ANNEXE 1 :

Propagation de l'onde de marée et déformation de la courbe marégraphique pour différents coefficients de marées

Ifremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : Pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

ANNEXE 2 :

Variations à long terme des caractéristiques biométriques des civelles (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour (golfe de Gascogne, France). Long term variations for glass eels (*Anguilla anguilla*) biometrics in Adour estuary (Bay of Biscay, France).

M.-N. de Casamajor, P. Prouzet, J.-M. Blanc, N. Charlon

Ifremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : Pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

ANNEXE 3 :

Détermination de l'état d'amaigrissement des civelles (*Anguilla Anguilla*) en migration en zones côtière et estuarienne.

Marie-Noëlle de Casamajor, Raymonde Lecomte-Finiger, Patrick Prouzet

Ifremer____Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : Pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

ANNEXE 4 :

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.

Marie-Noëlle de Casamajor, Raymonde Lecomte-Finiger, Patrick Prouzet

Ifremer____Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : Pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

ANNEXE 5 :

Deuxième méthode d'estimation de la biomasse de civelles transitant dans l'estuaire de l'Adour durant le flot de marée – Modélisation stochastique du flux de civelles

Ifremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : Pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

ANNEXE 6 :

Estimation des biomasses, exemple pour la saison de pêche 1999/2000.

Firemer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : Pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

Annexe 1 : Propagation de l'onde de marée et déformation de la courbe marégraphique pour différents coefficients de marées







Propagation de l'onde de marée et déformation de la courbe marégraphique pour un débit moyen : 430 à 510 m³/s



Propagation de l'onde de marée et déformation de la courbe marégraphique pour un débit fort : 910 à 1190 m³/s



Variations à long terme des caractéristiques biométriques des civelles (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour (golfe de Gascogne, France).

Long term variations for glass eels *(Anguilla anguilla)* biometrics in Adour estuary (Bay of Biscay, France).

M.-N. DE CASAMAJOR⁽¹⁾, P. PROUZET⁽¹⁾, J.-M. BLANC⁽²⁾, N. CHARLON⁽²⁾

(1) Laboratoire Halieutique d'Aquitaine - Ifremer - Technopole Izarbel - Maison du Parc - 64210 Bidart -

marie.noelle.de.casamajor@ifremer.fr

(2) Unité d'hydrobiologie - INRA - BP 3 - 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle

Résumé

Ce travail a pour objet d'étudier les variations des caractéristiques biométriques des civelles dans l'estuaire de l'Adour depuis le début des années 1980. Les données ont été récoltées au cours de huit saisons de migration (5 mois, de novembre à mars) réparties sur les 25 dernières années : deux saisons à la fin des années 1970 (1978/1979 et 1979/1980) une saison intermédiaire au début des années 1990 (1991/1992) et cinq saisons à la fin des années 1990 (de 1996/1997 à 2000/2001). La longueur, le poids et le stade de pigmentation des civelles ont été étudiés. Uniquement les individus aux stades 5_A et 5_B ont été pris en compte, correspondant à des civelles transparentes ayant séjourné peu de temps en estuaire. Une analyse de variance à deux facteurs (mois et année) a été effectuée pour étudier les variabilités saisonnières et inter annuelle des longueurs et des poids des civelles récoltées.

L'analyse confirme la diminution des longueurs et des poids au cours de la saison et surtout montre qu'il existe bien une variabilité inter annuelles significative. Le coefficient d'allométrie est pris en compte pour caractériser les modifications relatives des deux variables biologiques après leur transformation logarithmique. Depuis le début des années 1980, le coefficient d'allométrie présente une forte variabilité. Les captures de civelles enregistrées sur l'Adour comme sur l'ensemble des côtes européennes pour la même période restent à un niveau très bas. Les facteurs d'origine océanique, tels que des modifications du *Gulf Stream* ou de la productivité planctonique pourraient être à l'origine des modifications des caractéristiques des civelles. Mots clés : civelle, biométrie, capture, golfe de Gascogne, variation historique

ABSTRACT

This study attempt to examine change in glass eel biometrics characteristics on the Adour estuary since the beginning of the 1980s. Data were collected during eight seasons of migration (5 months, from November to March) distributed over the 25 last years: two seasons at the end of the 1970s (1978/1979 and 1979/1980) one intermediate season at the beginning of the 1990s (1991/1992) and five seasons at the end of the 1990s (1996/1997 to 2000/2001). Length, weight and pigmentation stages were recorded. Only the 5_A and 5_B pigmentation stages were taken into account in this study, corresponding to transparent glass eels, which entered recently in the estuary.

A two factors analysis of variance (month and year) was carried out to study seasonal and interannual length and weight variability of glass eel. Analysis confirmed a reduction in length and weight during the season and showed that there was a significant interannual variability. The allometry coefficient was also used to characterise variation of the length-weight relationships during different periods. Since the beginning of the 1980s, the allometry coefficient present high variability and Catch Per Effort Unit a low level. Oceanic factors might be at the origin of variations of glass eel characteristics. Such factors induced modifications of *the Gulf Stream* or of planktonic productivity.

Key Words : glass eels, biometry, catching, Bay of Biscay, historical variation.

INTRODUCTION

Les caractéristiques morphométriques des civelles, à leur arrivée en estuaire, ont été largement étudiées à partir de la longueur, du poids et du stade de pigmentation, des deux espèces présentes dans l'Atlantique Nord, *Anguilla anguilla* (Heldt et Heldt, 1929 ; Boëtius et Boëtius, 1989 ; Désaunay et Guérault, 1997) et *Anguilla rostrata* (Haro et Krueger, 1987 ; Jessop, 1998). Ces auteurs montrent pour les deux espèces, une diminution de la longueur et du poids au cours de la saison principale de migration et une évolution de la pigmentation.

Dans l'estuaire de l'Adour, cette évolution saisonnière est également observée dans les années 1980 (Charlon et Blanc, 1982) et plus récemment (de Casamajor, 1998). Une relation d'allométrie est employée pour caractériser les différents flux de civelles pénétrant dans l'estuaire au cours des saisons

de migration 1996/1997 et 1997/1998 (de Casamajor et *al.*, 2000a). Il semblerait, à partir de travaux sur l'otolithométrie et sur l'indice d'amaigrissement, que cette évolution saisonnière résulte principalement de l'origine des lots de civelles : des pontes distinctes, étalées dans le temps, qui donneraient naissance à des lots de larves aux caractéristiques biométriques différentes (Désaunay et *al.*, 1996 ; de Casamajor et *al.*, 2001b).

D'autre part, depuis une vingtaine d'années, on observe une diminution du recrutement à partir des captures de civelles sur les côtes européennes (Dekker, 1997) et à partir des captures d'anguilles jaunes sur les côtes américaines (Castonguay et *al.*, 1994 ; Casselman et *al.*, 1998). La diminution du recrutement est souvent mise en parallèle avec la diminution du poids des civelles pour *A. anguilla* (Désaunay et Guérault, 1997) et pour *A. rostrata* (Castonguay et *al.*, 1994 ; Haro et Krueger, 1987). La migration de la civelle est largement étudiée à partir des données de captures de la pêcherie professionnelle et de campagnes expérimentales sur l'estuaire de l'Adour. Les flux en migration sont caractérisés d'un point de vue quantitatif et comportemental, les caractéristiques biologiques des civelles sont également prises en compte. Dans ce contexte, il est particulièrement intéressant de vérifier l'existence d'une variation inter annuelle de la longueur et du poids. Ces fluctuations pourraient conforter l'hypothèse d'une influence de modifications océanographiques sur le recrutement des civelles. La phase leptocéphale correspond à la phase d'alimentation et de croissance en milieu océanique. La longueur et le poids des civelles résultent en partie de cette phase d'alimentation alors qu'après la métamorphose en civelle, les larves ne s'alimentent plus et vivent sur leurs réserves (Lecomte-Finiger, 1983).

L'objectif de ce travail est d'étudier la variabilité des caractéristiques biométriques des civelles, au même stade de pigmentation, au cours de ces 20 dernières années à partir d'échantillons capturés dans l'estuaire de l'Adour. Ce travail est basé sur des séries de données mensuelles collectées lors des saisons principales de migration, de novembre à mars à la fin des années 1970 et des années 1990 avec un point d'observation lors de la saison de migration 1991/1992.

MATÉRIELS & MÉTHODES

Cadre d'étude - Les civelles proviennent de l'estuaire de l'Adour (embouchure : 43°30'N ; 1°32'W). Elles sont capturées en amont de la limite de salure des eaux, dans la zone de propagation de la marée dynamique entre 22 et 30km en amont de l'embouchure (figure 1). Ces civelles sont donc acclimatées à l'eau douce au moment de leurs captures. Elles proviennent soit de la pêcherie professionnelle, soit de pêches expérimentales (de Casamajor, 1998). Des travaux récents montrent que les civelles parviennent à ce niveau de l'estuaire en une journée, poussées par la marée derrière la zone de propagation du front de salinité (Prouzet et *al.*, 2000).



Figure 1- Localisation des sites de captures des civelles étudiées. **Figure 1-** Location of the sampling area and catch sampling of glass eel.

 \bigcirc

Données de captures- Une analyse descriptive de ces données est réalisée conjointement aux variations du coefficient d'allométrie. Comme sur les autres estuaires, les captures ont fortement diminué dans l'estuaire de l'Adour à partir du début des années 1980 (Prouzet et *al.*, 1994 ; de Casamajor et *al.*, 2000b). Des séries historiques de captures par sortie existent depuis 1928 de façon discontinue. La collecte des données de captures journalières s'effectue auprès des marins pêcheurs professionnels de l'Adour qui pêchent pendant le flot la nuit uniquement de novembre à mars. La CPUE, Capture Par Unité d'Effort, journalière est calculée à partir du rapport entre le poids total capturé par jour et le nombre de pêcheurs ayant participé à la pêche ce jour là. La moyenne de l'ensemble des données de CPUE journalières permet d'obtenir la moyenne annuelle des CPUE. L'effort est exprimé en nombre de sorties et la CPUE en kg.sortie⁻¹.

Échantillonnages biologiques - Les civelles étudiées proviennent de 8 campagnes d'échantillonnage réalisées entre 1978 et 2001 (tableau I). Toutes les civelles sont examinées fraîches, dès leur arrivée au laboratoire, ce qui permet d'éviter d'éventuels biais de mesures liés à une méthode de conservation.

Pour les campagnes 1978/1979 et 1979/1980, les civelles sont capturées au tamis à main au niveau des Gaves Réunis (Peyrehorade, 30km en amont de l'embouchure). Elles sont anesthésiées (MS222) juste avant d'être mesurées (+/- 0,1mm) et pesées (+/-0,01g). Les données de 1979/1980 sont celles publiées par Charlon et Blanc (1982). Pour les campagnes 1991/1992 et les campagnes de 1996/1997 à 1999/2000, les civelles sont capturées soit au tamis à main soit au tamis poussé en bateau. Toutes proviennent de l'Adour (Urt, 22km en amont de l'embouchure). Elles sont tuées à la nicotine juste avant d'être mesurées (+/- 0,1mm) et pesées (+/-0,01g).

La stade de pigmentation est déterminé pour les échantillonnages de 1991/1992 et de 1996 à 2001 (Elie et *al.*, 1982 ; Grellier et *al.*, 1991). Les civelles sont au stade 5_A à leur arrivée en zone côtière, elles passent ensuite au stade 5_B , c'est le stade le plus fréquemment observé en estuaire (Lecomte-Finiger et Razouls, 1981). Seuls ces deux stades pigmentaires sont pris en compte pour éliminer les individus ayant séjourné plus ou moins longtemps en estuaire et qui pourraient induire une variabilité au sein de l'échantillonnage (Pyper et Peterman, 1998). Pour les échantillonnages de 1978/1979 et de 1979/1980, Charlon et Blanc (1982) avaient défini leur propre classification suivant une échelle de 1 à 8. Une correspondance est établie avec la classification d'Elie et *al.*, (1982) et seuls les stades 0, 1 et 2 sont pris en compte dans l'analyse. Le stade 0 correspond au stade 5_A quand la civelle est entièrement transparente. Les stades 1 et 2 correspondent à une sous division du stade 5_B , fonction du développement de la pigmentation au niveau de la tache cérébrale de la civelle.

Au total, 9827 couples de longueurs et de poids ont été pris sur des civelles aux stades 5A et 5B sur le bassin versant de l'Adour au cours de 8 saisons de pêche (novembre à mars). Le tableau 1 répartit ces prélèvements selon les mois des 8 campagnes d'observations.

Tableau I- Nombre de couples (longueur et poids) pris en compte. Sous-tableau utilisé dans le modèle (1) : encadré. Sous-tableau utilisé pour le modèle (2) : ensemble du tableau sauf 2000/2001. Sous-tableau utilisé pour le modèle (3) : en grisé.

		Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	
		11	12	1	2	3	Totaux
1978/1979	S78	33	45	46	63	20	207
1979/1980	S79	56	39	53	42	21	211
1991/1992	S91	100	168	192	176	130	766
1996/1997	S96	0	124	1018	836	530	2508
1997/1998	S97	446	759	1898	361	60	3524
1998/1999	S98	0	0	1218	846	198	2262
1999/2000	S99	49	48	47	73	39	256
2000/2001	S00	0	0	93	0	0	93
Totaux		684	1183	4565	2397	998	9827

Table I- Numbers of couples (length and weight) taken into account. Sub-table used in model (1): framed. Sub-table for model (2): all data except 2000/2001. Sub-table for model (3): shaded.

Traitements statistiques des données - La variabilité inter annuelle de la relation entre la longueur et le poids, de la forme $P = a * L^b$, est étudiée au moyen du modèle linéaire généralisé (GLM) et de la fonction de déviance (Chambers et Hastié, 1992 ; McCullagh et Nelder, 1983) compte-tenu du caractère non linéaire de la relation même après transformation logarithmique des variables (modèle 3).

Les variations inter-annuelles du coefficient d'allométrie (pentes *b*) pour les mois de janvier sont comparées avec les fluctuations des captures. Janvier correspond en effet à la période centrale de la migration où les civelles sont toujours présentes dans l'estuaire de l'Adour que la saison soit précoce ou tardive. C'est également le mois où l'on dispose d'informations sur toutes les années y compris la saison de pêche 2000/2001 (4565 couples d'observations au total, tableau I).

Certaines cellules du tableau I sont manquantes. On note également que le plan d'échantillonnage est déséquilibré. L'influence des facteurs "mois" et "année" sur les longueurs et les poids des civelles est analysée au moyen d'une analyse de variance à deux facteurs de la manière suivante :

- Sur un sous ensemble (cellules non manquantes) on utilise un modèle complet avec interaction : 7 premières années de pêche pour les mois de janvier à mars (modèle 1).

- Sur l'ensemble du tableau (excepté la saison 2000/2001) on utilise un modèle sans interaction (modèle 2).

Le plan étant déséquilibré, les carrés moyens sont calculés selon la procédure de type III (Julien et *al.*, 1995).

Dans le cas où les effets des facteurs sur les moyennes des longueurs et des poids sont significatifs, le classement des moyennes est effectué par un test de *Tukey* (Kramer, 1956).

RÉSULTATS

Étude de la variabilité inter annuelle des relations longueur poids (modèle 3).

Le tableau II précise les valeurs de la pente et de l'origine des droites pour chaque année. On constate en particulier que les pentes des droites sont, pour les années S96, S97 et S98, bien inférieures à 3.

	S78	S79	S91	S96	S97	S98	S99	S00
Origine	-7.559	-6.947	-7.086	-6.55	-6.705	-6.533	-7.392	-7.075
Effet saison sur	-0.578	0.034	-0.105	0.431	0.276	0.448	-0.411	-0.094
origine								
Pente	3.261	2.952	3.052	2.777	2.857	2.755	3.208	3.013

Tableau II : Coefficients des droites de régression : modèle (3).**Table II :** Coefficients of regression lines : model (3).

L'analyse de déviance montre que ces droites sont significativement différentes (tableau III). Les comparaisons du modèle général avec les sous-modèles (tableaux IVA et B) permettent de confirmer cette analyse globale en montrant que les sous-modèles : « même ordonnée à l'origine et pentes différentes » (tableau IVA) et « même pente et ordonnées à l'origine différentes » (tableau IVB), ne sont pas équivalents au modèle général.

Tableau III : Analyse de déviance du modèle 3 log(poids)~ saison + saison x log(longueur). Table III : Deviance analysis for model 3 log(weight)~ season + season x log(length).

Effets	Degrés de	Somme des	Somme des carrés	Valeur F	Pr (D. E
	Liberte	carres	residueis		(<i>F>F</i> crit)
sans			13.584		
saison	7	0.066	13.65	3.173	0.0024
saison x Longueur	8	41.43	55.01	1734.26	< 0.0001

Tableau IV : Comparaison des déviances pour le test :A : même ordonnée à l'origine et pentes différentes. - B : même pente et ordonnées à l'origine différentes.Table IV : Comparison of the deviancies for the test :A : same y-intercept and different slopes. B : same slope and different y-intercepts.

		Degrés	Somme carrés	Variation	Variation	Valeur	Pr(F>)
		liberté	résiduels	degrés	Déviance	F	
		résiduels		liberté			
	Saison+ saison x	4549	13.468				
Α	longueur						
	Saison :longueur	4556	13.534	-7	-0.0663	3.17	0.0024
	Saison+ saison x	4549	13.468				
В	longueur						
	Saison + longueur	4556	13.538	-7	-0.0703	3.36	0.0014

CPUE et allométries pendant la période étudiée

La comparaison entre les variations des coefficients d'allométrie des mois de janvier des années étudiées et des Captures Par Unité d'Effort sur l'estuaire de l'Adour donne une idée sur la tendance générale des dernières décennies (figure 2).



Figure 2.- Variation de la moyenne des CPUE de civelles (kg.sortie⁻¹) au cours de différentes campagnes de pêche sur l'Adour depuis 1928 et variations du coefficient d'allométrie.

Figure 2.- Mean catch variations (kg.fishing trip⁻¹) on the Adour River since 1928 and fluctuations of the allometry coefficient of glass-eels.

La diminution des CPUE depuis le début des années 1980 est bien marquée et les CPUE postérieures à 1990 restent à un niveau très bas sauf pour la campagne 1999/2000, année particulièrement "bonne" avec des CPUE moyennes annuelles de 4,4 kg.sortie⁻¹ contre 1 à 2 kg.sortie⁻¹ au cours des années précédentes.

La figure 2 montre qu'il y a une forte variabilité des coefficients d'allométrie sur la période récente. Pour l'année 1999/2000, on note un fort coefficient d'allométrie à 3,2 alors qu'il variait autour de 2,7 et 2,8 les années précédentes. Les valeurs de *b* pour l'année 1999/2000 sont du même ordre de grandeur que celles observées pendant les années 1978/1979, 1979/1980 et 1991/1992.

Variabilité des longueurs et des poids des civelles observées (modèle 2)

Les valeurs centrales des longueurs et des poids des civelles répertoriées au cours des 2 premières campagnes (S78 et S79) sont supérieures à celles estimées sur les saisons de pêche plus récentes (de S91 à S99) (figure 3A et B).



