



Thèse présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Toulouse III
en Écologie aquatique

par **Caroline Durif**

La migration d'avalaison de l'anguille européenne *Anguilla anguilla* :

Caractérisation des fractions dévalantes, phénomène de
migration et franchissement d'obstacles

Sous la direction de Pierre ELIE

Soutenue le 9 janvier 2003

Devant le jury composé de:

Sylvie DUFOUR	Directeur de Recherche	MNHN/CNRS	Examineur
Pierre DUMONT	Biologiste	Faune et Parcs Québec	Examineur
Pierre LAVANDIER	Professeur	Université Paul Sabatier	Président
Jean-Claude LEFEUVRE	Professeur	MNHN	Examineur
Christian LEVEQUE	Directeur de Recherche	IRD/CNRS	Rapporteur
Jean-Claude PHILLIPART	Professeur	Université de Liège	Rapporteur
Pierre ELIE	Directeur de Recherche	Cemagref	Directeur



Thèse présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Toulouse III
en Écologie aquatique

par **Caroline Durif**

La migration d'avalaison de l'anguille européenne

Anguilla anguilla :

Caractérisation des fractions dévalantes, phénomène de
migration et franchissement d'obstacles

Sous la direction de Pierre ELIE

Soutenue le 9 janvier 2003

Devant le jury composé de:

Sylvie DUFOUR	Directeur de Recherche	MNHN/CNRS	Examineur
Pierre DUMONT	Biologiste	Faune et Parcs Québec	Examineur
Pierre LAVANDIER	Professeur	Université Paul Sabatier	Président
Jean-Claude LEFEUVRE	Professeur	MNHN	Examineur
Christian LEVEQUE	Directeur de Recherche	IRD/CNRS	Rapporteur
Jean-Claude PHILLIPART	Professeur	Université de Liège	Rapporteur
Pierre ELIE	Directeur de Recherche	Cemagref	Directeur

SOMMAIRE GENERAL

Résumé	3
Chapitre 1. Introduction	5
1.1. Contexte européen et national (Elie et Guibert, 2001)	7
1.2. Objectifs de ce travail	8
Chapitre 2. Etat des connaissances	11
2.1. Systématique : <i>Anguilla anguilla</i> (Linné 1758)	12
2.2. Le cycle biologique	12
2.3. L'anguille argentée et la migration de reproduction	14
2.4. Importance économique	16
2.5. « L'argenture » et la migration d'avalaison	18
2.6. Impact anthropique sur la dévalaison	39
2.7. Conclusions : identification des problèmes et déroulement de l'étude	45
Chapitre 3. La métamorphose en anguille argentée : détermination des étapes et caractérisation du stade dévalant	53
3.1. Introduction	55
3.2. Matériel et méthode	57
3.3. Evolution globale des paramètres anatomiques et hormonaux	68
3.4. Caractérisation et définitions des limites des stades jaune et argenté	73
3.5. Evolution saisonnière des paramètres qualifiant les stades jaune ou argenté	88
3.6. Variabilité des paramètres physio-anatomiques selon le site	95
3.7. Décomposition des stades jaune et argenté en stades intermédiaires	102
3.8. « Argenture » et couleur du tégument	112
3.9. Récapitulatif et description des étapes lors de la transition stade jaune-stade argenté	123
3.10. Dynamique de « l'argenture »	130
3.11. Conclusion	133
Chapitre 4. Détermination d'un indice d'argenture à partir des caractéristiques externes et application au cas de trois bassins versants	140
4.1. Introduction	141
4.2. Elaboration d'indices « d'argenture »	142
4.3. Application au cas d'échantillons provenant de trois bassins versants différents	149
4.4. Conclusion	162

Chapitre 5. Le phénomène de migration d'avalaison	165
5.1. La prise en compte du phénomène à plusieurs échelles	167
5.2. Matériel et méthode	169
5.3. La dynamique générale de la migration d'avalaison et les facteurs environnementaux aux niveaux pluriannuel et saisonnier	179
5.4. Comportement et migration à l'échelle individuelle et locale	205
5.5. Comportement des anguilles en milieu confiné	223
5.6. Relation entre les comportements et les paramètres environnementaux en milieu confiné	228
5.7. Conclusions	236
Chapitre 6 Etude du comportement des anguilles d'avalaison face à l'obstacle	241
6.1. Introduction	243
6.2. Matériel et méthode	245
6.3. Etude du comportement de l'anguille par rapport à la présence de la microcentrale	254
6.4. Tailles des anguilles et tests de passage au travers des grilles protégeant les prises d'eau	262
6.5. Evaluation quantitative de l'efficacité des exutoires de dévalaison	267
6.6. Conclusions	269
Chapitre 7. Synthèse, discussion et conclusion	273
7.1. La métamorphose en anguille argentée	275
7.2. Le phénomène de migration d'avalaison	286
7.3. La prévision des pics de dévalaison	294
7.4. Effet de la présence d'un obstacle à la dévalaison	296
7.5. Evaluation de l'efficacité des dispositifs d'évitement et de franchissement	297
7.6. Perspectives	300
Références bibliographiques	303
Sommaire détaillé	319
Liste des Figures, photos et tableaux	324
Annexes	337

RESUME

La migration d'avalaison de l'anguille argentée constitue la dernière phase continentale de son cycle biologique. C'est au cours de cette migration que les individus de cette espèce, aujourd'hui menacée, vont se trouver confrontés aux obstacles implantés sur les cours d'eau. Le danger que représente pour ces anguilles la possibilité d'entraînement dans les turbines des centrales hydroélectriques nous amène à réfléchir sur la possibilité de développer des indicateurs permettant d'évaluer la fraction d'anguilles dévalantes, de prévoir les pics de dévalaison par rapport aux facteurs environnementaux et d'étudier des solutions pour l'évitement et le franchissement des obstacles à la dévalaison.

Une caractérisation physio-anatomique et morphologique des stades de transition entre les écophases jaune et argentée mâle et femelle a été réalisée sur un échantillon de plus de mille anguilles provenant de huit sites, répartis sur plusieurs bassins versants en France. Grâce à l'application de méthodes d'analyse de données cinq stades successifs ont été définis chez les femelles et trois chez les mâles, principalement basés sur le développement des gonades, la résorption du tractus digestif et l'augmentation d'hormone gonadotrope dans l'hypophyse (GTH de type 2). Des connaissances fondamentales ont été obtenues sur l'écophysiologie de la phase argentée: notamment la définition des stades d'évolution vers le stade dévalant typique et la cinétique de la métamorphose en anguille argentée. En terme d'application, ces informations nous permettent de proposer des indices permettant d'identifier les stades à partir des seuls critères morphométriques. Dans un deuxième temps, une méthode standard a été développée pour la prise de mesures et l'attribution des anguilles aux stades. Ceci permet de procéder à des suivis de l'évolution de fractions de population d'anguilles ainsi qu'à l'estimation de la proportion de futurs dévalants dans une population en place, la saison de migration donnée. Ces méthodes sont directement applicables dans les suivis mis en place en routine sur le territoire national (RHP et suivi de pêcheries par exemple).

Le phénomène de migration d'avalaison a été étudié à différentes échelles de temps et d'espace à partir de 12 années de données de pêche d'avalaison sur la Loire (44) et trois années d'expérimentations réalisées aux abords d'une microcentrale hydroélectrique sur la Nive (64) : captures journalières d'anguilles au niveau d'un piège d'avalaison, suivi télémétrique et mesure d'activité d'individus en milieu confiné. Le phénomène se déroule à l'automne au moment de la diminution de la photopériode et des plus fortes baisses de température. Les résultats ont permis de dégager la notion de fenêtre environnementale de migration : les anguilles dévalent lors de chute de conductivité et de hausse de turbidité généralement associées à une hausse de débit, ce facteur jouant le rôle de vecteur de migration. L'obscurité s'avère une condition nécessaire au déclenchement et à la persistance du phénomène. En effet, la lumière du jour entraîne des arrêts dans la dévalaison qui peuvent perdurer sur plusieurs jours si la luminosité est trop forte, même en période nocturne. La prévision des épisodes de dévalaison sur des petits cours d'eau ou à des niveaux amonts de grands bassins versant est possible à partir du débit. La dévalaison s'effectue par étapes et ce phénomène est relativement flexible. Ainsi l'étude du comportement des anguilles face à l'obstacle a montré qu'elles sont capables de remonter le courant et de chercher des voies de passage alternatives. Les grilles de protection des turbines des centrales hydroélectriques ont vraisemblablement un effet répulsif sur les anguilles même lorsqu'elles sont physiquement capables de passer au travers. Une réduction de l'espacement des grilles de 3 à 2 cm est toutefois préconisée pour les anguilles de petites tailles (inférieures à 55 cm). Les dispositifs d'évitement doivent toutefois être associés à des systèmes de franchissement comme des exutoires de dévalaison qu'ils soient localisés en surface ou vers le fond, comme cela a été constaté au cours des tests d'efficacité réalisés dans ce travail.

ABSTRACT

The downstream migration of silver eels is the last continental phase of their life cycle. During their migration, individuals of this species, which is now considered as threatened, will be confronted to obstacles implanted on the waterway. The danger represented by possible entrainment in the turbines of hydroelectric power plants leads us to consider ways of developing indices to evaluate quantitatively the fraction of migrants, to predict migration runs in relation to environmental parameters, and to study solutions for the avoidance and safe passage of downstream migrating eels.

A physio-anatomical and morphological characterization of the transitional stages between the yellow and silver phases was achieved: this description was performed on a sample of more than a thousand male and female eels, captured at eight sites distributed on several watersheds in France. Data analysis methods were carried out to define five successive stages for female eels and three for males. These are based on the development of gonads, regression of the digestive tract and increase of pituitary gonadotropin hormone (GTH II). Fundamental knowledge obtained on the eco-physiology of silver eels mainly concerns the definition of each silvering stage up until the typical migrating stage for male and female eels as well as their sequence in time. In terms of application, these results allowed us to build indices based on biometrical measurements, for the identification of the silvering stages. A standard method was then suggested to measure the morphological parameters on the eel and to assign a stage. These results are directly applicable to the quantitative estimation of the fraction of migrants through the surveys, which are routinely done on the French territory (Hydro-biological and Fish Network) as well as through fisheries data.

Downstream migration was studied at different scales in space and time, through the analysis of twelve years of data from a silver eel fishery on the Loire river and through experiments which took place during three years in the vicinity of a hydroelectric power plant on the Nive River: daily trapping of migrating eels, radiotracking of migrants, and measurement of eel activity in closed tanks. Downstream runs occur in autumn, when photoperiod reduces and temperature decreases the most. Results led us to the notion of "environmental migration windows": eels will migrate when there is a fall in conductivity, an increase in turbidity generally associated to a rise in water flow; this parameter operates as a migration vector. Darkness is the necessary condition to the start and persistence of downstream migration. Daylight will induce the eels to stop; these halts can last several days if light conditions are too strong, even during the night. Thus, migration is achieved through several runs. The prediction of downstream runs can be done based on water flow, on small rivers and upstream of large catchments. The behavior of eels is rather flexible as it was observed throughout the behavioral study of eels confronted to an obstacle: they are capable of swimming back against the flow of water and to find alternative ways of passage. The trashrack located in front of the water intakes of the power plant has a repulsive effect on the eels, regardless of the physical possibility for them to pass through it. However, a reduction of the bar spacing from 3 to 2 cm, is recommended for smaller eels (less than 55 cm). Turbine avoidance devices must nevertheless be associated to fish bypasses which can be located either at the surface or bottom of the water column, such as it was observed through efficiency tests performed in this study.

Chapitre 1. INTRODUCTION

Chapitre 1 : Introduction

L'anguille européenne est un poisson migrateur amphihalín, c'est-à-dire qui vit en eau douce mais se reproduit en mer. Son cycle biologique est marqué par deux grandes migrations transocéaniques de 6000 à 8000 km ce qui place l'anguille parmi les poissons migrateurs parcourant les plus grandes distances. Ces incroyables migrations sont liées à son aire de ponte, localisée en mer des Sargasses, au sud-est de la Floride.

L'aire de répartition de l'espèce européenne *Anguilla anguilla* sur le continent est très vaste (Figure 1). Les larves suivent les courants de la dérive Nord Atlantique (Gulf stream) pour rejoindre l'ensemble des façades maritimes européennes, nord africaines que ce soit atlantiques et méditerranéennes, celles de la Manche et de la mer du Nord. Après une phase de colonisation (stade civelle et anguillette) des différents bassins versants, les anguilles présentent une phase de sédentarisation (stade anguille jaune) plus ou moins longue, les futurs géniteurs (stade anguille argentée) regagnent ensuite leur aire de reproduction par une nouvelle migration transocéanique, puis y meurent vraisemblablement ayant épuisé leurs réserves (Elie 1994).

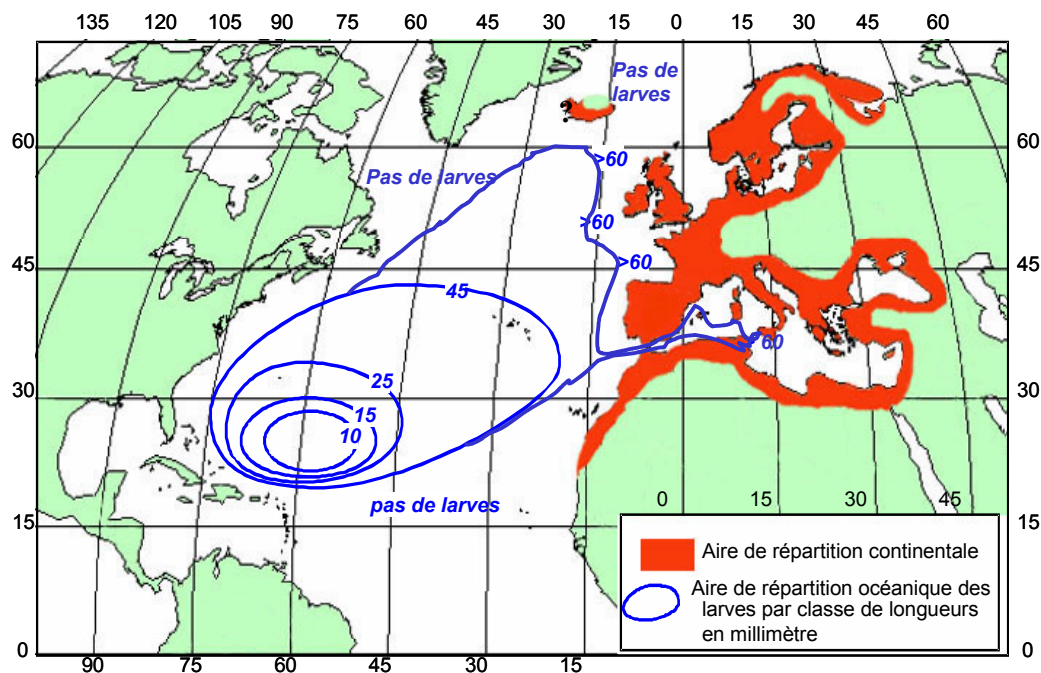


Figure 1 : Aire de répartition de l'anguille européenne adaptée de Germain (1927) pour l'aire continentale et Schmidt (1922) pour la répartition des larves.

L'anguille se distingue aussi par sa présence dans tous les types de milieu aquatique. Elle a su coloniser aussi bien les milieux marécageux et lacustres que les grands cours d'eau ou bien encore les herbiers littoraux ou les estuaires et lagunes. Il n'est pas rare également d'entendre que l'anguille est

capable de ramper sur terre ce qui lui a valu sa réputation notoire notamment issue de sa ressemblance avec le serpent.

1.1. Contexte européen et national (Elie et Guibert, 2001)

En 1997, les observateurs européens du « Working Group on Eel (WGE) » ont mis en évidence sur une période d'une vingtaine d'années et pour différents sites, une importante réduction des indices de recrutement et d'échappement ainsi que ceux de la population en place dans son aire de répartition. Entre les années 1979 et 2000, les indices d'abondance de l'espèce au niveau de son recrutement ont été divisés par dix sur le littoral atlantique français, celui de l'Angleterre, de l'Espagne et certains bassins versants du nord de l'Europe, tel que la Norvège, les Pays-Bas, le Danemark, la Suède ou l'Allemagne ne sont plus alevinés naturellement. L'ensemble des populations existant actuellement dans les bassins versants du Nord européen est entretenu par des alevinages. Au sud de l'aire de répartition, les pays du Magreb ne connaissent plus ou très peu de remontées de civelles ou d'anguillettes sur leurs bassins versants. Tout comme la partie nord, la partie sud de l'aire de répartition se réduit et on observe des diminutions drastiques des remontées de civelles : Mer Noire, Mer Méditerranée, même au niveau des littoraux français et espagnols les moins éloignés de l'arrivée des migrants passant Gibraltar, (Elie 2002).

Ainsi, les spécialistes européens du « Working Group on Eel » considèrent que l'état de cette population est globalement alarmant car l'espèce se situe en dehors des limites biologiques de sécurité. Le caractère international de cette problématique est lié au fait qu'il s'agit d'une espèce ayant une même aire de ponte et une aire de répartition relativement large. Ceci implique donc la mise en place d'une gestion et une coordination internationale où chaque pays doit prendre en charge la gestion d'une partie de l'aire de répartition et le suivi des fractions de populations présentes sur son territoire.

Les préconisations du WGE (1998) portent donc, pour l'instant, sur la mise en place d'un système de surveillance (suivis) du recrutement en civelles et ceci à l'échelle d'unités que sont les grands bassins versants. Ce système de surveillance devrait d'abord être mis en place sur certains bassins versants dans la partie nord de l'Europe avant d'être éventuellement instauré, à la demande de certains chercheurs français, dans la partie sud de l'aire de répartition de l'anguille européenne (Maroc et Tunisie, ...).

En France, zone privilégiée d'accueil de l'anguille, sa situation est préoccupante et cette espèce classée comme vulnérable, est inscrite au livre rouge des espèces menacées depuis 1992 (Elie 1992b).

Chapitre 1 : Introduction

En 1984, le « Groupe National Anguille (GNA) » réalise le premier bilan sur l'espèce au niveau national à la demande du Ministère de l'Environnement, du Ministère de la Recherche et du Ministère de l'Agriculture (Anonyme 1984) et leur a signalé cette situation. Mais jusqu'à aujourd'hui, peu d'actions ont été menées ou mises en place. Le GNA, en 1984, préconisait déjà de rendre transparents les réseaux de commercialisation ainsi que d'améliorer le recueil des informations de captures et le traitement statistique des données de pêche (y compris chez les pêcheurs amateurs, car elles sont quasi-inexistantes) ; le déblocage des axes de migration par la mise en place de passes à civelles et anguillettes ; la mise en place de modèles de fonctionnements de population à l'échelle de bassins versants représentatifs et permettant de réaliser des bilans des entrées (civelles et anguillettes) et des sorties (anguilles argentées) de l'hydrosystème après avoir mesuré les différentes mortalités anthropiques ou naturelles ; l'amélioration des techniques d'âgeage ; l'évaluation de l'effet des parasitoses sur la dynamique des fractions de population ; l'acquisition de connaissances sur la zone de reproduction et enfin, la suppression du statut de nuisible. Depuis 1992, un effort est réalisé au niveau de ces différentes actions.

Même si le statut de l'espèce a changé depuis 1984 et n'est plus considéré comme nuisible, depuis les vingt dernières années, on note seulement la réalisation de quelques travaux sur certains axes de migration (systèmes de franchissement d'obstacles pour la montaison). L'espèce a commencé à être prise en compte dans les politiques publiques et les financements courants. Quelques travaux de biologie ont été réalisés principalement sur l'écophase civelle. Les premières études correspondent à l'acquisition des connaissances nécessaires à la gestion, quelques aspects techniques comme la lecture d'âge, la pérennité de quelques indices d'abondances (Gironde, Adour) ont été abordés, mais qui ne sont pas à la hauteur, ni à la dimension du problème. Cependant, devant la situation dramatique, un sursaut d'intérêt semble voir le jour depuis 3 à 4 ans au niveau national et international (CIEM, EIFAC).

1.2. Objectifs de ce travail

Depuis les années 30 et les premiers essais de maturations artificielles (Fontaine 1936), l'anguille argentée suscite beaucoup d'intérêt car il s'agit là du dernier stade accessible avant la phase marine de reproduction : aucune anguille n'a jamais été capturée dans son aire de reproduction, ni suivie pendant sa migration transatlantique. Bien qu'encore « impubères » lors de leur phase continentale (Elie 1992a; Dufour 1994) les anguilles argentées présentent les premières modifications liées à une préparation à la reproduction. Il s'agit donc de l'écophase privilégiée pour l'étude de l'enclenchement des processus de

Chapitre 1 : Introduction

maturation sexuelle et des essais de reproduction contrôlée et c'est principalement ce qui a motivé les études sur ce stade ces dernières années. La grande majorité des travaux a donc été réalisée en laboratoire et l'écologie des anguilles argentées n'a été que très peu abordée. Inversement, quelques études phénoménologiques ont été menées sur la migration des anguilles argentées en relation avec les facteurs environnementaux mais sans tenir compte de la biologie des individus, ni du comportement de l'anguille avant et pendant sa migration d'avalaison. Du déficit de connaissances de base, il en résulte une absence totale de mesures de gestion relatives à l'écophase argentée.

Mieux comprendre la phase de transition entre le stade jaune et le stade argenté, c'est également étudier la dynamique de la métamorphose : se déroule-t-elle à une certaine période de l'année ? Et cela influe-t-il sur la période de migration ? Une anguille bloquée dans sa migration peut-elle retourner au stade jaune ? Une meilleure connaissance de la phase de métamorphose et des individus composant la fraction dévalante est indispensable pour l'étude du phénomène de migration puisque les trois points sont indissociables.

En terme de gestion, le point essentiel est de pouvoir disposer d'outils permettant de quantifier le flux de géniteurs : c'est-à-dire le développement d'indicateurs permettant un suivi de la fraction argentée dévalante. Etablir un suivi de la fraction dévalante c'est évaluer pour un bassin versant donné, le flux sortant d'anguilles argentées une année donnée ou bien encore estimer le potentiel dévalant en terme d'effectifs avant la période de migration. Pour cela, il faut avant tout pouvoir identifier une anguille dévalante ou potentiellement dévalante par rapport aux stades non migrants (ou qui ne migreront pas durant la saison suivante), sur des critères objectifs et facilement transférables aux gestionnaires. Quels sont les outils dont nous disposons à l'heure actuelle pour identifier une anguille argentée et plus particulièrement un individu physiologiquement prêt à entamer sa migration de reproduction ?

Après avoir effectué « l'état des lieux » des connaissances acquises sur la biologie et l'écologie des anguilles argentées, il s'agira de typer les futurs géniteurs, c'est-à-dire de caractériser le stade argenté et plus particulièrement le stade dévalant à partir duquel les anguilles sont susceptibles de migrer en tenant compte de la variabilité au niveau des différentes caractéristiques physio-anatomiques des anguilles présentes dans le milieu naturel (Figure 2). L'identification des individus argentés basée sur ces paramètres devrait alors permettre de développer un indice « d'argenteure » dans un second temps et de proposer une méthode standard d'identification des stades à partir de critères externes. Troisièmement, le phénomène de migration d'avalaison sera visualisé à différentes échelles de temps et d'espace afin de mieux comprendre non seulement l'influence de facteurs environnementaux sur le déclenchement de la migration mais également le comportement général des anguilles pendant la dévalaison. Ce dernier point donnera lieu à l'étude d'un aspect particulier de la migration, le problème

Chapitre 1 : Introduction

du franchissement et de l'impact des obstacles sur la dévalaison. Enfin, dans une dernière partie, les résultats obtenus sur les différents aspects de la migration des anguilles argentées (métamorphose et comportement migratoire) seront mis en relation afin d'obtenir un schéma global de fonctionnement permettant d'évoquer les possibilités d'intervention en terme de gestion de l'écophase.

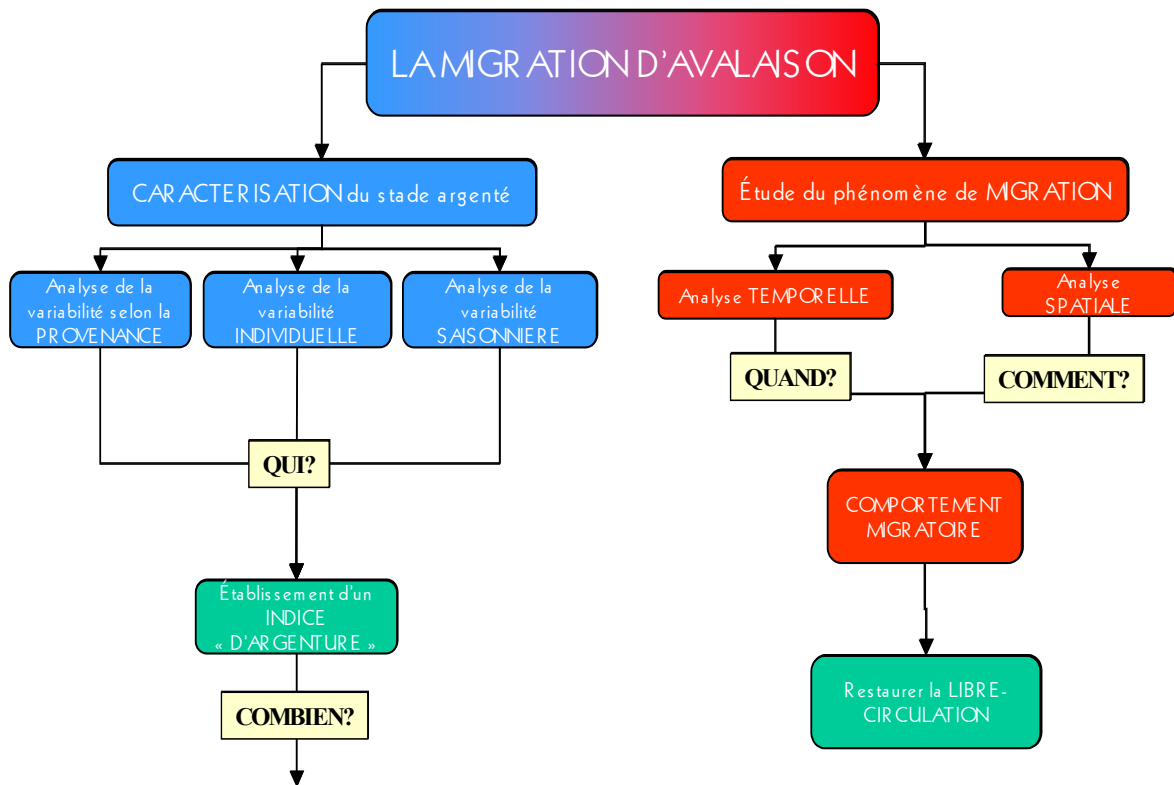


Figure 2 : Schéma conceptuel selon lequel sera abordée l'étude sur la migration d'avalaison de l'anguille argentée.

Chapitre 2. ETAT DES CONNAISSANCES

2.1. Systématique : *Anguilla anguilla* (Linné 1758)

Selon Blache (1973) l'anguille européenne est classée comme suit :

Embranchement :	Vertébrés
Super-classe :	Poissons
Classe :	Osteichthiens
Sous-classe :	Apodes
Ordre :	Anguilliformes
Familles :	Anguillidae
Genre :	<i>Anguilla</i>
Espèce :	<i>anguilla</i>

Le terme anguille vient du latin *anguis*, ce qui signifie serpent. Les anguilles se répartissent en 19 espèces à travers le monde.

2.2. Le cycle biologique

L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) fait partie des grands poissons migrateurs. Elle passe une partie de sa vie dans les eaux douces : rivières, fleuves, lacs et eaux saumâtres des herbiers du littoral, des estuaires, des marais et des lagunes. Pour se reproduire, elle doit impérativement effectuer par deux fois une migration de 6000 km à travers l'Océan Atlantique jusqu'à la Mer des Sargasses où elle finira sa vie. Son cycle biologique long et complexe comprend deux métamorphoses et sept écophases se déroulant dans le milieu marin et continental (Elie 1991; Elie 1992b; Elie 1992a; Elie 1994).

2.2.1. Les écophases marines

Aucune anguille en voie de maturation sexuelle ultime n'a jamais pu être observée en milieu naturel. Depuis l'Antiquité les naturalistes et scientifiques se sont interrogés sur son lieu de reproduction. Jusqu'en 1896, le plus jeune stade d'anguille européenne connu était la civelle. La larve de l'anguille (telle qu'elle est connue actuellement) a une forme tellement différente de celle de l'adulte que jusqu'à l'étude de Grassi et Calandruccio (1896), on pensait qu'il s'agissait d'une espèce différente du nom de *Leptocephalus brevirostris*. Ce n'est qu'au début du 20^{ème} siècle, grâce au travail extraordinaire de

Chapitre 2 : Etat des connaissances

Schmidt, océanographe danois, que le mystère de l'aire de ponte a été en partie élucidé. Suite à des campagnes de recherches pour le Conseil International pour l'Exploration de la Mer entre 1903 et 1921, Schmidt a été le premier à émettre l'hypothèse de la Mer des Sargasses après avoir mesuré la taille de larves leptocéphales échantillonnées dans l'océan atlantique (Schmidt 1922). La carte de répartition des structures en taille (Figure 1) a été réalisée suite aux campagnes de 1920. Il précisera par la suite que la reproduction de *A. anguilla* s'effectue vraisemblablement au printemps et que les civelles qui arrivent sur les côtes européennes ont l'âge de 3 ans. Il s'est avéré bien plus tard que la métamorphose en civelle survenait entre 7 et 11 mois après la reproduction (Lecomte-Finiger et Yahyaoui 1989), mais ce résultat est controversé à l'heure actuelle.

2.2.2. Les écophases continentales

Les larves sont transportées par la dérive Nord-Atlantique (Gulf Stream) jusqu'au plateau continental européen et nord-africain, elles subissent alors leur première métamorphose et deviennent civelles. Le pic d'entrée en estuaire se fait généralement les mois de janvier ou février. La mise en place de la pigmentation mélanique superficielle et profonde marque la transition entre la phase pélagique océanique et le milieu benthique fluvial. Cette pigmentation s'effectue en plusieurs stades, le dernier étant le stade anguilllette (Elie 1979; Elie et al. 1982), dont les gonades ne sont pas différenciées. Ces anguilles vont remonter les cours d'eau pour coloniser différents niveaux du bassin versant.

La phase de colonisation dure de 6 à 8 mois selon les régions et à partir des zones littorales un certain nombre d'individus vont s'arrêter plus tôt et poursuivre leur croissance en eau saumâtre (Elie 1992a) ou en zone marine côtière (Tsukamoto et al. 1998 ; Elfman et al. 2000). Il n'existe à l'heure actuelle aucune information ni sur le déterminisme qui pousse certaines anguilles à remonter les fleuves et d'autres à rester en mer, ni sur la dynamique du phénomène de cette population.

L'anguilllette ayant atteint une vingtaine de centimètres, au moment où l'on commence à distinguer les gonades, on parle alors d'anguille jaune ou verte. Sa couleur est assez variable, avec une teinte brunâtre ou verdâtre sur le dos et plus ou moins jaune sur les flancs et sur le ventre. Ce stade est considéré comme une écophase sédentaire (Bertin 1951; Deelder 1970; Tesch 1979a). En réalité, on observe parfois des déplacements d'anguilles jaunes aussi bien vers l'amont que vers l'aval en particulier pendant les mois d'été (Deelder 1970; Robak 1994; Baras et al. 1998). Le stade jaune correspond à la phase de croissance. L'anguille est un poisson benthique et son régime alimentaire varie selon le milieu dans lequel elle se trouve ; on peut cependant indiquer qu'il est constitué de zoobenthos (larves d'insectes, petits crustacés, mollusques, annélides et petits poissons). Une forte tendance au cannibalisme a été décrite chez cette espèce (Pellegrin et Spillmann 1938). Les anguilles

Chapitre 2 : Etat des connaissances

se nourrissent principalement au printemps et pendant l'été et ne montrent que très peu d'activité en hiver lorsque la température diminue (Westin et Nyman 1979). L'anguille est un poisson lucifuge : c'est principalement la nuit que se fait la recherche de nourriture et leur rythme d'activité est également corrélé au cycle lunaire avec des pics au moment de la nouvelle lune (Adam et Elie 1994). Les anguilles sont sexuellement différenciées à partir d'une longueur d'environ 30 cm (voir Tesch 1979a). Les mâles sont beaucoup plus petits que les femelles et on peut considérer qu'une anguille de plus de 45 cm est une femelle (Colombo et Rossi 1978; Haraldstad et al. 1985; Poole et al. 1990; Voellestad 1992; De Leo et Gatto 1995).

La phase de croissance dure plusieurs années et aussi bien la durée que le taux de croissance diffèrent chez les mâles et les femelles. Les mâles effectuent leur migration de retour en mer plus tôt que les femelles et leur croissance est plus lente (Bertin 1951; Tesch 1979a ; Adam 1997).

2.3. L'anguille argentée et la migration de reproduction

Jusqu'à ce stade l'anguille n'est encore qu'un juvénile. Même si elle est sexuellement différenciée, les gonades sont quasi-inexistantes et non-fonctionnelles. Avant de repartir pour la Mer des Sargasses, l'anguille va effectuer une autre métamorphose, on parle alors d'anguille argentée à cause des teintes métalliques que prend la couleur de sa peau sur la partie ventrale. Cette métamorphose consiste pour chaque individu en des changements physiologiques, anatomiques et morphologiques qui vont anticiper le retour en milieu marin et la vie en eau profonde. L'anguille cesse alors de se nourrir, sa croissance est arrêtée et le système reproducteur se met peu à peu en place (Bertin 1951). Le système reproducteur restera néanmoins non-fonctionnel pendant toute la phase continentale, à cause d'un blocage de la production d'hormone gonadotrope (Dufour 1985). La métamorphose entre le stade jaune et le stade argenté est un phénomène complexe qui sera détaillé à la section 2.4.

En Europe, c'est à l'automne que l'anguille argentée dévale les cours d'eau pour regagner l'océan. Les connaissances sur la phase continentale de la migration d'avalaison seront détaillées ultérieurement (2.5.5). En ce qui concerne la migration marine de reproduction les informations sont très restreintes car aucune anguille adulte n'a jamais été pêchée en plein océan : les anguilles argentées disparaissent après le plateau continental ce qui a amené les chercheurs français à émettre l'hypothèse d'une migration en eau profonde (Dufour et Fontaine 1985; Fontaine 1985; Elie 1994). Plusieurs faits tendent à confirmer cette théorie. Ainsi, la seule photo d'anguille en plein océan a été prise au large des Bahamas, à 2000 m de profondeur par le sous-marin américain Alvin (Robins et al. 1979). Le second

Chapitre 2 : Etat des connaissances

argument en faveur d'une migration en eau profonde a été avancé par Dufour et Fontaine (1985) suite à des expérimentations qui ont consisté à amener un lot d'anguilles argentées femelles à 2000 m de profondeur. Les résultats ont montré que c'est vraisemblablement la pression hydrostatique qui est responsable du déblocage de la fonction gonadotrope. Enfin, l'anguille argentée présente des caractéristiques anatomiques et physiologiques qui apparaissent comme des adaptations à l'eau profonde (Dufour 1994; Elie 1994). Ces changements concernent principalement les pigments rétinien, la structure de la vessie gazeuse et l'épaisseur de sa paroi, le muscle cardiaque, la modification des lobes olfactifs, l'épaisseur de la peau et la sécrétion de mucus et l'allongement de la nageoire pectorale.

Quelques tentatives de suivi en mer par pistage acoustique ont eu lieu (Stasko et Rommel 1974; Tesch 1974b; Tesch 1979b; Westerberg 1979; Westin et Nyman 1979; Tesch 1982; Tesch 1989; Westin 1990; Tesch et al. 1991; Tesch 1992; McCleave et Arnold 1999). Mais la mise en œuvre de telles opérations, comme tout suivi télémétrique, signifie entre autres, des effectifs réduits d'individus marqués, un suivi limité à quelques jours au maximum en fonction de la taille de l'émetteur et une probable influence de la manipulation des anguilles sur leur comportement.

Au niveau de l'estuaire les résultats concernent une utilisation (McCleave et Arnold 1999) ou non (Westerberg 1979; Tesch 1992) des courants de marée par les anguilles pour entrer en zone marine.

Il existe quelques éléments d'information au niveau de la profondeur de nage. En mer, les anguilles se déplaceraient plutôt dans la couche d'eau supérieure : entre 4 m et 14 m dans une colonne d'eau de 18 à 36 m selon Tesch (1992). Bien que la plupart des temps et en zone côtière, les déplacements s'effectuent dans la masse d'eau et plutôt vers la surface, les déplacements verticaux seraient cependant fréquents (Stasko et Rommel 1974) et liés au rythme jour/nuit (Tesch 1979b). Selon Westerberg (1979) les déplacements verticaux seraient un artefact dû au positionnement du bateau d'observation par rapport à l'anguille. Il émet plutôt l'hypothèse selon laquelle l'anguille suivrait la thermocline (dans cette étude elle se situe entre 13 et 14°C) plutôt qu'une profondeur donnée. A un stade plus avancé, les profondeurs de nage semblent plus importantes. Ainsi, des individus dont la maturation a été provoquée artificiellement par injection d'extraits hypophysaires, ont été équipés d'émetteurs ultrasoniques et relâchés au niveau de la mer des Sargasses (Tesch 1982). La profondeur de nage maximale était de 700 m. Cette expérience a été renouvelée sur le plateau continental en mer Méditerranée (Tesch 1989). Les profondeurs de nage étaient en moyenne de 196 m la nuit et 344 m le jour pour un maximum de 700 m au niveau du détroit de Gibraltar.

La plupart des travaux sur les directions préférentielles de nage pour l'anguille européenne, ont été réalisées en mer Baltique soit par des méthodes de marquage-recapture soit par suivi télémétrique (Tesch 1979a). Une fois hors de la mer Baltique les anguilles auraient tendance à se diriger vers le

nord-ouest, c'est-à-dire en direction de la Mer des Sargasses. Ces résultats ont été confirmés par des suivis télémétriques réalisés dans le Golfe de Gascogne, en Mer du Nord et près de la côte espagnole (Tesch 1979b). Cette direction de nage serait relativement constante et sans relation avec à la direction du courant (Tesch 1974b; Tesch et al. 1991) mais initialement stimulée par un gradient de salinité puis dépendrait de facteurs géomagnétiques (Tesch 1974a).

2.4. Importance économique

L'anguille est un poisson très prisé pour sa chair. Elle est exploitée à tous les stades biologiques continentaux et par tous types de pêcheurs (professionnels maritimes et fluviaux, amateurs aux engins et aux filets, amateurs aux lignes). Parmi les 19 espèces présentes à travers le monde, 4 sont exploitées de manière significative. Le montant total de la production mondiale en 1990 avoisinait 120000 tonnes, soit une hausse de 22% par rapport à 1984 et de 16% par rapport à 1987 (Elie 1995). En 1990, l'anguille européenne était la deuxième espèce produite (après l'anguille japonaise) avec 18000 tonnes. A cette époque, six pays se partageaient 80% de la production européenne : l'Italie avec 31% (dont une partie dépend de l'approvisionnement français en anguillettes pour le grossissement) ; puis la France avec 17%, le Danemark avec 14% et 6% pour chacun des trois pays suivants, Suède, Pays-Bas et Grande-Bretagne. L'Allemagne pourtant gros consommateur arrive après.

En France l'anguille, stades civelle et anguille subadulte confondus, est le seul poisson à dégager une balance commerciale positive. Elle est la première espèce exploitée par pêche (en tonnage et en valeur) dans les eaux continentales et 90% de la production européenne provient de la pêche ou d'élevages extensifs (Elie 1995). Par exemple, sur le bassin de la Loire, l'anguille est de loin l'espèce la plus importante pour les pêcheurs professionnels. Elle représente 97% de la valeur de la production des marins-pêcheurs et 62% de celle des pêcheurs fluviaux ; le stade civelle représente une importance particulièrement grande dans ce système.

En 1997, 36000 tonnes ont été commercialisées (tous stades confondus). Quatre produits principaux sont commercialisés : les anguilles vivantes représentant 77% et constituées par des anguilles de tous stades : argentés, jaunes, anguillettes (vivantes) et civelles (vivantes pour les élevages ou l'alevinage et congelées pour la consommation directe) ; les anguilles congelées (16%) ; les anguilles fraîches et réfrigérées (6%) et les anguilles fumées (grosses anguilles argentées supérieures à 500 g : 1%).

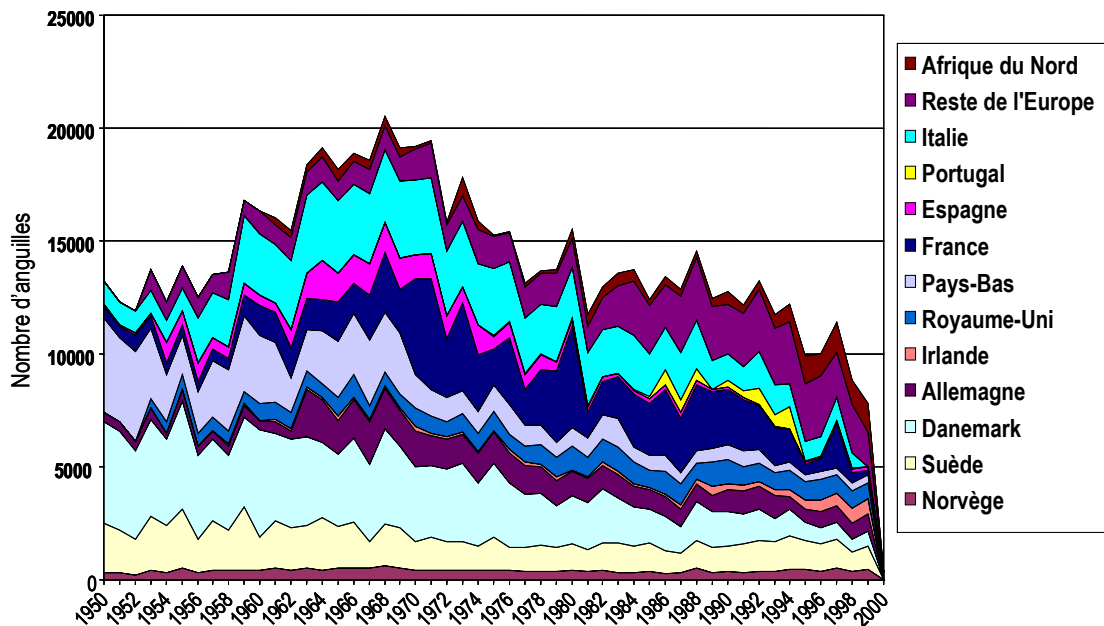


Figure 3 : Évolutions des Captures de l'anguille européenne et nord africaine *Anguilla anguilla* L., d'après le rapport du ICES/EIFAC Working Group on Eels (2001)

Au stade civelle, l'anguille est à l'heure actuelle majoritairement exportée vers l'Asie (18300 tonnes en 1997 : 13600 tonnes au Japon, 1780 tonnes à Taiwan) pour les élevages de grossissement, les prix d'*Anguilla japonica* ayant augmenté de façon excessive pour des raisons de diminution de la ressource (en 1996, le kilo d'anguille japonaise valait 60 000F ou 9147 Euros). Les prix au kilo en Europe se situaient autour de 1600F (244 Euros). L'anguille au stade jaune (sédentaire) est destinée au marché local ou national (Danemark : 1540 tonnes, Italie : 1170 tonnes en 1997). En revanche l'anguille argentée ou anguille d'avalaison est massivement exportée vivante vers la Hollande (2520 tonnes en 1997) ou l'Allemagne (1474 tonnes en 1997) pour y être fumée (Elie 2002).

En ce qui concerne les captures d'anguilles par pêche la tendance est à la baisse depuis les années 70 (Figure 3). A cette époque, les grands pays producteurs étaient l'Italie, la France, les Pays-Bas, l'Allemagne, le Danemark et la Suède. Aujourd'hui les différences entre les pays ont considérablement diminué et les pays auparavant faibles producteurs commencent à exploiter l'anguille (pays du reste de l'Europe et d'Afrique du Nord) (Elie 2002). L'élevage d'anguilles traditionnellement pratiqué en Asie a également considérablement augmenté en Europe (Figure 4) et plus particulièrement en Italie, aux Pays-Bas et au Danemark. La France reste un pays de traditions : captures par pêche et élevage extensif dans les marais littoraux. Seule l'exploitation de la civelle a vu une forte évolution du système de capture (Elie comm. pers.).

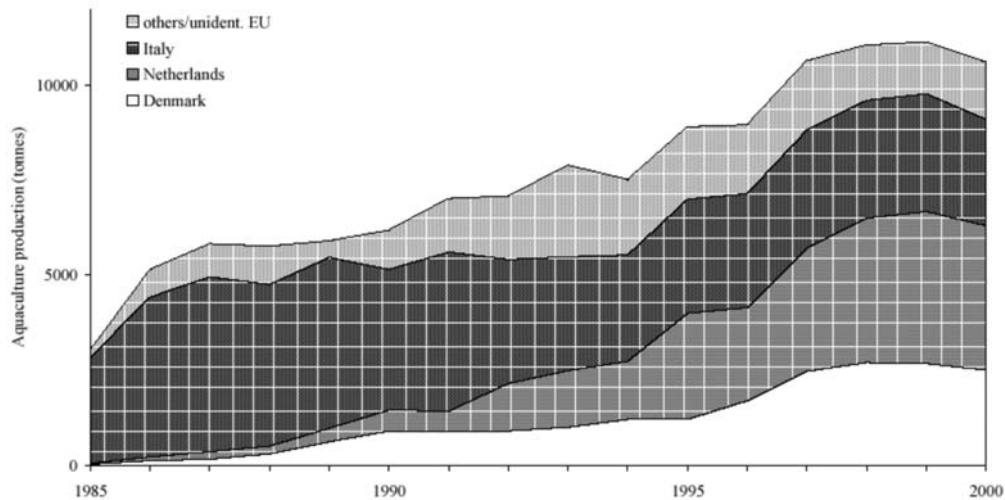


Figure 4 : Evolution de la production aquacole d'anguilles européennes, d'après le rapport du ICES/EIFAC Working Group on Eels (2001)

2.5. « L'argenture » et la migration d'avalaison

2.5.1. Définitions

L'expression « migration d'avalaison » ou « dévalaison » fait référence à l'écophase continentale durant laquelle l'anguille argentée dévale les cours d'eau pour regagner l'océan (migration catadrome) (Elie et Rigaud 1984; Elie 1994). Dans la littérature elle comprend implicitement l'étape essentielle qu'est le début de la métamorphose entre le stade jaune et le stade argenté, lorsque l'animal se transforme pour quitter les eaux continentales. Or il s'agit là d'une étape clé puisque c'est elle qui va permettre le retour en milieu marin et préparer la longue migration transocéanique de 6000 km. Cette transition est parfois désignée sous le nom d'« argenture » (en anglais « silvering ») en référence aux changements de couleurs qui l'accompagnent. Cependant, la métamorphose implique de nombreuses transformations autres que le simple changement de livrée. Comme nous le verrons plus loin, le terme de « smoltification » (métamorphose précédant le retour en mer des jeunes saumons ou smolts) serait plus approprié, mais le fait qu'il s'adresse à des stades juvéniles chez le saumon prête à confusion. Aussi préférons-nous les termes de métamorphose, transformation ou transition du stade jaune au stade argenté. Lorsqu'elle sera utilisée, l'expression « argenture » sera systématiquement mise entre guillemets et désignera ainsi toutes les modifications anatomiques, morphologiques et physiologiques associées.

2.5.2. Les modifications morphologiques et anatomiques

2.5.2.1. Le tégument

Le changement de couleur de l'anguille est la modification la plus apparente. Globalement, l'anguille argentée présente une face dorsale et des nageoires pectorales sombres et une face ventrale blanche avec des reflets métalliques, les deux zones étant délimitées par la ligne latérale (Photo 1). Cette coloration de la peau est caractéristique des organismes pélagiques marins lesquels peuvent ainsi se confondre avec le fond de l'océan vu du dessus et avec la surface de la mer vue de dessous (Denton et Nicol 1966). Vladykov (1955) note une différence entre les anguilles d'Europe et d'Amérique en précisant que ces dernières ont le ventre plus foncé et sont parfois appelées « anguilles noires » par les pêcheurs du Québec. En réalité, comme nous le verrons ultérieurement, les anguilles d'Europe présentent également une importante variation dans leur « livrée de migration ». On observe des individus ayant des robes « intermédiaires », d'une couleur cuivrée ou bronzée avec un contraste plus ou moins évident entre les parties dorsale et abdominale. La pigmentation semble se faire progressivement, car l'on peut observer toutes les nuances de couleurs entre les deux stades (Langon et Dartiguelongue 1997). Ces teintes intermédiaires pourraient refléter les étapes physiologiques (Fontaine 1994).



Photo 1 : Anguille jaune (haut) et anguille argentée (bas).

Les cellules pigmentaires (chromatophores) sont réparties en deux couches, l'une située sous l'épiderme et la seconde entre l'hypoderme et les muscles (Panu 1929; Pankhurst et Lythgoe 1982). Ces cellules peuvent être groupées en trois catégories :

- Les **xanthophores** : ils contiennent les pigments de type caroténoïde et donnent des couleurs jaunes et rougeâtres, leur densité est à peu près équivalente entre les faces dorsale et ventrale.
- Les **mélanophores** : ils sont présents principalement sur le dos et contiennent des pigments bruns ou noirs.
- Les **iridophores** : ils sont responsables de l'aspect argenté car les pigments blancs qu'ils contiennent, les purines (guanines et hypoxanthines) sont de petits cristaux qui reflètent la lumière.

Les changements de coloration au moment de l'argenture ne sont pas dus à une synthèse de nouveaux pigments mais à un changement de densité et à une répartition différente des chromatophores (Panu 1929). Une étude plus récente (Pankhurst et Lythgoe 1982), a montré que la densité des mélanophores était identique entre des anguilles jaunes et des anguilles argentées en voie de maturation sexuelle (ayant subi une maturation artificielle). En revanche, il existe une différence au niveau de la densité des xanthophores des couches profondes, leur nombre étant inférieur chez les anguilles argentées. Les purines totales sont toujours plus concentrées sur le ventre de l'anguille. Leurs proportions relatives sont différentes selon l'endroit du corps : la guanine est plus importante sur le ventre, c'est ce pigment qui va donner la couleur argentée. Chez les anguilles jaunes les purines se trouvent principalement dans la couche profonde, tandis qu'elles sont quasiment toutes au niveau de la couche superficielle au stade argenté (Pankhurst et Lythgoe 1982).

La peau de l'anguille s'épaissit au niveau du derme pendant l'argenture et le nombre de cellules à mucus augmente de façon significative (Bertin 1951; Saglio et al. 1988). Les écailles jusqu'alors peu visibles deviennent plus large et se chevauchent (Pankhurst 1982b).

2.5.2.2. *Les muscles*

Le volume des muscles lents s'accroît chez les anguilles argentées. Il passe d'environ 7% chez les anguilles jaunes à 14% chez des anguilles en maturation provoquée par injection hormonale (Pankhurst 1982a; Eggington 1986). Les muscles des anguilles argentées sont bien plus efficaces en terme de nage que ceux des anguilles jaunes ; ainsi selon Ellerby et collaborateurs (2001) les différences de puissance musculaire entre les deux stades sont impressionnantes et il estime qu'elle est multipliée par 7 chez l'anguille argentée.

2.5.2.3. *Réserves énergétiques*

Chapitre 2 : Etat des connaissances

Les anguilles argentées doivent avoir les réserves énergétiques nécessaires à la longue migration transatlantique. Les lipides constituent les principales réserves d'énergie chez les poissons et en particulier les migrateurs. Chez l'anguille, c'est au moment de la métamorphose en anguille argentée que l'accumulation se fait puisque au stade jaune, la réserve principale est constituée de glycogène (Barni et al. 1985). Une petite partie sera utilisée pour l'élaboration des gonades tandis que la majorité va couvrir les besoins énergétiques requis pour une activité musculaire constante chez l'anguille argentée ; on va donc trouver ces lipides directement au contact du muscle (Fontaine 1975; Pankhurst 1982a; Bergersen et Klemetsen 1988). Des graisses sont également stockées au niveau de l'hypoderme et du foie. Le pourcentage de graisse passe de 8 à 28% entre les stades jaune et argenté (Bergersen et Klemetsen 1988; Larsson et al. 1990). Larsson et ses collaborateurs ont émis l'hypothèse que les lipides accumulés par l'animal pourraient constituer un pré-requis pour la métamorphose. Ainsi, un taux de graisses de 28 % serait la valeur seuil critique pour une « argenture ». Selon Larsen et Dufour (1993), le processus « d'argenture » ne serait pas déclenché par la synthèse lipidique en elle-même mais il y aurait simplement une corrélation entre ces phénomènes : en effet, certains individus argentés présentent des taux inférieurs à 28 % et réciproquement pour les anguilles jaunes. En tous les cas, si le taux de lipides joue un rôle il ne s'agit pas de l'unique facteur mis en jeu dans le déclenchement de la métamorphose.

2.5.2.4. *Organes sensoriels*

De façon générale, l'augmentation de l'ensemble des organes sensoriels (nombre ou volume) indique que l'anguille va interagir avec le milieu extérieur de façon plus importante (et probablement percevoir différents types de signaux externes).

Les yeux

La taille et la structure de l'œil vont changer pendant la métamorphose. Le volume et par conséquent la surface de l'œil en contact avec l'extérieur, vont considérablement augmenter (Bertin 1951; Stramke 1972; Pankhurst 1982c). Pankhurst (1982c) a montré sur des anguilles ayant subi une maturation artificielle, que le diamètre oculaire peut constituer un indice de maturité sexuelle chez les femelles. Il propose un indice oculaire calculé à partir des diamètres horizontal et vertical de l'œil pondérés par la longueur totale de l'individu. Cet indice est corrélé au diamètre ovocytaire. Pour lui, une anguille d'indice supérieur à 6,5 est « en voie de maturation sexuelle » avec des ovocytes de diamètre supérieur à 0,10 mm. Chez les mâles, la surface oculaire augmente également avec le développement des gonades (Boëtius et Boëtius 1967; Boëtius et Larsen 1991), toutefois la corrélation existe

Chapitre 2 : Etat des connaissances

uniquement après maturation artificielle car en phase continentale, les gonades mâles sont trop peu développées pour montrer une quelconque corrélation avec l'indice oculaire (Pankhurst 1982c).

L'accroissement de la surface va s'accompagner d'une augmentation des cellules en bâtonnets et d'une apparente diminution des cônes liée en fait à l'accroissement de la surface rétinienne (Pankhurst 1982c). Ceci apparaît à nouveau comme une adaptation à la vie en eau profonde, car l'absence de cône (photorécepteurs permettant de voir les couleurs) est fréquente chez les poissons des grands fonds (Locket 1975; Pankhurst et Lythgoe 1983). Avant même d'avoir atteint l'océan, l'œil prend une teinte dorée correspondant à un changement des pigments rétiniens : porphyrine et rhodopsine chez les anguilles jaunes et chrysopsine chez les anguilles argentées (Carlisle et Denton 1959; Es-Souni et Ali 1986). L'absorption maximale du pigment (λ_{max}) est décalée vers les courtes longueurs d'onde, ce qui est également typique des poissons des grands fonds (Beatty 1975; Partridge et al. 1989; Wood et Partridge 1993; Andjus et al. 1998). L'augmentation de la taille de la pupille rend l'œil des anguilles argentées bien plus efficace au niveau de l'absorption de lumière (Carlisle et Denton 1959).

La ligne latérale

La ligne latérale est un organe sensoriel important permettant aux poissons de détecter les courants et par conséquent d'appréhender leur environnement proche : évitement d'obstacle, capture de proie ou évitement de prédateurs et comportement d'agrégation en bancs (Evans 1993). Au moment de la métamorphose, cet organe va devenir bien visible traduisant l'augmentation des cellules sensorielles (Zacchei et Tavolaro 1988).

L'olfaction

Ce sens est particulièrement bien développé chez l'anguille. Chez la plupart des poissons d'eau douce, l'aire de l'olfaction constitue entre 14 et 140% de la surface rétinienne ; chez l'anguille cette proportion atteint 623% (Teichmann 1954 ; dans Tesch 1979a). En ce qui concerne l'olfaction, Pankhurst et Lythgoe (1983) et Sorensen et Pankhurst (1988) ont montré, chez des anguilles femelles et mâles après maturation artificielle, que les cellules olfactives ainsi que les cellules à mucus associées subissent une dégénérescence. Toutefois, ceci se produirait uniquement en phase de maturation sexuelle c'est-à-dire pendant la phase de marine de migration. On peut penser que cette fonction utilisée entre autres pour la recherche de nourriture, sera moins mise à contribution lors du retour en Mer des Sargasses.

2.5.2.5. Appareil digestif

Chapitre 2 : Etat des connaissances

Au moment de la métamorphose l'anguille cesse de se nourrir (en août selon Bertin 1951) et ce jusqu'à la reproduction. Le tractus digestif subit une véritable dégénérescence et son poids diminue sensiblement au moment de la métamorphose (Bertin 1951; Pankhurst et Sorensen 1984; Marchelidon et al. 1999; Durif et al. 2000a) et en particulier lors de la maturation sexuelle (Pankhurst et Sorensen 1984; Dollerup et Graver 1985). On assiste d'abord à un raccourcissement de l'intestin et à une diminution de l'épaisseur de la paroi. Cette dégénérescence du tube digestif ne serait pas une conséquence du jeûne mais bien une des caractéristiques du passage au stade argenté (Pankhurst et Sorensen 1984). Cet état est réversible (même après une maturation sexuelle complète) car le tractus digestif peut se régénérer si les anguilles sont alimentées à nouveau (Dollerup et Graver 1985; Le Belle et Fontaine 1987). Malgré la dégénérescence du tube digestif, son rôle au niveau de l'osmorégulation est maintenu (Rankin et Elie, comm. pers.).

Comme nous l'avons vu précédemment (paragraphe 2.5.2.3), le foie va accumuler des lipides. Au stade argenté, on assiste à la mise en place des structures qui vont permettre à l'œuf d'accumuler des réserves vitellines. Les réserves lipidiques seront utilisées pour la synthèse de vitellogénine (protéine de l'œuf nécessaire au développement de l'embryon). Seule l'anguille argentée présente des cellules hépatiques capables d'être stimulées pour cette synthèse via des récepteurs à œstradiol (Burzawa-Gérard et al. 1994).

2.5.2.6. La vessie gazeuse

Les tissus de la plupart des poissons ont une densité supérieure à celle de l'eau et le poisson a donc tendance à « couler ». Une des fonctions de la vessie gazeuse est de diminuer cette densité par sécrétion et réabsorption de gaz ; le poisson va ainsi pouvoir ajuster sa flottabilité. La capacité de sécrétion chez l'anguille argentée est bien plus importante que chez l'anguille jaune. Ceci est dû au développement important à ce stade des capillaires du *rete mirabile* avec une augmentation au niveau de leur diamètre et de leur longueur, (Kleckner 1980a; Yamada et al. 2000). On observe également un dépôt de guanine au niveau de la paroi de la vessie et un épaissement de cette dernière (Bertin 1951), ce qui réduirait les pertes par diffusions gazeuses à travers la paroi (Kleckner 1980b). Ces modifications correspondent aussi à une adaptation à la vie en eau profonde.

2.5.2.7. Le système osmorégulateur

L'anguille est un poisson euryhalin, elle est capable de supporter des variations importantes et même rapides de salinité. Le passage immédiat de l'eau douce à l'eau de mer provoque une perte d'eau et donc une augmentation de la concentration ionique sanguine. Le rééquilibrage osmotique va

Chapitre 2 : Etat des connaissances

se faire par réabsorption d'eau surtout au niveau de l'intestin. Le poisson a besoin de boire. Les ions sont éliminés au niveau de l'intestin, des reins et des branchies.

Quel que soit le stade, jaune ou argentée, l'anguille s'adapte rapidement à l'eau de mer (Dufour et Rankin, comm. pers.). Contrairement au saumon, l'anguille au stade jaune ou argenté, peut être transférée aisément en eau salée ce qui n'entraîne en aucun cas la mort de l'individu. L'adaptation à l'eau de mer n'est donc pas un changement déterminant de la métamorphose en anguille argentée. Néanmoins, selon certains auteurs, le rééquilibrage chez l'anguille jaune placée en eau salée se ferait beaucoup moins rapidement (Boucher-Firly et Fontaine 1933). Quoiqu'il en soit, ces mécanismes d'adaptation à l'eau de mer sont déjà en place chez l'anguille argentée bien avant son arrivée en eau salée. A ce stade, l'anguille ne se nourrissant plus, va avoir un déficit en sels entraînant une déminéralisation progressive de l'organisme tant qu'elle restera en eau douce (Fontaine 1975 ; Dutil et al. 1987; Lecomte-Finiger 1990). Elle n'est donc plus adaptée à vivre en eau douce ; cette déminéralisation pourrait être un des facteurs déclenchant la migration vers les eaux marines (Fontaine 1985). Le mucus, plus abondant ainsi que l'augmentation de l'épaisseur du tégument chez les anguilles argentées peuvent être interprétés comme une adaptation à l'eau de mer puisqu'ils constituent des barrières aux échanges osmotiques (Fontaine 1975).

2.5.2.8. *Gonades*

Les anguilles sont sexuellement différenciées lorsqu'elles ont atteint entre 20 et 30 cm (Bertin 1951; Colombo et al. 1984). Beullens et al. (1997) ont maintenu des anguilles en captivité depuis le stade civelle : ils ont observé une différenciation sexuelle au bout de deux ans de captivité. Toutefois, il est possible que la captivité déforme la réponse du développement des gonades comme c'est parfois le cas au niveau des élevages (Elie comm. pers.). Chez les mâles la différenciation survient parallèlement à la métamorphose en anguille argentée tandis que les gonades femelles sont différenciées bien avant la métamorphose (Colombo et al. 1984).

Le poids des gonades augmente nettement chez les femelles au moment de « l'argenteure ». Le rapport gonadosomatique (RGS : poids des gonades pondéré par le poids total) pour une anguille argentée serait supérieur à 1% et de l'ordre de 0,5% chez les anguilles jaunes (Fontaine et Callamand 1941; Fontaine 1994; Beullens et al. 1997; Marchelidon et al. 1999; Durif et al. 2000a) ce qui reste très faible par rapport aux RGS de 50 % qu'elles peuvent atteindre après maturation artificielle (Fontaine et al. 1964).

Les gonades ne sont pas fonctionnelles lorsque l'anguille argentée entame sa migration d'avalaison. L'anguille reste immature pendant son séjour continental et on ne peut donc pas parler d'anguille adulte

(Dufour 1994) mais subadulte (Elie 1994). Ce fait est dû à un blocage de la fonction gonadotrope (Dufour 1985 ; Fontaine et Dufour 1991; Dufour 1994) et le déblocage de cette fonction n'interviendrait, selon Dufour et Fontaine (1985), que sous l'effet de la pression hydrostatique lors de la migration transocéanique de reproduction.

2.5.3. Endocrinologie de « l'argenture »

Nous l'avons vu à la section précédente, « l'argenture » constitue bien une métamorphose tant les modifications sont importantes et touchent l'ensemble des fonctions de l'anguille. Le système neuroendocrinien régule le déroulement des modifications. Le changement majeur au moment de la métamorphose en anguille argentée est le passage d'une phase de croissance à une phase de maturation pour la reproduction finale. Comme cela a déjà été précisé les gonades ne se développeront réellement, qu'une fois l'animal en mer.

La métamorphose chez les poissons met en jeu des changements dans les sécrétions de différentes hormones parmi lesquelles les hormones thyroïdiennes paraissent prendre une place prépondérante à côté des corticostéroïdes. « L'argenture » de l'anguille a souvent été comparée à la smoltification des salmonidés migrateurs amphihalins par le fait qu'il s'agit d'une transformation préalable à une migration vers la mer. Les changements morphologiques rappellent ceux des anguilles avec une prise de couleur argentée. Cependant chez les salmonidés, il s'agit d'une dévalaison de juvéniles (smolts) et les principales modifications concernent non pas le système reproducteur, mais le système osmorégulateur et permettront au poisson de vivre en milieu salé. Le développement de la tolérance à la salinité a été largement étudié chez les smolts. Les modifications d'activité de transports ioniques branchiaux qui accompagnent la smoltification peuvent être mises directement en relation avec une sécrétion de cortisol. Les hormones impliquées sont principalement les hormones thyroïdiennes. Par analogie les premiers travaux sur « l'argenture » de l'anguille ont été menés sur ces hormones et leur rôle dans les changements au niveau du système osmorégulateur.

