui permet de calculer la perte de masse sèche correspondante. La masse fraîche et la masse sèche au pas de temps suivant sont alors déduites et permettent de calculer le pourcentage de masse sèche correspondant. Outre sa complexité, le problème de l'utilisation de cette méthode est que dans certaines conditions, on constate que le pourcentage de masse sèche d'un individu peut augmenter au cours de la simulation, ce qui est biologiquement impossible vu qu'aucun apport d'énergie n'intervient (l'éventuelle alimentation des civelles n'a pas été prise en compte dans le modèle). Une explication pourrait être l'existence d'une corrélation faible ($R^2 = 0,24$) mais non négligeable ($P < 0.05$) entre la masse sèche et le pourcentage de masse sèche, alors que ces paramètres sont tirés aléatoirement de manière indépendante pour chaque CIVELLE à son entrée en ESTUAIRE. Ce problème a une importance considérable puisque faussant l'estimation de la *Teneur en Energie* il fausse aussi le changement de *Statut Migratoire* des CIVELLES qui est relié à la *Teneur en Energie* et aux *Seuils d'Energie*.

Pour palier à ce problème, deux solutions sont envisageables. La première consisterait, d'une part, à tenir compte de la corrélation entre masse sèche et pourcentage de masse sèche, et d'autre part, à inclure une condition mathématique au moment du tirage initial des valeurs (entrée des CIVELLES en ESTUAIRE). Dans le cas d'une CIVELLE qui ne nagerait qu'à contre-courant par exemple, la valeur maximum du pourcentage de masse sèche pour éviter une augmentation de ce paramètre est de 18,74 % (démonstration Annexe 2), ce qui est très bas par rapport à la distribution du pourcentage de masse sèche des civelles étudiées en expérimental ($22,74 \pm 1,21$ %). Cette solution est donc peu crédible d'un point de vue biologique. Une deuxième solution serait d'en revenir aux pertes de pourcentage de masse sèche, c'est-à-dire tirer aléatoirement un pourcentage de masse sèche pour chaque civelle au premier pas de temps (entrée en ESTUAIRE), puis évaluer la perte de pourcentage de masse sèche des individus. Dans ce cas, il faudra néanmoins faire face aux diverses contraintes statistiques liées à l'étude d'un rapport.

Même si l'utilisation du pourcentage de masse sèche comme indicateur du statut énergétique est à l'origine de nombreuses contraintes, il est difficile d'envisager un autre indicateur. Des mesures de microcalorimétrie ou d'analyses élémentaires permettraient d'avoir de vraies valeurs d'énergie mais sont plus longues et plus coûteuses à réaliser. De plus, comme l'utilisation du pourcentage de masse sèche, elles nécessitent le sacrifice des individus empêchant donc tout suivi individuel dans le temps. Les mesures de biométrie simples telles que les mesures de longueur et masse fraîche sont à l'heure actuelle les seules à

permettre un suivi individuel mais elles se sont montrées beaucoup moins sensibles que le pourcentage de masse sèche.

7.3.2. Biais dû au passage en eau douce des civelles étudiées en expérimental

L'absorption d'eau par les tissus liée au passage en eau douce de la civelle peut également biaiser l'interprétation des résultats. Cette contrainte a été prise en compte dans le choix des données concernant la teneur en énergie des civelles en entrée d'estuaire mais le nombre d'échantillons disponibles est devenu contraignant. Normalement, une civelle confrontée à des variations de salinité devrait osmoréguler. Cependant, il n'existe pas de données à l'échelle individuelle sur l'osmolarité des civelles pour évaluer le gradient osmotique entre milieu intérieur et extérieur, et donc l'effort de régulation. S'il n'est pas possible d'obtenir des données pour une version postérieure du modèle, le biais lié à l'absorption d'eau par les tissus devra être considéré lors de la prise en compte de données obtenues avec des civelles ayant subi un transfert eau salée-eau douce.

7.3.3. Différences entre les civelles des différentes vagues de migration

Dans son état actuel, le modèle considère que les civelles arrivent en estuaire en une seule fois et proviennent d'une seule et unique cohorte. Par exemple, la distribution de la *Teneur en Energie* des individus en *Entrée d'Estuaire* est considérée comme gaussienne. De plus, les 1000 CIVELLES concernées par la simulation arrivent en *Entrée d'Estuaire* toutes en même temps dans le modèle. En milieu naturel, il est bien connu que les civelles arrivent sur les côtes européennes par vagues successives (Charlon et Blanc, 1982 ; Desaunay et Guerault, 1997) qui finissent par se mélanger (de Casamajor et *al.*, 2000, 2001a,b). Il faudrait par la suite aller beaucoup plus loin et inclure le fait que les CIVELLES n'arrivent pas toutes en estuaire ni en même temps, ni avec les mêmes caractéristiques énergétiques, d'autant plus que la diminution de la taille et de la teneur en lipides des civelles au cours de la saison de migration a été largement documentée (Kawakami et *al.*, 1999 ; Charlon et Blanc, 1982, 1983 ; de Casamajor et *al.*, 2000, 2001a,b ; Lambert et *al.*, 2003). Un premier moyen serait de vérifier que les distributions de masse fraîche, masse sèche et pourcentage de masse sèche observées à partir des données du milieu naturel et considérées comme gaussienne ne sont pas plutôt le résultat du cumul de plusieurs gaussiennes. Il faudrait aussi considérer la période (le

mois) durant laquelle les civelles ont été capturées. L'année de capture des individus n'a pas non plus été pris en compte ici mais pourrait biaiser la traduction des résultats.

7.3.4. Distribution des Seuils d'Energie

La distribution des *Seuils d'Energie* S_1 et S_2 correspondant respectivement à la limite entre M^+ / M^- et $M^- / Sédentaire$ a été difficile à définir dans la cadre du modèle. Dans le cas de S_1 , la contrainte majeure était la faible quantité de données concernant le pourcentage de masse sèche des civelles M^- et M^+ ; davantage d'échantillons permettrait de tracer une distribution plus juste. Dans le cas de S_2 , la contrainte était l'absence complète de données. Il a été choisi arbitrairement de lui attribuer une valeur dépendante de celle de S_1 et telle que $S_2 = S_1 - 1$ mais ce choix est discutable. Un écart de 1 % entre les deux *Seuils* est de l'ordre de grandeur de l'écart type sur le pourcentage de masse sèche en entrée d'ESTUAIRE. Plus l'écart entre les deux *Seuils* est fort, plus S_2 est faible et donc plus les CIVELLES du modèle devront perdre d'énergie pour atteindre S_2 et devenir *Sédentaires*, autrement dit plus il sera rare d'observer des CIVELLES qui deviennent *Sédentaires*. Cet écart est donc peut-être un peu trop fort. Il faudrait faire varier cette valeur et observer les conséquences sur les résultats du modèle, c'est-à-dire faire une analyse de sensibilité. Le fait que plus de la moitié des CIVELLES soit *Sédentaire* à son entrée en ESTUAIRE va par contre dans le sens d'une sur-estimation de la valeur des *Seuils d'Energie* et en particulier de S_2 . L'idéal serait de réussir à capturer des civelles demeurant un certain temps au niveau du substrat en milieu naturel. Les nombreuses tentatives de capture de civelles au niveau du substrat réalisées durant la thèse ont néanmoins montré la difficulté de capturer un nombre suffisant d'individus et le nombre réduit de sites permettant de telles pêches.

La mortalité n'a pas été prise en compte dans le modèle mais elle pourrait l'être par la suite. Si la mortalité avait été incluse, elle aurait pu être liée à la prédation par exemple ou au statut énergétique des individus. Il aurait été possible d'ajouter un troisième seuil S_3 au modèle, tel que $S_3 < S_2$, et d'émettre l'hypothèse qu'en dessous de ce *Seuil* une CIVELLE ne peut pas survivre. Toutefois, la teneur en énergie minimale nécessaire pour qu'une civelle demeure en vie n'est pas connue.

7.3.5. Intégration du Statut Migratoire

Dans le modèle, la définition des *Seuils d'Énergie* repose sur l'hypothèse que chaque civelle serait programmée génétiquement pour changer de comportement à chaque fois que sa teneur en énergie atteint certains seuils qui lui sont propres. Si cette hypothèse va dans le sens de la théorie sur les normes de réaction et plus particulière dans le sens des modèles de seuil environnemental (Tomkins et Hazel, 2007) permettant d'expliquer l'existence de différentes tactiques au sein d'une même population, elle repose sur l'hypothèse qu'en milieu naturel, la propension d'une civelle à migrer peut varier entre forte (M^+), faible (M^-) et nulle (Sédentaire). Outre sa pertinence en milieu naturel, la pertinence de la distinction entre M^+ et M^- dans le modèle est discutable. En effet, pour commencer un travail de modélisation, il aurait été plus simple de ne pas faire cette distinction. Néanmoins, l'ensemble des expériences de la cette thèse s'est intéressé à la différence entre M^+ et M^- , c'est donc concernant la différence entre ces deux « groupes » que l'on a le plus d'informations. De plus, il n'a pas été possible d'acquérir expérimentalement des informations concernant les différences entre civelles migrantes et sédentaires. Une autre solution aurait été de partir plutôt des résultats d'expériences telles que l'expérience « Rhéotaxie », sans faire de distinction entre M^- et M^+ mais en considérant le fait que les civelles sont actives ou non et si oui, si elles le sont plutôt dans le sens du courant ou à contre, à quelle fréquence, etc. Ce type d'expérience a l'avantage d'être réalisé en individuel sur du long terme et aurait permis de faire des regroupements plus fins. La quantité d'informations disponibles à partir de ce type d'expériences est néanmoins faible à l'heure actuelle.

7.4. Conclusions et perspectives pour l'amélioration du modèle

Cette étape de traduction des résultats expérimentaux a donc mis en évidence les limites de ces résultats ainsi que des difficultés concernant leur interprétation. Pour aboutir à un modèle plus robuste, il faudrait, par ordre de priorité :

- Augmenter le niveau d'activité des civelles qui les contraint pour l'instant à progresser trop lentement. Palier au problème de sous-estimation du niveau d'activité permettrait ainsi d'orienter davantage l'analyse sur la variabilité des niveaux d'énergie.