Figure 3 : Variabilités des longueurs (A en cm) et des poids (B en g) observées au cours des saisons de pêche (tous mois confondus). valeurs du 1^{er} et 3^{ème} quartile []: 1,5 fois la distance interquartile

x : valeur de la médiane. valeurs au delà de la distribution.

Figure 3 : Variability of lengths (A in cm) and weights (B in g) observed during fishing seasons (irrespective of month).

1st and 3th quartile []: 1,5 time interquartile distance _____ outside limits of x: median value distribution.

Les longueurs et les poids des civelles toutes années confondues diminuent régulièrement du mois de novembre au mois de mars (figure 4A et B).





Mois



Mois

Figure 4 :Variabilités des longueurs (A en cm) et des poids (B en g) observées au cours des mois de pêche (toutes saisons confondues). valeurs du 1^{er} et 3^{ème} quartile []::1,5 fois la distance interquartile. valeurs au ⁻

x : valeur de la médiane. delà de la distribution.

Figure 4 : Variability of lengths (A in cm) and weights (B in g) observed during fishing months (irrespective of season).

1st and 3th quartile []: 1,5 time interquartile distance — outside limits of x: median value distribution .

Les tableaux V et VI précisent respectivement les valeurs des moyennes mensuelles et annuelles non pondérées ainsi que leurs erreurs type. L'analyse de variance effectuée à partir d'un modèle à 2 facteurs sans interaction indique des effets mensuel et annuel significatifs (tableau VII).

Tableau V : Moyennes mensuelles des longueurs et des poids (non pondérés par les effectifs annuels).Table V : Monthly unweighted means lengths and weights.

	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars
Longueur moyenne (cm)	7.487	7.341	7.187	7.031	6.832
Erreur type	0.017	0.014	0.001	0.011	0.015
Poids moyen (g)	0.399	0.376	0.341	0.314	0.271
Erreur type	0.003	0.002	0.001	0.002	0.002

Tableau VI : Moyennes annuelles des longueurs et des poids (non pondérés par les effectifs mensuels).Table VI : Annual unweighted means lengths and weights.

	S78	S79	S91	S96	S97	S98	S99
Longueur moyenne (cm)	7.502	7.542	6.891	7.076	6.917	7.167	7.212
Erreur type	0.029	0.029	0.015	0.009	0.008	0.010	0.026
Signification (1)	а	а	d	с	d	b	b
Poids moyen (g)	0.386	0.384	0.305	0.325	0.310	0.335	0.358
Erreur type	0.004	0.004	0.002	0.001	0.001	0.001	0.004
Signification (1)	a	а	e	d	e	с	b

(1) deux moyennes affectées de la même lettre ne différent pas significativement au seuil p=0.05 (Méthode de *Tukey*) two or several means named by the same letter do not differ significantly.

Tableau	VII : Analyses	de variance	sur les l	ongueurs	et sur l	les poids	(somme	des	carrés d	le type	III)	à partir
	d'un	modèle à 2 f	facteurs	(mois et d	année) s	sans inter	raction -	mod	dèle (2)			

 Table VII : Analysis of variance for lengths and weights (type III sum of squares) from a bifactorial model (month and year) without interaction. - model (2)

Longueur	Degré de liberté	Somme des carrés	Carrés moyens	Valeur F	$\Pr(F)$
Effet année	6	166.3	27.72	160.29	< 0.0001
Effet mois	4	200.3	50.08	289.58	< 0.0001
Résidus	9723	1681.6	0.173		
Poids					
Effet année	6	3.022	0.504	132.8	< 0.0001
Effet mois	4	7.679	1.920	506.1	< 0.0001
Résidus	9723	36.881	0.004		

Le test de *Tukey* montre les dissemblances entre moyennes annuelles prises 2 à 2 (tableau VI). On constate en particulier que les moyennes non pondérées des longueurs et des poids ne diffèrent pas significativement entre les années S78 et S79 d'une part et S91 et S97 d'autre part. C'est aussi le cas pour les longueurs moyennes des années S98 et S99, mais non pour les poids.

Étude de l'interaction entre les facteurs mois et année sur la variabilité de la longueur et du poids (modèle 1).

Cette étude ne prend en compte que les 3 derniers mois des campagnes. Les moyennes et les erreurs type des longueurs et des poids par mois et année sont donnés au tableau VIII.

 Tableau VIII : Moyennes mensuelles (Erreur type) suivant les saisons de pêche pour les longueurs (cm) et les poids (g).- modèle (1).

Longueur	Janvier	Février	Mars	Moyenne
S78	7.206 (0.062)	7.425 (0.053)	6.930 (0.094)	7.187
S79	7.660 (0.058)	7.331 (0.065)	7.133 (0.092)	7.375
S91	6.914 (0.030)	6.858 (0.032)	6.628 (0.037)	6.8
S96	7.102 (0.013)	6.965 (0.014)	6.741 (0.018)	6.936
S97	6.934 (0.010)	6.658 (0.022)	6.668 (0.054)	6.753
S98	7.201 (0.012)	6.997 (0.014)	6.844 (0.030)	7.014
S99	7.291 (0.061)	6.986 (0.049)	6.882 (0.067)	7.053
Moyenne	7.187	7.031	6.832	
Poids				
S78	0.333 (0.009)	0.370 (0.008)	0.296 (0.013)	0.333
S79	0.396 (0.008)	0.343 (0.009)	0.289 (0.013)	0.342
S91	0.309 (0.004)	0.301 (0.005)	0.252 (0.005)	0.287
S96	0.334 (0.002)	0.293 (0.002)	0.264 (0.003)	0.297
S97	0.314 (0.001)	0.266 (0.003)	0.243 (0.008)	0.274
S98	0.339 (0.002)	0.301 (0.002)	0.272 (0.004)	0.306
S99	0.365 (0.009)	0.323 (0.007)	0.282 (0.010)	0.323
Moyenne	0.341	0.314	0.271	

 Table VIII : Monthly means (standard error) according to fishing years for lengths (cm) and weights (g). - model (1).

Les résultats de l'analyse de variance (tableau IX) montrent que chacun des facteurs a un effet significatif sur les longueurs et les poids des civelles, avec des effets conjoints différents selon les mois et les années. La figure 5 permet de mieux visualiser l'effet de ces 2 facteurs et de leurs interactions. A la diminution progressive des longueurs et des poids des civelles, de janvier à mars, se surimpose une fluctuation inter annuelle : saisons S91 et S97, caractérisées par des civelles de petites tailles à l'opposé des civelles de plus grandes tailles durant les saisons S78 et S79. L'interaction provient principalement des échantillons de janvier et février de S78 (figure 5).

 Tableau IX : Analyse de variance sur les longueurs et les poids pour le modèle complet avec interaction

modèle (1)

Table IX : Analysis of variance over lengths and weights for the complete model with interaction -model (1).

Longueur	Degrés de liberté	Somme des carrés	Carrés moyens	Valeur F	Pr (F>Fcrit)
Effet année	6	59.2	9.86	56.1	< 0.0001
Effet mois	2	28.4	14.22	80.9	< 0.0001
Interaction	12	12.06	1.005	5.72	$6.4 * e^{-10}$
Résidus	7846	1378.8	0.176		
Poids					
Effet année	6	0.80	0.133	36.3	< 0.0001
Effet mois	2	1.096	0.548	149.2	< 0.0001
Interaction	12	0.306	0.025	6.94	$1.15 * e^{-12}$
Résidus	7846	28.81	0.004		



Figure 5: Diagrammes d'interaction mois x saison pour les longueurs et les poids. **Figure 5**: Diagrams of interaction month x year for lengths (upper) and weights (lower).

DISCUSSION

La diminution progressive des captures de civelles depuis le début des années 1980 est un phénomène préoccupant au niveau de la gestion de l'espèce, sur l'Adour, comme sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'anguille européenne (Moriarty, 1996 ; Dekker, 2002). Cette préoccupation touche également l'anguille américaine (Nilo et Fortin, 2001). Les causes de cette diminution sont multiples. La pêche est un facteur probable, mais ne reste qu'une des causes de mortalité parmi d'autres : modifications climatiques ou océanographiques, dégradation des milieux aquatiques (réduction des

habitats et mauvaise qualité des eaux) sont autant de paramètres qui entravent le bon déroulement du cycle biologique de l'anguille (Castonguay et *al.*, 1994 ; Dekker, 2002).

Limites de l'étude

Pour la période 1978-2001, les données biométriques sont disponibles sur huit saisons de migration ; l'interprétation des résultats permet de dégager uniquement des tendances face à la variabilité inter annuelle des caractéristiques biométriques des civelles (Désaunay et Guérault, 1997). L'extrapolation de la seule saison de migration 1991/1992 à l'ensemble d'une période (1980 à 1996) doit être faite avec prudence. Il est difficile de dire que cette fluctuation n'est jamais arrivée auparavant car l'on manque de recul par rapport aux données existantes.

Les travaux antérieurs montrent que les civelles migrent toute l'année (Guérault et *al.*, 1992). Or, ce travail ne concerne que la période principale de migration, où la pêche de la civelle est autorisée sur l'Adour, de novembre à mars. Un échantillonnage mensuel sur l'année serait complémentaire pour étudier le stade larvaire de l'anguille européenne depuis l'éclosion jusqu'au recrutement estuarien. Cependant, ces données ne peuvent pas être disponibles pour les années antérieures.

Tendances générales

Variations intra annuelles - La diminution saisonnière des caractéristiques biométriques des civelles est un phénomène largement connu et étudié sur l'ensemble des estuaires européens (Boëtius et Boëtius, 1989). Il n'est donc pas étonnant d'observer un effet mois significatif pour toutes les années étudiées, avec une diminution mensuelle progressive de la longueur et du poids des individus. Actuellement, l'hypothèse principale pour expliquer cette diminution est liée à l'origine géographique et/ou la date d'éclosion des larves dans la mer des Sargasses. Les larves auraient des caractéristiques biométriques différentes et arriveraient à l'embouchure des estuaires échelonnées dans le temps. Cette hypothèse semble être confirmée par des travaux physiologiques à partir de l'indice de condition ADN/poids sec et des microstructures inscrites sur les otolithes (de Casamajor et *al.*, 2001a et b). Une analyse plus fine des otolithes de civelles, à partir du comptage et des mesures de distances entre les microstries journalières d'accroissement permettrait d'approfondir les connaissances sur cette diminution. En effet, une analyse des rythmes de croissance pendant la phase océanique en liaison avec la productivité planctonique serait complémentaire.

Variations inter annuelles - L'intérêt de ce travail porte plus particulièrement sur les variations inter annuelles peu étudiées en raison du manque de données sur du long terme. Cette étude montre un effet année significatif sur les variations des longueurs et des poids des civelles, avec une tendance à la diminution sur la période étudiée. Les années 1978/1979 et 1979/1980 sont caractérisées par des civelles significativement plus longues et plus lourdes que celles migrant dans les années 1990.

Dans les travaux antérieurs, la diminution du recrutement en civelles est mise en parallèle avec la diminution des caractères biométriques dans la bibliographie (Haro et Krueger, 1987 ; Castonguay et *al.*, 1994 ; Désaunay et Guérault, 1997). Les années de faible recrutement seraient caractérisées par des civelles plutôt maigres pour leur longueur tandis que les années à fort recrutement seraient caractérisées par des civelles plutôt lourdes pour leur longueur. Sur l'Adour, on manque encore de recul pour valider ce type d'hypothèse. Cette analyse descriptive souligne, face à la variabilité observée, l'importance de poursuivre le travail de collecte des données pour obtenir un nombre suffisant d'années et réaliser une analyse statistique.

Knights, (2001) souligne l'importance des phénomènes naturels d'origine océanique et climatique sur le déclin observé au cours des dernières décennies. Ces phénomènes se surimposent aux facteurs d'origine anthropogéniques. Depuis 1970, on a observé une diminution significative du débit du *Gulf Stream* de plusieurs dizaines de sverdrups (1 sverdrup = $10^6 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$) (Levitus, 1991), ainsi que des modifications de sa latitude en liaison avec l'index d'oscillation nord Atlantique (NAO) (Taylor & Stephens, 1998). En parallèle, un réchauffement des eaux entraîne des modifications de la production planctonique (Lavin et *al.*, 1994). Or, le manque de disponibilités trophiques au moment de l'éclosion et de la première prise alimentaire diminuerait considérablement les chances de survie des larves (Tanaka et *al.*, 2001). Ces facteurs physiques pourraient influencer les conditions de migrations rencontrées par les larves leptocéphales et modifier la mortalité naturelle. Ainsi, les causes océaniques évoquées expliquant la diminution du recrutement pourraient également être à l'origine d'une

modification des caractéristiques biométriques. Toutefois, la migration transocéanique des larves leptocéphales reste encore mal connue et ces suppositions méritent d'être étayées.

L'action des facteurs anthropiques sur le recrutement des civelles, au-delà du facteur pêche, ne doit pas être minimisée. En effet, la dégradation des habitats pendant la phase de grossissement du cycle biologique de l'Anguille pourrait modifier indirectement la production de juvéniles.

A l'échelle locale, les conditions hydrologiques et climatiques de l'estuaire sont prépondérantes sur la capturabilité des civelles lors de leur entrée en estuaire (de Casamajor, 1998). Les principaux facteurs environnementaux reconnus pour expliquer de faibles CPUE sont l'absence de crue (manque de rejet d'eau douce en mer), les blocages thermiques par différences (autour de 5°C) entre les eaux marines et fluviales (McCleave et Kleckner, 1982 ; Gascuel, 1987 ; Lara, 1994 ; Martin, 1995). Ainsi, les conditions environnementales locales de remontée en estuaire viennent moduler l'influence des facteurs océaniques à grande échelle. L'intensité du recrutement et les fluctuations inter annuelles biométriques résultent probablement de la superposition des deux phénomènes.

Situation à la fin des années 1990

A la fin des années 1990, les cinq campagnes consécutives étudiées reflètent bien les tendances à la baisse. Cependant, la saison 1999/2000 apparaît de façon atypique avec des civelles particulièrement lourdes pour leur longueur. Lors de cette saison de migration, les captures ont été particulièrement abondantes pour la pêcherie professionnelle (Prouzet et *al.*, 2001). La production totale est supérieure à 9 t. (CPUE : 4,45 kg.sortie⁻¹) alors qu'elle reste autour de 5 t. (autour de 1,5 kg.sortie⁻¹) pendant la période qui précède. Il s'agit de la meilleure année enregistrée sur la fin des années 1990. Il est cependant difficile d'identifier les raisons qui expliquent les bons rendements et l'embonpoint des civelles lors de cette saison : conditions de migration des larves leptocéphales, migration de reproduction des adultes ou encore conditions d'éclosion. Les processus de croissance et d'alimentation sont développés en partie plus au large pendant la phase leptocéphale. Les conditions locales au niveau du golfe de Gascogne ne peuvent être invoquées car les conditions climatologiques et hydrologiques au niveau de l'estuaire de l'Adour ne présentent pas de caractères exceptionnels (de Casamajor et *al.*, 2001a et b).

En 1999/2000, les otolithes de civelles ont été étudiés (de Casamajor et *al.*, 2001b) et comparés aux otolithes échantillonnés en février 1992 sur l'Adour (Désaunay et *al.*, 1996). Les otolithes en 1999/2000 sont plus gros (rayon 195 μ m) que ceux collectés en 1992, sur l'Adour (rayon 158,2 μ m) la Vilaine (161,6 μ m) et la Somme (149,8 μ m) (Désaunay et *al.*, 1996). Lecomte-Finiger (1994) donne les valeurs moyennes des différentes zones de croissance de l'otolithe d'*Anguilla anguilla*, valeurs également inférieures à celles mesurées en 1999/2000.

Les données otolithométriques ne sont pas disponibles pour les autres années et ne permettent pas des interprétations sur du long terme. Il apparaît important lors des années futures de poursuivre, en parallèle avec la biométrie, les échantillonnages d'otolithes car ils apportent de précieuses informations sur les différentes étapes de la migration transocéanique : durée, métamorphose, couches d'eau traversées, conditions physico-chimiques de la migration.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient les personnes ayant participé aux collectes et saisies des données de captures des pêcheurs professionnels ainsi que celles ayant participé à l'échantillonnage et aux mesures morpho-métriques des civelles lors des campagnes expérimentales menées par le laboratoire Ifremer entre 1996 et 2001. Les remerciements vont également à J.P. Martinet pour la collecte des données morpho-métriques des civelles de la campagne 1991/1992.

Références bibliographiques

- Boëtius, I., Boëtius, J., 1989. Ascending elvers, *Anguilla anguilla*, from five European localities. Analyses of pigmentation stages, condition, chemical composition and energy reserves, *Dana* 7, 1-12.
- Casamajor, (de) M.N., 1998. Comportement migratoire de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour en fonction de la variabilité des conditions environnementales. *Thèse Dr.* UPPA 138p + Annexes.

- Casamajor, (de) M.-N., Prouzet, P., Lazure P., 2000a. Identification des flux de civelles d'Anguille (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques de l'estuaire de l'Adour.- *Aquat. Living Ressour.* 13, 411-420.
- Casamajor, (de) M.-N., Bru, N., Prouzet, P., 2000b. Fluctuations des captures de civelles (*Anguilla anguilla* L.) et analyse de la variation de leur capturabilité dans l'estuaire de l'Adour. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 357/358, 387-406.
- Casamajor, (de) M.-N., Lecomte-Finiger, R., Prouzet, P., 2001a. Détermination de l'état d'amaigrissement des civelles (*Anguilla anguilla*) en migration en zone côtière et estuarienne. *C. R. Acad. Sc. Paris.* Série III 324, 345-353.
- Casamajor, (de) 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. *C. R. Acad. Sc. Paris*. Série III, 324, 1011-1019.
- Casselman, J.M., Marcogliese, L. A., Hodqon, P.V., 1998. The american eel Anguilla rostrata stock of the upper St.Lawrence River and Lake Ontario : long-term trends, decreaseing abundance, cause and effet. *Am. Fish. Soc.* 128th Annual meeting, august : 23-27, Hartford, Connecticut.
- Castonguay, M., Hodson, P.V., Couillard, C.M., 1994. Why is recruitment of the american eel, *Anguilla rostrata* declining in the St Lawrence river and gulf? *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 51, 479-488.
- Chambers, J.M., Hastié, T.J., 1992. Statistical models in S. Ed. Wadsworth & Brooks/Cole Computer Science Series, 608p.
- Charlon, N., Blanc, J.M., 1982. Étude des civelles d'Anguilla anguilla L. dans la région du bassin de l'Adour, 1-Caractéristiques biométriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation, Arch. Hydrobiol. 93, 238-255.
- Dekker, W., 1997. Long-term trends in the glass eels immigrating at Den Oever, the Netherlands. *EIFAC/ICES*, Ijmuiden, 23-27 Septembre 1996.
- Dekker, W., 2002. Monitoring of glass eel recruitement., *Netherlands Institute of Fisheries Research*, report C007/02-WD, 256p.
- Désaunay, Y., Guérault, D., 1997. Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae : a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity., *J. Fish Biol.* 51, 317-339.
- Désaunay, Y., Lecomte-Finiger, R., Guérault, D., 1996. Mean age and migration patterns of Anguilla anguilla (L.) glass eels from three french estuaries (Somme, Vilaine and Adour rivers)., Arch. Pol. Fish. 4, 187-194.
- 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.
- Gascuel, D., 1987. La civelle d'Anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise. Biologie, Écologie, Exploitation. *Les publications du département d'halieutique* 4/1, 559p.
- Grellier, P., Huet, J., Désaunay, Y., 1991. Stades pigmentaires de la civelle *Anguilla anguilla* (L.) dans les estuaires de la Loire et de la Vilaine. *Rapport IFREMER*, DRV 91.14-RH/Nantes, 18p.
- Guerault, D., Lecomte-Finiger, R., Desaunay, Y., Biagianti-Risbourg, S., Beillois, P., Grellier, P., 1992. Glass eel arrivals in the Vilaine estuary (Northern Bay of Biscay) in 1990 : Demographic features and early life history.- *Irish Fisheries Investigations Serie A* (Freshwater) 36 : 5-14.
- Haro, A.J., Krueger, W.H., 1987. Pigmentation, size and migration of elvers (*Anguilla rostrata* (Lesueur)) in a coastal Rhode Island stream, *Can. J. Zool.* 66, 2528-2533.
- Heldt, H., Heldt, H., 1929. Études sur les civelles de Sidi-Daoud, Bull. Stn. Oceano. Sulammbô. 14, 1-40.
- Jessop, B.M., 1998. Geographic and seasonal variation in biological characteristics of American eel elvers in the Bay of Fundy are on the Atlantic coast of Nova Scotia. *Can. J. Zool.* 76, 2172-2185.
- Julien A., Gasqui, P., Chabanet, C., 1995. Le modèle linéaire, exemples traités avec Splus. *Rapport INRA Biometrie*, Jouy en Josas.
- Knights, B., 2001. Speculations on adaptive life strategies of Northern Hemisphere anguillids and the causes of decadal variations in recruitment. *CEFAS* " Detecting environmental change Science & Society" 12p.
- Kramer, C.Y., 1956. Extension of multiple range tests to group means with unequal numbers of replications. *Biometrics* 12, 309-310.