La thyroïde de l'anguille argentée serait effectivement, selon des critères histologiques, plus active que chez l'anguille jaune (Callamand et Fontaine 1942). La production d'hormones thyroïdiennes induirait chez l'anguille une hyper-activité motrice au moment du départ en migration. Les anecdotes sont nombreuses concernant la forte agitation des anguilles argentées juste avant leur départ en migration. A ce stade, les anguilles maintenues en captivité cherchent vivement à s'échapper hors des aquariums. Certains pêcheurs conservent même quelques anguilles captives pour observer leur comportement et prévoir ainsi les nuits de dévalaison (Fontaine 1975). Cette hyper-agitation des anguilles argentées serait due à une hyperthyroïdie qui pourrait les pousser à utiliser les voies terrestres

Chapitre 2 : Etat des connaissances

pour sortir des mares ou des étangs pareillement aux larves aquatiques se métamorphosant en adultes amphibiens (Fontaine 1975). Un pic d'hormone thyroïdienne T4 surviendrait au moment de « l'argenture » comme chez les salmonidés (Hoar 1988; Marchelidon et al. 1999).

La corticotropine (ACTH), produite par l'hypophyse, agit sur la glande surrénale pour la synthèse des corticostéroïdes. Au moment de la transition jaune-argentée, les cellules surrénales se développent et le taux de cortisol augmente dans le sang (Leloup-Hatey 1964). Le cortisol serait responsable de l'apparition de la couleur argentée et de l'adaptation du système osmorégulateur à l'eau de mer (Epstein et al. 1971). L'absorption de l'eau au niveau de l'intestin et de la vessie augmente (Utida et al. 1972). Enfin, le cortisol joue probablement un rôle au niveau de la mobilisation des graisses chez l'anguille argentée au moment du jeûne par dégradation des lipides en protéines et glucides (Fontaine 1975).

Les modifications que nous avons évoquées aux paragraphes précédents sont « anecdotiques » par rapport à toute la mise en place des structures liées à la future reproduction.

Chez tous les Vertébrés, le développement et l'activité des gonades sont sous le contrôle positif des hormones gonadotropes (GTH) sécrétées par l'hypophyse. En réponse à cette stimulation les gonades vont produire des gamètes et les hormones stéroïdes sexuelles ; lesquelles vont à leur tour stimuler les organes impliqués dans la fonction de reproduction (Dufour 1994). C'est à ce niveau que l'on peut induire la maturation sexuelle chez les femelles par administration d'extraits hypophysaires de Carpe ou de Saumon et d'hCG (hormone gonadotrope d'origine placentaire) chez les mâles. C'est ainsi, que vont être mises en place les structures qui vont permettre à l'œuf d'accumuler des réserves vitellines. La vitellogénine est synthétisée par le foie. Seule l'anguille argentée présente des cellules hépatiques capables d'être stimulées pour cette synthèse via des récepteurs à œstradiol et l'anguille jaune peut être considérée comme un témoin de « état zéro » de la vitellogenèse (Burzawa-Gérard et al. 1994). L'anguille argentée possède également les structures et processus ovocytaires qui vont permettre l'endocytose de la vitellogénine.

Chez l'anguille jaune la fonction gonadotrope est totalement inactive, tandis que chez l'anguille argentée des taux circulants en GTH (très bas) indiquent une faible activité (Dufour et al. 1983a; Dufour et al. 1983b; Durif et al. 2000a). C'est le cerveau qui contrôle la production de GTH de l'hypophyse par l'intermédiaire de neurohormones sécrétées par des neurones localisés dans l'hypothalamus. Leur activation ou inactivation peut dépendre de l'état de développement de l'animal (âge, croissance, métabolisme...) et des facteurs environnementaux. Le blocage de la fonction gonadotrope de l'anguille en phase continentale est dû à une production insuffisante de la neurohormone GnRH et à une inhibition par la dopamine empêchant la production de GTH (Dufour et al. 1991). Au stade jaune, il

Chapitre 2 : Etat des connaissances

semblerait que le blocage soit renforcé puisque les gonades elles-mêmes ne répondent pas à la stimulation hypophysaire par la GTH (Lopez et Fontaine 1990). Des traitements combinés d'agoniste de la GnRH et de bloquants des récepteurs dopaminergiques ont non seulement entraîné une augmentation significative des taux hypophysaires de GTH, mais également une forte agitation motrice des individus traités qui « rappelait le comportement d'anguilles argentées aux périodes aiguës d'avalaison » (Dufour et al. 1991).

Les facteurs environnementaux stimulant la fonction de reproduction sont rencontrés par l'anguille lors de sa migration marine de reproduction puisque la déficience en GnRH est maintenue tant que l'anguille se trouve en milieu continental (Dufour 1994). La pression hydrostatique a très certainement un rôle dans le déblocage de la fonction gonadotrope en agissant sur les neurohormones du cerveau et il s'agit là du seul facteur externe qui semble avoir une influence sur la production de GTH et d'hormone stéroïde sexuelle, l'œstradiol (Dufour et Fontaine 1985). Dufour (1994) signale qu'à elle seule la pression n'est pas suffisante pour induire la maturation sexuelle car le développement des gonades reste très limité, même après 3 mois d'immersion à 800 mètres. Cependant, Elie (1994) pense qu'il faut des immersions à de plus grandes profondeurs (2000 m correspondant à l'isobathe de la plaine transocéanique) pour déclencher la maturation sexuelle.

L'hormone de croissance (Growth Hormone : GH), autre hormone hypophysaire, est impliquée au premier chef dans la croissance pondérale liée au développement de tous les organes et tissus du jeune animal. Toutefois, elle n'agit pas sur un système cellulaire cible particulier et joue un rôle au niveau de plusieurs processus physiologiques parmi lesquels la reproduction et l'osmorégulation via la production d'hormones thyroïdiennes (Evans 1993). Son action est modulée par les facteurs de croissance IGF (Insulin-like Growth Factor). Elle aurait une action stimulante sur les récepteurs hépatiques de l'œstradiol (Messaouri-Deboun et al. 1991). Ces récepteurs seraient alors en mesure d'induire la vitellogenèse après fixation du ligand. La GH contrôle également la sécrétion du facteur de croissance IGF-I (produit par le foie). L'influence de ce dernier sur l'éventuelle activation de la puberté a été étudiée chez l'anguille (Huang et al. 1998). L'IGF-I exercerait un contrôle négatif sur la croissance de l'animal en inhibant la sécrétion de GH par l'hypophyse et déclencherait la maturation sexuelle en activant la sécrétion de GTH (Figure 5). L'œstradiol et la testostérone agissent à leur tour sur la GH et la GTH, en amplifiant l'activité de l'axe gonadotrope (stimulation de la production de GTH) et en ralentissant la croissance (inhibition de la GH). L'IGF-I serait alors une sorte d'interrupteur entre la phase de croissance et le déclenchement de la puberté.

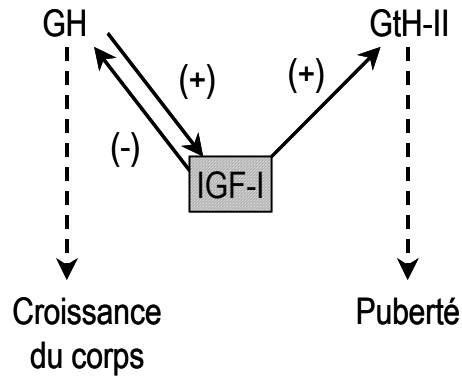


Figure 5 : Schéma représentant le facteur IGF-I comme le lien entre le développement corporel et l'induction de la puberté, d'après Huang et al. (1998). La GH n'a pas d'action directe sur le GtH. Les flèches pleines représentent les contrôles directs entre l'IGF-I et les hormones hypophysaires. Les flèches en pointillés représentent les effets physiologiques.

Une forte augmentation de la GH peut également refléter une situation critique chez l'anguille. Ainsi, le jeûne prolongé induit une forte augmentation du taux de GH (Marchelidon et al. 1996 ; Olivereau et Olivereau 1997).

Concernant les mécanismes endocriniens déclenchant la métamorphose en anguille argentée, les travaux sont très peu nombreux. Huang et al. (2001) ont montré que l'injection de testostérone et de cortisol sur l'anguille jaune entraînait l'apparition de caractéristiques typiques du stade argenté : une argenture de la peau (au sens de la couleur), une augmentation de la surface oculaire, de l'indice hépato-somatique (poids du foie pondéré par le poids total) et une diminution du poids du tractus digestif. L'action combinée de ces hormones semble être responsable du déclenchement de « l'argenture ». Des résultats similaires ont été obtenus pour une autre espèce, *Anguilla australis* : Rohr et al. (2001) ont inséré des implants libérant de la testostérone ; six semaines après l'implantation, les anguilles auparavant jaunes, présentaient une augmentation de la surface oculaire, des nageoires sombres, un derme plus épais, un foie et des gonades plus développées.

Tableau 1 : Longueurs (cm) et âges à l'argenture issus de la littérature pour *A. anguilla* et *A. rostrata*.

N°	Références	Longueur (cm)		Âge (ans)		Détermination du sexe	Effectifs	Individus dévalants	Type de données/engin de pêche	Lieu
		Femelles	Mâles	Femelles	Mâles					
1	(Hurley 1972)	83-92		8-14		Taille	36	Oui	Expérimentale : marquage-recapture / hoopnets or setlines	Lac Ontario (Canada)
2	(Bouillon et Haedrich 1985)	57-93		9-18		Taille	<100	Oui	Expérimentale / verveux	Terre-Neuve
3	(Krueger et Oliveira 1997)	35-93	26-41			Observation des gonades	1824	Oui	Expérimentale / barrel traps, verveux	Rhode Island (E.U.)
4	(Helfman et al. 1987)	59	35-41	5	3-6	Histologie	9	Non	Pêche / piège	Géorgie (E.U.)
5	(Bianchini et al. 1983)	45-76	28-37			Observation des gonades	1500	Oui	Expérimentale / verveux	Rhode Island (E.U.)
6	(Voellestad et Jonsson 1986)	39-106	32,5-45	4-15	3-7	Observation des gonades	300-600	Oui	Expérimentale / wolf trap	Norvège
7	(Svedäng et al. 1996)	46-101		7-29		Observation des gonades	<100	?	Expérimentale et pêcheries / piège, verveux	Suède
8	(Frost 1945b; Frost 1945a)	46-96	35-43	9-19	7-11	Observation des gonades	1400	Oui	Pêcherie	Irlande
9	(Moriarty 1990)	45-99	39-44	8-30	5-15		Grand	Oui	Pêcherie	Irlande
10	(Poole et Reynolds 1996)	40,5-93	29-46	8-57	10-33	Observation des gonades	>5000	Oui	Expérimentale / piège	Irlande
11	(Dufour et Marchelidon 1996)	50-75	35-45	8-11	4-7	Observation des gonades	120	Non	Expérimentale et pêcheries / verveux	Lac de Grand-Lieu (France)
12	(Lobon-Cervia et Carrascal 1992)		28-35			Taille	50	Non	Expérimentale / pêche électrique	Espagne
13	(Rossi 1976)	39-100	36-54	3-14	1-9	Observation des gonades	220-593	Oui	Pêcheries	Adriatique nord (Italie)
14	(Rossi et Villani 1980)	51-73	33-52	1,5-7,5	1,5-7,5	Observation des gonades	≈340	Non	Pêcheries	Adriatique sud (Italie)
15	(De Leo et Gatto 1995)	46-89	30-45	4-15		Taille	1493	Oui	Pêcheries	Adriatique nord (Italie)
16	(Beullens et al. 1997b)	53-79,5	35-58	3-4	2-3 ^b	Histologie	235	Non	Expérimentales, en laboratoire	
17	(Bertin, 1951) ^a	37-100 et plus	24-51	10-18	8-14					
18	(Lecomte-Finiger 1990) ^a	45-55	35-42	3,4-12,3	2,5-9,1					
19	(Tesch 1979a) ^a	37-130	29-45	6-13	4-9					

^a Synthèses bibliographiques

^b Individus indifférenciés

2.5.4. Taille, poids et âge à « l'argenture »

Nous avons comparé quelques données issues de la littérature concernant les longueurs, poids et âges des anguilles « argentées » selon les différents auteurs. **Les techniques d'échantillonnage, la provenance des données, les différentes méthodes d'estimation de l'âge, du sexe des individus ainsi que les mesures en elles-mêmes constituent des sources de variabilité non-négligeables dans les observations et mesures, rendant parfois difficile la comparaison des divers travaux.** D'autre part, la dénomination « anguille argentée » n'est pas toujours très claire dans la littérature examinée ; les auteurs ne donnent pas toujours d'indication sur le fait qu'il s'agit d'individus en migration d'avalaison ou seulement d'anguilles de couleur argentée ? Certains auteurs considèrent les pics de dévalaison réelle, d'autres ne précisent pas leur critère de choix des anguilles argentées (couleur, exophtalmie) ou s'il s'agit d'anguilles argentées « sédentaires » ou en migration d'avalaison y compris dans les travaux récents. Nous avons cependant rassemblé ces informations pour les publications auxquelles nous avons fait référence dans le Tableau 1 ceci afin d'avoir une base de réflexions dans le cadre des travaux que nous avons menés sur cette écophase particulièrement importante.

2.5.4.1. Longueur

Les anguilles sont argentées ou dévalent pour des longueurs très différentes, allant de 25 cm jusqu'à un mètre et plus, les plus petits individus argentés ayant été capturés dans des localités méridionales (Bertin, 1951, Lobon-Cervia et Carrascal, 1992). Cette variabilité est nettement plus importante chez les femelles et il ne semble pas y avoir de véritable longueur à « l'argenture » (Figure 6). La variabilité dans les longueurs n'est sans doute pas uniquement due à la variabilité individuelle observée habituellement dans la nature. Elle est liée d'une part à la méthodologie employée (engin de pêche et effectif considéré, méthode détermination du stade) mais aussi à la localisation géographique des différentes populations étudiées.

En effet, les résultats sur la taille des anguilles argentées obtenus à partir de données de la pêche professionnelle présentent les valeurs seuils les plus élevées, tandis que les auteurs ayant effectué des collectes expérimentales obtiennent des longueurs à l'argenture plus faibles : Ainsi, Moriarty (1990) fait-il un bilan sur les pêches effectuées entre 1965 et 1988 sur la rivière Shannon en Irlande ; il constate que les mâles argentés sont compris entre 39 et 44 cm. Or, Poole et Reynolds (1996) ont échantillonné une population d'anguilles non-exploitée à l'ouest de l'Irlande, et ont mesuré des longueurs minimales inférieures de 10 cm à celles de Moriarty. Ils précisent que la pêcherie professionnelle en Europe

Chapitre 2 : Etat des connaissances

sélectionne fortement les plus grosses femelles et concluent que leurs travaux ne sont directement comparables qu'à ceux de Voellestad et Jonsson (1986).

Les données de dévalaison réelles, c'est-à-dire traitant d'individus en pleine migration, comportent les longueurs les plus importantes, en ce qui concerne les femelles. Les anguilles argentées étudiées par Helfman et al. (1987) ont été capturées dans des pièges appâtés, il ne s'agit donc probablement pas d'individus en migration même s'ils présentaient une livrée argentée.

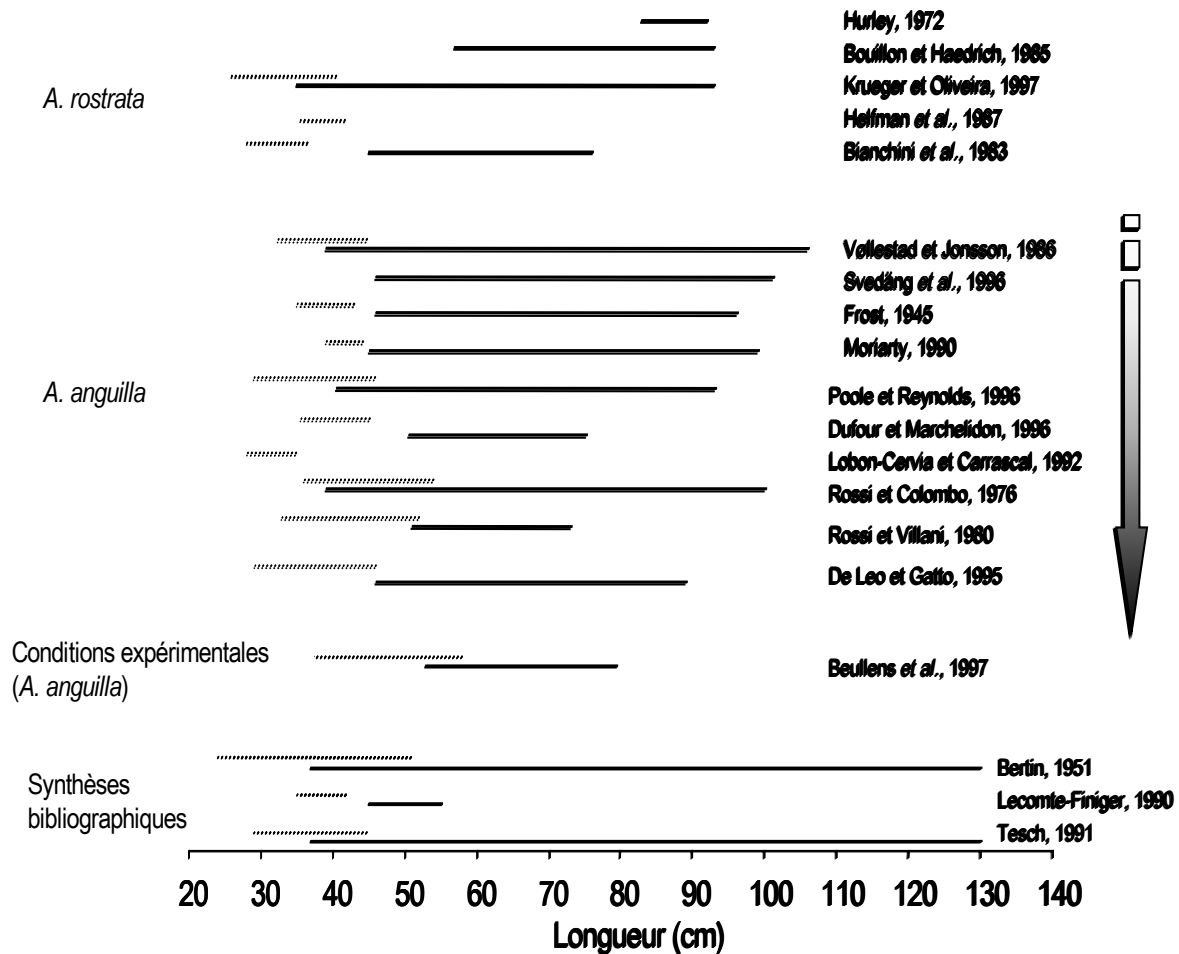


Figure 6 : Longueurs à « l'argenture » issues de la littérature. Les anguilles mâles sont représentées en pointillés et les femelles en traits pleins. Les valeurs ainsi que les sites d'étude sont regroupés dans le tableau 1. Les données ont été ordonnées selon un gradient nord-sud (indiqué par la flèche) en ce qui concerne l'anguille européenne (*A. anguilla*).

La longueur à l'argenture dépend également du sexe de l'individu. Les femelles s'argentent à des longueurs supérieures aux mâles. Ce dimorphisme sexuel est assez bien marqué, la zone d'incertitude dépassant rarement une dizaine de centimètres. Elle se situe grossièrement entre 35 et 45 cm. Tesch (1991) avait observé les mêmes valeurs limites et considère qu'une anguille jaune de plus de 45 cm est

Chapitre 2 : Etat des connaissances

une femelle. C'est également le cas chez les anguilles d'Amérique et japonaises (Tesch 1979a). Sur la Figure 6, on constate que la zone limite est décalée vers la droite pour les données de Beullens et al. (1997) avec des longueurs limites beaucoup plus élevées : entre 53 et 58 cm. Ces derniers ont suivi la croissance en laboratoire, d'environ 350 individus du stade civelle jusqu'au stade argenté (235 individus). Ils concluent que « l'argenture » en conditions expérimentales se met en place pour des longueurs plus élevées que dans la nature, par comparaison avec les données de Voellestad et Jonsson (1986). Toutefois, d'après la Figure 6, les longueurs minimales des anguilles argentées femelles observées par ces derniers auteurs sont tout à fait comparables à celles des populations des lagunes d'Italie (Rossi et Villani, 1980 ; Rossi et Colombo, 1976) et du lac de Grand-Lieu (Dufour et Marchelidon, 1996). Or ces localités correspondent à des zones de forte production en terme de source de nourriture, même si les lagunes italiennes ont des fractions de population issues d'alevinage sous la forme d'anguillettes en particulier en provenance des lagunes méditerranéennes françaises. Cependant, il est fort probable que la longueur à la métamorphose dépende des conditions dans lesquelles l'animal vit : « l'argenture » se produirait à des longueurs plus importantes lorsque les conditions de croissance sont favorables (température élevée, nourriture abondante).

Tableau 2 : Coefficients de variations (C.V.) calculés à partir des données (longueurs des individus) de Bianchini et al., 1983. Les auteurs ont capturé des anguilles argentées (*A. rostrata*) dans quatre rivières de Rhode Island (USA). Les C.V. sont beaucoup plus importants (au moins deux fois plus élevés chez les femelles que chez les mâles).

Lieu	Mâles	Femelles
Annaquateck	7%	29 %
Gilbert Stuart	7%	18%
Pawcatuck	5%	10%
Wakefield	6%	14%

La variabilité dans les longueurs à « l'argenture » est considérable : entre 35 cm et 1,3 m chez les femelles et entre 24 et 46 cm chez les mâles. Cette variabilité est plus importante chez les femelles. (Voellestad et Jonsson 1986) ont calculé des coefficients de variation¹ deux fois plus élevés pour les femelles que pour les mâles (respectivement 10-12% et 5-6%). Nous avons observé le même phénomène dans les résultats de Bianchini et al. (1983), (Tableau 2). C'est également le cas pour les

¹ Le coefficient de variation permet de comparer des distributions de fréquences aux unités différentes. Dans le cas présent il permet de comparer la dispersion en tenant compte du fait que les femelles ont généralement une longueur bien supérieure aux mâles. Il est égal à :

$$C.V.=\frac{ecart-type}{moyenne}\times 100$$

Chapitre 2 : Etat des connaissances

anguilles étudiées en conditions expérimentales (Beullens et al. 1997) ainsi que pour les données issues des travaux de Rossi et Villani (1980) : ces auteurs ont calculé des erreurs types² nettement supérieures dans le cas des femelles par rapport aux mâles. Rossi et Colombo (1976) ont également noté une plus grande variabilité dans les longueurs, poids et âge des femelles. Ils attribuent cela au fait que la croissance des femelles seraient plus influencées par l'environnement que celle des mâles.

De nombreuses études font état d'une répartition géographique différente selon la taille des anguilles et donc selon le sexe : les petites anguilles sont situées à l'aval et les grandes anguilles plus en amont des cours d'eau (Gandolfi Hornyold dans Bertin 1951; Elie 1979; Helfman et al. 1987; Oliveira 1999). Helfman et al. (1984) indiquent un pourcentage de mâles nettement plus élevé dans l'estuaire (environ 36%) qu'en eau douce où les femelles représentent 94% des animaux sexuellement différenciés. Elie (1994) émet l'hypothèse que les différences dans la colonisation amont-aval des cours d'eau seraient liées à l'activité de la glande thyroïde chez les civelles, en soulignant que la thyroxine est une hormone féminisante.

On ne sait si les différences observées sont attribuables à la distance des anguilles par rapport à la mer, si elles sont liées aux différences d'habitat ou encore à la densité des individus présents dans ces habitats (Elie 1992a). En Nouvelle-Zélande, (Lac Ellesmere) des modifications de l'habitat de l'anguille seraient responsables de la diminution des tailles de 20% au moment de « l'argenture » chez les mâles (Jellyman et Todd 1998). Jellyman (2001) pense que la métamorphose en anguille argentée se fait à une longueur donnée, car ce paramètre varie moins que l'âge, le facteur de condition et la croissance. Les femelles maximiseraient la longueur à laquelle elles se métamorphosent pour augmenter leur potentiel géniteur, tandis que les mâles se métamorphoseraient le plus rapidement possible (Helfman et al. 1987; Voellestad et Jonsson 1988; Larsson et al. 1990; Voellestad 1992; Jellyman 2001). En revanche, pour Svedäng et ses collaborateurs (1996), les femelles auraient la même stratégie que les mâles en s'« argentant » le plus tôt possible ; les variations de longueur à « l'argenture » seraient liées aux différences d'habitat (Helfman et al. 1984).

2.5.4.2. Poids et facteur de condition

Les données sont moins nombreuses en ce qui concerne les poids des anguilles argentées. Tesch (1991) présente des données sur les relations taille-poids pour différentes espèces d'anguilles (jaunes et argentées confondues) et constate que l'anguille européenne est plus légère que les autres espèces

² Les auteurs indiquent les valeurs de l'erreur type et non de l'écart type. Elle symbolise l'estimation de l'écart type de la distribution de la moyenne et non des éléments.

Chapitre 2 : Etat des connaissances

pour une taille donnée. L'auteur récapitule également les facteurs de condition³ calculés sur ces mêmes espèces et pour plusieurs tailles. La valeur de K augmente avec la longueur. Il ne précise pas s'il s'agit d'anguilles mâles ou femelles, cependant compte tenu du dimorphisme sexuel au niveau de la longueur, on peut penser que la valeur de K est plus élevée chez les femelles. Selon Voellestad et Jonsson (1986), les anguilles argentées de l'espèce européenne sont plus lourdes que les anguilles jaunes pour une taille donnée. Pourtant aucune étude n'a montré une différence de facteur de condition entre les anguilles jaunes et les anguilles argentées.

De plus, selon Tesch (1983) les anguilles de moins de 40 cm d'eau douce seraient plus lourdes que les anguilles de même longueur provenant d'eaux saumâtres. Ceci a été confirmé par Helfman et al. (1984).

2.5.4.3. Age

Dans les travaux examinés, l'âge a été estimé d'après le nombre d'annuli des otolithes. La Figure 7 présente les âges d'anguilles argentées donnés par différents auteurs. En moyenne, l'âge des anguilles argentées serait compris entre 2,5 et 9,1 ans pour les mâles et entre 3,4 et 12,3 ans pour les femelles (Lecomte-Finiger, 1990). Les femelles s'argentent plus tard que les mâles et leur durée de vie est nettement supérieure à celle des mâles (Bertin 1951; Smith et Saunders 1955; Tesch 1991). Il n'y a pas d'âge précis en ce qui concerne la métamorphose en anguille argentée. Les âges décrits dans la littérature sont compris entre environ 2 ans et 57 ans, mâles et femelles confondus. Cette dernière valeur a été donnée par Poole et Reynolds (1996) et semble peu vraisemblable. Elle est sans doute liée à la méthodologie employée pour l'estimation de l'âge ; les auteurs cités ont comptabilisé la totalité des lignes d'arrêt de croissance, dont certaines ne correspondent pas aux annuli d'arrêts de croissance hivernaux (Anonyme 1984; Mounaix et Fontenelle 1994; Adam 1997). Raisonnablement, on peut dire que « l'argenture » concerne des individus dont l'âge se situe entre 2 et 13 ans avec une importance particulière de certaines classes d'âge au moment de la migration (Tesch, 1991). Ainsi, selon Lee (1979), les départs auraient lieu préférentiellement aux âges de 4 et 6 ans pour les mâles et femelles respectivement ; ceci étant controversé par Adam (1997).

³ Le facteur de condition (K) est égal à : $K = \frac{P \times 100}{L^3}$ où P et L sont respectivement le poids et la longueur de l'anguille.

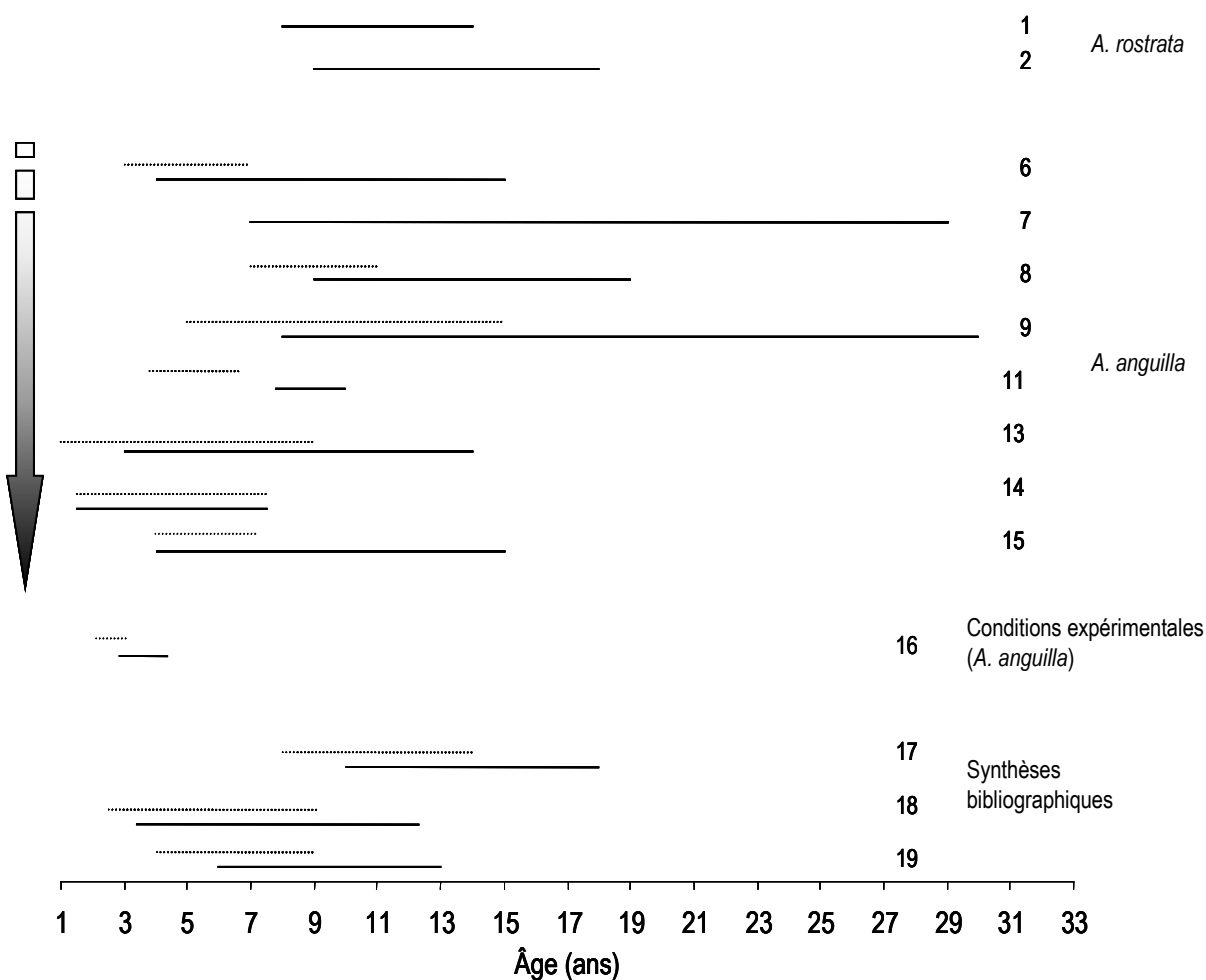


Figure 7 : Âges à l'argenture déterminés par différents auteurs. Les mâles sont représentés en pointillés, les femelles en trait plein. Les données sur l'anguille européenne (*A. anguilla*) ont été classées du nord au sud (de haut en bas), le gradient est symbolisé par la flèche. Les références correspondant aux numéros à droite sont indiquées dans le Tableau 1.

On constate tout de même, d'après la Figure 7 que l'âge des anguilles argentées semble être lié à un gradient nord-sud. En effet, « l'argenture » semble survenir à un âge moins avancé pour les fractions de populations des lagunes d'Italie et du lac de Grand-Lieu que dans celles situées plus au nord. Le lac de Grand-Lieu présente des conditions de vie très favorables, malgré des températures extrêmes en hiver et en été (Adam 1997). Il en est de même pour les milieux lagunaires. Les anguilles de la rivière Imsa en Norvège (Voellestad et Jonsson 1986) démarrent leur métamorphose tôt par rapport aux populations nordiques et font donc exception. Les âges à « l'argenture » sont faibles et comparables aux populations d'Italie. Les auteurs constatent une croissance rapide de ces individus. La rivière Imsa offre probablement des conditions extrêmement favorables au développement des anguilles ; les auteurs précisent que la rivière comporte des populations très abondantes de plusieurs espèces

Chapitre 2 : Etat des connaissances

piscicoles. Adam (1997) a comparé les croissances des anguilles de différents pays d'Europe. Il a constaté un gradient nord-sud au niveau de la croissance, les latitudes méridionales révélant une croissance plus forte. Smith et Saunders (1955) ont étudié des populations d'anguilles localisées sur la façade atlantique du Canada ; ils ont estimé les âges par lecture d'écaïlles. La grande majorité des individus dévalants présentent 3 à 4 annuli. Les auteurs proposent de rajouter 4 à 12 ans pour obtenir l'âge total. Les âges des individus migrants correspondent alors à ceux des populations des hautes latitudes européennes.

2.5.5. La dévalaison et les facteurs environnementaux

Les conditions climatiques dans lesquelles se déroule la migration sont connues de façon empirique depuis bien longtemps ; ainsi en 1684, Redi écrit : « Je puis affirmer, [...] à la suite de mes longues observations, que chaque année, aux premières pluies du mois d'août et par les nuits les plus obscures et les plus nuageuses, les anguilles commencent à descendre en groupes serrés des lacs et des fleuves vers la mer » (dans Bertin 1951). Les conditions sombres et orageuses au cours desquelles se produit parfois la migration d'avalaison n'ont fait qu'ajouter au caractère déjà énigmatique et mystérieux du phénomène.

2.5.5.1. Période dans le temps

Classiquement on peut dire que la migration d'avalaison de l'anguille européenne se déroule à l'automne et fait l'objet d'une activité de pêche centrée le plus souvent sur la période allant du mois d'octobre au mois de décembre pour la plupart des pays d'Europe (Bertin 1951). Les études sur la dévalaison correspondent généralement à cette saison. Toutefois, les suivis réalisés en dehors de cette période ont montré qu'il pouvait y avoir également des pics de dévalaison de juillet jusqu'au printemps, en particulier lorsque les conditions climatiques n'ont pas été favorables à l'automne et qu'elles le sont en hiver et au printemps (Frost 1950; Deelder 1970; Hvidsten 1985; Lobon-Cervia et Carrascal 1992; Wickström et al. 1996). Holmgren et al. (1997) précisent que les dévalaisons des anguilles sur le Lac de Fardume tråsk en Suède se produisent au printemps et à l'automne. Une année, les auteurs ont capturé des mâles dévalants chaque mois entre avril et décembre.

Les anguilles accomplissent de préférence leur migration catadrome par les nuits les plus obscures et un ciel clair et étoilé, une pleine lune, même des feux allumés sur les rives inhibent au contraire leurs mouvements (Bertin 1951). La dévalaison s'effectuerait plutôt pendant la première partie de la nuit selon Haraldstad et al. (1985). Les mouvements de jour sont très rares (Lowe 1952).

2.5.5.2. Température

Au sujet de la température, Bertin (1951) rapporte que « les anguilles ont normalement une activité plus grande dans les eaux chaudes que dans les eaux froides ; actives l'été, elles s'engourdissent l'hiver. Cette sensibilité à la chaleur s'exacerbe à l'époque de leur maturation sexuelle et guide, en quelque sorte, les anguilles argentées vers des eaux de plus en plus chaudes. »

L'action de la température sur la dévalaison n'est pas claire et les valeurs avancées sont très variables selon les auteurs et le lieu d'observation. La migration aurait lieu lorsque la température diminue. En Norvège, les anguilles migrent entre 4 et 18°C avec un maximum à 9°C et son effet serait perceptible au niveau du début de la migration ; Voellestad et al. (1986) ont observé que lorsque les températures moyennes étaient relativement basses pendant l'été et à l'automne, la migration d'avalaison démarrait plus tôt dans la saison. Ce facteur aurait également une action inhibitrice aux faibles températures (de l'ordre de 4°C) selon Voellestad et al. (1994) et aux températures élevées : Hvidsten (1985) donne un seuil maximum de 14°C au-delà duquel la migration cesse. En Espagne, l'intervalle se situe entre 10°C et 16°C (Lobon-Cervia et Carrascal 1992). La gamme de température est similaire pour *A. rostrata* aux Etats-Unis (Virginie) : entre 9 et 13 °C selon Euston et collaborateurs (1997). Pour cette même espèce, au Canada, la température minimale est plus basse : Verreault (2001) signale que la dévalaison cesse complètement à des températures inférieures à 4°C et que la vitesse de migration est plus rapide à température élevée. En Nouvelle-Zélande, la dévalaison de *A. australis* et *A. dieffenbachii* cessent en dessous de 11°C (Boubée et al. 2001) ; en revanche pour Todd (1981) elle est comprise entre 7 et 19°C.

La plupart des auteurs cités sont d'accord sur le fait que la diminution de la température est favorable à la dévalaison des anguilles ; seul Sloane (1984) lors d'une étude réalisée en Tasmanie, indique que le pic maximal de captures d'anguilles argentées est survenu le jour où la température était la plus élevée (20,5°C). Cependant, ce pic a fait suite à des chutes de température importantes.

2.5.5.3. Photopériode

Les expériences de Voellestad et al. (1994) ont montré que la photopériode avait une influence sur la dévalaison. Les auteurs ont marqué des lots d'anguilles argentées pour les relâcher 1 km en amont du piège où elles avaient été initialement capturées. Ils ont observé que plus la saison avançait (diminution de la durée du jour), plus les anguilles dévalaient rapidement. Voellestad et al. (1986) suggèrent que la photopériode ait un rôle dans le déclenchement de « l'argenteure » de l'anguille comme c'est le cas chez le saumon.

2.5.5.4. *Crue, débit et précipitations*

Depuis fort longtemps, sur les bassins versants la dévalaison est associée aux phénomènes de crue et les anguilles migrent avec le courant. Bertin (1951) indique que les anguilles parvenues en plein courant se laissent entraîner au fil de l'eau et que leur migration est passive. D'après les observations sur le terrain de Lowe (1952), les anguilles nageraient activement la tête la première et leur vitesse de nage serait donc supérieure à celle du courant.

L'augmentation du niveau de l'eau, par conséquent du débit des rivières, est proportionnelle aux captures d'anguilles (Frost 1950; Lowe 1952; Deelder 1954; Voellestad et al. 1986). L'intérêt d'un débit important pour la migration catadrome est évident en termes d'économie d'énergie pour les individus. Le vent a également une influence positive sur la dévalaison lorsqu'il souffle dans la direction du courant (Frost 1950; Todd 1981; Haddingh et Baker 1998).

Pour Euston et al. (1997), le débit ne constitue pas un facteur déclenchant la migration d'avalaison d'*Anguilla rostrata* ; les conditions environnementales dans lesquelles ils ont effectué le suivi de la migration catadrome étaient caractérisées par très peu de précipitation ainsi que des débits constants et faibles.

Il est difficile de séparer l'influence des précipitations de celle du débit ; ainsi les dévalaisons surviennent souvent au moment de fortes pluies et c'est probablement la raison pour laquelle, il n'y a aucune mise en évidence d'un effet direct des précipitations sur les départs en migration des anguilles.

2.5.5.5. *Lune et lumière*

La lune a très certainement un rôle dans l'intensité de dévalaison. Les captures maximales sont réalisées au moment du dernier quartier et à la nouvelle lune ; pour certains, il s'agit d'un rythme endogène (Jens 1952/53; Boëtius 1967; Gibson 1978). Mais pour la plupart, ce rôle est purement lié à la diminution de l'intensité lumineuse car des dévalaisons surviennent parfois à la pleine lune lorsque le débit et la turbidité de l'eau sont importants (Frost 1950; Lowe 1952; Deelder 1954; Hain 1975; Lindroth 1979; Haraldstad et al. 1985). En Irlande, sur la rivière Shannon, la turbidité semble d'ailleurs jouer un rôle très important sur la dévalaison (McGrath et al. 1979). Ainsi, l'auteur indique que l'émigration des anguilles d'un lac (Lough Derg) vers l'exutoire dépend uniquement de la turbidité de l'eau, les anguilles préférant rester dans les eaux profondes du lac si l'eau est trop claire.

2.5.5.6. *La pression atmosphérique et les microsésismes*

Chapitre 2 : Etat des connaissances

Comme l'effet endogène de la lune (2.5.5.5), l'influence de la pression atmosphérique est souvent évoquée lorsque des anguilles argentées sont maintenues, soit en captivité, soit résident dans un hydrosystème présentant très peu de variations de courants (marais ou système lacustres). L'activité des anguilles argentées est souvent plus importante les soirs de fortes tempêtes (Lowe 1952). En Nouvelle-Zélande, les pics de migration sont parfois associés à des passages de dépression (Burnet 1969; Todd 1981). De même, Hvidsten (1985) après avoir analysé six années de captures sur la rivière Imsa en Norvège, signale que la pression atmosphérique est statistiquement mais négativement corrélée aux pics de dévalaison.

Okamura et al. (2002) ont analysé le comportement migratoire d'anguilles argentées au niveau de leur entrée en zone maritime ; ils rapportent qu'une chute de la pression atmosphérique est un élément requis pour la migration finale vers la mer.

Enfin, Deelder (1954) a calculé une corrélation importante entre l'activité microsismique et les pics de migration. Les microséismes (correspondant à des vibrations dans le sol) sont générés par le passage des dépressions atmosphériques au-dessus des océans, les vibrations se répercutant sur les continents. Todd (1981) précise qu'une activité microsismique est effectivement enregistrée lors de passage de dépression et par fortes tempêtes, mais que ces microséismes n'ont pu être mis en relation avec la dévalaison des anguilles. Il a par ailleurs examiné les enregistrements des sismographes pour la période étudiée, mais là encore aucune relation entre les deux phénomènes n'a pu être établie.

2.6. Impact anthropique sur la dévalaison

2.6.1. La pêche d'avalaison

La capture d'anguilles argentées ne se fait pas en appâtant les engins de pêche utilisés, puisque à ce stade elles ne se nourrissent plus, mais en profitant de leurs mouvements de migration vers l'aval des bassins versants. Le principe est donc de barrer la voie aux anguilles en dévalaison. Le piège doit être solide et doit pouvoir être facilement nettoyé puisque le principal problème de cette pêche va être le colmatage des mailles par les débris, feuilles mortes et parfois troncs d'arbres charriés par le cours d'eau.

Certains sites, de par leur géographie, se prêtent particulièrement bien à ce type de pêche, c'est le cas des zones dont les entrées et sorties peuvent être contrôlées tels les marais littoraux, les lagunes, les étangs ou les lacs présentant peu d'exutoires vers la mer ou l'aval. Depuis fort longtemps, les pêcheurs profitent des barrages ou écluses pour y aménager des pièges de manière à capturer les

Chapitre 2 : Etat des connaissances

anguilles argentées au moment de leur passage. Ainsi, dans les lagunes et marais méditerranéens (delta du Rhône) ainsi qu'en Italie, à l'embouchure du Pô, ces pêcheries sont appelées des bordigues. Elles sont constituées de murailles de roseaux enfoncées dans la vase et émergeant d'environ deux mètres ; les roseaux sont reliés entre eux par des cordes d'herbes, des pieux placés tout le long les consolidant. Ces deux murailles sont disposées en entonnoir, distantes, à l'entrée, d'environ 12 m, à l'autre extrémité de 0,2 m; cette dernière ouverture donne accès à un enclos circulaire, construit lui aussi en roseaux, divisé en plusieurs chambres communiquant par une ouverture. Certaines fois, un gangui (filet à mailles étroites en forme de poche) est placé en arrière de l'enclos, formant une deuxième enceinte. Le poisson suit les murailles, pénètre dans les chambres et se retrouve pris au piège. Les dimensions des bordigues varient mais elles sont toujours placées dans des passes. Pour les plus récentes, un filet relie le départ de chaque muraille à la rive, permettant le passage des embarcations. Au printemps et en été, c'est le cas dans les lagunes de Venise et Comacchio en Italie, du lac de Tunis en Tunisie, les bordigues sont démontées afin de profiter des arrivées de civelles.

La pêche de l'anguille d'avalaison se pratique également et surtout dans le nord de l'Europe, car c'est principalement là qu'est produite l'anguille fumée : le Danemark, la Norvège, la Hollande et l'Allemagne sont traditionnellement des pays où l'on pêche l'anguille argentée depuis plusieurs siècles. C'est d'ailleurs de Hollande que provient le guideau ou dideau, engin de pêche encore utilisé par une quinzaine de pêcheurs professionnels sur la Loire (Photo 2). Le guideau a été introduit en France dans les années 1930. Il est constitué d'un grand filet en forme d'entonnoir mesurant 25 m de long, 10 m de large et 5 m de haut ; les premières mailles mesurent 1600 mm, les intermédiaires 30 mm et les dernières 10 mm de côté (20 mm étirées). Les bords du filet sont fixés à deux tubes métalliques cylindriques et horizontaux. Le verveux (filet monté sur des cercles en bois) est monté à l'extrémité du guideau et permet de recueillir les anguilles entraînées par le courant (Figure 8).

Le guideau est fixé à la toue, bateau caractéristique à forme de péniche habitable, qui est lui-même amarré dans une zone de fort courant. Un portique à l'arrière du bateau permet de fermer l'ouverture du filet grâce aux supports horizontaux. La pêche se déroule la nuit, généralement entre la tombée de la nuit et le lever du jour, (soit entre 17h et 7h du matin). En période de crue et c'est généralement le cas lorsque les anguilles dévalent, le filet doit être relevé fréquemment, une fois toutes deux heures, afin de récolter les anguilles et surtout de nettoyer le filet colmaté par les débris charriés par la rivière.

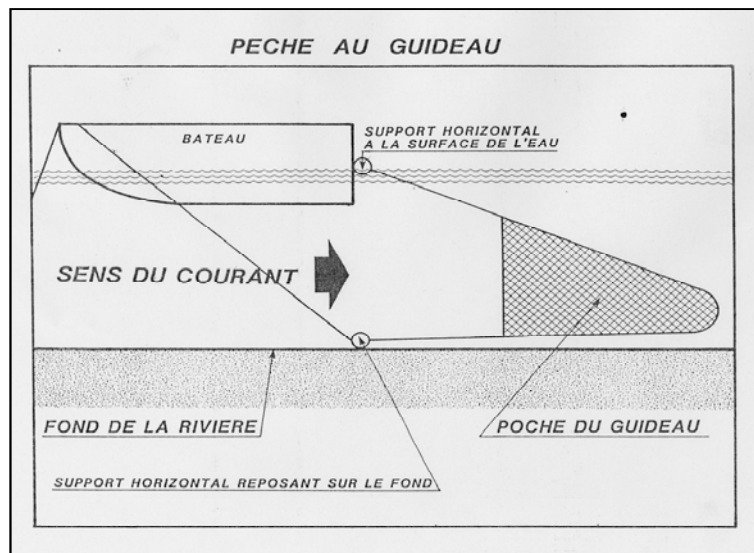


Figure 8 : Schéma de l'engin de pêche traditionnelle d'anguille d'avalaison sur la Loire, le guideau (ou dideau), (schéma G. Castelnaud).



Photo 2 : Vue arrière de la toue au moment du lever du filet. On distingue sur la photo les deux pièces horizontales, permettant de maintenir la poche ouverte ou fermée, d'après Castelnaud et Babin (1992).

Plus en amont sur la Loire, dans l'Indre, la pêche d'avalaison se pratique avec de très grandes nasses coniques en grillage et armature métallique, mesurant jusqu'à 2,5 m de long pour une ouverture de 2 m. La nasse est placée au fond du cours d'eau, l'ouverture vers l'amont. La relève est réalisée tous les jours ou tous les deux jours.

Chapitre 2 : Etat des connaissances

En Haute-Somme, les pêcheries sont situées sur des étangs privés et l'anguille dévalante est capturée grâce à des anguillères disposées au niveau de l'exutoire des étangs. Elles sont constituées par des sortes d'écluses dont le fond est tapissé de lattes de bois permettant de retenir les anguilles tout en laissant passer l'eau. Ces pêcheurs ont un statut bien particulier puisqu'ils ne sont pas soumis à la déclaration obligatoire des captures comme le sont les pêcheurs des autres départements.

La pêche de l'anguille d'avalaison aux engins peut être exercée de nuit en période d'ouverture (1^{er} octobre au 31 décembre ou au 15 février selon les départements) sous réserve soit de l'obtention d'une autorisation préfectorale soit de posséder la qualité de pêcheur professionnel. La législation est différente selon les départements, par exemple en Lot-et-Garonne, dans les Ardennes, en Charente-Maritime ou bien encore en Ile-de-France elle est totalement interdite. Elle est interdite aux pêcheurs amateurs dans certains départements (Deux-Sèvres notamment depuis 1995). Auparavant, elle se pratiquait à l'aide de braies, (appelées aussi cadres ou tézelles) installées à l'intérieur ou à l'extérieur des vannages des moulins. Suivant l'importance du cours d'eau, les pêcheurs pouvaient capturer, malgré les dimensions modestes du cadre (1X1 pour 5 m de longueur), jusqu'à 500 kg par sortie. La pêche en moulin est à présent, interdite partout en France, mais ces propriétés étant privées et inaccessibles, il est difficile de contrôler d'éventuels braconnages.

Le fait que la réglementation française permette la pêche à l'anguille toute l'année (1^{er} janvier au 31 décembre) rend inefficaces les moments de restriction instaurés pour la pêche de l'anguille d'avalaison sur certains bassins versant ou certaines parties de bassin versant (Elie comm. pers.).

2.6.2. Les obstacles à la dévalaison

L'aire de répartition des poissons migrateurs s'est considérablement réduite au cours du dernier siècle (Legault et Porcher 1990; Porcher et Travade 1992). Cette constatation a conduit à la réalisation de plusieurs dispositifs de franchissement d'obstacles pour la colonisation des bassins versants et notamment l'installation de passes dites « à anguilles » alors qu'elles ne concernent que la montaison des civelles et anguilletes. Ces passes ont été développées spécifiquement pour les jeunes anguilles et elles fonctionnent toutes sur le même principe de capacité de ces animaux à ramper ou à escalader un substrat humide (Legault et al. 1990). La première passe a été construite en 1983 et en 1992 on en comptait environ une dizaine en France (Elie 1992b).

Alors que la nécessité de développer des dispositifs pour permettre aux poissons de franchir les obstacles pendant leur montaison était évidente, le besoin de mettre au point de tels systèmes pour la dévalaison l'était moins. Ce n'est que lorsqu'il a été démontré que le passage à travers les turbines des

Chapitre 2 : Etat des connaissances

centrales hydroélectriques pouvait occasionner des fortes mortalités chez les poissons migrateurs, que des passes spécifiques à la dévalaison ont été mises au point (Coutant et Whitney 2000).

Les premiers exutoires de dévalaison et dispositifs d'évitement des turbines ont été élaborés pour les salmonidés (saumon, truite de mer) et à l'heure actuelle les résultats sur leur efficacité concernent presque exclusivement ces espèces (Larinier et Travade 1998). Les recherches intensives sur les salmonidés ont permis une bonne compréhension du comportement des smolts devant les prises d'eau et de l'impact de la forme et du type de turbines par rapport aux dommages et aux mortalités qu'elles occasionnent (voir notamment Coutant et Whitney 2000).

2.6.2.1. Conséquences

La présence d'obstacles sur un cours d'eau peut avoir des conséquences directes et indirectes sur les poissons migrateurs : celles-ci sont liées d'une part, au transit par les turbines hydrauliques et d'autre part aux modifications du milieu. Les anguilles, de par leur morphologie et leur cycle de vie seraient parmi les espèces de poissons les plus vulnérables concernant la présence d'obstacles sur les cours d'eau.

La mortalité due au passage des anguilles à travers les turbines des centrales hydroélectrique peut être très importante : de 15 à 20% dans les très grosses turbines et entre 50 et 100% dans les turbines de plus petite taille équipant la plupart des microcentrales installées sur les cours d'eau français (Larinier et Travade 1998). Il s'agit cependant d'estimations et à l'heure actuelle on ne connaît pas la proportion de la fraction dévalante affectée par la présence d'ouvrages hydroélectriques ni ses retombées sur la population d'anguilles à l'échelle globale. Les mortalités sont liées au choc contre les turbines, aux accélérations et décélérations brutales et aux variations très brutales de pression, les dommages augmentant avec la taille du poisson (Larinier et Dartiguelongue 1989). Une étude de l'impact de deux centrales hydroélectriques sur les rivières Meuse et Vecht a montré que l'anguille était l'espèce la plus touchée et que quasiment toutes celles qui étaient récupérées à la sortie des turbines étaient sectionnées en deux (Haddingh et Baker 1998). Les blessures occasionnées, même si elles ne sont pas toutes mortelles immédiatement, peuvent entraîner dans de brefs délais des infections diverses diminuant ainsi sérieusement les chances de l'anguille de parcourir avec succès les 6000 km qui la sépare de la Mer des Sargasses.

La présence d'obstacles sur les cours d'eau peut également avoir des conséquences indirectes. Ainsi, la création d'une retenue induit des modifications du milieu, au niveau de la vitesse d'écoulement et de la qualité de l'eau (Travade et Larinier 1992). Il peut également y avoir création de retenues infranchissables enfermant les populations (Elie comm. pers.).

2.6.2.2. Dispositifs d'évitement

Les dispositifs d'évitement d'obstacles sont de deux types : barrière physique et barrière comportementale. Dans les deux cas ils doivent être associés à un ou plusieurs exutoires de dévalaison (Travade et Larinier 1992). Les barrières physiques sont constituées de grilles installées au droit des prises d'eau ou canaux d'amenée. Selon Tesch (1979a) seule une grille de 20 mm de vide inter-barreaux serait efficace pour retenir les anguilles. Toutefois, outre les problèmes relatifs au fonctionnement de l'usine, de telles grilles pourraient au contraire avoir un effet fatal : si les vitesses d'écoulement devant ces grilles sont trop élevées les grands individus peuvent être plaqués contre ses grilles et y mourir asphyxiés (Mitchell et Chisnall 1992).

En ce qui concerne les barrières comportementales, les écrans lumineux se sont révélés efficaces (jusqu'à 85% de déflexion) à la fois sur le terrain et en laboratoire (Lowe 1952; Hadderingh et al. 1992; Hadderingh et al. 1999). Langon et Dartiguelongue (1997) ont passé en revue les études relatives aux différents dispositifs d'évitement ; en ce qui concerne les écrans lumineux ils indiquent que : la lumière a un effet répulsif indéniable, que sa nature n'a pas d'importance, ni son intensité sauf en cas de forte turbidité et que les dispositifs immergés sont plus efficaces que ceux en surface. Récemment, Sand et al. (2000) ont obtenu une déflexion significative des anguilles en utilisant une barrière acoustique. Les auteurs ont développé un dispositif permettant de générer des infrasons dans l'eau. Les tests ont été réalisés au niveau d'un piège d'avalaison sur la rivière Imsa en Norvège ; l'entrée du piège a été divisée en quatre sections égales et la source d'infrasons a été placée près d'une des rives du cours d'eau. La proportion d'anguilles capturées dans la section la plus proche de la source de son avait diminué de 43% par rapport aux valeurs témoins tandis que sur l'autre rive, la proportion avait augmenté de 144% par rapport aux témoins. Des tests ont également été effectués en laboratoire par ces mêmes auteurs et ils indiquent que les réactions des anguilles aux stimulations par infrasons étaient bien moins importantes que les réactions de fuite que peuvent avoir des smolts chez les saumons soumis aux mêmes conditions.

Quel que soit le type d'aménagement à envisager sur un obstacle, il reste coûteux quand il n'est pas conçu au moment de la création de l'ouvrage. D'autres types de solutions sont alors envisagés, notamment à partir des travaux réalisés pour la dévalaison des smolts de salmonidés migrateurs, telles que l'installation de grilles devant les prises d'eau capables de repousser les anguilles ; la capture d'individus en amont des obstacles, puis leur transport à l'aval ; ou bien encore la mise en place de calendriers (horaires) de fonctionnement des turbines adaptés aux rythmes de dévalaison avec une réduction ou un arrêt de ces dernières pendant les pics de dévalaison.

2.7. Conclusions : identification des problèmes et déroulement de l'étude

2.7.1. Caractéristiques du stade argenté

La livrée caractéristique que présentent les anguilles au moment de leur migration d'avalaison est la modification externe la plus apparente et qui a d'ailleurs donné son nom à « l'anguille argentée ». Bien que l'aspect au niveau de la couleur des anguilles soit très rarement décrit dans les travaux référencés, il s'agit du critère le plus utilisé pour définir le stade des anguilles. Il est généralement admis que l'anguille est argentée simplement à partir du moment où elle présente plus ou moins l'aspect caractéristique (ventre blanc argenté, dos noir).

Physiologiquement, les différences entre les deux stades, jaune et argenté, sont importantes et, nous l'avons vu au cours de cette synthèse, elles concernent plusieurs fonctions biologiques. Au moment de leur dévalaison, les anguilles ont cessé de se nourrir ; elles ont « *a priori* » accumulé suffisamment de réserves énergétiques pour parcourir les 6000 km nécessaires à l'accomplissement de leur cycle biologique. On ne sait à partir de quel moment se produit l'arrêt de l'alimentation, mais cet arrêt va provoquer un déficit en sels qui va perdurer tant que l'animal n'aura pas rejoint le milieu marin. Parmi les changements importants des organes sensoriels, les yeux augmentent en volume et subissent des modifications structurales au niveau des pigments rétinien. Les changements les plus caractéristiques de cette métamorphose correspondent à la mise en place des structures liées à la fonction reproductrice. Dans la littérature, c'est d'ailleurs cet aspect qui a été le plus étudié. Ainsi, les travaux sur la typologie de l'anguille argentée ont été réalisés principalement sur des anguilles en voie de maturation sexuelle (induite artificiellement) : la possibilité de réaliser des reproductions artificielles et de réussir le cycle biologique en milieu contrôlé reste un enjeu scientifique et économique important. Les principales connaissances ont été acquises en laboratoire et concernent surtout la physiologie de la reproduction de l'anguille. La phase de transition stade jaune-stade argenté, correspondant à la métamorphose ou « argenture » en milieu continental, n'a été que très peu abordée.

2.7.1.1. La possibilité d'existence de stades intermédiaires

Dans le milieu naturel, certains auteurs décrivent la présence d'anguilles non-argentées (au niveau de la couleur) dans la fraction dévalante. Ainsi, Bouillon et Haedrich (1985) ont décrit précisément la couleur des individus qu'ils avaient capturés. Afin d'étudier la croissance des anguilles argentées de Terre-Neuve, ils ont installé des verveux à l'embouchure des rivières entre fin septembre et début

Chapitre 2 : Etat des connaissances

octobre, c'est-à-dire pendant la période de plus forte dévalaison selon les auteurs. Ils précisent qu'en plus des anguilles de livrée argentée, ils ont capturé des anguilles jaunes (plus petites) et bronzées. Or, ils n'ont pas tenu compte dans leurs analyses de ces spécimens " intermédiaires ", qu'ils n'ont pu définir comme appartenant au stade argenté ou jaune. De même, Smith et Saunders (1955) observent que seule une partie des anguilles d'avalaison est argentée. Ils ajoutent que la relation entre l'apparence des individus dévalants et le degré de maturité des anguilles " reste obscure ". Enfin, Langon et Dartiguelongue (1997) identifient comme anguilles jaunes ou inclassables plus de la moitié de leur échantillon d'anguilles d'avalaison.

Ces livrées intermédiaires proviennent vraisemblablement du fait que les changements de couleur sont dus à des redistributions des pigments au niveau des couches tégumentaires et non à l'apparition de nouveaux pigments (voir paragraphe 2.5.2.1). On peut néanmoins se demander si ces modifications progressives de la couleur correspondent réellement à une évolution vers le stade argenté et si elles traduisent effectivement des changements internes. Dans ce cas, ces individus de couleur intermédiaire, quelquefois mentionnés dans la littérature, doivent-ils être considéré comme faisant partie du pool de futurs géniteurs de l'année en question ? Ou bien s'agit-il d'anguilles qui ne dévaleront que l'année suivante ? Les réponses à ces questions constituent des points essentiels dans une optique de gestion, où connaître et identifier par avance la fraction dévalante peut constituer une manière d'évaluer l'importance de cette fraction une année donnée.

2.7.1.2. Analyse de la variabilité présente dans le milieu naturel

A présent et au vu des études examinées, nous pouvons identifier trois sources potentielles de variabilité au niveau du « degré d'argenture » des anguilles.

Variabilité inter sites - La première source de variabilité est celle liée à la provenance des individus. Nous avons vu que les longueurs, âges et par conséquent les croissances des anguilles peuvent être très différents selon les fractions de population. Ces variations, même si elles ne peuvent être clairement expliquées, semblent malgré tout, être reliées à la provenance des individus et il s'agit là d'un point dont il faudra tenir compte au cours de la caractérisation du stade argenté. Une anguille argentée provenant d'une zone de marais littorale par exemple, présente-t-elle les mêmes caractéristiques physio-anatomiques qu'un individu issu de secteurs plus en amont sur un grand bassin versant tel que la Loire ?

Variabilité individuelle - Les anguilles au moment de leur dévalaison et malgré une apparente variabilité au niveau de leurs caractéristiques externes, constituent-elles un groupe homogène du point de vue de leur « maturité » ? En d'autres termes, les caractéristiques internes des anguilles au moment

Chapitre 2 : Etat des connaissances

de leur dévalaison, notamment au niveau du développement des gonades, sont-elles identiques ? La variabilité individuelle des anguilles argentées doit être examinée, car elle pourrait refléter la présence de stades intermédiaires ce qui signifierait que la métamorphose se déroule de façon progressive. Si tel est le cas, un individu pourrait être physiologiquement prêt sans pour autant présenter toutes les caractéristiques externes de l'argenture ; inversement on peut se demander si une anguille de livrée argentée a forcément subi toutes les modifications nécessaires à sa future dévalaison. Si « l'argenture » s'effectue de manière progressive il s'agit alors de déterminer le stade à partir duquel une anguille est susceptible de migrer (Figure 9). On se rend bien compte alors que le tri des individus examinés dans la classe jaune ou argentée n'a plus de sens.

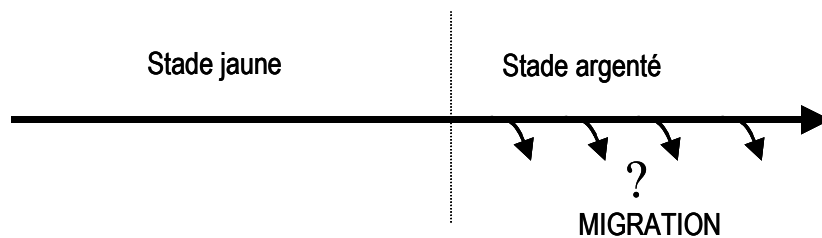


Figure 9 : Schéma illustrant les éventuelles étapes de la métamorphose et les questionnements relatifs au stade à partir duquel une anguille est susceptible de migrer.

Variabilité saisonnière - Fontaine (1994) introduit la notion de cinétique de « l'argenture » en suggérant que celle-ci débute au printemps sous l'effet de facteurs endogènes (ces facteurs ne sont pas définis). Les manifestations morphologiques (couleur du tégument, augmentation de la surface oculaire, etc.) n'apparaîtraient que plus tard et selon l'auteur vers la fin de l'été. La migration d'avalaison en elle-même, serait déclenchée par des facteurs exogènes. Ceci nous amène tout naturellement vers la notion de variabilité saisonnière et par conséquent de celle d'une cinétique « d'argenture », dont pourraient dépendre les premiers mouvements de migration.