- Continuer à utiliser le pourcentage de masse sèche comme indicateur de la teneur en énergie mais mieux estimer les caractéristiques qui lui sont associées en s'appuyant sur les propositions qui ont été faites.
- Faire un effort pour mieux estimer les distributions des Seuils d'énergie S_1 et S_2 , en essayant par exemple, respectivement, d'obtenir des données supplémentaires et de capturer des individus déjà sédentaires au moment de leur capture en milieu naturel.
- Prendre en compte l'influence de la vitesse du courant sur le comportement et par conséquent la dépense d'énergie des civelles.

Enfin, pour reproduire encore mieux la migration de la civelle en milieu naturel, certains facteurs pourraient être ajoutés au modèle. C'est le cas de facteurs influençant la teneur en énergie des individus par exemple, comme l'éventuelle alimentation de certaines civelles, du rôle des hormones thyroïdiennes dans la mobilisation des réserves énergétiques ou des pertes d'énergie liées au phénomène de détoxication. C'est aussi le cas de l'influence des variations d'intensité lumineuses liées entre autre à la succession jour / nuit (Jellyman, 1977 ; Gascuel, 1986 ; de Casamajor et *al.*, 1999) ou de température (Gascuel, 1986, Tongiori et *al.*, 1986 ; Tosi et *al.*, 1988) par exemple, qui sont connues comme influençant le comportement migratoire de la civelle en estuaire. Chez la civelle, il a été démontré que l'utilisation des courants est en partie contrôlée par une horloge interne (Bolliet et *al.*, 2007). Ce phénomène de synchronisation avait été pris en compte dans le modèle de Lambert (2005) et pourrait également être intégré au modèle commencé ici.

Conclusion générale et perspectives

Les études de la microchimie de l'otolithe réalisées ces dix dernières années ont souligné des divergences de comportement migratoire chez trois espèces d'anguilles, l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), l'anguille japonaise (*Anguilla japonica*) et l'anguille américaine (*Anguilla rostrata*) (Daverat et al., 2006). Toutefois, l'existence de différents patrons de migration au stade civelle n'a jamais été expliquée. L'implication du statut énergétique des individus a été proposé sans être démontrée. Les travaux réalisés durant cette thèse sont les premiers à mettre en évidence l'existence d'un lien entre la teneur en énergie et le comportement migratoire chez la civelle d'anguille européenne. Les analyses réalisées sur des civelles capturées en milieu d'estuaire ont souligné une plus faible teneur en énergie chez les civelles ayant une plus forte propension à se sédentariser.

Les expériences réalisées durant cette thèse suggèrent néanmoins que la teneur en énergie des individus ne serait pas l'unique facteur impliqué dans l'existence de différents patrons de migration. En effet, contrairement à celles réalisées sur des civelles capturées en milieu d'estuaire, les analyses réalisées sur des civelles capturées en entrée d'estuaire n'ont pas mis en évidence de différence de teneur en énergie entre les individus présentant des différences de propension à migrer. Les résultats de cette thèse ne permettent que des conjectures quant aux autres facteurs impliqués. Cependant, l'existence d'un seuil d'énergie individuel fixé génétiquement qui déterminerait la teneur en énergie minimale pour qu'un individu continue à migrer a été suggérée. Si les différences inter-individuelles sont suffisantes, il pourrait à lui seul expliquer les patrons observés. L'existence d'un tel seuil reste difficile à tester mais mérite sans nul doute qu'on s'y emploie. Une première proposition d'expérience serait de vérifier si la reprise alimentaire modifie la propension à migrer des civelles. Un gain de poids inciterait peut-être les individus à passer d'une faible à une forte propension à migrer. Il serait ainsi possible de comparer la teneur en énergie qui doit être atteinte par chaque individu pour augmenter cette propension, ce qui permettrait d'appuyer ou non l'existence d'un seuil d'énergie individuel. Pour l'instant, l'implication de facteurs autres qu'énergétiques dans l'existence de divergences migratoires en entrée d'estuaire demeure néanmoins probable.

Pour aller plus loin dans la compréhension du rôle de l'énergie, des expériences ont porté sur les causes éventuelles de l'existence de différences de teneur en énergie uniquement en milieu d'estuaire. Ces expériences ont souligné de plus fortes dépenses d'énergie et une reprise d'alimentation plus lente et / ou à un plus faible niveau chez les civelles ayant une plus forte propension à se sédentariser. En raison de ces différences, une plus faible hétérozygotie génétique a été suggérée dans le cas des civelles ayant une plus forte propension à se

sédentariser car Pujolar *et al.* (2005) ont démontré une corrélation positive entre la variabilité génétique au niveau des loci des allozymes et la taille, le poids ainsi que le facteur de condition chez l'anguille européenne. Il faudrait s'intéresser plus particulièrement à la variabilité génétique au niveau des loci des allozymes pour vérifier si ce facteur ne serait pas à l'origine des plus fortes dépenses menant à une plus faible teneur en énergie, ainsi qu'à la plus faible motivation à s'alimenter chez les civelles ayant une plus forte propension à se sédentariser. Le rôle des hormones thyroïdiennes a également été proposé puisque ces hormones sont connues comme étant impliquées dans la métamorphose, l'activité locomotrice et la mobilisation des réserves énergétiques chez les poissons. Il faudrait étudier plus particulièrement l'influence des hormones thyroïdiennes sur les dépenses d'énergie et le niveau d'alimentation chez la civelle.

Pour mieux comprendre l'origine des différences de perte d'énergie mises en évidence durant la thèse, il faudrait aussi aller plus loin dans l'étude de la nature de ces pertes. La plus forte perte de masse fraîche observée chez les civelles ayant une plus forte propension à se sédentariser lors d'une expérience réalisées dans des conditions non propices au déplacement a conduit à l'hypothèse d'un plus fort métabolisme standard chez ces individus. Cette hypothèse mériterait d'être confirmée par des mesures de respirométrie. Lors de la même expérience, l'influence de la salinité sur les pertes de masse fraîche a été étudiée. En raison de l'absence de lien entre la perte de masse fraîche et la salinité, nous avons conclu à l'absence de lien quant au coût énergétique lié à l'osmorégulation et la plus ou moins forte propension à migrer. Il faudrait aller plus loin en réalisant des mesures d'osmolarité chez ces individus et en comparant son évolution temporelle.

Les expériences réalisées durant cette thèse ont été contraintes par l'impossibilité (à l'heure actuelle) de travailler directement en milieu naturel. Pour renforcer les conclusions issues des travaux expérimentaux, il faudrait poursuivre les efforts entrepris pour tenter de capturer des civelles déjà sédentarisées en milieu naturel et les comparer aux individus capturés en cours de migration. Il faudrait également mettre en place des méthodes permettant le suivi des civelles du début à la fin de leur migration estuarienne.

De par l'importance des informations qu'il peut procurer et son aide à la perception des limites du travail expérimental, le modèle commencé ici mériterait d'être amélioré en prenant en compte les remarques qu'il a suscitées et les résultats de nouvelles études expérimentales.

L'implication de la teneur en énergie dans l'existence de divergences migratoires a suggéré la nécessité pour une civelle d'avoir un certain niveau d'énergie pour avoir intérêt à

aller grandir en rivière. Il faudrait par la suite chercher à réaliser des mesures de fitness pour tester cette hypothèse. Toutefois, la possible réversibilité du choix réalisé au stade civelle chez des individus ayant passé 2-3 ans en rivière ne facilite pas une telle étude.

En plus des constats sur la diminution de la productivité du domaine océanique (Bonhommeau et *al.*, 2008) et de la diminution globale de la qualité des civelles capturées sur les côtes européennes (Dekker, 1998), l'implication de la teneur en énergie dans l'existence de différents patrons de migration supporte une implication de la diminution de la teneur en énergie des leptocephales dans la diminution du recrutement en eau douce chez la civelle d'anguille européenne. Les travaux réalisés ici contribueraient donc à la compréhension de l'évolution de la dynamique des stocks d'anguille. Toutefois, l'implication d'autres facteurs tels que la baisse des effectifs due à la diminution du nombre de géniteurs ou à la survie des leptocephales ne peut pas être écartée. La compréhension des choix réalisés au stade anguille jaune est également nécessaire pour aller plus loin dans l'étude de la dynamique des stocks. Il faudrait néanmoins commencer par essayer d'évaluer précisément la proportion d'individus ne rejoignant jamais les eaux douces.

Références bibliographiques

- Angilletta Jr, M.J., Wilson, R.S., Navas, C.A., James, R.S., 2003. Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 234-240.
- Aprahamian, M.W., Walker, A.M., Williams, B., Bark, A., 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, 1472-1482.
- Awise, J.C., 2003. Catadromous eels of the North Atlantic: A review of molecular genetic findings relevant to natural history, population structure, speciation, and phylogeny. In: "Eel biology" (K. Aida, K. Tsukamoto, K. Yamauchi, Eds.), p. 31-48, Springer-Verlag, Tokyo.
- Ayson, F.G., Kaneko, T., Hasegawa, S., Hirano, T., 1994. Differential Expression of Two Prolactin and Growth Hormone Genes during Early Development of Tilapia (*Oreochromis mossambicus*) in Fresh Water and Seawater: Implications for Possible Involvement in Osmoregulation during Early Life Stages. *General and Comparative Endocrinology* 95, 143-152.
- Azevedo, P.A., Leeson, S., Cho, C.Y., Bureau, D.P., 2004. Growth, nitrogen and energy utilization of juveniles from four salmonid species: diet, species and size effects. *Aquaculture* 234, 393-414.
- Barbin, G.P., Krueger, W.H., 1994. Behaviour and swimming performance of elvers of the American eel, *A. rostrata*, in an experimental flume. *Journal of Fish Biology* 45, 11-121.
- Bardonnet, A., Dasse, S., Parade, M., Heland, M., 2003. Study of glass-eels movements in a flume in relation to nyctemeral changes. *Bulletin Français de la pêche et de la Pisciculture* 368, 9-20.
- Bardonnet, A., Riera, P., 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: New insights from stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63, 201-209.
- Bardonnet, A., Bolliet, V., Belon, V., 2005. Recruitment abundance estimation: Role of glass eel (*Anguilla anguilla* L.) response to light. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 321, 181-190.
- Beaulaton, L., Castelnaud, G., 2005. The efficiency of selective tidal stream transport in glass eel entering the Gironde (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 378-379, 5-21.
- Beaulaton, L., Briand, C., 2007. Effect of management measures on glass eel escapement. *ICES Journal of Marine Science* 64, 1402-1413.
- Beaumont, A., Hourdry, J., Vernier, J.-M., Wegnez, M., 1994. Développement. Dunod, Paris, 282p.
- Bernachez, L., Dodson, J.J., 1987. Relationship between bioenergetics and behaviour in anadromous fish migrations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44, 399-407.
- Bevacqua, D., Melià, P., Crivelli, A.J., Gatto, M., De Leo, G.A., 2007. Multi-objective assessment of conservation measures for the European eel (*Anguilla anguilla*): an application to the Carmargue lagoons. *ICES Journal of Marine Science* 64, 1483-1490.
- Bishop, R.E., Torres, J.J., 1999. Leptocephalus energetics: metabolism and excretion. *The Journal of Experimental Biology* 202, 2485-2493.
- Bishop, R.E., Torres, J.J., 2001. Leptocephalus energetics: assembly of the energetics equation. *Marine Biology* 138, 1093-1098.
- Bœuf, G., Payan, P., 2001. How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology - Part C* 130, 411-423.