- Lara, M.J., 1994. Catch statistics, capture methods size and development stages of glass eels in asturias (Northwestern Spain). Bull. of the Sea Fisheries Institute. 131, 31-39.
- Lavin, A, Bryden, H., Garcia, M.J., Parilla, G., 1994. Decadal time changes in the circulation at 24°N in the Atlantic Ocean. *ICES*-CM-1994/S:3 16pp
- Lecomte-Finiger, R., 1983. Étude morphométrique et énergétique de la civelle de méditerranée au cours de la pigmentation, *Vie et Milieu* 33, 87-92.
- Lecomte-Finiger, R., 1994. Contribution de l'otolithométrie à l'étude de la dynamique de la migration larvaire de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*. *Bull. Fr. Pêche & Piscic*. 335, 17-31.
- Lecomte-Finiger, R., Razouls, C., 1981. Influence des facteurs hydrologiques et météorologiques sur la migration anadrome des civelles dans le Golfe du Lion., *Cah. Lab. Montereau* 12, 13-16.
- Levitus, S., 1991. A diagnosis of Interpentadal Circulation changes in the North Atlantic. J. Geoph. Research 96, 22.009-22.023.
- Martin, M.H., 1995. The effects of temperature, river flow, and tidal cycles on the onset of glass eel and elver migration into fresh water in the American eel. *J. Fish Biol.* 46 :,891-902.
- McCleave, J.D., Kleckner, R.C., 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). J. Cons. int. Explor.Mer 40, 261-271.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1983. Generalized Linear Models (second eds.)., Monograph on statistics and applied probablility *Chapman and Hall*, London, 511p.
- Moriarty, C., 1996. The decline in catches of European elver 1980-1992. Arch. Pol. Fish. 4, 245-248.
- Nilo, P., Fortin, R., 2001. Synthèse des connaissances et établissement d'une programmation de recherche sur l'anguille d'amérique (*Anguilla rostrata*). Univ. du Québec Dept. Sc. Biol., 298p.
- Prouzet, P., Martinet, J.P., Cuende, F.X., 1994. Les pêches estuariennes du bassin de l'Adour de 1985 à 1991. *Repère Océan* Ifremer (eds) 6, 31-48.
- Prouzet, P., Sanchez, F., Lazure, P., 2000. Modèle hydrodynamique à une dimension de l'estuaire de l'Adour : mise au point et calibration, application à la modélisation de la migration de la civelle dans l'estuaire. *Rapport interne Ifremer*, DRV/RH/LHA.
- Prouzet, P., Lissardy, M., Morandeau, G., Cuende F.X., 2001. La pêche maritime professionnelle dans l'estuaire de l'Adour en 2000. *Rapport interne Ifremer* DRV/DRH/LHA.
- Pyper, B.J., Peterman, R.M., 1998. Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data., *Can. J. Fish. Aquat. Sci* 55, 2127-2140.
- Tanaka, H., Kagawa, H., Ohta, H., 2001. Production of leptocephali of japanese eel (*Anguilla ajaponica*) in captivity. *Aquaculture* 201 : 51-60.
- Taylor A.H., Stephens, J.A., 1998. The North Atlantic Oscillation and the latitude of the Gulf Stream. *Tellus* 50 : 134-142.

Biologie et pathologie animale / Animal biology and pathology

Détermination de l'état d'amaigrissement des civelles (*Anguilla Anguilla*) en migration en zones côtière et estuarienne

Marie-Noëlle de Casamajor^{a,b*}, Raymonde Lecomte-Finiger^b, Patrick Prouzet

^a Laboratoire halieutique d'Aquitaine, Ifremer, B.P. 3, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France

^b Laboratoire d'ichtyoécologie, Ephe-CNRS, ESA8046, université de Perpignan, 66860 Perpignan Cedex France

Reçu le 23 octobre 2000 ; accepté le 18 décembre 2000

Présenté par Jean Rosa

Abstract - Determination of the emaciation state of the glass eels (Anguilla anguilla) in migration in coastal and estuarine areas). The objective of this work is to characterise the variations of the quality of the glass eels recruitment during a season of migration, from November till March and before and after the transition from marine to continental environment. The emaciation state measured from the ratio DNA/Dry weight and percentage of body water is analysed from a sampling of glass-eels collected at sea and in estuary, in the South of the Bay of Biscay during the migration period 1999/2000. The length and the mass are taken into account, they decrease during the season while the individuals are more and more pigmented. However, our work shows that groups of glass eels arriving on the coasts of the Bay of Biscay are homogeneous from the point of view of their energetic and hydride reserves with a high individual variability within these groups. Also no significant difference in losses of water and energetic reserve were observed among the individuals migrating at the beginning and during tide stream. Fluctuations of the biochemical indication and the percentage of water between the glass eels caught in sea and in estuary show that the transition between maritime and continental environment is not a mobilising event of a lot of energy for glass eels. Differences were only observed in December. © 2001 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

DNA / dry weight / glass eels / Bay of Biscay / biochemical index / migration

Résumé – L'objectif de ce travail est de caractériser les variations de la qualité du recrutement en civelles au cours d'une saison de migration (de novembre à mars) avant et après la transition entre le milieu marin et continental. L'état d'amaigrissement des civelles, mesuré à partir du rapport ADN/poids sec et du pourcentage d'eau est analysé à partir d'un échantillonnage d'individus capturés en mer et en estuaire, dans le sud du golfe de Gascogne sur la saison de migration 1999/2000. La longueur et la masse sont mesurées, elles diminuent au cours de la saison, alors que les individus sont de plus en plus pigmentés. En revanche, nos travaux montrent que les groupes de civelles, arrivant chaque mois sur les côtes du golfe de Gascogne sont homogènes du point de vue de leur réserves énergétiques et hydriques, avec des variations individuelles importantes au sein de ces groupes. Aucune différence significative des pertes en eau et des réserves énergétiques n'est observée entre les individus migrant au début de flot et pendant le flot. Les variations de l'indice biochimique et du pourcentage d'eau entre les civelles

*Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : decasa@st-pee.inra.fr (M.N. de Casamajor).

capturées en mer et en estuaire montrent que la transition entre le milieu marin et continental n'est pas un événement mobilisateur de beaucoup d'énergie chez la civelle. Des différences sont observées en décembre seulement. © 2001 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

ADN / poids sec / civelle / golfe de Gascogne / indice biochimique / migration

Abridged version

Spatial and temporal fluctuations of the ratio DNA/dry weight and water contents were studied with glass eels of *Anguilla anguilla* from a sampling program realised between November to March 1999/2000 in the South of the Bay of Biscay. Temporal fluctuations were studied at the rate of one per month (during five months) at the time of the new moon. Glass eels were caught in the Adour estuary. To characterise energy losses during the estuary crossing, these samples were compared with two groups of glass eels caught in coastal water.

Decrease in length and weight of the glass eels during the season was indicated in numerous works. In comparison, an evolution of the pigmentation stage was noticed, nevertheless, the V_B stage remaining the major for all samples. Variations of the ratio DNA/dry weight and the water contents show a stability during the season with individual fluctuations. The geographic origin and/or the date of hatching of larvaes in Sargasso Sea would produce glass eels with different biometric

1. Introduction

Lors de la métamorphose du leptocéphale en civelle sur le talus continental, les larves cessent de s'alimenter [1] jusqu'en phase de colonisation du milieu fluvial (stade VI_{A3}-VI_{A4}). Ainsi, lors de la traversée du plateau continental et de l'estuaire, les civelles ne s'alimentent pas et puisent dans leurs propres réserves énergétiques pour poursuivre leur migration. De nombreux auteurs signalent au cours de la période principale de migration une diminution globale du poids et de la longueur des civelles [2–4]. Les caractéristiques biométriques des individus ont été étudiées sur l'Adour entre novembre et mars à partir des relations d'allométrie lors des saisons 1996/1997 et 1997/1998 [5]. Ces caractéristiques avaient été étudiées uniquement d'un point de vue descriptif, par Charlon et Blanc [6], mais l'état physiologique des individus en migration n'a jamais été déterminé.

L'importance des conditions hydrodynamiques sur les modalités de migration en estuaire a été montrée à partir de l'étude des variations de taille et de poids des individus. Des conditions défavorables telles, que des crues, provoquent des variations pondérales supplémentaires liées à la difficulté pour les civelles de migrer à contre courant [5]. Les civelles étant en phase de jeûne, leurs cellules sont characteristics that would arrive on the European coasts spread out in the time but with the same physiological state. These results support the hypothesis of the existence of 3 geographically different European subpopulations of eels. The glass eels of the South of the Bay of Biscay would result from a single sub-population.

A significant difference was observed between the glass eels sampled at sea and in estuary in December. No difference was observed in February. Former work starting from the reading of the microstructures of otoliths does not exclude a return at sea after a passage in estuary. This assumption is possible because it appears many individuals at the estuarine stage VB at sea in February. This would confirm the strong osmotic capacities of glass eels.

The glass eels of European eel present the particularity, with regard to the other larvaes of fishes, to fast for a long period and to be at the end of metamorphosis. An otolithometric study and a better knowledge of the ways of migration would allow defining the environmental conditions during the oceanic crossing.

privées d'apport exogène. Les réserves énergétiques disparaissent progressivement, mais la quantité d'ADN reste constante au niveau de la cellule lors du changement de milieu ou du jeûne [7]. La transition entre le milieu marin et continental se traduit pour la civelle par des modifications importantes de la pression osmotique. Cette transition se traduit au niveau physiologique par des pertes importantes en eau [8], d'où la nécessité de tenir compte également des variations du pourcentage d'eau individuel pour présenter un bilan métabolique des individus analysés. Les acides nucléigues jouent un rôle important dans la croissance et le développement des larves de poissons [9]. Ainsi, les variations de l'ADN/poids sec à titre individuel reflètent l'état d'amaigrissement des larves en migration ; ce rapport s'avère performant en tant qu'indice d'amaigrissement sur des larves de sole [10, 11]. Le rapport ADN/carbone a lui été utilisé sur des larves de bar [12]. L'originalité de ce travail est d'utiliser pour la première fois le rapport ADN/poids sec sur les larves d'anguille qui présentent la particularité par rapport aux autres larves de poissons d'avoir une capacité à jeûner sur une longue période [7].

L'objectif de ce travail est de compléter les travaux réalisés dans cette zone géographique pour déterminer, à partir d'un bilan métabolique plus précis des groupes



Figure 1. Localisation des sites de capture de civelles.

d'individus en migration, l'aptitude des civelles à coloniser la zone continentale en fonction de leur état d'amaigrissement et de déshydratation. Des travaux japonais, basés sur le rapport ARN/ADN, ont montré une activité métabolique réduite chez *Anguilla japonica* lui permettant de jeûner longtemps malgré des conditions environnementales restrictives nécessitant une adaptation physiologique au changement du milieu [13].

2. Matériels et méthodes

2.1. Cadre géographique

Les civelles d'estuaire proviennent de l'Adour, dans le Sud-Ouest de la France, et sont capturées au niveau d'Urt à 22 km en aval de la limite transversale de la mer (*figure 1*). Ce secteur est localisé en zone de propagation de la marée dynamique, les eaux salées n'y parviennent pas pendant la période d'étude (salinité de 0 g·L⁻¹). Les civelles en migration sont donc déjà acclimatées à l'eau douce. Elles proviennent soit des campagnes expérimentales menées par le Laboratoire halieutique d'Aquitaine de

l'Ifremer et sont capturées au tamis poussé en surface et en profondeur, soit de la pêcherie professionnelle et sont prises en surface à l'aide d'un tamis tracté par le bateau (*tableau l*). Les civelles de mer, proviennent de la plage de Moliets, en zone côtière (salinité autour de 30–35 g·L⁻¹) à une trentaine de kilomètres au nord de l'embouchure de l'Adour (*figure 1*). Elles sont issues des captures professionnelles et prises par la technique de pêche dite « à la vague », c'est à dire avec un tamis tenu à la main dans la zone de déferlement des vagues pendant la marée montante. Ces individus vivent encore en eau salée.

2.2. Échantillonnages biologiques

La principale saison de migration sur l'Adour, se déroule entre novembre et mars. Pour caractériser les flux (on entend par flux un groupe de civelles arrivant en estuaire et présentant des caractéristiques morphométriques homogènes en taille, poids et stade de pigmentation), les échantillonnages se répartissent au rythme d'un par mois, au moment de la nouvelle lune, soit 5 échantillons de 25 civelles. Pour caractériser les pertes énergétiques pouvant survenir au cours de la traversée de l'estuaire, ils sont comparés avec 2 échantillons de 25 civelles capturées en mer à quelques jours d'intervalle (tableau l). Deux lots de 15 civelles, en début de marée et au maximum du flot, sont étudiés pour déterminer une éventuelle différence de l'état d'amaigrissement d'individus migrant quand les courants favorables sont faibles ou forts. Au terme de cette campagne, 205 civelles ont été analysées. Ainsi les caractéristiques des individus sont étudiées sur deux échelles de temps : au cours de la saison et au cours de la marée, et dans deux secteurs géographiques : la mer et l'estuaire.

La masse (en grammes), la taille (en millimètres) et le stade pigmentaire (selon l'échelle d'Elie et al. [14]) sont répertoriés pour chaque individu frais. À leur arrivée en zone côtière, les civelles sont en majorité au stade V_A (présence de quelques cellules pigmentées sur la partie caudale). La pigmentation se développe quand les civelles pénètrent en estuaire, elles sont pour une large part au stade V_B . Ensuite le processus de mélanisation se poursuit

Tableau I. Echantillonnages réalisés au cours de la saison de migration 1999/2000. (n = nombre d'individus ; C = coefficient de marée)

Date	Localisation (cf. <i>figure 1</i>)	Origine	n	Débit(m ³ ·s ⁻¹)	С	T ℃ mer	T °C estuaire	Code
10/11/1999	ADOUR - Urt	Pêche tamis poussé*	25	145	80	15	11,3	А
6/12/1999	MER - Moliets	Pêche à la vague**	25	140	76	13	7,7	(B)
9/12/1999	ADOUR - Urt	Pêche expérimentale***	25	142	78	13	7,4	В
9/01/2000	ADOUR - Urt	Pêche expérimentale	25	206	78	12	7,9	С
1/02/2000	MER - Moliets	Pêche à la vague	25	120	48	12	7	(D)
2/02/2000	ADOUR - Urt / début flot	Pêche expérimentale	15	128	57	12	8	m
2/02/2000	ADOUR - Urt / plein flot	Pêche expérimentale	15	128	57	12	8	М
8/02/2000	ADOUR - Urt	Pêche expérimentale	25	157	87	12	9,4	D
7/03/2000	ADOUR - Urt	Pêche expérimentale	25	219	97	12	10,6	E

* trawl-net - ** wave hand-net - *** scientific trawl-net

plus ou moins vite en fonction du temps de résidence en estuaire et de la température de l'eau. Ces stades plus pigmentés ont été regroupés au sein du stade VI_A car ils représentent un faible nombre d'individus dans l'échan-tillonnage.

2.3. Méthode de détermination de l'indice de condition

Les larves sont lyophilisées pendant 24 h pour obtenir le poids sec avant d'être stockées dans des eppendorfs à – 80 °C en attendant d'être broyées. L'homogénéisation de la civelle dans le liquide de broyage (héparine +PBS) est réalisée au mortier et au pilon, la méthode par « plotter » s'étant révélée inefficace pour l'obtention d'une solution homogène. L'indice biochimique utilisé est le rapport de ADN/poids sec (µg/mg) [10]. Son application à des larves de poissons présente l'avantage sur le rapport ARN/ADN, d'une plus grande stabilité liée à l'instabilité des mesures de la molécule d'ARN. Cet indice est applicable à titre individuel sur une petite quantité de matière sèche. La méthode fluorimétrique, employée pour déterminer la quantité d'ADN par larve a été proposée par Le Pecq et Paoletti [15] puis modifiée et simplifiée par Karsten et Wollenberger [16]. Les dosages des acides nucléiques sont réalisés suivant la méthode de Karsten et Wollenberger [17]. L'ADN standard utilisé provient de thymus de veau et les mesures d'ADN sont effectuées au spectrofluorimètre (longueurs d'ondes utilisées : excitation à 365 nm et émission à 590 nm).

2.4. Traitements statistiques des données récoltées

Les données récoltées sont examinées par stade pigmentaire, pour déterminer l'existence d'une différence significative au cours de la pigmentation et ainsi de dissocier les variations liées au développement larvaire des civelles et les variations liées aux conditions environnementales subies par les individus. Ainsi trois stades de développement sont pris en compte (V_A, V_B, VI_A). Les variations saisonnières de la longueur et de la masse des civelles ont été testées par une analyse de variance à un facteur, après vérification des conditions d'application : normalité de la distribution et homogénéité des variances.

Les données d'ADN/poids sec et le pourcentage d'eau présentent une forte variabilité. De plus, l'utilisation d'un estimateur rapport ADN/poids sec dont la distribution n'est pas forcément normale nous conduit à utiliser des tests non paramétriques pour remplir au mieux les conditions d'application et négliger les valeurs extrêmes induisant une forte variabilité.