Un travail de caractérisation des stades est donc nécessaire. Pour cela il faut avant tout se baser sur des critères fiables tels que les paramètres physio-anatomiques d'une anguille au stade argentée. Un premier travail consistera donc à étudier la variabilité individuelle (décomposition et identification des étapes de la métamorphose entre le stade jaune et le stade argenté dévalant) et selon la provenance des fractions de population : grands cours d'eau tels la Loire et le Rhin, marais littoral ou courant côtier. La période de l'année constitue également une source de variabilité et c'est ce que nous examinerons

Chapitre 2 : Etat des connaissances

afin de dégager une caractérisation physio-anatomique des stades et une cinétique de métamorphose en anguille argentée.

2.7.1.3. Critères externes de détermination des stades

Une fois la phase argentée caractérisée, nous devons pouvoir disposer de critères externes fiables et standards pour déterminer le stade de l'anguille sans sacrifier l'individu. L'intérêt de tels indices « d'argentine » est de pouvoir identifier les anguilles potentiellement dévalantes, c'est-à-dire les futurs géniteurs qui dévaleront lors de la saison de migration suivante.

A l'heure actuelle, le classement des anguilles en stades jaune et argenté est très subjectif et dépend de l'expérience de chacun. Les chercheurs utilisent leurs propres critères, prenant en compte d'autres paramètres morphologiques de façon plus ou moins exhaustive, tels que l'exophtalmie, la longueur, le poids de l'individu et la pigmentation de la ligne latérale. Ces critères sont rarement décrits de manière explicite dans l'ensemble des travaux menés sur l'anguille " argentée ". Par ailleurs, on ne sait pas si les auteurs se réfèrent aux individus migrants lorsqu'ils parlent d'anguilles argentées ou s'ils qualifient automatiquement les individus argentés de migrants. Ces informations sont rarement signalées, de même les systèmes de capture ne sont pas toujours bien décrits.

Les anguilles définies comme physiologiquement argentées, doivent être caractérisées de façon externe : morphométrie et couleur, ceci afin de mettre en évidence le lien entre les changements internes et externes. Nous pourrions à partir de ces informations établir un indice « d'argentine » permettant d'attribuer un stade à une anguille de manière fiable et standardisée. Cet outil doit pouvoir être facilement transférable et son champ d'application doit être défini par rapport à la cinétique « d'argentine ». Dans un contexte de raréfaction de l'espèce où le suivi des populations devient nécessaire et urgent, l'estimation *a priori* de la fraction dévalante s'avère indispensable et pourrait être réalisée.

Un indice « d'argentine », pourrait offrir non seulement la perspective de prévoir quantitativement et par avance la fraction dévalante, mais également pourrait constituer un critère utilisable en dynamique de population permettant de réaliser des suivis pluriannuels de fractions de population, notamment dans le cadre des inventaires piscicoles réalisés au niveau du RHP (Réseau Hydraulique Piscicole) par le Conseil Supérieur de la Pêche.

2.7.2. La migration d'avalaison

2.7.2.1. Influence des facteurs environnementaux : une importante corrélation entre les variables

En ce qui concerne le phénomène de dévalaison, nous avons pu constater qu'il existe un lien étroit entre les mouvements de migration et les facteurs environnementaux. Cependant, l'importance de tel ou tel facteur diffère selon les auteurs et vraisemblablement selon le milieu (lac ou rivière). Photopériode, température, débit, niveau de l'eau, vent, activité micro-sismique, cycle lunaire (ou luminosité), tous ces facteurs paraissent jouer un rôle, mais personne cependant n'a pu identifier l'élément réellement influant sur le départ en migration. La température et/ou la pression atmosphérique vont jouer un rôle lorsqu'il s'agit d'un hydrosystème où le débit varie peu ou pas (systèmes lacustres ou marais) ; en revanche ce facteur apparaît primordial dans le déclenchement des mouvements migratoires au niveau des rivières et fleuves où la vitesse du courant peut être élevée.

Un des problèmes posés aux divers auteurs, est l'importante corrélation existant entre les différentes variables : la pluie va augmenter le niveau de l'eau, le débit, mais également la turbidité. Le vent apparaît pendant les épisodes de mauvais temps et généralement à ce moment, la température et la pression atmosphérique baissent engendrant parfois lors d'orages importants, des microséismes, eux-mêmes, susceptibles d'être responsables de la dévalaison des anguilles.

2.7.2.2. Les échelles d'observation

Dans le temps

Le phénomène de migration a toujours été visualisé par les auteurs à une seule échelle de temps : généralement à travers les captures journalières, notamment lorsqu'il s'agit de données issues de pêcheries professionnelles. Certains auteurs indiquent des plages horaires (tombée de la nuit par exemple), mais sans qu'il n'y ait eu d'observation à une autre échelle de temps.

Or, les facteurs environnementaux n'ont pas tous les mêmes échelles de variations. Une manière de contrecarrer les problèmes de corrélations entre les variables environnementales pourrait être justement de considérer plusieurs échelles d'observations. Ainsi, la température va varier de façon importante au cours d'une année mais ses fluctuations seront moindres à l'échelle de la journée. De même la pression atmosphérique ne varie pas habituellement de façon importante sur 24 heures. En revanche, des facteurs tels que le débit et la turbidité peuvent présenter des échelles de variations plus petites. L'analyse du phénomène de dévalaison doit être réalisée à plusieurs échelle de temps pour comprendre l'influence de chaque facteur du milieu.

Dans l'espace

Par ailleurs, les travaux sur la dévalaison de l'anguille et les bases de connaissances actuelles sur ce phénomène considèrent généralement les captures d'individus en un point fixe. Le point de départ des anguilles est rarement connu (sauf pour les expériences de lâcher/recapture) ce qui ne laisse là encore qu'une vision très partielle du phénomène. Il n'existe, en effet, aucune information sur la dynamique de la migration d'avalaison. Celle-ci se déroule-t-elle en une seule fois ? Nous avons vu que les mouvements des anguilles pouvaient être inhibés par la lumière, cela implique-t-il un arrêt de la dévalaison le jour, et quelles conséquences cela peut-il avoir au niveau de la dynamique de migration.

Le suivi individuel d'anguilles au cours de leurs dévalaisons nous apporterait probablement des réponses à ces questions et cela est possible grâce à la télémétrie. Cette technique est de plus en plus utilisée pour l'étude des phénomènes de migration et de mouvement des poissons. Elle paraît tout à fait adaptée pour visualiser de façon précise le comportement des anguilles argentées pendant leur migration vers l'aval.

2.7.2.3. La présence d'obstacles à la migration

Aucun ouvrage de franchissement d'obstacles n'a été réalisé pour la dévalaison des anguilles, alors que l'on sait par ailleurs que la plupart des grilles installées devant les turbines ne suffisent pas à les retenir et que les anguilles argentées sont particulièrement vulnérables de par leur forme et leur grande taille pour certaines (Larinier et Dartiguelongue 1989). L'absence totale d'aménagement spécifique aux anguilles d'avalaison est due principalement au manque de connaissance sur leur comportement pendant la migration catadrome et aux difficultés expérimentales associées à cette écophase (migration au moment des crues, descente incertaine des anguilles, etc.). En effet, la construction d'exutoires de dévalaison requiert une bonne connaissance de la biologie et du comportement du poisson (Larinier 1992a). Le dispositif doit être attractif, ce qui nécessite des critères relatifs à son emplacement, à son accessibilité et aux vitesses d'écoulement de l'eau transitant par la passe (Larinier 1992b). Les anguilles sont généralement considérées comme une espèce plutôt benthique et on peut supposer qu'un exutoire localisé au fond du cours d'eau serait plus efficace.

Il est certain qu'une fraction importante transite via les turbines (Monten 1985; Berg 1986; Robitaille 1994; Desrochers 1995; Langon et Dartiguelongue 1997; Haddingh et Baker 1998). Mais, on ne sait si les anguilles sont entraînées passivement à travers les turbines ou si elles cherchent activement des voies alternatives. Il est généralement admis que les anguilles étant des poissons benthiques, leur comportement différerait des espèces plutôt pélagiques (Haro et Casto-Santos 1997). D'autres admettent que la migration est passive (Bertin 1951). Selon l'une ou l'autre hypothèse les dispositifs de

Chapitre 2 : Etat des connaissances

franchissement doivent être conçus de manière différente. Quoiqu'il en soit des passes à poissons spécifiques aux anguilles doivent être développées.

Il existe encore bien trop de lacunes et d'incertitudes sur le comportement des anguilles pendant leur migration d'avalaison et notamment au niveau de leur comportement face aux obstacles, pour tenter d'évaluer l'efficacité potentielle de tel ou tel aménagement visant à diminuer l'impact des ouvrages. Le développement de dispositifs de franchissement d'obstacles et/ou de systèmes d'évitement de zones à risques (turbines des centrales hydroélectriques) exige une meilleure connaissance des rythmes de migration ainsi que de l'influence des facteurs endogènes (physiologiques) et exogènes (environnementaux) sur la migration.

2.7.3. Lien entre « l'argenture » et le phénomène de migration

L'originalité de ce travail va consister à intégrer les connaissances sur la physio-anatomie de l'anguille à son écologie. C'est en tenant compte de l'ensemble des informations sur l'écophase anguille argentée que l'on peut espérer apporter des solutions adaptées et efficaces.

Aucune étude sur la dévalaison n'a tenu compte du phénomène de métamorphose dans l'interprétation des résultats. Or la période à laquelle les anguilles « s'argentent » va vraisemblablement avoir une influence sur la saison de migration.

La caractérisation physio-anatomique des anguilles dévalantes ouvre des perspectives sur l'étude de l'impact des zones à risque telles les centrales hydroélectriques. Connaître les caractéristiques morphométriques des anguilles argentées, c'est à terme pouvoir évaluer les fractions de population d'anguilles les plus vulnérables, puisqu'en effet, les dommages sont vraisemblablement fonction de la taille des poissons (voir paragraphe 2.6.2) ; à cet égard et sachant le dimorphisme sexuel existant au niveau de la taille, il est nécessaire de savoir si les turbines des centrales hydroélectriques sont susceptibles d'occasionner plus de dommages à l'un ou l'autre sexe, pouvant ainsi créer un déséquilibre important au niveau de la population. Le profil morphologique des anguilles dévalantes devrait également permettre de concevoir des dispositifs d'évitement adaptés à la taille des individus.

Enfin, la possibilité de prévoir les pics de migration dans le temps pourrait constituer une autre alternative au problème du franchissement d'obstacles, si l'on peut adopter des calendriers de fonctionnement des usines hydroélectriques adaptés aux pics de dévalaison.

Chapitre 2 : Etat des connaissances

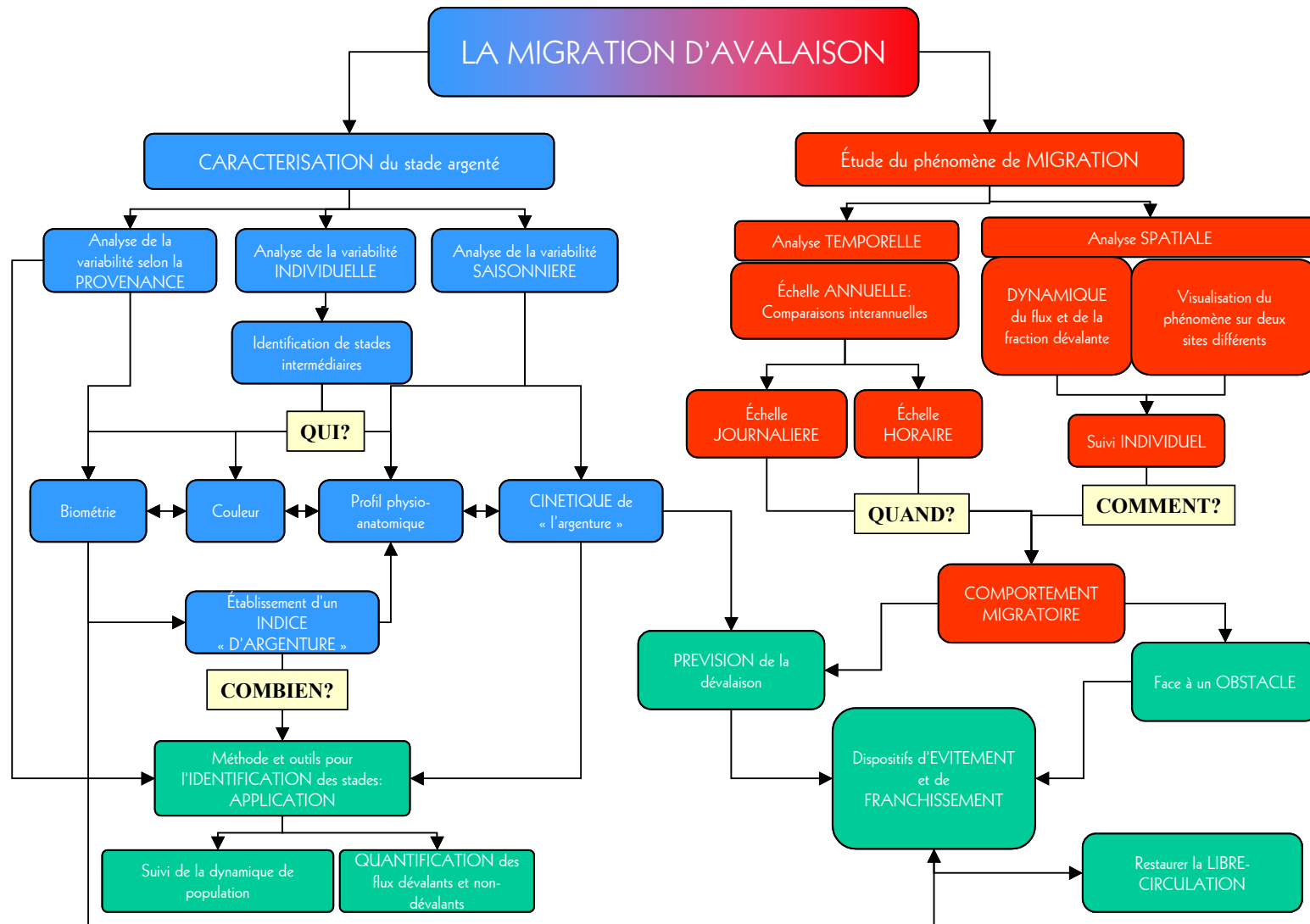


Schéma conceptuel détaillé de l'étude sur la migration d'avalaison de l'anguille européenne établi à partir des questionnements et de l'état des connaissances actuelles sur ce sujet.

**Chapitre 3. LA METAMORPHOSE EN ANGUILE
ARGENTEE : DETERMINATION DES ETAPES ET
CARACTERISATION DU STADE DEVALANT**

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

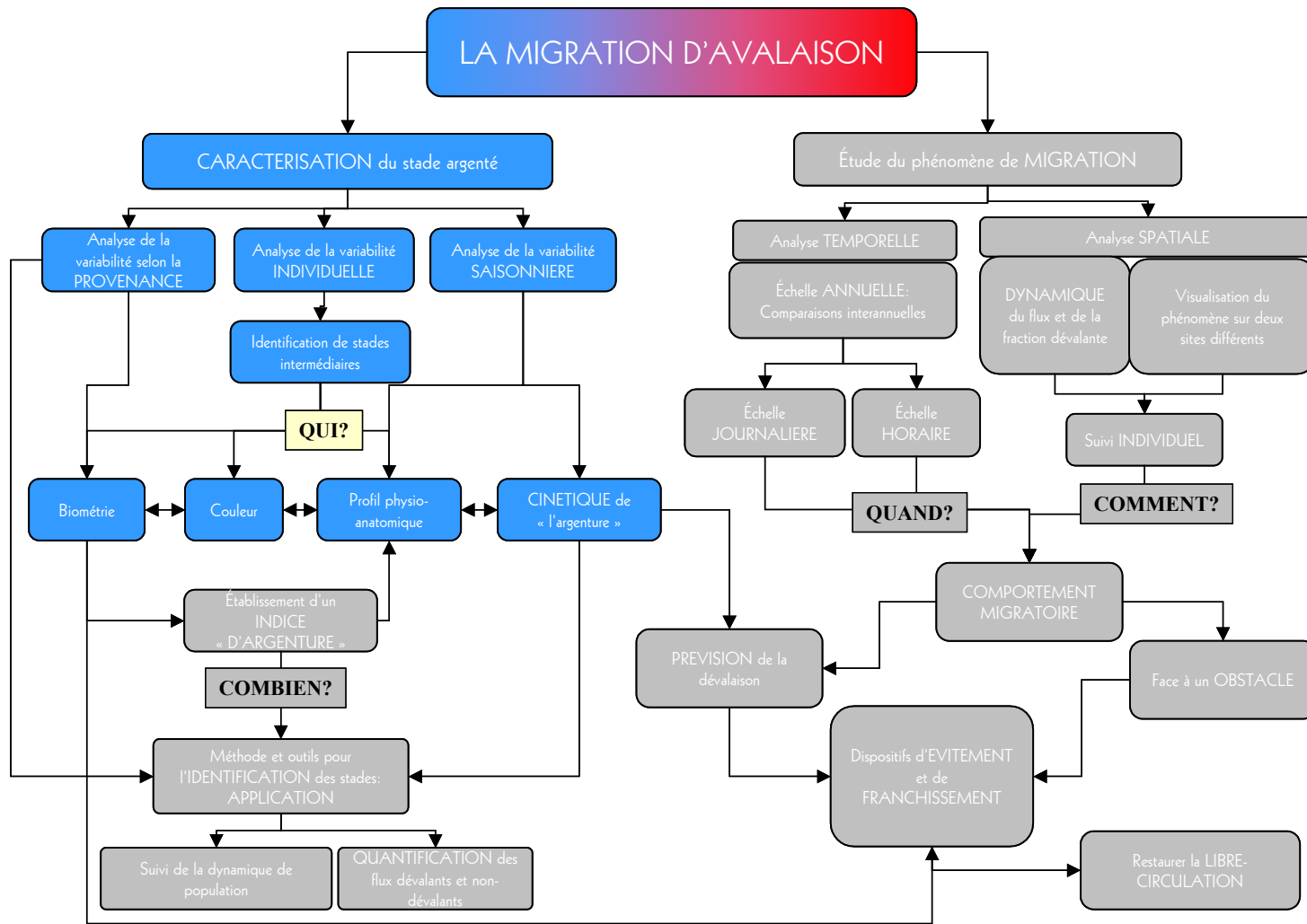


Schéma conceptuel détaillé de l'étude sur la migration d'avalaison de l'anguille européenne établi à partir des questionnements et de l'état des connaissances actuelles sur ce sujet. Le chapitre 3 est représenté par les cases bleues.

3.1. Introduction

L'étude de l'écophase argentée se révèle particulièrement importante lorsqu'il s'agit d'aborder le fonctionnement de la dynamique de population. La fraction dévalante constitue chaque année la proportion d'anguilles qui vont sortir du système. Ce sont ces anguilles qui représentent le pool de géniteurs de l'année et par conséquent, le flux entrant de civelles de l'année suivante va directement dépendre de la fraction sortante. Or à l'heure actuelle, nous ne sommes pas en mesure d'identifier cette fraction dévalante et encore moins de la quantifier. Il serait particulièrement intéressant de disposer d'outils permettant à partir d'une « photographie » de la population en place, à un instant donné, de pouvoir décrire les différents stades présents dans le milieu. Il serait alors possible d'évaluer la quantité de géniteurs potentiels par année puis de disposer, par exemple de données sur l'évolution quantitative dans le temps de cette fraction dévalante. Pour cela, le stade argenté doit être défini à partir de critères fiables basés sur les caractéristiques physio-anatomiques des anguilles à ce stade et par rapport à la variabilité individuelle présente au sein de la population en place dans les milieux aquatiques (tous stades confondus). Outre la possibilité de prévoir avant la saison de migration l'importance du flux migratoire, la caractérisation des différents stades permettrait d'examiner une éventuelle évolution au cours des années des caractéristiques morphométriques des anguilles argentées d'un site à partir du moment où l'on dispose d'une base pour définir quels individus sont potentiellement dévalants.

Il est nécessaire d'une part de caractériser le stade argenté dévalant du point de vue de la physio-anatomie des anguilles et de constater ou non si ces individus qui composent la fraction dévalante constituent un groupe homogène au niveau de leur profil physio-anatomique. D'autre part, il s'agit d'identifier les critères externes ou morphologiques susceptibles de différencier ces individus.

Lors de pêches ciblées vers l'anguille d'avalaison, c'est-à-dire grâce à des engins du type guideau (engin de capture du bassin versant de la Loire) ou piège d'avalaison (tézelle, anguillère), qui profitent du fait que les anguilles sont en mouvement vers l'aval, le problème de l'identification du stade ne se pose quasiment jamais puisque toutes les anguilles sont par définition argentées. On trouvera rarement des individus *a priori* au stade jaune dans la fraction dévalante. Mais lorsqu'il s'agit d'individus capturés hors saison de migration et par pêche électrique par exemple, l'identification du stade devient alors problématique et surtout, elle va fortement dépendre de l'expérience de l'observateur. Les anguilles présentent rarement des livrées aussi typiques que celles usuellement décrites dans la littérature. De plus, les couleurs varient ou semblent varier selon la lumière extérieure. Ceci ajouté au fait que

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

certaines anguilles se trouvent vraisemblablement à un stade intermédiaire rend l'attribution d'un stade jaune ou argenté, très incertaine et subjective.

Le travail entrepris a donc pour but de caractériser le stade argenté dévalant du point de vue de son état physiologique, anatomique et de sa morphologie (biométrie et couleur de la peau). Pour cela, des anguilles ont été échantillonnées à différentes périodes de l'année, sur plusieurs bassins versants et à l'aide d'engins de pêche différents ; ceci afin d'obtenir une gamme la plus complète possible des différents stades jaunes et argentés présents en phase continentale. Chaque anguille a fait l'objet de mesures permettant :

- D'établir son profil physio-anatomique : état des gonades, état du foie et du tractus digestif et dosages hormonaux.
- De décrire ses caractéristiques morphologiques : biométrie et couleur.

Ces mesures devront permettre de définir le stade argenté par rapport au stade jaune sur des critères fiables constitués par leur profil physio-anatomique, puis de faire le parallèle entre ces changements internes et les modifications externes afin :

- D'identifier les mesures biométriques susceptibles de rendre compte de l'état « d'argenture » de l'anguille.
- De valider ou non le paramètre couleur en tant que critère « d'argenture ».

Rappelons qu'ici le terme « d'argenture » désigne l'ensemble du processus de métamorphose et pas seulement la prise de couleur argentée. Il s'agira justement au cours de ce travail de voir s'il existe réellement un lien entre la prise de couleur argentée et les modifications internes subies par l'animal au cours de sa métamorphose.

La variabilité sera analysée au niveau individuel afin de définir les éventuelles étapes de la métamorphose et de situer les dévalantes dans cette évolution. Il s'agira également d'examiner la variabilité saisonnière : une anguille argentée capturée au printemps est-elle au même stade « d'argenture » qu'une anguille ayant commencé sa dévalaison ?). Enfin, nous rechercherons s'il existe des différences entre les diverses provenances des anguilles argentées.

3.2. Matériel et méthode

3.2.1. Sites de pêches

Les différents sites de pêche ont été choisis afin de représenter au mieux la diversité des habitats que peuvent occuper les fractions de population d'anguilles. Ces dernières ont été échantillonnées sur 9 sites représentant des hydrosystèmes ou des fractions d'hydrosystèmes différents : lac, fleuve, marais, estuaires.

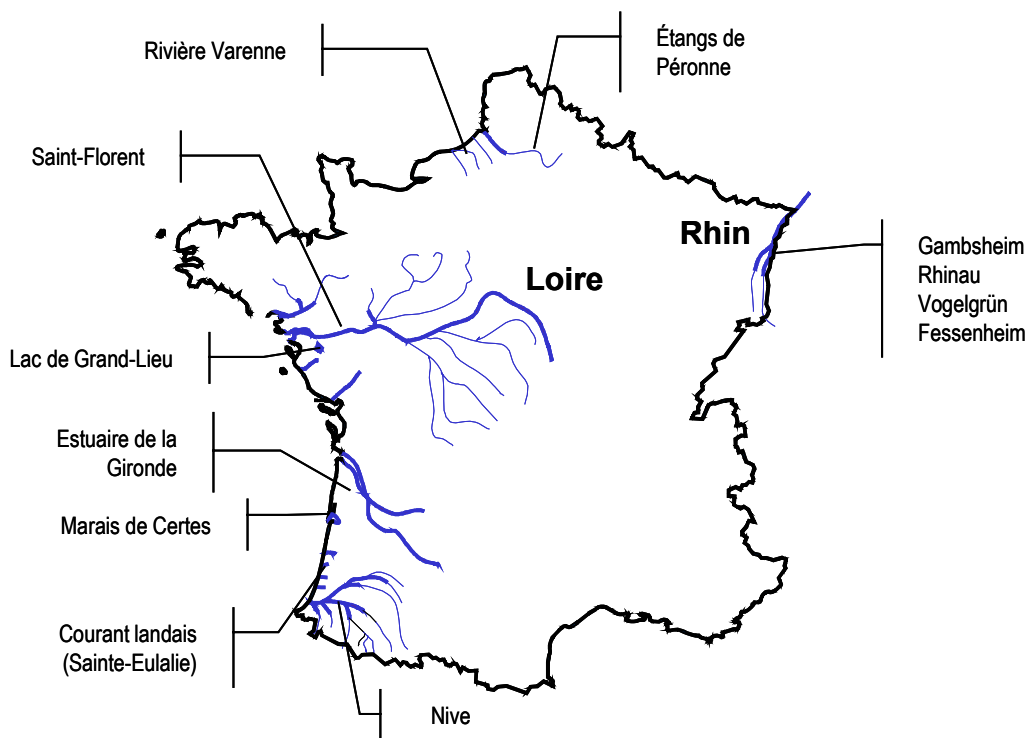


Figure 10 : Sites d'échantillonnages. Les stations échantillonnées sur le Rhin sont espacées tout au plus de 60 km.

Sur chacun des hydrosystèmes et dans la mesure du possible, deux types d'échantillonnage ont été réalisés ; l'un visait à capturer des anguilles quel que soit le stade (aussi bien les anguilles jaunes que les anguilles d'apparence argentée) ; les engins de pêche utilisés étaient soit des bosselles, des verveux à ailes ou bien du matériel de pêche électrique. Le second échantillon visait à collecter des anguilles au stade argenté dévalant c'est-à-dire capturées pendant leur migration catadrome et à l'aide d'engins spécifiques de pêche d'avalaison (guideau) ou de piège d'avalaison (verveux à ailes, moine de vannage, tézelle ou piège expérimental sur la Nive. Les sites sont indiqués sur la Figure 10.

3.2.1.1. Bassin versant de la Loire

La Loire à Saint-Florent

Le site de Saint-Florent (Loire-Atlantique) est situé sur la Loire, à environ 40 km à l'est de Nantes, c'est-à-dire de l'estuaire (la limite de ce dernier se situe après le port de Nantes). La Loire est le plus grand fleuve de France (1012 km) ; elle prend sa source dans le département de l'Ardèche, à 1400 m d'altitude. La Loire grandit tout au long de son parcours et ses principaux affluents sont : l'Allier, le Cher, l'Indre, la Creuse et la Vienne, le Thouet et le Maine. Au total, la Loire représente un réseau hydrographique de 135 000 km de long, avec des régimes hydrologiques très contrastés et draine une surface de 109 930 km². Au niveau de la pêche le fleuve est séparé en deux par une petite île et sa largeur totale est d'environ 300 m.

Anguilles d'avalaison - L'échantillon d'anguilles dévalantes a été réalisé par un pêcheur professionnel. La pêche se déroule la nuit, durant l'automne et l'hiver, grâce à un guideau fixé à la toue (voir Chapitre 2),.

Anguilles tous stades - Les anguilles pour ce lot ont été récoltées par cette même pêcheur, mais ont été capturées au mois de mai. A cette période elles sont piégées grâce à des nasses appâtées et ce sont donc principalement des anguilles jaunes qui sont capturées.

Le lac de Grand-Lieu

Le lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique) est situé à 14 kilomètres au sud-ouest de Nantes. Les eaux du lac s'écoulent dans l'estuaire de la Loire via un canal d'une vingtaine de kilomètres. Deux principales rivières, de faibles largeur et profondeur, alimentent le lac en aval. La profondeur moyenne du lac est comprise entre 1,5 et 3,5 mètres environ entre l'été et l'hiver et par conséquent la surface en eau peut varier entre 3900 et 6500 hectares. Aucun échantillon d'anguilles d'avalaison n'a été réalisé sur ce site.

Anguilles tous stades - L'ensemble des anguilles a été pêché au verveux soit par les pêcheurs professionnels du lac, auquel cas la maille est de 10 mm, soit par une équipe scientifique du Cemagref de Bordeaux et des verveux de maille de 3 mm venant compléter l'échantillonnage.

3.2.1.2. Le Rhin

Le Rhin fait 1360 km de long pour un bassin versant d'une surface de 224 000 km². Le Rhin supérieur naît dans les Alpes des Grisons de la réunion du Rhin antérieur (Vorderrhein), à 2341 m d'altitude, et du Rhin postérieur (Hinterrhein), qui sort d'un glacier à 2216 m d'altitude. Les deux torrents confluent à Reichenau. Son affluent principal est l'Aar, qui draine les Alpes bernoises. Le fleuve s'achève aux Pays-Bas au niveau d'un vaste delta.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

L'échantillon d'anguilles provenant du Rhin correspond à 4 sites, tous sont situés au niveau de la frontière avec l'Allemagne, à une distance d'environ 550 km avec le delta. La distance entre la station la plus en amont (Fessenheim) et la station la plus en aval (Gambshheim) est d'environ 60 km. En 1989, cette partie du Rhin a fait l'objet d'un alevinage de 500 kg de civelles, soit environ 1 250 000 individus, (Meunier 1994). Initialement ces individus provenaient des étangs de la Somme. Une partie des anguilles échantillonnées pour le présent travail proviennent donc de l'alevinage.

Aucun échantillon spécifique d'anguilles d'avalaison n'a été réalisé sur le Rhin.

Anguilles tous stades – Les captures ont été effectuées par pêche électrique, excepté sur le site de Fessenheim où les anguilles ont été obtenues par un pêcheur professionnel à la nasse.

3.2.1.3. La Nive

La Nive (Pyrénées-atlantiques), longue de 80 km, prend sa source dans les Pyrénées. Son débit moyen journalier varie entre 6 et 300 m³.s⁻¹. En été les températures varient entre 18 à 21°C et 4 à 6°C en hiver. L'échantillonnage a été effectué dans la partie aval de la Nive, sur le site d'Halsou, localisé à 23 km de la mer. Le site comprend une microcentrale hydroélectrique dont les caractéristiques sont présentées au Chapitre 6.

Anguilles d'avalaison - Les anguilles ont été capturées au cours d'une étude sur le phénomène de dévalaison entre octobre et décembre 1999 et 2000. Les individus étaient piégés au niveau de la centrale hydroélectrique, le dispositif de piégeage est décrit en détail au Chapitre 6.

Anguilles tous stades – Avant les saisons de migration 2000 et 2001, au mois de septembre, des échantillonnages d'anguilles ont été effectués en amont et juste en aval de la centrale par pêche électrique.

3.2.1.4. Marais de Certes

Le bassin d'Arcachon, vaste zone laguno-estuarienne de 155 km² dont les 3/4 émergent à marée basse, recèle sur ses rives près de 1000 ha de territoires endigués appelés « réservoirs à poissons ».

Le Domaine de Certes, propriété du Conservatoire du Littoral et des Rivages lacustres depuis 1984, est l'un de ces réservoirs, représentant une surface en eau saumâtre de 145 ha gérés au moyen de 19 écluses. Vingt kilomètres de canaux (profondeur maximale de 2 m) alimentent les 130 ha de plats, structures peu profondes (maximum de 40 cm) issues de l'époque salicole du domaine.

Le peuplement piscicole est entièrement sous la dépendance des entrées d'alevins sauvages venant du Bassin d'Arcachon lors des prises d'eau ayant lieu tous les 10-15 jours. Il est surtout

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

composé d'espèces d'intérêt halieutique (*Anguille (Anguilla anguilla)*, Bars (*Dicentrarchus labrax et punctatus*), Mulets (*Chelon labrosus, Liza ramada, Liza aurata*), Dorades (*Sparus auratus*), Sole (*Solea solea*) et flet (*Platichthys flesus*). Les crustacés (crevettes blanches, *Palaemonetes varians* et gammares, *Gammarus sp.*) constituent un maillon important des chaînes alimentaires. Une présence significative d'oiseaux piscivores (hérons, cormorans, aigrettes) influe sur le stock piscicole exploité par un pêcheur professionnel durant 5 mois de l'année (2 T à 2,5 T prélevées annuellement).

Au sein du domaine, les caractéristiques physico-chimiques varient beaucoup dans l'espace et dans le temps (Tableau 3).

Tableau 3 : Gammes de variations en température et salinité dans le domaine de Certes.

Paramètre	Gamme annuelle de variation	Ecart moyen entre zones à une date donnée
Température	3 à 30 °C	4-5 °C
Salinité	13 à 35	5-10

Des crises dystrophiques estivales le plus souvent sur une partie du domaine provoquent régulièrement des conditions peu compatibles avec une bonne croissance du poisson. L'anguille présente malgré tout de bonnes performances de croissance (7-8 cm/an) essentiellement en phase printanière et automnale (Lee, 1979, Bruyère, 1993).

Anguilles d'avalaison – Ces individus ont été capturés grâce à un piège d'avalaison installé sur une écluse reliant le marais au bassin d'Arcachon. Le piège est mis en fonctionnement la nuit et à marée basse.

Anguilles tous stades – Ce lot a été obtenu au verveux par un pêcheur professionnel.

3.2.1.5. Landes : Courant de Sainte-Eulalie

Le « courant » est un terme d'usage local landais qualifiant les exutoires des plans d'eau douce du littoral aquitain. Le courant de Sainte-Eulalie constitue l'exutoire de l'étang de Biscarosse et de Parentis. Celui-ci d'une longueur de 12 kilomètres, traverse le lac d'Aureilhan avant de se jeter dans l'océan Atlantique à Mimizan. Cet ensemble présente un fort intérêt écologique et paysager, il s'inscrit dans le très vaste ensemble des zones humides de l'arrière dune du Pays de Born, constitué d'une suite de lacs, étangs et marais en arrière du système dunaire. Ce courant, très sinueux et encombré, traverse

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

une succession de marais puis la forêt. Il prend un aspect torrentiel lors des périodes de hautes eaux du fait de la pente importante et de la présence de nombreux seuils naturels (Lasica 1983).

Anguilles d'avalaison - Les anguilles de ce site proviennent d'une pêcherie d'avalaison située sur le courant de Sainte-Eulalie dans les Landes. Le dispositif de piégeage est constitué de braies disposées en travers du courant. La pêche s'effectue la nuit et les relevés ont lieu environ toutes les 2 heures selon le débit du courant et la quantité de débris charriés.

3.2.1.6. Estuaire de la Gironde

La Gironde est le plus grand estuaire de l'Europe de l'ouest et il est souvent considéré comme un estuaire de référence notamment au niveau de la qualité et la richesse de son peuplement piscicole. Dans l'estuaire de la Gironde les fonds sont principalement vaseux ou sablo-vaseux et la profondeur moyenne n'excède pas 15 m.

Anguilles tous stades - Les anguilles de Gironde ont été pêchées par chalutage sur le bateau scientifique du Cemagref. Elles proviennent de deux stations d'échantillonnage, l'une dans le secteur polyhalin de l'estuaire (salinité comprise entre 18 et 30) et la seconde dans la partie oligohaline (salinité inférieure à 5). Le chalut utilisé comprend une ouverture verticale de 3,5 m au centre et une largeur de pêche d'environ 13 m. Le maillage au « cul » est de 70 mm, maille étirée. Les traits de chalut ont été effectués, en général, avec le courant et toujours la journée. La durée des traits étant en moyenne de 30 minutes.

3.2.1.7. Les étangs de Péronne et la rivière Varenne

Sur ces sites, les anguilles ont été sélectionnées de manière à constituer des lots homogènes au niveau de leur taille (supérieure à 45 cm). Les échantillons réalisés sur ces sites n'ont donc pas été réalisés de manière aléatoire et ne sont pas représentatifs des populations en place.

Anguilles d'avalaison – Les anguilles de Péronne (Somme) ont été capturées au verveux à la sortie des étangs pendant le pic de migration d'avalaison.

Anguilles tous stades – Les individus de Varenne (Seine-Maritime) ont été capturés par pêche électrique (par le Conseil Supérieur de la Pêche) en juillet et septembre 1994.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Tableau 4 : Récapitulatif de l'échantillonnage effectué.

Sites	Type d'échantillon	Effectifs	Dates de pêche	Engins de pêche	Pêche professionnelle
Lac de Grand-Ilieu	Tous stades	289	Années 1994 à 1998	Verveux, pêche électrique	En partie
Loire (Saint-Florent)	Avalaison	92	Novembre et décembre 2000 et 2001	Guideau	Oui
	Tous stades	48	Mai 2002	Nasses	Oui
Rhin	Tous stades	389	Années 1996 à 1998	Pêche électrique	Non ⁴
Nive	Avalaison	49	Octobre à décembre 1999 et 2000	Piège avalaison	Non
	Tous stades	131	Septembre	pêche électrique	Non
Courant de Sainte-Eulalie	Avalaison	42	Novembre 2001	Braies	Oui
Certes	Avalaison	36	Septembre et décembre 2001	Piège avalaison	Non
	Tous stades	19	Octobre 2001	Verveux	Oui
Gironde	Tous stades	30	Avril et mai 2001	Chalut	Non
Varenne	Tous stades	76	Juillet et septembre 1994	Pêche électrique	Non
Péronne	Avalaison	41	Octobre 1994	Verveux	Oui

⁴ Excepté pour un échantillon pêché par un pêcheur professionnel à la nasse sur le site de Fessenheim.

3.2.2. Caractères morphologiques

Les anguilles ont été anesthésiées avec un mélange à 10% d'huile de clou de girofle et d'éthanol à 70°. La quantité variait entre 6 mL et 12 mL dans 10 L d'eau selon la température de l'eau et la taille des anguilles. Les paramètres suivants ont ensuite été mesurés : masse corporelle (P exprimé en grammes), longueur totale du corps (Lt exprimée en millimètres), longueur de la nageoire pectorale (Ln en millimètres), diamètres horizontal (Dh) et vertical (Dv) de l'œil (en millimètres). Les mesures sont schématisées sur la Figure 11 et des photos sont présentées au Chapitre 4. Ces mesures (Ln, Dh et Dv) sont effectuées au pied à coulisse, à une précision de 0,01 mm. Les indices suivants ont ensuite été calculés :

Le facteur de condition de Fulton (1911) :

$$K = \frac{P}{L^3} \times 10^5$$

L'indice oculaire (IO) de Pankhurst (1982c) :

$$IO = \left(\frac{Dv + Dh}{4} \right)^2 \times \frac{\pi}{Lt} \times 100$$

Un indice (ILn) permettant de comparer les longueurs relatives des nageoires pectorales a également été calculé selon la formule :

$$ILn = \frac{Ln}{Lt} \times 100$$

Au moment des mesures, les anguilles ont été classées par le ou les expérimentateurs (1 à 3 personnes) en trois catégories d'après l'examen de leur aspect : anguilles argentées (a), anguilles jaunes (j) et anguilles intermédiaires (x). Ces dernières représentent les individus n'ayant ni la coloration typique de l'anguille argentée (face dorsale noire, ventre argenté, ligne latérale bien marquée), ni celle de l'anguille jaune ou verte des méditerranéens. Ces critères sont présentés dans le Tableau 15, p 114.

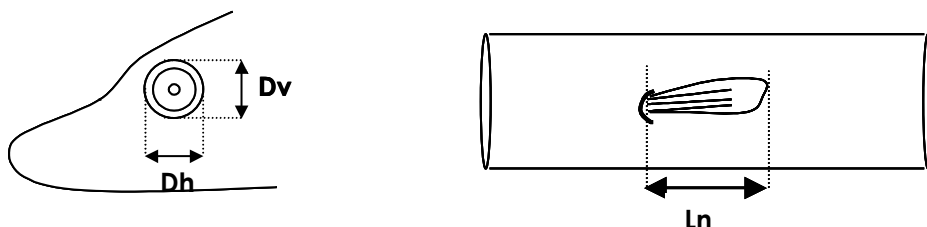


Figure 11 : Schéma des mesures effectuées ; Dh : diamètre horizontal ; Dv : diamètre vertical ; Ln : longueur de la nageoire pectorale.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

La couleur a également été mesurée par spectrocolorimétrie (Spectrocolorimètre Minolta CM-508d). L'appareil permet de mesurer la couleur d'une surface de 8 mm de diamètre dans le système L*a*b*. Dans cette représentation L* indique un facteur de clarté de la zone mesurée, il est compris entre 0 (noir) et 100 (blanc) ; a* et b* sont les coordonnées de chromaticité. Des valeurs positives pour a* et b* correspondent respectivement aux couleurs rouge et jaune et des valeurs négatives respectivement au vert et au bleu. Les mesures ont été prises sur trois régions du corps de l'anguille : sur le dos en avant de la nageoire dorsale, sous la ligne latérale et sur la face ventrale sur des zones les plus homogènes possibles au niveau de leur couleur.

3.2.3. Caractères anatomiques

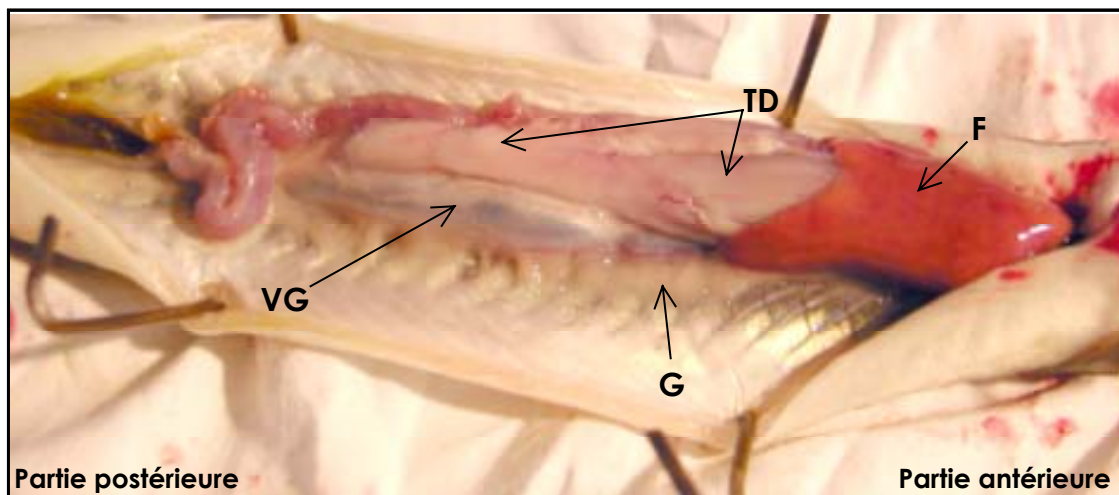


Photo 3 : Dissection d'une anguille femelle, vue ventrale. F : foie, TD : tractus digestif, G : gonade ,VG : vessie gazeuse.

Après le sacrifice de chaque anguille, certains organes susceptibles de présenter des variations au cours de la métamorphose en anguille argentée ont été prélevés et pesés (précision de 0,01 g) :

- Les gonades (Photo 3) : Le passage au stade argenté correspond au début de développement des organes sexuels. Chez les mâles ce développement reste extrêmement faible et une valeur de 0,01 g a parfois été attribuée d'office lorsque le poids était inférieur à la précision de la balance.
- Le foie : Cet organe subit des remaniements au cours de « l'argenture ». Le foie constitue également un organe de réserves lipidiques.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

- Le tractus digestif (vidé) : Les anguilles argentées cessent de se nourrir et ce paramètre peut donc refléter une évolution vers le stade argenté. Le tractus digestif est entièrement prélevé entre l'anus et l'œsophage.

Les poids ont été rapportés au poids du corps de chaque anguille pour calculer les indices correspondants : le rapport gonado-somatique ($RGS = \% \text{ poids des gonades}/P$), le rapport hépatosomatique ($RHS = \% \text{ poids du foie}/P$) et le rapport intestino-somatique ($RIS = \% \text{ du tractus digestif}/P$).

3.2.3.1. Détermination du sexe

Elle a été réalisée par observation macroscopique des gonades et si nécessaire pour quelques anguilles, par observation microscopique après fixation histologique. Les individus ont été classés en trois catégories : femelles (ovaires visibles différenciés), mâles (testicules visibles différenciés) et indifférenciés lorsque les gonades n'étaient pas visibles ou indiscernables des amas graisseux péritonéaux. Dans ce chapitre, nous ferons référence à ces anguilles comme sexuellement indifférenciées même si elles le sont génotypiquement.

3.2.3.2. Dosages hormonaux

Les dosages hormonaux ont été réalisés par le Laboratoire de Physiologie Comparée du Muséum Nationale d'Histoires Naturelles de Paris. L'hormone gonadotrope (GTH) de type 2 (LH) joue un rôle essentiel dans la stimulation de l'activité des gonades ; son taux a été mesuré par dosage radioimmunologique RIA (Dufour et al. 1983a) dans les extraits hypophysaires uniquement, sa présence étant indétectable dans le sérum des anguilles aux stades jaunes et argentés (Dufour 1994). L'hormone de croissance (GH) a été mesurée dans les sérums et les extraits hypophysaires par un RIA homologue mis au point pour la GH d'anguille (Marchelidon et al. 1996).

Les valeurs ont été rapportées à chaque hypophyse car il n'était pas techniquement possible de les rapporter au poids de celles-ci. Par conséquent, les concentrations sont données en ng/hypophyse pour la GTH et en $\mu\text{g}/\text{hypophyse}$ pour la GH. Seules les concentrations hypophysaires ont été exploitées au cours de ce travail.

3.2.4. Analyse des données

Si l'on veut étudier les relations entre deux variables, il est facile de représenter l'ensemble des données sur un graphique plan. Le simple examen visuel de l'allure du nuage de points permet de comparer les individus ou groupes d'individus présentant des caractéristiques voisines. Avec 3

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

caractères cela est difficile, mais encore possible sur un graphique à 3 dimensions. Dès que le nombre de variables devient supérieur à 3, il est impossible de visualiser la forme du nuage de points.

Les méthodes factorielles d'analyse de données permettent de réduire le nombre de caractères par la construction de nouvelles variables synthétiques obtenues en combinant les caractères initiaux. L'objectif étant ici de comparer les caractéristiques physio-anatomiques et morphologiques d'un grand nombre d'individus, l'analyse factorielle est incontournable. Les données seront donc traitées par Analyse en Composantes Principales ou ACP.

Cette méthode, conçue par Pearson (1901), puis intégrée à la statistique mathématique par Hotelling (1933), permet d'évaluer les ressemblances entre individus et les liaisons entre les variables. Les individus et variables sont visualisés par rapport aux composantes principales ou axes factoriels. Le nombre d'axes est égal au nombre de variables et chaque axe a une inertie (ou variance). La somme des inerties est donc égale au nombre de variables.

Si les données sont peu structurées, les variables ne sont pas fortement corrélées entre elles et le nuage de points n'a pas de forme spécifique ; dans ce cas les pourcentages d'inertie (ou valeurs propres) sont régulièrement décroissants et l'analyse ne fournira pas de résultats intéressants.

Il n'existe pas de règles de sélection strictes pour le choix du nombre d'axes à retenir ; certaines consistent à ne retenir que les valeurs propres supérieures à la moyenne de toutes les valeurs propres, d'autres se basent sur l'examen visuel du diagramme des valeurs propres. En écologie, il est bon de retenir tous les axes interprétables du point de vue du biologiste et c'est généralement la méthode du bâton brisé qui correspond le mieux à cette approche empirique. Elle consiste à garder les axes avant la rupture de pente de l'histogramme des valeurs propres (Figure 12).

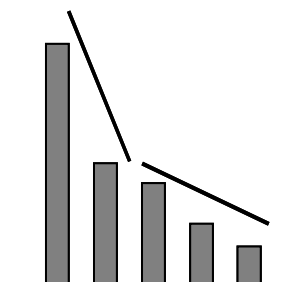


Figure 12 : Illustration de la méthode du bâton brisé pour le nombre d'axes à retenir. Ici on ne retiendrait que les deux premiers axes de l'analyse.

Les techniques de classification ont pour but de regrouper les individus en un nombre restreint de classes homogènes. Les méthodes de Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) produisent des

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

suites de partitions en classes de plus en plus vastes. La suite des partitions obtenues est usuellement représentée sous la forme d'un dendrogramme. Chaque partition correspond ainsi à une valeur numérique, représentant le niveau auquel ont lieu les regroupements ; plus l'indice est élevé plus les parties regroupées sont hétérogènes. Le problème est souvent de choisir parmi le très grand nombre de critères de regroupement et d'algorithmes de classification disponibles. On pourra se reporter à Legendre et Legendre (1979) et Lebart et al. (1995) pour une description des méthodes les plus utilisées et des principes de base.

Le traitement conjoint d'une ACP suivie d'une CAH est une technique classique en analyse de données. Les deux méthodes sont complémentaires. Dans notre cas, l'ACP permettra tout d'abord de décrire les relations entre les variables (paramètres physio-anatomiques et morphologiques) et de regarder comment les différents individus se positionnent par rapport à ces paramètres. Dans un second temps, les groupes d'anguilles (stades jaunes, argentés) seront déterminés par une CAH. La méthode de Ward qui utilise le critère de l'inertie sera appliquée sur les coordonnées factorielles de l'ACP. Les deux techniques sont compatibles puisqu'elles sont fondées sur une notion d'inertie similaire (Lebart et al. 1995). La coïncidence entre les deux approches, c'est-à-dire la représentation des groupes déterminés par la CAH, dans le plan factoriel est une indication sur la validité des stades déterminés.

3.2.5. Tests statistiques

Des comparaisons statistiques ont été réalisées sur les paramètres physio-anatomiques et morphologiques afin de valider les différences observées entre les groupes définis à partir des analyses exploratoires. L'analyse de variance (ANOVA) a été appliquée pour la comparaison des données biométriques (L, P, IO et ILN) suivi d'un test de comparaison multiple (test de Tukey). Les dosages hormonaux ainsi que le facteur de condition K ont été comparés par des tests de Kruskal-Wallis comme le préconisent Bolger et al. (1989). Les rapports gonado-somatique (RGS), hépato-somatique (RHS) et intestino-somatique (RIS) ont été comparés par analyse de covariance (ANCOVA) du poids de l'organe (ex : poids des gonades) en fonction du poids du corps.

Les liens entre les variables physio-anatomiques ont été évalués grâce au coefficient de corrélation de Pearson et leur signification par un test de Bonferroni.

Les analyses multivariées ACP et CAH et tests statistiques ont été réalisés grâce aux logiciels ADE-4 (Thioulouse et al. 1997) et SYSTAT version 10.

3.3. Evolution globale des paramètres anatomiques et hormonaux

Pour cette première analyse exploratoire, tous les paramètres internes dont nous disposons ont été retenus, rappelons : le RGS correspondant au développement des gonades, le RIS traduisant la régression du tractus digestif, le RHS correspondant au poids du foie, le taux de GTH, hormone impliquée dans le développement des gonades et le taux de GH ou hormone de croissance.

L'objectif de cette première analyse est d'examiner les relations (corrélations) entre ces variables afin de voir leur évolution l'échantillon analysé. Les hormones n'ont pas été dosées pour tous les individus et dans tous les sites et nous devons donc restreindre cette analyse aux anguilles prélevées sur le lac de Grand-Lieu et sur le Rhin.

Les anguilles mâles, quel que soit leur stade en phase continentale, présentent des gonades très peu développées et donc un RGS très faible. La comparaison simultanée des mâles et femelles masquerait toute éventuelle structure ou évolution chez les mâles. Ces derniers ont par conséquent été analysés séparément avec les anguilles indifférenciées pour former un échantillon de 58 anguilles. L'échantillon femelle est composé de 539 anguilles.

Les résultats de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) chez les femelles sont présentés sur la Figure 13. Les deux premières composantes de l'analyse représentent respectivement 43% et 26% de l'inertie totale. Le nuage de points représente les 539 individus. L'axe 1 traduit principalement les variations au niveau des RIS, RGS et teneurs en GTH (Tableau 5). Le RIS est inversement corrélé aux valeurs de RGS et au taux de GTH. Ces deux derniers paramètres sont significativement corrélés entre eux. On peut donc associer l'axe 1 à une évolution vers le stade argenté. En effet, on observe un gradient entre des anguilles présentant un RIS fort et un RGS faible, jusqu'aux anguilles présentant une régression du tractus digestif (diminution du RIS) et un développement des gonades (augmentation du RGS), parallèlement à une augmentation du taux de GTH. L'axe 2 indique les variations du RHS : le poids du foie diminue d'abord puis augmente pour les individus plus avancés dans ce début de métamorphose.

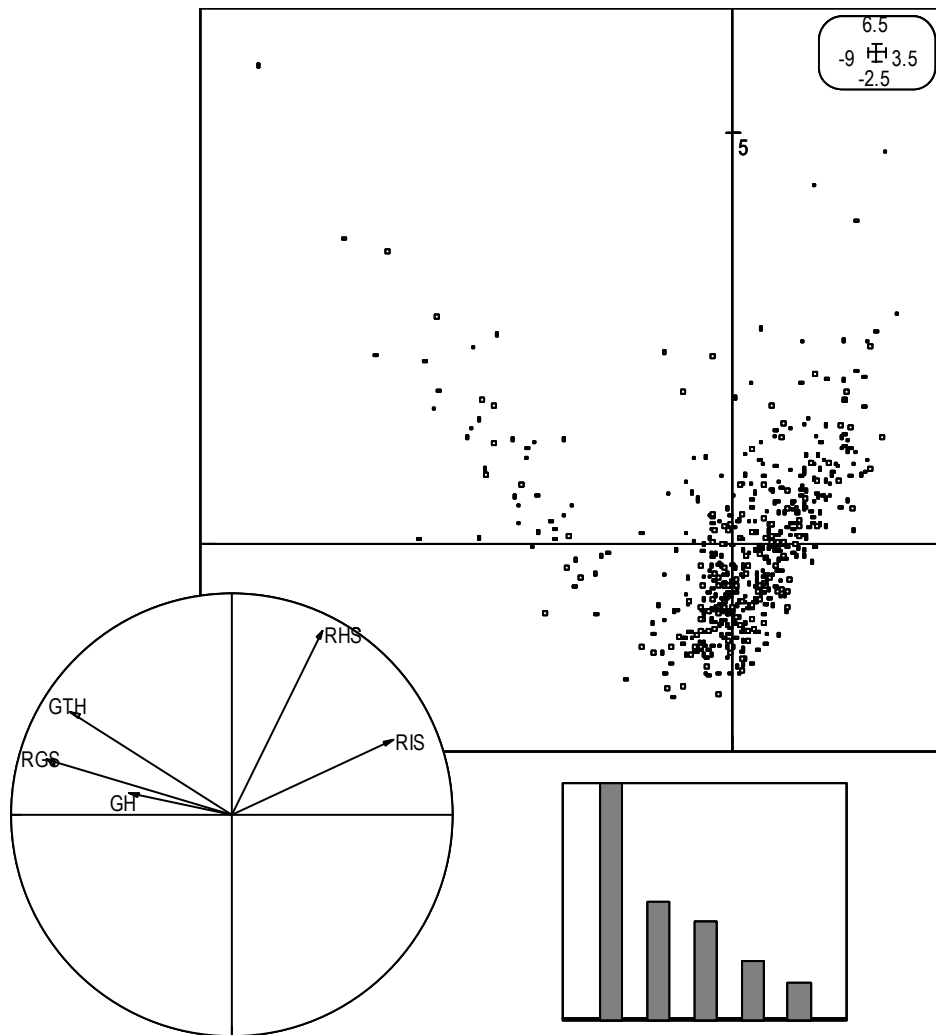


Figure 13 : Analyse en composantes principales réalisée sur 539 anguilles femelles (Loire et Rhin). Les deux premiers axes de l'analyse représentent 69% de l'inertie totale, respectivement 43 et 26% pour les axes 1 et 2. L'histogramme des valeurs propres est représenté en bas à droite. Les corrélations entre les 5 variables physio-anatomiques sont indiquées dans le cercle des corrélations. On constate une évolution entre les anguilles à fort RIS jusqu'au anguilles présentant un développement des gonades (augmentation du RGS) associé à une production en hormone GTH.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Tableau 5 : Contributions des variables des ACP (femelles et mâles) aux axes (contributions absolues) et corrélations aux axes (contributions relatives). Les contributions significatives sont indiquées en gras⁵.

	FEMELLES				MALES ET INDIFFERENCIEES			
	Contributions absolues		Contributions relatives		Contributions absolues		Contributions relatives	
Variables	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2
RGS	33	5,4	71	6	21,4	9,6	60	10
RHS	7,9	63,5	17	69	28,5	0	80	0
RIS	24,6	10,4	53	11	21,7	2,6	61	3
GTH hypophysaire	24,5	19,7	53	21	28,2	0,3	79	0,4
GH hypophysaire	9,9	0,8	21	0,9	0,2	87,2	0,5	92

Une deuxième ACP a été réalisée sur l'échantillon d'anguilles mâles et indifférenciées (dont le sexe n'a pu être déterminé). Les points-individus ont été étiquetés selon le sexe (Tableau 5, Figure 14). Le plan factoriel 1-2 représente 77% de l'inertie totale. On observe les mêmes corrélations entre les variables que chez les femelles. L'axe 1 de l'ACP est très bien représenté par les trois paramètres caractéristiques des changements liés à la métamorphose : augmentation des gonades (RGS), diminution du poids du tractus digestif (RIS) et production d'hormone gonadotrope (GTH). L'axe 1 reflète là aussi une évolution vers le stade argenté.

On distingue deux groupes : l'un correspond aux mâles situés sur la partie gauche du graphique ; ces mâles présentent des taux de GTH importants et des RGS « relativement élevés ». Ce groupe de mâles est également caractérisé par des RIS faibles. Le second groupe, sur la partie droite du graphique, comprend les anguilles indifférenciées et quelques mâles. Il correspond à des individus n'ayant pas débuté leur métamorphose. L'axe 1 est ici également très corrélé au RHS. Il semblerait que plus les anguilles sont avancées dans la métamorphose, plus le RHS est faible. La GH est très bien

⁵ Dans l'hypothèse où chaque variable participe de la même façon à la construction de l'axe, les contributions absolues significatives sont supérieures ou égales à 20. Les contributions relatives (ou cosinus carrés) représentent la qualité de la représentation de la variable dans le plan factoriel. On peut considérer qu'elles sont significatives lorsqu'elles sont supérieures à 50.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

représentée par l'axe 2. Cette corrélation est liée à la présence de 3 anguilles indifférenciées présentant des taux très importants de GH.

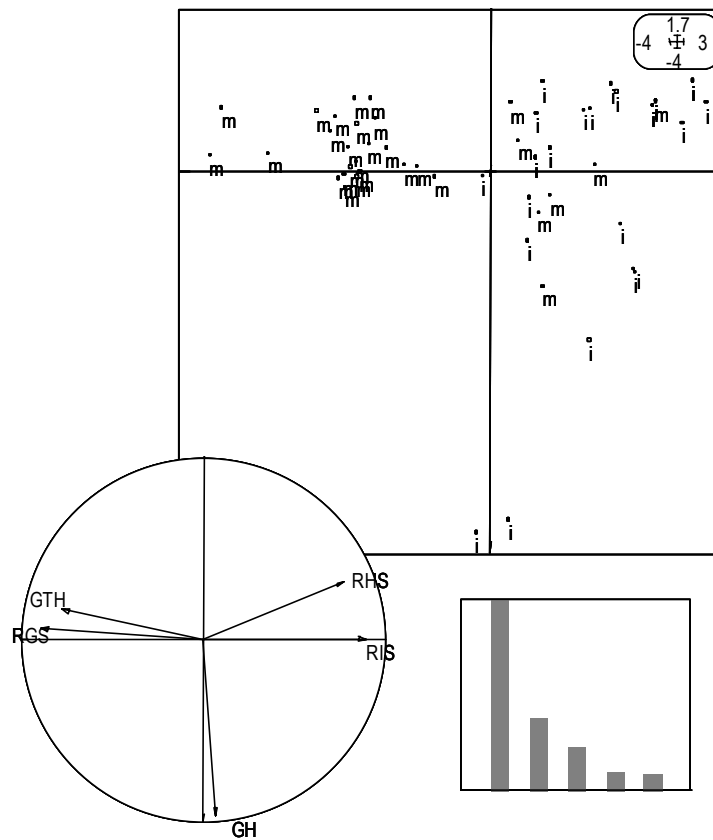


Figure 14 : Analyse en Composantes Principales effectuées sur 58 anguilles mâles (m) et indifférenciées (i). Les deux premiers axes de l'analyse représentent 56 et 21% de l'inertie totale.

L'ACP ne permet pas de constater l'amplitude de variation des paramètres. Ces valeurs sont indiquées dans le Tableau 6. Les valeurs minimales et maximales par sexe sont du même ordre de grandeur entre les deux sites (Grand-Lieu et Rhin) excepté pour le RIS chez les femelles et indifférenciés qui atteint des valeurs bien plus importantes sur le Rhin. Sur le site du Lac de Grand-Lieu où les deux sexes sont présents, les valeurs de RIS sont semblables entre les mâles et les femelles ; le poids relatif du tractus digestif est équivalent selon le sexe. Chez les anguilles indifférenciées, le RIS peut atteindre des valeurs minimales relativement basses (2,3%), mais pas aussi faibles que chez les mâles et femelles (entre 0,80 et 1,1). Les taux de GTH et GH sont nettement supérieurs chez les femelles, en particulier sur le Rhin.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Tableau 6 : Valeurs minimales et maximales par site des paramètres physio-anatomiques. Les RGS, RHS et RIS sont exprimés en pourcentage du poids total du corps.

FEMELLES	Grand-Lieu (Bassin versant de la Loire)		Rhin	
	Min	Max	Min	Max
RGS (%)	0,01	1,89	0,01	2,46
RHS (%)	0,81	4,61	0,74	4,97
RIS (%)	0,81	6,49	1,09	11,30
GTH (µg/hypophyse)	0,03	386	0	844
GH (µg/hypophyse)	1,3	223	0	728

MALES	Grand-Lieu (Bassin versant de la Loire)		Rhin	
	Min	Max	Min	Max
RGS (%)	0,01	0,23		
RHS (%)	0,96	3,21		
RIS (%)	0,95	5,26	Pas d'anguille mâle	
GTH (µg/hypophyse)	0,7	364		
GH (µg/hypophyse)	3,20	14,30		

INDIFFERENCIÉES	Grand-Lieu (Bassin versant de la Loire)		Rhin	
	Min	Max	Min	Max
RGS (%)	0,01	0,06	0,01	0,11
RHS (%)	1,40	3,53	0,88	2,90
RIS (%)	2,31	6,13	2,33	8,26
GTH (µg/hypophyse)	0,7	12,7	0	1,4
GH (µg/hypophyse)	5,21	29	0,83	28,40

3.4. Caractérisation et définitions des limites des stades jaune et argenté

3.4.1. Méthode et hypothèses de base

Pour la détermination des stades jaune et argenté nous avons choisi de réaliser l'analyse sur un échantillon comprenant le maximum d'individus et capturés sur l'ensemble des sites. Cependant, comme nous l'avons vu précédemment, les teneurs en hormone de croissance et en hormone gonadotrope n'ont pas été mesurées sur les individus de tous les sites, tandis que les paramètres anatomiques RGS, RHS et RIS ont été obtenus sur 1242 anguilles réparties sur 9 sites (Tableau 4).

La prise en compte de ces trois paramètres devrait suffire à rendre compte de l'évolution des anguilles vers le stade argenté. Ainsi, l'analyse globale (paragraphe 3.3) nous a permis de constater que le RGS est corrélé à la teneur en GTH ($R=0,53$, $p<0,0001$) et la participation de cette dernière à l'analyse n'est donc pas indispensable. De même, nous ne tiendrons pas compte dans la détermination des stades de la teneur en GH qui ne présentait, pas au paragraphe précédent, de variations liées à la métamorphose.