- Bolliet, V., Lambert, P., Rives, J., Bardonnnet, A., 2007. Rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels: Synchronisation to water current reversal under laboratory conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 344(1), 54-66.
- Bolliet, V., Labonne, J., 2008. Individual patterns of rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels synchronised to water current reversal. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 362(2), 125-130.
- Bonhommeau, S., Chassot, E., Rivot, E., 2008. Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fisheries Oceanography* 17, 32-44.
- Briand, C., Fatin, D., Ciccotti, E., Lambert, P., 2005. A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel (*Anguilla anguilla*) pigmentation development. *Journal of Fish Biology* 67, 993-1009.
- Brown, D.D., 1997. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94, 13011-13016.
- Brown, D.D., Cai, L., 2007. Amphibian metamorphosis. *Developmental Biology* 306, 20-33.
- Bruslé, J., 1990. Effects of heavy metals on eels, *Anguilla* sp. *Aquatic Living Resources* 3, 131-141.
- 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.
- Bruslé, J., Quignard, J.-P., 2001. Biologie des poissons d'eau douce européens. Editions Technique & Documentation, Lavoisier, Paris, 625p.
- Bureau, D.P., Kaushik, S.J., Young Cho, C., 2002. Bioenergetics. In: "Fish Nutrition" (J.E. Halver, K.W. Hardy, Eds.), 3^{ème} édition, p. 1-59, Elsevier Science, USA.
- Bureau du Colombier, S., Bolliet, V., Lambert, P., Bardonnnet, A., 2007a. Energy and migratory behavior in glass eels (*Anguilla anguilla*). *Physiology & Behavior* 92, 684-690.
- Bureau du Colombier, S., Bareille, G., Lambert, P., Bolliet, V., Bardonnnet, A., 2007b. Micro-pollutant content in *Anguilla anguilla* glass eels and relationship with migratory behaviour. *Vie & Milieu* 57(4), 223-227.
- Bureau du Colombier, S., Lambert, P., Bardonnnet, A. (sous presse). Is feeding behaviour related to glass eel propensity to migrate? *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*.
- Callamand, O., Fontaine, M., 1942. L'activité thyroïdienne de l'anguille au cours de son développement. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 82, 129-135.
- Castonguay, M., Cyr, D.G., 1998. Effects of temperature on spontaneous and thyroxine-stimulated locomotor activity of Atlantic Cod. *Journal of Fish Biology* 53, 303-313.
- Chan, K., 2005. Partial migration in the silvereel (*Aves Zosteropidae*): pattern, synthesis, and theories. *Ethology Ecology and Evolution* 17(4), 349-363.
- Chang, C.W., Iizuka, Y., Tzeng, W.-N., 2004. Migratory environmental history of the grey mullet *Mugil cephalus* as revealed by otolith Sr:Ca ratios. *Marine Ecology Progress Series* 269, 277-288.
- Charlon, N., 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 fur Hydrobiologie* 93(2), 238-255.
- Charlon, N., Blanc, J.M., 1983. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 2. Régime alimentaire et variations de quelques caractéristiques biochimiques en cours de migration. *Archiv fur Hydrobiologie* 98(2), 240-249.
- Ciccotti, E., Macchi, E., Rossi, A., Cataldi, E., 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., 1999. Migrations, growth, and early life history of the American eel (*Anguilla rostrata*). These de 3^{ème} cycle, Université du Maine, 117p.
- Clark, J., 1968. Seasonal movements of striped bass contingents of Long Island Sound and the New York Bight. *Transactions of the American Fisheries Society* 97, 320-343.
- Cote, D., Moulton, S., Frampton, P.C.B., Scruton, D.A., McKinley, R.S., 2004. Habitat use and early winter movements by juvenile Atlantic cod in a coastal area of Newfoundland. *Journal of Fish Biology* 64, 665-679.
- Crean, S.R., Dick, J.T.A., Evans, D.W., Rosell, R.S., Elwood, R.W., 2005. Survival of juveniles European eels (*Anguilla anguilla*), transferred among salinities, and developmental shifts in their salinity preference. *Journal of Zoologie London* 266, 11-14.
- Creutzberg, F., 1959. Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfaction perception. *Nature* 184, 1961-1962.
- Creutzberg, F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.), in a tidal area. *Netherland Journal of Sea Research* 1, 257-338.
- Dannewitz, J., Maes, G.E., Johansson, L., Wickström, H., Volckaert, F.A.M., Järvi, T., 2005. Panmixia in the European eel: a matter of time. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272(1568), 1129-1137.
- Daverat, F., Elie, P., Lahaye, M., 2004. Première caractérisation des histoires de vie des anguilles (*Anguilla anguilla*) occupant la zone aval du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne : Apport d'une méthode de microchimie. *Cybium* 28(1), 83-90.
- Daverat, F., Tomas, J., 2006. Tactics and demographic attributes in the European eel *Anguilla anguilla* in the Gironde watershed, SW France. *Marine Ecology Progress Series* 307, 247-257.
- Daverat, F., Limburg, K.E., Thibault, I., Shiao, J.C., Dodson, J.D., 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*. *Marine Ecology Progress Series* 308, 231-241.
- De Casamajor, M.N., Bru, N., Prouzet, P., 1999. Influence de la luminosité nocturne et de la turbidité sur le comportement vertical de migration de la civelle d'Anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 355, 327-347.
- De Casamajor, M.N., Prouzet, P., Lazure, P., 2000. Identification du flux de civelles (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques de l'estuaire de l'Adour. *Aquatic Living Resources* 13, 411-420.
- De Casamajor, M.N., Lecomte-Finiger, R., Prouzet, P., 2001a. Détermination de l'état d'amaigrissement des civelles (*Anguilla anguilla*) en migration en zones côtière et estuarienne. *Comptes rendus de l'Académie des sciences Paris / Life Sciences* 324, 345-353.
- De Casamajor, M.N., Lecomte-Finiger, R., Prouzet, P., 2001b. Passé larvaire des civelles, *Anguilla anguilla* (Linné, 1758) en migration en zones côtière et estuarienne (Adour, golfe de Gascogne) à partir de l'examen des otolithes. *Comptes rendus de l'Académie des sciences Paris / Life Sciences* 324, 1011-1019.
- DeAngelise, D.L., Gross, L.J., 1992. Individual-based models and approaches in ecology. Routledge, Chapman & Hall, New York, 525p.
- Dekker, W., 1998. Long-term trends in the glass eels immigrating at Den Oever, The Netherlands. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 349, 199-214.
- Dekker, W., 2000. A Procrustean assessment of the European eel stock. *ICES Journal of Marine Science* 57(4), 938-947.

- Dekker, W., Casselman, J.M., Cairns, D.K., Tsukamoto, K., Jellyman, D.J., Lickers, H., 2003. Worldwide decline of eel resources necessitates immediate action. *Fisheries* 28(12), 28-30.
- Desaunay, Y., Guerauld, D., 1997. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. *Journal of Fish Biology* 51(A), 317-339.
- Dingle, H., 1996. Migration: the biology of life on the move. Oxford University Press, 474p.
- Dou, S.Z., Miller, M.J., Tsukamoto, K., 2003. Growth, pigmentation and activity of juvenile Japanese eels in relation to temperature and fish size. *Journal of Fish Biology* 63 (Suppl. A), 152-165.
- Dumoulin, N., 2007. SimAquaLife : un cadre pour la modélisation de la dynamique spatiale d'organismes aquatiques utilisant les métadonnées pour la production automatique de fonctionnalités. *Techniques et Sciences Informatiques* 26(6).
- Eales, J.G., MacLatchy, D.L., 1989. The relationship between T3 production and energy balance in salmonids and other teleosts. *Fish Physiology and Biochemistry* 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. *Marine Ecology Progress Series* 282, 161-270.
- Edeline, E., Dufour, S., Elie, P., 2005a. Role of glass eel salinity preference in the control of habitat selection and growth plasticity in *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 304, 191-199.
- Edeline, E., Bardonnnet, A., Bolliet, V., Dufour, S., Elie, P., 2005b. 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., Elie, P., 2006. Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behaviour. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 331(2), 217-225.
- Edeline, E., 2007. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Marine Ecology Progress Series* 341, 229-232.
- Elie, P., 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L., dans l'estuaire de la Loire: Pêche, écophysiologie et élevage. Thèse de 3^{ème} Cycle, Université Rennes I, 383p.
- Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I., Charlon, N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* (poisson téléostéen anguilliforme). *Vie & Milieu* 32, 149-157.
- Elie, P., Rochard, E., 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 335, 81-98.
- Fleming, I.A., Gross, M.R., 1989. Evolution of adult female life history and morphology in a Pacific salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*). *Evolution* 43, 141-157.
- Fontaine, M., 1975. Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. In: "Advances in Marine Biology" (F.S. Russel, M. Yonge, Eds.), Vol. 13, p. 241-355, Academic Press, London.
- Forrest, D.M., 1976. Eel capture, culture, processing and marketing. Norwich: Page Bros, 203p.
- Forward Jr, R.B., Tankersley, R.A., 2001. Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 39, 305-353.
- Gascuel, D., 1986. Flow carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgolander Meeresuntersuchungen* 40, 321-326.