L'analyse descriptive des données est réalisée par l'intermédiaire de « boîtes à moustaches » (Box plot sous Splus) pour les différents échantillonnages réalisés au cours de la campagne. L'avantage de cette technique, basée sur le calcul des médianes et des quartiles, est de déceler la présence de valeurs extrêmes dans le jeu de données et de juger de la symétrie d'une distribution. Un test de Dixon est ensuite appliqué sur ces valeurs extrêmes afin de détecter d'éventuelles valeurs aberrantes. Il consiste à

vérifier l'appartenance des individus d'une même population normale et peut-être utilisé dans le cas de petits échantillons [18]. Les valeurs aberrantes ainsi repérées seront supprimées car elles accroissent l'hétérogénéité des séries statistiques. Pour étudier les variations saisonnières du rapport ADN/poids sec et du pourcentage d'eau des flux en migration, le test de rang de Kruskal-Wallis est appliqué pour comparer les 5 mois d'échantillonnage [19]. Ce test est également utilisé pour étudier les variations de l'indice de condition ADN/poids sec et pourcentage d'eau en fonction de 4 classes de taille : [6-6,5] [6,6-7] [7,1-7,5] et [7,6-8]. Pour les comparaisons des individus, capturés en mer et en estuaire et capturés en début et en milieu de marée, le test de rang de Wilcoxon est utilisé [20]. La condition d'indépendance des échantillons en vue de l'application de ces tests est vérifiée.

3. Résultats

3.1. Caractéristiques générales de l'échantillonnage

Un graphique de dispersion entre la longueur et le poids frais montre que les civelles présentent une distribution différente au cours de la saison : en début de saison les civelles pèsent 0,41 g (± 0,07 g) et mesurent 7,44 cm (± 0,38 cm) (*figure 2*). En fin de saison, elles sont plus petites, pèsent 0,28 g (± 0,05 g) et mesurent 6,78 cm (± 0,05 cm) (*figure 2*). Les variations saisonnières de longueur et de masse sont statistiquement différentes (poids $F = 72,3 - ddl = 203 - p \approx 0 - taille F = 36,71 - ddl = 203 - p \approx 0$).

L'examen de ces paramètres ne permet pas toutefois de déterminer si les réserves énergétiques sont moindres pour les civelles arrivant en fin de saison. Les individus pigmentés (VI_A et +) sont absents en début de saison. A l'inverse, en fin de saison les individus non pigmentés (V_A) sont peu nombreux dans l'estuaire (*tableau II*). Le stade V_B domine lors de tous les échantillonnages (70 % des individus sur toute la saison).

Le calcul des moyennes de l'indice ADN/poids sec et des teneurs en eau montre que ce rapport est constant entre le début et la fin de la saison, avec une forte variabilité au sein des échantillons (*tableau II*). Aucune différence significative du rapport ADN/poids sec pour les différents stades pigmentaires V_A, V_B, et VI_A n'est observée (*tableau III*). Parmi les individus au stade VI_A, trois sous-groupes sont testés, les différences ne sont pas significatives (*tableau III*). Les individus tous stades confondus sont pris en compte pour les tests suivant.

3.2. Variations saisonnières et spatiales

Au cours du cycle saisonnier, des valeurs extrêmes d'ADN/poids sec expliquant des écarts types élevés sont mises en évidence (*figure 3*). La médiane diffère peu et on constate également une dissymétrie des écarts interquartiles d'un mois sur l'autre. De même, des valeurs extrêmes d'ADN/poids sec sont mises en évidence, entre mer et



Figure 2. Longueur et masse des civelles échantillonnées au cours de la saison 1999/2000.

estuaire (*figure 3*). Les médianes diffèrent peu en estuaire par rapport à la mer en décembre comme en février. L'amplitude des valeurs est plus forte en mer qu'en estuaire. Il apparaît également des valeurs extrêmes pour les teneurs en eau, et une tendance à l'augmentation des médianes au cours de la saison plus régulière que pour les valeurs ADN/poids sec. Les écarts-interquartiles sont plus symétriques (*figure 4*).

Tableau II. Moyennes et écarts-type du rapport ADN/Poids sec individuel (en µg/mg) et du pourcentage d'eau des civelles en fonction de la date de capture et du stade de pigmentation (*N* représente le nombre de civelles analysées).

Saison			V _A					\mathbf{V}_{B}					$\mathbf{VI}_{\mathrm{A}+}$		
1992/2000	ADN	/P. sec	% H ₂ O			ADN	/P. sec	% I	H ₂ O		ADN	/P. sec	% I	H ₂ O	
	Моу.	E-type	Moy.	E-type	Ν	Moy.	E-type	Moy.	E-type	Ν	Moy.	E-type	Moy.	E-type	Ν
10/11/1999						0,038	0,010	77,05	1,7	24					
6/12/1999	0,046	0,025	77,53	0,98	8	0,042	0,013	77,05	0,75	16					
9/12/1999	0,026	0,013	78,14	1,15	8	0,033	0,011	77,66	0,74	17					
9/1/2000	0,032	0,006	77,6	0,34	3	0,035	0,01	77,23	0,89	20					
1/2/2000	0,045	0,021	77,81	0,5	3	0,041	0,011	78,03	0,88	18	0,045	0,003	78,14	0,6	3
2/2/2000						0,035	0,013	76,42	1,23	10	0,039	0,013	75,63	0,64	4
2/2/2000						0,034	0,014	76,73	1,22	8	0,037	0,018	76,67	1,05	7
8/2/2000						0,039	0,022	77,77	1,99	12	0,045	0,011	78,03	1,86	12
7/3/2000	0,030	0,009	78,56	0,73	2	0,033	0,009	78,56	1,17	17	0,049	0,012	78,85	1,31	6

Tableau III. Résultat des analyses de rang réalisées sur le rapport ADN/poids sec et le pourcentage d'eau. Risque $\alpha = 0.05$.

Comparaison	ADN/	'PoidsSec	%	% H ₂ O		
Stade $VI_{A0} - VI_{A1} - VI_{A2}$ Stade $V_A - V_B - VI_A$	Kruskal–Wallis 4,3017 2,4793	Proba. 0,1164 0,2895	Kruskal–Wallis 1,1833 3,2119	Proba. 0,5534 0,2007	Acceptée Acceptée	



Figure 3. Données ADN/Poids sec pour les civelles au cours de la saison de migration 1999/2000 et capturées en mer et en estuaire (Boîte à moustaches).

Des valeurs aberrantes sont décelées lors de la construction des boîtes à moustaches sur des valeurs extrêmes (*tableau IV*). Ces valeurs sont éliminées du jeu de données pour la réalisation des tests de rang ultérieurs.

Les tests appliqués montrent qu'il existe une différence faiblement significative entre les civelles capturées en décembre en mer et les civelles capturées à la même période en estuaire, aussi bien pour le rapport ADN/poids sec que pour le pourcentage d'eau (*tableau V*). En février, aucune différence significative n'est observée.

L'analyse du rapport ADN/poids sec et de la teneur en eau des civelles capturées en estuaire pour les 5 principaux mois de migration montre des différences en prenant en compte tous les stades confondus, surtout au niveau des teneurs en eau. En revanche, les stades V_B ne présentent aucune différence significative. Ces fluctuations peuvent être liées à la structure de l'échantillonnage (présence d'individus pigmentés seulement en fin de saison, voir *tableaux II* et *IV*). Pour vérifier l'existence d'une relation entre les caractéristiques biométriques des civelles et les fluctuations de l'indice de condition et du pourcentage d'eau, 4 classes de taille ont été définies. L'hypothèse d'égalité entre les classes est testée mais aucune différence significative n'est observée ($\chi^2 = 3 - ddl = 3 - p = 0,39$).

4. Discussion

Comme dans les travaux antérieurs sur l'Adour [5, 6] ou sur d'autres estuaires [3, 4] une diminution saisonnière de la longueur et du poids des civelles en migration dans l'estuaire accompagnée d'une évolution pigmentaire est observée (voir *tableau II*). Ici, la problématique est d'évaluer un éventuel affaiblissement des civelles en fin de saison par des pertes en eau et en réserves énergétiques



Figure 4. Valeurs hydriques des civelles prélevées en mer et en estuaire au cours de la saison.

Date	ADN/P.sec (µg/mg)	Stade Pigmentaire	N individus	Test de Dixon	Valeur de <i>(r)p</i>	Résultats
10 novembre 1999	0,0149	V _B	25	0,3518	0,406	Conservée
10 novembre 1999	0,0659	V _B	25	0,4097	0,406	Rejetée
9 décembre 1999	0,0612	V _B	25	0,3598	0,406	Conservée
6 décembre 1999	0,0988	V _A	25	0,4692	0,406	Rejetée
2 février 2000	0,0590	V _B	15	0,4490	0,525	Conservée
2 février 2000	0,0730	VI _{A2}	15	0,5942	0,525	Rejetée
8 février 2000	0,0933	V _B	25	0,4201	0,406	Rejetée
8 février 2000	0,0829	V _B	25	0,4278	0,406	Rejetée
	$\% H_2O$					
10 novembre 1999	70,22	V _B	25	0,718	0,406	Rejetée
9 décembre 1999	80,22	V _A	25	0,356	0,406	Conservée
2 février 2000	79,64	V _B	15	0,462	0,525	Conservée
8 février 2000	84,74	V _A	25	0,412	0,406	Rejetée
8 février 2000	82,72	VI _{A1}	25	0,381	0,406	Conservée
8 février 2000	73,48	V _B	25	0,356	0,406	Conservée

Tableau IV. Application du Test de Dixon sur les valeurs extrêmes.

induites par le jeûne et la transition entre le milieu océanique et continental. Ainsi l'indice ADN/poids sec et le pourcentage d'eau sont utilisés en complément des paramètres biométriques. Les résultats de nos travaux montrent que ces paramètres ne permettent pas de différencier dans le temps et dans l'espace les groupes de civelles en migration, la variabilité au sein des groupes est importante (voir *tableau II*). Les civelles jeûnent pendant la traversée du plateau continental, dont la durée est estimée entre 30 et 80 jours [21], et la reprise de l'alimentation se fait en eau douce (stades $VI_{A3} \ge VI_{A4}$) [2, 22]. Tous les individus analysés sont à un stade plus précoce et sont supposés jeûner depuis 1 à 3 mois.

4.1. Fluctuations d'origine océanique

L'hypothèse d'une diminution de la longueur et du poids résultant de conditions de migrations océaniques plus ou moins favorables en fonction de la saison [23] n'est pas validée par nos résultats. La productivité de l'écosystème océanique est plus faible en fin de saison d'après les rythmes de croissance mesurés sur les otolithes [24]. L'origine géographique et/ou la date d'éclosion des larves dans la mer des Sargasses produiraient des civelles aux caractéristiques biométriques différentes qui arriveraient sur les côtes européennes de façon échelonnée dans le temps. De nouveaux individus arriveraient tous les mois en estuaire dans le même état physiologique que le groupe précédant mais avec une longueur et un poids différents. Les individus qui arrivent dans le sud du golfe de Gascogne à un stade peu pigmenté présentent les mêmes caractéristiques. Des travaux préliminaires montrent également, à partir d'études biométriques et physiologiques, une homogénéité des civelles capturées en Loire et en Adour [25]. En revanche, elles s'avèrent très différentes d'un lot capturé en Méditerranée. Ces résultats étayent les hypothèses basées sur des données courantologiques [26] et génétiques [27]. Ces études portent sur l'existence de 3

Tableau V. Résultat de l'Analyse de rang réalisée sur le rapport ADN/Psec et % d'eau sur les civelles au stade V_B et tous stades pigmentaires confondus. Au risque $\alpha = 0.05$.

	ADN /Poie	ds Sec	% H ₂	0	H _o
V _B	Wilcoxon	Proba	Wilcoxon	Proba	
Décembre - mer- estuaire	2,9586	0,0031	1,9977	0,0457	Rejetée
Février - mer-estuaire	0,7408	0,4588	0,1443	0,8852	Acceptée
Février - marée	-0,3273	0,7434	0,1575	0,8748	Acceptée
	Kruskal - Wallis		Kruskal - Wallis		·
Saison	4,6375	0,3265	3,2119	0,2007	Acceptée
$V_A - V_B - VI_A$	ADN /Poie	ds Sec	% H ₂	0	H _o
	Wilcoxon	Proba	Wilcoxon	Proba	
Décembre - mer- estuaire	-2.4701	0,0135	2,5303	0,0114	Rejetée
Février - mer-estuaire	0,2426	0,8083	-0,3687	0,7124	Acceptée
Février - marée	-0,8947	0,371	1,0256	0,3051	Acceptée
	Kruskal - Wallis		Kruskal - Wallis		·
Saison	10,5958	0,0315	20,3481	0,0004	Rejetée

sous-populations d'anguille européenne, provenant de 3 zones géographiques distinctes au niveau de la mer des Sargasses et qui alimentent les 3 secteurs de l'Atlantique Est, les côtes du golfe de Gascogne étant alimentées principalement par le courant Nord Atlantique. Ainsi les résultats confortent l'hypothèse selon laquelle les civelles analysées dans le cadre de ce travail seraient originaires de la même zone de ponte [27] et emprunteraient la même voie de migration [4].

4.2. Cycle saisonnier de la migration

En estuaire, une augmentation du rapport ADN/poids sec traduisant un affaiblissement des individus migrant en fin de saison était envisageable. Les travaux japonais montrent une augmentation saisonnière de la quantité individuelle d'ADN [13]. Cette augmentation semble être mise en relation avec celle de la température de l'eau qui nécessiterait une mobilisation plus importante des réserves énergétiques. Cependant ces travaux portent seulement sur une dizaine d'individus par mois et présentent également une forte variabilité individuelle [13]. Les variations du rapport ADN/poids sec et des teneurs en eau dans le cas du sud du golfe de Gascogne montrent une stabilité au cours de la saison avec des fluctuations mensuelles liées à la pigmentation des individus en fin de saison. De plus, dans la zone d'étude aucune augmentation de la température des eaux marines et seulement un faible accroissement de la température des eaux estuariennes sont mesurés en fin de saison ce qui pourrait expliquer en partie la stabilité observée.

4.3. Variations liées à la traversée de l'estuaire

La transition entre les deux milieux aux caractéristiques de salinité et température différentes nécessite une adaptation métabolique mobilisant de l'énergie [28]. Des variations de l'indice d'amaigrissement et du pourcentage d'eau devraient apparaître dans les résultats. Les variations observées de l'indice ADN/poids sec et de la teneur en eau entre les civelles capturées en mer et en estuaire ne sont pas significativement différentes, sauf en décembre où cette différence est significative. Les civelles de mer, capturées en eau salée et provenant de la plage de Moliets, sont prises juste en face d'un courant où elles pénètrent en abondance pendant la saison de migration. Il est possible que les individus échantillonnés aient pénétré en eau douce avant de repartir en mer. Les travaux antérieurs à partir de la lecture des otolithes n'excluent pas un retour en mer après un passage en estuaire [29]. Cette hypothèse est envisageable car on retrouve de nombreux stades estuariens V_B dans les échantillonnages marins, surtout en février. Un échantillonnage plus éloigné d'une embouchure pourrait être plus pertinent. De plus, les travaux sur l'hydrodynamisme dans l'estuaire, à partir de la simulation de trajectoires de civelles sur l'Adour, montrent qu'elles peuvent remonter à 22 km en amont (Urt) en une journée, à partir du moment où elles ont franchi le front de salinité [30]. Les civelles utilisent les courants favorables

pour pénétrer en estuaire et poursuivre leur migration, minimisant ainsi les dépenses énergétiques [31]. Si on considère qu'elles mettent 2 à 3 jours pour changer de milieu [28, 32] cela signifie qu'il s'écoule 3 à 4 jours entre la capture en mer et en estuaire. L'activité métabolique des civelles pendant la transition de milieu est peu connue et les pertes énergétiques qu'elles subissent à travers le processus d'osmorégulation n'ont jamais été étudiées. Les fortes capacités d'osmorégulation des civelles, souvent citées dans la bibliographie [33, 34] à travers d'expérimentations en laboratoire, pourraient expliquer des pertes lipidiques négligeables en quelques jours seulement alors qu'elles sont capables de résister au jeûne plusieurs mois. De plus, la faible activité métabolique signalée sur Anguilla japonica [13] conforte les résultats obtenus. Des travaux complémentaires sur le processus d'adaptation des civelles à l'eau douce permettraient de quantifier les dépenses énergétiques en fonction de l'avancée des individus dans l'estuaire et de la diminution de la salinité. De plus, ces travaux permettraient d'évaluer l'impact d'évènements hydroclimatiques, tels que des crues, sur le recrutement de civelles en quantité et en qualité dans l'estuaire.

5. Conclusion et Perspectives

L'homogénéité du rapport ADN/poids sec et de la teneur en eau des individus prélevés au cours de la saison de migration 1999/2000 soulève quelques réflexions concernant la méthodologie employée. Celle-ci peut-être non appropriée pour des larves de poissons sauvages, à forte variabilité individuelle, jeûnant sur une longue période et en fin de phase de métamorphose. Ces résultats pourraient être validés par une étude en condition expérimentale afin de définir un rythme d'augmentation de ces paramètres au cours du jeûne.

L'homogénéité saisonnière des flux de civelles arrivant en estuaire suggère que la diminution en taille et en poids observée soit le reflet de la présence de plusieurs aires de pontes au niveau de la mer des Sargasses, ou bien de pontes échelonnées dans le temps. L'échantillonnage tel qu'il est réalisé montre que la transition entre le milieu marin et continental n'est pas un événement mobilisateur de beaucoup d'énergie, ce qui confirme les fortes capacités osmotiques de la civelle. Ce travail doit également être validé et complété par une étude otolithométrique pour une meilleure connaissance des voies de migration des civelles afin de définir les conditions environnementales trouvées par les individus lors de la traversée océanique.

Remerciements. Les auteurs tiennent à remercier l'ensemble des personnes ayant participé à l'échantillonnage biologique. Le personnel du Laboratoire d'ichtyoécologie de l'équipe Ephe-CNRS (université de Perpignan) pour le traitement des échantillons. Les remerciements s'adressent également au Laboratoire de chimie-physique de l'université de Perpignan pour la mise à disposition du spectrofluorimètre.

Références

[1] Lee T.W., Lee K.S., Daily growth increments and lunar pattern in otolith of the eel, *Anguilla japonica*, in the freshwater, Bull. Korean Fish. Soc. 22 (1989) 36–40.

[2] Lecomte-Finiger R., Etude morphométrique et énergétique de la civelle de méditerranée au cours de la pigmentation, Vie et Milieu 33 (1983) 87–92.

[3] Boëtius I., Boëtius J., Ascending elvers, *Anguilla anguilla*, from five european localities. Analyses of pigmentation stages, condition, chemical composition and energy reserves, Dana 7 (1989) 1–12.

[4] 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. 51 (1997) 317–339.

[5] de Casamajor M.N., Prouzet P., Lazure P., Identification des flux de civelle (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques dans l'estuaire de l'Adour, Aquat. Living. Resour. 13 (2000) 411–420.

[6] Charlon N., Blanc J.M., Etude des civelles d'Anguilla anguilla L. dans la région du bassin de l'Adour. 1-Caractéristiques biométriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation, Arch. Hydrobiol. 93 (1982) 238–255.

[7] Bergeron J.P., Nucleic acids in ichthyoplankton ecology : a review, with emphasis on recent advances for new perspectives, J. Fish Biol. 51 (1997) 284–302.