Afin de définir les stades jaune et argenté nous disposons de 3 types d'informations :

- Les paramètres anatomiques décrits et analysés au paragraphe précédent sur un ensemble de 1242 anguilles,
- Dans ce dernier lot, des individus témoins de « l'état zéro » d'avant la métamorphose, représentés par les anguilles indifférenciées
- Ainsi que des individus témoins « anguilles argentées » correspondant aux individus dévalants capturés pendant leur migration d'avalaison.

Ainsi, une seconde ACP est donc effectuée sur ces 3 paramètres (RGS, RHS et RIS), suivie d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) réalisée sur les scores factoriels.

Les anguilles sont qualifiées de dévalantes (d) lorsqu'elles ont été pêchées pendant la période de pêche traditionnelle d'avalaison et grâce à des engins spécifiques de ce type de pêche : guideau ou piège d'avalaison, tous deux basés sur le principe que l'anguille est en mouvement vers l'aval.

Les taux hormonaux seront analysés *a posteriori* pour juger de la validité des stades définis.

Nous ne tiendrons volontairement pas compte des stades (couleur apparente) attribués lors de l'échantillonnage afin de les définir uniquement d'après leur profil physio-anatomique.

3.4.2. Anguilles femelles

3.4.2.1. Calcul et analyse des groupes

L'application d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) permet de classer les anguilles en deux groupes. Ces deux groupes se distinguent nettement l'un de l'autre (Figure 15) et ceci, principalement sur l'axe 1 de l'ACP, qui traduit comme dans les analyses précédentes (3.3), une évolution vers le stade argenté. La Figure 16 représente le même plan factoriel que sur la Figure 15 mais seuls les individus dévalants (Figure 16A) et sexuellement indifférenciés (Figure 16B) sont étiquetés. La Figure 16C représente tous les autres individus, c'est-à-dire les anguilles dont on ne connaît *a priori* pas le stade (jaune, argenté ou autres), capturées hors dévalaison.

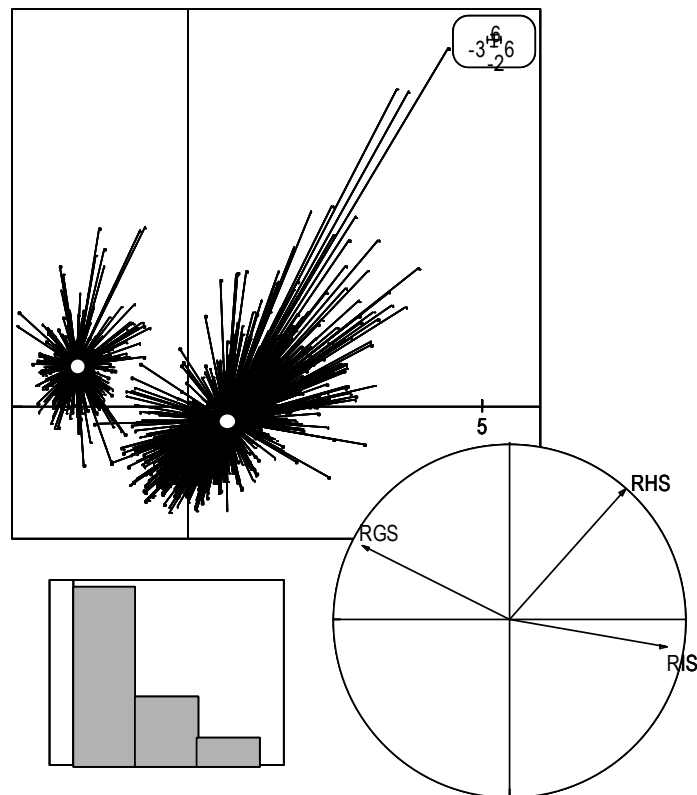


Figure 15 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP réalisée sur les variables anatomiques, RGS, RIS et RHS. Les axes 1-2 représentent 65 et 25% de l'inertie totale). Les groupes calculés par la CAH sont indiqués sous forme « d'étoile ».

Les anguilles dévalantes, constituant notre référence « stade argenté » femelle se situent vers les scores négatifs (Figure 15 et Figure 16A) : elles correspondent aux individus présentant les RGS les plus élevés et les plus fortes diminutions du poids du tractus digestif (RIS faibles). Le groupe argenté comprend non seulement des anguilles dévalantes, mais également un nombre important d'anguilles

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

capturées hors période de migration (ou avec des engins de pêche ne capturant *a priori* pas de dévalants), symbolisés par la lettre x sur la Figure 16C. Bien que ces anguilles n'étaient apparemment pas en migration au moment de leur capture, elles présentent les mêmes caractéristiques anatomiques et on peut à présent les définir comme anguilles « argentées ».

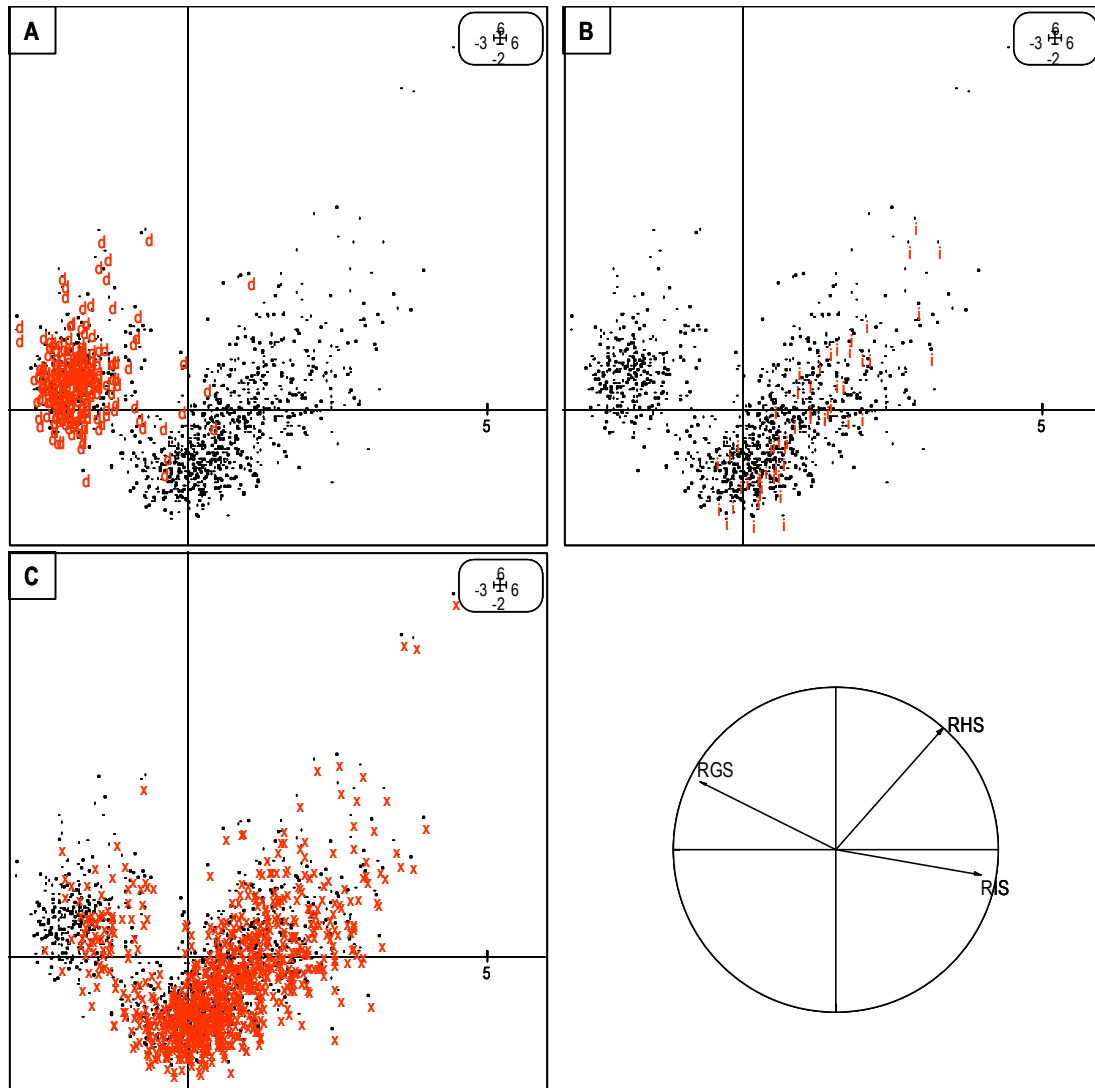


Figure 16 : Le plan factoriel 1-2 de l'ACP a été décomposé en trois pour une meilleure lisibilité. Les anguilles dévalantes (d) et donc argentées sont représentées en A ; les anguilles sexuellement indifférenciées (i : témoins stade jaune) figurent en B. Les autres individus dont le stade n'est *a priori* pas connu, sont présentés sur le graphique C.

Le second groupe est moins homogène, les points-individus sont plus dispersés, ils sont caractérisés par des RIS plus élevés et des RGS plus faibles par rapport au groupe « argenté ». Les anguilles sexuellement indifférenciées appartiennent à ce groupe (Figure 16B), il s'agit donc de ce que l'on appelle généralement le stade jaune. Les anguilles indifférenciées ne constituent pas un groupe

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

bien isolé mais sont au contraire, très dispersées à l'intérieur du groupe jaune ; en d'autres termes elles présentent des variations importantes au niveau de leurs paramètres anatomiques et plus particulièrement au niveau du RHS et du RIS.

3.4.2.2. Caractéristiques globales des stades jaune et argenté

Le Tableau 7 indique les moyennes par stade des paramètres mesurés sur les anguilles. Les teneurs moyennes en GTH sont nettement supérieures pour le stade défini comme argenté et ceci confirme que les groupes déterminés par la CAH correspondent bien aux stades jaune et argenté.

Sur la Figure 17, nous avons représenté le RIS en fonction du RGS pour les deux groupes jaune et argenté. Nous constatons que la limite entre les deux stades se situe aux alentours de 2 % pour le RIS et à environ 1% pour le RGS. La variabilité du RIS au stade jaune est très importante et certaines anguilles de ce stade présentent des valeurs relativement faibles, mais néanmoins toujours supérieures à 2% (Figure 17).

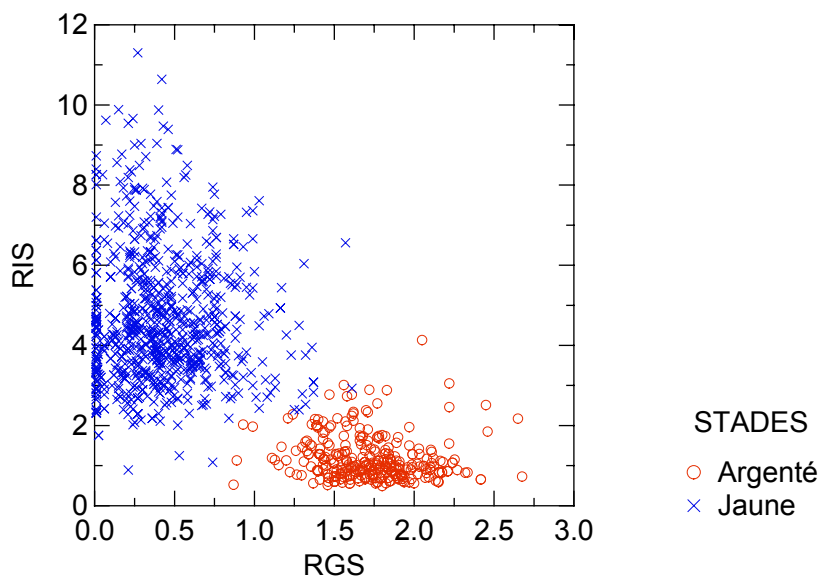


Figure 17 : Relation entre le RGS et le RIS chez les anguilles jaunes et argentées.

Tous les paramètres examinés sont statistiquement et significativement différents entre les anguilles jaunes et argentées. Au niveau de la morphologie, toutes les mesures effectuées sont supérieures chez les anguilles argentées : elles ont en moyenne une taille plus importante, l'exophtalmie se traduit par un indice oculaire (IO) élevé, leur nageoire pectorale (ILN) est également plus développée. La différence la moins significative se situe au niveau du facteur de condition.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Tableau 7 : Moyennes et écarts-types de l'ensemble des caractéristiques pour chaque stade.
* Différence significative $p < 0,01$; ** différence significative $p < 0,05$. Les tests de comparaison de moyenne utilisés sont indiqués au paragraphe 3.2.5 p 67.

FEMELLES ET INDIFFERENCIÉES	Stade jaune N=837			Stade argenté N=319		
	Moyenne	Ecart-type	Min-Max	Moyenne	Ecart-type	Min-Max
L (mm)	481	107	225-877	644*	121	367-982
K	0,18	0,03	0,06-0,38	0,19**	0,03	0,11-0,36
IO	5,2	1,4	1,6-10,5	9,7*	1,7	4,5-16,5
ILN	3,9	0,6	2,2-5,9	4,8*	0,6	3,5-6,6
Age (année)	8 (n=529)	3	3-18	10* (n=66)	3	5-21
RGS (%)	0,41	0,29	0,01-1,61	1,70*	0,34	0,10-2,67
RHS (%)	1,51	0,56	0,71-4,97	1,28*	0,26	0,77-2,45
RIS (%)	4,60	1,58	0,89-11,30	1,18*	0,55	0,49-4,13
GTH (ng/hypophyse)	5,1 (n=502)	14,9	0-164	128* (n=80)	149	1,7-844
GH (μg /hypophyse)	49,7 (n=619)	64,1	0-728	73* (n=115)	76	3,3-438

3.4.2.3. Relations entre les paramètres morpho-anatomiques des stades jaune et argenté

Afin de décrire les relations entre les variables morphologiques et anatomiques une ACP indépendante a été effectuée pour chaque stade. Comme la longueur de la nageoire pectorale n'a pas été mesurée sur toutes les anguilles et afin de tenir compte de ce paramètre dans l'analyse, les deux ACP ont été réalisées sur des sous-échantillons de 754 anguilles jaunes et de 189 anguilles argentées.

Les pourcentages d'inertie associés aux axes 1 et 2 sont plus élevés pour l'ACP du stade jaune (61%) que pour celle du stade argenté (53%). Ceci révèle que les corrélations et les relations entre les variables sont plus fortes au stade jaune qu'au stade argenté. La matrice des corrélations (Tableau 8) indique un nombre important de corrélations entre les paramètres chez ces anguilles jaunes.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

En effet, on constate que chez les **anguilles jaunes**, le RGS est très corrélé à la longueur, au poids et à l'indice oculaire (Tableau 8, Figure 18A). Plus une anguille est grande, plus ses gonades sont développées et ceci se reflète également par une augmentation du diamètre des yeux (IO).

Les corrélations entre les teneurs hormonales (non-incluses dans l'ACP) et l'ensemble des paramètres ont été calculées sur des sous-échantillons. L'hormone de croissance (GH) comme l'hormone gonadotrope (GTH) présentent des liaisons fortes avec la longueur et le poids au stade jaune. Elles sont donc également corrélées entre elles, à l'indice oculaire et au RGS (Tableau 8).

En outre, la variabilité du RGS au stade jaune témoigne de la présence de stades intermédiaires. De même, le RIS et le RHS présentent des variations importantes et ceci même parmi les anguilles indifférenciées (Figure 18) censées constituer un témoin de l'état zéro de « l'argenture ». Il existe donc probablement une autre source de variabilité au niveau du RIS que le phénomène de métamorphose. D'après, les corrélations significatives entre le RIS, le RHS et le facteur de condition (K) on peut supposer que les fluctuations du RIS peuvent également être liées à l'alimentation de l'anguille. Quelques anguilles dévalantes ont été classées dans le stade jaune : elles présentent des caractéristiques se rapprochant plutôt des anguilles jaunes. Ces individus semblent être en limite de stade jaune puisqu'elles sont situées tout à fait à droite du graphique (Figure 18B).

Au **stade argenté**, le RGS n'est plus du tout significatif dans l'analyse, sa corrélation aux axes est très faible. Il n'y a donc plus aucune corrélation entre le développement des gonades et la longueur, le poids ou l'indice oculaire (Tableau 9, Figure 18D). Ceci est particulièrement bien visible sur la Figure 19 et donc proportionnellement, une grande anguille argentée n'a pas forcément les gonades plus développées qu'une petite anguille argentée. L'examen des corrélations indique néanmoins une relation forte entre le RGS et le facteur de condition (K) et on peut aisément supposer que plus une anguille est grosse, plus elle va produire de gonades. Le facteur de condition est également corrélé à l'indice oculaire alors que ce dernier ne présente pas de liaison importante avec le RGS.

Les RIS et RHS structurent le nuage de points de façon importante. Ces deux paramètres sont inversement corrélés à l'indice de la nageoire. Le graphique des points-individus (Figure 18E) montre que les anguilles dévalantes sont regroupées et présentent des différences avec les anguilles argentées mais capturées hors dévalaison ; leurs RIS et RHS sont plus faibles et leurs nageoires pectorales (ILN) plus développées. La GTH ne présente plus aucune corrélation avec aucun paramètre et la GH reste corrélée à la longueur donc au poids.

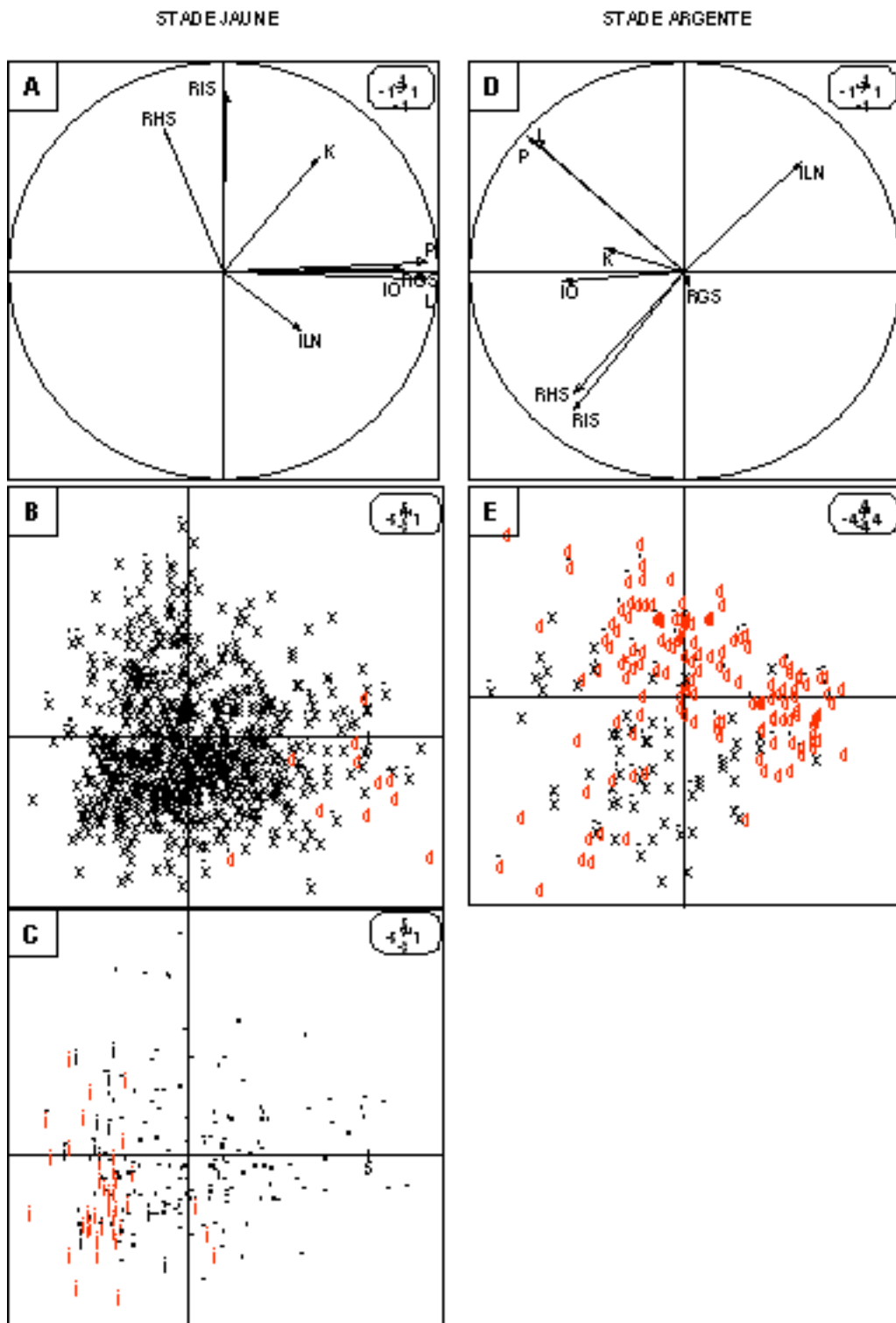


Figure 18 : Plans factoriels 1-2 des deux ACP effectuées sur les variables morpho-anatomiques des anguilles jaunes (A, B, C) et argentées (D, E). Les axes 1 et 2 de l'ACP réalisée sur le stade jaune représentent respectivement 42 et 19% de l'inertie totale ; au stade argenté ils représentent respectivement 29 et 24%. d : anguilles dévalantes ; i : anguilles indifférenciées ; x : anguilles tous stades.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Tableau 8 : Matrice de corrélation de Pearson des paramètres morpho-anatomiques (stade jaune). Les valeurs statistiquement significatives ($p < 0,01$) sont figurées en gras.

STADE JAUNE	L	P	K	ILN	IO	RGS	RHS	RIS	GTH	GH
L	1									
P	0,94	1								
K	0,26	0,39	1							
ILN	0,25	0,27	0,19	1						
IO	0,63	0,63	0,21	0,11	1					
RGS	0,75	0,69	0,28	0,18	0,54	1				
RHS	-0,26	-0,18	0,06	-0,19	-0,03	-0,21	1			
RIS	0,03	0,03	0,36	-0,16	-0,09	0,041	0,34	1		
GTH	0,31	0,35	-0,02	0,16	0,33	0,27	0,17	-0,13	1	
GH	0,59	0,62	0,004	0,23	0,54	0,34	-0,11	-0,16	0,34	1

Tableau 9 : Matrice des corrélations de Pearson des paramètres morpho-anatomiques (stade argenté). Les valeurs statistiquement significatives ($p < 0,01$) sont indiquées en gras.

STADE ARGENTE	L	P	K	ILN	IO	RGS	RHS	RIS	GTH	GH
L	1									
P	0,95	1								
K	0,06	0,27	1							
ILN	-0,1	-0,08	-0,01	1						
IO	0,22	0,24	0,26	-0,18	1					
RGS	0,03	-0,04	-0,27	0,20	0,16	1				
RHS	0,06	0,03	-0,03	-0,39	0,24	0,27	1			
RIS	-0,04	-0,02	0,19	-0,53	0,19	-0,06	0,50	1		
GTH	0,12	0,18	0,13	0,11	0,29	0,22	0,14	0,26	1	
GH	0,48	0,41	-0,002	0,003	0,18	-0,12	-0,03	-0,03	-0,08	1

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Les relations entre les variables sont différentes entre les deux stades. Au stade jaune, plus une anguille est grande, plus elle présente des signes de métamorphose : les gonades sont de plus en plus évoluées et le RIS est de plus en plus faible. La Figure 19 fait apparaître une longueur limite inférieure de 50 cm pour le démarrage de la métamorphose en anguille argentée. C'est à partir de cette taille que les anguilles présentent des RGS permettant de passer à un stade plus évolué. Néanmoins, toutes les anguilles ne « s'argentent » pas à partir de cette taille et un nombre important d'anguilles jaunes mesurent plus de 50 cm. On peut donc conclure que chez certaines anguilles le développement des gonades par rapport à la longueur est plus lent que pour d'autres.

L'indice oculaire constitue un indice de « maturité » seulement au stade jaune, tandis qu'au stade argenté c'est l'indice relatif à la longueur de la nageoire (ILN) qui traduit les variations du RIS. Cet indice est plus élevé chez l'anguille dévalante. Quel que soit le stade, on constate que le RHS et le RIS sont corrélés et évoluent de la même façon.

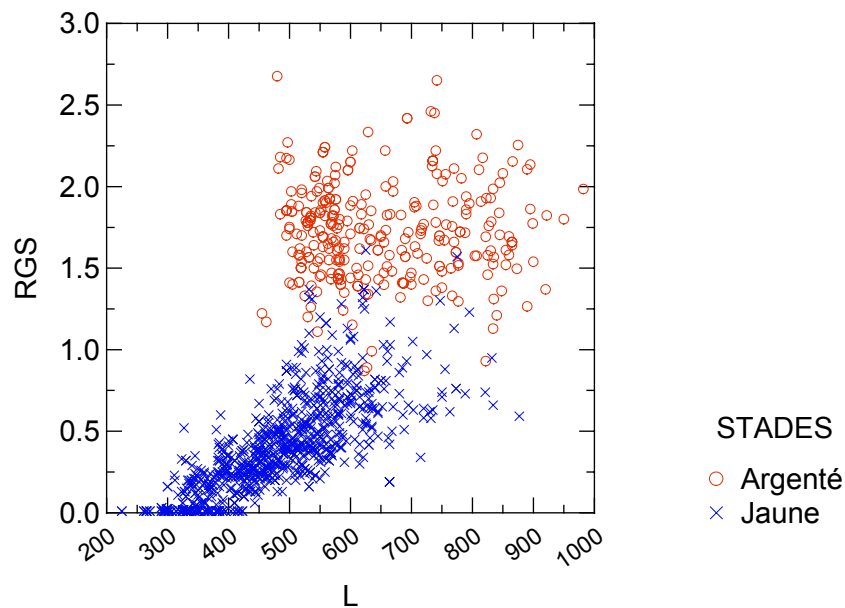


Figure 19 : Relation entre la longueur et le RGS chez les anguilles jaunes et argentées. (La totalité des individus femelles et indifférenciés a été représenté sur le graphique, c'est-à-dire 1158 anguilles).

3.4.3. Anguilles mâles

3.4.3.1. Données analysées

En phase continentale, les gonades mâles sont très peu développées. Les valeurs de RGS sont très faibles et peu précises : d'une part, techniquement à cause de la pesée des gonades en elle-même (précision de la balance) et d'autre part à cause de la difficulté de la dissection.

De plus, nous le verrons ultérieurement, les variations du RIS ne sont pas uniquement liées au phénomène de métamorphose (paragraphe 3.5). D'autres critères que les 3 variables anatomiques doivent être prises en compte pour caractériser les stades jaune et argenté chez les mâles. Comme nous avons pu constater chez les femelles que « l'indice oculaire » et « l'indice nageoire » étaient très corrélés aux RGS et RIS et donc que ces changements morphologiques font partie des modifications importantes observées pendant la transition stade jaune-stade argenté, ces mesures morphologiques (IO et ILN) sont donc ajoutées aux paramètres anatomiques RGS, RHS et RIS dans l'analyse.

L'échantillon analysé est composé de 192 anguilles mâles et sexuellement indifférenciées. Selon les mêmes principes adoptés pour l'analyse des données relatives aux anguilles femelles, certains mâles sont définis comme dévalants.

3.4.3.2. Caractérisation des stades

Les deux groupes déterminés par la CAH correspondent aux anguilles mâles d'un côté de l'axe 1 et aux anguilles sexuellement indéterminées de l'autre, avec très peu de chevauchement (Figure 20A et Figure 20C). Cet axe est principalement corrélé au RIS, à la longueur, au poids et à l'indice oculaire. Le RIS de l'ensemble des anguilles mâles est significativement inférieur à celui des anguilles indifférenciées. Ce paramètre est inversement corrélé à la longueur, au poids et à l'indice oculaire (Tableau 10).

Les anguilles dévalantes se situent dans la partie droite du graphique : ce groupe se caractérise par des RGS « relativement » élevés et surtout par des RIS faibles. Les anguilles identifiées comme mâles appartiennent en majorité au groupe argenté. La teneur moyenne en GTH de 90 ng/hypophyse confirme qu'il s'agit bien du stade argenté. Parmi ce groupe, quelques individus présentent des gonades assez bien développées pour des mâles (RGS d'environ 0,4%) ce qui explique leur position en haut à droite sur le plan factoriel.

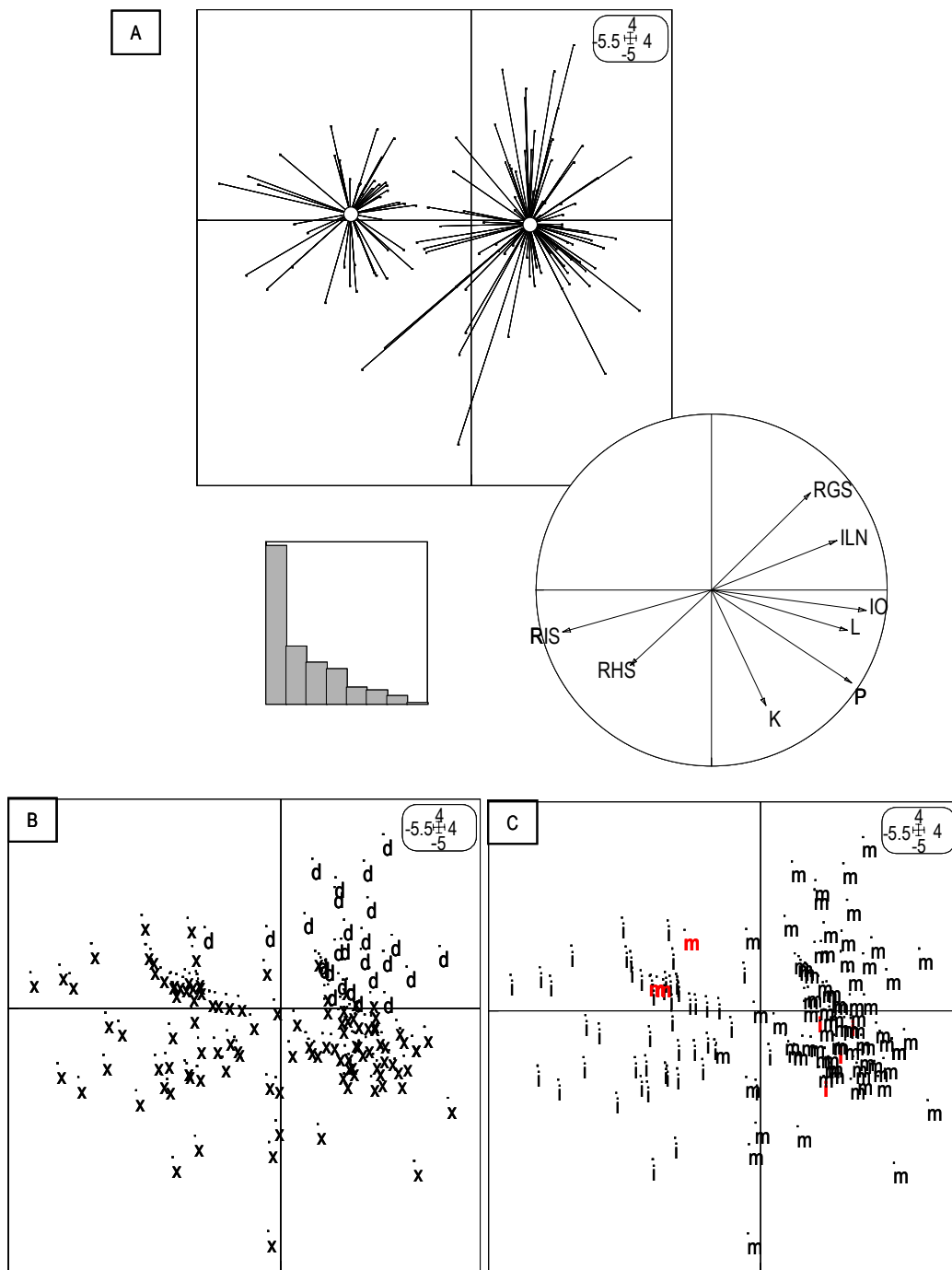


Figure 20 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP réalisé sur les individus mâles et indifférenciés. Les axes 1 et 2 représentent respectivement 48 et 17% de l'inertie totale. A : cercle des corrélations entre les variables, histogramme des valeurs propres. Les deux groupes calculés par la CAH sont figurés par les étoiles. B : Les individus capturés pendant leur dévalaison sont symbolisés par 'd', les autres par 'x'. C : Les individus sont étiquetés selon leur sexe.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Plusieurs individus sexuellement indéterminés ont été classés dans le groupe argenté, or en examinant leurs caractéristiques individuellement on constate qu'ils n'ont aucun signe de début de métamorphose : leurs gonades sont inexistantes et leur indice oculaire est inférieur à 6. Ces individus ont été classés dans le groupe des argentés car leurs RIS sont relativement faibles par rapport aux anguilles jaunes (entre 2 et 5%) ; ils se situent donc à la limite des deux stades (Figure 20C), mais le seul critère d'un RIS faible ne permet pas de les garder dans le groupe des argentés. Seuls quatre de ces individus présentent les même caractéristiques que les mâles argentés sans que leur sexe n'ait pu être déterminé par observation macroscopique. Il s'agit très vraisemblablement d'anguilles de sexe mâle et nous les traiterons comme tel dans la suite de ce travail. Ces individus sont figurés en rouge sur la Figure 20C. Hormis ces quatre anguilles, les individus de sexe indéterminé sont donc retirés du groupe argenté.

En réalité, au stade jaune, les petites anguilles ont des gonades tellement peu développées qu'il est la plupart du temps impossible de déterminer leur sexe, en particulier lorsqu'il s'agit de mâles et c'est la raison pour laquelle seules trois anguilles jaunes ont été identifiées comme mâles après observation microscopique des gonades. Or il n'est pas possible de caractériser un stade jaune mâle seulement à partir de trois individus et c'est la raison pour laquelle, ces trois anguilles seront comprises dans le groupe jaune indéterminé.

Tableau 10 : Matrice de corrélation de Pearson des paramètres morpho-anatomiques (mâles argentés).

ARGENTE	L	P	K	ILN	IO	RGS	RHS	RIS	GTH	GH
L	1									
P	0,81	1								
K	0,08	0,63	1							
ILN	-0,17	-0,28	-0,26	1						
IO	0,21	0,26	0,21	0,113	1					
RGS	-0,21	-0,48	-0,57	0,39	-0,04	1				
RHS	0,01	0,07	0,08	-0,08	-0,10	-0,07	1			
RIS	0,03	0,17	0,23	-0,26	-0,31	-0,14	0,64	1		
GTH	0,08	-0,23	-0,56	-0,01	0,19	0,50	-0,25	0,40	1	
GH	0,12	0,13	0,04	0,17	0,004	-0,12	-0,04	0,03	0,15	1

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Parmi les argentés, les anguilles dévalantes présentent les RGS les plus élevés, les RIS les plus faibles et les nageoires pectorales les plus développées. Leur coefficient de condition est inférieur aux autres anguilles mâles argentées (Figure 20). Comme chez les femelles, les mâles argentés présentent une corrélation entre le RGS et le facteur de condition. Plus l'anguille est grosse, plus elle produit de gonades. Le RIS est fortement corrélé au RHS.

Les caractéristiques des mâles argentés sont indiquées dans le Tableau 11. En moyenne, leur longueur est de 39 cm et ils ne dépassent jamais 45 cm.

Tableau 11 : Moyennes, écarts-types et valeurs minimales et maximales des caractéristiques physio-anatomiques chez les mâles argentés de l'anguille européenne.

MALES	Stade argenté N=72		
	Moyenne	Ecart-type	Min-Max
L (mm)	385	31	310-450
K	0,18	0,03	0,13-0,39
IO	9	2,3	3,7-13,7
ILN	4,4	0,5	3,3-5,5
Age (année)	5 (n=52)	1,6	3-11
RGS (%)	0,15	0,11	0,01-0,6
RHS (%)	1,50	0,42	0,96-3,21
RIS (%)	1,99	0,91	0,59-5,3
GTH (ng/hypophyse)	94,1 (n=30)	53,0	0,7-175,1
GH (µg/hypophyse)	8,4 (n=56)	6,8	1,7-52,9

3.4.4. Comparaison entre les sexes

Les « box plots » de la Figure 21 permettent pour chacun des paramètres étudiés de comparer les médianes et intervalles de confiance des caractéristiques des mâles et des femelles par stades.

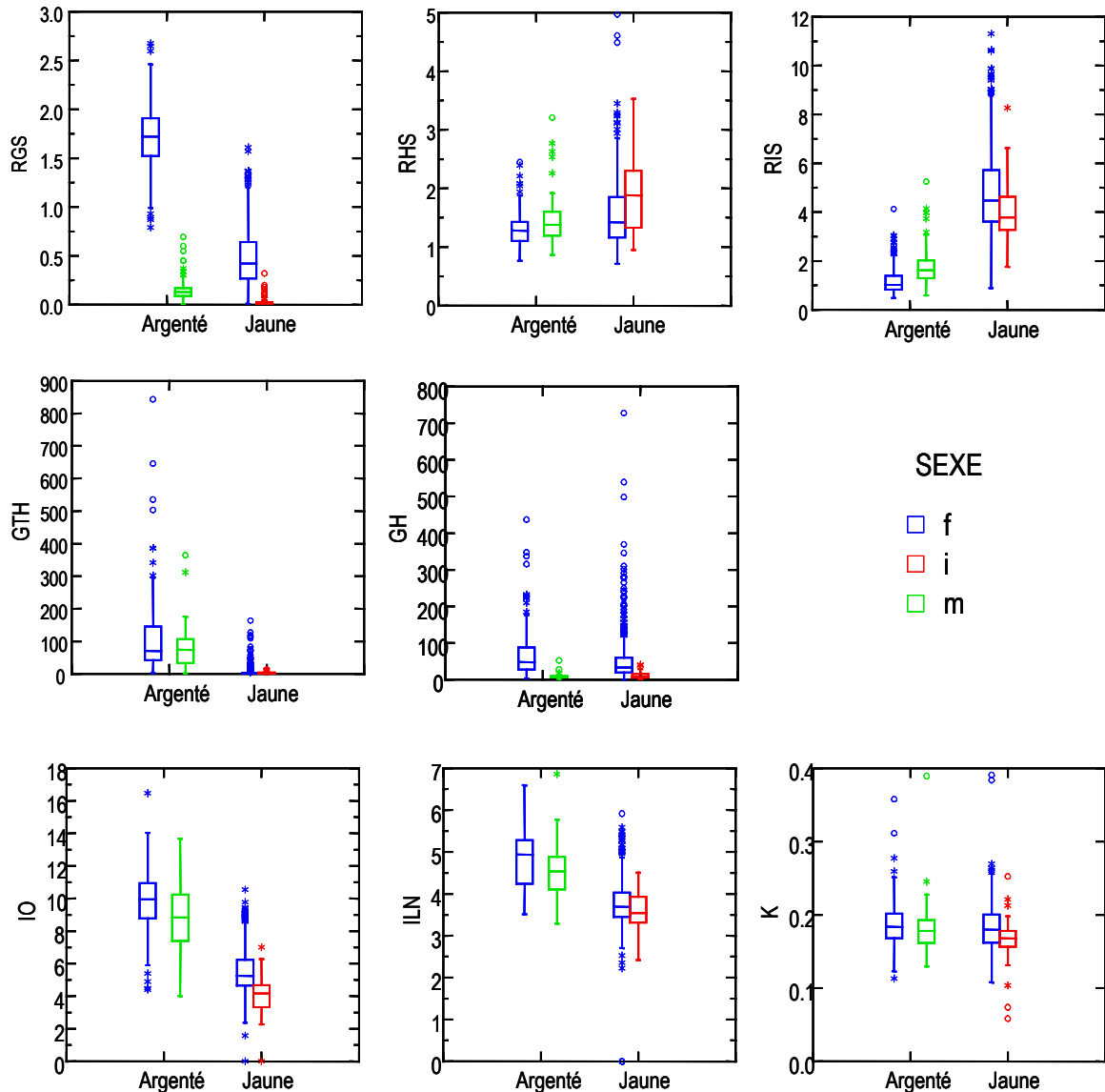


Figure 21 : Représentation en « box plots » des paramètres anatomiques, des teneurs en hormone gonadotrope (GTH), en hormone de croissance (GH), du facteur de condition (K) et de l'indice oculaire (IO) et de la nageoire pectorale (ILN) par sexe et par stade. f : femelles ; m : mâles ; i : indifférenciées.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

On constate, tout d'abord pour l'ensemble des paramètres examinés, une variabilité bien plus importante chez les femelles, et donc probablement l'existence de stades intermédiaires (paragraphe 3.7).

La différence la plus évidente entre les deux sexes se situe au niveau du RGS : chez les femelles argentées il est compris entre 0,9 et 2,7% (pour une moyenne de 1,7%), tandis que chez les mâles argentés il ne dépasse pas 0,6% (pour une moyenne de 0,2%).

On note également une diminution faible mais statistiquement significative ($p=0,01$, ANCOVA) du RHS pour les deux sexes entre le stade jaune et le stade argenté : au stade jaune le RHS est en moyenne de 1,5 et 1,8% respectivement chez les anguilles femelles et indifférenciées; au stade argenté il est respectivement de 1,3 et 1,5% chez les anguilles femelles et mâles.

Le RIS présente une diminution bien plus importante que celle du RHS et cela pour les deux sexes : en moyenne, respectivement de 4,7 et 4,1% chez les anguilles femelles et indifférenciées au stade jaune et au stade argenté il atteint 1,2 et 1,8% pour les femelles et mâles respectivement.

Au stade argenté, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, les valeurs de GTH sont extrêmement variables au stade argenté : entre 4,4 et 364,6 ng/hypophyse pour les mâles et entre 1,7 et 843,8 ng/hypophyse chez les femelles, mais seuls quatre individus femelles présentent des taux supérieurs à 400 ng/hypophyse. Les taux de GTH hypophysaire au stade argenté ne sont pas significativement différents ($p=0,34$, test de Kruskal-Wallis) entre les mâles et les femelles. La taille de l'hypophyse femelle est plus importante que celle des mâles et les taux hormonaux ayant été mesurés par hypophyse, on peut conclure que proportionnellement à leur taille, les mâles sécrètent plus de GTH. Au stade jaune, certaines femelles présentent des taux de GTH relativement importants, le maximum étant de 164 ng/hypophyse. Ceci indique probablement la présence d'individus en voie de métamorphose, c'est-à-dire l'existence de stades intermédiaires.

Les taux de GH sont significativement différents ($p<0,01$, test de Kruskal-Wallis) entre les sexes et quel que soit le stade. Les valeurs sont très faibles chez les mâles, ceci est probablement lié à leur petite taille par rapport aux femelles, puisque leur longueur ne dépasse pas 45 cm.

Enfin, les deux critères externes indicateurs « d'argente », c'est-à-dire l'indice oculaire et l'indice de la nageoire pectorale augmentent tous deux de façon importante entre le stade jaune et le stade argenté. Les valeurs de ces indices restent toutefois légèrement inférieures chez les mâles (en moyenne 9,2 pour l'IO et 4,5 pour ILN au stade argenté contre 4 (IO) et 3,6 (ILN) au stade jaune indifférencié) par rapport aux femelles (9,7 pour l'IO et 4,9 pour ILN au stade argenté contre 5,3 (IO) et 3,9 (ILN) au stade jaune).

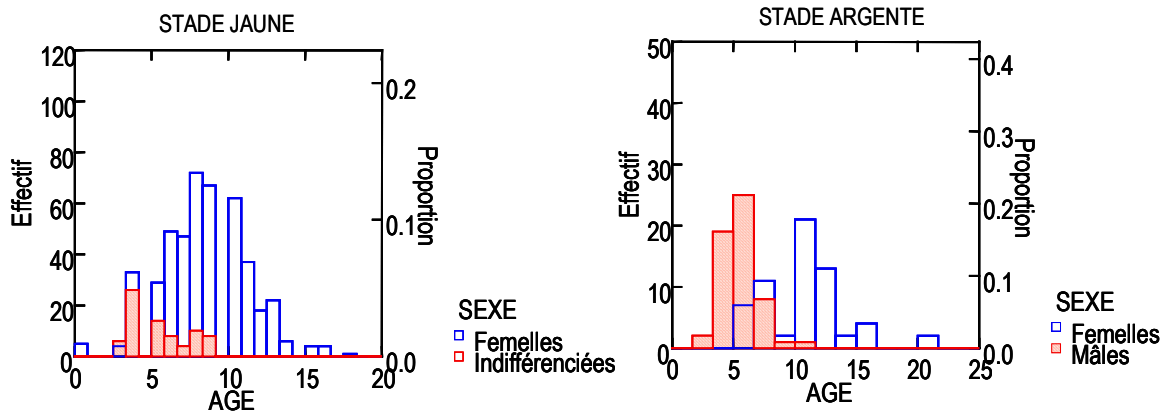


Figure 22 : Histogramme des âges des anguilles selon les sexes pour les stades jaunes et argentés. Les âges ont été déterminés uniquement pour les échantillons provenant du Lac de Grand-Lieu et du Rhin.

Les anguilles jaunes ou argentées analysées ont des âges compris entre 1 et 21 ans (Figure 22). La détermination de l'âge a été pour l'instant effectuée uniquement sur les sites de Grand-Lieu et du Rhin. Les données sont plus nombreuses et représentatives pour le stade jaune que pour le stade argenté et nous ne disposons encore d'aucune détermination pour les anguilles capturées pendant leur dévalaison. Les histogrammes sont donc surtout présentés à titre indicatif. On constate toutefois que les femelles sont nettement plus âgées que les mâles, ces derniers ont pour la plupart moins de 6 ans.

3.5. Evolution saisonnière des paramètres qualifiant les stades jaune ou argenté

3.5.1. Anguilles femelles et indifférenciées

3.5.1.1. Echantillonnage

Les anguilles analysées proviennent d'échantillonnages effectués à plusieurs périodes de l'année. La Figure 23 indique les mois auxquels les anguilles femelles de chaque stade ont été capturées.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

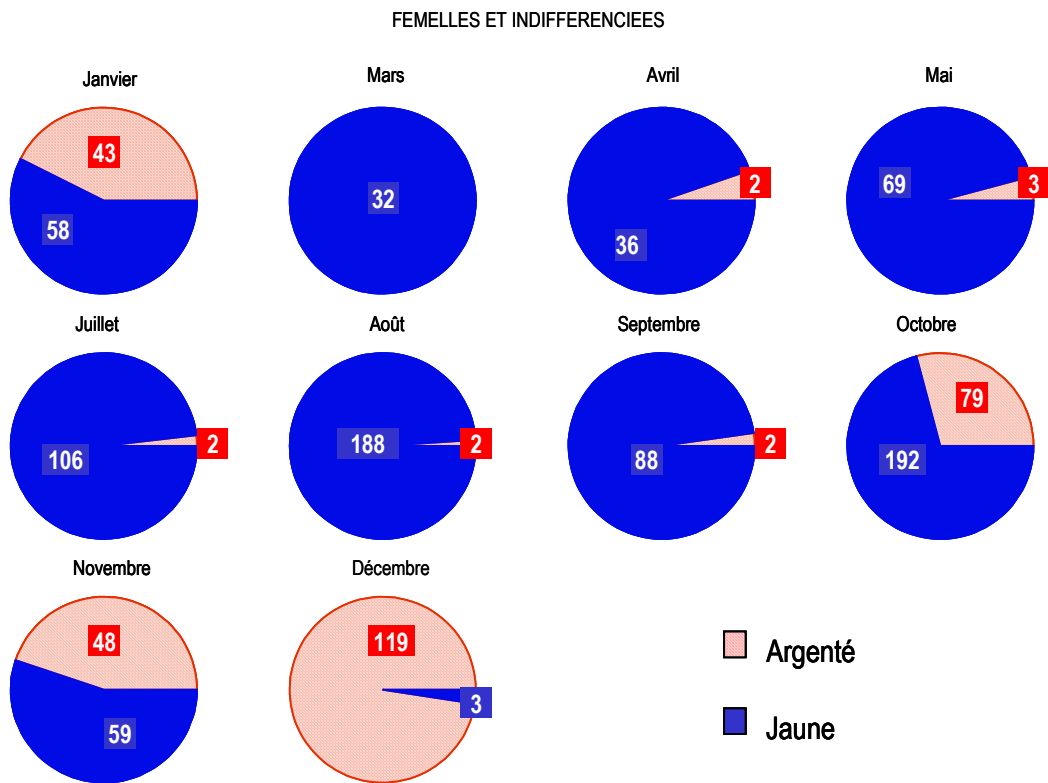


Figure 23 : Effectifs par mois d'anguilles femelles et indifférenciées échantillonnées toutes années confondues. Les secteurs représentent les proportions d'anguilles aux stades jaune et argenté dans les échantillons.

Les anguilles femelles ont été pêchées tout au long de l'année. Les anguilles au stade argenté ont été échantillonnées en quasi-totalité pendant la période d'avalaison (octobre à janvier). Ce graphique n'a pas pour objectif de rendre compte des proportions réelles d'anguilles argentées par rapport aux anguilles jaune, l'échantillonnage ne le permet pas. Mais étant donné que l'échantillon analysé couvre toutes les saisons de l'année, nous pouvons constater l'apparition d'anguilles femelles argentées seulement au mois d'octobre et une augmentation progressive de celles-ci les mois suivants puis une diminution en janvier reflétant leur départ en migration. Le seul mois d'échantillonnage auquel il n'y a eu aucune anguille argentée est le mois de mars, juste après la période d'avalaison.

3.5.1.2. Evolution saisonnière des paramètres physio-anatomiques

Chez les femelles l'échantillonnage nous permet de visualiser l'évolution annuelle des caractéristiques morpho-anatomiques et physiologiques des anguilles. Les moyennes (et écarts-types) par mois sont représentées sur les courbes (Figure 24).

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Le **RIS** présente une évolution saisonnière nette pendant le stade jaune : en effet, on observe une augmentation en période estivale et un maximum au mois d'août. Cette tendance se reflète au niveau du facteur de condition avec une augmentation à la fin de l'été. Par conséquent, les faibles valeurs de RIS observées à l'automne et en hiver, sont probablement liées à une baisse de l'alimentation, ce qui aurait comme conséquence une légère résorption du tube digestif. On comprend désormais l'importante variabilité du RIS observée chez les anguilles indifférenciées au paragraphe 3.4.2.

De même, la **teneur en GH** présente un pic important au début du printemps, pouvant correspondre à une reprise de la croissance et donc de l'alimentation après le « jeûne » hivernal. Ce pic aurait pu être dû au fait que les anguilles échantillonnées à cette période sont plus grandes (Figure 24), mais lorsque l'on sépare les différentes classes de tailles on observe toujours la même tendance avec un pic de GH au mois de mai et un plus petit pic au mois de septembre (Figure 25). En ce qui concerne ces deux pics, on peut émettre une autre hypothèse : ils pourraient être indicateurs de stress en réponse à un phénomène de jeûne soit après la période hivernale soit avant les chutes de température au mois de septembre.

Aux mêmes dates (mai et octobre), on observe deux diminutions du **RHS**, dont la seconde est plus marquée signifiant peut être pour cette diminution un arrêt de l'alimentation, ce qui renforcerait l'hypothèse d'un début de jeûne à cette période.

Le **coefficient de condition** pour les argentées atteint la plus forte valeur au mois de septembre et donc vraisemblablement juste avant la migration. C'est également à ce moment qu'il devient significativement supérieur à celui des anguilles jaunes.

L'augmentation du **RGS** des anguilles argentées à l'automne traduit l'augmentation du nombre d'anguilles argentées à cette période de l'année. Les RGS moyens des mois d'avril à septembre pour le stade argenté représentent très peu d'individus (Figure 23) ; ceci explique les écarts-types importants et la tendance observée à ces dates n'est donc pas représentative.

La **GTH** augmente bien évidemment au moment de la migration c'est-à-dire à partir du mois d'octobre, puisqu'elle n'est présente que chez les anguilles argentées. Toutefois, on constate une augmentation du taux de GTH chez certaines anguilles dès le mois d'août témoignant peut-être d'un début de mise en place des mécanismes de la reproduction.

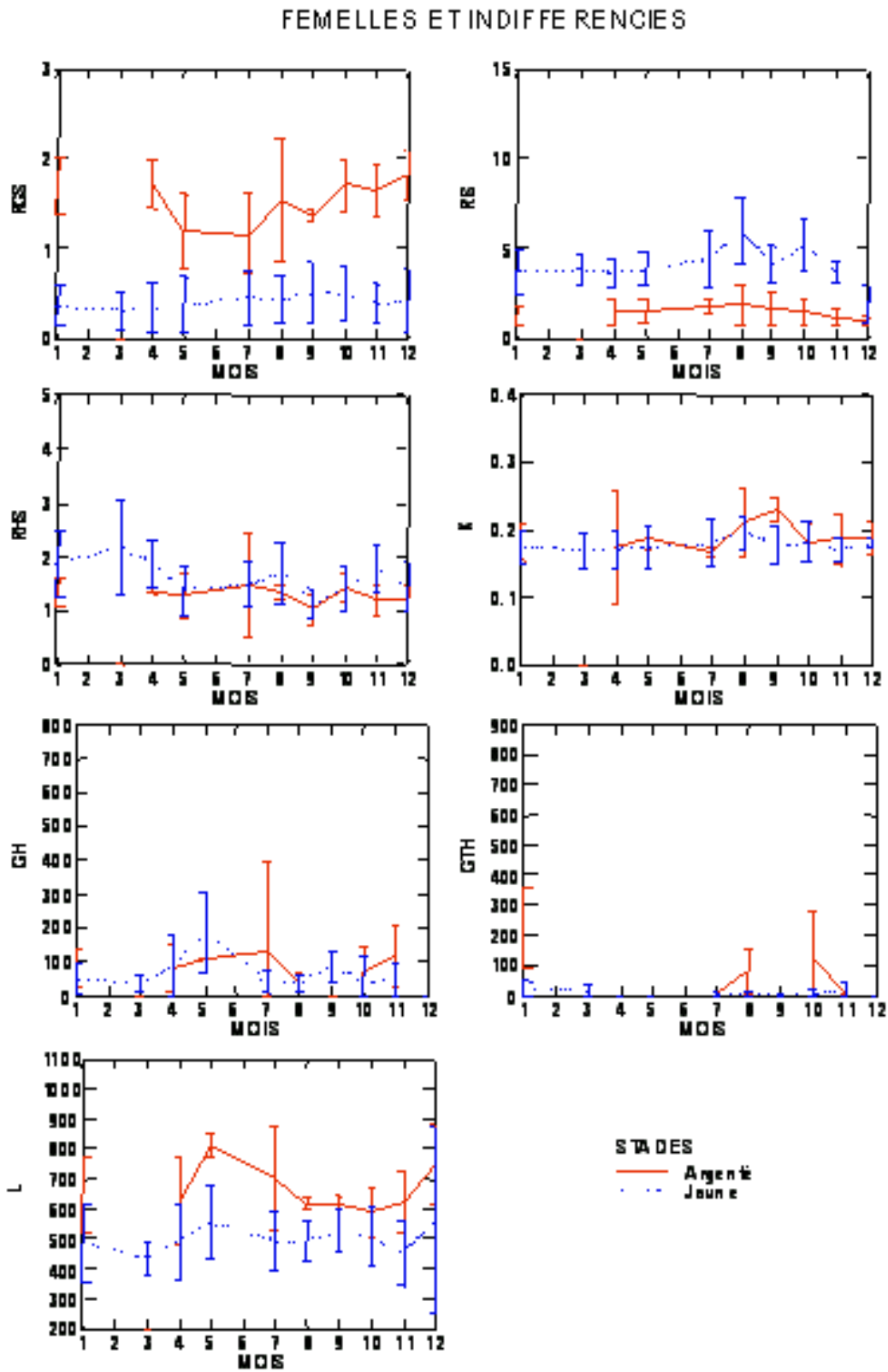


Figure 24 : Evolutions par mois des caractéristiques anatomiques, des teneurs hormonales et du facteur de condition chez les femelles aux stades jaune et argenté.

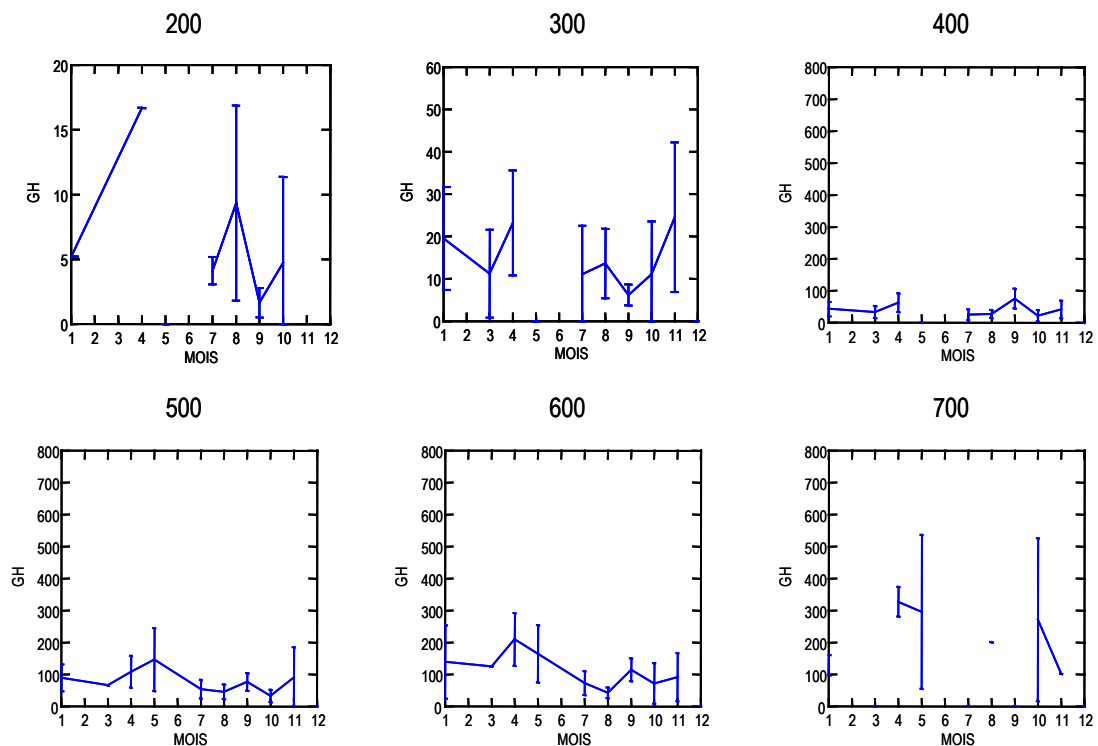


Figure 25 : Evolution par classe de taille (en mm) de la teneur en GH des anguilles jaunes, échantillonnées à plusieurs mois de l'année.

3.5.2. Anguilles mâles et indifférenciées

3.5.2.1. Echantillonnage

Chez les mâles, nous ne pouvons parler de stade jaune ou en tous les cas celui-ci n'a pu être caractérisé (paragraphe 3.4.3). Les effectifs sont donc indiqués sur la Figure 26. Les gonades mâles à ce stade sont difficilement discernables, ce qui explique leur faible nombre entre les mois de février et août, où l'on a uniquement des anguilles indifférenciées⁶. Comme pour les femelles, les anguilles argentées mâles n'apparaissent qu'au mois d'octobre. La quasi-absence de mâles argentés les autres mois de l'année, ainsi que de mâles jaunes, laisse supposer que le passage entre la métamorphose se déroule peu de temps avant la dévalaison.

⁶ Ces anguilles indifférenciées correspondent aux mêmes individus que dans le paragraphe 3.5.1 p 88.

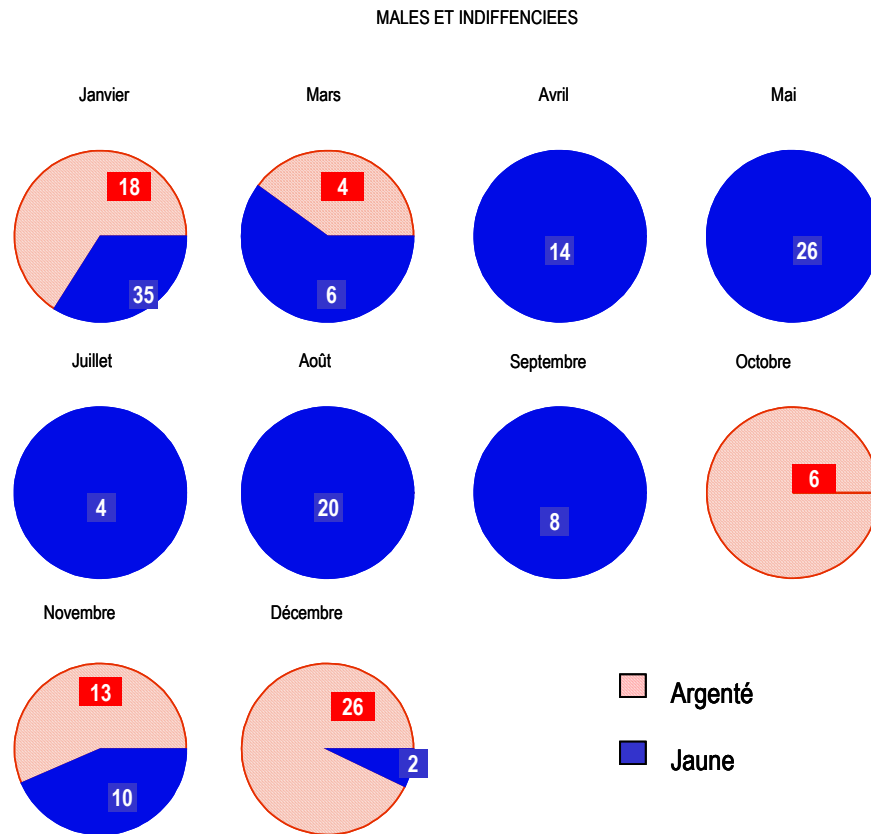


Figure 26 : Effectifs par mois d'anguilles mâles et indifférenciées échantillonnées toutes années confondues. Les secteurs représentent les proportions d'anguilles au stade jaune et argenté dans les échantillons.

3.5.2.2. Evolution saisonnière des paramètres physio-anatomiques

Les moyennes par mois de chaque paramètre étudié sont indiquées pour les mâles argentés sur la Figure 27. Les valeurs pour les anguilles indifférenciées (représentant le stade jaune) sont également indiquées sur la figure (il faut néanmoins garder en tête que certaines sont potentiellement des femelles).

Parmi les mâles argentés, les anguilles présentant les signes les plus avancés « d'argenteure » ont été capturées en décembre vers la fin de la saison de migration : le RGS augmente entre octobre et décembre, parallèlement à une diminution du RIS. Au mois de mars les 4 anguilles échantillonnées présentent un RHS et un RIS tout à fait du même ordre que celui des anguilles indifférenciées à cette date, ce qui indique probablement que ces anguilles s'alimentaient. Entre janvier et mars le facteur de condition est légèrement plus élevé chez les mâles argentés que les chez les jaunes indifférenciés.