- Gómez-Mourelo, P., 2005. A model for the upstream motion of elvers in the Adour River. *Comptes Rendus Biologies* 328, 367-378.
- Gómez-Mourelo, P., 2005. From individual-based models to partial differential equations: An application to the upstream movement of elvers. *Ecological Modelling* 188, 93-111.
- Grimm, V., Frank, K., Jeltsch, F., Brandl, R., Uchmanski, J., Wissel, C., 1996. Pattern-oriented modelling in population ecology. *Science of the Total Environment* 183(1-2), 151-166.
- Gross, M.R., 1987. Evolution of diadromy in fishes. *American Fisheries Society Symposium* 1, 14-25.
- Gross, M.R., 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Tree* 11(2), 92-98.
- Guérin, O., 1993. Marées : Comprendre les marées sur les côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche. O. Guérin Eds, 72p.
- Hegedis, A., Kalasi, A., Mickovik, B., Nikcevic, M., Andjus, R.K., 2005. Modeling of the migration of the European glass eels. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1048, 85-91.
- Helfman, G.S., Facey, D.E., Hales, L.S., Bozeman Jr, E.L., 1987. Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium* 1, 42-56.
- Hickman, R.A., 1981. Densities and swimbladder development of juvenile American eels, *Anguilla rostrata* (Lesueur) as related to energetics of migration. *Journal of Fish Biology* 18, 507-517.
- Ibbotson, A., Smith, J., Scarlett, P., Aprahamian, M.W., 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biology* 47(9), 1696-1706.
- Idler, D.R., Clemens, W.A., 1959. The energy expenditures of Fraser River sockeye salmon during the spawning migration to Chilko and Stuart lakes. *Progress Reports of the International Pacific Salmon Fisheries Commission* 6, 80p.
- Imbert, H., Arrowsmith, R., Dufour, S., Elie, P., 2008. Relationships between locomotor behaviour, morphometric characters and thyroid hormone levels give evidence of stage-dependent mechanisms in European eel upstream migration. *Hormones and Behavior* 53, 69-81.
- Jegstrup, I.M., 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, 168-175.
- Jellyman, D.J., 1977. Invasion of a New Zealand freshwater stream by glass-eels of two *Anguilla* spp. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 11, 193-209.
- Jellyman D.J., 1979. Upstream migration of glass-eels (*Anguilla* spp.) in the Waikato River. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 13, 13-22.
- Jessop, B.M., Shiao, J.-C., Iizuka, Y., 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.
- Jonsson, B., Jonsson, N., 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3, 348-365.
- 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, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238, 1-19.
- Kennedy, J.S., 1985. Migration, behavioral and ecological. In: "Migration: Mechanisms and adaptative significance" (M.A. Rankin, Eds.), *Contributions in Marine Science* 27(Suppl.), 5-26.

- Kettle, A.J., Haines, K., 2006. How does the European eel (*Anguilla anguilla*) retain its population structure during its larval migration across the North Atlantic Ocean? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 90-106.
- 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*. *Marine Biology* 149(5), 1209-1215.
- Lambert, P., Sbaihi, M., Rochard, E., Marchelidon, J., Dufour, S., Elie, P., 2003. Variabilités morphologiques 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. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 368, 69-84.
- Lambert, P., 2005. Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation. Thèse de 3^{ème} Cycle, Université de Bordeaux 1, 224p.
- Lazure, P., 1998. Mise en oeuvre du modèle hydrodynamique 1D. Rapport interne, Ifremer, Brest.
- Lecomte-Finiger, R., 1985. Evolution morphométrique et énergétique de la civelle (*Anguilla anguilla* L., 1758) en Méditerranée au cours de sa pigmentation. *Vie & Milieu* 35, 87-92.
- Lecomte-Finiger, R., 1992. Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Marine Biology* 114(2), 205-210.
- Lecomte-Finiger, R., Maunier, C., Khafif, M., 2004. Les larves leptocéphales, ces méconnues. *Cybium* 28(2), 83-95.
- MacCall, A.D., 1990. Dynamic Geography of Marine Fish Populations. Washington Sea Grant, Seattle, WA, 155p.
- Maes, G.E., Volckaert, F.A.M., 2002. Clinical genetic variation and isolation by distance in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 77, 509-521.
- Manzon, L.A., 2002. The Role of Prolactin in Fish Osmoregulation: A Review. *General and Comparative Endocrinology* 125, 291-310.
- Maurin, H., Keith, P., coord., 1994. Le livre rouge, inventaire de la faune menacée en France. Nathan, MNHN WWF. 175p.
- Maynard Smith, J., Price, G.R., 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15-18.
- Maynard Smith, J., 1982. Evolution and the theory of games. Cambridge University Press, Cambridge, 226p.
- McCarty, I.D., Sanchez, J.A., Blanco, G., Houlihan, D., 1996. The relationships between timing of first feeding, genetic heterozygosity and subsequent life history strategy in Atlantic salmon. In: "The physiology of migratory fish, symposium proceedings" (S. McCormick, M. Sheridan, R. Patiño, D. McKinlay, Eds.). American Fisheries Society, p. 83-90.
- McCleave, J.D., 1980. Swimming performance of European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) elvers. *Journal of Fish Biology* 16, 445-452.
- McCleave, J.D., Kleckner, 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'exploitation de la Mer* 40, 262-271.
- McCleave, J.D., Wippelhauser, G.S., 1987. Behavioral 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., 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, 285-306.

- Metayer, C., Amiard, J.C., Amiard-Triquet, C., Elie, P., 1984. Evolution de la bioaccumulation de quelques éléments traces chez les civelles et les anguilles de trois estuaires de l'Atlantique. *Revue française des Sciences de l'Eau* 3, 249-258.
- Metcalf, N.B., 1998. The interaction between behavior and physiology in determining life history patterns in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 93-103.
- Mitton, J.B., Koehn, R.K., 1985. Shell shape variation in the blue mussel, *Mytilus edulis* L., and its association with enzyme heterozygosity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 90, 73-80.
- Monaco, F., Roche, J., Carducci, C., Carlini, F., Cataudella, S., Felli, P., Andreoli, M., Dominici, R., 1981. Influence du changement d'habitat (eau de mer et eau douce) sur la biosynthèse de la thyroglobuline in vivo chez les civelles d'anguilles atlantiques, *Anguilla anguilla* L. *Comptes Rendus des séances de la Société de Biologie* 175(4), 452-456.
- Moriarty, C., 1987. Factors influencing recruitment of the Atlantic species of anguillid eels. *American Fisheries Society Symposium* 1, 483-491.
- Morrissey, C.A., 2004. Effect of altitudinal migration within a watershed on the reproductive success of American dippers. *Canadian Journal of Zoology* 82, 800-807.
- Mullon, C., Fréon, P., Parada, C., Van derLingen, C., Huggett, J., 2003. From particles to individuals: modelling the early stages of anchovy (*Engraulis capensis/encrasicolus*) in the southern Benguela. *Fisheries Oceanography* 12(4/5), 396-406.
- Nash, J.F., 1951. Non-cooperative games. *Annals of Mathematics* 54, 286-295.
- Northcote, T.G., 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes. In: "Ecology of freshwater fish production" (S.D. Gerking, Eds.), p. 327-359, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Nunes, S., Duniec, T.R., Schweppe, S.A., Holekamp, K.E., 1999. Energetic and Endocrine Mediation of Natal Dispersal Behavior in Belding's Ground Squirrels. *Hormones and Behavior* 35, 113-124.
- Otake, T., Nogami, K., Maruyama, K., 1993. Dissolved and particulate organic matter as possible food sources for eel leptocephali. *Marine Ecology Progress Series* 92, 27-34.
- Otake, T., 2003. Metamorphosis. In: "Eel biology" (K. Aida, K. Tsukamoto, K. Yamauchi, Eds.), p. 61-74, Springer, Hong Kong.
- Pfeiler, E., 1999. Developmental physiology of elopomorph leptocephali. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A* 123, 113-128.
- Power, D.M., Llewellyn, L., Faustino, M., Nowell, M.A., Bjoernsson, B., Einarsdottir, I.E., Canario, A.V.M., Sweeney, G.E., 2001. Thyroid hormones in growth and development of fish. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part C* 130, 447-459.
- Prouzet, P., 2002. Historique des captures de civelles, intensité actuelle de leur exploitation, variation de leur capturabilité par la pêche professionnelle maritime et indices de colonisation sur le bassin versant de l'Adour. Rapport Contrat EC/DG FISH (DG XIV) N° 99/023, 147 p.
- 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*. *Marine Ecology Progress Series* 307, 209-217.
- Rahhou, I., Maamri, A., Melhaoui, M., Chafi, H., Chergui, H., 2001. Bioaccumulation de quelques éléments métalliques (Zn, Cu, Pb, Fe, Cd) chez la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla*) au niveau de l'estuaire de la Moulouya (Est du Maroc). *Marine Life* 11(1-2), 33-38.

- Rodriguez, A., Gisbert, E., Castello-Orvay, F., 2005. Nutritional condition of *Anguilla anguilla* starved at various salinities during the elver phase. *Journal of Fish Biology* 67, 521-534.
- Roscari, D., Murphy, V.K., 1975. Effect of thyroid hormones on enzymes involved in fatty acids and glycerolipid synthesis. *Journal of Biological Chemistry* 250, 4134-4138.
- Schlichting, C.D., Pigliucci, M., 1998. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sinauer Associates, Inc., USA, 387p.
- Schmidt, J., 1922. The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 211, 179-208.
- Schmidt, J., 1925. The breeding places of the eel. *Annual Report Smithsonian Institution* 1924, 279-316.
- Secor, D.H., 1999. Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fisheries Research* 43, 13-34.
- Shuster, S.M., Wade, M.J., 2003. Mating Systems and Strategies, Princeton University Press, 520p.
- Sinclair, M., 1988. Marine populations: an essay on population regulation and speciation. Washington Sea Grant Program, Seattle, WA, 252 p.
- Snoussi, M., 1988. Nature, estimation et comparaison des flux de matières issus des bassins versants de l'Adour (France), du Sebou, de l'Oum-er-rbia et du Sous (Maroc). Impact du climat sur les apports fluviaux à l'océan. Mémoires de l'I.G.B.A., Université de Bordeaux 1, 459p.
- Svardson, G., 1976. The decline of the Baltic eel population. *Report of the Institute for Freshwater Research*, Drottningholm (Sweden) 143, 136-143.
- Tesch, F.-W., 2003. The eel. 5th ed. Blackwell publishing, Oxford, 408p.
- Thibault, I., Dodson, J.J., Caron, F., Tzeng, W., Iizuka, Y., Shiao, J., 2007. Facultative catadromy in American eels: testing the conditional strategy hypothesis. *Marine Ecology Progress Series* 344, 219-229.
- Thorpe, J.E., 1987. Smolting versus residency: Developmental conflict in salmonids. *American Fisheries Society Symposium* 1, 244-252.
- Thorpe, J.E., 1999. Flexible life-history strategies: a context for understanding migration in salmonids. *Bulletin of the Tohoku National Fisheries Research Institute* 62, 151-164.
- Tomkins, J.L., Hazel, W., 2007. The status of the conditional evolutionary stable strategy. *Trends in Ecology and Evolution* 22(10), 522-528.
- Tongiori, P., Tosi, L., Balsamo, M., 1986. Thermal preferences in upstream migrating glass-eels of *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology* 28, 501-510.
- Tosi, L., Sala, L., Sola, C., Spampanato, A., Tongiori, P., 1988. Experimental analysis of the thermal and salinity preferences of glass eels, *Anguilla anguilla* (L.), before and during the upstream migration *Journal of Fish Biology* 33, 721-733.
- Tosi, L., Spampanato, A., Sola, C., Tongiori, P., 1990. Relation of water odour, salinity and temperature to ascent of glass-eels, *Anguilla anguilla* (L.): a laboratory study. *Journal of Fish Biology* 36, 327-340.
- Tsukamoto, K., Nakai, I., Tesch, W.V., 1998. Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396, 635-636.
- Tsukamoto, K., Arai, T., 2001. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Marine Ecology Progress Series* 220, 265-276.
- Tsukamoto, K., Aoyama, J., Miller, M.J., 2002. Migration, speciation, and the evolution of diadromy in anguillid eels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59, 1989-1998.