[8] Fontaine M., Les mécanismes physiologiques des migrations des poissons, Océanis 2 (1976) 343–363.

[9] Ferron A., Leggett W.C., An appraisal of condition measures for marine fish larvae, Adv. Mar. Biol. 30 (1994) 217–303.

[10] Bergeron J.P., Boulhic M., Galois R., Effet de la privation de la nourriture sur la teneur en ADN de la larve de sole (*Solea solea* L.), J. Mar. Sci. 48 (1991) 127–134.

[11] Richard P., Bergeron J.P., Boulhic M., Galois R., Person-Le Ruyet J., Effect of starvation on rna, dna and protein content of laboratory reared larvae and juveniles *of Solea solea*, Mar. Ecol. Prog. Ser. 72 (1991) 69–77.

[12] Bergeron J.P., Person-Le Ruyet J., Teneur en ADN de la larve de *Dicentrarchus labrax* : évolution ontogénétique et effet de la privation de nourriture, Aquat. Living Resour. 10 (1997) 247–250.

[13] Kawakami Y., Mochioka N., Kimura R., Nakazono A., Seasonal changes of the rna/dna ratio, size and lipid contents and immigration adaptability of japonese glass-eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan, J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 238 (1999) 1–19.

[14] 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 32 (1982) 149–157.

[15] Le Pecq J.B., Paoletti C., A new fluorometric method for RNA and DNA determination, Anal. Biochem. 17 (1966) 100–107.

[16] Karsten U., Wollenberger A., Determination of DNA and RNA in homogenised cells and tissues by surface fluorometry, Anal. Biochem. 46 (1972) 135–148.

[17] Karsten U., Wollenberger A., Improvements in the ethidium bromide method for direct fluorimetric estimation of DNA and RNA in cell and tissue homogenates, Anal. Biochem. 77 (1977) 464–470.

[18] Anonyme, Statistique appliquée à l'exploitation des mesures, tome 1, Ed. Masson, C.E.A., 1978.

[19] Kruskal W.H., Wallis W.A., Use of ranks in one criterion variance analysis, J. Am. Statis. Ass. 47 (1952) 583-621.

[20] Wilcoxon F., Individual comparisons by ranking methods, Biometrics 1 (1945) 80–83.

[21] Lecomte-Finiger R., Growth history and age at recruitment of European eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure, Mar. Biol. 114 (1992) 205–210.

[22] Dutil J.D., Michaud M., Giroux A., Seasonal and diel patterns of stream invasion by American eels (*Anguilla rostrata*) in the northern Gulf of St Lawrence, Can. J. Zool. 67 (1987) 182–188.

[23] Haro A.J., Krueger W.H., Pigmentation, size and migration of elvers (*Anguilla rostrata* (Lesueur)) in a coastal Rhode Island stream, Can. J. Zool. 66 (1987) 2528–2533.

[24] Desaunay Y., Guérault D., Grellier P., Valisation of daily increments in the otoliths of *Anguilla anguilla* (L.) larvae by vital marking experiment in oceanic area. Poster, Ifremer, Nantes, 1998.

[25] Lacourrege M., Etude comparée de civelles (*Anguilla anguilla*) en provenance de l'Atlantique (Loire, Adour) et de Méditerranée (Salses-Leucate) : pigmentation, taille, masse, âge, indice de condition et rapport ADN/Poids sec, Mémoire Maîtrise, Uppa–Ephe, Perpignan, 2000.

[26] Ottens J.J., April and august northeast Atlantic surface water masses reflected in planktic foraminifera, Netherlands J. Sea Res. 28 (1992) 261–283.

[27] Daemen E., Volckaert F.A.M., Cross T., Ollevier F., New evidence of genetic structure in european eel. EIFAC/ICES, Working group on eel, Silkeborg, Denmark, 20-24/09/1999.

[28] Ciccotti E., Ricci T., Scardi M., Fresi E., Cataudella S., Interseasonal characterization of glass eel migration in the River Tiber: space and time dynamics, J. Fish Biol. 47 (1995) 248–255.

[29] 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. Pêche Piscic. 335 (1994) 17–31.

[30] Prouzet P., Sanchez F., Lazure P., Modèle hydrodynamique à une dimension de l'estuaire de l'Adour : mise au point et calibration, application à la modélisation de la migration de la civelle dans l'estuaire, Rapport interne Ifremer, St-Pée-sur-Nivelle, 2000.

[31] Barbin G.P., Krueger W.H., Behaviour and swimming performance of elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*, in an experimental flume, J. Fish Biol. 45 (1994) 111–121.

[32] McGovern P., McCarthy T.K., Elvers migration in the River Corrib system, western Ireland, Irish Fish. Invest. Series A (Freshwater) 36 (1992) 25–32.

[33] Tosi L., Sala L., Sola C., Spampanato A., Tongiorgi P., Experimental analysis of the thermal and salinity preferences of glass-eels, *Anguilla anguilla* (L.) before and during the upstream migration, J. Fish Biol. 33 (1988) 721–733.

[34] Ciccotti E., Macchi E., Rossi A., Cataldi E., Cataudella S., Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimatation to freshwater and seawater : morphological changes of the digestive tract, J. Appl. Ichtyol. 9 (1993) 74–81.

C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences 324 (2001) 1011-1019 © 2001 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés S0764446901013786/FLA

Biologie des populations / Populations biology

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

Marie-Noëlle de Casamajor^{a,b}, Raymonde Lecomte-Finiger^b, Patrick Prouzet^a*

^a Laboratoire halieutique d'Aquitaine, Ifremer, Technopole Izarbel Côte Basque, Maison du parc, 64210 Bidart, France

^b Laboratoire d'ichtyoécologie, Ephe–CNRS ESA8046, université de Perpignan, 66860 Perpignan cedex, France

Reçu le 10 janvier 2001 ; accepté le 2 juillet 2001

Présenté par Jean Rosa

Abstract - Larval history of glass eels, Anguilla anguilla, (Linné, 1758) in migration in coastal and estuarine areas (Adour, Bay of Biscay) as revealed by otolith structure. The embryonic past of glass eels was studied from the interpretation of microstructures registered on otoliths. The aim of this work is to put in evidence possible seasonal modifications of the growth of otoliths so that differences between otoliths of glass eels caught off marine and estuarine environment. So during the season 1999–2000, from November till March, otolith sampling was realised in the southwestern part of France, in an estuarine and coastal zone. We observed a spatial and temporal evolution of proportions of the three various types of otoliths taken into account. Glass eels sampled at sea sometimes have a mark on their otoliths indicating the transition in the estuary, especially at the end of the fishing season. Measures of growth marks of otoliths showed that there were no seasonal differences during phases of the transoceanic migration and the crossing of the continental shelf. The radius of otoliths of glass eels sampled at sea was significantly smaller than those sampled in estuary. These results translated homogeneous environmental modifications met by the various larvae groups during the oceanic crossing and during the principal migration season as well as a turn over of these groups during the transition between marine and continental environment. © 2001 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

otolith / glass eels / golf of Biscay / larval past / migration

Résumé – Le passé larvaire des civelles est étudié à partir de l'interprétation des microstructures inscrites sur les otolithes. L'objectif de ce travail est de mettre en évidence d'éventuelles modifications saisonnières de la croissance des otolithes ainsi que des différences entre les otolithes des individus capturés en milieux marins et estuariens. Ainsi, au cours de la saison 1999–2000, de novembre à mars, un échantillonnage d'otolithes est réalisé dans le Sud-Ouest de la France, en zones côtières et estuariennes. On observe une évolution spatiale et temporelle des proportions des trois différents types d'otolithes pris en compte. Les civelles capturées en mer présentent parfois sur leurs otolithes une marque de transition en estuaire, surtout en fin de saison de

*Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : decasa@st-pee.inra.fr (M.N. de Casamajor).

pêche. Les mesures des marques de croissance des otolithes montrent qu'il n'existe pas de différences saisonnières au cours des phases de migration transocéanique et de la traversée du plateau continental. Le rayon des otolithes de civelles capturées en mer est significativement plus petit que celui des civelles capturées en estuaire. Ces résultats traduisent des conditions environnementales homogènes rencontrées par les différents flux de larves pendant la traversée océanique au cours de la saison ainsi qu'un brassage de ces flux lors de la transition entre le milieu marin et le milieu continental. © 2001 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

otolithe / civelle / golfe de Gascogne / passé larvaire / migration

. Abridged version

During the season of migration 1999–2000, from November to March, a sampling of glass eels was carried out in the Adour estuary and in the coastal zone of the Bay of Biscay. Each glass eel was characterised by its weight, its length, its pigmentation stage, its losses in water and an index of condition DNA/dry weight. Together with these informations, otoliths were taken off. We present the results concerning the interpretation of the otolith microstructures, technique widely used to study the larval past of fish larvae. Informations on glass-eel larval past during the transoceanic and estuary crossing, according to the reading of the microstructures of otoliths, will allow to specify and to confirm assumptions based on the state of slimming observed on these same glass eels.

Each otolith was embedded in resin, then grounded and etched to highlight microstructures registered in the otolith. Images were made on a scanning electron microscope with magnifications of 600 after gold metallisation. Otoliths were classified in three categories according to the presence or absence of transition mark in estuary registered and the presence of a growth zone on the edge of otolith. Proportions of these various types were opposed between the beginning and the end of the season and were significantly different among the individuals sampled at sea and in estuary. Proportions of otolith types followed the same tendencies as the development of the pigmentation. These results translated an increase in time of residence in the littoral zone and estuarine area at the end of the principal migration season. The assumption of the turn over of glass eel groups during the transition between

1. Introduction

L'étude du passé larvaire des poissons à partir des microstructures des otolithes s'est largement développée depuis les travaux de Pannella [1]. Les *Sagittae*, les plus gros des trois otolithes, sont les plus couramment étudiés, notamment chez les anguilles [2–4]. L'utilisation du

marine and continental environment at the end of the season suggested by the study of glass eel slimming was confirmed from the classification of the otoliths according to their type. Moreover, this otolith classification was more precise and more reliable than the state of pigmentation which was dependent on water temperature fluctuations. Knowledge on the precise conditions of deposit of the transition zone on otolith would make it possible to specify the larval past of the individuals.

Measurements of the various zones of growth registered on the otoliths show that there were seasonal differences on the level of the otolith growth. However variations observed were not statistically different. Globally, the average radius of the otoliths increased during the season. Parallely, otolith proportions of the most developed type increased. The continuation of growth after the zone of transition in estuary was more frequently observed at the end of the season whereas the growth on the edge of the otolith in the zone of transition was constant around 5 μ m.

If the glass eels which arrived in the south of the Bay of Biscay borrow the same migration path, they should be subjected to different environmental conditions according to the migration season. But the width of growth zones on otolith during oceanic crossing were constant during the fishing season, in accordance with the results obtained from the index of condition. However, their energy expenditure based on the DNA/dry weight ratio was constant over the season. This translated conditions of overall similar migration. So, microchemical analyses of otoliths would allow to specify the physicochemical parameters met by glass eels during their larval past.

microscope électronique à balayage permet une lecture beaucoup plus fine aboutissant à la définition d'un schéma de développement larvaire similaire quelle que soit l'espèce du genre *Anguilla* [2, 5, 6]. Seule la croissance larvaire varie entre les espèces en fonction des conditions de migration, mais surtout en raison de la distance entre l'aire de ponte et la zone de grossissement subadulte. D'autre part les travaux antérieurs montrent qu'il n'y a aucune relation entre la croissance de la civelle et celle de ses otolithes [3].

L'espèce européenne, *Anguilla anguilla* (Linné, 1758) est celle dont la migration est la plus longue (6 000 km). Les scientifiques ne s'accordent pas encore sur la durée de la migration larvaire. Des travaux tout récents [2] confortent l'évaluation de Lecomte-Finiger et Yahyaoui [7] qui estiment, à partir du dénombrement des accroissements journaliers inscrits dans les otolithes, la durée de 7 à 9 mois. Tesch [8] se base sur les classes de taille des larves leptocéphales et propose un temps de 2 à 3 ans avant l'arrivée des civelles sur les côtes européennes.

Les seuls travaux sur les otolithes de civelles de l'Adour datent de 1992 [9], où ils sont comparés aux otolithes de civelles provenant d'autres estuaires. Ils sont plus développés et présentent une zone de transition et de croissance en estuaire plus large que les otolithes des estuaires plus septentrionaux. La migration des civelles dans l'estuaire de l'Adour a été largement étudiée au cours des dernières années. Différentes approches visent à estimer l'importance des flux de civelles en migration pour déterminer le taux d'exploitation de la civelle par la pêcherie professionnelle dans un soucis de gestion de la ressource [10]. On entend par « flux de civelles » les groupes d'individus arrivant en estuaire avec les mêmes caractères biologiques : longueur, masse et stade pigmentaire. L'étude du comportement dans l'estuaire [11, 12] permet une meilleure compréhension des modalités de passage des individus et est pris en compte dans le cadre de la modélisation de l'intensité des flux migratoires [13]. Ces études portent également sur les caractères morphométriques des civelles [14, 15]. Un mélange des flux en fin de saison, induit par les conditions environnementales, est observé dans l'estuaire [15]. L'objectif de ce travail est de compléter les travaux réalisés sur l'état d'amaigrissement des civelles [16] car les otolithes étudiés appartiennent aux mêmes individus et peuvent fournir des éléments expliquant les variations de leur état physiologique. Ces travaux montrent qu'il n'y a pas d'amaigrissement des civelles au cours de la saison bien qu'une diminution de la longueur et de la masse des individus soit observée. Les mesures des zones de croissance de l'otolithe au cours des différentes phases de la traversée océanique donneront des indices sur des modifications saisonnières des conditions de migration. L'hypothèse du mélange des flux en février avec un éventuel retour en mer des civelles [16] pourra être également précisé à partir de l'interprétation des microstructures inscrites sur les otolithes. En effet les otolithes, outre leur utilisation pour estimer l'âge individuel des poissons, permettent d'appréhender le passé larvaire des poissons et donnent des informations sur le milieu environnant [17].

2. Matériels et Méthodes

2.1. Cadre géographique

Les civelles dites « d'estuaire » proviennent de l'Adour, dans le Sud-Ouest de la France, et sont capturées à 22 km



Figure 1. Localisation des sites de captures des civelles analysées.

de la limite transversale de la mer (secteur d'Urt, *figure 1*). Ce secteur se situe dans la zone de propagation de la marée dynamique, mais les eaux salées n'y pénètrent pas ou peu pendant la période d'étude. Les civelles qui y migrent sont déjà acclimatées à l'eau douce. Elles proviennent soit des campagnes expérimentales menées par le Laboratoire halieutique d'Aquitaine de l'Ifremer (prises aux tamis poussés en surface et en profondeur [11]) soit de la pêcherie professionnelle, qui les captures uniquement en surface à l'aide de tamis poussés par le bateau (*tableau l*). Les civelles dites « de mer », proviennent de la plage de Moliets (*figure 1*) et sont capturées par les pêcheurs professionnels à partir d'une technique de pêche dite « à la vague ».

2.2. Echantillonnages biologiques

La principale saison de migration se déroule entre novembre et mars. Pour caractériser les flux, les échantillonnages se répartissent au rythme d'un par mois, au moment de la nouvelle lune. Cela correspond à 5 échantillons de 25 civelles chacun. La caractérisation des otolithes avant la traversée de l'estuaire est établie à partir de la comparaison avec deux prélèvements de 25 civelles chacun capturés en mer. Au terme de cette campagne, 175 otolithes ont été analysés et se répartissent sur l'ensemble de la saison de migration.

2.3. Méthode de lecture des otolithes

Après la capture, chaque civelle est pesée (en g) et mesurée (en mm). Le stade pigmentaire est répertorié suivant l'échelle d'Elie et al., [18]. Le stade V_A est le moins pigmenté, le stade VI_A regroupe les individus les plus pigmentés. Le stade V_B est un stade intermédiaire le plus fréquemment observé en estuaire. Les *Sagittae* sont ensuite

M.N. de Casamajor et al. / C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences 324 (2001) 1011-1019

Date	Zone géographique	Origine	Nombre d'individus	Code	
1999/2000	(cf.fig.1)				
10 novembre 1999	Adour – Urt aval	Pêche tamis poussé	25 (18)	А	
6 décembre 1999	Mer – Moliets	Pêche à la vague	25 (24)	(B)	
9 décembre 1999	Adour – Urt aval	Pêche expérimentale	25 (25)	В	
9 janvier 2000	Adour – Urt aval	Pêche expérimentale	25 (21)	С	
1 février 2000	Mer – Moliets	Pêche à la vague	25 (22)	(D)	
8 février 2000	Adour – Urt aval	Pêche expérimentale	25 (23)	D	
7 mars 2000	Adour – Urt aval	Pêche expérimentale	25 (20)	E	

Tableau I. Bilan des échantillonnages réalisés au cours de la saison de migration 1999/2000. () nombre d'otolithes interprétés.

prélevées. Chaque otolithe est inclus dans une résine synthétique (type dentaire) poncé avec un papier abrasif fin (grain 1 000). La zone poncée est polie, puis décalcifiée à l'EDTA (solution à 5 %) pour mettre en évidence les différentes structures inscrites dans l'otolithe. Des électronographies sont réalisées au microscope électronique à balayage (MEB–Hitachi S520) après métallisation à l'or (couche de 20 nm). Le grossissement le plus fréquemment utilisé est de 600 fois car il permet de mesurer les différentes phases de croissance depuis le nucleus jusqu'au bord externe de l'otolithe. Sur les 175 otolithes de civelles traités au cours de la saison de migration 1999–2000, 153 ont été interprétés (22 ne sont pas pris en compte pour des raisons techniques : précision de ponçage et lisibilité au microscope) (*tableau 1*).

L'interprétation de ces photographies permet une classification des otolithes et les mesures des différentes zones suivant la description définie par Lecomte-Finiger et Yahyaoui [7]. Cette interprétation à partir des structures observées sur l'otolithe, correspond au schéma de développement larvaire admis par la majorité des scientifiques travaillant sur le genre *Anguilla* [2–4]. Dans la partie centrale de l'otolithe (*figure 2*), est observé le nucleus qui matérialise l'éclosion et le début de la vie larvaire des anguilles. Depuis la mer des Sargasses, jusqu'aux abords du plateau continental l'otolithe poursuit sa croissance et une nouvelle marque s'inscrit, matérialisant la métamorphose de leptocéphale en civelle. La zone de croissance qui suit correspond à la phase de croissance pendant la traversée du plateau continental. L'arrivée en estuaire s'inscrit en bordure d'otolithe sous la forme d'une double marque. Cette double marque, appelée « zone de transition » est suivie d'une reprise de croissance de l'otolithe chez les civelles ayant séjourné en estuaire.

Les otolithes sont classés suivant trois types (*figure 2*). Le type 1 correspond à l'absence de zone de transition entre « milieu marin et estuarien » à la périphérie de l'otolithe ; le type 2, à la présence d'une zone de transition en bordure d'otolithe ; le type 3 présente un développement de l'otolithe au-delà de la transition en eau estuarienne. Les



Figure 2. Classification des otolithes en fonction des microstructures (photo MEB – X600). O Zone de croissance en bordure d'otolithe permettant de différencier les types. Type 1 : pas de double marque en bordure d'otolithe – Type 2 : apparition de la double marque – Type 3 : croissance de l'otolithe après l'inscription de la double marque.