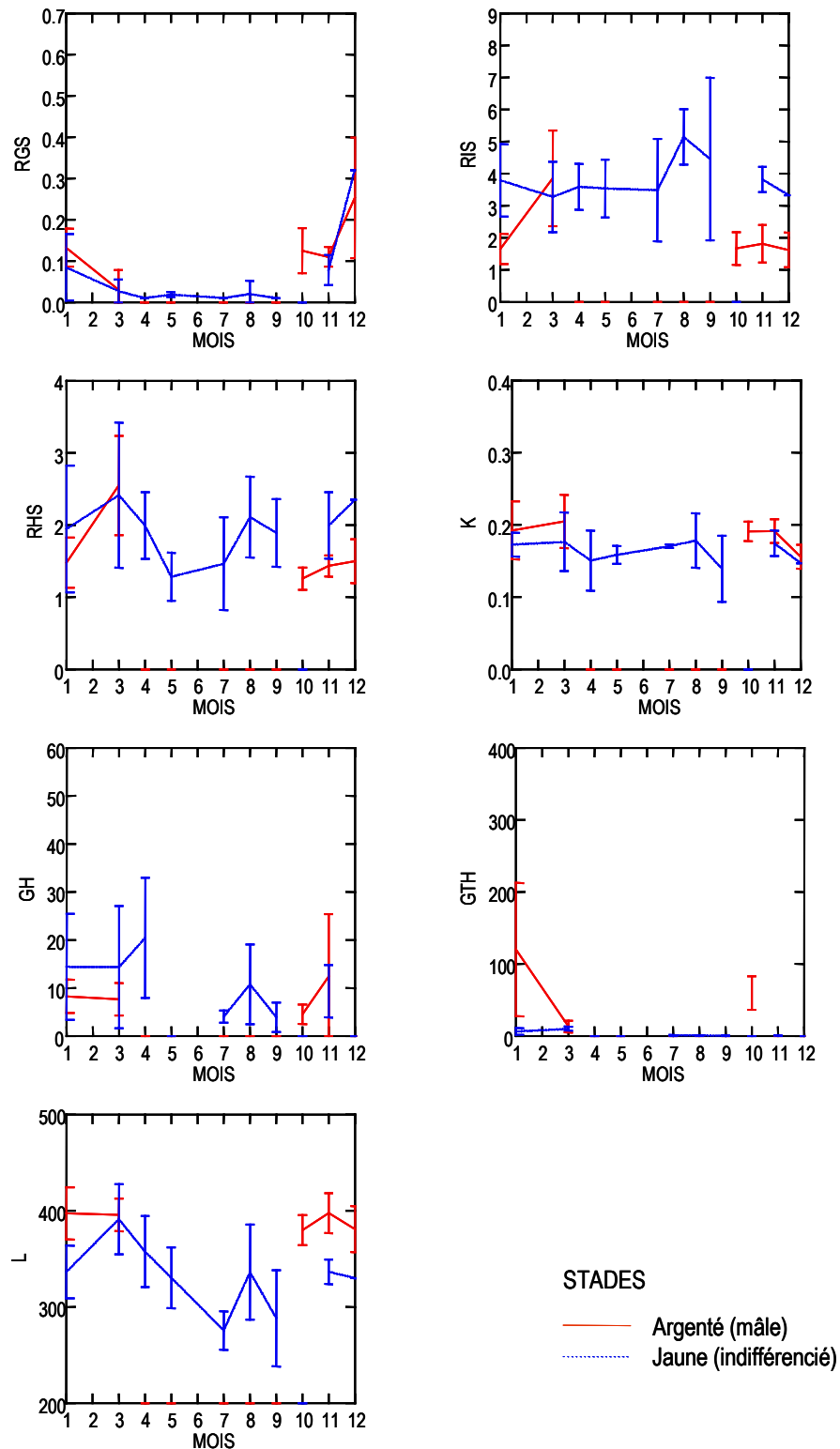


Figure 27 : Evolutions par mois des caractéristiques anatomiques (RGS, RHS, RIS), des teneurs hormonales (GH, GTH), du facteur de condition (K) et de la longueur (L) chez les anguilles mâles argentées.

3.6. Variabilité des paramètres physio-anatomiques selon le site

3.6.1. Paramètres externes

3.6.1.1. Longueur

L'objectif est ici de donner les intervalles de taille des anguilles selon leur stade et leur provenance. Etant donné, les différentes méthodes d'échantillonnage utilisées pour la collecte des données, il n'est pas possible de comparer les structures en taille selon les stades et les fractions de population issues des différents sites. Ainsi, les anguilles pêchées hors période d'avalaison (non-dévalantes) ont été capturées soit par pêche électrique, soit par verveux ou bosselle. De même, pour les anguilles dévalantes et en particulier sur le site de la Nive les petites anguilles (et notamment les mâles) ont probablement étaient sous-estimées de par la présence d'une centrale hydroélectrique sur le site (voir Chapitre 6). Les structures en taille des échantillonnages effectués sur chaque site sont présentées à titre indicatif. Toutes les classes de taille étant néanmoins représentées (excepté sur les sites de Péronne et Varenne), les histogrammes par sexe et par site des longueurs des individus argentés (tels qu'ils ont été définis au paragraphe 3.4) sont indiqués sur la Figure 28.

Les deux sexes sont présents sur les sites de la Loire, du Lac de Grand-Lieu et de Certes. Les mâles ont une longueur comprise entre 30 et 45 cm sur ces trois sites.

Quel que soit le site examiné, la longueur des femelles argentées est très variable. Les plus grands individus ont été capturés sur la Nive, le Rhin, et surtout la Loire avec un maximum de 98 cm ; mais on trouve également sur ces sites des femelles de petite taille (entre 50 et 70 cm). Les sites où la variabilité est moins importante correspondent aux plus petits bassins versant : dans les Landes et dans le marais de Certes, les anguilles femelles argentées ne dépassent pas 75 cm. La variabilité en longueur des anguilles femelles pourrait être reliée à la taille du bassin versant.

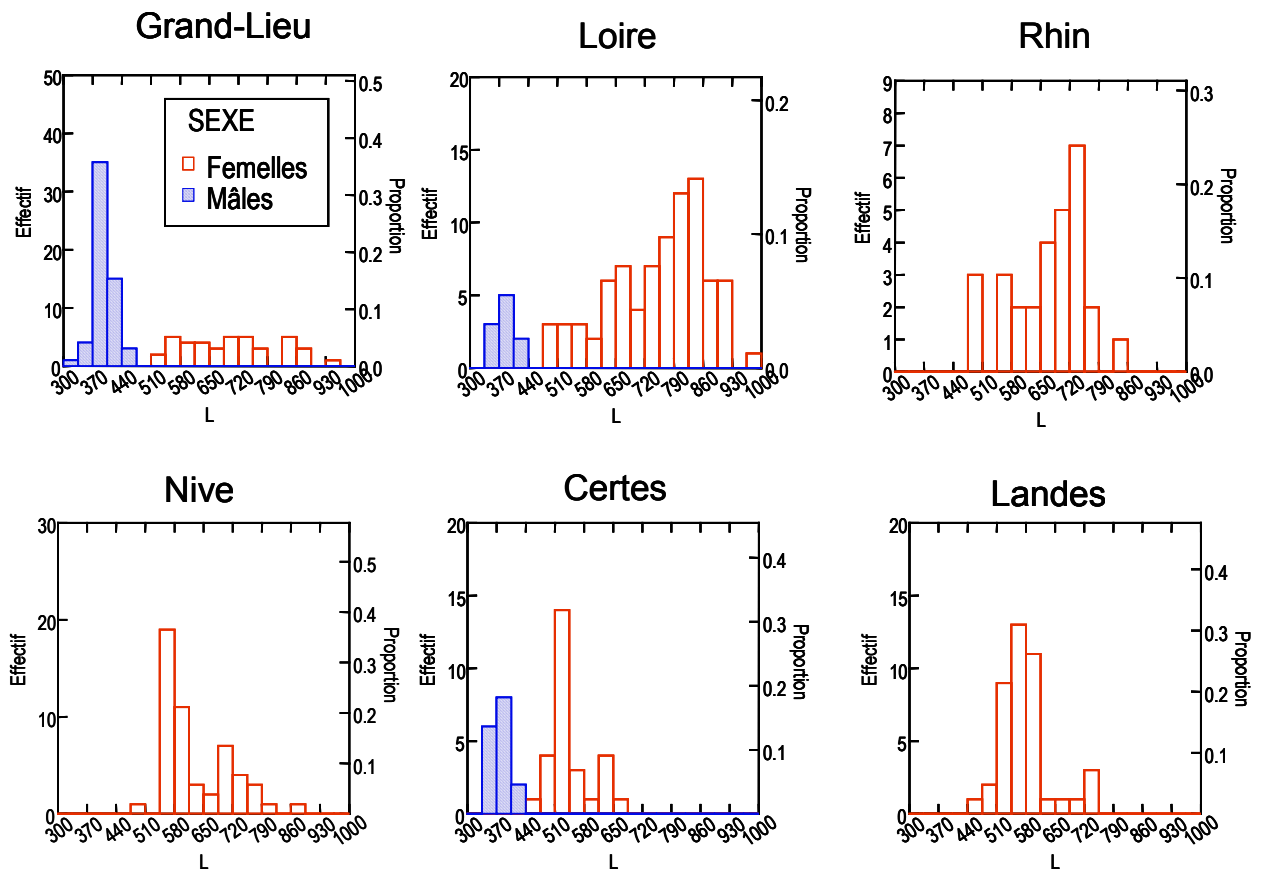


Figure 28 : Histogrammes des tailles des anguilles argentées mâles et femelles échantillonnées sur chaque site (intervalles de 35 mm). Les étiquettes de l'axe des abscisses correspondent aux limites des classes de taille.

3.6.1.2. Coefficient de condition

L'examen des données par sites, révèle une différence du coefficient de condition entre les anguilles jaunes et argentées. En effet, si aucune différence n'est perceptible lorsque les données sont analysées globalement (paragraphe 3.4.2.3), l'examen par site indique que l'embonpoint des anguilles argentées est légèrement supérieur aux anguilles jaunes sur trois des lieux d'échantillonnage (Figure 29) : Grand-Lieu, Loire et Rhin. Ces différences ne sont pas significatives sur la Nive et Certes.

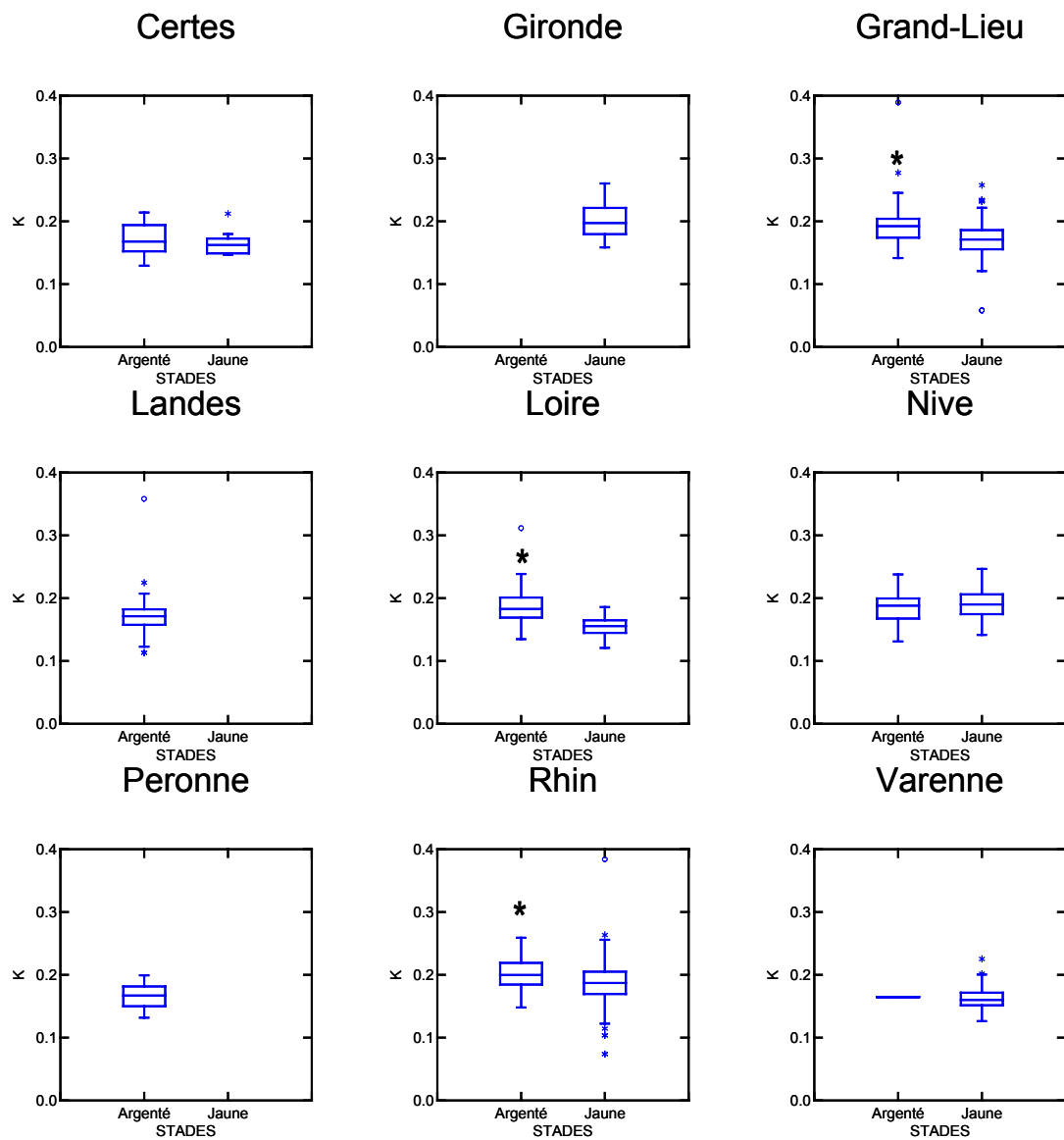


Figure 29 : Représentation en « box plots » du coefficient de condition (K) chez les anguilles jaunes et argentées par site. * Différence significative (p<0,01).

3.6.1.3 Indice oculaire

L'augmentation de l'indice oculaire est très importante au stade argenté quel que soit le site (Figure 30). En moyenne, il va atteindre 10 chez les femelles ; il est légèrement plus faible à Certes où les anguilles sont de tailles inférieures.

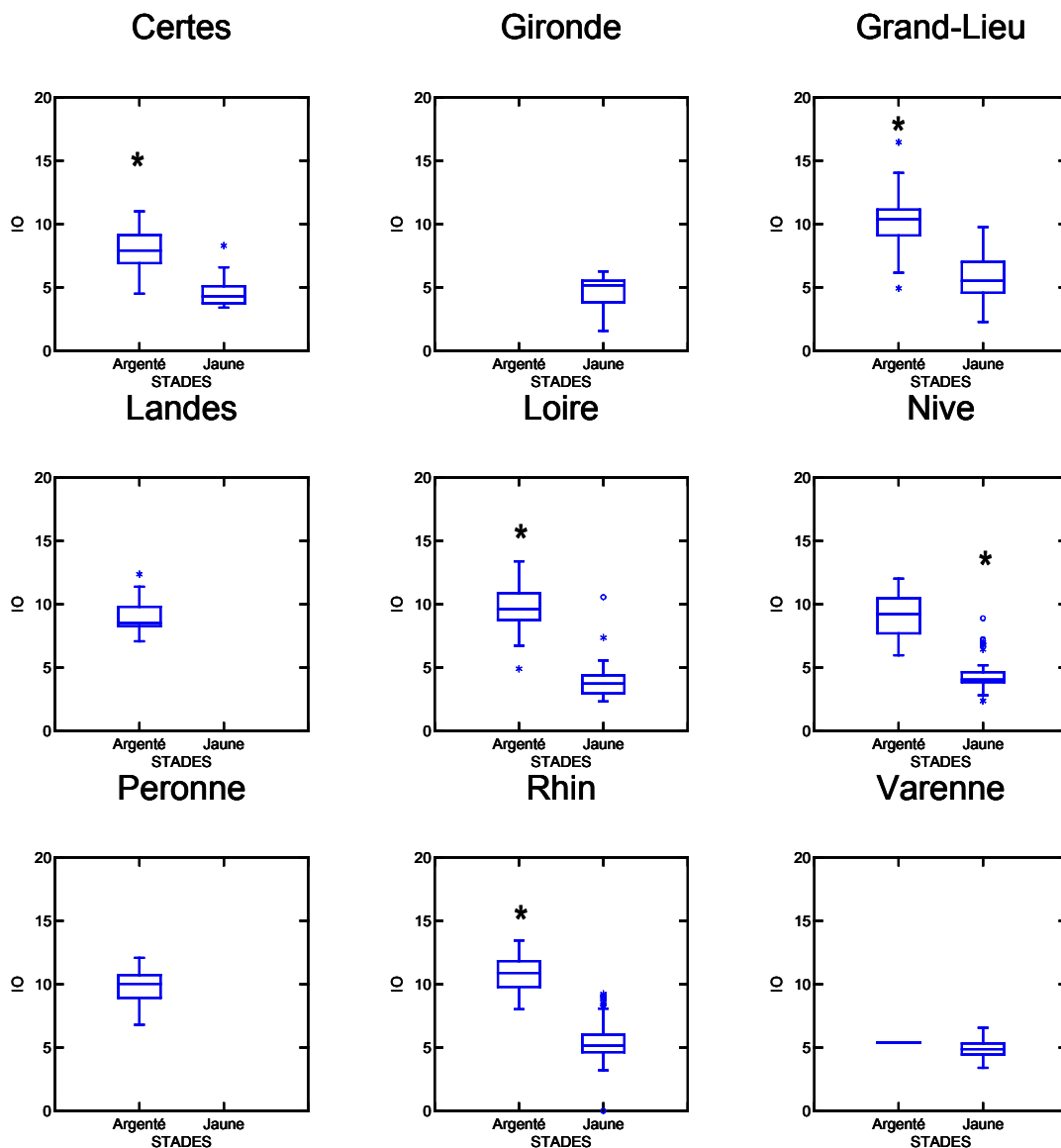


Figure 30 : Représentation en « box plots » de l'indice oculaire (IO) des anguilles jaunes et argentées par site. * Différence significative ($p < 0,001$).

3.6.2 Etat des gonades et du tractus digestif

Du point de vue du développement des gonades (correspondant au RGS) et de la résorption du tractus digestif (RIS) les anguilles argentées mâles et femelles présentent des profils relativement homogènes par rapport à ceux observés chez les anguilles jaunes et ceci quel que soit le site considéré (Figure 31). Dans tous les graphiques où les deux stades sont représentés ces derniers sont très nettement séparés par les critères examinés. Les gonades (RGS) des anguilles argentées femelles constituent au moins 1% du poids total et dépassent parfois 2% (Figure 32). Chez les mâles, le développement reste très faible (RGS aux alentours de 0,2%), on note toutefois des valeurs relativement élevées sur le site de Certes (un individu présente un RGS de 0,6%).

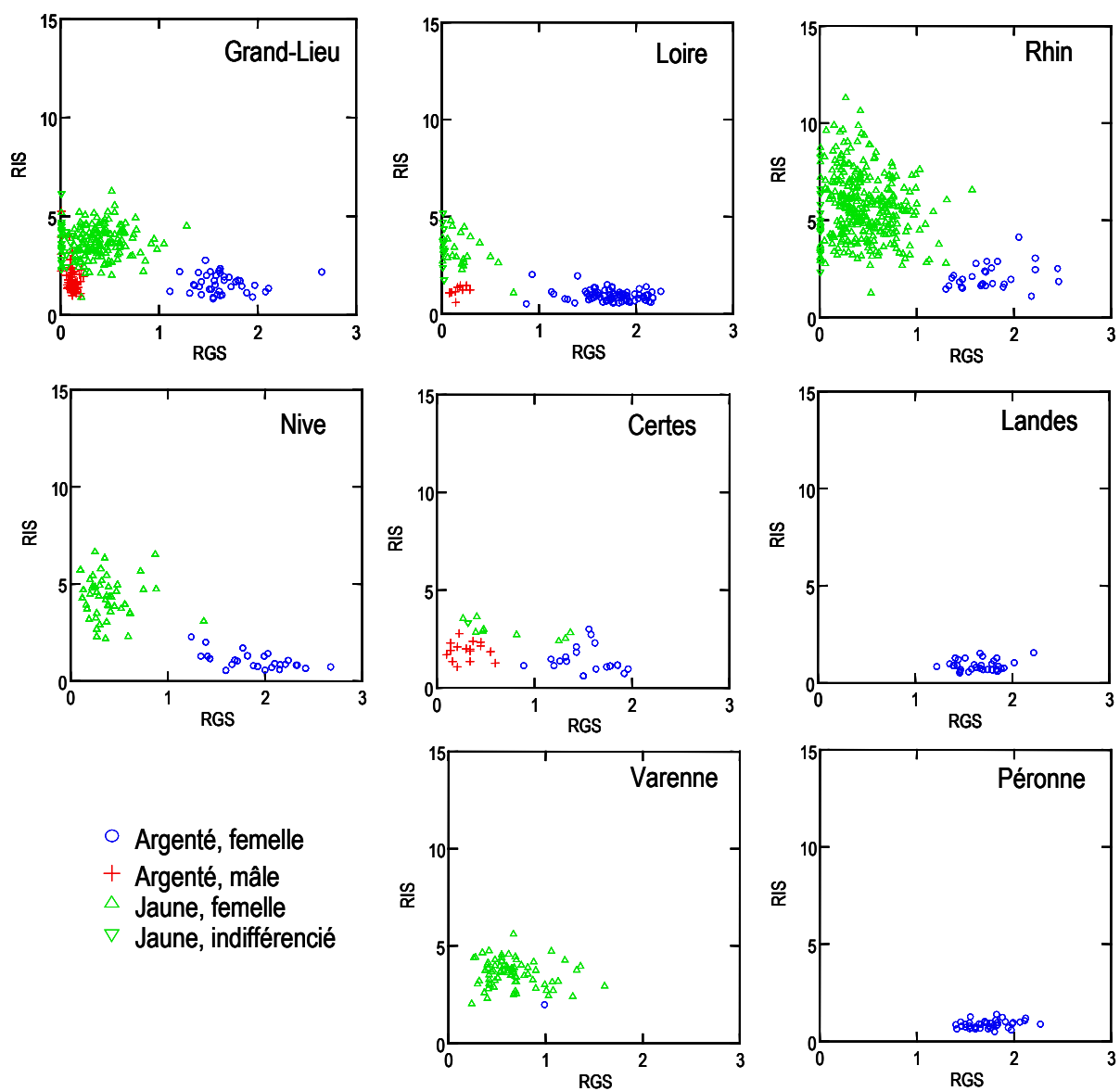


Figure 31 : Relations entre le RIS (rapport intestino-somatique) et le RGS (rapport gonado-somatique) pour les anguilles jaunes et argentées selon les sites échantillonnés.

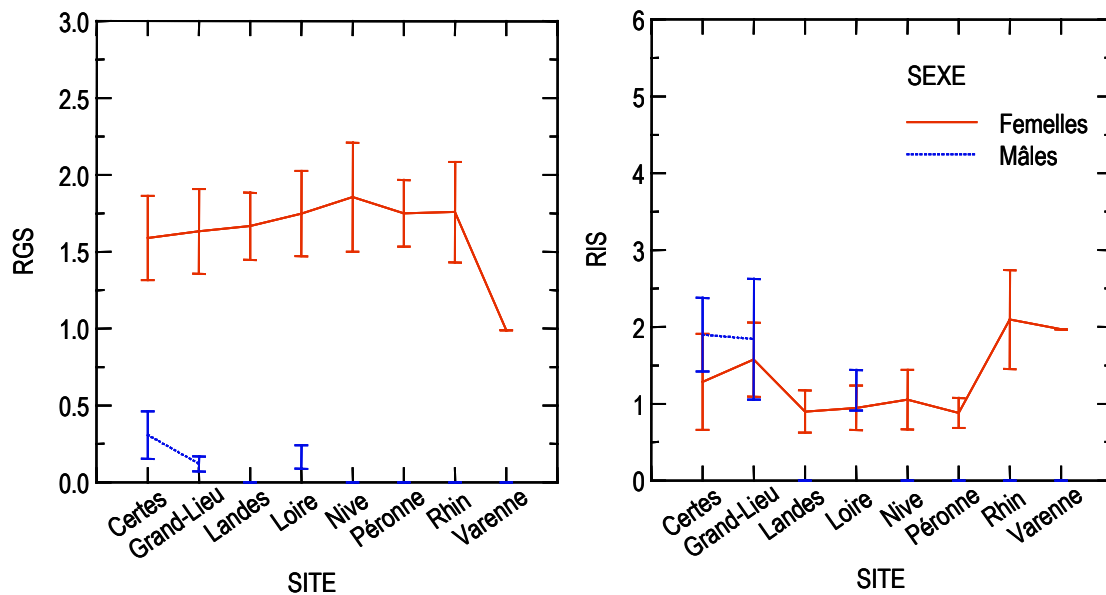


Figure 32 : RGS (rapports gonado-somatiques) et RIS (rapports intestino-somatiques) moyens des anguilles argentées mâles et femelles en fonction des sites échantillonnés. Les barres d'erreurs correspondent aux écarts-types.

Les anguilles (mâles et femelles) présentant les RIS les plus faibles (de l'ordre de 1%) proviennent des sites de la Nive, de la Loire, de Péronne et des Landes (Figure 32). Or ces individus ont été capturés durant leur dévalaison, ce qui n'est pas le cas des anguilles du Rhin, de Varenne, de Certes et du Lac de Grand-Lieu lesquelles présentent des tractus digestifs moins résorbés que les dévalantes.

Au travers des deux critères RGS et RIS, il n'apparaît donc aucune différence importante liée à la provenance des anguilles argentées. Les écarts, notamment au niveau du RIS, semblent plutôt liés au fait que les anguilles étaient ou non en migration au moment de leur capture. Ainsi, plus les anguilles sont proches du stade argenté « dévalant » plus elles présentent un profil homogène au niveau du développement des gonades et de la résorption du tractus digestif.

3.6.3. Principaux facteurs de variabilité selon le site

Nous avons constaté au cours de ce chapitre que le développement des gonades était très corrélé à la longueur des individus chez les anguilles jaunes uniquement (3.4.2.3). Le RGS augmente proportionnellement avec la longueur (Figure 19, page 81) ; or si l'on décompose par site (Figure 33), les corrélations restent significatives ($p < 0,01$; Tableau 12) mais avec des droites de régression de pentes toutes différentes selon le site ($p < 0,01$, ANCOVA). Les anguilles de Varenne ne sont pas figurées car l'échantillonnage réalisé sur ce site couvre un trop petit intervalle de taille. Les pentes des droites de régression ne sont pas les mêmes pour chacun des sites traduisant vraisemblablement des

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

stratégies différentes : certaines fractions de population vont allouer plus d'énergie à leur croissance en taille qu'à leur pré-maturation (augmentation du RGS) ; c'est le cas des anguilles du bassin versant de la Loire (y compris celles du Lac de Grand-Lieu) et du bassin versant de la Nive. En revanche, sur le marais côtier de Certes, les anguilles grandissent moins en longueur mais leur RGS augmente plus rapidement : l'utilisation de l'énergie est donc plus dirigée vers la production de gonades. Le Rhin présente une situation intermédiaire. En fait, si l'on examine à nouveau la Figure 19, on peut penser que le choix de la stratégie s'exprime entre 45 et 50 cm, c'est-à-dire lorsque le nuage de points s'élargit (sur le Rhin, Figure 33, le nuage de point s'infléchit).

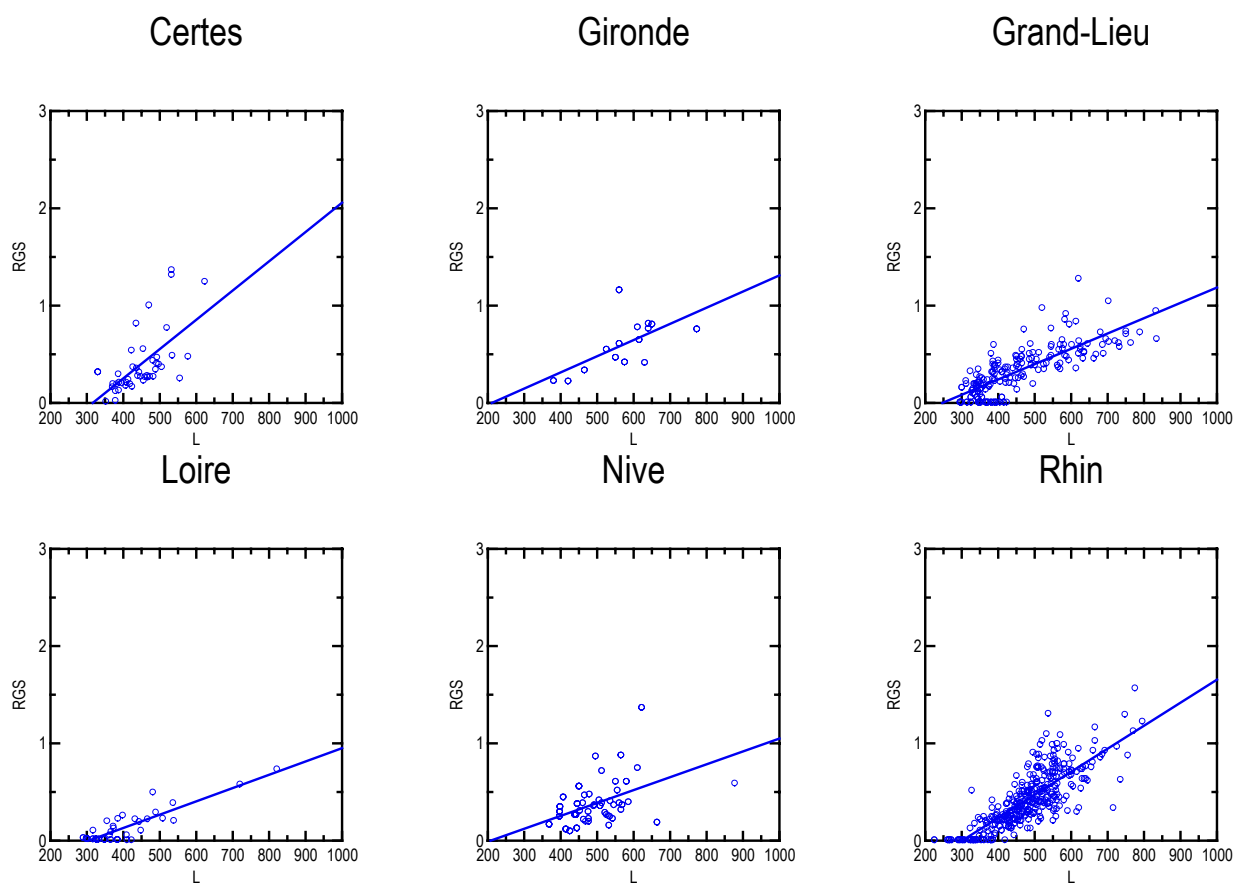


Figure 33 : Relation entre le RGS et la longueur chez les anguilles indifférenciées et femelles jaunes selon leur provenance.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Tableau 12 : Coefficient de corrélation de Pearson (R) et coefficients des droites de régression (L=Constante+ Pente X RGS) calculés pour chaque site.

Site	Effectif	R	Constante	Pente
Rhin	360	0,81	362,45	276,25
Certes	45	0,62	395,98	129,45
Loire	48	0,88	323,40	566,54
Nive	51	0,42	442,60	156,12
Grand-Lieu	191	0,79	324,01	399,28
Gironde	30	0,64	425,88	244,63

3.7. Décomposition des stades jaune et argenté en stades intermédiaires

3.7.1. Calcul des sous-groupes

Les profils morpho-anatomiques et physiologiques des femelles présentent une importante variabilité. Nous allons tenter de voir si cette variabilité correspond à des degrés de transformation morpho-anatomique de plus en plus évolués.

L'objectif est ici de décomposer chaque stade en sous-groupes afin de décrire les étapes du processus de transformation, donc de passage d'un stade jaune à un stade argenté. Deux Classifications Ascendantes Hiérarchiques ou CAH (une par stade) sont effectuées à partir des coordonnées sur les axes 1 et 2 des ACP réalisées et présentées aux paragraphes 3.4.2 (page 74) et 3.4.3 (page 82). Les anguilles indifférenciées, c'est-à-dire celles dont les gonades sont trop peu développées pour la détermination du sexe ont été, comme dans les ACP, ajoutées aux données mâles et femelles pour constituer un témoin de l'état « zéro » de « l'argenture ».

3.7.1.1. Anguilles femelles

La composition de chaque sous-groupe est indiquée dans le Tableau 13. Le groupe des **anguilles jaunes** a été décomposé en 4 sous-groupes (Figure 34) afin d'isoler les quelques anguilles « dévalantes » classées comme jaunes mais qui correspondent en fait à des individus en phase transitoire. Nous obtenons ainsi deux groupes comprenant les anguilles encore indifférenciées, un

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

groupe intermédiaire et un quatrième groupe comprenant entre autres, les anguilles dévalantes classées au stade jaune.

Chaque groupe intermédiaire de femelles est représenté sur le plan factoriel 1-2 de l'ACP (Figure 34A et B). Au stade jaune (Figure 34A), on constate bien une évolution vers le stade argenté entre les groupes 1 et 2 jusqu'au groupe 4 et c'est principalement une augmentation du RGS, de l'indice oculaire, de la longueur et du poids qui est reflétée par la décomposition en sous-groupes du stade jaune lorsque l'on s'approche du stade argenté dévalant. La différence entre les groupes 1 et 2 se situe au niveau du RIS et du RHS.

Tableau 13 : Composition de chaque sous-groupe établi par la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) pour les stades jaune et argenté chez les femelles et indifférenciées.

	Sous- groupes	% Dévalantes	% Hors dévalaison	% Indifférenciées	% Femelles
JAUNE	1	0	100	5	95
	2	0	100	20	80
	3	0	100	1	99
	4	13	87	0	100
ARGENTE	5	33	67	0	100
	6	85	15	0	100
	7	84	16	0	100

Le **stade argenté** a été subdivisé en 3 groupes. Deux de ces groupes correspondent pour leur quasi-totalité aux anguilles argentées dévalantes et le troisième groupe aux anguilles argentées capturées hors dévalaison.

A ce stade (Figure 34B), les différents groupes ne sont pas caractérisés par une évolution du RGS, mais plutôt par une diminution du RIS et du RHS et une augmentation de la longueur de la nageoire pectorale. Les anguilles des groupes 6 et 7 seraient alors plus évoluées dans le processus de métamorphose que les anguilles du groupe 5, dont la majorité correspond à des anguilles capturées hors dévalaison. La différence entre les groupes 6 et 7 se situe au niveau de la longueur totale uniquement, les anguilles du groupe 7 étant plus petites.

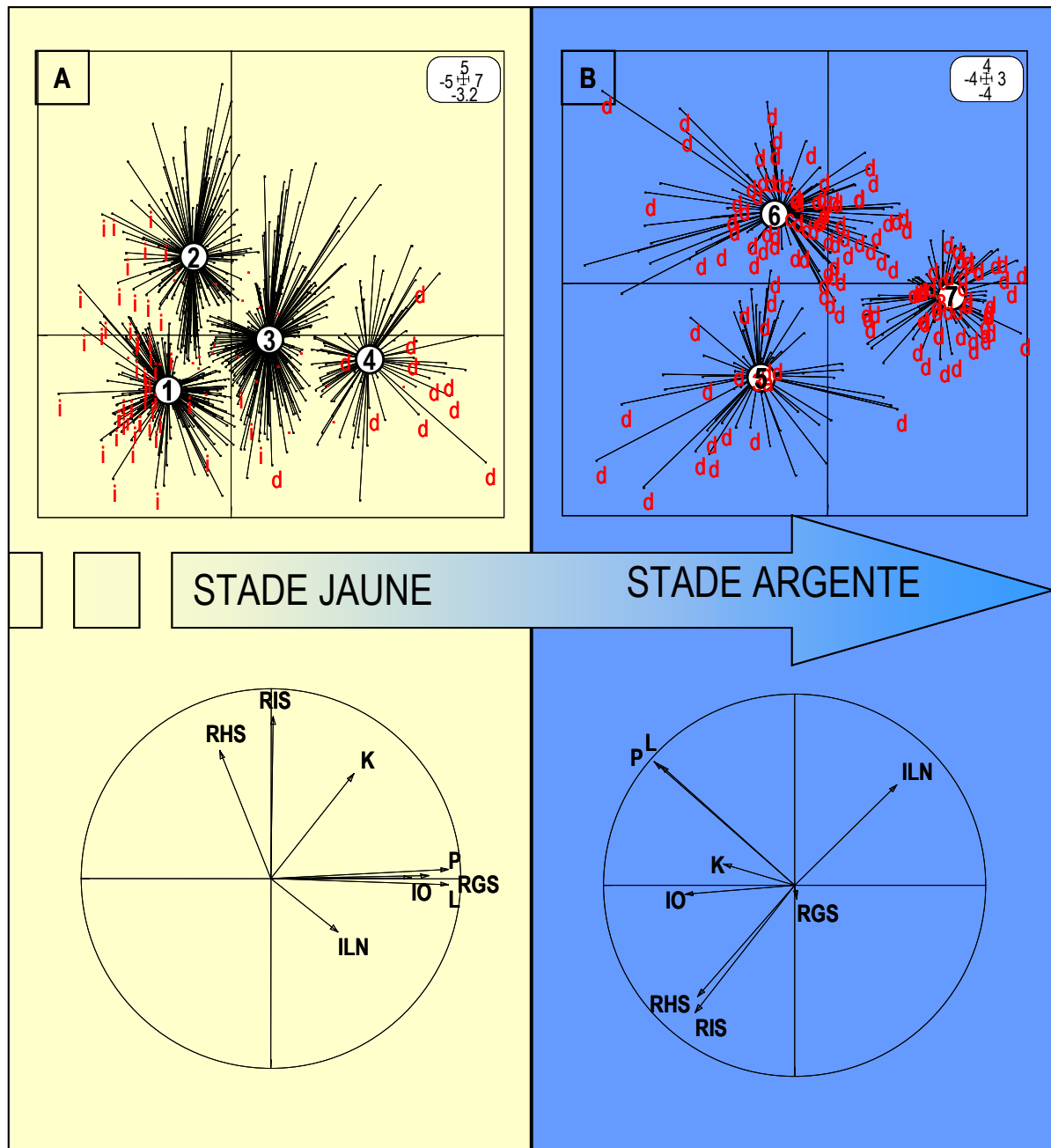


Figure 34 : Schéma représentant les 7 groupes déterminés par la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) chez les femelles. Les graphes A et B correspondent respectivement au plan factoriel 1-2 de l'ACP pour les stades jaune et argenté. Les groupes 1 à 4 sont représentés par les étoiles. Les cercles de corrélation des deux ACP sont présentés sous chaque plan factoriel. 'i' : anguilles indifférenciées ; 'd' : anguilles dévalantes.

3.7.1.2. Anguilles mâles

Chez les mâles le stade argenté a été décomposé en deux sous-groupes (Figure 35). La composition de chaque groupe est indiquée dans le Tableau 14. Le groupe 1 correspond aux anguilles sexuellement indéterminées. Le groupe 2 comprend 100% d'anguilles argentées mais capturées hors dévalaison et le groupe 3, 67% d'anguilles argentées dévalantes : la séparation est encore plus nette que chez les femelles. Mais ici, comme cela a été constaté au paragraphe 3.4.3, la différence se situe au niveau de l'importance du RGS et de la longueur de la nageoire pectorale. Ces deux paramètres sont importants chez les anguilles du groupe 3.

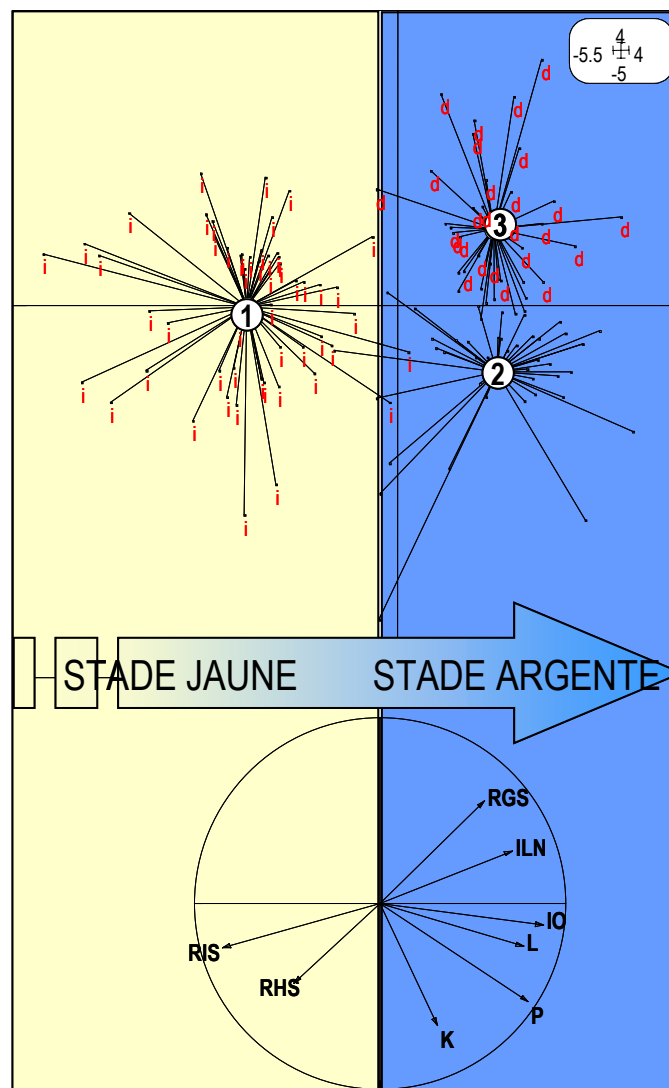


Figure 35 : Schéma représentant les 3 groupes déterminés par la CAH. Le groupe 1 correspond au stade jaune (anguilles indifférenciées) et les groupes 2 et 3 aux anguilles argentées mâles.

Tableau 14 : Composition des deux groupes d'anguilles argentées établis par la CAH chez les mâles.

	Groupes	% Dévalantes	% Hors dévalaison
ARGENTE	2	0	100
	3	67	33

3.7.2. Description détaillée de chaque groupe

3.7.2.1. Femelles

Les groupes 1 et 2 : Ils constituent le stade le moins avancé. Ces anguilles sont petites avec des longueurs comprises entre 30 et 50 cm (Figure 39). Leurs gonades sont à peine développées et leur sexe est difficilement identifiable (RGS proche de 0). Leur taux moyen de GTH est très faible, aux alentours de 4 ng/hypophyse (Figure 38). Leur taux moyen de GH est également faible, environ 24 µg/hypophyse.

La différence entre les groupes 1 et 2 se situe au niveau du RIS (Figure 38). Celui-ci présente des valeurs très faibles pour le groupe 2 et cela se reflète au niveau du facteur de condition et du RHS (Figure 38). Ces différences entre ces deux groupes ne sont pas liées à un échantillonnage biaisé puisque les anguilles du groupe 1 comme celles du groupe 2 ont été capturées tout au long de l'année et les écarts restent importants quel que soit le mois de l'année (Figure 36). Le RIS des anguilles du groupe 1 augmente pendant l'été tandis que chez les anguilles du groupe 2, il reste stable.

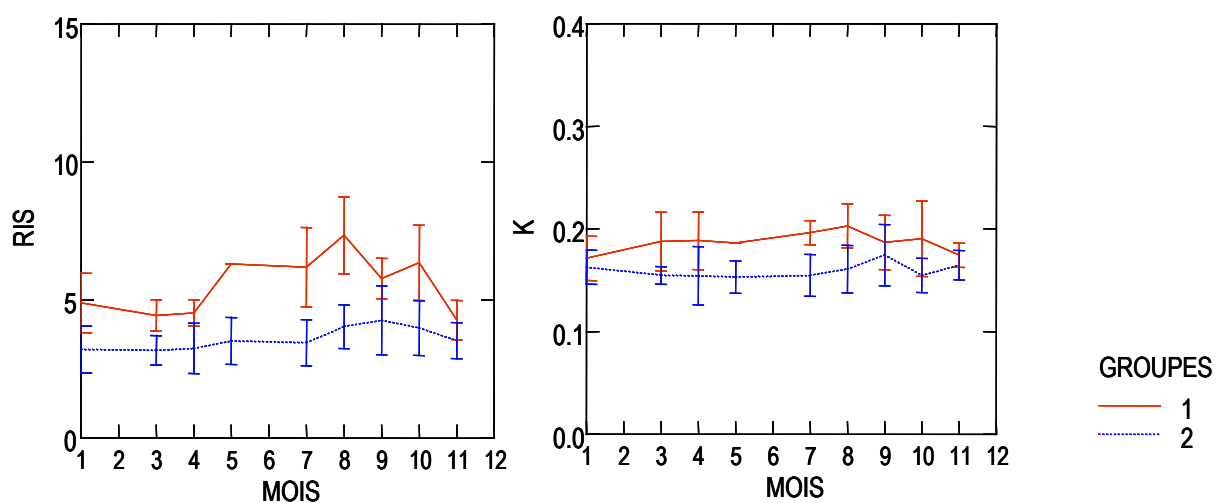


Figure 36 : Evolution par mois du RIS et du facteur de condition (K) indiquant des différences entre les anguilles des groupes 1 et 2.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Cette différence n'est pas liée non plus à la provenance des anguilles, puisque les anguilles du groupe 1 comme celles du groupe 2 ont été capturées sur les mêmes sites (Figure 37).

Trois hypothèses peuvent être avancées :

- La première est que les anguilles du groupe 2 correspondent à des mâles en voie de métamorphose. Mais cette hypothèse peut être rejetée car 80% de ces individus du groupe 2 ont été déterminés comme femelles.
- La seconde hypothèse, plus probable, est liée à l'état sanitaire des anguilles. Quelques observations sur le taux de parasitisme de la vessie natatoire suggèrent qu'il peut s'agir d'un état pathologique chez ces individus, mais étant donné l'absence d'observation pour certains individus, ces résultats doivent être complétés et précisés.
- Enfin, ces écarts importants peuvent être liés à la variabilité individuelle d'origine génétique, ce qui se traduirait par des taux de croissance pondérale différents selon les types d'individus.

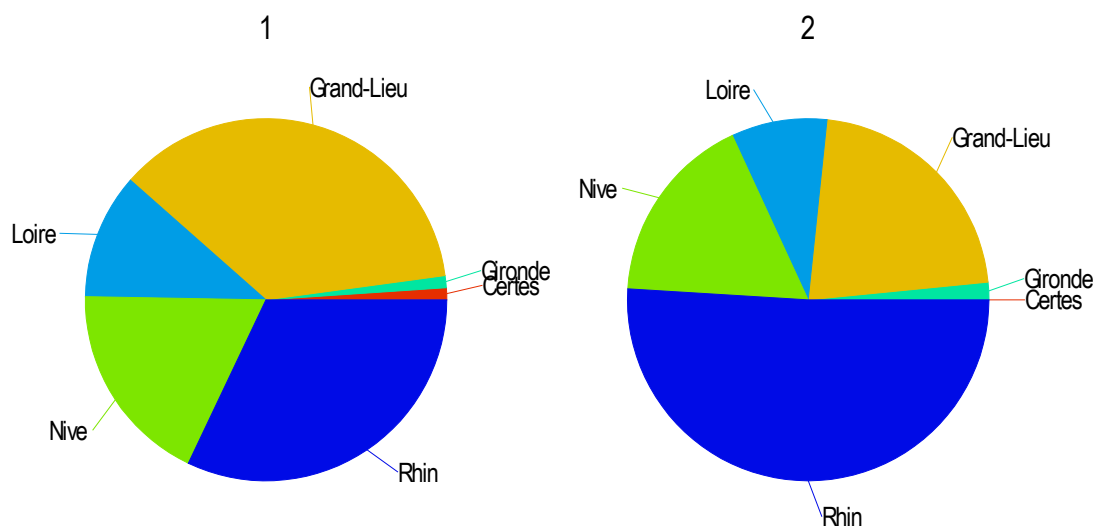


Figure 37 : Provenance des anguilles des groupes 1 et 2.

Le groupe 3 : Ces anguilles ont des longueurs comprises entre 50 cm et 70 cm (Figure 39). Elles présentent des RGS supérieurs aux deux groupes précédents (Figure 38). Le taux de GTH est encore très faible pour ce groupe mais il montre des signes très net d'augmentation ; la GH augmente très nettement quant à elle. Le RIS moyen de ce groupe n'est pas significativement différent de celui du groupe 1 ($p > 0,001$). Sa valeur moyenne pour le groupe 3 est de 4,9 %.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Le groupe 4 : Il se trouve dans une position vraiment intermédiaire entre le stade jaune et le stade argenté. Les longueurs de ces femelles sont du même ordre qu'au stade argenté entre 50 et 80 cm et le RGS augmente en conséquence et il est en moyenne de 0,78%, (les deux variables longueur et RGS étant significativement corrélées, voir paragraphe 3.4.2.3 page 77). Le taux moyen de GTH augmente de façon significative avec une moyenne de 20 ng/hypophyse ($p < 0,001$), mais c'est surtout le taux de GH qui atteint des valeurs maximales pour ce groupe (en moyenne : 159,6 $\mu\text{g/hypophyse}$, mais les taux peuvent atteindre 700 $\mu\text{g/hypophyse}$).

Les groupes 5 à 7 : Au stade argenté, le RGS augmente de façon importante par rapport au stade jaune. Les anguilles argentées (excepté 3 individus) présentent toutes un RGS supérieur à 1% et la plupart ont des valeurs de ce paramètre supérieures à 1,5%. De même le taux de GTH augmente de façon spectaculaire avec une moyenne de 126 ng/hypophyse. Le taux de GH moyen est égal à 75 $\mu\text{g/hypophyse}$ et il est donc inférieur à celui observé chez les individus du groupe 4. Le RIS est très faible à ce stade argenté et hormis 5 anguilles, il est toujours inférieur à 3%.

Les différences entre les sous-groupes du stade argenté se situent principalement au niveau du RIS, de la longueur totale et de la longueur de la nageoire pectorale. Les dosages hormonaux concernent trop peu d'individus pour l'instant pour une comparaison fiable. Le groupe 5 comprend 67% d'anguilles capturées hors migration. Ces individus sont vraisemblablement moins avancés dans le processus de métamorphose que les anguilles des groupes 6 et 7, comme en témoignent les valeurs de RIS plus élevées. La nageoire pectorale est significativement plus petite chez ces individus puisqu'elle est du même ordre que celles des anguilles du groupe 4. La différence entre les groupes 6 et 7 se situe uniquement au niveau de la taille comme nous l'avons constaté au paragraphe 3.7.1. Les anguilles du groupe 6 correspondent aux petites anguilles femelles argentées entre 50 et 70 cm et les individus du groupe 7 sont des femelles dont les longueurs sont comprises entre 60 et 110 cm.

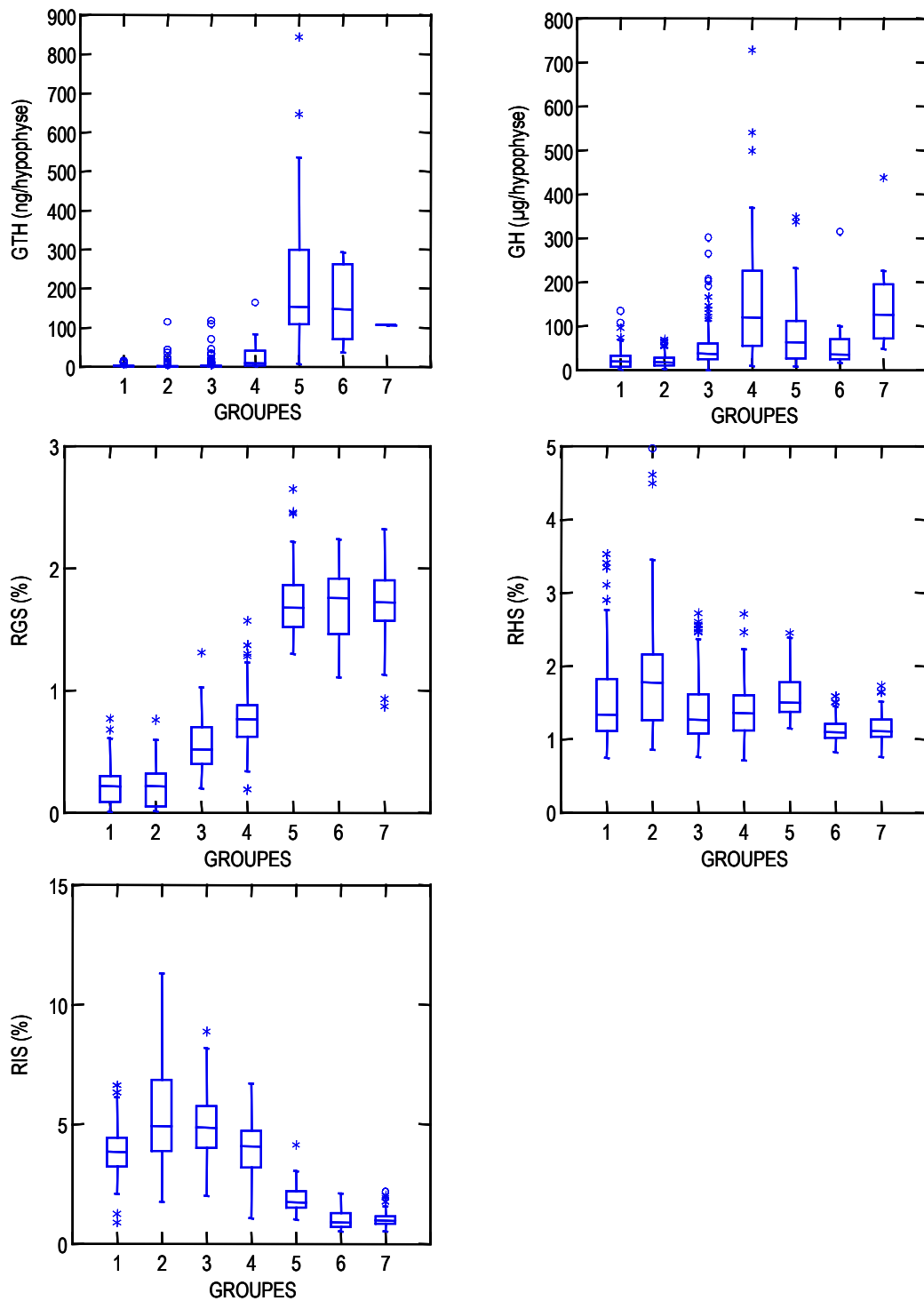


Figure 38 : Représentation en box plots des paramètres physio-anatomiques pour chaque sous-groupe des stades jaune et argenté chez les anguilles femelles. (GTH : hormone gonadotrope ; GH : hormone de croissance ; RGS : rapport gonado-somatique ; RHS : rapport hépato-somatique ; RIS : rapport intestino-somatique).

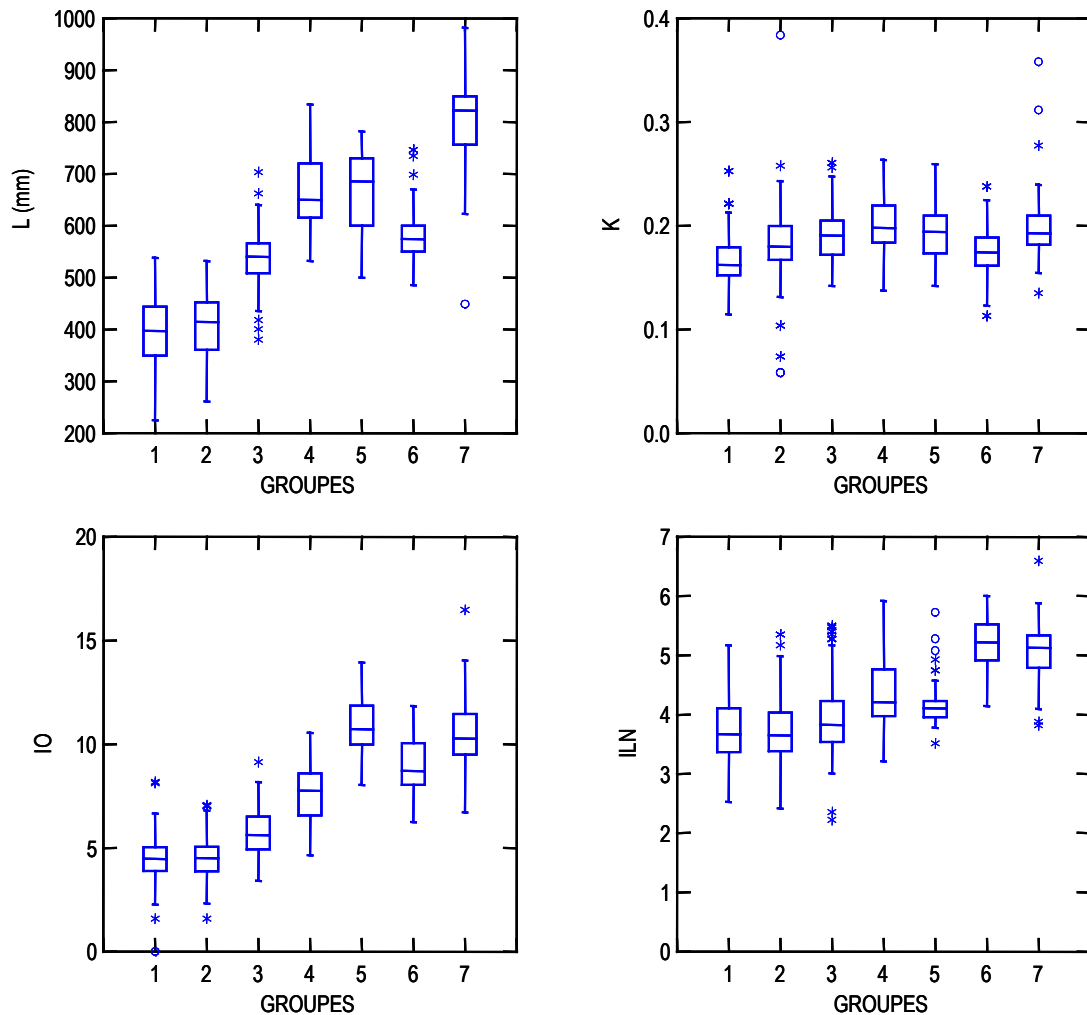


Figure 39 : Représentation en box plots des paramètres morphologiques pour chaque sous-groupe des stades jaune et argenté chez les anguilles femelles. (L : longueur ; K : coefficient de condition ; IO : indice oculaire ; ILN : indice de la nageoire pectorale).

3.7.2.2. Mâles

Le stade argenté mâle a été divisé en deux sous-groupes. Les anguilles du groupe 3, correspondant majoritairement à des individus dévalants, présentent des RGS relativement élevés par rapport aux individus du groupe 2 (Figure 40). Les taux de GTH chez ces anguilles dévalantes, bien que disponibles pour deux mâles seulement, sont nettement supérieurs à ceux du groupe 2 (312 et 364,6 ng/hypophyse contre une moyenne de 75,3 ng/hypophyse pour le groupe 2). De la même façon, le poids des gonades est supérieur pour le groupe 3. Les autres différences se situent au niveau de la nageoire pectorale, laquelle est significativement inférieure pour le groupe 2 (Figure 41). En revanche le facteur de condition est significativement supérieur pour ce groupe.

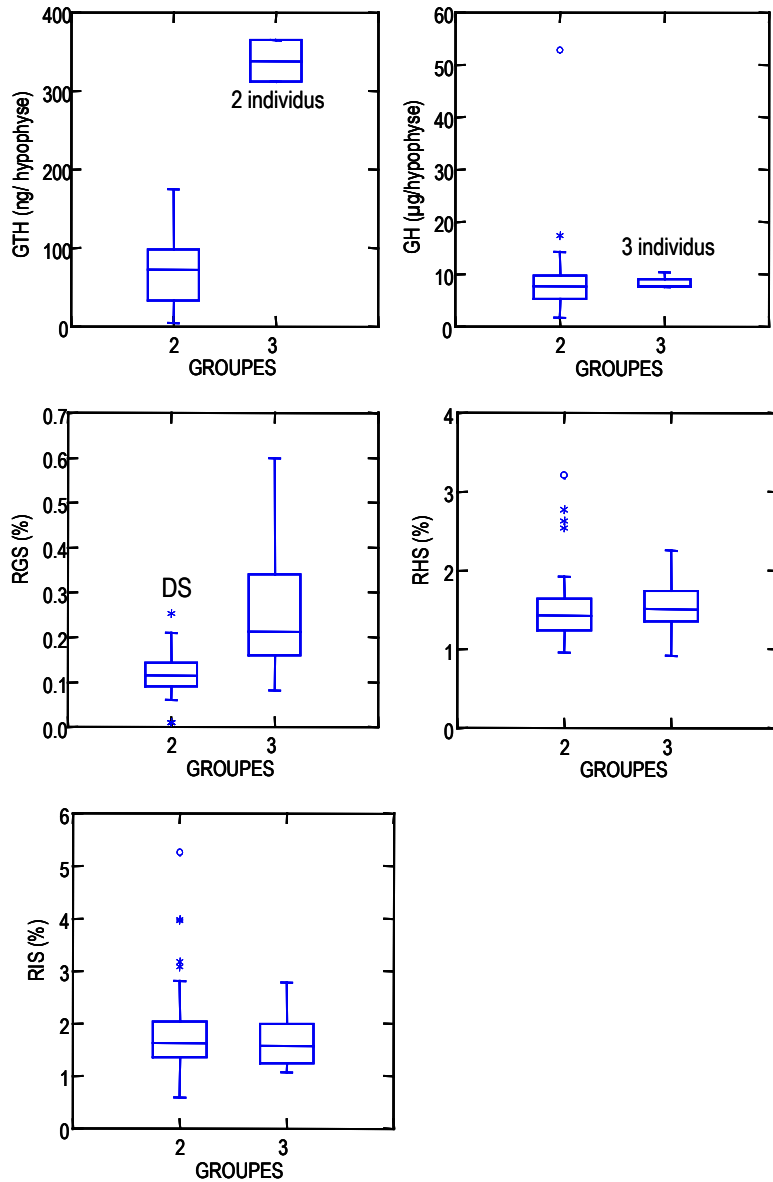


Figure 40 : Représentation en « box plots » des paramètres physio-anatomiques chez les anguilles mâles (stade argenté, groupes 2 et 3). (GTH : hormone gonadotrope ; GH : hormone de croissance ; RGS : rapport gonado-somatique ; RHS : rapport hépato-somatique ; RIS : rapport intestino-somatique). DS : Différence significative $p < 0,001$.

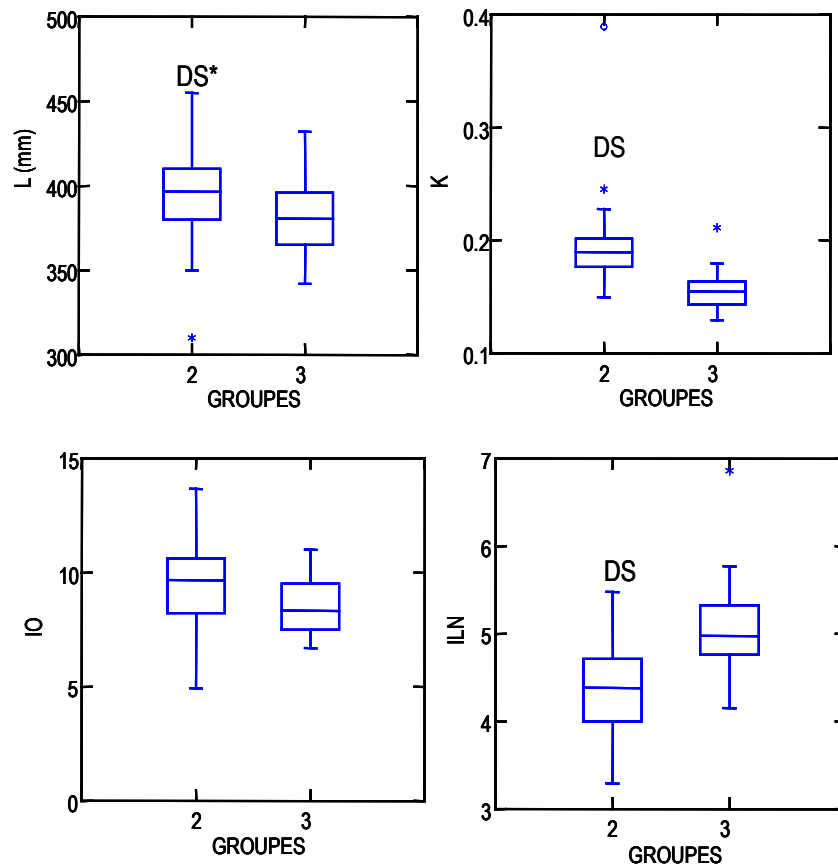


Figure 41 : Représentation en « box plots » des paramètres morphologiques des sous-groupes chez les anguilles mâles (stade argenté, groupes 2 et 3). (L : longueur ; K : coefficient de condition ; IO : indice oculaire ; ILN : indice de la nageoire pectorale). DS : Différence significative $p < 0,001$; DS* : différence significative $p < 0,01$.

3.8. « Argenture » et couleur du tégument

La couleur a été évaluée de deux façons. Tout d'abord, en attribuant un stade, jaune, argenté ou intermédiaire pour chaque anguille, à partir des critères visuels habituellement choisis par les observateurs. Dans un second temps, la couleur a été mesurée grâce à un spectrorimètre (Spectrorimètre Minolta CM-508d) à trois niveaux du corps (3.2.2). Les mesures spectrorimétriques ont été réalisées sur 194 anguilles de différentes provenances et sur les sites de capture.