- Tzeng, W.N., Wang, C.H., Wickström, H., Reizenstein, M., 2000. Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Marine Biology* 137, 93-98.
- Tzeng, W.N., Shiao, J.C., Iizuka, Y., 2002. Use of otolith Sr:Ca ratios to study the riverine migratory behaviors of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* 245, 213-22.
- Tzeng, W.N., Iizuka, Y., Shiao, J.C., Yamada, Y., Oka, H.P., 2003. Identification and growth rates comparison of divergent migratory contingents of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture* 216, 77-86.
- Val d'Adour Maritime, Calendrier des marées,
http://www.valdadourmaritime.com/navigation_peche/calendrier_marees.htm
- Van Ginneken, V.J.T., van den Thillart, G., 2000. Eel fat stores are enough to reach the Sargasso. *Nature* 403(6766), 156-157.
- Van Ginneken, V., Antonissen, E., Muller, U.K., Booms, R., Eding, E., Verreth, J., van den Thillart, G., 2005. Eel migration to the Sargasso: remarkably high swimming efficiency and low energy costs. *Journal of Experimental Biology* 208(7), 1329-1335.
- Van Pelt, T.I., Piatt, J.F., Lance, B.K., Roby, D.D., 1997. Proximate composition and energy density of some north pacific forage fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A* 118, 1393-1398.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D., Van Tienderen, P.H., 1995. Adaptative phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Tree* 10, 212-217.
- Vilter, V., 1945. Métamorphose myo-somatique de larves d'anguille et relations avec la croissance stomacale. *Compte rendu des séances de la Société Biologique de Marseille*, 808-810.
- Von Neumann, J., Morgenstern, O., 1944. Theory of games and economic behavior. Princeton University Press, Princeton, 648p.
- Wada, T., Aritaki, M., Tanaka, M., 2004. Effects of low-salinity on the growth and development of spotted halibut *Verasoeur variegatus* in the larva-juvenile transformation period with reference to pituitary prolactin and gill chloride cells responses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 308, 113-126.
- Weatherley, A.H., Gill, H.S., 1983. Protein, lipid, water and caloric contents of immature rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, growing at different rates. *Journal of Fish Biology* 23(6), 653-673.
- Weih, D., 1978. Tidal stream transport as an efficient method for migration. *Journal du Conseil International pour l'exploitation de la Mer* 38, 92-99.
- Willemse, J.J., Lieuwma-Noordanus, C., 1984. The generation of new 'white' muscle fibers by budding in the lateral musculature of elvers *Anguilla anguilla* (L.) during normal development. *Experientia* 40, 990-992.
- Wilson, J.M., Antunes, J.C., Bouça, P.D., Coimbra, J., 2004. Osmoregulation plasticity of the glass eel of *Anguilla anguilla*: freshwater entry and changes in branchial ion-transport protein expression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61, 432-442.
- Wilson, J.M., Reis-Santos, P., Fonseca, A.V., Antunes, J.C., Bouça, P.D., Coimbra, J., 2007a. Seasonal changes in ionoregulatory variables of the glass eel *Anguilla anguilla* following estuarine entry: Comparison with resident elvers. *Journal of Fish Biology* 70, 1239-1253.
- Wilson, J.M., Leitão, A., Gonçalves, A.F., Ferreira, C., Reis-Santos, P., Fonseca, A.V., Da Silva, J.M., Antunes, J.C., Pereira-Wilson, C., Coimbra, J., 2007b. Modulation of branchial ion transport protein expression by salinity in glass eels (*Anguilla anguilla* L.). *Marine Biology* 151, 1633-1645.

- Wippelhauser, G.S., McCleave, J.D., 1987. Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) utilizing selective tidal stream transport. *Journal du Conseil International pour l'exploitation de la Mer* 44, 80-89.
- Wippelhauser, G.S., McCleave, J.D., 1988. Rhythmic activity of migrating juvenile American eels *Anguilla rostrata*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 68, 81-91.
- Wirth, T., Bernatchez, L., 2001. Genetic evidence against panmixia in the European eel. *Nature* 409, 1037-1039.
- Wuenschel, M.J., Jugovich, A.R., Hare, J.A., 2006. Estimating the energy density of fish: The importance of ontogeny. *Transactions of the American Fisheries Society* 135, 379-385.
- Yamano, K., Tagawa, M., Grace de Jesus, E., Hirano, T., Miwa, S., Inui, Y., 1991. Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *Journal of Comparative Physiology - Part B* 161, 371-375.
- Yamano, K., Nomura, K., Tanaka, H., 2007. Development of thyroid gland and changes in thyroid hormone levels in Leptocephali of Japanese Eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture* 270, 499-504.
- Zwerger, P., Nimeth, K., Wuertz, J., Salvenmoser, W., Pelster, B., 2002. Development of the swimbladder in the European eel (*Anguilla anguilla*). *Cell and Tissue Research* 307, 155-164.

Annexes

Annexe 1 : Article « Teneur en micropolluants chez les civelles d'*Anguilla anguilla* en lien avec leur comportement migratoire »

Résumé en français

La concentration de 10 éléments trace (baryum, cadmium, cobalt, cuivre, plomb, manganèse, nickel, strontium, vanadium et zinc) a été déterminée dans le corps entier de civelles capturées dans l'estuaire de l'Adour et présentant des niveaux d'activité différents en laboratoire. Les civelles devenant « actives » en réponse à une diminution d'intensité lumineuse ont des valeurs en plomb et en zinc significativement plus faibles que celles demeurant enfouies dans le substrat (respectivement, $p = 0,010$ et $p = 0,049$). Les résultats sont discutés en lien avec le comportement migratoire.

MICRO-POLLUTANT CONTENT IN *ANGUILLA ANGUILLA* GLASS EELS AND RELATIONSHIP WITH MIGRATORY BEHAVIOUR

S. BUREAU DU COLOMBIER^{1,2*}, G. BAREILLE³, V. BOLLIET¹,
P. LAMBERT², A. BARDONNET¹

¹ Station d'Hydrobiologie INRA, UMR INRA/UPPA, Quartier Ibarron, 64310 St Pée sur Nivelle, France

² CEMAGREF, Unité Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas CEDEX, France

³ CURS, LCABIE UMR 5034, Hélioparc Pau-Pyrénées, 2 avenue du Président Angot, 64053 Pau CEDEX 09, France

Corresponding author: bureau@st-pee.inra.fr

ANGUILLA ANGUILLA
BEHAVIOUR
GLASS EEL
MICRO-POLLUTANT
MIGRATION

ABSTRACT. – The concentrations of ten trace elements (barium, cadmium, cobalt, copper, lead, manganese, nickel, strontium, vanadium and zinc) were determined in the whole-body of glass eels caught in the Adour estuary, and exhibiting different levels of activity in laboratory. Glass eels that become “active” in response to a decrease in light intensity in flume present significantly lower values than those remaining buried in the substratum for Pb ($p = 0.010$) and Zn ($p = 0.049$). Results are discussed in relation to migratory behaviour.

INTRODUCTION

The European eel *Anguilla anguilla* has been described as a catadromous species that reproduces in the Sargasso Sea and grows in European rivers. Following breeding, leptocephalus larvae use water currents to join the continental shelf where they metamorphose into transparent glass eels. Then, glass eels use the selective tidal stream transport to reach the tidal limit, pigment and become yellow eels. After a long phase of growth in fresh or brackish waters, individuals start maturing and metamorphose into silver eels, then return to the Sargasso Sea to reproduce and die. A strong decrease in European eel stock is observed from the 1970s-1980s (Bruslé 1990a), due to changes in oceanic water currents and / or related to continental changes like channelization, migration barriers, overfishing and pollution (Dekker 2000, Feunteun 2002).

During their migrations and their stay in rivers, glass eels may encounter waters and sediments containing pollutants such as metals and xenobiotics in a wide concentration range. Various works studied the effects of pollution on fish behaviour, such as the effect of metals on locomotion, respiration, reproduction, feeding, and learning (reviewed in Atchison *et al.* 1987, Scott & Sloman 2004). Accumulation of toxicants in lipid tissues (especially accumulation of xenobiotics) may alter eel migration (Maes *et al.* 2005) through gametogenesis and migratory capacities (Robinet & Feunteun 2002). In glass eels however, only few authors dealt with the consequences of pollution. These studies mainly concern the bioaccumulation of micro-pollutants (Metayer *et al.* 1984, Rahhou *et al.* 2001) and their effects on fish physiology (Biagiatti *et al.* 1986), but to our knowledge, their consequence on glass eel behaviour has never been investigated.

Recent studies reported that some eels do not use freshwater growing area and spend all their life in brackish or marine waters (Daverat *et al.* 2006). Some authors have

also demonstrated that some glass eels do not optimally use the selective tidal stream transport in estuary. Gascuel (1987a) reported that only 10 % optimally use flood tides. Furthermore, in a recent study, Beaulaton & Castelnaud (2005) concluded that migration efficiency is lower than 20 %. Thus, every glass eel does not use the flood tide with the same efficiency, but the reason why the speed of migration differs inside a same group of arrivals remains unknown.