Figure 3. Paramètres mesurés dans les différentes zones de croissance inscrites sur les otolithes. R_m : distance entre le nucleus et la zone de métamorphose leptocéphale-civelle – R_t : distance entre le nucleus et la double marque – R: rayon total de l'otolithe – é: épaisseur de la zone de transition en estuaire – R_p : distance entre la métamorphose leptocéphale–civelle et la double marque.

mesures (en μ m) des principales zones de croissance inscrites sur l'otolithe sont les suivantes (*figure 3*). La distance (R_m) entre le nucleus et la zone de métamorphose de leptocéphale en civelle correspond à la croissance de l'otolithe pendant la traversée de l'océan Atlantique. La distance (R_t) depuis le nucleus jusqu'à la double marque est supposée matérialiser la zone de transition en estuaire. Le rayon total de l'otolithe (R) représente sa croissance globale depuis l'éclosion jusqu'au bord. Cette mesure inclut l'épaisseur (\acute{e}) de la zone de transition pour caractériser la traversée de l'estuaire. À partir de ces mesures, on calcule la distance (R_p) correspondant à la traversée du plateau continental durant la phase civelle.

2.4. Traitement statistique des données

Afin de déterminer si les types d'otolithes représentés et les différentes zones de croissance mesurées diffèrent soit au cours de la saison soit entre la zone côtière et estuarienne, des tests statistiques ont été mis en œuvre. Ces méthodes permettront de déterminer d'éventuelles différences dans le passé larvaire des civelles. L'hypothèse nulle d'égalité des échantillons est testée, les décisions statistiques sont prises avec un risque d'erreur α égal à 5 %.

Les variations des proportions des différents types d'otolithes au cours de la saison sont testées par un test du χ^2 de conformité. Pour éliminer au mieux la variabilité individuelle intragroupe, des mesures des microstructures d'otolithes liées au métabolisme de chaque civelle, et mettre en évidence la variabilité liée au phénomène étudié, on utilise un estimateur rapport. Ainsi, la distance $R_{\rm m}$ est remplacée par $R_{\rm m}/R$ et la distance $R_{\rm p}$ par $R_{\rm p}/R$. L'utilisation de ces estimateurs a pour effet de diminuer la variance à l'intérieur de chaque échantillon. La variabilité des mesures d'otolithes, au cours de la saison de migration (5 échantillons en provenance d'estuaire) entre les trois types d'otolithes, est étudiée avec le test du rang médian à deux niveaux de classification [19]. Il s'agit de tester l'effet des mesures des otolithes en fonction des types d'otolithe en se basant sur les valeurs des médianes.

Pour la comparaison des otolithes de civelles de mer et d'estuaire en décembre et en février, l'application du test *t* de Student est possible grâce à l'homogénéisation des variances de l'échantillon par l'utilisation de l'estimateur rapport. Ce test présente l'avantage d'être plus robuste qu'un test de comparaison non paramétrique. La condition d'indépendance des échantillons et de normalité de la distribution pour l'application de ce test est vérifiée.

3. Résultats

Les trois catégories d'otolithes définies représentent dans l'échantillonnage les effectifs suivants : type 1, 35,3 % ; type 2, 39,2 % ; type 3, 25,5 %. En moyenne, le rayon total est de 192,4 μ m (± 16 μ m). Les distances mesurées du nucleus aux différentes structures remarquables sont en moyenne de 186,7 μ m (± 15,2 μ m) pour R_t , la distance depuis le nucleus jusqu'à la métamorphose du leptocéphale en civelle est en moyenne de 114,5 μ m (± 10,9 μ m). L'épaisseur de la zone de transition (*é*) est constante autour de 5 μ m. Au sein de ces tendances générales, des variations saisonnières et spatiales sont observées.

3.1. Modifications saisonnières a partir des civelles capturées en estuaire

3.1.1. Variations saisonnières de la structure des otolithes

Echantillonnages estuariens : la proportion des types d'otolithes de civelles change fortement au cours de la saison (*figure 4*). Le test du χ^2 est fortement significatif $(\chi^2 = 228 \text{ pour } d_f = 12 \text{ avec une probabilité} \approx 0)$. Au cours des cinq mois de migration le pourcentage d'otolithes de type 1 diminue progressivement (de 64,7% en novembre à 10 % en mars). Celui des otolithes de type 2, augmente en début de saison, puis diminue (maximum en janvier : 68,2 %). Enfin, pour les otolithes de type 3, la proportion augmente régulièrement pour atteindre le maximum en fin de saison (75 %). Echantillonnages prélevés en mer : une forte majorité d'individus présente des otolithes de type 1 en décembre (75 %) ; ceux de type 3 sont absents. En février, les 3 types d'otolithes sont bien représentés (figure 4). Les différences entre la mer et l'estuaire sont hautement significatives : en décembre ($\chi^2 = 45,26$ pour $d_{\rm f}$ = 4 avec une probabilité \approx 0) comme en février $(\chi^2 = 24,01 \text{ pour } d_f = 4 \text{ avec une probabilité} \approx 0,0001)$. La composition par type d'otolithe suit des tendances identi



ques à l'évolution pigmentaire des civelles (*tableau II*). Les otolithes de type 1 appartiennent le plus souvent à des civelles au stade V_A , les otolithes de type 3 à des civelles au stade V_{IA} et plus (*tableau II*). Pour le stade V_B , la tendance est moins marquée. Les trois types d'otolithes sont trouvés, les otolithes de type 2 étant toujours en forte proportion. Des modifications de la structure des otolithes sont constatées au cours de la saison. Pour les échantillons réalisés en zone côtière, les otolithes sont plus fréquemment de type 1 et les civelles au stade V_A en décembre. En février, les otolithes sont plus développés et les stades de pigmentation plus avancés (*tableau II*).

3.1.2. Variations saisonnières des mesures des otolithes

Une évolution globale de la taille des otolithes au cours de la saison est observée. Les grands sont plus fréquents en fin de saison et les petits et moyens mieux représentés en début de saison (*tableau III*). En moyenne, le rayon total des otolithes de civelles augmente d'un type à l'autre et d'un mois à l'autre. De plus, une forte hétérogénéité des variances est notée (*tableau III*). Celles-ci s'accroissent au cours de la saison. Entre novembre et janvier, les rayons totaux des otolithes de civelles échantillonnées sont constants puis s'accroissent rapidement en février et en mars (*tableau IV*). La croissance de l'otolithe semble plus importante pendant la phase leptocéphale jusqu'à la métamorphose en civelle, que pendant la phase correspondant à la traversée du plateau continental. Mais les tests montrent que cette tendance n'est pas significative (*tableau V*). Les **Figure 4**. Evolution de la répartition des types d'otolithes (en %) au cours de la saison de migration en mer (gris) et en estuaire (noir).

mesures des différentes structures inscrites sur l'otolithe au cours de la saison ne sont pas statistiquement différentes en fonction du type d'otolithe. Ces résultats traduisent une croissance de l'otolithe identique au cours de la traversée océanique quelle que soit la date d'arrivée en estuaire (*tableau V*).

3.2. Comparaison entre les otolithes de civelles de mer et d'estuaire

Le rayon total (*R*) des otolithes de civelles capturées en estuaire est supérieur à celui de celles capturées en zone côtière aussi bien en décembre qu'en février (*tableau VI*). La croissance de l'otolithe pendant les phases leptocéphale et civelle est identique entre les échantillonnages en mer et en estuaire.

On constate une différence significative entre les rayons totaux (*R*) des otolithes prélevés sur les civelles capturées en zone côtière et celles capturées en estuaire pour les deux mois étudiés (*tableau VI*). Cela traduit un développement de l'otolithe pendant la traversée de l'estuaire. En outre, le rapport (R_p /R) est significativement différent en février entre les deux lots de civelles, ce qui n'est pas le cas en décembre.

4. Discussion

Les mesures des otolithes réalisées dans ce travail correspondent à celles citées pour *Anguilla anguilla* par

Tableau II. Répartition des otolithes en fonction de leur type et du stade pigmentaire des individus au cours de la saison et en fonction de la localisation de l'échantillonnage.

								Estuaire	è									N	1er		
	No	ovemb	re	D	écemb	ore		Janvier			Févrie	r		Mars		D	écemk	ore		Févrie	r
Туре ∨₄	1	2	3	1 8	2	3	1 1	2 1	3	1	2	3	1 1	2	3	1 7	2	3	1 3	2	3
V _B VI _{A+}	9	5	2	2	11 1	3	3 0	13 1	1 1	2	5 3	6 7	2	5	6 6	10	6		4	9	3 3

Tableau III. Moyenne (écarts standards) du rayon total des otolithes de civelles d'estuaire en fonction du type d'otolithe et du mois.

	Nover	mbre	Décer	nbre	Janv	ier	Févr	ier	Ma	ars
R	μ	п	μ	п	μ	п	μ	п	μ	п
Type 1	191,2		190,7		180,3		185,1		200,8	
	(13,5)	10	(14,5)	10	(19,7)	4	(15,3)	5	(21,6)	2
Type 2	194,7		194,4		192,6		196,9		201,9	
/	(10,7)	5	(15,8)	12	(17,8)	14	(17,3)	4	(19,5)	5
Type 3	182,2		200,7		198,3		203		197,3	
		1	(16,5)	3	(3,9)	2	(16,8)	14	(20,6)	13
Type 123	191,7		193,7		190,7		198		199,8	
<i>,</i> .	(12, 2)	16	(15)	25	(17,7)	20	(17, 4)	23	(19,3)	20

Lecomte-Finiger [4]. Mais Desaunay et al. [9], à partir des mêmes mesures et de civelles provenant de l'Adour en février 1992 trouvent des résultats différents. Il apparaît

Tableau IV. Mesures du rayon total des otolithes (*R*) de la distance du nucléus à la métamorphose (R_m) et de la traversée du plateau (R_p) au stade civelle et leurs écarts standard au cours de la saison de migration principale.

Estuaire	Phase leptocéphale (<i>R</i> _m)	Phase civelle (<i>R</i> _p)	Rayon total (<i>R</i>)
Novembre	113,01 (8,49)	76,61 (9,26)	191,74 (12,23)
Décembre	112,86 (10,03)	77,03 (14,54)	193,68 (15,05)
Janvier	116,94 (10,85)	69,56 (9,31)	190,69 (17,66)
Février	121,04 (10,51)	68,06 (13,66)	198,06 (17,42)
Mars	116,45 (12,01)	72,92 (14,15)	199,83 (19,31)

Tableau V. Test du rang médian en fonction de la date d'échantillonnage et des différents types d'otolithes.

	Type 1	Type 2	Туре 3	χ^2
R	190,3	195,6	202,8	12,43
$R_{\rm m}/R$	0,603	0,607	0,592	12,78
$R_{\rm p}/R$	0,396	0,371	0,348	13,11

 $\chi^2 = 15,5 - \infty = 0,05$

une variabilité entre les deux années, tant au niveau des rayons mesurés, des proportions des différents types que de l'évolution de la pigmentation des individus. Cette différence reflète une variabilité interannuelle des conditions de migration transocéanique à travers le développement des otolithes.

4.1. Passé larvaire et migration transocéanique

Les mesures des distances de croissance inscrites sur les otolithes de civelles (phases leptocéphale et civelle) sont homogènes quelle que soit la date d'arrivée en estuaire. Ces résultats confortent ceux obtenus à partir de l'état d'amaigrissement. En effet, l'indice de condition ADN/poids sec de ces mêmes civelles est stable au cours de la saison [16]. Des travaux japonais [2, 5, 6] montrent une stabilité saisonnière du rayon de l'otolithe, pour un stade donné, au sein d'une même espèce. Par contre, ces mesures diffèrent entre plusieurs espèces d'anguilles tropicales [6]. Guérault et al. [20] suggèrent pour l'anguille européenne que les conditions de migration sont plus ou moins favorables au cours de la saison : modifications du métabolisme pouvant être liées à des facteurs environnementaux externes ou à la durée de la migration en relation avec la courantologie. Ces paramètres expliqueraient des modifications saisonnières des caractéristiques biométriques. Cependant, les résultats obtenus dans ce travail

Tableau VI. Comparaison des mesures réalisées sur les otolithes de civelles (R, R_m , R_p) et leurs écarts standard en zone côtière et estuarienne. Application du test t de Student ($\propto = 0,05$).

		Phase leptocéphale ($R_{\rm m}$)		Phase civelle (R_p)	Rayo	on total (<i>R</i>)
Décembre mer		110,07 (9,95)		72,08 (12,3)	183	3,4 (13,01)
Décembre estuaire		112,86 (10,03)		77,04 (14,59)	193,	68 (15,05)
Février mer		111,76 (10,7)		70,58 (11,47)	185	5,7 (9,19)
Février estuaire		121,04 (10,51)		68,06 (13,66)	198,	06 (17,42)
		Décembre Mer-Estuaire			Février Mer–Estuair	re
	t	Р	décision	t	Р	décision
Rayon total (<i>R</i>)	-2,52	0,015	Rejetée	-2,94	0,005	Rejetée
Leptocéphale ($R_{\rm m}/R$)	1,08	0,285	Acceptée	-0,77	0,45	Acceptée
Civelle $(R_{\rm p}/R)$	-0,28	0,78	Acceptée	2,29	0,03	Rejetée

montrent que la diminution de la longueur et de la masse des civelles au cours de la saison résulterait de pontes provenant de zones géographiques distinctes ou étalées dans le temps au niveau de la mer des Sargasses plutôt qu'à un amaigrissement lié aux conditions océaniques de migration.

4.2. Passage des flux entre la mer et l'estuaire

La double marque en bordure d'otolithe, différenciant le type 1 du type 2, est caractéristique d'un changement de milieu [4, 7, 21, 22]. Les échantillons prélevés en mer présentent des otolithes de type 2 et même quelques exemplaires de type 3 en février. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées expliquant la présence en mer de civelles dont les otolithes présentent une marque de transition.

Une partie des civelles entrant en estuaire pendant le flot pourrait être refoulée en mer lors du jusant. Elles n'auraient pas le temps de migrer suffisamment en amont pour lutter contre les courants contraires ou de s'enfouir dans le sédiment. Cette hypothèse est envisageable sur l'Adour comme le montrent les simulations des trajectoires suivies par les civelles en période de crue [10]. De forts débits conjugués avec de faibles coefficients de marée empêchent les civelles de poursuivre leur migration en estuaire car les courants ne s'inversent pas pendant le flot [15]. De plus, leurs fortes capacités osmotiques leur permettraient de supporter un retour en eau salée [23]. Cependant, un apport massif d'eau continentale n'explique pas la présence de civelles avec des otolithes de type 2 et 3 en mer, car les débits sont faibles (autour de 150 m³·s⁻¹) pendant et avant les échantillonnages 1999-2000.

Les civelles pourraient être refoulées en mer par une forte différence thermique entre les eaux marines et continentales. Cette différence est peu marquée fin novembre (< à 3–4 °C). Par contre, fin janvier, la température de l'eau de mer est de 12 °C, celle des eaux continentales est de 5,5 °C, soit un écart de 6 à 7 °C [16]. Les travaux antérieurs témoignent d'une inhibition des remontées de civelles pour des différences thermiques supérieures à 3–4 °C [24]. Ainsi, les civelles pourraient pénétrer dans le bas estuaire où les eaux sont brassées, mais ne pourraient pas franchir le seuil thermique, ce qui expliquerait la présence de civelles avec des otolithes de type 2 et 3 en mer, en proportion importante en février.

En début de saison, les otolithes de civelles ne présentent pas tous une marque de transition bien que capturées en eau continentale. Des travaux antérieurs témoignent également de l'absence de cette marque sur des civelles capturées en estuaire [4]. De plus, la température influence la déposition de matériel sur l'otolithe, il peut être plus ou moins important en fonction de la température [25, 26]. Peu d'éléments sont disponibles sur les conditions dans lesquelles s'inscrit cette marque de transition sur l'otolithe [27], le temps de résidence en estuaire n'étant pas connu. Il n'est pas exclu que les civelles venant de transiter dans l'estuaire n'aient pas eu le temps d'inscrire cette marque. Il est également possible que cette marque corresponde à une résistance physiologique extrême, témoin d'un épui-

4.3. Développement des otolithes et de la pigmentation

L'épaisseur de la zone de transition en estuaire est constante, 5 µm, ce qui représente une très faible proportion du rayon total de l'otolithe (2,6 %). Les otolithes de type 3 sont significativement plus grands. Ils appartiennent, pour un grand nombre, à des individus pigmentés et sont fréquents en février et mars. La dynamique des masses d'eau montre que les civelles sont capturées très rapidement après leur entrée en estuaire [10]. Le déplacement des civelles, synchronisé avec celui de la marée montante est très rapide. Quelques jours suffisent pour qu'elles atteignent la zone de capture à 22 km en amont de l'embouchure. Les conditions hydrologiques et thermiques plus favorables en début de saison ont permis une remontée rapide de l'estuaire. Ces résultats confortent ceux obtenus sur l'état physiologique de ces même individus analysés. Ils témoignent en décembre d'un amaigrissement entre les civelles capturées en mer et en estuaire. À ce moment, les individus sont peu pigmentés (V_A) [16] et les otolithes peu développés (type 1) en mer. Ceci se traduit par un flux de civelles homogènes.

Le pourcentage d'otolithes de type 3 augmente au cours de la saison de migration, alors que les otolithes de type 1 diminuent. En parallèle, la proportion de civelles pigmentées est de plus en plus importante au cours de la saison comme en témoignent de nombreux travaux [7, 29]. Les travaux de Desaunay et al. [9] montrent que l'otolithe et la pigmentation sont plus développés sur l'Adour que dans les autres estuaires français localisés plus au nord. Les otolithes de type 1 sont majoritairement des civelles au stade V_A et les types 3 sont des stades V_{IA} . Pour les otolithes de type 2, on trouve en forte proportion des stades V_B, mais tous les stades pigmentaires y sont représentés. En conséquence, le stade pigmentaire semble être sur la côte sud du golfe de Gascogne un bon indicateur du stade de développement des otolithes sauf pour les stades V_B ; le développement de la pigmentation étant très dépendant de la température [30]. Le type d'otolithe est un paramètre plus pertinent pour définir le stade de développement des individus. L'évolution saisonnière observée témoigne d'un mélange important des différents flux de civelles qui arrivent sur les côtes atlantiques avec des caractéristiques biométriques propres à chaque flux [15].

5. Conclusions

L'étude des otolithes réalisée conjointement à celle de l'indice de condition apporte des éléments importants permettant de mieux comprendre le passé larvaire des flux de civelles qui arrivent dans le sud du golfe de Gascogne au cours de la saison principale de migration de novembre à mars. Ces différents flux de civelles emprunteraient la même voie de migration. Leur état d'amaigrissement serait semblable en début comme en fin de saison ainsi que les mesures des marques de croissance inscrites sur les otolithes. Les deux approches, otolitométrique et biochimique, montrent un mélange des flux entre la mer et l'estuaire à la fin de la saison principale de migration.