3.8.1. Observations basées sur des critères visuels

3.8.1.1. Critères d'attribution des stades

Chez les femelles, l'attribution d'un stade basée sur des critères visuels dépendait essentiellement de la couleur. Les critères utilisés sont indiqués dans le Tableau 15. Les anguilles qualifiées d'intermédiaires couvraient une gamme très variée de livrées ayant des caractéristiques externes à la fois d'anguille jaune et d'anguille argentée. Généralement elles correspondaient aux individus présentant des reflets argentés sur la partie abdominale sans une délimitation nette au niveau de la ligne latérale⁷. Les anguilles de couleur bronzée parfois décrites dans la littérature (voir Chapitre 2) étaient la plupart du temps classées comme argentées car elles faisaient généralement partie de la fraction dévalante (Photo 4).

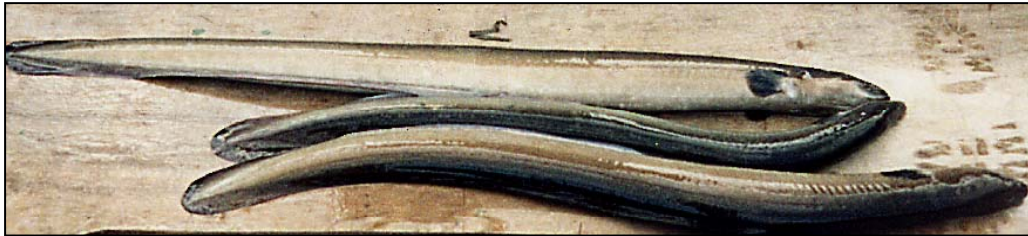


Photo 4 : Anguilles de couleur bronzée souvent présentes dans la fraction dévalante.

Les critères du Tableau 15 ont également été utilisés **chez les mâles**. Cependant, la variabilité au niveau de la livrée des anguilles mâles est moins importante que chez les femelles : ainsi au stade argenté la partie abdominale est très claire (blanche argentée) la plupart du temps et bien délimitée de la partie dorsale par la ligne latérale (Photo 5). Par ailleurs, à cause de leur petite taille, l'exophtalmie est souvent plus apparente que chez les femelles. Ceci donne à la forme de leur tête un aspect caractéristique au stade argenté (Photo 6). Ce paramètre faisait généralement partie des critères d'appréciation du stade par les observateurs au cours de l'échantillonnage, en plus de la couleur de la robe des individus.

⁷ Le qualificatif intermédiaire a été attribué aux anguilles présentant des caractéristiques externes entre les deux stades.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Tableau 15 : Critères visuels qui ont été utilisés lors de l'échantillonnage pour attribuer un stade jaune ou argenté aux anguilles femelles et mâles. Les photos sont présentées à titre d'exemple, mais en particulier pour les anguilles intermédiaires, elles ne représentent qu'un seul type de livrée parmi une multitude de possibilité.




Critères	Argenté	Intermédiaire	Jaune
Dos noir ou d'une couleur foncée	OUI	OUI	PARFOIS
Ventre blanc à reflets argentés	OUI	EN PARTIE	NON
Ligne latérale bien visible, séparant nettement la partie dorsale de la partie abdominale	OUI	NON	NON
Couleur jaune sur le ventre ou sur les flancs	NON	PARFOIS	OUI
Nageoire pectorale foncée	OUI	PARFOIS	PARFOIS (mais de couleur plutôt jaune)
			



Photo 5 : Anguille argentée mâle.



Photo 6 : Tête d'une anguille mâle argentée.

3.8.1.2. Comparaison entre le stade attribué d'après des critères visuels et le stade physio-anatomique des anguilles

La comparaison entre la couleur attribuée sur le terrain et le stade déterminé d'après le profil physio-anatomique (paragraphe 3.4.2) indique un bon recoupement. En effet, les femelles qualifiées de jaunes sur le terrain l'étaient effectivement à 98%. De même, parmi les femelles évaluées comme argentées, seules 3% ne l'étaient pas. Les erreurs pouvant être commises à partir d'une appréciation visuelle uniquement, sont très faibles entre 2 et 3%. Mais si l'on ajoute les individus correspondant aux anguilles de couleur intermédiaire n'ayant pu être classés (24% de l'échantillon) le pourcentage d'erreur (ou ici d'incertitude) correspond alors **au quart de l'échantillon total**.

Or il s'avère que la majorité de ces anguilles de couleur intermédiaire (70%) sont en réalité au stade jaune et que 30% sont au stade argenté.

Si nous regardons à présent ce qu'il en est au niveau des sous-groupes déterminés au paragraphe 3.7.1 (page 102), les proportions d'anguilles de couleur jaune, intermédiaire ou argentée sont indiquées sur la Figure 42 pour chaque sous-groupe.

Chez les femelles, nous constatons que la proportion d'anguilles de couleur argentée augmente du groupe 2 au groupe 4 puis entre les groupes 5 et 6 ce qui est en accord avec le classement effectué d'après les paramètres physio-anatomiques. De plus, des anguilles de couleur intermédiaire sont présentes dans tous les sous-groupes mais dans des proportions différentes. Le pourcentage augmente entre les groupes 1 et 2 jusqu'au groupe 4 (39%). 9% des individus de ce groupe sont déjà de couleur argentée. Elles deviennent majoritaires dans le groupe 5 (71%), mais une fraction non-négligeable (27%) d'anguilles de couleur intermédiaire subsistent dans ce groupe. Les individus des groupes 6 et 7 correspondant aux stades dévalants, ont quasiment tous une livrée argentée (94%).

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Néanmoins, les observations pour certains de ces individus étaient moins objectives étant donné que d'après leur mode de capture, elles étaient *a priori* au stade argenté.

Ceci révèle que ces phases transitoires se manifestent probablement par un début de changement de pigmentation. Ainsi, il est intéressant de noter que les pourcentages d'anguilles de couleur intermédiaire sont maximaux pour les groupes 4 et 5, représentant à juste titre les individus en limite de stade.

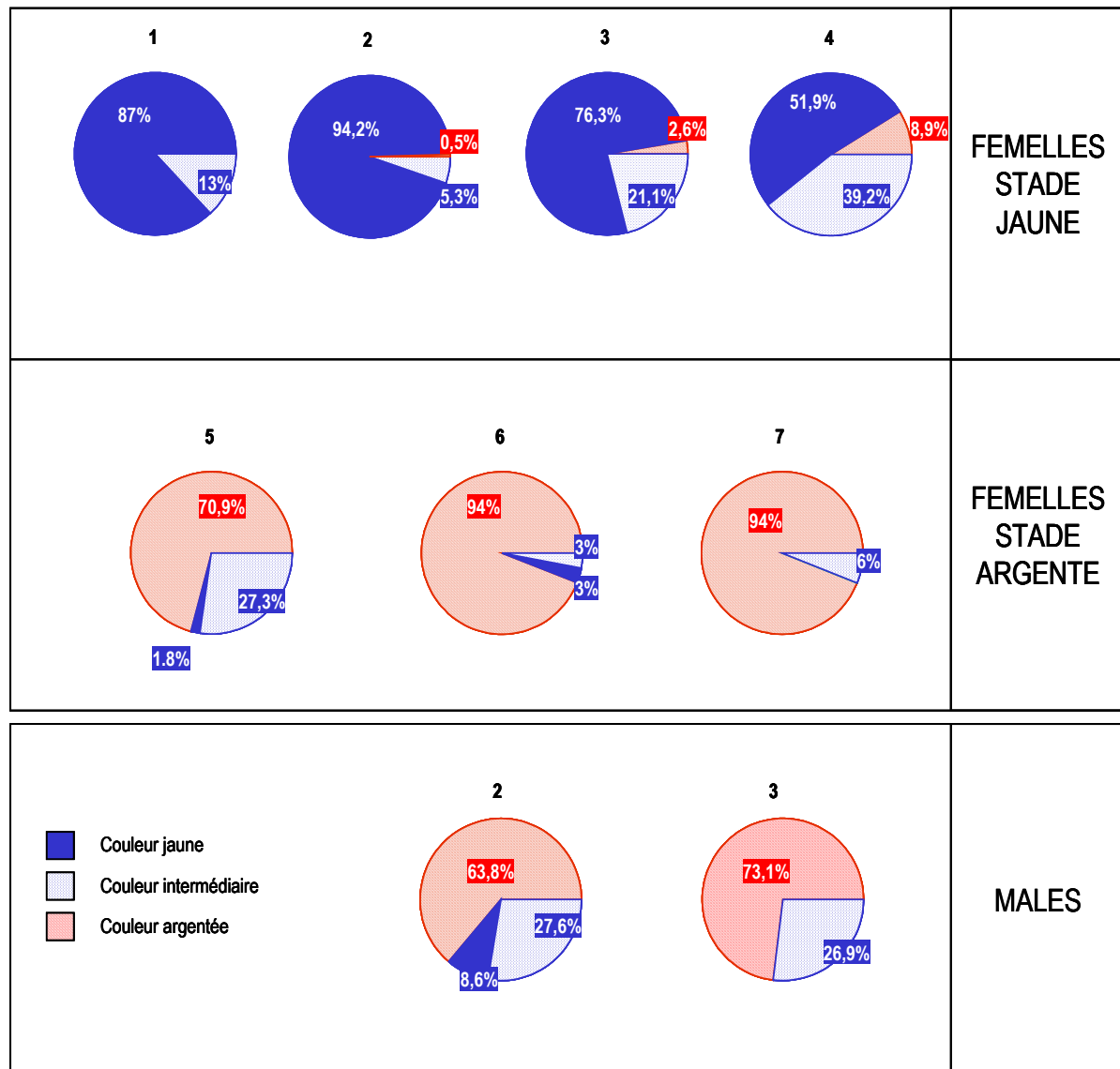


Figure 42 : Comparaison entre les stades attribués sur le terrain lors de l'échantillonnage (à partir de critères subjectifs tels que la livrée : couleur jaune, intermédiaire ou argentée) et entre les sous-groupes d'évolution déterminés d'après les caractéristiques morpho-anatomiques des anguilles. Les pourcentages sont indiqués pour chaque sous-groupe selon les stades jaune ou argenté chez les males et femelles.

Pour les mâles argentés et quel que soit le groupe, une fraction importante a été classée comme intermédiaire (environ 30%, Figure 42). Curieusement, parmi les mâles au stade argenté, certains (8,6%) ont été classés comme appartenant au stade jaune : ces anguilles font néanmoins partie du groupe 2 c'est-à-dire des individus qui ne sont pas encore en dévalaison.

Il apparaît donc que les changements externes (principalement au niveau de la pigmentation) s'effectuent de manière progressive également chez les mâles.

3.8.2. Analyse de la couleur par spectrocolorimétrie

3.8.2.1. Evolution des paramètres spectrocolorimétriques selon les stades

La détermination du stade d'après l'appréciation visuelle de la couleur de la robe de l'anguille comme nous l'avons évoqué précédemment est très subjective et nécessite pour minimiser les erreurs de classification un observateur expérimenté. Grâce au spectrocolorimètre, qui évalue par des mesures des couleurs ou des mélanges de couleurs, nous avons tenté de standardiser ces observations.

Les mesures ont été effectuées à 3 niveaux du corps de l'anguille (dos, sous la ligne latérale, ventre). Chaque mesure est définie par 3 variables (L : la clarté et a et b : les coefficients de chromaticité). Par conséquent, les mesures de couleur pour une anguille se résument à 9 variables. L'analyse multivariée se révèle être, là encore, l'outil approprié pour pouvoir comparer les anguilles entre elles.

Une ACP est effectuée sur une matrice de 194 individus et de 9 variables correspondant aux paramètres suivant :

- LD : la clarté sur le dos (noir = 0 ; blanc = 100)
- AD : le rouge sur le dos pour les valeurs positives (vert pour les valeurs négatives)
- BD : le jaune sur le dos pour les valeurs positives (bleu pour les valeurs négatives)
- LL : la clarté sous la ligne latérale
- AL : rouge et vert sous la ligne latérale
- BL : jaune et bleu sous la ligne latérale
- LV : la clarté sur le ventre
- AV : rouge et vert sur le ventre
- BV : jaune et bleu sur le ventre

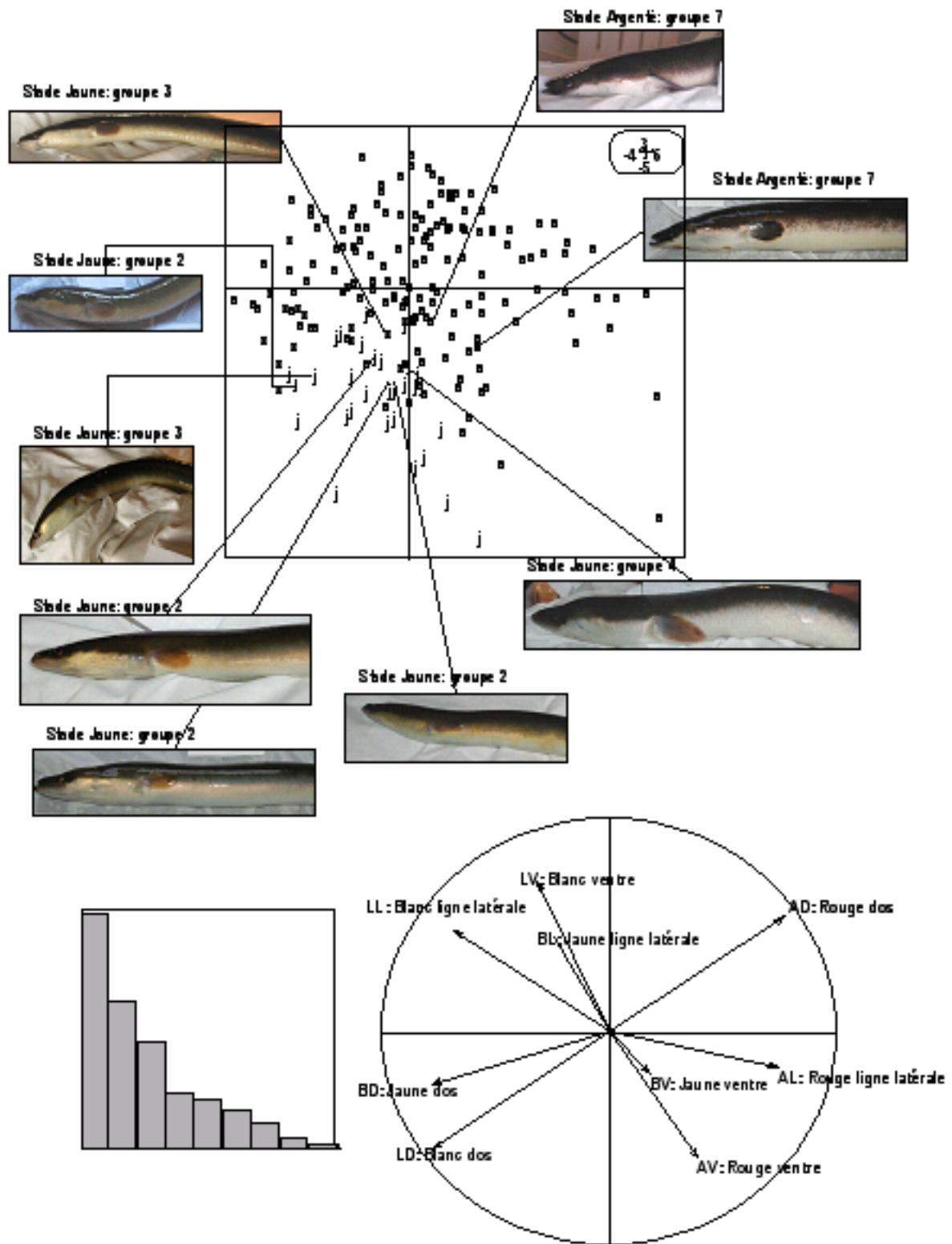


Figure 43 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP effectuée sur les variables spectrocolorimétriques. Les axes 1 et 2 représentent respectivement 35% et 22% de l'inertie totale. Les points-individus sont étiquetés selon la couleur attribuée au moment de l'échantillonnage. Certaines anguilles ont été photographiées ; leur position dans l'ACP est indiquée. a : argenté, j : jaune, x : intermédiaire.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Les résultats de l'ACP sont présentés sur les Figure 43 et Figure 44. Les étiquettes de chaque point-individu (Figure 43) correspondent à la couleur attribuée par les observateurs sur le terrain (3.8.1). Les photos constituent des repères pour mieux visualiser la signification des variables. Le groupe auquel appartient l'anguille est indiqué pour chaque photo ainsi que sur la Figure 44.

Les anguilles jaunes occupent la partie inférieure du plan factoriel (Figure 43). Les anguilles argentées sont plutôt situées dans la moitié supérieure. Trois variables caractérisent la différence de couleur entre les deux stades, jaune et argenté : les anguilles jaunes sont principalement caractérisées par un dos clair (LD élevé) et une couleur jaune sur le dos (BD), les deux variables étant corrélées ($R=0,66$; $p<0,001$). LD est inversement corrélé à AD ($R=0,91$; $p<0,001$), lui-même caractéristique des anguilles argentées. AD correspond à l'intensité de la couleur rouge sur le dos de l'anguille. Cette variable représente probablement le qualificatif de « bronzé » ou « cuivré » utilisé parfois pour décrire le stade argenté ou pré-argenté (Chapitre 2).

Les anguilles argentées sont très dispersées sur le graphique, indiquant une forte variabilité dans les dominantes de leurs teintes. La couleur bronzée s'étend parfois sous la ligne latérale (AL) et sur le ventre (AV). Ainsi, les individus situés dans la partie inférieure droite ont un ventre sombre ou coloré (LV faible, AV élevé). Le point situé tout à fait en bas à droite du plan factoriel correspond à une anguille qui, bien qu'étant au stade argenté, présente un ventre très foncé presque noir ; ces anguilles sont parfois appelées « charbonnières » par les pêcheurs. Dans le plan factoriel, cet individu se situe effectivement à l'opposé du paramètre LD caractérisant la clarté sur le ventre. A l'opposé, certaines anguilles présentent un ventre très clair : valeurs de LL et LV élevées. Ces individus correspondent aux anguilles argentées typiques présentant une ligne latérale bien marquée séparant nettement la partie ventrale blanche de la partie dorsale noire. Les mâles indiqués sur la Figure 44A présentent ce profil ; ils ne manifestent pas de teinte bronzée. La variabilité à l'intérieur de chaque groupe, jaune et argenté, est donc principalement liée aux mesures effectuées sous la ligne latérale (AL et LL, respectivement la couleur bronzée et la clarté sous la ligne latérale) : ainsi la coloration du dos peut s'étendre plus ou moins sous la ligne latérale et parfois jusqu'à la face ventrale.

Les anguilles de couleur intermédiaire (symbolisées par la lettre « x » sur la Figure 43), sont regroupées vers la gauche du plan de l'ACP. Il s'agit d'individus dont la zone sous la ligne latérale est plus claire par rapport aux anguilles jaunes. Ces anguilles correspondent aux groupes 3 et 4 d'après leurs caractéristiques morpho-anatomiques.

En résumé, la distinction entre les anguilles jaunes et argentées par le spectrorimètre se fait par rapport à la mesure sur le dos. La variabilité en teintes à l'intérieur de chaque stade est importante et correspond à un aspect plus ou moins clair de la partie ventrale.

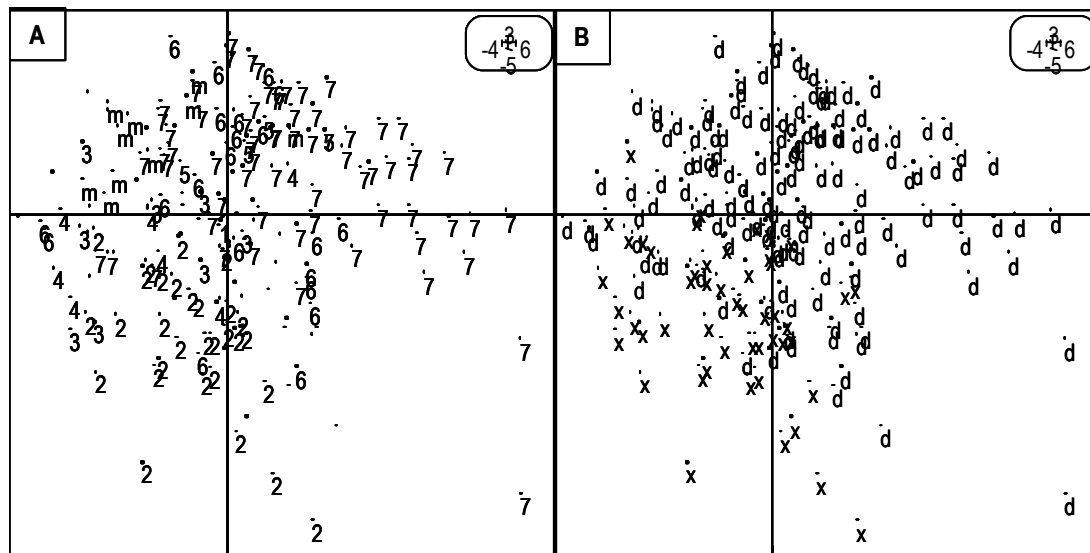


Figure 44 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP effectuée sur les variables spectrocolorimétriques. A : les étiquettes des points-individus correspondent aux numéros des groupes calculés par la CAH. Les mâles sont également indiqués. B : Les étiquettes indiquent les angouilles capturées pendant leur migration d'avalaison (d) et les angouilles capturées hors migration (x).

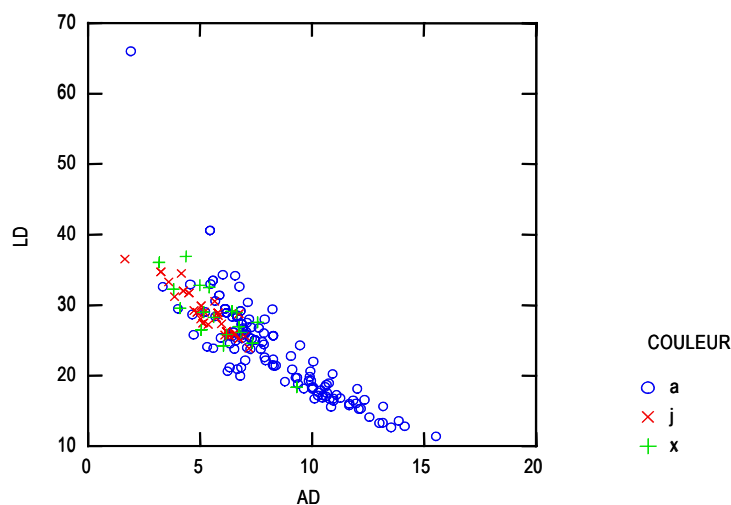


Figure 45 : Relation entre deux variables spectrocolorimétriques correspondant à la mesure sur le dos selon la couleur des angouilles : AD : rouge sur le dos ; LD : clarté sur le dos.

Si les deux stades peuvent être distingués par la mesure effectuée sur le dos, il subsiste tout de même une zone de chevauchement (Figure 45). Pour le paramètre AD (rouge sur le dos) on peut fixer la limite à 8,5 car seules deux angouilles jaunes ont une valeur supérieure à ce seuil. De même, pour LD, la limite se situe aux alentours de 20, avec seulement 2 individus jaunes présentant des valeurs inférieures à cette limite. Si ces valeurs écartent la quasi-totalité des angouilles au stade jaune, elles ne prennent pas en compte une proportion importante d'anguilles argentées.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Ni la provenance des anguilles, ni aucune caractéristique morpho-anatomique n'explique la différence de couleur entre les anguilles argentées confondues dans le nuage de points des anguilles jaunes et intermédiaires et celles présentant des valeurs de AD élevées. Ces anguilles présentent probablement une livrée intermédiaire, mais par le fait qu'il s'agit d'anguilles capturées pendant leur dévalaison, elles ont sans doute été classées automatiquement en argentées.

Il est également possible que l'écart soit lié aux conditions dans lesquelles les anguilles ont été maintenues avant le sacrifice ou pendant leur anesthésie.

Pour tester cette hypothèse, 2 lots de 36 et 49 anguilles ont été placés dans deux bacs de couleurs différentes (respectivement noir et blanc) pendant 10 minutes le temps de leur anesthésie. Les valeurs AD et LD de ces individus sont présentées sur la Figure 46. Les relations sont linéaires pour les deux lots. La pente est légèrement plus importante pour le lot du bac blanc et les différences entre les deux droites sont significatives (ANCOVA, $p < 0,001$). A première vue, la couleur de l'environnement engendre des variations de couleur chez les anguilles et cela pourrait expliquer l'importante variabilité au niveau de leurs teintes, même au sein de chaque phase jaune ou argentée. L'hypothèse doit cependant être testée de manière plus approfondie et les résultats complétés par des effectifs plus importants et des temps d'exposition plus longs par exemple.

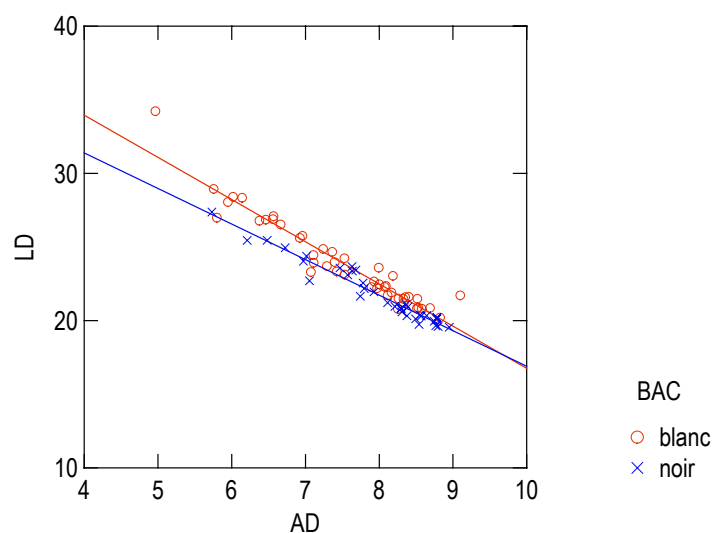


Figure 46 : Relation entre LD et AD pour deux lots d'anguilles jaunes, anesthésiées dans deux bacs de couleurs différentes. Les droites représentent les régressions linéaires effectuées pour comparer les deux lots.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Enfin, en examinant la relation entre le rouge sur le dos (AD) et le rouge sous la ligne latérale (AL), variables toutes deux liés au stade argenté, on constate que ce sont généralement les mâles argentés et donc les petites anguilles argentées qui présentent des valeurs faibles pour ces paramètres et se situent dans les mêmes gammes de couleurs que les anguilles de couleurs jaune et intermédiaire (Figure 47) : ceci indique que la couleur « bronzée » est très peu présente chez les mâles.

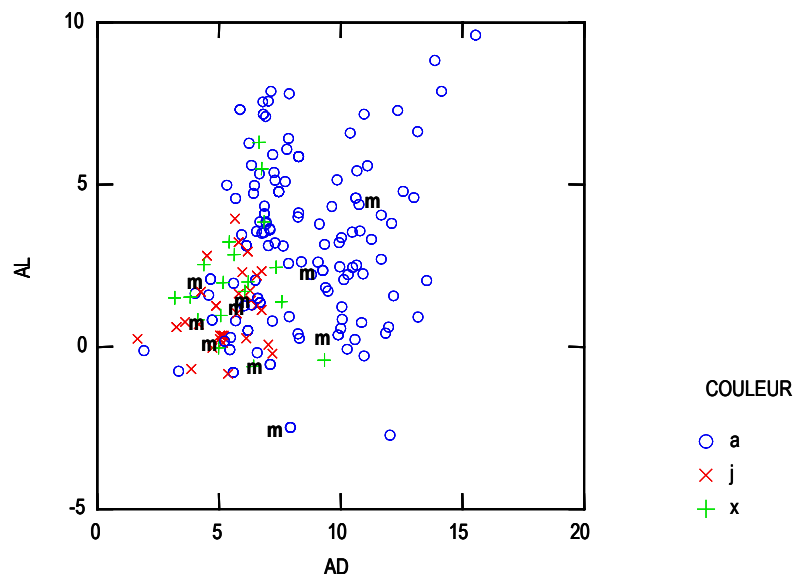


Figure 47 : Relation entre deux variables spectrorimétriques correspondant à la mesure sur le dos selon la couleur des anguilles : AD : rouge sur le dos ; AL : rouge sous la ligne latérale

3.8.2.2. Corrélations entre les variables spectrorimétriques et les paramètres morpho-anatomiques

Les quatre variables LD, AD, BD, et AL sont significativement corrélées à la longueur et au poids. LD et BD sont inversement corrélés à ces deux mesures (avec la longueur, respectivement $R=-0,41$ et $-0,40$; $p<0,01$) ; AD et AL sont positivement corrélés (avec la longueur, respectivement $R=0,62$ et $R=0,44$; $p<0,01$) : plus une anguille est grande plus la couleur bronzée est présente sur le dos et sous la ligne latérale.

Le RGS et l'indice oculaire présentent des corrélations significatives et positives avec AD et AL (avec l'indice oculaire, respectivement $R=0,64$ et $R=0,34$; $p<0,01$) : plus les anguilles sont bronzées sur le dos et sous la ligne latérale, plus l'indice oculaire est élevé et le RGS est important. Ces relations sont d'autant plus significatives, que AD et AL sont inversement corrélés au RIS (respectivement, $R=-0,59$ et $R=-0,39$; $p<0,01$). Enfin, la couleur jaune sur le dos (BD) est négativement corrélée à l'indice

oculaire et au RGS (respectivement, $R=-0,34$ et $R=-0,27$; $p<0,01$) et positivement corrélée au RIS ($R=0,44$; $p<0,01$).

Nous pouvons donc conclure pour cet aspect que les anguilles « bronzées » ne présentant pas de délimitation nette au niveau de la ligne latérale sont plus grandes et plus avancées dans le processus de métamorphose que les autres.

3.9. Récapitulatif et description des étapes lors de la transition stade jaune-stade argenté

La décomposition des stades jaune et argenté a permis d'identifier des groupes d'anguilles présentant des caractéristiques physio-anatomiques et morphologiques semblables (voir 3.7.1). L'objectif de ce paragraphe est de décrire les étapes successives de la métamorphose en anguille argentée à partir des groupes établis précédemment.

Stade I : On peut considérer que ce stade correspond à la phase d'apparition des gonades, avec un RGS inférieur à 0,5%. Les mâles sont encore difficilement identifiables et les ovaires à peine visibles, ont l'aspect de rubans translucides. Ce stade rassemble les groupes 1 et 2 précédemment décrits (voir paragraphe 3.7 page 102). A ce stade, les variations de poids du tractus digestif peuvent être importantes mais elles sont liées à un effet saisonnier ; pour certains individus le tractus peut être relativement résorbé mais le RIS reste toujours supérieur à 3% (Figure 48). Le taux de GTH est très faible, inférieur à 10 ng/hypophyse et la production de GH est très variable 0,8 et 135 $\mu\text{g/hypophyse}$ reflétant des longueurs et taux de croissance différents.

Stade II : A ce stade (correspondant au groupe 3 de la CAH), les gonades deviennent bien visibles, le RGS augmente régulièrement avec la longueur.

- **Les femelles** ne présentent encore aucune caractéristique d'anguille argentée. Le RIS est moins variable mais encore relativement élevé. Dans l'échantillon analysé, il est significativement supérieur à celui du stade I (Tableau 17, p129) Les anguilles sont encore en phase de croissance et le taux de GTH est toujours très faible (inférieur à 10 ng/hypophyse pour la grande majorité des individus).
- En revanche, **les mâles** sont au stade argenté : leurs gonades encore très peu développées, sont à présent visibles (**stade IIs**). Le taux de GTH augmente de façon significative (Tableau 18, p 130), bien que très variable puisqu'il est compris entre 12 et 175 ng/hypophyse . Le RIS

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

est inférieur à 2%. L'indice oculaire de ces anguilles mâles est supérieur à 6,5 et ces derniers présentent une livrée argentée pour la plupart. Les **mâles dévalant (stade IId)** ont ici une longueur comprise entre 35 cm et 45 cm. Lorsqu'ils dévalent, leur taux de GTH augmente vraisemblablement de façon importante (les deux individus sur lesquels l'hormone avait été dosée, présentaient des taux aux alentours de 350 ng/hypophyse). Le RIS ne diminue pas réellement mais sa variabilité est beaucoup plus faible. La longueur de leurs nageoires pectorales augmente sensiblement, l'indice ILN passe d'une valeur moyenne de 4 à 5 alors que l'indice oculaire a cessé d'augmenter.

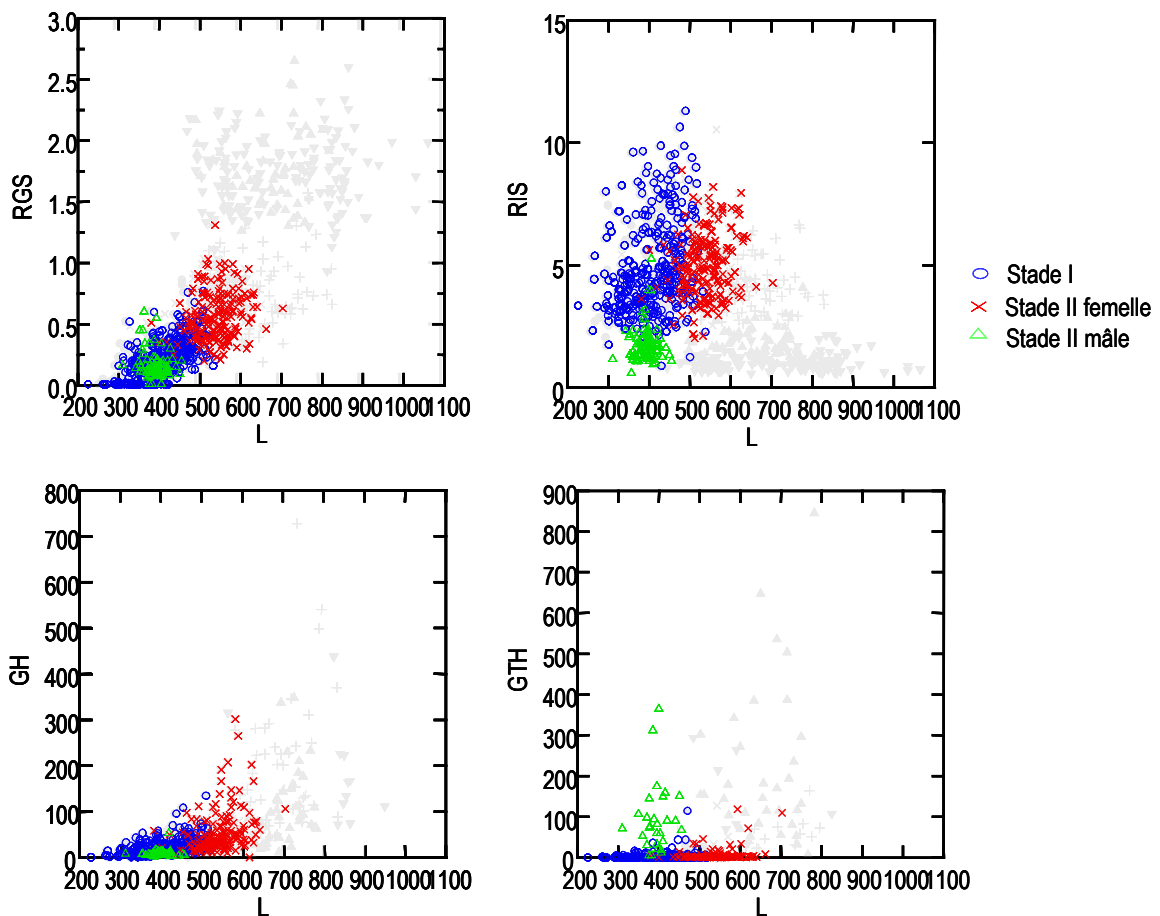


Figure 48 : Relation entre la longueur en mm (L), les rapports gonado-somatique (RGS) et intestino-somatique (RIS), le taux de d'hormone de croissance (GH, en $\mu\text{g}/\text{hypophyse}$) et d'hormone gonadotrope (GTH, en $\text{ng}/\text{hypophyse}$) pour les anguilles des stades I et II. Les stades ultérieurs sont figurés en gris clair.

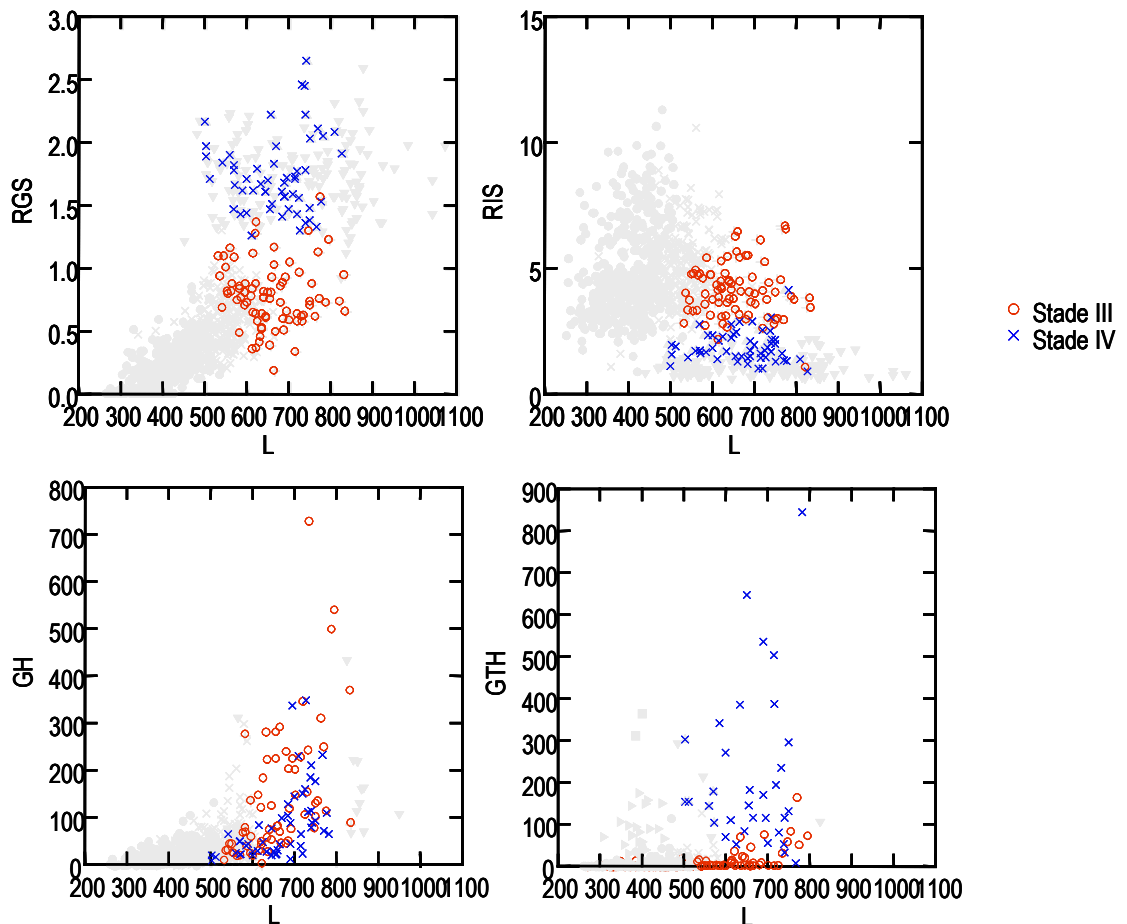


Figure 49 : Relation entre la longueur en mm (L), les rapports gonado-somatique (RGS) et intestino-somatique (RIS), le taux de d'hormone de croissance (GH, en $\mu\text{g/hypophyse}$) et d'hormone gonadotrope (GTH, en ng/hypophyse) pour les anguilles des stades III et IV. Les stades antérieurs et ultérieurs sont figurés en gris clair.

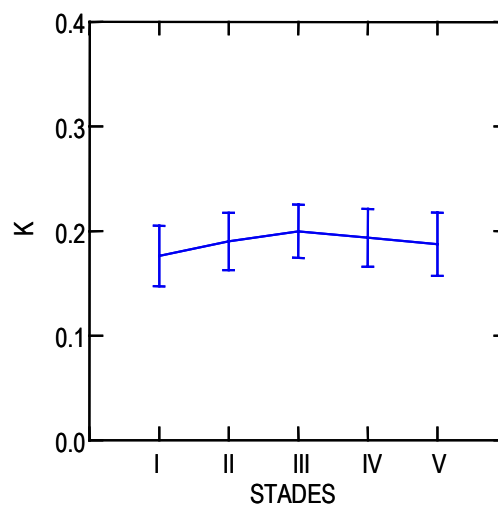


Figure 50 : Evolution du facteur de condition (K) entre chaque stade « d'argenture » chez les anguilles femelles.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Stade III : A partir de ce stade (groupe 4 de la CAH), les femelles sont susceptibles de se métamorphoser. Il s'agit d'individus d'une longueur très variable comprise entre 50 et 85 cm. La longueur de 50 cm constitue vraisemblablement une taille limite inférieure pour pouvoir démarrer la métamorphose. Parmi ces anguilles, certaines présentent des caractères manifestes de début « d'argenture ». Le RGS et le RIS ont des valeurs intermédiaires entre les phases jaune et argentée (Figure 49). A ce stade on observe un début de production de GTH (mais la différence n'est pas encore significative, Tableau 17, p 129). La production de GH atteint son maximum et c'est à ce moment que le facteur de condition est le plus élevé, même si les valeurs de ce facteur ne varient pas de façon très importante entre chaque stade (Figure 50). Il s'agit sans doute d'une période de forte croissance pour l'anguille. En ce qui concerne la couleur, les individus peuvent déjà présenter des changements de pigmentations avec des reflets argentés sous la ligne latérale, comme nous l'avons vu au paragraphe 3.8.1.2 p 115.

Stade IV : (groupe 5 de la CAH) Ce stade correspond au début de la phase argentée. Les gonades sont nettement développées (pour une anguille en phase continentale) et le RIS bien que n'ayant pas encore atteint les valeurs extrêmes du stade V, est bien inférieur à celui des anguilles jaunes puisqu'il varie autour de 2% (Figure 49 ; Tableau 17, p 129). La GTH atteint des valeurs soudainement très importantes par rapport aux stades précédents (Figure 49). La longueur de ces anguilles est très variable, comme elle l'était au stade III, comprise entre 50 et 80 cm. Ces anguilles ont principalement été pêchées au mois d'octobre (Figure 51) et le pourcentage diminue pour les mois suivants.

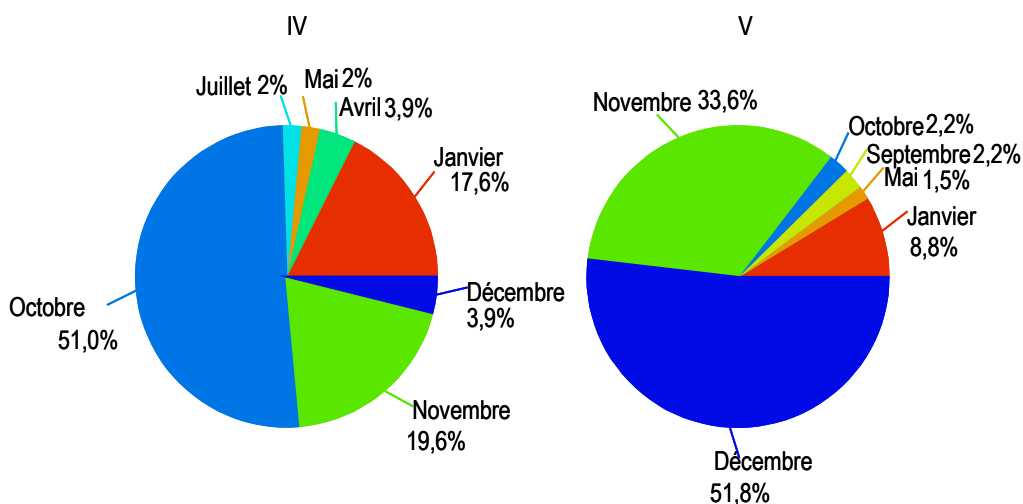


Figure 51 : Proportions par mois d'anguilles pêchées par mois pour les stades IV et V.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Si la plupart des anguilles du stade IV constituent un stade « pré-dévalant », certains individus de ce type capturés en janvier, pourraient être en phase de régression « d'argenture ». C'est ce que laissent supposer les taux très élevés de GTH à cette période (Figure 52), alors que le RIS n'est pas à sa valeur minimale.

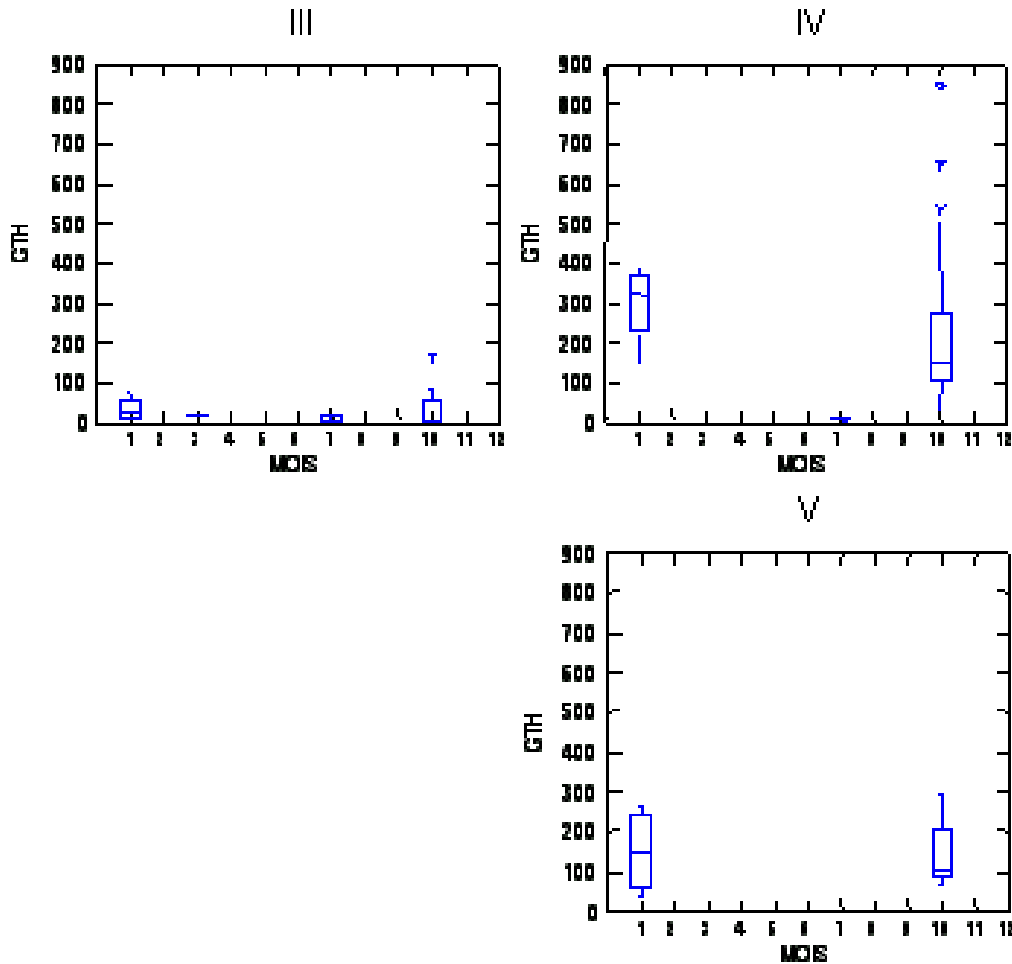


Figure 52 : Représentation en « box plots » des taux de GTH par mois pour les anguilles des groupes III, IV et V.

Stade V : Enfin, le dernier stade (Figure 53 ; groupes 6 et 7) correspond aux anguilles ayant entamé leur migration catadrome. Comme chez les mâles dévalants, les femelles au stade V ont un RIS encore plus faible (inférieur à 2%). De même, l'indice oculaire n'augmente pas entre les stades IV et V (Tableau 17, p 129) et c'est la longueur de la nageoire pectorale qui est supérieure (avec un maximum de 6,6).

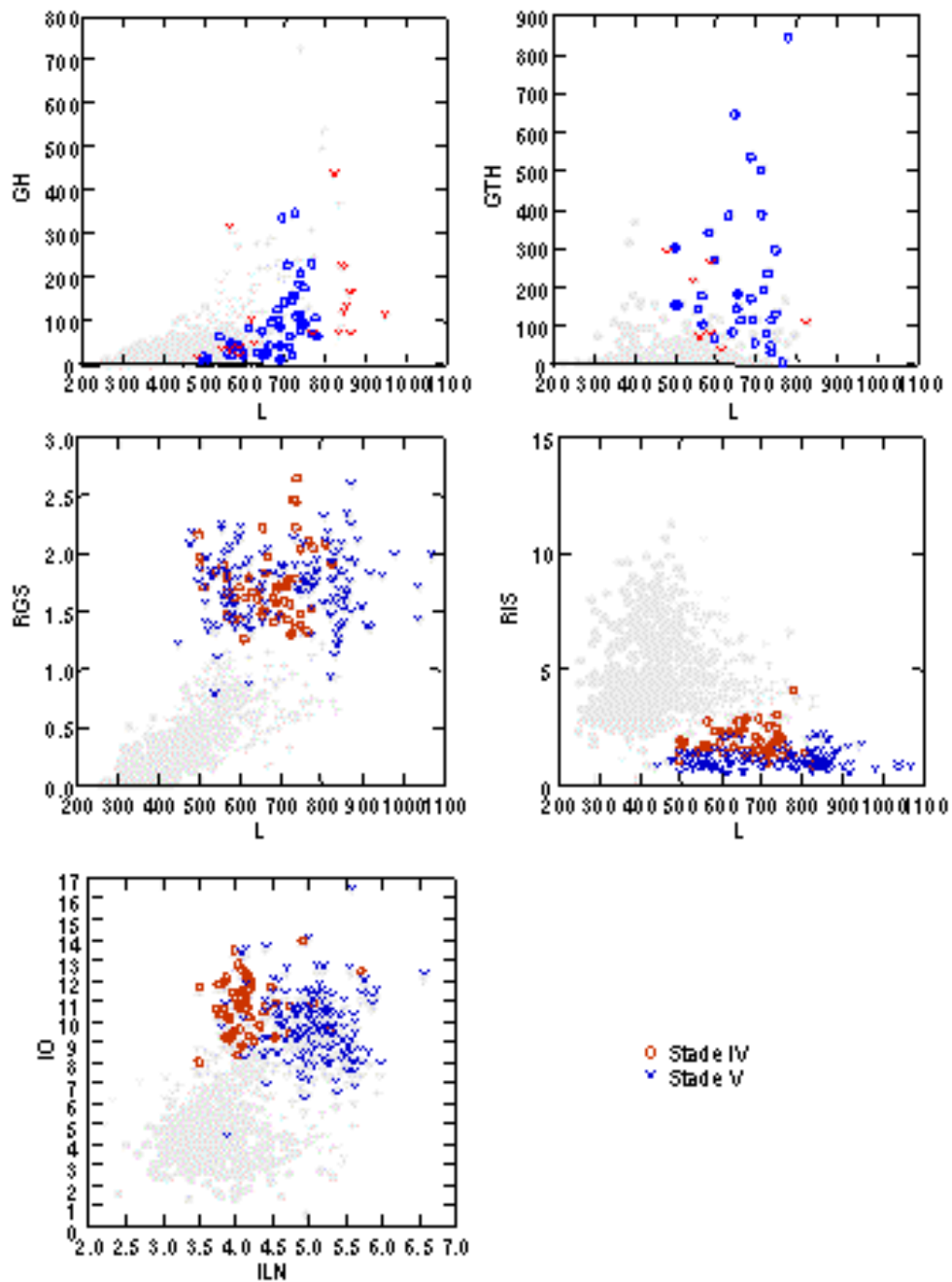


Figure 53 : Relation entre la longueur, le rapport gonado-somatique (RGS), intestino-somatique (RIS), l'indice oculaire (IO) et les teneurs en hormones de croissance (GH, en µg/hypophyse) et en hormone gonadotrope (GTH, en ng/hypophyse) pour les stades IV et V. Les stades antérieurs et ultérieurs sont figurés en gris clair.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Tableau 16 : Moyennes et écarts-types de l'ensemble des paramètres mesurés sur les anguilles au stade I : L : longueur ; K : facteur de condition ; IO : Indice oculaire ; RGS : rapport gonado-somatique ; RIS : rapport intestino-somatique ; RHS : rapport hépato-somatique.

	Stade I
Effectif	444
L (mm)	402±61
K	0,175±0,029
IO	4,5±1
ILN	3,7±0,5
RGS (%)	0,21±0,16
RHS (%)	1,67±0,63
RIS (%)	4,72±1,78
GTH (ng/hypophyse) N=244	3,15±9,09
GH (µg/hypophyse) N=315	22,24±17,41

Tableau 17 : Moyennes et écarts-types de l'ensemble des paramètres mesurés sur les anguilles femelles des stades II à V. * : Différence significative avec le stade précédent, p<0,001 ; ** : Différence significative, p<0,01 ; ns : pas de différence significative.

FEMELLES	Stade II	Stade III	Stade IV	Stade V
Effectif	231	77	51	137
L (mm)	538±46*	664±72*	665±80 ns	680±129 ns
K	0,191±0,024*	0,201±0,027 ns	0,194±0,027 ns	0,186±0,032 ns
IO	5,7±1,1*	7,5±1,4*	10,8±1,3*	9,8±1,7*
ILN	3,9±0,6*	4,3±0,6*	4,2±0,4 ns	5,1±0,5*
RGS (%)	0,55±0,19*	0,78±0,26**	1,74±0,30*	1,71±0,29 ns
RHS (%)	1,38±0,42*	1,40±0,40**	1,58±0,31 ns	1,14±0,19*
RIS (%)	4,94±1,27*	4,11±1,10*	1,91±0,60*	1,04±0,38*
GTH (ng/hypophyse)	N=152 5,42±15,43 ns	N=31 26,24±36,65 ns	N=31 226,70±192,42*	N=7 152,08±102,76 ns
GH (µg/hypophyse)	N=177 52,21±45,20*	N=52 159,60±144,51*	N=49 86,72±79,88*	N=19 126,47±110,41 ns

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Tableau 18 : Moyennes et écarts-types de l'ensemble des paramètres mesurés sur les anguilles des stades mâles IIs (argentés sédentaires ou pré-migrants) et IId (argentés dévalants). * : Différence significative avec le stade précédent, $p < 0,001$; ** : Différence significative, $p < 0,01$; ns : pas de différence significative. Les tests n'ont pas été effectués pour les effectifs N=2 et 3.

MALES	Stade IIs	Stade IId
Effectif	58	26
L (mm)	395±24 ns	382±23 ns
K	0,193±0,032*	0,155±0,017*
IO	9,6±1,9*	8,5±1,3**
ILN	4,3±0,5*	5,1±0,5*
RGS (%)	0,12±0,05 ns	0,26±0,14*
RHS (%)	1,51±0,43 ns	1,53±0,28 ns
RIS (%)	1,82±0,79*	1,67±0,49 ns
GTH (ng/hypophyse)	N=26 75,30±49,82*	N=2 338,28±37,17
GH (µg/hypophyse)	N=55 8,80±6,92 ns	N=3 8,57±1,59

3.10. Dynamique de « l'argenture »

Afin de mieux comprendre le passage d'un stade à l'autre (de I à V) chez les anguilles femelles, nous pouvons accoler les courbes d'évolution par mois des paramètres morpho-anatomiques qui évoluent au cours de « l'argenture ». Nous simulons ainsi les étapes de la métamorphose d'une anguille femelle sur trois ans, chaque année correspondant à un stade. Autrement dit cela nous permet de visualiser les trois dernières années de la vie continentale d'une anguille femelle. Les paramètres visualisés ici sont : le RGS, le RIS, le facteur de condition et l'indice oculaire (Figure 55).

Seuls les effectifs par mois des anguilles femelles sont suffisamment importants pour une analyse pertinente. Ces derniers sont indiqués sous forme d'histogrammes pour chaque stade sur la Figure 54.

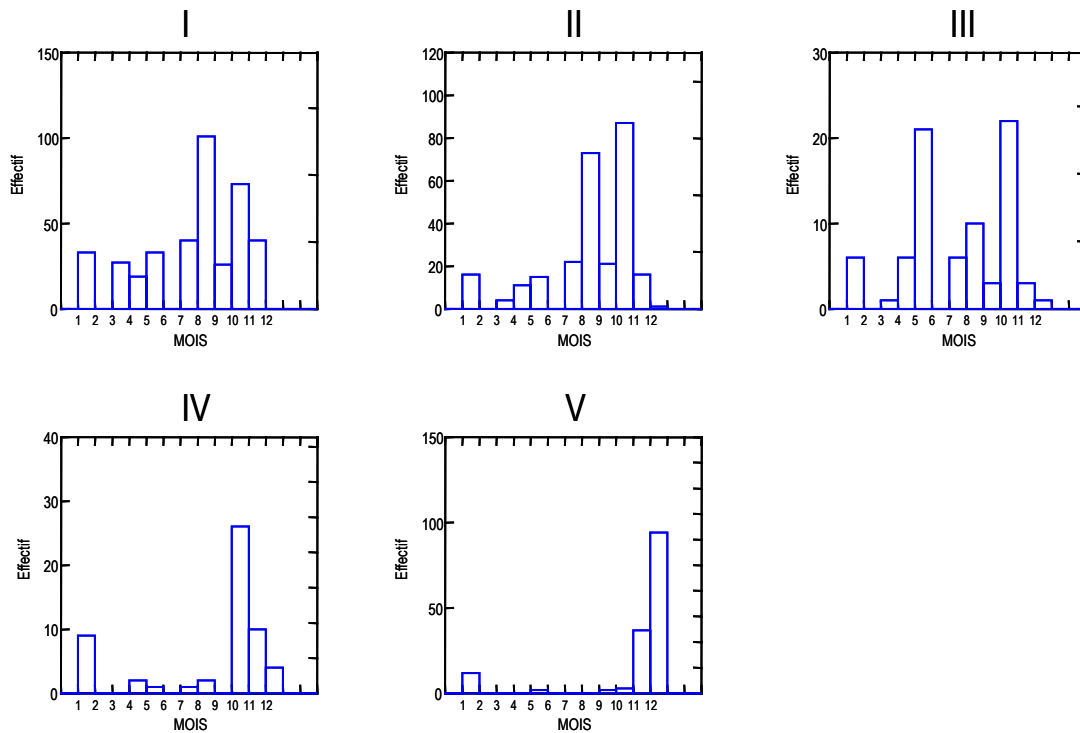


Figure 54 : Effectifs d'anguilles échantillonnées par mois pour chaque stade.

Pendant la première année (Figure 55), le RGS reste faible et les variations du RIS sont liées à la prise de nourriture avec un pic au mois d'août. On retrouve cette tendance au niveau du facteur de condition.

La deuxième année, l'anguille a grandi en taille et le RGS est supérieur à l'année précédente ; il reste cependant toujours inférieur à 1% quel que soit le mois de l'année. Les fluctuations du RIS et du facteur alimentation suivent la même tendance saisonnière avec une augmentation pendant la saison estivale traduisant une période d'alimentation importante. A la fin de cette année, vers le mois de décembre, le RIS peut présenter des valeurs très faibles (avec un minimum de 2%) probablement liées à un jeûne dû à la baisse des températures pendant l'hiver.

La troisième année l'anguille a atteint la longueur minimale de 50 cm pour se métamorphoser. Le facteur de condition est au maximum et c'est une période de forte croissance pour l'anguille, notamment au moment du printemps (mois d'avril et mai, Figure 25). Le RGS est à présent aux alentours de 1% et l'indice oculaire en début d'année est relativement élevé puisqu'il est d'environ 7.

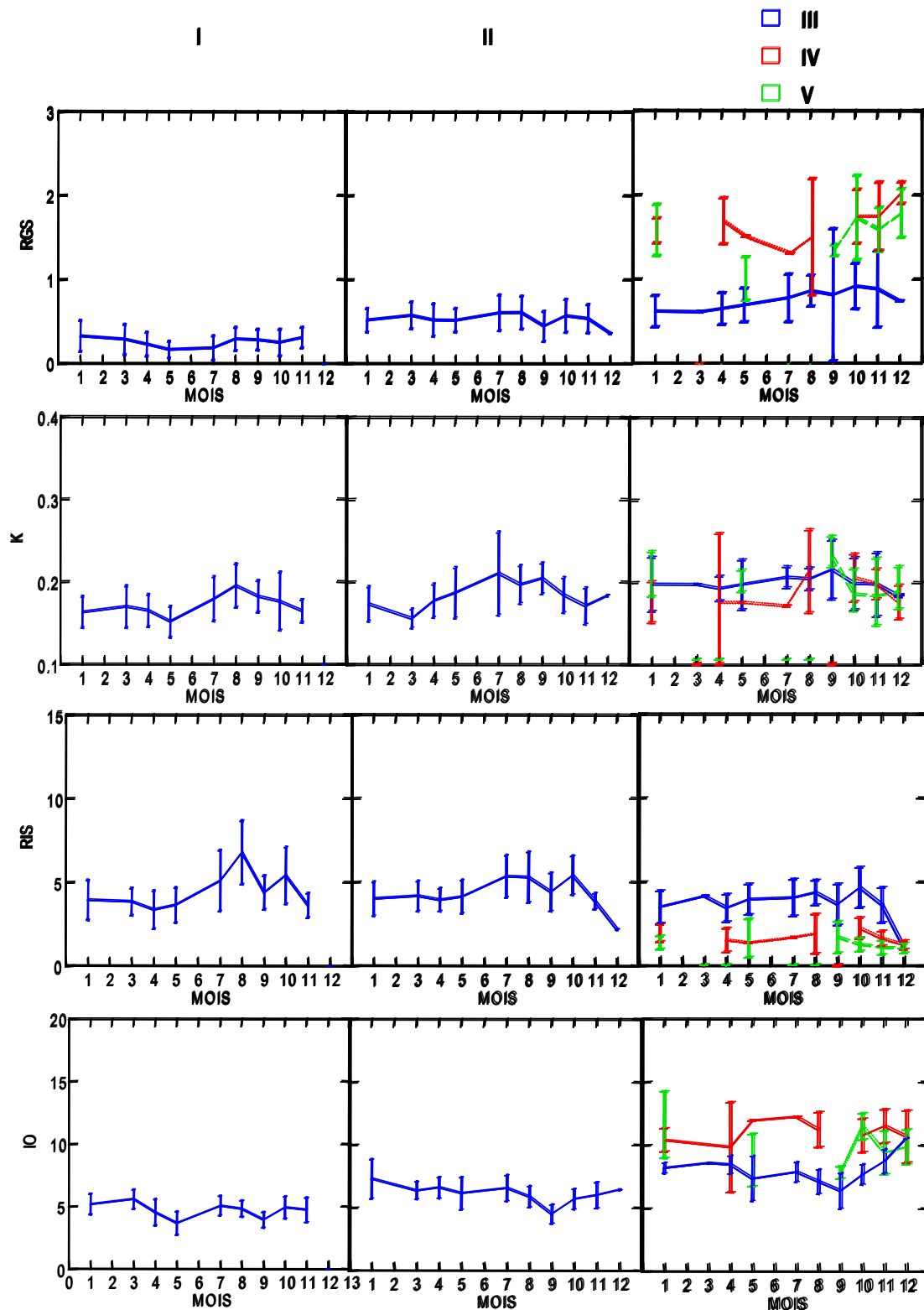


Figure 55 : Les courbes d'évolution par mois pour les paramètres RGS, K, RIS et IO ont été accolées de manière à simuler les trois dernières années de phase continentale d'une anguille femelle, la dernière année correspondant au départ vers l'aire marine de reproduction. (RGS= rapport gonado-somatique, RIS= rapport intestino-somatique, K= facteur de condition, IO= indice oculaire).