The present study aims to investigate the link between micro-pollutant content and migratory behaviour in glass eels, and to relate these factors to fish characteristics such as biometry. Level of metal pollution has been previously investigated in the Adour estuary, showing typical levels encountered in anthropogenic estuaries for most metals but with highly contaminated end-point sources discharging in the lower part of the estuary (Bareille *et al.* 2005).

MATERIALS AND METHODS

Glass eels were sampled on January 2004 at 21 km from the mouth of the Adour estuary (Urt, South-Western France), i.e. at half way between the mouth of the estuary and the upstream limit of the tidal area. Migration usually takes place during darkness (Jellyman 1977, Gascuel 1986). Glass eels were collected by professional fishermen with a pushed surface net at night and during flood tide. Every individual caught in such conditions can be considered migrant. On the morning following their capture, glass eels were transported to the laboratory and placed in a flow-through flume in order to distinguish the ones responding immediately to dusk (and then which would migrate with a good efficiency), from the ones remaining sheltered at the end of the test (24 h).

The flow-through flume is an annular structure composed of two parallel sections of 10 m long, 1 m wide and 0.8 m high. Tap water was used in the flume. The water depth was 0.43 m,

the water temperature was maintained at 11.5 ± 0.5 °C and the current speed at 8 ± 1 cm.s⁻¹. To provide shelters for glass eels, three gravel areas (gravel diameter: 2-4 mm) of 1 m² each were arranged in each section. As light intensity level is one of the most important stimuli that influences glass eels activity (e.g. de Casamajor *et al.* 1999), it was chosen to trigger glass eels migratory behaviour in the flume according to the response to dusk. The photoperiod was 12 L (7:00-19:00) / 12 D, with 30 minutes of dawn (7:00-7:30) and dusk (18:30-19:00). The light intensity was maintained at 300 lux during the photophase. Traps were placed upstream and downstream from each section. Three hundred glass eels were released in each section and acclimated during 24 hours (closed traps). Then, the traps were opened and regularly checked during another 24 hours cycle. In similar conditions, previous experiments demonstrated that in response to dusk most of glass eels become active and move with the current during the first hour (Bardonnet *et al.* 2003). Thus, in the present work, glass eels, responding immediately to the darkness signal, i.e. those caught during the first hour of darkness (19:00-20:00) in downstream traps, were designated as "active". Glass eels not trapped at the end of the catching period (i.e. after 24 h of catching effort) were carefully caught by netting and designated as "inactive". As the patterns of capture were similar in the two flume sections, glass eels from each section were pooled.

Individuals caught in the upstream or downstream traps outside of the peak of capture were not taken into account.

Following their capture, "active" and "inactive" glass eels were kept in distinct buckets filled with 11°C aerated flume water. Then, after anaesthesia by immersion in a solution of 0.036 ml.L⁻¹ clove oil, 90 "active" and 90 "inactive" individuals were measured (± 0.5 mm) and weighed (Sartorius CP 153 balance, ± 1 mg). Ricker's allometric condition factor (Ricker 1980) was calculated as follows: Condition factor = Wet weight (g) x Length (mm)^{-b} x 10⁶, where b represents the slope of the linear regression between the wet weight and the length logarithms for all glass eels studied in the laboratory during the winters 2004-2005 and 2005-2006 (more than one thousand individuals), b = 3.155. Glass eel pigmentation stages were determined according to the multicriteria of Elie *et al.* (1982), which described 8 stages: V_A, V_B, VI_{A0}, VI_{A1}, VI_{A2}, VI_{A3}, VI_{A4} and VI_B, from the least to the most pigmented.

Individuals were used for different analyses, and 30 of them were devoted to the analysis of micro-pollutant content. After length, wet weight and pigmentation stage determination, 15 "active" individuals and 15 "inactive" ones (chosen at random) were immediately frozen at -20°C and stored until trace element extraction and analysis. Each glass eel was dried at 60°C to complete dryness, ground using mortar and pestle, and accurately weighted in pre-cleaned acid-washed Teflon vials of 30 ml. The ground fish powder from each specimen, ranging from 46 to 87 mg, was digested on a hot plate by adding 2 ml of 30 % hydrogen peroxide (Baker Instra Analyzed) and 5 ml of 70 % nitric acid (Baker Instra Analyzed), heated at 80°C for two hours and evaporated slowly to dryness overnight to get rid of the excess acid. This last step enables almost complete removal of

the acid vapours, so as not to affect the final acidity significantly. After cooling at room temperature, the residue containing the trace elements was re-dissolved with 2 % nitric acid, heated 10 min at 100°C and let decanted and cooled-down before being stored in acid-cleaned tubes until analysis. Quantitative determination of ten elements: barium (Ba), cadmium (Cd), cobalt (Co), copper (Cu), lead (Pb), manganese (Mn), nickel (Ni), strontium (Sr), vanadium (V) and zinc (Zn), was performed by a Perkin-Elmer Sciex ELAN-6000 Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry (ICP-MS) after appropriate dilution with deionised water (18 MΩ cm). Certificate reference material (CRM 278, mussel tissue) standard as well as method blank solutions were prepared similarly to glass eel tissues, and trace element concentrations were determined concurrently by ICP-MS. Precision was within the range of the certified values for all trace elements studied. Concentrations were expressed in $\mu\text{g g}^{-1}$ dry weight.

RESULTS AND DISCUSSION

Length, fresh weight, dry weight and condition factor of "active" and "inactive" glass eels were not significantly different (Kruskal-Wallis test, $p > 0.05$), with respectively 71.2 ± 4.7 mm, 335.7 ± 68.3 mg, 66.0 ± 11.8 mg and 0.48 ± 0.04 for "active" individuals and 70.0 ± 4.6 mm, 321.3 ± 66.4 mg, 66.3 ± 14.3 mg and 0.48 ± 0.04 for "inactive ones".

The concentrations of the trace elements in the whole body of "active" and "inactive" glass eels from the Adour estuary are given in Table I. All elements presented detectable levels in all samples analysed. In both "active" and "inactive" glass eels highest trace element burdens correspond to Sr, Zn, and to a lesser extent Cu and Mn (54, 35, 1.6 and 1.4 $\mu\text{g g}^{-1}$ dry weight, respectively). Others elements exhibit concentrations lower than 0.6 $\mu\text{g g}^{-1}$, ranging from 0.507 for Ni to 0.031 $\mu\text{g g}^{-1}$ for Pb (Table I).

Among essential elements, considerable differences in glass eel whole-body concentrations are observed between Zn and Cu, with values ranging from 26.8 to 48.4 $\mu\text{g g}^{-1}$ and 1.2 to 2.1 $\mu\text{g g}^{-1}$ respectively, despite nearly similar water concentrations of the two metals in this estuary (Point *et al.* 2006a, b). Such a bioaccumulation difference has been previously observed in yellow eel muscle (Cid *et al.* 2001, Storelli *et al.* 2007) and has been related to the fact that muscle is not a specific physiological site for copper (Zia & Khan 1989).

Concentrations of Cd, Cu and Zn measured in our study are in good agreement with those observed in glass eels from the Loire and Gironde estuaries by Metayer *et al.* (1984). Among these 3 estuaries, dissolved Zn concentrations are quite similar, whereas Adour estuary contains lower dissolved concentrations of Cd and Cu as compared to Loire and Gironde levels (Point *et al.* 2007). Nevertheless, trace element sediment load is of similar range, typical of moderately contaminated environment (Bareille *et*

Table I. – Mean body concentration in Ba, Cd, Cu, Co, Mn, Ni, Pb, Sr, V and Zn of “active” and “inactive” glass eels. Values are expressed in $\mu\text{g g}^{-1}$ dry weight \pm standard deviation. n represents the number of individuals and p the p-value of the Kruskal-Wallis test.

	“Active”	“Inactive”	p-value
Ba	$223.09 \times 10^{-3} (\pm 36.21 \times 10^{-3})$ n = 15	$238.74 \times 10^{-3} (\pm 77.11 \times 10^{-3})$ n = 15	p = 0.852
Cd	$304.64 \times 10^{-3} (\pm 73.83 \times 10^{-3})$ n = 15	$384.24 \times 10^{-3} (\pm 140.19 \times 10^{-3})$ n = 15	p = 0.120
Co	$41.07 \times 10^{-3} (\pm 4.62 \times 10^{-3})$ n = 15	$41.06 \times 10^{-3} (\pm 8.16 \times 10^{-3})$ n = 15	p = 0.917
Cu	1.51 (± 0.25) n = 15	1.65 (± 0.25) n = 15	p = 0.130
Mn	1.37 (± 0.25) n = 15	1.41 (± 0.25) n = 15	p = 0.852
Ni	$506.93 \times 10^{-3} (\pm 75.45 \times 10^{-3})$ n = 15	$472.35 \times 10^{-3} (\pm 100.41 \times 10^{-3})$ n = 15	p = 0.120
Pb	$30.54 \times 10^{-3} (\pm 12.11 \times 10^{-3})$ n = 15	$43.33 \times 10^{-3} (\pm 10.84 \times 10^{-3})$ n = 14	p = 0.010
Sr	52.64 (± 5.09) n = 15	56.17 (± 7.05) n = 15	p = 0.101
V	$34.67 \times 10^{-3} (\pm 6.84 \times 10^{-3})$ n = 15	$33.33 \times 10^{-3} (\pm 7.75 \times 10^{-3})$ n = 15	p = 0.604
Zn	33.29 (± 4.39) n = 15	36.79 (± 4.92) n = 15	p = 0.049

al. 2005). A number of studies have dealt with bioaccumulation of trace elements in yellow eels, but all were run on specific organs, e. g. muscle or liver, and comparison with glass eel is difficult. Specific target-organ such as liver, kidney and gills are considered the main sites of accumulation for most trace elements in fish, whereas muscle is not expected to largely accumulate trace elements (Chovanec *et al.* 2003). In yellow eel, the proportion of accumulated trace elements is usually twice to more than ten times higher in the liver than in the muscle (Batty *et al.* 1995, Linde *et al.* 1999, Cid *et al.* 2001, Bordajandi *et al.* 2003, Usero *et al.* 2003, Ribeiro *et al.* 2005, Storelli *et al.* 2007).