En conséquence, la diminution saisonnière des paramètres biométriques pourrait s'expliquer par une origine différente au niveau de l'aire de ponte de la mer des Sargasses ou de pontes étalées dans le temps. Pour préciser ces informations, des analyses génétiques sont en

Références

[1] Pannella G., Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns, Science 173 (1971) 1124–1127.

[2] Arai T., Otake T., Tsukamoto K., Timing of metamorphosis and larval segregation of the Atlantic eels *Anguilla rostrata* and *Anguilla anguilla* as revealed by otolith microstructure and microchemistry, Mar. Biol. 137 (2000) 39–45.

[3] 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. 51 (1997) 317–339.

[4] 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. Pêche Piscic. 335 (1994) 17–31.

[5] Arai T., Otake T., Tsukamoto K., Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*, Mar. Ecol. Prog. Ser. 161 (1997) 17–22.

[6] Arai T., Limbong D., Otake T., Tsukamoto K., Metamorphosis and inshore migration of tropical eels *Anguilla* spp. In the Indo-Pacific, Mar. Ecol. Prog. Ser. 182 (1999) 283–293.

[7] Lecomte-Finiger R., Yahyaoui A., La microstructure de l'otolithe au service de la connaissance du développement larvaire de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*, C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. III 308 (1989) 1–7.

[8] Tesch F.W., Age and growth rates of North Atlantic eel larvae (*Anguilla spp.*) based on published length data, Helgol. Meeresunters 52 (1998) 75–83.

[9] Desaunay Y., Lecomte-Finiger R., Guérault D., Mean age and migration patterns of *Anguilla anguilla* glass eels from three french estuaries (Somme, Vilaine & Adour rivers), Arch. Pol. Fish. 4 (1996) 187–194.

[10] Prouzet P., Sanchez F., Lazure P., Modèle hydrodynamique à une dimension de l'estuaire de l'Adour : mise au point et calibration, application à la modélisation de la migration de la civelle dans l'estuaire, Rapport Ifremer, 2000, 25 p. + annexes.

[11] de Casamajor M.N., Comportement migratoire de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour en fonction de la variabilité des conditions environnementales, thèse, univérsité Pau et des Pays de l'Adour, 1998, 138 p. + annexes.

[12] de Casamajor M.N., Bru N., Prouzet P., 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 (1999) 327–347.

[13] Bru N., Etude de quelques méthodes d'estimation nonparamétriques de courbes. Application à l'évaluation des flux de civelles d'Anguille, thèse, univérsité Pau et des Pays de l'Adour, 1998, 160 p.

[14] Charlon N., Blanc J.M., Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans la région du bassin de l'Adour. 1-Caractéristiques biomètriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation, Arch. Hydrobiol. 93 (1982) 238–255.

cours et des analyses chimiques des otolithes vont être réalisées.

Remerciements. Les auteurs remercient l'ensemble des personnes ayant participé à l'échantillonnage biologique, le personnel du laboratoire d'ichtyoécologie de l'équipe EPHE–CNRS et du centre de microscopie électronique de l'université de Perpignan, plus particulièrement Dimitri Gorand pour son aide technique lors des prises de vue avec le MEB.

[15] Casamajor M.N. (de), Prouzet P., Lazure P., Identification des flux de civelle (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques dans l'estuaire de l'Adour, Aquat. Living. Resour. 13 (2000) 1–10.

[16] Casamajor M.N. (de), Lecomte-Finiger R., Prouzet P., Détermination de l'état d'amaigrissement des civelles (*Anguilla anguilla*) en migration en zone côtière et estuarienne, C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. III 324 (2001) 345–353.

[17] Lecomte-Finiger R., L'otolithe : la « boîte noire » des Téléostéens, Année Biol. 38 (1999) 107–122.

[18] 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 32 (1982) 149–157.

[19] Tate M.W., Clelland R.C., Nonparametric and shortcut statistics in the social, biological and Medical Sciences, Interstate Printers and Publishers, Danville, Illinois, 1959, 168 p.

[20] Guerault D., Desaunay Y., Lecomte-Finiger R., Biagianti-Risbourg S., Beillois P., Grellier P., Biometry and otolithometry of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels: towards a model for seasonal variation? VIIIth SEI congress, Oviedo, 1993, 8 p.

[21] Michaud M., Dutil J.D., Dodson J.J., Determination of young American eels, *Anguilla rostrata*, in fresh water, based on otolith surface area and microstructure, J. Fish Biol. 32 (1988) 179–189.

[22] Mounaix B., Validation de l'estimation de l'age de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, dans le bassin versant de la Vilaine (Bretagne) : résultats préliminaires, Otolithométrie (1991) 109–117.

[23] Ciccotti E., Macchi E., Rossi A., Cataldi E., Cataudella S., Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimatation to freshwater and seawater: morphological changes of the digestive tract, J. Appl. Ichtyol. 9 (1993) 74–81.

[24] McGovern P., McCarthy T.K., Elvers migration in the River Corrib system, western Ireland, Ir. Fish. Investig. Ser. A (Freshw.) 36 (1992) 25–32.

[25] Umezawa A., Tsukamoto K., Factors influencing otolith increment formation in Japanese eel, *Anguilla japonica T. & S.*, elvers, J. Fish Biol. 39 (1991) 211–223.

[26] Antunes C., Tesch F.W., A critical consideration of the metamorphosis zone when identifying daily rings in otoliths of European eel, *Anguilla anguilla* (L.), Ecol. Freshw. Fish 6 (1997) 106–107.

[27] Lecomte-Finiger R., Desaunay Y., Guérault D., Grellier P., The immigration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels in coastal waters: questions about the determinism of the otolith structures, 8th session of the eifac, Working Party of Eel, 1993, 3 p.

[28] Lecomte-Finiger R., Growth history and age at recruitment of European eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure, Mar. Biol. 114 (1992) 205–210.

[29] Guerault D., Lecomte-Finiger R., Desaunay Y., Biagianti-Risbourg S., Beillois P., Grellier P., Glass eel arrivals in the Vilaine estuary (Northern Bay of Biscay) in 1990: Demographic features and early life history, Ir. Fish. Investig. Ser. A (Freshw.) 36 (1992) 5–14.

[30] Strubberg A., The metamorphosis of elvers is influenced by outward conditions some experiments, Meddelelser Fra Kommissionen for Havundersogelser 3 (1913) 11.

Annexe 5 (d'après document DG XIV, Prouzet (coord.) 2002)

Deuxième méthode d'estimation de la biomasse de civelles transitant dans l'estuaire de l'Adour durant le flot de marée – Modélisation stochastique du flux de civelles

1.1. Schéma méthodologique proposé.

Pour évaluer la biomasse de civelles durant un flux, nous préconisons d'utiliser en plus des données des campagnes d'échantillonnage, un modèle de comportement de civelles *via* une équation de transport, de relier les mesures de concentration de civelles prélevées à la concentration locale initiale *via* un modèle statistique obtenu par agrégation de concentrations locales, puis d'exprimer la biomasse d'un flux montant de civelles en fonction de la concentration locale initiale. Cette concentration locale initiale, condition de bord du modèle de transport, et qui correspond au flux de civelles à l'entrée de l'estuaire, peut être alors définie par un faible nombre de paramètres dont les estimateurs nous permettent de déduire un estimateur de la biomasse. La variance de ce dernier est ensuite approchée par la « méthode Delta » à partir des covariances des estimateurs des paramètres de la concentration locale initiale.

1.2. Plan d'échantillonnage des données.

Pour ce qui concerne le lieu d'échantillonnage et le protocole d'évaluation des densités de civelles et de recueil des paramètres physiques on se reportera au chapitre 2. Ce protocole fait référence à celui mis en œuvre dans le cas d'une station de prélèvement en position fixe et située à 18 km de l'embouchure de l'Adour en aval du port d'Urt.

1.3. Modélisation du problème posé.

Formalisation des données recueillies et du problème posé

Soit *N* le nombre total de transects, et $t_1,...,t_N$ les horaires des débuts de transect pour une campagne de mesures. On dispose pour chaque campagne des poids $P(t_1),...,P(t_N)$ des civelles capturées par l'engin de prélèvement en surface et $Pf(t_1),...,Pf(t_N)$ en profondeur. Entre 20 et 24 mesures sont effectuées pour chaque campagne de prélèvement.

Le problème de l'estimation de la biomasse de civelles pendant une campagne se pose selon les termes suivants :

Soit la biomasse totale vraie $B(t_j)$ récoltée durant un transect à l'instant t_j , qui correspond au volume d'eau total $V(t_j)$ de l'ensemble de la zone d'échantillonnage pendant cette durée. Nous ne disposons pour l'estimer que de 2 mesures de poids de civelles $P(t_j)$ et $Pf(t_j)$ récoltés dans 2 volumes $v(t_j)$ et $vf(t_j)$ filtrés par un filet en surface et un en profondeur.

• L'estimation de $B(t_j)$ par une simple règle de trois et telle que : $\frac{B(t_j)}{V(t_j)} = \frac{P(t_j) + Pf(t_j)}{v(t_j) + vf(t_j)} - n'est pas satisfaisante car nous ne connaissons pas <math>B(r_j)$ qui correspond à la biomasse circulant durant la durée de repositionnement du bateau. En outre, cette approximation ne tient pas compte de l'hétérogénéité des concentrations de civelles en surface et en profondeur, ni entre les rives et le milieu de la zone d'échantillonnage. Enfin, elle ne peut pas permettre une évaluation de la variance de la biomasse totale des civelles pendant la marée montante. En effet, si $Be(t_j)$ (resp. $Be(r_j)$) désigne un estimateur de $B(t_j)$ (resp. de $B(r_j)$), l'estimateur Be de la biomasse totale B de civelles pendant la marée montante est égale à une somme de tous les $Be(t_j)$ et de tous les $Be(r_j)$. Une formule simple du calcul de la variance de Be par la somme des variances des $Be(t_j)$ et des $Be(r_j)$ n'est pas satisfaisante car plus le nombre N de mesures (taille de l'échantillon) augmente, plus la variance de Be s'accroît si elle est calculée de cette façon.

De plus, un estimateur statistiquement judicieux de la variance de *Be* doit être défini à partir de l'ensemble des mesures de la campagne et ce, d'autant plus que l'on se trouve dans le cas de petits échantillons.

Pour résumer notre problème, nous devons déterminer un estimateur de la biomasse d'un flux de civelles qui minimise le biais et la variance en étant adapté au cas des échantillons de petites tailles avec des données manquantes.

Modèle de comportement à l'échelle locale des civelles

Ce problème n'est en fait soluble que si nous incorporons à la connaissance générée par les campagnes, nos informations concernant l'éthologie migratoire de la civelle (cf. § 5.4). En particulier, dès que la vitesse du courant vers l'aval devient supérieure à un seuil de 0,30m/s, la civelle se plaque au fond. Elle se laisse porter par le courant lorsque celui-ci est dirigé vers l'amont pendant le flot de marée.

On peut donc assimiler le déplacement d'une civelle à celui d'une particule soumise à un champ u=u(t,x,y,z) de vitesses de propagation du flot. Ce déplacement peut être décrit par un modèle de convection-diffusion. De manière plus explicite, il s'agit d'un modèle de transport déterministe décrivant le comportement d'une particule au moyen de concentrations élémentaires c(t,x,y,z) de ces particules dans un volume élémentaire (x+dx, y+dy,z+dz) en tout point (x,y,z) de l'espace et pendant une durée dt à partir de l'instant t et tel que :

(x,y,z) sont les coordonnées d'un point quelconque de l'estuaire de l'Adour, avec x désignant la coordonnée longitudinale (*i.e.* dans la direction du courant), y la coordonnée latérale (celle qui positionne le point par rapport aux rives) et z la profondeur ;

- c(x,y,z,t) la concentration de civelles à l'instant t dans un volume élémentaire centré en (x,y,z);

- u(x,y,z,t) le champ vectoriel de vitesses à l'instant t au point (x,y,z);

- E(X) l'espérance mathématique d'une variable aléatoire X;

- $\nabla(u)$ (resp. div(u)) le gradient de u (resp. la divergence de u);

- $V_1 \times V_2$ le produit scalaire de deux vecteurs V_1 et V_2 .

Le modèle de transport de flux de particules est décrit par l'équation aux dérivées partielles (EDP) suivante :

(1)
$$\frac{\partial c}{\partial t}(x, y, z, t) - div(u_c \times c(x, y, z, t)) + \nabla(K \times \nabla c(x, y, z, t)) = 0$$

avec les conditions initiales déterminées par le paramètre du modèle c(x,y,z,0), concentration initiale des civelles.

fremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

L'équation (1) décrit l'évolution de la concentration de civelles dans le temps autour du point de coordonnées spatiales (x,y,z). Le rapport $\frac{\partial c}{\partial t}(x,y,z,t)$ est le taux de variation locale dans le temps de la concentration, tandis que les termes $\nabla(u_c \times c(x,y,z,t))$ et $\nabla(K \times \nabla(x,y,z,t))$ traduisent l'évolution spatiale de la concentration en fonction des points voisins de (x,y,z).

 $u_c(x, y, z, t)$ est la vitesse des civelles présentes à l'instant t dans le volume élémentaire entourant (x, y, z).

Plus précisément, l'opérateur $\nabla(u_c \times c(x, y, z, t))$ est dit de transport ; il s'écrit de manière explicite comme suit :

$$\nabla(u_c \times c(x, y, z, t)) = \frac{\partial}{\partial x}(u_c \times c(x, y, z, t)) + \frac{\partial}{\partial y}(u_c \times c(x, y, z, t)) + \frac{\partial}{\partial z}(u_c \times c(x, y, z, t))$$

et

$$\nabla(K \times \nabla c(x, y, z, t)) = \frac{\partial}{\partial x} (K_x \times \frac{\partial}{\partial x} (c(x, y, z, t)) + \frac{\partial}{\partial y} (K_y \times \frac{\partial}{\partial y} c(x, y, z, t)) + \frac{\partial}{\partial z} (K_z \times \frac{\partial}{\partial z} c(x, y, z, t))$$

avec $K = (K_x, K_y, K_z)$, vecteur des coefficients de diffusion dans les trois directions *x*,*y*,*z*.

Les études que nous avons effectuées semblent indiquer qu'il est plus approprié pour décrire le comportement de civelles de considérer plutôt une diffusion stochastique que déterministe car le terme de diffusion dans l'équation (1) conduit à des comportements peu réalistes de civelles. Aussi, nous retiendrons plutôt le modèle stochastique suivant comme modèle de transport de flux de civelles en migration portée (équation 2) :

(2)
$$\frac{\partial c}{\partial t}(x, y, z, t) - \nabla (u_c \times c(x, y, z, t)) = \frac{\partial W}{\partial t}(x, y, z, t) + \nabla W(x, y, z, t)$$

où W (t,x,y,z) est un mouvement brownien représentant à la fois une diffusion aléatoire et les erreurs de mesures éventuelles.

Modèle hydrodynamique

A marée montante, les civelles adoptent un comportement de migration portée, c'est à dire qu'elles se laissent transporter longitudinalement¹ par le courant. Leurs vitesses uc(x,y,z,t) se confondent, alors, avec celle du courant.

Le modèle hydrodynamique utilisé est celui de l'IFREMER qui est décrit au § 6.

Il sert de base à la définition d'un modèle comportemental de civelles à migration portée qui est définit comme suit : $\frac{\partial c}{\partial t}(x,t) - \frac{\partial}{\partial x}(u_c(x,t)c(x,t)) = \frac{\partial}{\partial t}W(t,x) + \frac{\partial}{\partial x}W(x,t))$

Compte tenu des informations disponibles sur le comportement migratoire des civelles, la vitesse des civelles uc(x,t) est égale à la vitesse du courant lorsque celle-ci est positive (marée montante), et nulle lorsque la vitesse du courant devient négative².

¹ Elles peuvent, comme nous l'avons mentionné au § 5.4, avoir un comportement migratoire actif dans la colonne d'eau suivant les conditions d'éclairement.

 $^{^{2}}$ En fait inférieure à un seuil de -0,2 à 0,3 m/s.

lífremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

Modèle statistique

Le problème que nous avons ensuite à résoudre est d'établir le lien entre ce modèle à l'échelle locale et les mesures collectées lors des campagnes d'échantillonnage. C'est la résolution de ce problème qui est présentée ci-dessous.

En divisant la biomasse échantillonnée par le volume d'eau filtré, on obtient la concentration prélevée pour chaque transect et telle que :

concentration $prélevée = \frac{masse prélevée}{volume d'eau échantillonné}$

avec

volume d'eau échantillonné = (vitesse bateau + vitesse courant)* durée du transect* surface du filet = vitesse surface* durée du transect* surface du filet

La figure 161 donne un exemple de l'évolution des concentrations de civelles observées au cours d'une sortie expérimentale le 9 décembre 1999.



Figure 161 : Variation de la concentration de civelles en g.100m⁻³ observée durant un cycle de marée et selon les transects numérotés de 1 à 24

Désignons par $C(t_i)$ la concentration de civelles prélevée lors du *ième* transect au temps t_i . L'origine de l'espace d'estimation est fixée à l'embouchure de l'estuaire, soit à 18 km en aval de la station de prélèvement. Au début de chaque transect, le bateau a donc pour abscisse x = 18000 mètres ; la taille de la maille choisie étant de un mètre.

Soit *s* la variable *temps* qui varie entre t_i et $t_i + ds$ (fixé à 5 minutes). Pour chaque instant s compris entre t_i et $t_i + ds$, on note x(s) la trajectoire du bateau. Elle est donnée par la relation suivante : $x(s) = 18000 - v_b * (s - t_i)$ pour *s* entre t_i et $t_i + ds$; *Vb* : vitesse du bateau.

lífremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

Soit $C(t_1),..,C(t_N)$ les concentrations mesurées lors de ces transects. Le calcul de la masse prélevée pendant un transect lorsque le bateau se situe au point x(s), entre l'instant s et s + ds, est effectué par la formulation suivante :

Longueur d'eau filtrée \times aire du tamis \times concentration au point x(s) au temps s

La « Longueur d'eau filtrée » durant l'intervalle de temps *ds* est estimée par la vitesse résultante qui est la somme des valeurs absolues des vitesses du bateau et de l'eau.

Aire du tamis = $\pi \times R^2$, avec R = 60 cm Concentration au point x(s) au temps s = C(x(s),s)

Le poids *dm* capturé entre les instants *s et s*+*ds* est donc donné par la formule suivante : $dm = \pi \times R^2 \times c(x(s),s)^*(vb + u(x(s),s)) ds$. D'où le poids total capturé pendant un transect :

masse totale =
$$\int_{t_i}^{t_{i+1}} dm = \int_{t_i}^{t_{i+1}} \pi \times R^2 \times c(x(s),s) \times (vb + u(x(s),s)) ds$$

Le volume total filtré est donné par $\int_{t_i}^{t_{i+1}} \pi \times R^2 \times (vb + u(x(s),s)) ds$

La concentration mesurée $Cmodèle(t_i)$ est alors modélisée par le quotient masse totale/volume total filtré

Cmodèle
$$(t_i) = (\int_{t_i}^{t_{i+1}} c(x(s),s) \times (vb + u(x(s),s)) ds) / (\int_{t_i}^{t_{i+1}} (vb + u(x(s),s)) ds)$$

Les valeurs c(x(s),s) et u(x(s),s) sont calculées grâce au modèle local.