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

Le passage aux stades IV et V représente la transition jaune-argentée. L'écart entre les RGS au stade III et aux stades IV et V reste très important sauf au mois de septembre où il se resserre entre les stades III et V. C'est également le cas pour le RIS et l'indice oculaire. On peut donc supposer que la transition finale stade jaune-stade argenté s'effectue à cette période et c'est également à la fin de l'été que l'anguille cesse de se nourrir. A ce moment le RGS augmente de façon importante et atteint environ 1,5% (stade IV). Au moment d'entreprendre sa migration (mois d'octobre à décembre) la régression du tractus digestif se poursuit ; les nageoires pectorales semblent se développer de façon importante, l'animal est au stade V.

Cas particulier - La possibilité d'une phase de régression de « l'argenteure » a été évoquée au paragraphe (3.8.2.2). Or, cela est envisageable, comme nous le verrons ultérieurement, si l'anguille est stoppée dans sa migration. Au niveau du RGS, les anguilles au stade IV ne présentent aucune différence avec celles du stade V, leurs gonades sont tout aussi développées. En revanche, elles présentent un taux de GTH, en moyenne bien supérieur à celui des individus au stade V. On pourrait donc conclure qu'elles sont à un stade plus évolué. Toutefois les RIS et RHS significativement plus élevés chez les anguilles au stade IV, indiquent soit qu'elles n'ont pas cessé de se nourrir soit qu'elles ont repris leur alimentation. Autrement dit, ces fortes valeurs de RIS et RHS pourraient être indicatrices d'un stade intermédiaire (évolution vers le stade dévalant (V)) ou d'un stade ultérieur correspondant à des anguilles argentées en phase de régression c'est-à-dire des individus qui n'auraient pas dévalé ; ceci pourrait expliquer la présence d'individus présentant des RGS élevés et des RIS très faibles pendant les mois de janvier et avril de la dernière année de vie continentale (Figure 55).

3.11. Conclusion

Jusqu'à présent les anguilles en phase continentale, au-delà de la phase civelle, étaient réparties en deux stades : jaune ou argenté, définis de manière plus ou moins empiriques. Cette classification basée généralement sur la couleur de la robe des individus n'était pas satisfaisante et posait un certain nombre de problèmes : en particulier lorsque les individus présentaient des livrées intermédiaires et qu'il était impossible d'attribuer un stade.

L'objectif du travail réalisé dans cette partie était donc d'examiner les caractéristiques physio-anatomiques d'anguilles à différents stades de « maturité » et de définir le profil des individus dévalants : en d'autres termes, de déterminer de ce fait un descriptif de l'évolution physio-anatomique et morphologique d'une anguille durant le laps de temps compris entre son arrivée dans les eaux

littorales et continentales et son départ vers le large. Une des caractéristiques essentielles de l'échantillon analysé à partir duquel la description a pu être réalisée, est l'importante variabilité des profils biologiques des individus le composant. Afin d'obtenir un maximum de variabilité, les anguilles examinées ont été échantillonnées dans divers cours d'eau, à plusieurs périodes de l'année et grâce à des engins de pêches différents, ciblés ou non sur l'anguille d'avalaison.

L'examen approfondi des paramètres physio-anatomiques et morphologiques des anguilles mâles et femelles a permis de mettre en évidence plusieurs éléments.

3.11.1. Analyse de la variabilité individuelle

3.11.1.1. Identification de stades intermédiaires

La présence d'individus en phase transitoire du point de vue de la métamorphose en anguille argentée nous a montré que celle-ci se déroule de manière progressive et qu'il existe une succession d'étapes intermédiaires vers le stade argenté dévalant, lequel correspond aux anguilles les plus « argentées » de l'échantillon analysé. Les profils physio-anatomiques de chaque stade ont été décrits de façon précise chez les femelles et les mâles.

- Ainsi, chez les femelles (Figure 56) :
 - Les deux premiers stades (I et II) correspondent à une période de croissance pondérale au cours de laquelle l'apparition (**stade I**) et le début de développement des gonades (**stade II**) s'effectuent proportionnellement à la longueur.
 - Le **stade III** correspond à une étape de transition importante au cours de laquelle l'anguille développe les premiers signes de métamorphose en anguille argentée, qui se traduit par un début de sécrétion d'hormone gonadotrope (GTH), une poursuite du développement des gonades (le RGS atteint 1%) et une diminution du poids du tractus digestif (Figure 56). Ce stade se caractérise par une forte production d'hormone de croissance (GH) qui survient peu avant la sécrétion d'hormone gonadotrope (GTH). Ces anguilles mesurent au minimum 50 cm et il s'agit probablement là d'un pré-requis pour « l'argenture » chez les femelles quel que soit le milieu considéré. A ce stade, certaines femelles présentent déjà des reflets argentés sous la ligne latérale, mais la plupart du temps les livrées sont intermédiaires entre ce que l'on appelle classiquement l'anguille jaune et l'anguille argentée.

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

- Au **stade IV** les anguilles femelles sont de couleur argentée, elles ont des gonades bien développées mais certaines n'ont probablement pas cessé de s'alimenter ou ont repris une alimentation. Seule la date de capture peut permettre de prendre une décision sur l'étape d'évolution de ces individus :
 - Automne ou début de l'hiver => transition vers le stade V
 - Printemps => stade de régression
- Au **stade V**, correspondant au stade dévalant, les anguilles présentent un profil homogène se traduisant par un développement relativement important des gonades correspondant à un RGS supérieur à 1,5%, un tractus digestif bien résorbé (RIS inférieur à 2%) et un taux de GTH très élevé de l'ordre de 150 ng/hypophyse.
- **Chez les mâles** (Figure 56), les stades intermédiaires sont moins nombreux car ces derniers se métamorphosent à une taille bien inférieure à celle des femelles (aux alentours de 30 cm voir à des tailles inférieures dans certains milieux).
 - Le **stade I** correspond comme chez les femelles à une phase d'apparition des gonades.
 - Les anguilles au **stade IIs** (sédentaire) présentent des caractéristiques tout à fait similaires à celles des anguilles femelles au stade III, avec une diminution du RIS (résorption du tractus digestif qui constitue 1,8% du poids du corps en moyenne), une production importante d'hormone de croissance (GH), avec un maximum de 52,9 µg/hypophyse et une augmentation du taux d'hormone gonadotrope.
 - Au **stade dévalant, IId**, la production de GTH est très élevée et peut atteindre 364,6 ng/hypophyse ; par rapport à la taille, elle est proportionnellement plus importante que chez les femelles.

Globalement, on peut considérer que l'écophase jaune pour les femelles correspond aux anguilles des stades I à III et l'écophase argentée (au sens dévalant) aux individus des stades IV et V. Toutefois les femelles au stade III seront distribuées à l'intérieur des deux écophases, puisqu'il s'agit là d'un stade de transition. L'écophase jaune chez les mâles correspond à un stade très fugace et difficilement identifiable correspondant au stade I. L'écophase argentée pour les mâles comprend les stades IIs et IId.

A présent nous disposons d'éléments d'information sur la succession d'évènements qui vont permettre aux anguilles d'entamer leur migration d'avalaison vers le milieu marin. Les paramètres physio-anatomiques que nous avons pris en compte pour définir les stades d'évolution correspondent aux changements les plus visibles et traduisant au mieux les modifications qui ne feront que s'amplifier à mesure que l'anguille atteindra sa maturité sexuelle. Par ailleurs, nous pouvons à présent définir

Chapitre 3 : La métamorphose en anguille argentée

l'argenteure comme étant l'ensemble des modifications subies par l'anguille lui permettant d'effectuer sa migration d'avalaison en vue de sa reproduction comprenant les stades III à V chez les femelles et les stades IIs et IId chez les mâles.

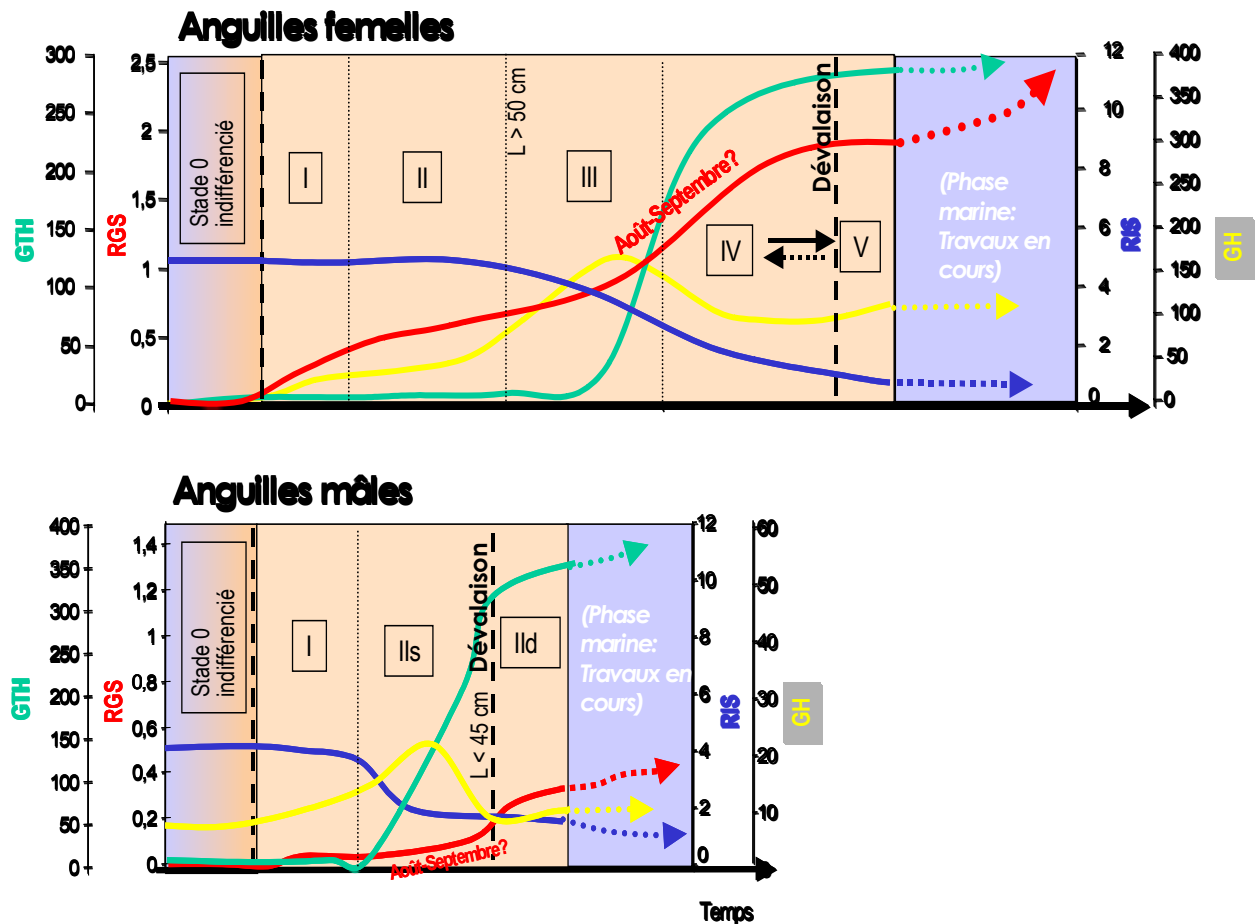


Figure 56 : Evolutions moyennes des paramètres physio-anatomiques au cours des différents stades « d'argenteure » : I à V chez les femelles et I à IId (dévalant) chez les mâles. Le stade 0 correspond aux anguilles n'ayant pas encore exprimé leur sexe. RGS : rapport gonadosomatique ; RIS : rapport intestino-somatique ; GTH : hormone gonadotrope en ng/hypophyse ; GH : hormone de croissance en μg /hypophyse.

3.11.1.2. Couleur et biométrie des individus

- La **couleur de la robe** permet de distinguer une anguille argentée au stade dévalant d'une anguille jaune (stades I et II), si toutefois l'observateur possède déjà une certaine expérience en la matière, mais elle ne peut en aucun cas être utilisée de façon fiable pour la détermination des stades intermédiaires.

- Les **mesures de la couleur** des anguilles par spectrocolorimétrie ont été majoritairement effectuées sur des anguilles au stade dévalant ce qui ne nous a pas permis d'établir des profils colorimétriques pour chaque stade. Néanmoins ces mesures ont mis en évidence une importante diversité au niveau des teintes des anguilles même au stade dévalant. Ainsi, les anguilles au stade dévalant ne présentent pas forcément un aspect typique d'anguille argentée avec par exemple un ventre blanc nettement délimité au niveau de la ligne latérale. Il est probable que le milieu dans lequel vit l'anguille engendre cette importante variabilité. Les grandes anguilles à RGS élevé présentent généralement une livrée de couleur bronzée ou moutonneuse. Par ailleurs la mesure effectuée sur le dos permet de distinguer les anguilles jaunes (stades I à III) des anguilles argentées (stades IV et V) avec toutefois une zone de chevauchement (laquelle pourrait être liée là encore à l'environnement de l'anguille) qui entraînerait une sous-estimation du nombre d'anguilles argentées.

Enfin, parmi les **critères externes** mesurés sur les anguilles échantillonnées, l'indice oculaire et la longueur de la nageoire sont apparus comme des critères susceptibles de rendre compte de l'état d'argenture des anguilles. L'augmentation de l'indice oculaire semble caractériser les premiers stades d'argenture (de I à IV chez les femelles et I à II chez les mâles). Par ailleurs, nous avons constaté que la nageoire pectorale est plus développée chez les individus dévalants des deux sexes ; ce paramètre pourrait donc jouer un rôle important en tant que critère d'évaluation du stade dans un échantillon d'anguilles. Des analyses supplémentaires seront effectuées au chapitre suivant pour déterminer les gammes de valeurs correspondant à chaque stade.

3.11.2. Influence des saisons

Certaines caractéristiques présentent des fluctuations nettement liées à l'**influence des saisons**. Ainsi à l'automne et en hiver les anguilles (stades I à III femelles) qui sont encore en phase de croissance ne s'alimentent plus ou très peu, le tractus digestif est donc moins développé et le coefficient de condition s'en ressent et présente des valeurs faibles. En revanche, pendant la période estivale et grâce à la reprise de l'alimentation au printemps, le tractus digestif se développe à nouveau et le coefficient de condition augmente.

Ces éléments nous ont permis d'établir une **cinétique probable de métamorphose en anguille argentée**. La plupart des modifications semblent survenir après une forte période de croissance qui a lieu pendant la période estivale. C'est vraisemblablement cette phase de croissance qui va déterminer et entraîner la métamorphose vers la fin de l'été (août et septembre) chez les mâles et les femelles.

3.11.3. Variabilité selon la provenance

Quelles que soient leurs provenances, les anguilles au stade dévalant présentent toutes les mêmes caractéristiques physio-anatomiques. Les différences se situent plutôt au niveau de **la longueur à l'argenture** : ainsi, le développement des gonades étant proportionnel à la longueur des individus au stade jaune (I à III), sur certains sites (notamment le marais de Certes : petit marais côtier) les anguilles atteignent le RGS « seuil » pour la métamorphose plus rapidement que dans d'autres milieux. Tandis que pour d'autres fractions de population (dont les anguilles de la Nive et du Lac de Grand-Lieu et de Saint-Florent : bassin versant de la Loire), la tendance semble être de maximiser leur longueur avant la métamorphose.

**Chapitre 4. DETERMINATION D'UN INDICE
D'ARGENTURE A PARTIR DES CARACTERISTIQUES
EXTERNES ET APPLICATION AU CAS DE TROIS
BASSINS VERSANTS**

Chapitre 4 : Indice d'argente et application

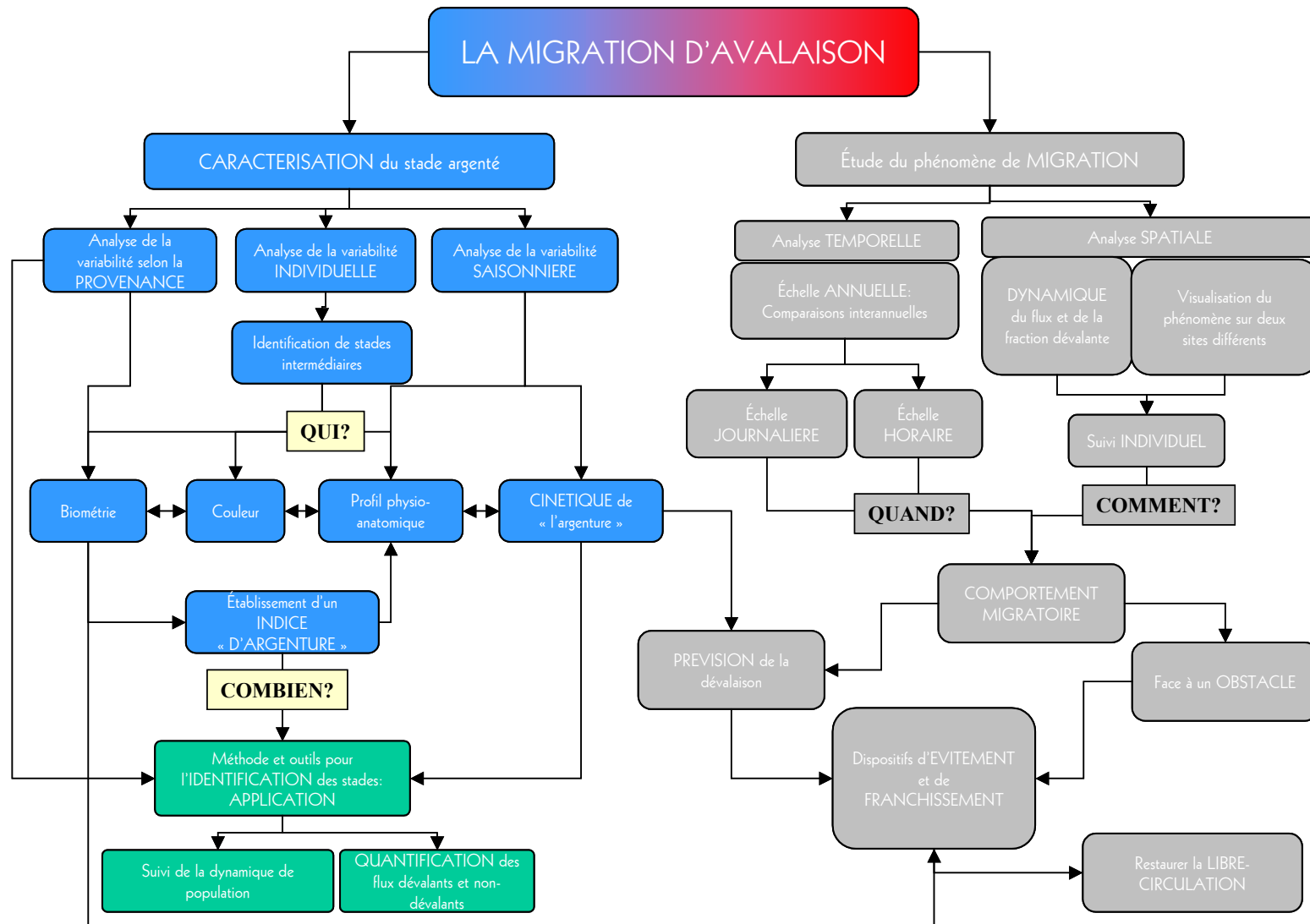


Schéma conceptuel détaillé de l'étude sur la migration d'avalaison de l'anguille européenne établi à partir des questionnements et de l'état des connaissances actuelles sur ce sujet.

4.1. Introduction

La quantification du nombre de géniteurs potentiels, une année donnée au niveau d'un bassin versant nécessite de pouvoir identifier ces individus. Les anguilles au moment de leur dévalaison présentent des caractéristiques bien spécifiques qui ont été décrites au chapitre précédent. Avant d'atteindre le stade argenté dévalant, les anguilles passent par plusieurs stades successifs caractérisés par des changements physio-anatomiques et morphologiques. Or à présent, la question est de savoir si le stade d'une anguille peut être déterminé uniquement à partir de paramètres morphologiques facilement mesurables. La construction d'un indice d'argenture basé sur des caractéristiques externes et par conséquent ne nécessitant aucun sacrifice d'individu, constituerait un outil indispensable pour le suivi de la dynamique des fractions de populations et plus particulièrement pour la quantification des flux de géniteurs.

L'analyse discriminante est une technique d'analyse multivariée permettant d'identifier les variables discriminant au mieux des groupes définis préalablement. Le principe consiste à trouver des combinaisons linéaires de variables ou fonctions discriminantes, qui maximisent la différence entre groupes tout en minimisant la variabilité à l'intérieur de chaque groupe. Les fonctions de classification établies permettent de reclasser les individus par la suite. La matrice de classification indique le pourcentage d'individus mal classés et par conséquent renseigne sur la qualité de l'analyse.

Comme nous l'avons vu, les modifications morphologiques au cours de « l'argenture » de l'anguille sont importantes. La combinaison des mesures telles que la longueur, le poids (intégré au facteur de condition), la surface de l'œil et la longueur de la nageoire pectorale doit permettre de rendre compte des modifications internes se déroulant lors du début de la métamorphose en phase continentale. L'objectif sera dans un premier temps d'établir ces indices à partir du jeu de données examiné au chapitre précédent, sur lequel les stades des anguilles établis à partir des caractéristiques physio-anatomiques sont connus. Cela permettra de vérifier *a posteriori* la validité de l'indice élaboré.

La métamorphose est un phénomène progressif ; par conséquent la classification en deux stades jaune et argenté entraînera forcément quelques erreurs au niveau des individus aux stades intermédiaires. Toutefois, nous considérerons que le stade jaune correspond aux stades I à III et le stade argenté aux stades IV et V pour élaborer un indice permettant de classer rapidement un individu en anguille jaune ou argentée. Dans un second temps nous tenterons de discriminer les stades intermédiaires d'argenture: I, II à V pour les femelles et IIs et IIId pour les mâles.

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

Les mesures en elles-mêmes peuvent constituer une source importante de variabilité lorsqu'elles sont réalisées par différentes personnes. Or un des objectifs essentiels de ce travail est de pouvoir standardiser et de fiabiliser une méthode d'identification des stades par lesquels passent les anguilles du stade indifférencié au stade dévalant. Une partie de ce chapitre sera donc consacré à la prise de mesures en elle-même et à la proportion d'erreurs commises lorsque les mesures sont rapportées aux indices (tel que l'indice oculaire).

Enfin, à titre d'exemple, la méthode de détermination des stades sera appliquée à un cas concret sur des échantillons provenant de trois bassins versant : la Loire, la Nive et le Marais de Certes sur lesquels nous disposons d'un ensemble d'individus représentant la population en place.

4.2. Elaboration d'indices « d'argenture »

Les fonctions discriminantes sont calculées à partir des paramètres suivants : Longueur (L), poids, (P), le facteur de condition (K), l'indice oculaire (IO) et l'indice de la nageoire pectorale (ILn). Le logiciel SYSTAT 10 permet de déterminer pas à pas les variables significatives dans l'analyse (stepwise analysis, $p=0,15$) et c'est cette procédure qui sera utilisée.

4.2.1. Discrimination stade jaune-stade argenté

Une première analyse discriminante est réalisée sur les données mâles et femelles sur lesquelles les stades ont été définis au chapitre 3. La matrice de données est composée de 1023 individus mâles, femelles et indifférenciés. Il s'agit ici de reclasser l'ensemble des individus dans les 3 groupes suivants :

- Stade jaune (stades I à III)
- Stade argenté femelle (stades IV et V)
- Stade argenté mâle (stades II_s et II_d)

Les résultats de l'analyse indiquent que les trois groupes présentent une bonne séparation sur les axes discriminants (Figure 57). Par ailleurs, les fonctions de classification permettent de reclasser correctement les anguilles dans leur groupe initial à 93% (Tableau 19).

Les 5 variables se révèlent être significatives dans l'analyse, mais l'indice oculaire, la longueur de la nageoire pectorale et la longueur totale de l'anguille sont les variables les plus discriminantes et à elles seules, elles permettent d'atteindre 93% d'efficacité. Les valeurs de poids et du facteur de condition n'augmentent pas l'efficacité de classement.

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

Les erreurs de classification commises sont principalement dues au mauvais classement des femelles argentées en mâles argentés (Tableau 19). Or, toutes ces femelles ont une longueur bien supérieure à 45 cm et il ne peut donc s'agir d'individus mâles, ce qui permet de reclasser ces anguilles *a posteriori* et d'obtenir une efficacité de classement de 98%.

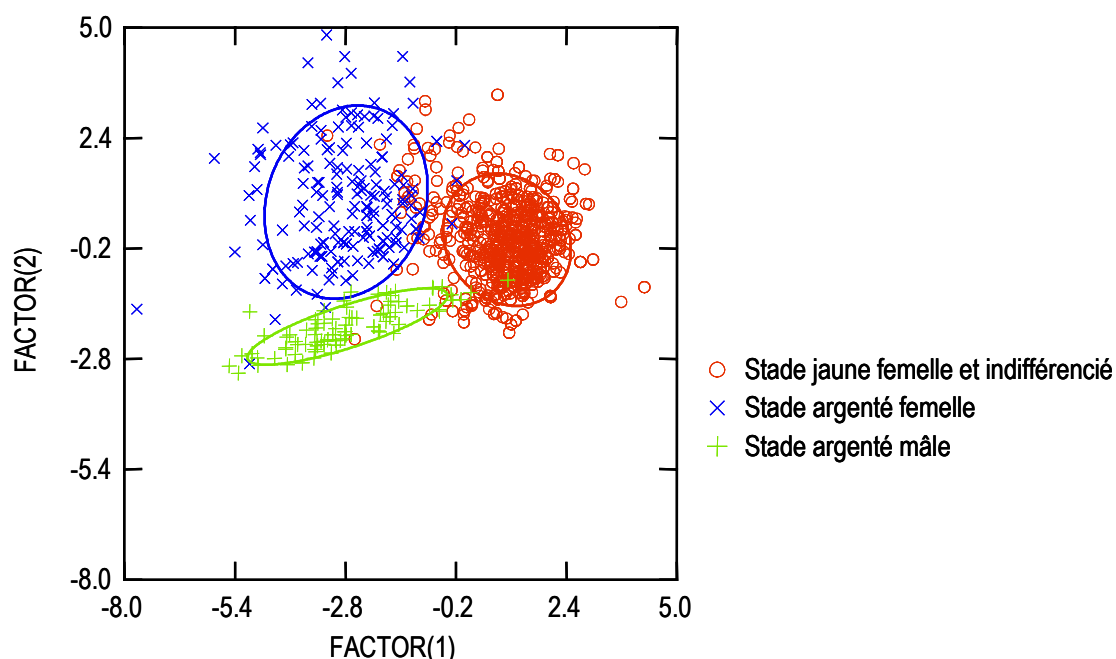


Figure 57 : Représentation des individus selon leur groupe dans le plan factoriel de l'analyse discriminante.

Tableau 19 : Matrice de classification (méthode du Jackknife) de l'analyse discriminante. Les effectifs initiaux sont indiqués entre parenthèses dans la colonne de gauche. Chaque ligne correspond au classement effectué par les fonctions de classification.

		STADE JAUNE	STADE ARGENTE		Efficacité de classement
			Femelles	Mâles	
STADE JAUNE (n=752)		705	40	7	94%
STADE ARGENTE	Femelles (n=188)	3	168	17	89%
	Mâles (n=83)	8	0	75	90%
Total		716	208	99	93%

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

Pour augmenter le pourcentage d'efficacité de reclassement, on peut tenir compte de la longueur de l'animal avant de faire l'analyse, en séparant initialement les individus selon la longueur. Dans le cas présent, on peut fixer la limite à 45 cm car cette valeur constitue la longueur maximale pour un mâle (Chapitre 3).

On réalise alors deux analyses discriminantes, une pour discriminer les anguilles mâles argentées (Tableau 20 : anguilles inférieures ou égales à 45 cm), l'autre pour identifier les anguilles femelles argentées (Tableau 21 : longueur supérieure à 45 cm).

Le pourcentage de classification est augmenté pour chaque analyse à respectivement 98 et 95% pour les mâles et les femelles lorsque les deux indices ILN et IO sont utilisés (Tableau 20 et Tableau 21). La longueur n'est plus une variable discriminante. En utilisant uniquement l'indice oculaire, le classement reste très satisfaisant en particulier pour les anguilles inférieures à 45 cm (97%), la limite entre les deux écophases jaune et argentée se situe à 6,8 pour ces anguilles et elle correspond à un indice oculaire de 8 pour les individus supérieurs à 45 cm.

Tableau 20 : Matrice de classification (méthode du Jackknife) après analyse discriminante réalisée sur les anguilles inférieures ou égales à 45 cm avec les deux variables IO et ILN, et avec l'IO seul.

Anguilles inférieures ou égales à 45 cm	Jaune	Mâle argenté	Efficacité de classement
Anguilles jaunes (n=346) :			
IO et ILN	344	2	99%
IO	341	5	99%
Anguilles mâles argentées (n=83)			
IO et ILN	5	78	94%
IO	7	76	92%
Total :			
IO et ILN	349	80	98%
IO	348	81	97%

Chez les femelles, les quelques individus mal classés (Tableau 21) sont en réalité intermédiaires au niveau de leur RIS et RGS, justifiant leur groupe d'attribution en particulier pour les anguilles jaunes classées en argentées (Figure 58). De même, chez les mâles, les individus mal classés présentent des caractéristiques intermédiaires entre les deux stades.

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

Tableau 21 : Matrice de classification (méthode du Jackknife) après analyse discriminante réalisée avec les deux variables IO et ILN et avec l'IO seul sur les anguilles supérieures à 45 cm.

Anguilles supérieures à 45 cm	Femelles jaunes	Femelles Argentées	Efficacité de classement
Anguilles femelles jaune (n=406) :			
IO et ILN	382	24	94%
IO	366	40	90%
Anguilles femelles argentées (n=188) :			
IO et ILN	7	181	96%
IO	19	169	90%
Total :			
IO et ILN	389	205	95%
IO	385	209	90%

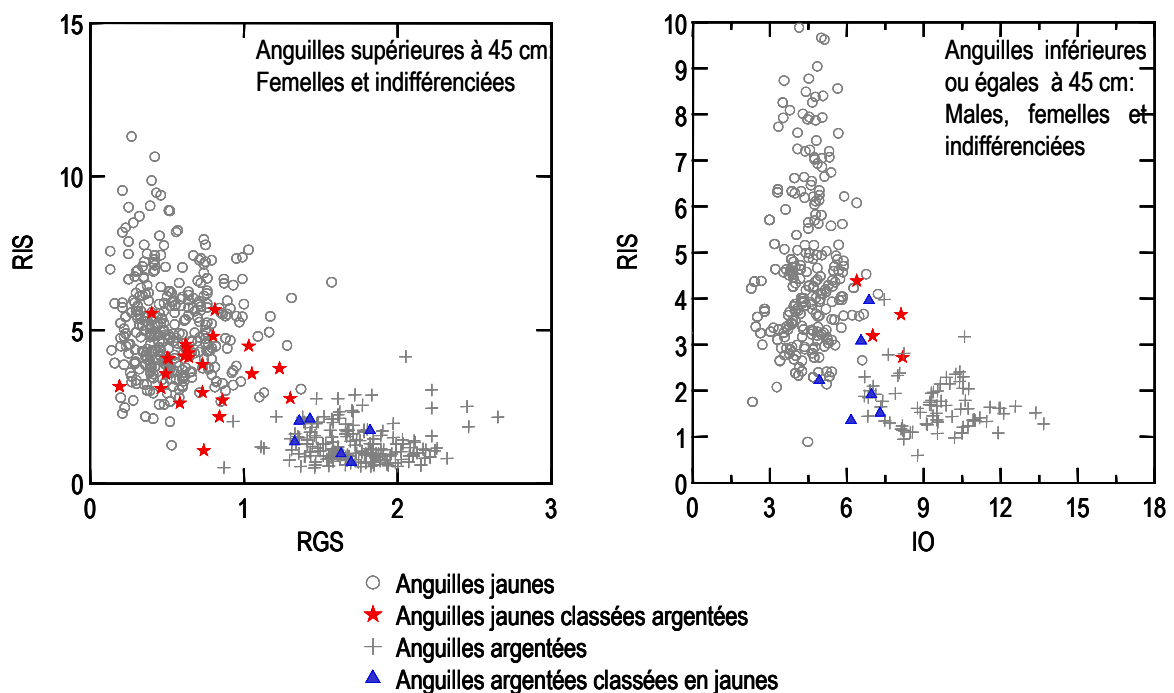


Figure 58 : Relation entre le RIS et le RGS chez les anguilles supérieures à 45 cm (a priori femelles) et entre le RIS et l'indice oculaire pour les anguilles inférieures ou égales à 45 cm (a priori mâles). Les différents nuages de points correspondent au classement par l'analyse discriminante.

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

Tableau 22 : Fonctions de classification déterminées par l'analyse discriminante effectuée sur deux variables (IO et ILN). Les équations sont du type : $\text{Stade} = \text{Constante} + a\text{ILN} + b\text{IO}$. Si l'anguille a une longueur inférieure ou égale à 45 cm, on utilisera les équations des deux colonnes de gauche, sinon celles des deux dernières colonnes.

	Anguilles inférieures ou égales à 45 cm		Anguilles supérieures à 45 cm	
	STADE JAUNE	STADE ARGENTE	STADE JAUNE	STADE ARGENTE
Effectif	346	83	406	188
Constante	-33,211	-68,814	-32,839	-62,402
a	13,875	16,832	11,478	14,511
b	3,045	6,479	3,217	5,253

Les coefficients des équations des fonctions de classification sont indiqués dans le Tableau 22. Pour attribuer un stade à une anguille, il faut calculer pour chacun des individus, les valeurs J (stade jaune) et A (stade argenté) telles que : $J = \text{Constante} + a \text{ILN} + b \text{IO}$ et $A = \text{Constante} + a \text{ILN} + b \text{IO}$. Le résultat le plus grand correspond au stade auquel l'individu est attribué (voir encadré).

EXEMPLE DE DETERMINATION DU STADE A PARTIR
DES FONCTIONS DE CLASSIFICATION :

Pour une anguille présentant les mesures suivantes :

- longueur L= 650 mm
- indice de la nageoire ILN= 4,5
- indice oculaire IO= 7
-

$$J = -32,839 + 11,478 \times 4,5 + 3,217 \times 7 = 41,331$$

$$A = -62,402 + 14,511 \times 4,5 + 5,253 \times 7 = 39,668$$

On a $J > A$ \Rightarrow L'anguille est au **stade jaune**

4.2.2. Discrimination des stades d'argenture

Comme nous l'avons précisé, la simple classification en stades jaune et argenté entraîne des erreurs sur les individus en phase intermédiaire. Examinons à présent la possibilité d'attribuer aux anguilles les stades I et II à V (femelle) et IIs IId (mâles), qui rendent mieux compte de l'évolution progressive de la métamorphose.

Lorsque l'on ne sépare pas initialement les anguilles de moins de 45 cm des anguilles de plus de 45 cm, on obtient une efficacité de 83% pour le classement des anguilles échantillonnées au niveau d'un des sites dans chaque stade. Les résultats de la classification sont indiqués dans le Tableau 23 et les fonctions de classification dans le Tableau 24.

Tableau 23 : Résultats de l'analyse discriminante effectuée sur les paramètres morphologiques : matrice de classification de l'analyse discriminante. (Méthode du Jackknife). Les chiffres représentés en gras correspondent aux effectifs d'anguilles correctement reclassées.

		JAUNE		ARGENTE			ARGENTE		Efficacité de classement
		FEMELLES					MÂLES		
		I	II	III	IV	V	IIs	IId	
FEMELLES	I (n=444)	361	79	0	0	0	2	2	81%
	II (n=231)	6	212	11	0	0	1	1	92%
	III (n=77)	0	9	58	5	5	0	0	75%
	IV (n=51)	0	0	6	39	2	2	2	76%
	V (n=137)	0	1	12	13	107	4	0	78%
MALES	IIs (n=57)	6	1	0	0	0	47	3	82%
	IId (n=26)	0	0	0	0	0	2	24	92%
Total		373	302	87	57	114	58	32	83%

Globalement la classification est moins efficace que pour la simple discrimination en écophases jaune et argentée. Au total, 83% des anguilles sont bien reclassées (83% pour les femelles et 85,5% pour les mâles). Contrairement à l'analyse précédente, si l'on sépare les anguilles en deux groupes selon la longueur, on n'augmente pas le pourcentage de classification, puisque au contraire chez les

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

femelles il diminue jusqu'à 78% et chez les mâles il ne change pas. Ceci est lié à la diminution des effectifs pour le calcul de l'analyse discriminante qui n'est pas compensée par le gain réalisé par la prise en compte initiale du sexe. En retirant ILN de l'analyse, l'efficacité de classement diminue jusqu'à 75% avec une efficacité très faible pour certains stades (42% d'anguilles bien classées seulement pour le stade V). Ce paramètre est donc nécessaire pour le classement des anguilles en stades intermédiaires.

Tableau 24 : Coefficients des fonctions de classification de l'analyse discriminante basées sur 4 variables biométriques.

	FEMELLES					MÂLES	
	STADE JAUNE			STADE ARGENTE		STADE ARGENTE	
Stades	I	II	III	IV	V	IIs	IId
Effectif	444	231	77	51	137	57	26
Constante	-120,064	-156,378	-177,377	-189,946	-192,292	-151,778	-145,875
a	0,347	0,408	0,416	0,405	0,392	0,328	0,31
b	-0,138	-0,156	-0,149	-0,149	-0,139	-0,137	-0,127
c	368,619	404,488	396,921	380,347	347,272	369,55	300,944
d	10,542	11,182	13,258	13,548	17,104	13,727	17,092
e	2,207	2,679	3,618	5,969	5,427	5,943	5,508

La plupart des erreurs de classification sont commises au niveau des derniers stades chez les femelles (III à V). Les anguilles mal reclassées dans le groupe précédent ou suivant (par exemple les anguilles classées en II et IV alors qu'elles appartiennent au stade III) sont des individus en limite de stade comme c'était le cas pour l'analyse précédente (4.2.1). Quelques femelles argentées ont été classées en mâles argentés, mais leur longueur étant bien supérieure à 45 cm et elles peuvent être identifiées et correctement reclassées *a posteriori*. Les fonctions de classification que nous avons établies sont du type : $\text{Stade} = \text{Constante} + aL + bP + cK + dILN + eIO$

4.3. Application au cas d'échantillons provenant de trois bassins versants différents

Les fonctions permettant de classer les anguilles en stades exprimant le degré de préparation à la dévalaison (I à V), sont à présent établies. L'objectif est ici de présenter pratiquement la méthode de détermination des stades (mesures des caractéristiques morphologiques et erreurs associées) puis, à titre d'exemple, d'appliquer les fonctions de classification à des données obtenues sur des anguilles capturées à plusieurs périodes de l'année et provenant de trois bassins versants différents afin de donner une estimation des dévalants potentiels dans les échantillons.

4.3.1. Mesures des paramètres morphologiques

Chez l'anguille, les mesures nécessaires à la détermination du stade sont la longueur (L), le poids (P), les diamètres oculaires (Dh et Dv) et la longueur de la nageoire pectorale (LN).

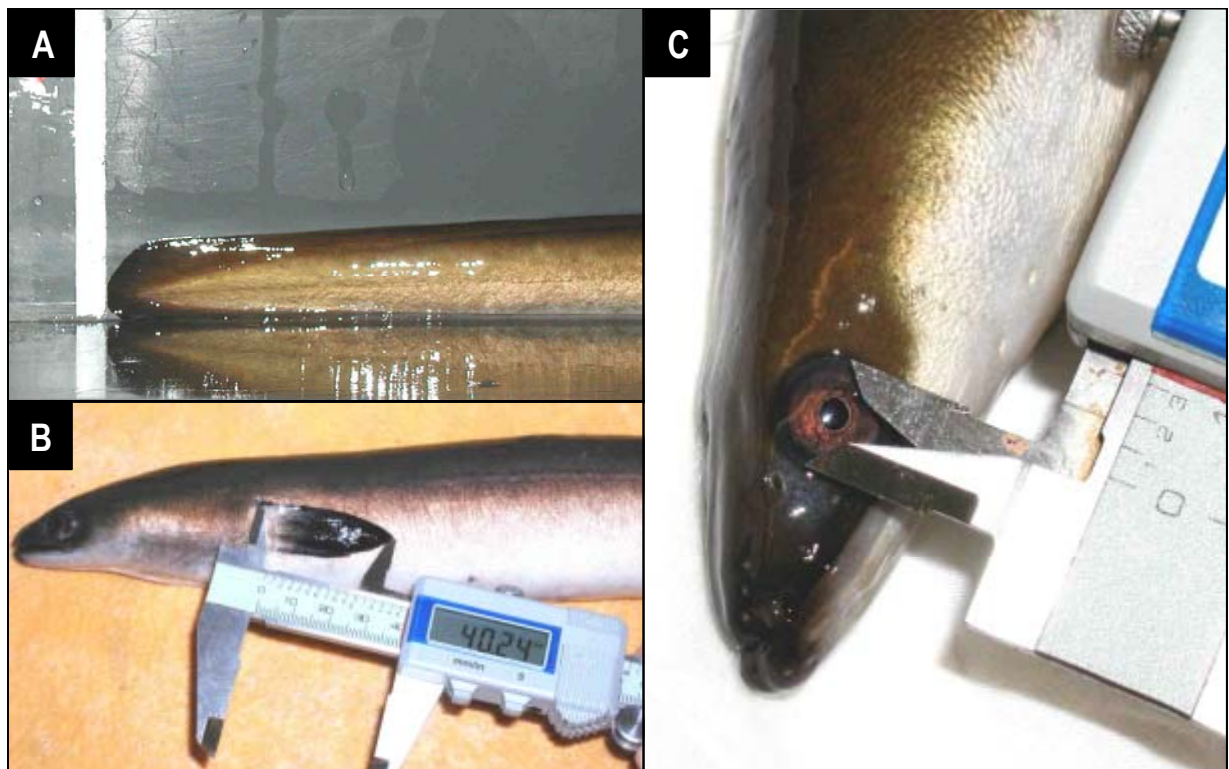


Photo 7 : Présentation des mesures effectuées pour la détermination des stades.

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

La longueur de l'anguille est mesurée de l'extrémité de la tête jusqu'au bout de la queue (Photo 7A). L'anguille est ensuite pesée au gramme près. Les diamètres oculaires sont mesurés au pied à coulisse avec une précision de 0,1 mm au minimum ; ils correspondent aux plus grands diamètres comprenant la partie externe de la surface oculaire (Photo 7C). La longueur de la nageoire pectorale correspond à la plus grande distance mesurée à partir de l'insertion de la nageoire (Photo 7B).

4.3.2. Calculs d'erreur sur l'indice oculaire et l'indice de la nageoire pectorale

Les erreurs commises sur l'indice oculaire et sur l'indice de la nageoire ont été calculées selon les formules suivantes :

$$\Delta IO = IO \times \left[2 \times \left(\frac{\Delta D_v + \Delta D_h}{D_v + D_h} \right) + \frac{\Delta L}{L} \right]$$

$$\Delta ILN = ILN \times \left(\frac{\Delta LN}{Ln} + \frac{\Delta L}{L} \right)$$

Où ΔD_v , ΔD_h , ΔLN et ΔL sont respectivement les erreurs commises sur la mesure du diamètre vertical de l'œil, du diamètre horizontal, de la nageoire pectorale et de la longueur totale. ΔD_v , ΔD_h et ΔLN ont été fixés à 0,5 puis à 1 mm et ΔL à 10 mm.

L'erreur augmente proportionnellement à l'indice oculaire (Figure 59). Pour un même indice oculaire, l'erreur effectuée est plus importante chez les mâles que chez les femelles. Ceci est lié à la petite taille des mâles. La limite entre les stades jaune (stades I à III) et argenté (IV et V) chez les femelles correspond à un indice oculaire égal à 8. Pour cette valeur avec un ΔD égal à 0,5 mm, l'erreur sur l'indice oculaire est en moyenne de 1,1 chez les femelles. Chez les mâles, la limite se situe à 6,8 ce qui correspond à une erreur de 1,30 environ.

L'erreur calculée sur l'indice de la nageoire (ΔILN) diminue lorsque la longueur de la nageoire augmente chez les femelles ; au stade argenté elle est de l'ordre 0,15. Chez les mâles et pour une erreur sur la mesure (ΔLN) égale à 0,5 mm, on a ΔILN égal à 0,275. L'erreur sur ILN augmente très légèrement avec la longueur de la nageoire chez les mâles.

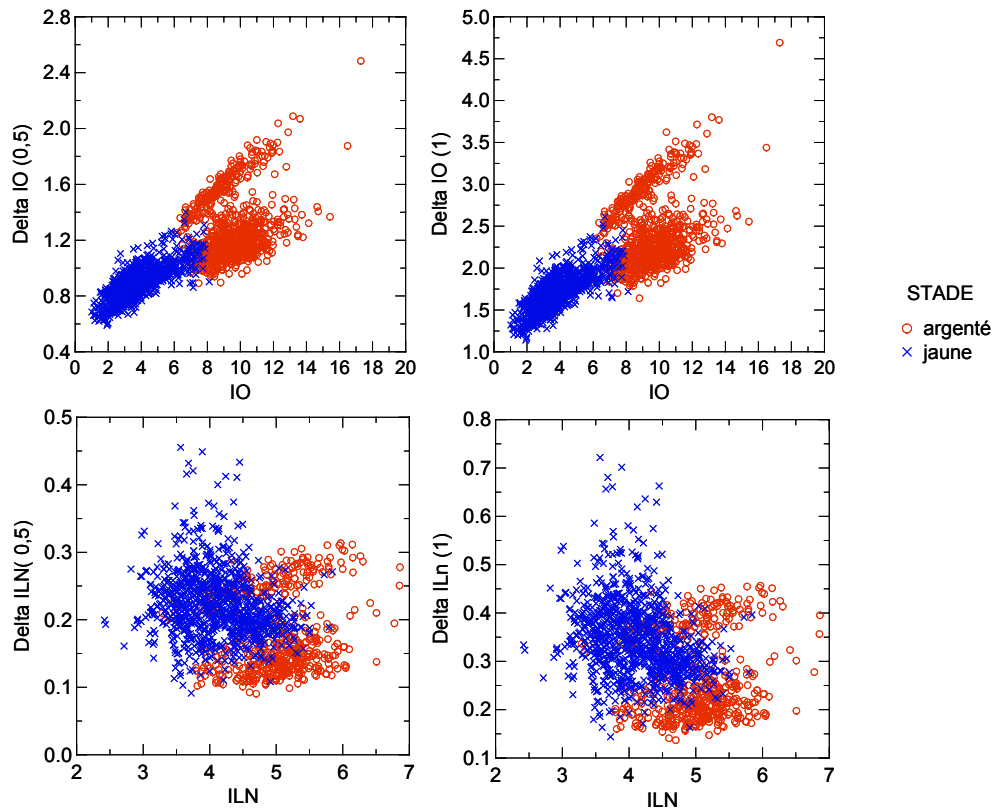


Figure 59 : Relations entre les indices ILN et IO et l'erreur associée à ces indices au stade jaune et au stade argenté. Delta 0,5 correspond à une erreur sur la mesure de 0,5 mm et delta 1 à une erreur de 1 mm.

4.3.3. Considérations sur l'indice oculaire de Pankhurst

4.3.3.1. Développement d'un nouvel indice oculaire

Pour calculer l'indice oculaire, on utilise la formule suivante élaborée par Pankhurst (1982) :

$$IO = \left(\frac{Dv + Dh}{4} \right)^2 \times \frac{\pi}{Lt} \times 100$$

Cette équation correspond à la surface de l'œil, représentée par l'aire d'un cercle de diamètre égal à la moyenne des diamètres horizontal et vertical de l'œil de l'anguille, divisé par la longueur du corps. Il s'agit donc d'une surface (en mm²) divisée par une distance (en mm) et cela donne un indice en mm qui reste très corrélé à la longueur de l'animal.

On peut modifier l'indice en divisant la surface de l'œil par la surface du corps en assimilant cette dernière à un rectangle de longueur L et d'épaisseur du corps Ec. L'épaisseur est mesurée à l'aplomb

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

du départ de la nageoire dorsale (Photo 8). L'anguille est placée sur le côté et la mesure s'effectue sans serrer le corps entre les becs du pied à coulisse.

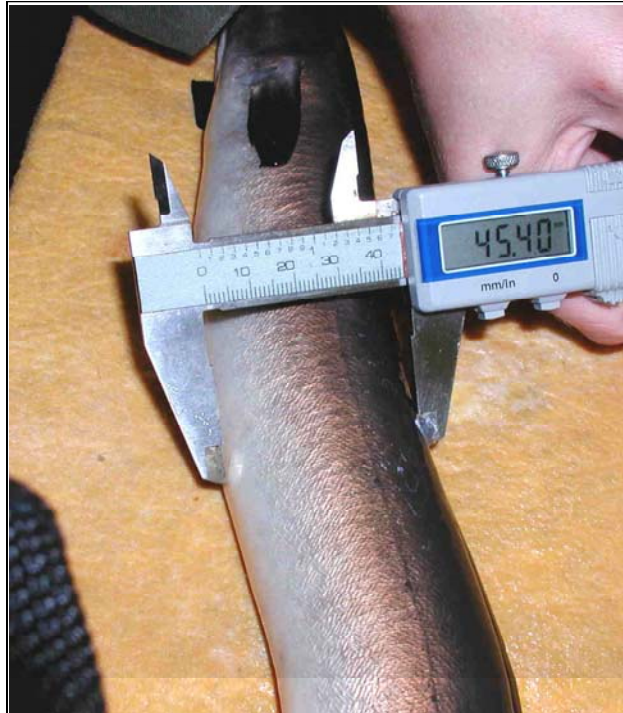


Photo 8 : Mesure de l'épaisseur du corps.

La longueur est très corrélée à l'épaisseur du corps (Figure 60; $R=0,99$, $p>0,0001$), ce qui nous permet d'établir la formule suivante :

$$IE = \left(\frac{Dv + Dh}{4} \right)^2 \times \frac{\pi}{(0,059L^2)} \times 1000$$

L'indice ainsi calculé est indépendant de la longueur, il n'y plus de corrélation entre les deux paramètres ($R=0,055$). Les anguilles femelles sont argentées à partir d'un IE de 2 (Figure 61). Les mâles ont proportionnellement un plus gros œil que les femelles par rapport à leur longueur ce que traduit bien le nouvel indice : ces derniers sont argentés à partir d'un IE de 3. Son pouvoir discriminant est équivalent à celui de l'indice oculaire de Pankhurst (IO).

Toutefois, en reprenant les données physio-anatomiques, on constate que l'IO reste l'indice le mieux corrélé aux variations de RGS et de RIS, ainsi qu'au taux de GTH (Tableau 25). En conclusion, même si mathématiquement l'indice oculaire de Pankhurst n'est pas cohérent, son amplitude de variation et supérieure à celle de l'IE et par conséquent il reflète mieux l'évolution de la métamorphose que l'indice IE.

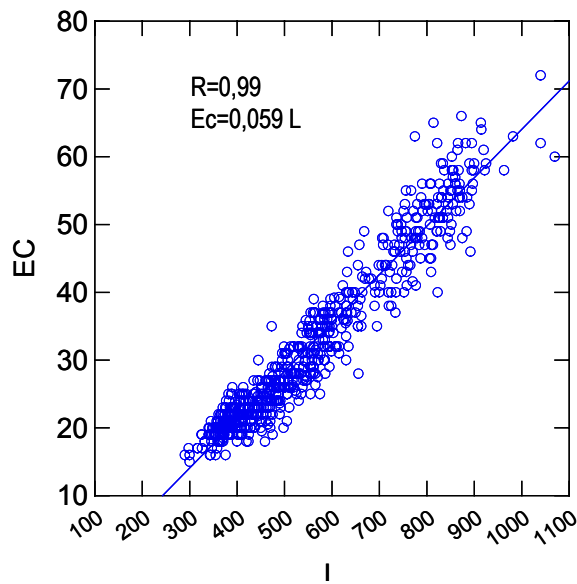


Figure 60 : Régression linéaire entre la longueur des anguilles et l'épaisseur de leur corps.

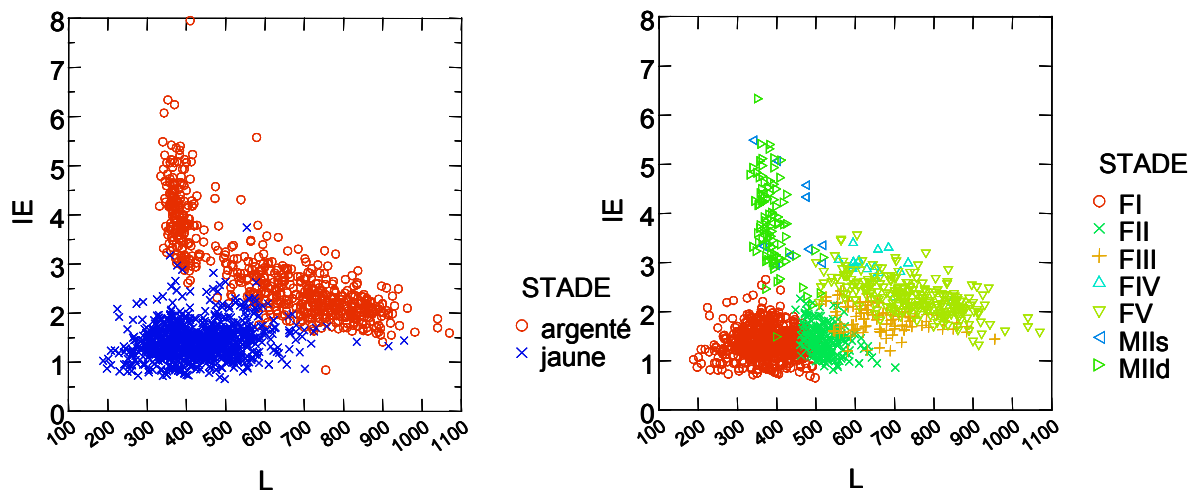


Figure 61 : Relation entre le nouvel indice oculaire (IE) et la longueur (en mm) chez les anguilles jaunes et argentées et selon les stades « d'argenture ».

Tableau 25 : Matrice de corrélation de Pearson.

	EI	IO	RGS	RIS	GTH
EI	1				
IO	0,734	1			
RGS	0,218	0,702	1		
RIS	-0,465	-0,613	-0,580	1	
GTH	0,402	0,585	0,459	-0,367	1

4.3.3.2. La limite de 6,5 établie par Pankhurst

Cette limite a été établie à partir d'une régression linéaire entre l'indice oculaire (IO) et les diamètres ovocytaires moyen de 112 individus (tous stades compris). Un IO de 6,5 correspondrait à des diamètres ovocytaires supérieurs à 0,1 mm ce qui selon Pankhurst serait le diamètre minimum des anguilles en migration. Or, l'effectif échantillonné est faible et il correspond à un seul site, les longueurs des anguilles ne sont pas indiquées et aucune mention n'est faite de la corrélation positive importante existant entre la longueur et l'indice oculaire au stade jaune qui implique que plus les anguilles ont une taille importante, plus leur indice oculaire est élevé sans qu'elles manifestent des signes argenture (Chapitre 3).

Chez les anguilles mâles, la limite établie au cours de ce travail est équivalente (6,8) à celle de Pankhurst (Figure 62). En revanche, pour les femelles la limite est supérieure puisqu'elles sont plus grandes : en utilisant 6,5 on surestime le nombre d'anguilles argentées femelles (Figure 62). Dans le cas présent, 15% des anguilles jaunes auraient été classées en argentées. On aurait défini comme appartenant au stade argenté, la quasi-totalité des anguilles du stade III, représentant un stade intermédiaire, et surtout 27% des anguilles au stade II lesquelles ne présentent encore aucune modification liée à « l'argenture ». L'application de cette valeur limite de 6,5 non seulement ne tient pas compte des stades intermédiaires entre la phase jaune et le stade argenté dévalant mais elle entraîne également une surestimation importante de la proportion d'anguilles dites argentées.

4.3.3.3. Mesure des diamètres oculaires

Est-il possible de ne mesurer qu'un seul diamètre de l'œil, horizontal ou vertical, pour calculer l'indice oculaire ? L'œil des anguilles est presque parfaitement rond : la régression linéaire ($R=0,97$) entre le diamètre vertical et le diamètre horizontale correspond quasiment à la première bissectrice (Figure 63) ; en d'autres termes les deux diamètres évoluent de façon quasi-identique en particulier dans l'intervalle qui nous intéresse (jusqu'à un IO égal à 9).

On peut donc aisément prendre l'un ou l'autre diamètre pour le calcul de l'indice oculaire. Le fait de mesurer deux diamètres et d'en prendre la moyenne va simplement augmenter la précision sur la mesure. Il sera toujours préférable d'avoir des mesures précises, mais lorsque le nombre d'individus échantillonnés est très important, la mesure d'un seul diamètre oculaire peut alléger la tâche.

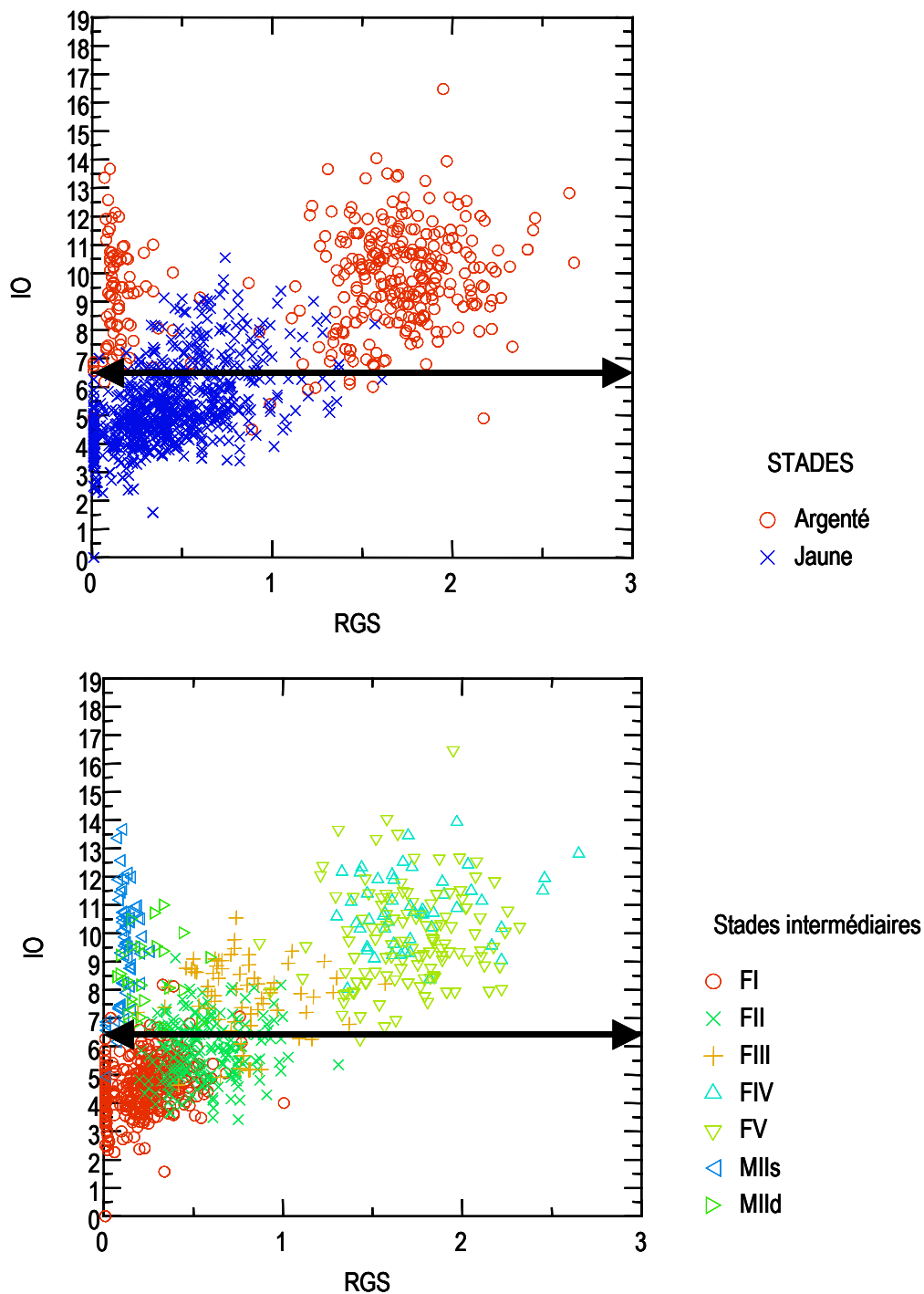


Figure 62 : Relation entre l'indice oculaire et le RGS selon les phases jaune et argentée et selon les stades intermédiaires. La limite de 6,5 établie par Pankhurst (1982) est figurée sous forme de flèche. Cette valeur surestime largement la proportion d'anguilles argentées femelles dont seules les anguilles aux stades MIId et FV correspondent à des stades dévalants.

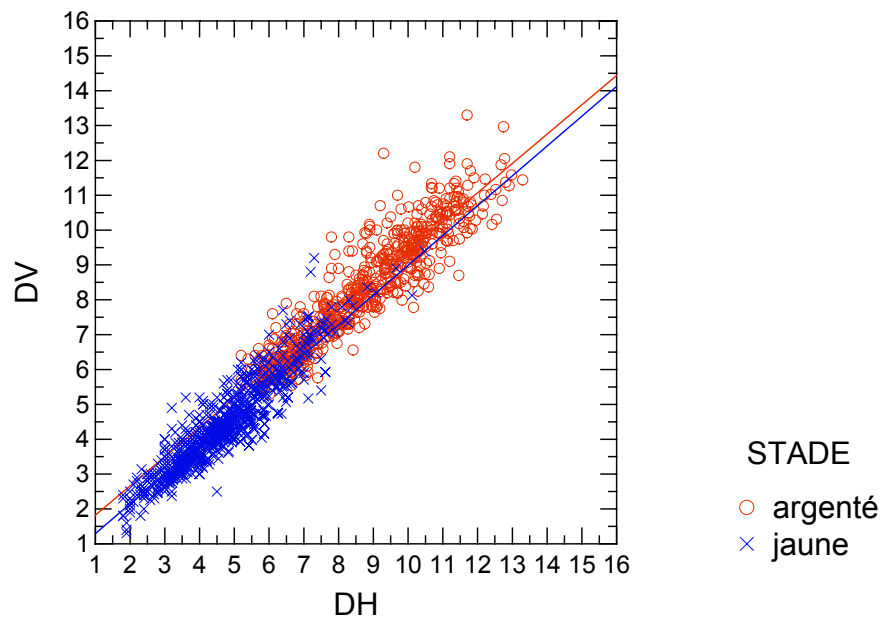


Figure 63 : Relation entre le diamètre de l'œil horizontal (Dh) et le diamètre vertical (Dv). Que ce soit au stade jaune (I à III) ou argenté (IV et V), la relation entre les deux diamètres oculaires est linéaire.

4.3.4. Application des fonctions de classification

A partir de ces résultats, nous pouvons appliquer notre méthode de classification sur des fractions de populations d'anguilles en place et dévalantes dans différents bassins versant.

4.3.4.1. Les données

L'échantillon analysé correspond à des anguilles provenant de trois sites sur trois bassins versants, à caractéristiques et de tailles différentes : La Loire, la Nive et le marais de Certes (voir le Chapitre 3, pour une description des sites). Sur ces sites, deux types d'échantillonnage ont été effectués : un par engin spécifique de pêche d'avalaison (guideau ou piège d'avalaison), le deuxième par verveux, pêche électrique ou nasse à anguilles. Le Tableau 26 résume les effectifs par site, par date et par type d'échantillonnage.

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

Tableau 26 : Caractéristiques et dates des échantillonnages effectués.

Site	Date	Engin de pêche	Effectifs
CERTES	Novembre-Décembre 1999	Piège avalaison	60
	Mars-Mai 2000	Pêche électrique et bosselles	186
	Septembre 2001	Bosselles	30
	Janvier 2002	Piège avalaison	76
	Juin 2002	Verveux	120
LOIRE	Décembre 2000	Guideau (avalaison)	136
	Novembre 2001	Guideau (avalaison)	92
	Janvier 2002	Guideau (avalaison)	24
	Mai 2002	Nasses	153
	Octobre-Décembre 2000	Guideau (avalaison)	62
	Décembre 2001	Guideau (avalaison)	28
NIVE	Octobre-Novembre 1999	Piège avalaison	64
	Septembre 2000	Pêche électrique	241
	Octobre-Novembre 2000	Piège avalaison	63
	Septembre 2001	Pêche électrique	201
	Octobre-Novembre 2001	Piège avalaison	166

4.3.4.2. Détermination du stade d'une anguille

Deux types de classification peuvent être effectués : l'une correspond au classement grossier des anguilles mâles et femelles en écophases jaune et argentées grâce aux fonctions du Tableau 22, l'autre plus précise à la détermination des stades de I à V en utilisant les fonctions du Tableau 24.