Values obtained in glass eels for Cd, Cu, Ni, Pb, Sr and Zn body burden ranged between those obtained in muscle and liver (Batty *et al.* 1995, Linde *et al.*, 1999, Cid *et al.* 2001, Bordajandi *et al.* 2003, Usero *et al.* 2003, Ribeiro *et al.* 2005, Storelli *et al.* 2007). To carry out these literature comparisons the relation between dry weight and wet weight was based on 80 % water in glass eel body. High values of Sr as those found in the whole body of glass eels have no equivalent in freshwater yellow eel muscle and liver, but have been encountered in gills and skeleton (Moiseenko *et al.* 2001). The importance of Sr precipitation in the otoliths of teleost fish via branchial uptake is related to water salinity (Campana 1999), seawater containing more Sr than freshwater. Consequently, the high Sr content of glass eels found in our work was likely due to their stay in marine waters prior to their catch.

Levels of contaminants found in this study may have different origins. First, they might be related to differences in maternal transfer (Wiener & Spry 1996). Eels are confronted to (and so probably accumulate) micro-pollutants all through their life: in river, in estuary and at sea (Hanson *et al.* 1988, Jickells & Burton 1988). Micro-pollutants accumulated by spawners may have been transmitted to their offsprings. Thus, according to the level of contamination of spawners, the development as well as the migratory activity of offsprings could be affected (Bruslé 1990b). Second, they might be linked to the direct contamination of offsprings during their oceanic migration as leptocephalus or during their estuarine migration as glass eel. In fish, contaminants can be assimilated by the organism through digestive tract and/or gills. In glass eels, only a small proportion of individuals would feed during estuarine migration (Bardonnnet & Riera 2005), and so gills are likely to be the main route of contamination. In addition, physiological differences between individuals such as differences in the efficiency of the detoxification system might influence micro-pollutant accumulation (Maes *et al.* 2005).

Statistical comparison of average concentrations between experimentally “active” and “inactive” glass eels using the Kruskal-Wallis test (Table I) shows that significant differences exist only for Pb and Zn. Nevertheless, it is noteworthy that linear correlations exist between some of the micro-pollutants (Table II). For example, Pb content is positively correlated to Ba, Cu, Sr and Zn contents.

Table II. – Correlation matrix of the ten trace elements and glass eel dry weight (DW). * corresponds to p-values < 0.05, and ** p-values < 0.01 (Pearson's test).

	DW	Ba	Cd	Co	Cu	Mn	Ni	Pb	Sr	V	Zn
DW											
Ba	-0.41*										
Cd	0.18	0.12									
Co	0.19	0.20	0.15								
Cu	-0.13	0.45*	0.17	0.35							
Mn	-0.14	0.16	0.13	0.12	0.01						
Ni	-0.30	0.07	-0.32	0.26	-0.19	0.20					
Pb	-0.57**	0.61**	0.09	0.02	0.37*	0.00	-0.01				
Sr	-0.60**	0.65**	0.07	-0.04	0.42*	0.29	0.15	0.48**			
V	-0.38*	0.55**	-0.27	0.45*	0.34	-0.10	0.10	0.57**	0.26		
Zn	-0.67**	0.73**	0.15	-0.01	0.51**	0.20	0.12	0.72**	0.79**	0.33	

In addition, excepted for Cu, negative correlations exist between each of these variables and glass eel dry weight. Thus, Pb and Zn cannot be considered separately and differences between "active" and "inactive" glass eels have to be considered as linked to a group of micro-pollutants.

The strong inter-individual variability and the low number of samples used in the present study might explain that only two micro-pollutants were significantly more concentrated in "inactive" glass eels than in "active" ones. In any case, as a first hypothesis, a higher contamination of some individuals might suggest that these individuals have spent more time in estuary. Glass eel pigmentation level is sometimes used as an indicator of the time spent in estuary (Gascuel 1987b, Ciccotti & Caudella 1991). However, results of the present study show that "active" glass eels have reached significantly older pigmentation stages than "inactive" ones (Pearson's chi-square test, $p < 0.05$), which does not support our first hypothesis. Another explanation would be that glass eels present different levels of contamination when entering estuary and/or would accumulate differently when exposed to micro-pollutants during their estuarine migration. Contamination might then affect migratory efficiency, for example through swimming performance, resulting in the different levels of activity observed in the flume. Further studies using more samples and comparing glass eels caught before and during estuarine migration are now required to progress in this questioning.

ACKNOWLEDGEMENTS - The authors would like to thank E Huchet, M Parade & J Rives for their technical assistance. We also thank C Bareille for her assistance during trace element analysis by ICP-MS and data processing at the Laboratory of Analytical Chemistry Bio-Inorganic and Environment.

REFERENCES

Atchison GJ, Henry MG, Sandheinrich MB 1987. Effects of metals on fish behavior: A review. *Environ Biol Fish* 18: 11-25.

Bardonnet A, Dasse S, Parade M, Heland M 2003. Influence de l'alternance jour/nuit sur les déplacements de civelles en fluvium. *Bull Fr Pêche Piscic* 368: 9-20.

Bardonnet A, Riera P 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuar Coast Shelf Sci* 63: 201-209.

Bareille G, Amouroux D, Lespes G, Potin-Gautier M, Donard OFX 2005. Rivières pyrénéennes du piémont atlantique : de l'érosion des sols à la pollution chimique et microbienne : caractérisation de la contamination et du fonctionnement de l'estuaire de l'Adour. ECOBAG Programme de recherche, Cahier technique n°1/4, Agence de l'Eau Adour-Garonne: 11-18.

Batty J, Pain D, Caurant F 1995. Metal concentrations in eels *Anguilla anguilla* from the Camargue region of France. *Biol Conserv* 76: 17-23.

Beaulaton L, Castelnaud G 2005. The efficiency of selective tidal stream transport in glass eel entering the Gironde (France). *Bull Fr Pêche Piscic* 378-379: 5-21.

Biagianti S, Gony D, Lecomte-Finiger R 1986. Experimental effects of cadmium on glass-eels (*Anguilla anguilla*). *Vie Milieu* 36(1): 317.

Bordajandi LR, Gomez G, Fernandez MA, Abad E, Rivera J, Gonzales MJ 2003. Study on PCBs, PCDD/Fs, organochlorine pesticides, heavy metals and arsenic content in freshwater fish species from the river Turia (Spain). *Chemosphere* 53: 163-171.

Bruslé J 1990a. L'anguille européenne *Anguilla anguilla*, une espèce jugée commune jusqu'à la dernière décennie, mérite-t-elle d'acquiescer aujourd'hui le statut d'espèce menacée ? *Bull Soc Zool Fr* 114: 61-73.

Bruslé J 1990b. Effects of heavy metals on eels, *Anguilla* sp. *Aquat Living Resour* 3: 131-141.

Campana SE 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar Ecol Prog Ser* 188: 263-297.

Chovanec A, Hofer R, Schiemer F 2003. Fish as bioindicators. In Markert BA, Breure AM, Zechmeister HG eds, Bioindicators and biomonitoring. Elsevier Science Ltd: 639-676.

Ciccotti E, Caudella S 1991. Biologia e pesca delle anguilla nel Tevere. *Il Pesce* 6: 25-32.

Cid BP, Boia C, Pombo L, Rebelo E 2001. Determination of trace metals in fish species of the ria de Aveiro (Portugal) by electrothermal atomic absorption spectrometry. *Food Chem* 75: 93-100.

- Daverat F, Limburg KE, Thibault I, Shiao JC, Dodson JD, Caron F, Tzeng WN, 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 Casamajor MN, Bru N, Prouzet, P 1999. Influence de la luminosité nocturne et de la turbidité sur le comportement vertical de migration de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour. *Bull Fr Pêche Piscic* 355: 327-347.
- Dekker W 2000. A procrustean assessment of European eel stock. *ICES J Mar Sci* 57: 938-947.
- Elie P, Lecomte-Finiger R, Cantrelle I, Charlon N 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. (Poisson Téléostéen anguilliforme). *Vie Milieu* 32: 149-157.
- Feunteun E 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): an impossible bargain. *Ecol Eng* 18: 575-591.
- Gascuel D 1986. Flow-carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgol Meer* 40: 321-326.
- Gascuel D 1987a. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Rennes, 204 p.
- Gascuel D 1987b. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : biologie, écologie, exploitation. Les publications du département d'halieutique, 559 p.
- Hanson AK, Sakamoto-Arnold CM, Huizenga DL, Kester DR 1988. Copper complexation in Sargasso Sea and Gulf Stream warm-core ring waters. *Mar Chem* 23: 181-203.
- Jellyman DJ 1977. Invasion of a New Zealand freshwater stream by glass-eels of two *Anguilla* spp. *N Z J Mar Freshw Res* 11: 193-209.
- Jickells TD, Burton JD 1988. Cobalt, copper, manganese and nickel in the Sargasso Sea. *Mar Chem* 23: 131-144.
- Linde AR, Sanchez-Galan S, Klein D, Garcia-Vasquez E, Sumner KH 1999. Metallothionein and heavy metals in brown trout (*Salmo trutta*) and European eel (*Anguilla anguilla*): a comparative study. *Ecotoxicol Environ Saf* 44: 168-173.
- Maes GE, Raeymaekers JAM, Pampoulie C, Seynaeve A, Goemans G, Belpaire C, Volckaert FAM 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.
- Metayer C, Amiard JC, Amiard-Triquet C, Elie P 1984. Evolution de la bioaccumulation de quelques éléments traces chez les civelles et les anguilles de trois estuaires de l'Atlantique. *Rev Fr Sci Eau* 3: 249-258.
- Moiseenko TI, Kudryavtseva LP 2001. Trace metal accumulation and fish pathologies in areas affected by mining and metallurgical enterprises in the Kola region, Russia. *Environ Pollut* 114: 285-297.
- Point D, Bareille G, Pinaly H, Belin C, Donard OFX 2006a. Multielemental speciation of trace elements in estuarine waters by inductively coupled plasma mass spectrometry analysis of samples processed on-Site by automated on-line UV photolysis and resin chelation. *Talanta* (in press).
- Point D, Bareille G, Baalousha M, Amouroux D, Lecoustumer P, Donard OFX 2006b. The importance of trace metal complexation in the speciation and partition of trace metals (Cu, Cd, Pb, Zn, Mn, U and Co) during estuarine mixing of the Adour estuary (Southwestern France). *Geochim Cosmochim Acta* (in press).
- Point D, Bareille G, Amouroux D, Etcheber H, Donard OFX 2007. Reactivity, interactions and transport of trace elements, organic carbon and particulate material in a mountain range river system (Adour River, France). *J Environ Monit* 9: 157-167.
- Rahhou I, Maamri A, Melhaoui M, Chafi H, Chergui H 2001. Bioaccumulation of heavy metal (Zn, Cu, Pb, Fe, Cd) in the glass-eel of *Anguilla anguilla* in the Moulouya Estuary (East of Morocco). *Mar Life* 11(1-2): 33-38.
- Ribeiro CAO, Vollaie Y, Sanchez-Chardi A, Roche H 2005. Bioaccumulation and effects of organochlorine pesticides, PAH and heavy metals in the eel (*Anguilla anguilla*) at the Camargue Nature Reserve, France. *Aquat Toxicol* 74: 53-69.
- Ricker WE 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull Fish Res Board Can* 191F, 409 p.
- Robinet T, Feunteun E 2002. Sublethal effects of exposure to chemical compounds: A cause for the decline in Atlantic eels? *Ecotoxicol* 11: 265-277.
- Scott GR, Sloman KA 2004. The effects of environmental pollutants on complex fish behaviour: integrating behavioural and physiological indicators of toxicity. *Aquat Toxicol* 68: 369-392.
- Storelli MM, Barone G, Garofalo R, Marcotrigiano GO 2007. Metals and organochlorine compounds in eel (*Anguilla anguilla*) from lesina lagoon, Adriatic Sea (Italy). *Food Chem* 100: 1337-1341.
- Usero J, Izquierdo C, Morillo J, Gracia I 2003. Heavy metals in fish (*Solea vulgaris*, *Anguilla anguilla* and *Liza aurata*) from salt marshes on the southern Atlantic Coast of Spain. *Environ Int* 29(7): 949-956.
- Wiener JG, Spry DJ 1996. Toxicological significance of mercury in freshwater fish. In Beyer WN, Heinz GH, Redmon-Nordwood AW eds, Environmental contaminants in wildlife: interpreting tissue concentration (Special publication of the Society of environmental toxicology and chemistry). Lewis Publishers, Boca Raton, FL, USA.
- Zia S, Khan MAA 1989. Copper uptake and regulation in a copper-tolerant decapod *Carnbarus bartoni* (Fabricius) (Decapoda, Crustacea) *Bull Environ Contam Toxicol* 42: 103-110.