Comme le champ de vitesses u(x,t) est une donnée du problème et que la concentration c(t,x,y,z) en tout instant t et en tout point (x,y,z) de l'estuaire est parfaitement déterminée par l'équation de transport et la donnée du flux entrant $\phi(x,y,z)=c(0,x,y,z)$ (condition initiale à t=0 de l'équation de transport), les seuls paramètres du problème sont la fonction inconnue ϕ et les paramètres de diffusion.

1.4. Estimations statistiques.

Tout d'abord il faut estimer les valeurs des paramètres de la fonction "concentration initiale", ainsi qu'une estimation de leurs variances. Une fois cette estimation effectuée, on estime la biomasse qui est fonction de la concentration initiale ainsi que sa variance.

Estimateurs statistiques de la concentration initiale

Le modèle statistique des prélèvements est le suivant :

Pour i=1,...,24, $Cmes(i) = C_{\phi,K}(i) + \varepsilon(i)$, les termes $\varepsilon(i)$ sont des termes d'erreur dont la variance commune σ^2 est à estimer.

Nous considérons les estimateurs des moindres carrés (éventuellement pondérés), c'est à dire les « fonction –paramètres » ϕ^{Λ} et les coefficient $\overset{\Lambda}{K}$ qui minimisent :

$$\begin{pmatrix} \Lambda & \Lambda \\ \phi, K \end{pmatrix} = \arg \min_{\phi, K} \sum_{i=1}^{N} w_i \times (Cmes(i) - C_{\phi, K}(i))^2$$
, les nombres w_i étant les poids de la

régression.

Les solutions obtenues du problème de minimisation donnent l'estimation de la concentration initiale cherchée.

La dépendance des erreurs du modèle peut poser problème. Nous sommes donc amenés à supposer que les erreurs ou aléas forment des processus linéaires stationnaires³.

Au vu des données, les fonctions paramètres ϕ sont choisies parmi les fonctions gaussiennes c'est à dire des fonctions du type :

 $\phi_{ampli, pente, axe, seuil}(x) = ampli \times \exp(-(pente \times (x - axe)) \wedge 2) + seuil$

où x est la coordonnée longitudinale du point x et ampli, pente, axe, seuil sont les paramètres

que l'on estime par minimisation de $\sum_{i=1}^{N} w_i \times (Cmes(i) - C_{\phi,K}(i))^2$

Dans cette étude, le modèle de transport choisi a un terme de diffusion stochastique (K) de moyenne nulle. Au lieu d'estimer K nous estimons la variance des « termes d'erreur » définis à partir du mouvement brownien.

Une fois estimés les paramètres *ampli,pente,axe,seuil*, on calcule la variance de ces estimateurs. On note $f_i = C_{\phi,K}(i)$ pour K=0. On définit la matrice jacobienne des fonctions $(f_i, i = 1, ..., N)$ que nous appelons *jacob* par *jacob* $(i, n) = \frac{\partial f_i}{\partial (coeff(n))}$ pour i = 1, ..., N et n = 1, ..., 4

On calcule ensuite la matrice de variance-covariance asymptotique des estimateurs. En posant $F = jacob^T \times jacob$ où $jacob^T$ est la matrice transposée de jacob.

L'estimateur de
$$\sigma^2$$
 est donné par $\sigma^2 = \frac{\sum_{i=1}^{N} (c \mod \dot{e}le(i) - c(i))^2}{N-1}$

On note $\hat{\phi}$ l'estimateur calculé et ϕ le vecteur des « vrais paramètres » du modèle. Lorsque

le nombre de données augmente, la variable $\phi - \phi$ converge en distribution vers une loi normale multidimensionnelle de moyenne nulle et de matrice de variance covariance $\sigma^2 \times inv(F)$ où inv(F) est l'inverse de la matrice F. Ce résultat est obtenu par une méthode de linéarisation du modèle non linéaire.

Comme on ne dispose pas des valeurs de σ^2 ni de celle de inv(F) puisqu'ils sont dépendants du paramètre ϕ à estimer, on calcule une estimation de la matrice de variance-covariance du modèle, estimation donnée par la relation suivante : $\overset{\Lambda^2}{\sigma} \times inv(\overset{\Lambda}{F})$, $\overset{\Lambda}{F}$ étant l'analogue de la matrice F pour les valeurs estimées des paramètres.

³ dans le cas général, ce sont des processus spatio-temporels à indices discrets, par exemple ARMA spatiotemporels.

lífremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

Estimateur de la biomasse

On a estimé précédemment les paramètres du modèle de concentration initiale.

La connaissance de la concentration initiale nous permet de calculer la concentration c(x,t) à l'échelle locale en chaque point x de l'estuaire et à chaque instant t. Puis on calcule :

$$Cmodèle(t_{i}) = \left(\int_{t_{i}}^{t_{i+1}} c(x(s),s) \times (vb + u(x(s),s)) \, ds\right) / \left(\int_{t_{i}}^{t_{i+1}} (vb + u(x(s),s)) \, ds\right) \text{ et}$$

$$masse(t_{i}) = \left(\int_{t_{i}}^{t_{i+1}} c(x(s),s) \times (vb + u(x(s),s)) \, ds\right)$$

Ces masses et ces concentrations correspondent aux transects effectués par le bateau, mais il faut aussi calculer la biomasse lorsqu'il y a replacement du bateau vers un nouveau transect. Le bateau se retrouve, à l'issue du transect de durée ds égale à cinq minutes, en aval de la zone, au point d'abscisse $x: 18000 - v_b \times ds$, puis il se repositionne en amont après un temps de durée tr. On fait partir alors un bateau fictif d'abscisse initiale 18000 et de vitesse :

$$vr = \frac{longueur \ du \ transect}{temps \ fin \ de \ replacement - temps \ début \ de \ replacement}$$

$$d'o\dot{u} \ massep(t_i) = \left(\int_{t_i}^{t_i+t_i} c(x(s),s) \times (vb + u(x(s),s)) \ ds\right)$$

Soit P_{ϕ} , la biomasse totale qui est donnée alors par $P_{\phi} = \sum_{i=1}^{N} masse(i) + massep(i)$

La variance de la biomasse peut être calculée de deux manières :

- en calculant la variance de la somme ce qui revient à faire une somme de variances et nécessite d'avoir un modèle de covariance pour les masses ;

- en utilisant la relation qui lie le vecteur paramètre ϕ à la biomasse ce qui revient à mettre en œuvre la **méthode delta**

Méthode delta

Considérons la différence $P_{\phi} - P_{\phi^*}$ en rappelant que ϕ^* est le vrai paramètre du modèle. On a vu précédemment que plus le nombre de données est important, plus les lois de ϕ^* et ϕ sont proches. La théorie statistique permet d'affirmer que si $\phi - \phi^*$ converge vers une loi normale de moyenne 0 et de matrice de variance-covariance V, alors $P_{\phi} - P_{\phi^*}$ suit une loi normale de moyenne 0 et de matrice de variance ($\nabla p(\phi^*)$)^T × V × ($\nabla p(\phi)$).

$$\nabla \qquad \mathbf{p}(\phi^*) = \left(\frac{\partial p}{\partial \phi_1}, \frac{\partial p}{\partial \phi_2}, \dots, \frac{\partial p}{\partial \phi_N}\right) \text{ au point } \phi^* \cdot P_{\phi} - P_{\phi^*} \text{ a pour matrice de variance}$$

asymptotique $\mathbf{V} = \overset{\Lambda}{\sigma}^2 \times inv(F).$

lífremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

Comme nous ne connaissons pas ϕ^* , on utilise une estimation de ce vecteur, $\nabla p(\phi)$. Une estimation de la variance asymptotique est donc donnée par l'équation suivante :

 $\overset{\scriptscriptstyle \Lambda}{\sigma} \times (\nabla p(\phi))^T \times inv(F) \times (\nabla p(\phi)).$

1.5. Algorithmes de calcul pour l'estimation de la biomasse.

On calcule les concentrations locales, puis les concentrations du modèle statistique et enfin la variance du poids. Ce vecteur est dénommé *grad* dans le programme de calcul (annexe 4).

Le calcul de la concentration locale revient à calculer les valeurs c(x,t) où x désigne la variable d'espace et t la durée. L'origine des x est prise à l'embouchure de l'estuaire. L'origine des temps est prise au début de la marée montante. On calcule dans l'algorithme qui suit les valeurs de c(x,t) tout les mètres et toutes les secondes.

La méthode utilisée revient à discrétiser l'équation aux dérivées partielles que nous rappelons : (1) $\frac{\partial c}{\partial t}(x,t) - \frac{\partial}{\partial x}(u_c(x,t)c(x,t)) = 0$ (on choisit de considérer le bruit nul).

L'estuaire est découpé en une subdivision d'intervalles de longueur 1 mètre notés $[x_i, x_{i+1}]$ avec $x_{i+1} - x_i = 1$ mètre . x_0 désigne le premier point de la subdivision situé à l'embouchure. Le dernier point du maillage (*L*) est pris dans l'algorithme à 68000 mètres de l'embouchure.

La fin de la période de temps est prise en fin de la campagne d'échantillonnage (T) de la marée. L'intervalle [0,T] est subdivisé en intervalles $[t_i, t_{i+1}]$ de longueur 1 seconde.

Les opérateurs de l'équation sont approchés par des différences finies aux points (x_i, t_j) du maillage de l'espace temps $[0, T] \times [0, L]$

(1-1)
$$\frac{\partial c}{\partial t}(x_i, t_j) \approx \frac{c(x_i, t_{j+1}) - c(x_i, t_j)}{t_{j+1} - t_j} et$$

(1-2)
$$\frac{\partial}{\partial x}(u(x_i, t_j)c(x_i, t_j)) \approx \frac{u(x_{i+1}, t_j)c(x_{i+1}, t_j) - u(x_i, t_j)c(x_i, t_j)}{dx}$$

avec dx, pas d'espace égal à 1 mètre et dt, pas de temps égal à 1 seconde.

En tenant compte de (1), (1-1) et (1-2), on obtient l'équation qui exprime la concentration de civelles à l'instant t_{j+1} en tout point du maillage spatial en fonction des concentrations à l'instant précédent t_{j+1} et telle que :

$$c(x_{i},t_{j+1}) = c(x_{i},t_{j}) + \frac{dt}{dx} \times \left(u_{c}(x_{i+1},t_{j}) \times c(x_{i+1},t_{j}) - u_{c}(x_{i},t_{j}) \times c(x_{i},t_{j}) \right)$$

Cette dernière relation montre comment les concentrations locales à un instant donné t_{j+1} dépendent des concentrations calculées à l'instant précédent, d'où l'importance fondamentale de la concentration initiale. Sa forme, ses valeurs vont conditionner l'évolution spatio-temporelle du flux pendant toute la marée et donc la forme du modèle statistique.

fremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

A chaque seconde, on calcule donc la concentration locale sur tout le long de l'estuaire. La concentration au temps n-1 est notée ca et celle au temps courant est notée cn. On regarde ensuite si le temps auquel on se trouve est dans un intervalle de temps de transect, ces intervalles étant tabulés dans les vecteurs *tdebut* et *tfin*. L'algorithme calcule alors la position du bateau à l'instant donné (bateau réel si on se situe dans un intervalle de transect et virtuel si on est dans un intervalle de replacement) et la masse élémentaire prélevée, puis on ajoute cette masse au nombre masse(i) qui désigne la masse prélevée au *ième* transect ou bien à *massep(i)* dans le cas d'un replacement du bateau. A la fin de la simulation de la marée, on calcul la biomasse totale qui est égale à P_{ϕ} en faisant la somme de toutes les composantes de masse(i) et de massep(i).⁴

1.6. Algorithme de calcul de la variance.

Les estimateurs du vecteur ϕ sont stockés dans un vecteur appelé *coeff*. Ils sont calculés pas à pas, car on ne dispose pas d'une relation directe entre ϕ et P_{ϕ} . Une fois ces paramètres estimés, on calcule la matrice jacobienne de la fonction qui à ϕ associe la biomasse, c'est à dire la fonction P_{ϕ} qui est représentée par la variable poidstotal.

Pour calculer la matrice jacobienne (jacobi), il faut calculer les dérivées partielles des concentrations obtenues par le modèle statistique par rapport aux différents coefficients. Les concentrations obtenues pour un vecteur coeff donné sont stockées dans le vecteur conc. On rappellera que *conc(i)* est la concentration calculée par le modèle pour un vecteur *coeff* donné pour le transect *i* et

 $\partial conc(i)$ tel que jacobi(i,n)

$$=\frac{\partial coeff(n)}{\partial (coeff(n))}$$

Pour estimer ces dérivées partielles, on en calcule une approximation. Par exemple, supposons qu'on veuille calculer $\frac{\partial conc(1)}{\partial (coeff(1))}$

$$\frac{\partial conc(1)}{\partial (coeff(1))} \approx \frac{conc(1) \ pour \ les \ paramètres (coeff + \delta) - conc(1) \ pour \ le \ paramètre(coeff)}{\delta_n}$$

 $\delta = (\delta_1, ..., 0)$ avec δ_1 très petit. On fait deux appels de la procédure *calculmasse* en modifiant où entre les deux appels le vecteur coeff, puis on calcule le quotient différentiel donné plus haut. On calcule ensuite $F = jacobi^{T} \times jacobi$, puis *Finv* par appel de la procédure *invers*.

Pour calculer la variance de la biomasse, il faut calculer le gradient du *poidstotal* par rapport aux paramètres coeff. Ce vecteur gradient est nommé grad dans le programme et se calcule de manière analogue à *jacobi* et tel que $grad = (\frac{\partial poids total}{\partial coeff(1)}, ..., \frac{\partial poids total}{\partial coeff(4)})$

La variance estimée $\sigma^{^{\Lambda}_{^{2}}}$ est stockée dans la variable *sigmacarré*. La variance du poids est obtenue par la relation : variancepoids = sigmacarré \times (grad^T * jacobi * grad) où * est désigne un produit matriciel.

⁴ Calculs regroupés dans la procédure appelée calculmasse.

lfremer Étude sur la civelle (Anguilla anguilla) dans l'estuaire de l'Adour : pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux

Annexe 6 : Estimation des biomasses, exemple pour la saison de pêche 1999/2000.

Les résultats obtenus sont synthétisés au tableau 1 et les figures 1 à 8 permettent de visualiser les écarts entre valeurs observées et simulées.

Les résultats obtenus apparaissent satisfaisants compte-tenu des données dont nous disposons : données "manquantes" et échantillons de petites tailles. Cependant, le modèle statistique utilisant le modèle hydrodynamique unidimensionnel a l'avantage d'être parcimonieux en nombre de paramètres et donc bien adapté au cas de petits échantillons qui est le nôtre.

Nous sommes partis de l'hypothèse, étayée par les observations comportementales réalisées, que les civelles ont essentiellement un comportement passif. De ce fait, l'hétérogénéité de leurs concentrations dans la section transversale (perpendiculaire à l'axe du fleuve) devrait provenir principalement de l'hétérogénéité des vitesses du courant. Dans ces conditions, l'utilisation d'un modèle hydrodynamique bidimensionnel permettra de prendre en compte cette hétérogénéité et d'ajouter une pondération judicieuse sur les mesures de concentrations collectées, puis d'appliquer le modèle statistique à ces mesures "corrigées".

La méthode développée peut s'appliquer directement aux modèles comportementaux à 2 ou 3 dimensions de civelles dès que l'on pourra disposer d'un modèle hydrodynamique adéquat.

Tableau 1 : Estimation de la biomasse de civelles pour certaines des campagnes d'évaluation de la saison 1999/2000 avec écart-type asymptotique : $\sqrt{\text{var} iance poids}$

Date	Biomasse fond (écart-type)	Biomasse surface (écart-type)
9 décembre	660,65 kg (91,8 kg)	32,9 kg (31,4 kg)
22 décembre	249,18 kg (24,7 kg)	999,47 kg (171,3 kg)
5 janvier	50,74 kg (94,9 kg)	
7 janvier	397,57 kg (50,3 kg)	450,86 kg (51,9 kg)
8 janvier	520,43 kg (62,7 kg)	65,2 kg (50,2 kg)
12 janvier	60,71 kg (758,3 kg)	66,88 kg (372,95 kg)
1 février	582,33 kg (93,01 kg)	311,16 kg (0,25 kg)
8 février	91,11 kg (10,4 kg)	80,78 kg (22,4 kg)



Figure 1 : Concentrations prélevées et modélisées pour la sortie du 9 décembre en surface - graphe de gauche et au fond - graphe de droite.



Figure 2 : Concentrations prélevées et modélisées pour la sortie du 22 décembre en surface - graphe de gauche et au fond - graphe de droite.



Figure 3 : Concentrations prélevées et modélisées pour la sortie du 5 janvier au fond



Figure 4 : Concentrations prélevées et modélisées pour la sortie du 7 janvier en surface - graphe de gauche et au fond - graphe de droite.



Figure 5 : Concentrations prélevées et modélisées pour la sortie du 8 janvier au fond



Figure 6 : Concentrations prélevées et modélisées pour la sortie du 12 janvier en surface - graphe de gauche et au fond - graphe de droite.

Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux



Figure 7 : Concentrations prélevées et modélisées pour la sortie du 1^{er} Février en surface - graphe de gauche et au fond - graphe de droite.



Figure 8 : Concentrations prélevées et modélisées pour la sortie du 8 février en surface - graphe de gauche et au fond - graphe de droite.

Nous voyons que dans la plupart des cas, l'écart type asymptotique n'excède pas la biomasse estimée (cf tableau 1), ce qui représente l'apport essentiel de la "méthode Delta" qui consiste à relier la biomasse à estimer à des paramètres et ce, par l'intermédiaire, d'une fonction suffisamment régulière.

Lorsque l'écart type asymptotique est très élevé, cela peut provenir de plusieurs causes :

- le modèle peut ne pas être adapté aux données. C'est le cas le 8 janvier 2000 en surface : il y a un effet berge manifeste qui n'est pas pris en compte dans le modèle puisqu'on ne dispose pas d'un modèle 2 D pour les vitesses. Ceci explique la forte variance asymptotique.

- Il peut y avoir un problème lié au modèle statistique, lui-même et qui concerne la convergence asymptotique de nos estimateurs. La théorie dit que, sous certaines conditions (notamment l'inversibilité de la matrice Hessienne), les estimateurs des paramètres définissant la concentration initiale et, par conséquent, celui de la biomasse totale sont asymptotiquement normaux. L'inversibilité de la matrice assure en fait que la variance asymptotique "n'explose" pas. Dans le cas du 22 décembre, l'ajustement est bon, mais que ce soit en surface ou en profondeur, l'écart type est presque égal à la biomasse. Ceci vient du fait que l'inversion de la matrice Hessienne fait apparaître des coefficients importants. Cela souligne le fait qu'un ajustement qui paraît correct "à l'œil" n'est pas nécessairement d'une grande efficacité d'un point de vue statistique.

fremer Étude sur la civelle (*Anguilla anguilla*) dans l'estuaire de l'Adour : pêche, biologie, comportement, modélisation hydrodynamique et comportementale, estimation des flux