Received October 2, 2006
Accepted June 12, 2007

Annexe 2 : Proposition de solution pour palier au problème d'augmentation du pourcentage de masse sèche au cours du temps dans le modèle

Soit $MS(t)$ la masse sèche, $TE(t)$ la teneur en eau et $MF(t)$ la masse totale à l'instant t , on a :

$$MF(t) = MS(t) + TE(t)$$

Par définition le pourcentage de masse sèche $\%MS(t)$ est égal à :

$$\%MS(t) = 100 \frac{MS(t)}{MF(t)}$$

On suppose des évolutions linéaires de la masse sèche et de la teneur en eau :

$$MS(t+1) = MS(t) - dMS$$

$$TE(t+1) = TE(t) - dTE$$

dMS et dTE représentant les pertes / dépenses de masse sèche et d'eau (respectivement) liées à la fois au métabolisme standard et au métabolisme d'activité.

Dans la mesure où les civelles sont supposées ne pas s'alimenter, le pourcentage de masse sèche doit décliner au cours du temps :

$$\%MS(t+1) < \%MS(t)$$

$$\Leftrightarrow \frac{MS(t) - dMS}{MS(t) + TE(t) - dMS - dTE} < \frac{MS(t)}{MS(t) + TE(t)}$$

En simplifiant on obtient :

$$MS(t)dTE < TE(t)dMS \tag{1.1}$$

Si la teneur en eau et la masse sèche respectent cette inéquation à l'instant t , alors le pourcentage de masse sèche diminue entre t et $t+1$.

Démontrons maintenant qu'il suffit que cette inéquation soit vraie pour $t=0$ pour qu'elle soit vraie quel que soit t .

On part de l'inéquation (1.1) à t :

$$MS(t)dTE < TE(t)dMS$$

On soustrait $dTEdMS$ de chaque coté de l'inéquation :

$$MS(t)dTE - dTEdMS < TE(t)dMS - dTEdMS$$

$$\Leftrightarrow (MS(t) - dMS)dTE < (TE(t) - dTE)dMS$$

Et on obtient l'inéquation à l'instant $t+1$:

$$MS(t+1)dTE < TE(t+1)dMS$$

On peut alors calculer la valeur limite du pourcentage de masse sèche qui assure une décroissance de taux au cours du temps :

$$\begin{aligned} \frac{dMS + dTE}{dMS} &< \frac{MS + TE}{MS} \\ \%MS &< 100 \frac{dMS}{dMS + dMF} \end{aligned} \quad (1.2)$$

Le dernier problème à régler provient du fait que dMS et dTE dépendent à la fois des métabolismes standard (St) et d'activité (A) et donc varient au cours du temps. Trois cas sont possibles, soit la civelle reste dans le substrat, soit elle nage à contre-courant (A.CC), soit elle nage avec le courant (A.SC).

$$\left\{ \begin{array}{l} \%MS < 100 \frac{dMS_{St}}{dMS_{St} + dMF_{St}} \\ \%MS < 100 \frac{dMS_{St} + dMS_{A.CC}}{dMS_{St} + dMS_{A.CC} + dMF_{St} + dMF_{A.CC}} \\ \%MS < 100 \frac{dMS_{St} + dMS_{A.SC}}{dMS_{St} + dMS_{A.SC} + dMF_{St} + dMF_{A.SC}} \end{array} \right.$$

Avec les valeurs moyennes de métabolisme issues des expérimentations on obtient :

$$\left\{ \begin{array}{l} \%MS < 23,32 \\ \%MS < 18,74 \\ \%MS < 22,49 \end{array} \right.$$

Ce qui revient à dire qu'une civelle doit avoir un pourcentage de masse sèche initial inférieur à 18,74 % pour voir son pourcentage de masse sèche diminuer au cours du temps. Cette valeur est largement inférieure à la distribution du pourcentage de masse sèche en entrée d'estuaire.

Résumé

L'anguille a longtemps été considérée comme un poisson migrateur qui se reproduit en mer et réalise sa phase de croissance en rivière. Cependant, des études réalisées au cours des dix dernières années ont montré que certaines anguilles ne réalisent pas leur croissance en eau douce. L'absence de migration en eau douce suggère des différences de comportement migratoire dans la zone tidale, c'est-à-dire que certaines civelles migreraient vers l'amont alors que les autres resteraient en mer ou en estuaire. Le but de cette thèse a été d'essayer de comprendre l'origine des différents patrons de migration chez la civelle d'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) et principalement le rôle du statut énergétique des individus.

Dans un premier temps, des civelles capturées en cours de migration ont été triées en structure expérimentale d'après leur propension à continuer à migrer et classées comme M⁺ (forte propension) ou M⁻ (faible propension). La teneur en énergie, les dépenses d'énergie, ainsi que le niveau d'alimentation de ces deux groupes de civelles ont été comparés. Les résultats ont mis en évidence une plus forte teneur en énergie chez les M⁺ que chez les M⁻ pour les individus capturés en milieu d'estuaire mais pas pour ceux capturés en entrée d'estuaire. Ces observations suggèrent que la teneur en énergie chez la civelle serait impliquée dans l'existence de divergences migratoires en milieu d'estuaire mais qu'un facteur autre que la seule teneur en énergie serait impliqué en entrée d'estuaire. L'existence d'un seuil d'énergie individuel déterminant si l'individu continuera ou non sa migration a été évoquée. Les résultats ont également souligné de plus fortes dépenses d'énergie et une reprise d'alimentation plus lente et / ou à un plus faible niveau chez les M⁻. Le rôle des facteurs hormonaux et génétiques a été suggéré. Une interprétation de l'implication de ces résultats dans l'explication du maintien des deux tactiques sédentaire / migrant a été proposée.

Dans un second temps, une étape traduction des résultats expérimentaux sous formes d'éléments d'un modèle de migration estuarienne a été réalisée. Elle a permis de mettre en évidence jusqu'où les résultats expérimentaux permettent de reproduire le comportement migratoire de la civelle en estuaire et en quoi ils doivent être complétés.

La forte diminution des stocks d'anguilles observée depuis les années 1970-1980 nécessite de mieux comprendre les causes de cette diminution pour mettre en place des méthodes de gestion appropriées. Les apports de connaissance liés à ce travail permettent de mieux cerner l'histoire de vie des anguilles et participent ainsi à l'amélioration des méthodes de gestion.

Mots clés : *Anguilla anguilla* ; Civelle ; Energie ; Patron de migration ; Modélisation

Abstract

Eels were described a long time as migratory fish reproducing at sea and growing in river. However, studies realised during the last decade showed that some eels do not grow in fresh water. Absence of migration toward fresh water suggests divergences in migratory behaviour in the tidal area, *i.e.* some glass eels would migrate upstream when other individuals would settle in marine waters or in estuary. The aim of this thesis was to better understand origin of different migratory patterns in glass eels of the European eel (*Anguilla anguilla*), and mostly involvement of fish energy status.

First, glass eels caught in the course of estuarine migration were sorted according to their propensity to follow migration and classified as M^+ (high propensity) or M^- (low propensity). Energy content, energy expenditure and feeding level of both groups of glass eels were compared. Results showed higher energy content in M^+ than in M^- fish caught in middle of estuary, but not in those caught at estuary entrance. These observations suggest that glass eel energy content is involved in migratory divergences in middle of estuary, but a factor other than energy content alone would be involved at estuary entrance. Existence of an individual energy threshold determining whether a fish will follow or stop migration was proposed. Results also highlighted higher energy expenditure and slower and / or lower feeding resumption in M^- . The role of hormonal and genetic factors was discussed. An interpretation on the involvement of these results in the maintenance of both sedentary / migrant tactics was proposed.

Subsequently, experimental results were translated into parameters of a model of estuarine migration. This work underlined to which extent experimental results enable to reproduce glass eel migratory behaviour in estuary and how they need to be completed.

The sharp decline in eel stocks observed since 1970-1980 needs to better understand causes of this decrease, to put in place suitable management methods. Further knowledge provided by this work helps to better understand eel life history, and so contributes to the improvement of management methods.

Keywords: *Anguilla anguilla* ; Glass eel ; Energy ; Migratory pattern ; Modelling