Nous appliquerons les deux types de classification afin d'évaluer leur cohérence entre elles et de comparer les résultats de l'une ou l'autre.

Deux macros Excel écrites en Visual Basic ont permis la détermination automatique des stades à partir des fonctions de classification (Tableau 22 et Tableau 24) basées sur la longueur (L), le poids (P), le facteur de condition (K), l'indice oculaire (IO) et l'indice de la nageoire pectorale (ILN). Au total, 1822 anguilles ont ainsi été classées en jaunes ou argentées puis en stades intermédiaires (I à V, IIs et IIId).

Cohérence entre les deux types de classification

Si l'on considère que l'écophase jaune comprend les stades I, FII et FIII et l'écophase argentée les stades FIV, FV (femelles) et MII, MIIId (mâles), les résultats des deux types de classification sont cohérents entre eux (Figure 64). Les anguilles FIII se répartissent entre les deux écophases ce qui correspond bien à leur statut d'intermédiaire. La seule incohérence est la présence de 0,7% de mâles MII et MIIId au stade jaune, mais elle ne constitue qu'un très faible pourcentage et ces erreurs de classification peuvent par ailleurs être rectifiées *a posteriori* car d'après leur longueur et leur indice oculaire (Figure 65) ces anguilles classées en MII sont des femelles argentées.

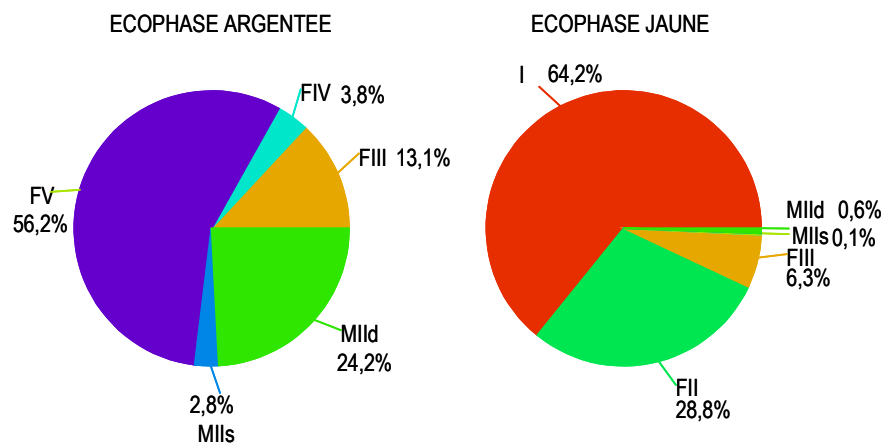


Figure 64 : Comparaison des résultats des deux types de classification : classement en jaune/argenté et en stades intermédiaires (Stade I , FII à FV pour les femelles, MII et MIIId pour les mâles). Les résultats indiquent une bonne cohérence entre les deux classifications.

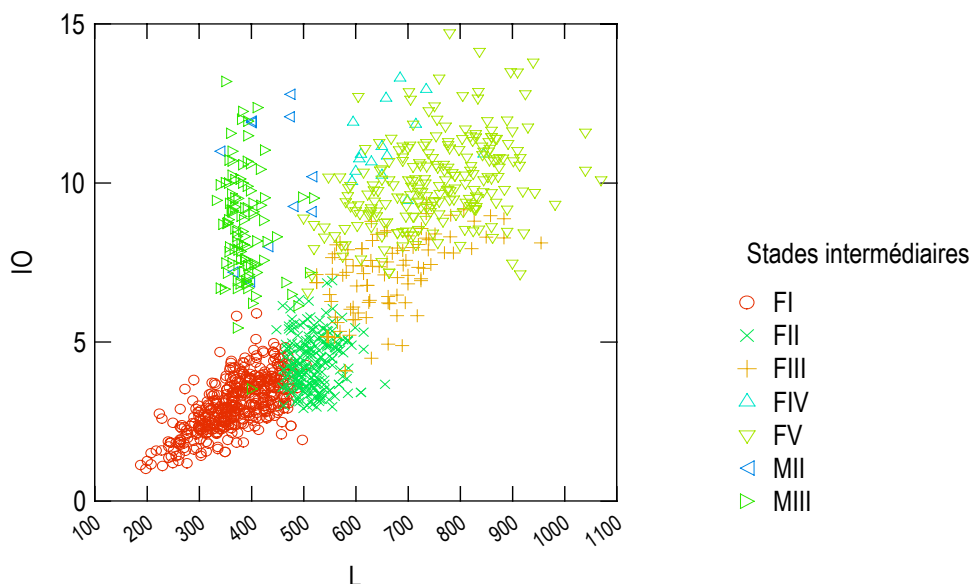


Figure 65 : Relation entre l'indice oculaire (IO) et la longueur (en mm) des anguilles selon leur stade d'attribution.

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

Application sur chaque site

Si l'on se contente d'estimer la proportion d'anguilles jaunes ou argentées, on n'obtient qu'une vision très partielle du phénomène d'argenture et de la dévalaison subséquente. Ainsi, la seule classification en anguilles jaune/argentée ne permet pas d'évaluer correctement la proportion d'anguilles susceptibles de dévaler. En revanche la détermination des stades intermédiaires d'argenture peut apporter des éléments essentiels à la compréhension du fonctionnement d'un site.

Les décompositions des stades par mois (années confondues) et par sites sont indiquées à titre d'exemple sur les Figure 66, Figure 67 et Figure 68. Les échantillonnages par mois et par site sont très inégaux et il ne s'agit pas dans le cas présent de conclure sur la présence de tel ou tel stade au cours de l'année, mais plutôt de présenter une application possible de la méthode de détermination des stades développée au cours de ce travail.

Marais de Certes –Il correspond au site le plus échantillonné. Les effectifs ont été additionnés sur les trois années. La fraction dévalante est majoritairement composée d'anguilles mâles, ce que l'on constate pour les mois de novembre et décembre sur la Figure 66. Ces mâles dévalants (stade MIIId) sont très minoritaires avant la période de migration, mais quelques-uns ont été capturés au mois de juin. Les échantillonnages réalisés au mois de mai et juin sont importants (effectifs respectivement égaux à 147 et 120 individus) ; pour ces dates on constate que la majorité des anguilles sont au stade I, c'est-à-dire qu'elles correspondent à des anguilles de petites tailles à peine ou pas sexuellement différenciées. Cela reflète le potentiel important d'anguilles mâles sur ce site. Quelques individus au stade MIIIs correspondant au stade pré-dévalant mâle ont été échantillonnés en novembre. Un échantillonnage réalisé en septembre aurait peut-être permis la capture d'un nombre plus important d'individus à ce stade. Des anguilles au stade FIII ont été capturées en avril, mai et dans la fraction dévalante en décembre. Ces individus ne constituent qu'une faible proportion à chaque date et l'on constate de même que les femelles dévalantes (FV) sont peu nombreuses (2,9% de l'échantillon de décembre).

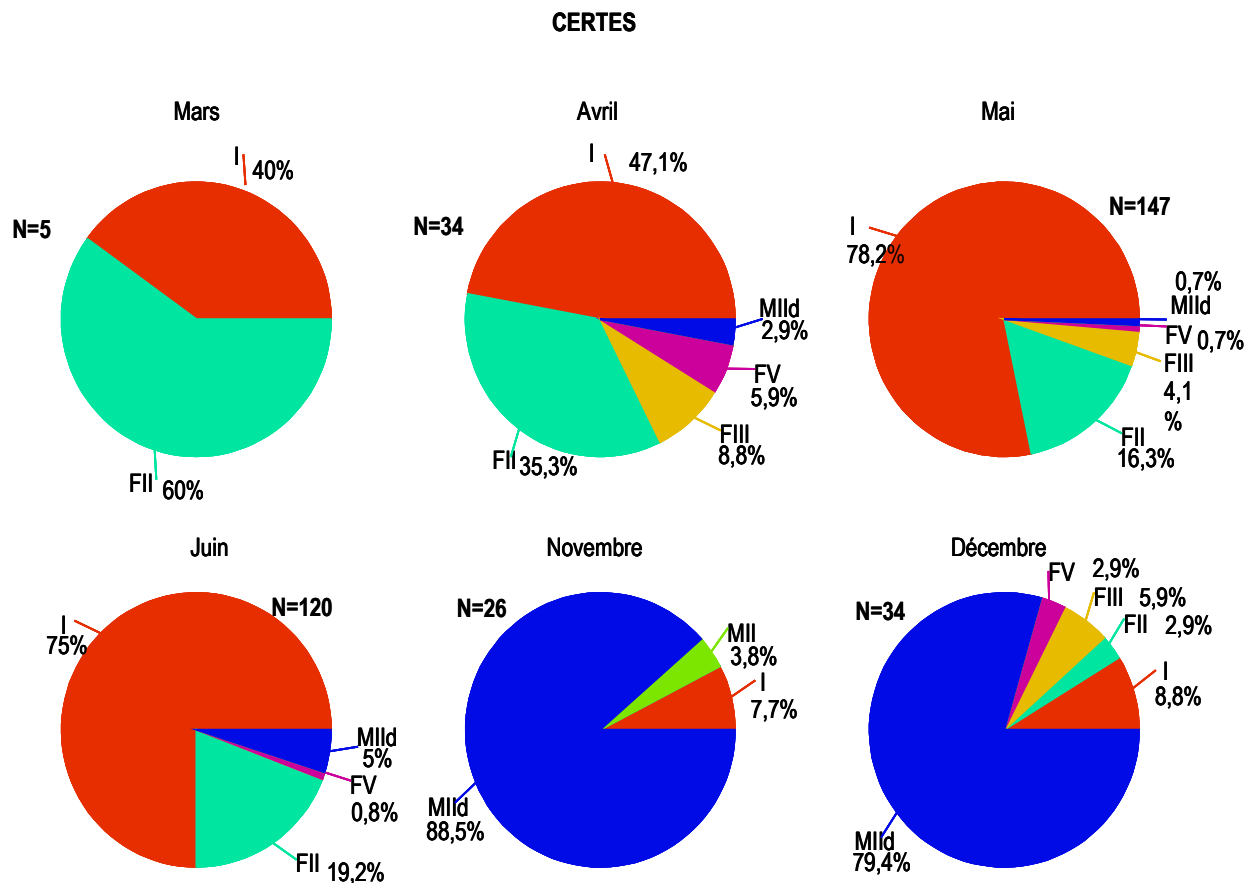


Figure 66 : Répartition par mois des stades d'argenture déterminés d'après les paramètres morphologiques pour les anguilles du marais de Certes. L'effectif (N) est indiqué pour chaque mois.

La Loire – Pour ce site, seul un échantillon a été effectué sur la population en place (en mai), les autres correspondent à des anguilles issues de la fraction dévalante (Figure 67). En mai, l'échantillon est composé en grande majorité de stade I : les anguilles sur ce site sont petites et l'on peut supposer la présence de quelques mâles. Au mois d'octobre, 62,5% de l'échantillon correspond à des individus à stade avancé de la métamorphose (FV et MIId). Les anguilles moins « matures » aux stades FIII, FIV et MIIs constituent une proportion non-négligeable (34,4%) qui diminue au mois de décembre (14,4%) au profit des stades FV et MIId (85%). On peut supposer que ces anguilles (FV et MIId) capturées au mois de décembre proviennent de sites plus en amont, qui ont par conséquent démarré leur métamorphose depuis plus de temps.

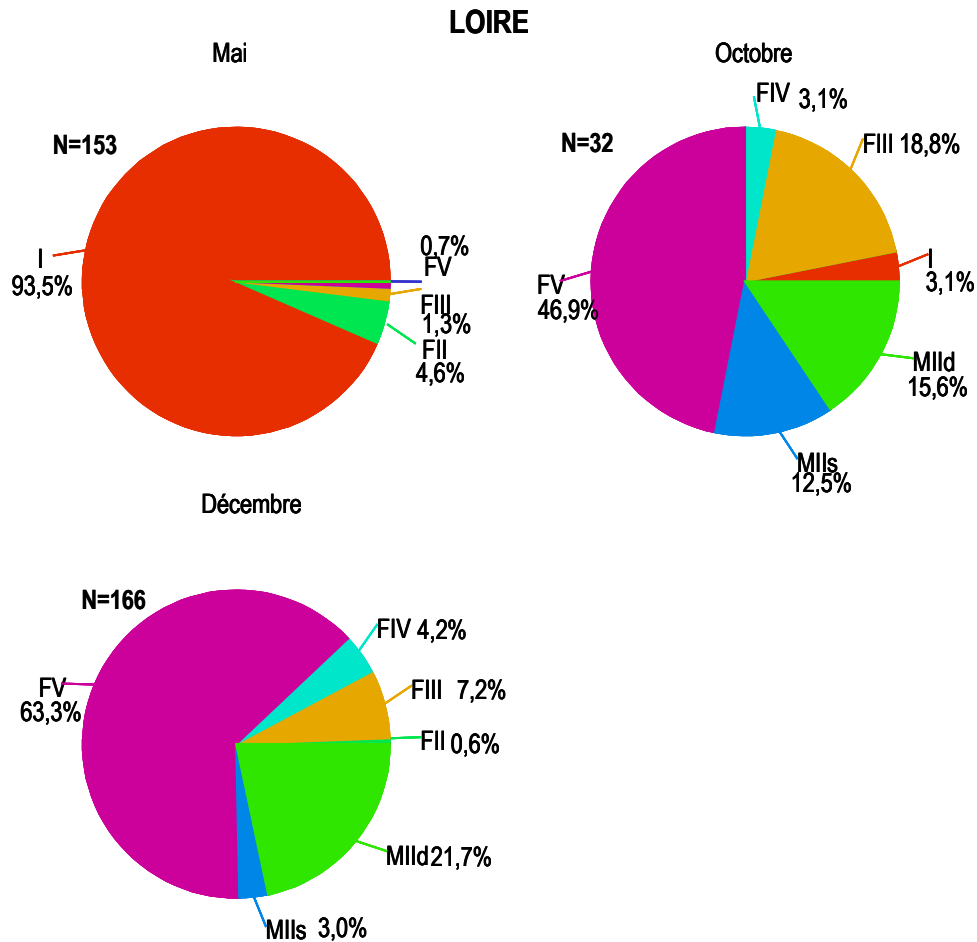


Figure 67 : Répartition par mois des stades d'argenture déterminés d'après les paramètres morphologiques pour les anguilles de la Loire. L'effectif (N) est indiqué pour chaque mois.

La Nive – Les échantillonnages correspondent à des captures sur la population en place (septembre) et sur la fraction dévalante (octobre et novembre). La proportion de mâles dévalants (MIId) n'est probablement pas représentative de ce site étant donné la présence d'une usine hydroélectrique proche du piège de dévalaison comme nous le verrons au chapitre 6. Comme c'était le cas sur la Loire, la fraction dévalante est composée d'environ trois quarts de stades FV et le reste de stades intermédiaires (FIII et FIV) à peu près dans les mêmes proportions. Ces dernières sont donc moins avancées dans le phénomène de métamorphose et on peut se demander si elles feront parties du pool de géniteurs de l'année en question.

Il est également possible que ces individus correspondent à des erreurs de classification sachant que 9% des anguilles au stade FV et 12% des stades FIV peuvent se retrouver classées en stade FIII (Tableau 23, p 147). Comme nous l'avons vu, ces individus mal-classés présentent généralement des

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

caractéristiques physio-anatomiques intermédiaires entre ces stades et il est en tous les cas très probable qu'il s'agisse d'individus moins avancés dans leur métamorphose que les stades FIV et FV.

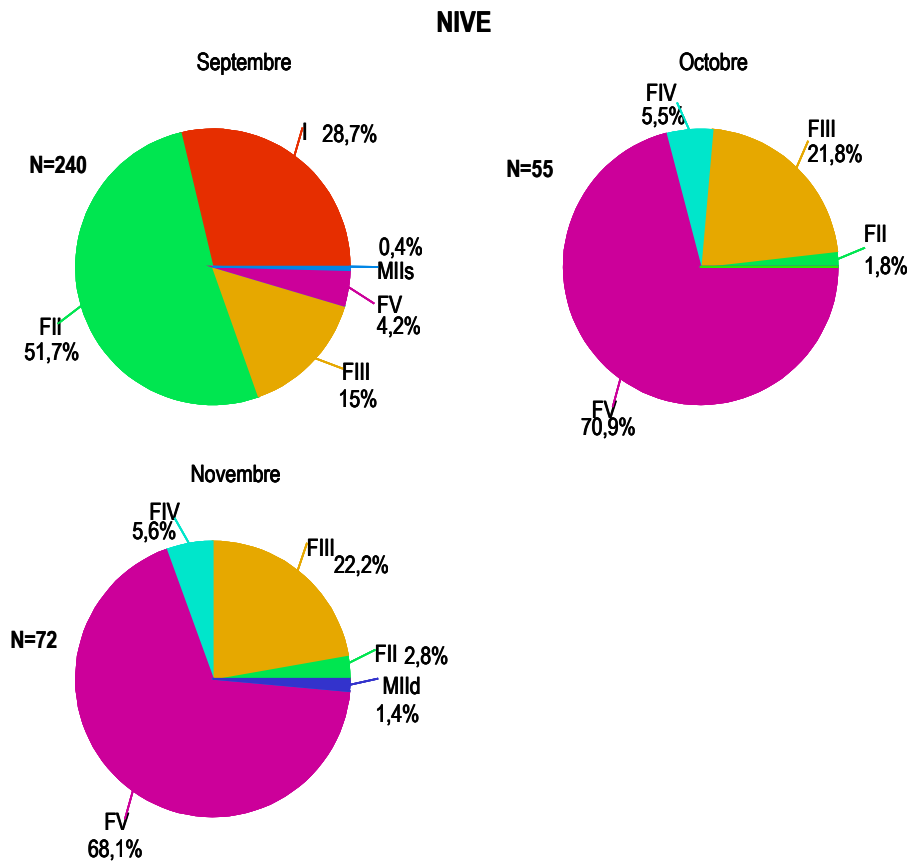


Figure 68 : Répartition par mois des stades d'argenture déterminés d'après les paramètres morphologiques pour les anguilles de la Nive. L'effectif (N) est indiqué pour chaque mois.

4.4. Conclusion

Les stades d'argenture tels qu'ils ont été définis au chapitre 3 constituent une réalité physiologique. Les anguilles au moment de leur dévalaison présentent bien des modifications internes liées à la métamorphose. Les fonctions de classification ont été établies sur un nombre important d'individus recouvrant plusieurs bassins versants et dont le stade avait été initialement déterminé d'après les caractéristiques physio-anatomiques.

La première conclusion est qu'il est effectivement possible de déterminer le stade d'une anguille uniquement à partir de mesures effectuées sur le corps de l'animal et ceci de manière relativement fiable. La détermination de l'écophase jaune ou argenté d'une anguille à partir de mesures morphologiques peut être appliquée lorsque seuls le(s) diamètre(s) oculaire(s) et longueur totale sont

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

disponibles. Lors d'inventaires piscicoles cette classification permettra de déterminer grossièrement la part de géniteurs potentiels une année donnée. La mesure de la longueur de la nageoire pectorale apporte de la précision supplémentaire et permet surtout d'identifier le stade de métamorphose (I et FII à FV et MII et MIIId) avec un pourcentage d'efficacité satisfaisant, accru par le fait que certaines erreurs de sexage peuvent être rectifiées *a posteriori*.

La simple détermination d'une écophase jaune ou argentée en vue d'une estimation de géniteurs potentiels une année donnée ne donnera qu'une vision très partielle du phénomène. Aussi, l'utilisation d'une valeur d'indice oculaire de 6,5 déterminée par Pankhurst (1982) pour attribuer un « stade argenté » ne permet-elle pas d'identifier les individus dévalants. D'une part, cette limite surestime fortement les anguilles dévalantes femelles, puisque certains individus au stade II (femelles) seront qualifiés de dévalants. Cela est lié au fait que l'indice oculaire est fortement corrélé à la longueur de l'animal. D'autre part, même si la limite est revue à la hausse pour les femelles (IO=8), cette classification ne tient pas compte du fait que la métamorphose est un phénomène progressif. En effet, la détermination des différentes étapes de la métamorphose représente mieux la réalité que la simple attribution d'une écophase jaune ou argentée. De façon pratique, elle permet d'identifier les anguilles « réellement dévalantes » (FV et MIIId) et donc de faire une estimation du potentiel minimum de géniteurs pour une saison. De plus, nous avons constaté que la fraction dévalante est composée de quelques individus à un stade intermédiaire (FIII, FIV et MII). Or il est possible qu'une partie de ces individus soit en phase de régression et ne ferait donc pas partie du pool de géniteurs de l'année en question. Comme nous le verrons ultérieurement (Chapitre 7), ces individus pourraient rendre compte des différences d'estimation par rapport à une simple classification en jaune/argenté. L'identification de ces stades intermédiaires pourrait alors se révéler essentielle dans l'estimation des flux de géniteurs.

La possibilité de déterminer les stades I, FII à FV (femelles) et MII et MIIId (mâles) peut également constituer un moyen de décrire le fonctionnement d'une fraction de population d'anguilles. Il permet de visualiser les proportions relatives des différents stades dans un échantillon. Bien qu'il soit nécessaire de tester cet outil de manière pratique, nous avons pu constater que la répartition des différents stades semble caractéristique selon chaque site : ainsi une proportion importante d'anguilles au stade I peut refléter une forte présence d'anguilles mâles. Cette répartition varie au cours des mois de l'année et par conséquent un échantillonnage saisonnier ou mensuel sur un site donné pourrait permettre de confirmer les hypothèses sur la dynamique de la métamorphose avancées au chapitre 3 (date d'apparition des stades III et IV selon le site par exemple). Par ailleurs, il est probable que l'examen des variations inter annuelles (baisse/hausse des effectifs de stades III un été) contribue à expliquer les variations quantitatives du flux dévalant. Enfin, même dans la fraction dévalante la détermination des

Chapitre 4 : Indice d'argenture et application

stades intermédiaires peut être intéressante puisque l'évolution de la proportion de stade V par rapport aux stades III et IV au cours de la saison de migration pourrait refléter la répartition amont-aval des anguilles dans le cours d'eau.

Les méthodes proposées ici constituent non-seulement une manière fiable d'identifier le stade d'une anguille, mais elles permettent également de **standardiser les observations dans le cadre de suivi sur plusieurs années, entre différents acteurs et sur plusieurs bassins versants** et ainsi de pouvoir **comparer** les descriptions effectuées. La métamorphose en anguille argentée, comme tout phénomène biologique n'est pas discontinue et par conséquent il y aura toujours quelques « erreurs » de classification sur des individus en phase intermédiaire mais qui refléteront tout de même une réalité physiologique. Par ailleurs, la prise de mesure peut constituer une source d'erreur non-négligeable et pour cela nous avons tenté de standardiser les mesures à effectuer en les décrivant de manière précise.

Chapitre 5. LE PHENOMENE DE MIGRATION D'AVALAISON

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

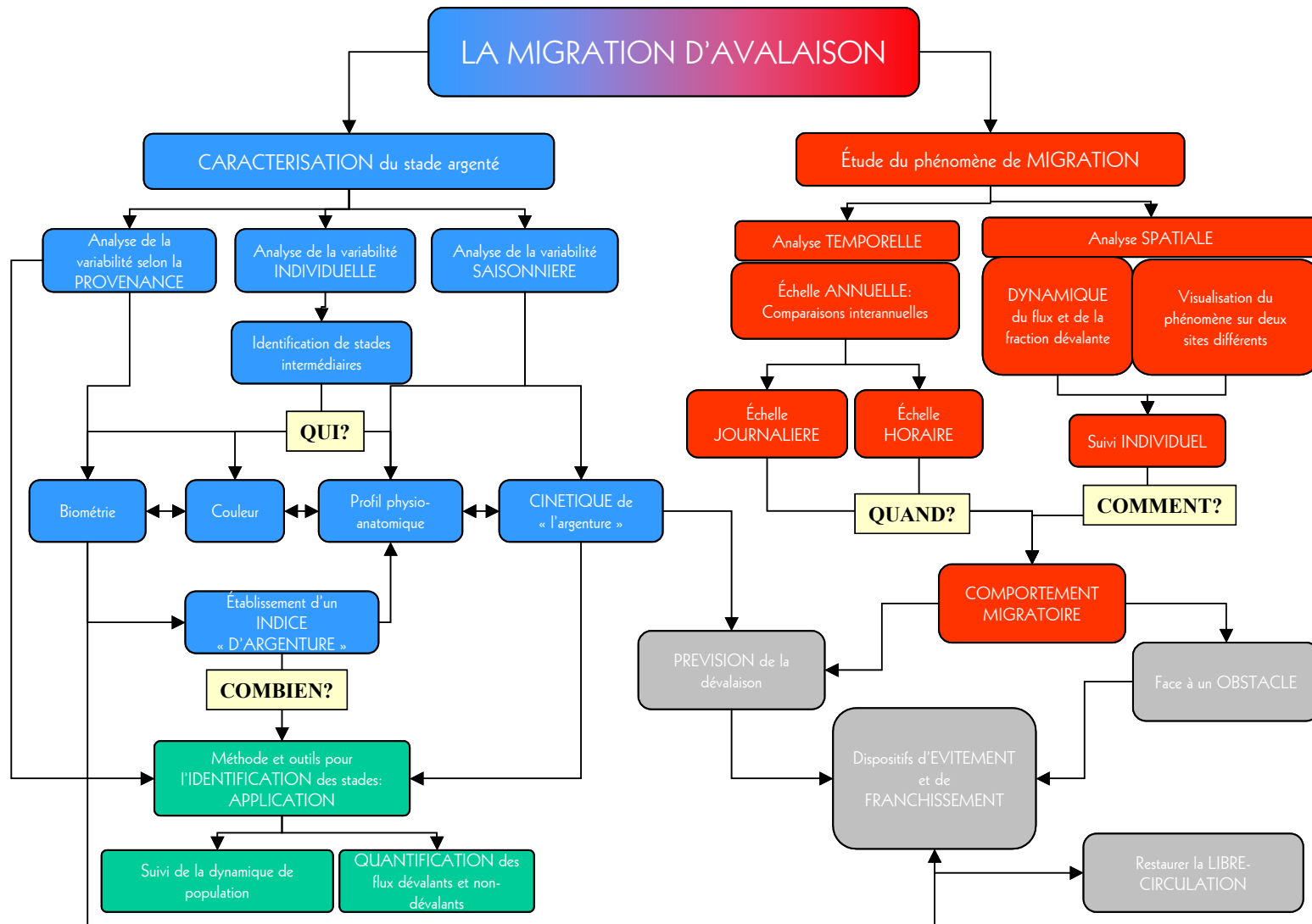


Schéma conceptuel détaillé de l'étude sur la migration d'avalaison de l'anguille européenne établi à partir des questionnements et de l'état des connaissances actuelles sur ce sujet.

5.1. La prise en compte du phénomène à plusieurs échelles

L'anguille ayant effectué sa métamorphose en anguille argentée, va pouvoir entamer sa migration transocéanique de reproduction. La phase continentale de cette migration est appelée dévalaison ou avalaison. Les anecdotes et travaux antérieurs sur ce moment particulier du cycle biologique de l'anguille (Chapitre 2) indiquent que des facteurs externes (paramètres climatiques) sont responsables du déclenchement de leur mouvement vers l'aval, cependant nul n'a pu se mettre d'accord sur l'influence de telle ou telle variable environnementale en oubliant qu'il pouvait y avoir une action synergique d'un certain nombre de facteurs et il existe actuellement pléthores de suppositions ou d'hypothèses non vérifiées (Chapitre 2).

En écologie, les diverses échelles de déroulement des phénomènes sont profondément intriquées et cela rend leur analyse difficile. Il est important qu'il y ait coïncidence entre les rythmes des phénomènes physiques et ceux des phénomènes biologiques (Frontier et Pichod-Viale 1995). Or, le départ d'une anguille en migration d'avalaison dépend de deux éléments : le premier est l'état physiologique (ou stade) de l'individu, thème que nous avons évoqué aux chapitres précédents. Ainsi, les anguilles ne peuvent migrer que si elles ont au préalable effectué leur métamorphose en anguille argentée. Le moment de l'argenture va donc avoir une influence sur la période de migration. Le second élément est l'influence de certains facteurs environnementaux qui vont stimuler ou favoriser les mouvements de l'anguille ou les entretenir suffisamment pour que le phénomène se déroule jusqu'à son aboutissement.

Classiquement, et cela a été le cas dans la grande majorité des études réalisées jusqu'à présent sur la dévalaison des anguilles, les auteurs ont tenté de corrélérer des données de captures (généralement obtenues par des pêcheries professionnelles) aux variations de paramètres environnementaux tels que le débit du fleuve, la température de l'eau, etc. Or, cette méthodologie ne tient pas compte :

- de la répartition spatiale des anguilles avant leur départ en migration
- du fait qu'il y a au départ une certaine quantité d'anguilles argentées et que celle-ci diminue au fur et à mesure que la saison de migration progresse
- d'éventuels effets seuils des paramètres environnementaux
- de l'échelle d'observation du phénomène.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

La prise en compte des trois premiers points entraîne la non-linéarité des relations entre les paramètres environnementaux et l'intensité du phénomène de dévalaison (nombre d'anguilles dévalantes). Par conséquent il est peu probable que la simple analyse des corrélations entre les facteurs environnementaux et le nombre d'anguilles dévalantes s'avère informative. D'autre part, les paramètres environnementaux ne varient pas tous à la même échelle de temps et ceci entraîne des questions du type : « quelles sont les amplitudes de variations qu'une anguille est capable de percevoir et à quelle échelle doit-on par conséquent, appréhender les variables environnementales pour décrire le phénomène à ses différentes échelles ? »

Pour répondre à ces questions la migration d'avalaison doit être visualisée à plusieurs échelles d'observation.

- Tout d'abord, l'analyse de la variabilité inter-annuelle permettra de déterminer si des conditions climatiques particulières une année donnée vont avoir une influence sur l'allure, l'intensité, la localisation saisonnière, le démarrage du phénomène de dévalaison. Nous verrons par exemple s'il existe un effet seuil de certains paramètres environnementaux. En d'autres termes, la période automnale de migration est-elle uniquement liée aux conditions climatiques ou est-elle une conséquence de la période à laquelle les anguilles s'argentent ?
- A une plus petite échelle d'observation (au cours de la saison de migration), nous examinerons le lien entre la migration et les variations de certains facteurs tel le débit ainsi que les effets du cycle lunaire (influence sur le rythme endogène de l'anguille).
- Enfin, des suivis individuels grâce à l'usage de la télémétrie nous permettront à l'échelle horaire d'identifier un éventuel facteur déclencheur ou une synergie de facteurs.

Au cours de chapitre nous allons tenter de comprendre le phénomène de migration, c'est-à-dire non-seulement d'identifier les facteurs environnementaux (externes à l'animal) impliqués mais également d'analyser le comportement des anguilles en dévalaison. Il n'y a jamais eu auparavant d'étude sur le comportement de l'anguille dévalante et à défaut de connaissances précises, il est généralement sous-entendu que la migration ne se fait qu'une fois l'anguille stimulée par tel ou tel facteur environnemental (voir Chapitre 2). La question de la persistance du phénomène n'est jamais évoquée. S'agit-il uniquement de déterminer les facteurs déclencheurs ? Peut-on envisager l'influence de facteurs inhibiteurs ? Le phénomène va-t-il persister une fois la dévalaison « initialisée » ? *A priori* et cela est souvent relaté dans la littérature, (voir Chapitre 2) l'anguille ne migre que la nuit. Cela veut-il dire que les anguilles s'arrêtent chaque jour pour reprendre leur migration la nuit ? Ces informations devraient apporter des éléments pour comprendre la dynamique de la migration visualisée à travers les captures dans un lieu donné ainsi que des indications sur l'échelle de variations des mouvements et par

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

conséquent sur les facteurs environnementaux en cause. Nous devrions pouvoir également déterminer si la dévalaison s'effectue de manière active ou passive. Au cours, de ce chapitre nous tenterons donc de mieux comprendre le phénomène de dévalaison en terme de dynamique, de liens avec les facteurs environnementaux et de comportement pendant la migration. N'oublions pas non plus que ces connaissances nous sont nécessaires pour mieux gérer le stock présent par rapport aux problèmes d'évitement et de franchissement d'obstacle.

A terme une meilleure compréhension du phénomène de migration et de l'influence des paramètres environnementaux impliqués pourrait permettre d'une part, de prévoir les vagues de migration dans le temps et d'autre part, d'envisager des solutions adaptées au comportement des anguilles en dévalaison pour l'aménagement de dispositifs de franchissement d'obstacles.

Les données analysées correspondent à :

- Une série de captures d'anguilles d'avalaison réalisées sur 12 années provenant d'une pêcherie professionnelle sur **la Loire** (Loire-Atlantique)
- Et à 3 années de suivis (piégeage expérimental, suivi par radio-pistage et mesures d'activité d'anguilles maintenues en bassins) menés aux abords d'une microcentrale hydroélectrique, à Halsou sur **la Nive** (Pyrénées-Atlantique). Les expérimentations sur la Nive ont été réalisées en collaboration EDF/INRA/Cemagref.

5.2. Matériel et méthode

5.2.1. Les données de la Loire

5.2.1.1. La pêcherie professionnelle

La pêcherie se situe à Saint-Florent-le-Vieil (Maine et Loire) sur la Loire à environ 40 km en amont de Nantes. Les captures sont effectuées à l'aide d'un guideau, engin traditionnel de pêche d'avalaison.

Le pêcheur démarre chaque année la pêche au 1^{er} octobre et termine sa campagne généralement à la fin décembre, mais son autorisation de capture va jusqu'au 15 février. La mise en pêche a lieu le plus souvent dès la tombée de la nuit, généralement vers 18h. Le guideau (voir photo et schéma Chapitre 2) est relevé plusieurs fois dans la nuit selon l'intensité de colmatage du filet par les feuilles et débris charriés par la Loire ou par le nombre d'individus capturés car les anguilles sont commercialisées pour la plus grosse part, vivantes et en très bon état. La pêche peut exceptionnellement se prolonger après le lever du jour lorsque l'eau est très turbide et le ciel très nuageux.

5.2.1.2. Les données de la pêcherie : calcul des CPUE

Les données exploitées sont journalières et correspondent aux captures des années 1990 à 2001. Après chaque nuit de pêche, le pêcheur note systématiquement le nombre d'anguilles capturées et la proportion de « grosses », « petites » et parfois « moyennes » anguilles. La limite entre les grosses et petites anguilles se situe vers 50 cm séparant ainsi approximativement la proportion de mâles et de femelles. Les heures de mise en pêche et du dernier relevé sont indiquées lorsque la pêche s'est arrêtée tôt dans la nuit ou qu'au contraire elle a été prolongée après le lever du jour. Les jours où il n'y a pas eu de pêche sont également indiqués. Les données ont été saisies à partir des carnets de pêche chez le pêcheur. Cet ensemble de données représente 604 jours de pêche.

Les temps de pêche ont été calculés à partir des horaires notés sur les carnets de pêche. Chaque capture journalière a ensuite été divisée par le temps de pêche pour obtenir une CPUE (capture par unité d'effort) journalière. Chaque CPUE correspond aux captures de la nuit précédente.

$$CPUE = \frac{\text{Effectif total capturé par un bateau}}{\text{Temps de pêche (h)}}$$

5.2.1.3. Descripteurs environnementaux

Sur l'ensemble de la période considérée, la température de l'air, la pluviométrie et l'ensoleillement ont été obtenus par Météo France. La température (C°) correspond à une moyenne calculée à partir de 8 valeurs relevées sur la journée (24 heures). L'ensoleillement correspond à la durée totale en minutes, d'insolation dans la journée. Grâce à ce paramètre, nous avons cherché une indication de la clarté de la nuit en se basant sur le fait que si l'ensoleillement est faible un jour donné, il est vraisemblable que la nuit soit nuageuse. La pluviométrie est la quantité totale en millimètre tombée au cours de la journée. Ces trois paramètres ont été relevés à Angers.

Chaque cycle lunaire a été divisé en quatre périodes : pleine lune, lune descendante, nouvelle lune et lune montante, chaque phase (5 à 6 jours) étant répartie autour de la date indiquée par le calendrier.

Les débits proviennent de la banque Hydro de la DIREN (Direction Régionale de l'Environnement). Les données ont été obtenues à plusieurs niveaux sur la Loire et ses affluents (de l'amont vers l'aval) :

- L'Allier à Moulin
- La Loire à Nevers et à Orléans
- Le Cosson à Blois
- Le Cher à Tours

- La Vienne
- Le Thouet
- La Loire à Ponts-de-Cé
- La Maine à Angers
- La Loire à Montjean et à Nantes

Des mesures de conductivité ont été obtenues pour les années 1990 à 1998 ; elles proviennent de la centrale hydroélectrique EDF de Chinon.

5.2.2. Le piégeage expérimental sur la Nive

5.2.2.1. Site et dispositif de piégeage

Le site d'étude est localisé sur la Nive (Figure 69), aux abords de l'usine hydroélectrique d'Halsou. Les caractéristiques de la Nive ont été décrites au chapitre 3.

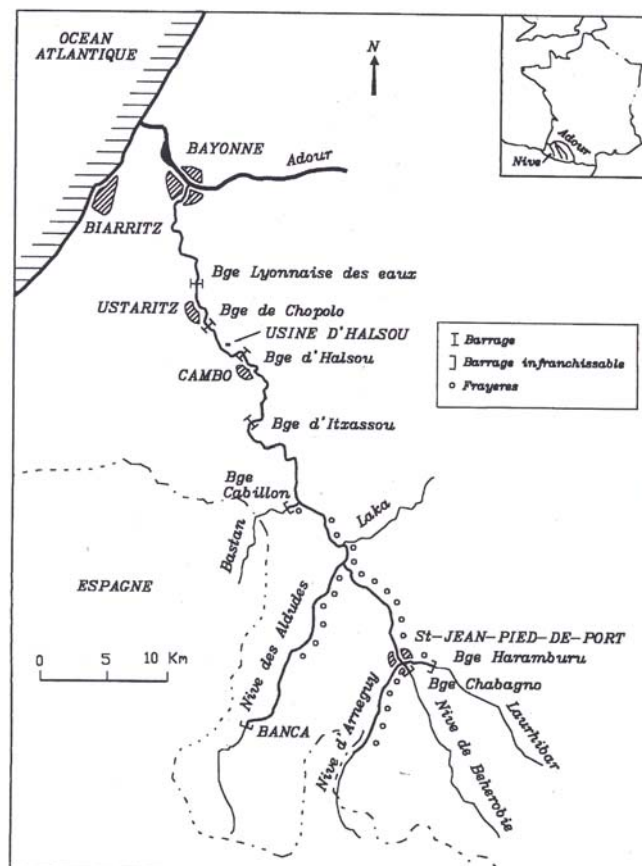


Figure 69 : Bassin de la Nive (Schéma C. Gosset)

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

Le piège d'avalaison a été installé sur le site de l'usine hydroélectrique EDF à Halsou. La centrale est située sur la partie aval du cours d'eau, à environ 23 km de la mer. Le site comprend un barrage, dérivant les eaux de la Nive dans un canal d'aménagé de 925 m de long et 11 m de large (Figure 70).

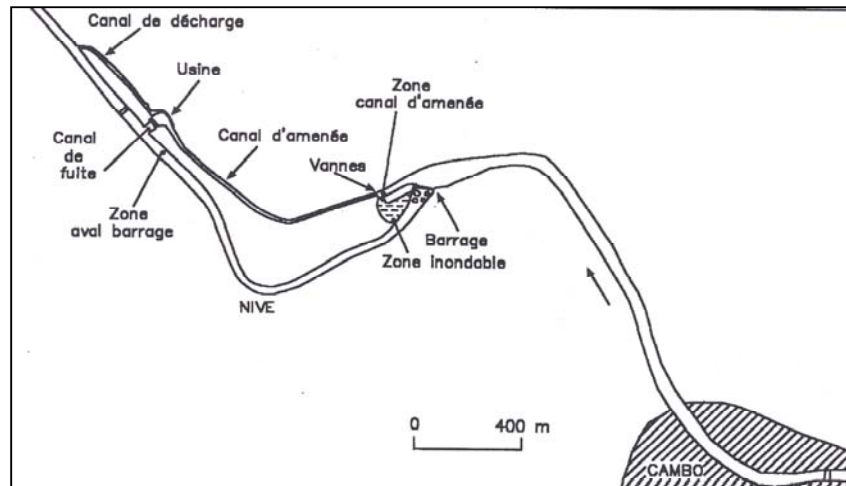


Figure 70 : Site de la centrale hydroélectrique d'Halsou (Schéma C. Gosset)

Un clapet de décharge ainsi qu'une vanne de fond sont situés au bout du canal d'aménagé et ont été utilisés comme exutoires de dévalaison. Le dispositif de piégeage est détaillé au chapitre 6.

Le relevé et le nettoyage du piège ont été effectués deux fois par jour, le matin (8h30) et le soir (17h).

5.2.2.2. Descripteurs du milieu

Les principaux paramètres du milieu ont été enregistrés en continu (pas de temps : 4 mn), sur des centrales d'acquisition de données physico-chimiques de type Logicap (logiciel CR2M) :

- Température de l'eau (capteur type TétraCon 325)
- Conductivité (conductivimètre type WTW-LF-197)
- Turbidité (turbidimètre Ponselle type TU-CE équipé d'une sonde optique TU-S avec système de nettoyage automatique incorporé)
- La vitesse du courant dans le canal d'aménagé (courantomètre électromagnétique Flow-mate 2000). Le Courantomètre ayant été installé à 50 cm du bord du canal d'aménagé, un facteur correctif a ensuite été appliqué pour l'estimation de la vitesse au milieu du canal.
- La pression atmosphérique
- La luminosité diurne (Capteurs Solar 130 et Solar 200)

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

Par ailleurs, les relevés d'un pluviomètre manuel ont été effectués 2 fois par jour. Les débits moyens journaliers relevés à environ 6 km en amont du site d'étude (Itxassou), ont été fournis par le S.M.H., Subdivision Hydraulique, de la D.D.E. de Pau.

5.2.2.3. Période expérimentale

Le suivi de la dévalaison sur la Nive s'est poursuivi à l'automne sur 3 années. Les dates des opérations sont indiquées dans le Tableau 27. L'effort de pêche ayant été quasiment constant au cours des trois périodes de piégeages (le piège a fonctionné tout le temps excepté pendant les relevés et à quelques occasions lors d'importantes crues totalisant au maximum 6 jours), les captures seront données pour des périodes de 24 heures.

Tableau 27 : Date du suivi de la dévalaison des anguilles sur la Nive pour les 3 années d'étude.

Année	Début du piégeage	Arrêt du piégeage
1999	7 octobre	6 décembre
2000	3 octobre	10 décembre
2001	1 ^{er} octobre	28 janvier

5.2.2.4. Traitement des données

Comme nous l'avons précisé (5.1), les relations entre le nombre d'anguilles capturées à un endroit donné et les facteurs environnementaux ne peuvent être linéaires. Il n'est donc pas possible d'appliquer des corrélations simples⁸ ni de pratiquer une ACP sur les données que nous avons recueillies.

Pour tenter de résoudre ce problème, une Analyse des Correspondances Multiples (ACM) a été réalisée sur les données environnementales et sur les CPUE de la pêcherie de la Loire après avoir au préalable défini des classes de variations des CPUE et des facteurs environnementaux (température, insolation, débit à Montjean et précipitation). Les limites de ces classes ont été établies en prenant le quantile d'ordre (1/3) des séries de données. Le cycle lunaire a été divisé en 4 périodes, chacune définie respectivement autour de la nouvelle et pleine lune, du premier et du dernier quartier pour établir une variable lune. L'analyse n'ayant apporté aucune information permettant d'associer les vagues de

⁸ Les CPUE présentent une corrélation significative seulement en 1992 avec la température ($R=-0.43$, $P<0,01$ test de Bonferroni) et en 1999 avec l'insolation ($R=0.32$, $P<0,05$ test de Bonferroni).

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

dévalaisons aux variations de tel ou tel facteur environnemental, celle-ci ne sera donc pas présentée dans ce travail.

Pour détecter les variations importantes à une échelle pluriannuelle nous appliquerons sur les séries environnementales la méthode dite des sommes cumulées. En effet, cette technique permet de détecter les changements importants survenant dans le niveau moyen d'une série de données et de déterminer la date d'apparition de ces changements. Elle a été développée pour la recherche industrielle par Woodward et Goldsmith (1970) et plus tard appliquée à des données biologiques par Ibanez et al. (1993) et physico-chimiques pour le développement d'un coefficient de stratification des eaux par Durif (1998).

Les sommes cumulées ont également des propriétés de lissage et dans le cadre de ce travail elles seront appliquées aux paramètres climatiques pour déterminer les périodes de variations importantes de certaines variables au cours des années.

Le principe consiste à choisir une valeur de référence k , ici la moyenne ; puis de retirer cette valeur k de toutes les valeurs x_i de la série. On effectue ensuite le cumul des valeurs successives :

$$S_1 = (x_1 - k)$$

$$S_2 = (x_1 - k) + (x_2 - k) = S_1 + (x_2 - k) = x_1 + x_2 - 2k$$

$$S_p = \sum_{i=1}^p x_i - pk$$

La méthode des moyennes mobiles sera par ailleurs utilisée pour dégager les tendances d'évolution de certaines variables du milieu telle que l'insolation qui peut présenter des fluctuations importantes à l'échelle journalière. Elle consiste à calculer les moyennes arithmétiques successives $(2m+1)$ de données contiguës (Legendre et Legendre 1979).

5.2.3. Le suivi individuel des anguilles en avalaison sur la Nive

Le suivi des déplacements des anguilles a été réalisé par télémétrie afin d'obtenir des renseignements sur les comportements individuels pendant la dévalaison.

5.2.3.1. Choix et marquage des anguilles

Au total, 74 anguilles ont été marquées et suivies au cours de leur migration. Pour cette expérience, les anguilles argentées proviennent soit du piège d'avalaison soit de pêches électriques effectuées au mois de septembre précédant le démarrage des suivis de dévalaison. Dans le dernier cas, les critères

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

externes de choix des anguilles sont ceux exposés au Chapitre 4. Avant leur marquage, les individus ont été maintenus dans des bacs alimentés par l'eau de la Nive.

Le marquage a été réalisé par implantation chirurgicale de l'émetteur dans la cavité abdominale (Boubée com. pers.; Baras et Jeandrain 1998; Durif et al. sous presse) sous anesthésie à l'huile de clou de girofle (Peake 1998). L'incision de 2 à 2,5 cm, pratiquée sur la face ventrale, au niveau de la partie postérieure de l'intestin, a été suturée (2 à 3 sutures) avec du fil de nylon. La sortie d'antenne a été effectuée, à l'aide d'une aiguille creuse, à 2 cm en arrière de l'incision (Photo 9). Une anguille témoin a été maintenue en bac de stabulation pendant la durée de l'étude en 1999. Nous avons adopté la stratégie d'un lâcher immédiat puisqu'une anguille, faisant partie des premiers individus équipés, et recapturée trois semaines après son opération présentait une bonne cicatrisation et aucune infection ; par ailleurs d'autres individus ainsi équipés ont été suivis, comme nous le verrons ultérieurement, jusqu'à l'estuaire.

Les anguilles ainsi marquées ont été relâchées dans le canal d'amenée de l'usine hydroélectrique (Figure 70, p 172).



Photo 9 : Anguille radio-marquée.

5.2.3.2. Matériel de radiopistage

La plus grande partie du matériel utilisé est de marque ATS (Advanced Telemetry System). Les émetteurs sont à fréquences individualisées dans la bande 48-49 MHz. Ils sont munis d'un détecteur de mouvement et émettent un bip caractéristique lorsqu'ils n'ont pas bougé depuis plus de 8 heures. Cette option permet de repérer une éventuelle mortalité des poissons radio-marqués. Ainsi, sur les 74 poissons radio-marqués seuls deux sont morts.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

Tableau 28 : Caractéristiques des 2 types d'émetteurs utilisés

Modèle	Longueur (mm)	Diamètre (mm)	Poids (g)	Durée de vie (j)
10/28	45	11	8	90
10/35	56	12	11	175

Les récepteurs sont portables (modèle « 2000B ») avec un temps minimal de surveillance de 4 s par fréquence (scan). Les enregistreurs associés (dans le cas des antennes fixes) sont du modèle « 5040DCC II » ; ils gardent en mémoire la date et l'heure de détection et l'intensité du signal reçu. Un récepteur de marque LOTEK (type : SRX_400) spécialement adapté pour être utilisé dans la bande 48-49 MHz a également été utilisé.

5.2.3.3. Période et zones de surveillance

Les antennes filaires pour la surveillance automatique ont été positionnées à l'entrée du canal d'amenée, dans la « zone usine » (à l'amont et à l'aval de la centrale hydroélectrique) et dans le bras court-circuité de la Nive (Figure 71).

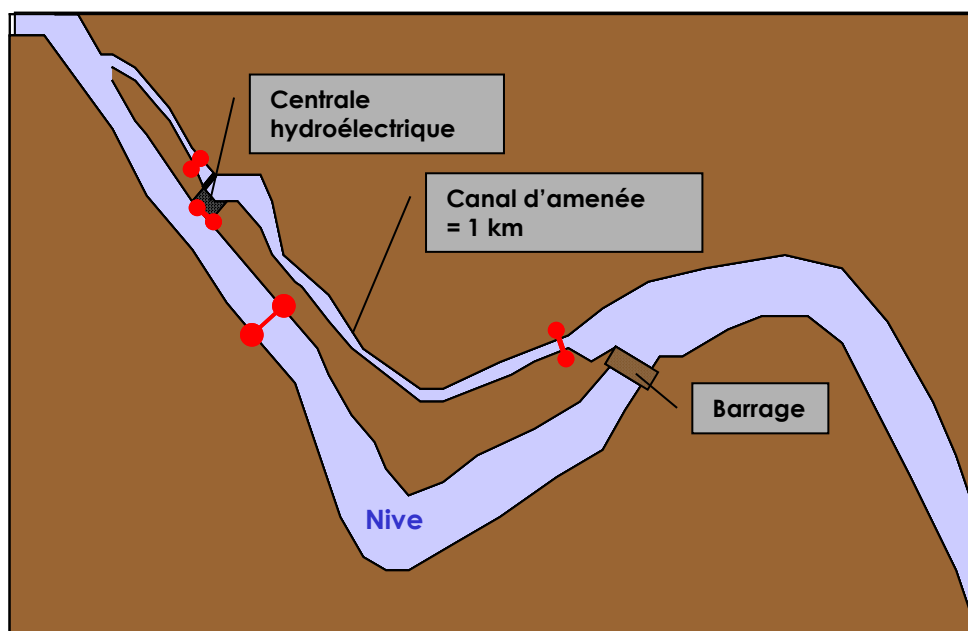


Figure 71 : Emplacements des antennes (en rouge) de surveillance automatique au niveau du site d'Halsou.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

De plus, un repérage manuel (antenne aérienne directive en losange) a été réalisé deux fois par jour (au moment du relevé du piège) jusqu'à 5 km en amont de l'usine (barrage d'Ixassou, Figure 69 p. 171) et en aval jusqu'à l'estuaire (situé à environ 14 km, au niveau de Bayonne). Le lâcher des individus dans le canal d'amenée a été effectué dès la mise en eau du piège ; les dates d'arrêt du suivi pour chaque année sont indiquées dans le Tableau 29.

Tableau 29 : Date d'arrêt du suivi par radio-pistage pour les trois années d'étude

Année	Arrêt du radiopistage
1999	17 décembre
2000	17 janvier
2001	28 janvier

5.2.4. Mesure de l'activité des anguilles en bassin

5.2.4.1. Objectif et principe

En se basant sur les dires des pêcheurs concernant l'agitation des anguilles au moment des pics de dévalaison (Chapitre 2), un système a été mis au point pour comptabiliser le degré d'agitation d'individus maintenus en bac de stabulation. L'objectif est donc de mettre les mesures d'activité en relation avec des pics de dévalaison observés à la fois au travers des captures au piège et au travers des mouvements des anguilles radio-marquées de façon à éventuellement prédire les mouvements importants de dévalaison par une sorte « d'Anguillomètre ».

Le dispositif utilisé est présenté sur la Figure 72. Il est constitué d'un bassin équipé d'un enregistreur de transpondeurs, chaque individu étant muni d'un transpondeur permettant son identification. Lorsque les anguilles sont actives, elles se déplacent dans le bassin ou essaient d'en sortir et sont comptabilisées à chacun de leur passage près de la plaque de détection. Le dispositif est relié à un micro-ordinateur permettant de stocker les données sur plusieurs jours grâce à un logiciel développé spécialement pour cette expérimentation par EDF. L'activité a été quantifiée de façon globale en additionnant au pas de temps horaire le nombre d'évènements enregistrés par le détecteur. (Un système similaire, mais plus élaboré (Migromat) a été mis au point par Adam (1999) ; ce dispositif est en cours de test).

Ces expérimentations ont été menées pendant les campagnes 1999 et 2000 à Halsou sur la Nive. La première année, le suivi a duré au-delà de la saison de migration : un bac de stabulation a été

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

transféré à l'INRA de Saint-Pée-sur-Nivelle et alimenté par les eaux de la Nivelle. Ces anguilles ont ainsi été maintenues jusqu'en mai 2000 et leur activité observée sur la même période.

5.2.4.2. Mise en oeuvre

Après anesthésie à l'huile de clou de girofle, les anguilles sont marquées par des transpondeurs miniaturisés (PIT-Tag) de 10 mm de longueur et 1 mm de diamètre (mode ID100 de TROVAN). Ces marques magnétiques ont été injectées dans le muscle sur la partie dorsale de l'animal (Baisez 1997). Chaque lot a été placé dans un bac carré de 1 m de côté, avec une hauteur d'eau de 25 cm et dans chaque bac des abris (tuiles romaines) ont été installés. L'antenne de détection en forme de plaque (1X0,30X0,05 m) a été placée verticalement dans le bac, l'extrémité basse n'étant immergée que de 5 cm. L'antenne est connectée à un récepteur-enregistreur de marque TROVAN qui comptabilise un enregistrement chaque fois qu'une anguille passe au maximum à 5 ou 6 cm de la plaque.

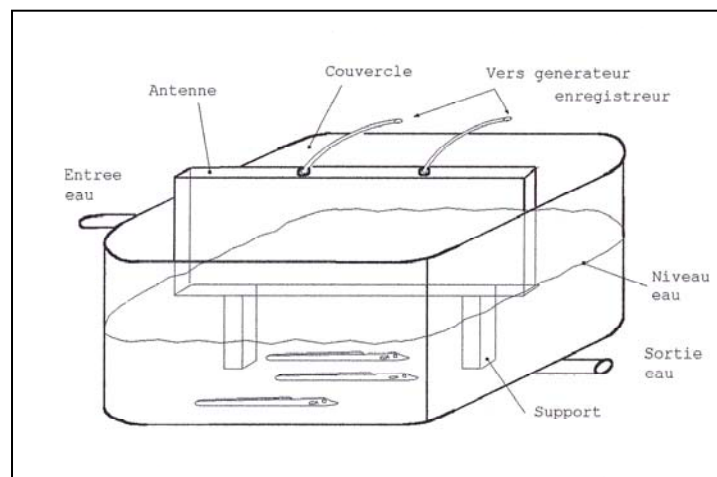


Figure 72 : Schéma du dispositif de mesure d'activité des anguilles. (Dessin C. Gosset)

En 1999, deux lots ont été mis en stabulation chacun dans un bac couvert et alimenté par pompage par l'eau de la Nive. Le premier lot provenait d'un piège d'avalaison du marais de Certes et était composé de 10 petites anguilles mâles au stade argenté (lot Certes-99). Le deuxième lot correspondait à 10 anguilles femelles argentées capturées dans le piège d'avalaison à l'usine d'Halsou (lot Nive-99).

En 2000, trois bacs ont été installés (Photo 10). Nous ne traiterons ici que les données relatives aux deux premiers bacs Nive1-00 et Nive2-00, car des infestations parasitaires importantes, ajoutées à des problèmes d'enregistreurs dans le troisième bac, ont rendu les données inexploitable. Le bac Nive1-00 alimenté par l'eau de la rivière a été laissé ouvert et surveillé en continu par un système caméra-

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

magnétoscope. L'éclairage de nuit a été assuré par un projecteur infrarouge. Le bac Nive2-00 était couvert et alimenté par l'eau de ville. Dans tous les bacs une ouverture pourvue d'une grille sur le côté laissait passer le jour et les anguilles n'étaient donc pas dans l'obscurité totale.



Photo 10 : Bacs de mesures d'activité des anguilles. Le bac Nive1-00 était surmonté d'une caméra permettant d'observer et d'enregistrer le comportement des anguilles lors des pics d'activité.

Les deux lots Nive1-00 et Nive2-00 étaient composés d'anguilles jaunes et argentées capturées par pêche électrique au mois de septembre sur la Nive en amont d'Halsou. Les critères utilisés pour la détermination de l'écophase jaune et argentée ont été ceux établis aux Chapitres 3 et 4.

5.3. La dynamique générale de la migration d'avalaison et les facteurs environnementaux aux niveaux pluriannuel et saisonnier

Le premier élément de réflexion est constitué par l'aspect général des courbes d'évolution des captures d'anguilles au cours de la saison, lesquelles reflètent la dynamique du flux dévalant c'est-à-dire les mouvements des anguilles au cours de leur migration. Les discontinuités sur les courbes de la Loire correspondent aux jours où il n'y a pas eu de pêche (Figure 73 et Figure 74).

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

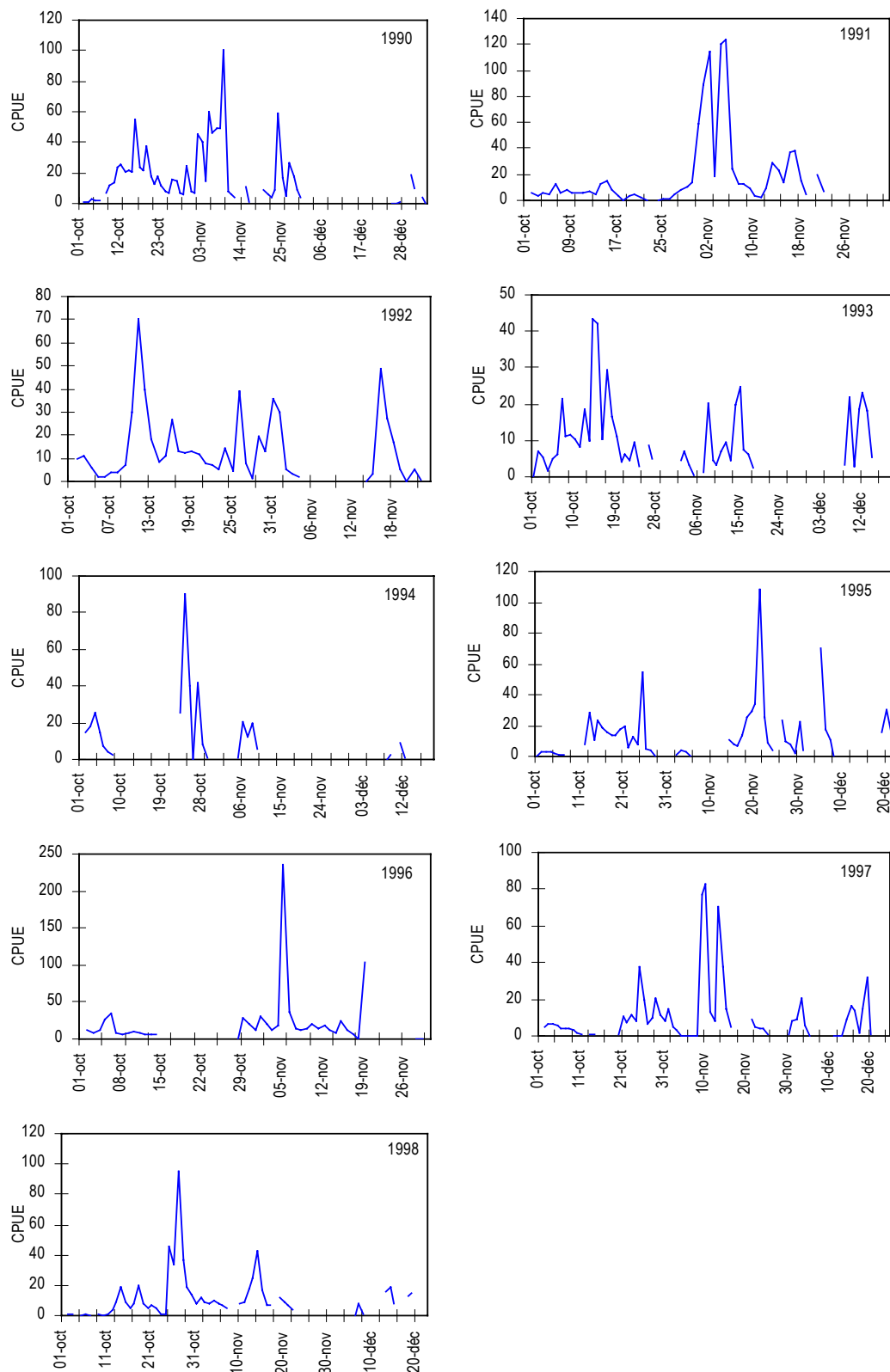


Figure 73 : Evolution des CPUE (Captures par unité d'effort en nombre d'anguille par heure) pour les anguilles de Loire entre les années 1990 et 1998.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

Quelle que soit l'année, la migration se traduit par des vagues de captures, plus ou moins étendues et formant certaines années des pics très étroits. On observe chaque année un pic largement supérieur aux autres et généralement plus ce pic est important moins il y a de petits pics supplémentaires. A titre d'exemple, en 1996 les CPUE sur la Loire sont concentrées en un seul pic représentant environ 80% du total, tandis qu'en 1993, les CPUE sont plus également réparties en plusieurs pics tout au long de la saison de pêche. Il y a donc des « fenêtres de migration » plus ou moins larges selon les années.

Cette dynamique reflète également d'une part la quantité finie d'anguilles dévalant chaque année et, d'autre part, le regroupement plus ou moins important des anguilles en migration, quel que soit leur lieu de départ. Ainsi la présence de pics très marqués (par opposition à un flux continu) peut résulter :

- D'une **répartition spatiale** initiale **très hétérogène** des anguilles, chaque pic représenterait alors l'écoulement d'une zone géographique et la distance entre les pics correspondrait à la distance géographique entre chaque zone à forte concentration en anguilles potentiellement dévalantes. Ceci implique qu'il y ait des endroits où les anguilles argentées sont totalement absentes : si par exemple certains secteurs se vident une année donnée et d'autres l'année suivante, l'éloignement n'étant pas toujours le même.
- Les pics peuvent traduire des **arrêts dans la migration** plus ou moins longs entraînant la concentration d'individus à un endroit et à un moment donné.
- Enfin, les **départs en migration** peuvent se faire en **décalé** selon le niveau de situation des individus dans le cours d'eau : les anguilles les plus en aval partiraient plus tard que les individus en amont et il y aurait un effet « boule de neige » : les anguilles s'entraîneraient sur leur passage.

Ces observations constituent une première indication de l'influence des facteurs externes et de la situation des individus sur les rythmes de dévalaison.

5.3.1. Analogies entre les mouvements sur la Loire et sur la Nive

Disposant de trois années communes sur la Loire et la Nive nous pouvons comparer les évolutions des captures pour chaque saison migratoire (Figure 74). En 1999, les pics les plus importants surviennent plus tôt dans la saison sur la Loire que sur la Nive. Les deux séries de l'année 2000, ne sont pas corrélées ($R=0,24$; $p>0,05$) mais les captures les plus importantes sont réalisées au même moment. Enfin en 2001, les deux séries de données sont très corrélées ($R=0,62$; $p<0,0001$).

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

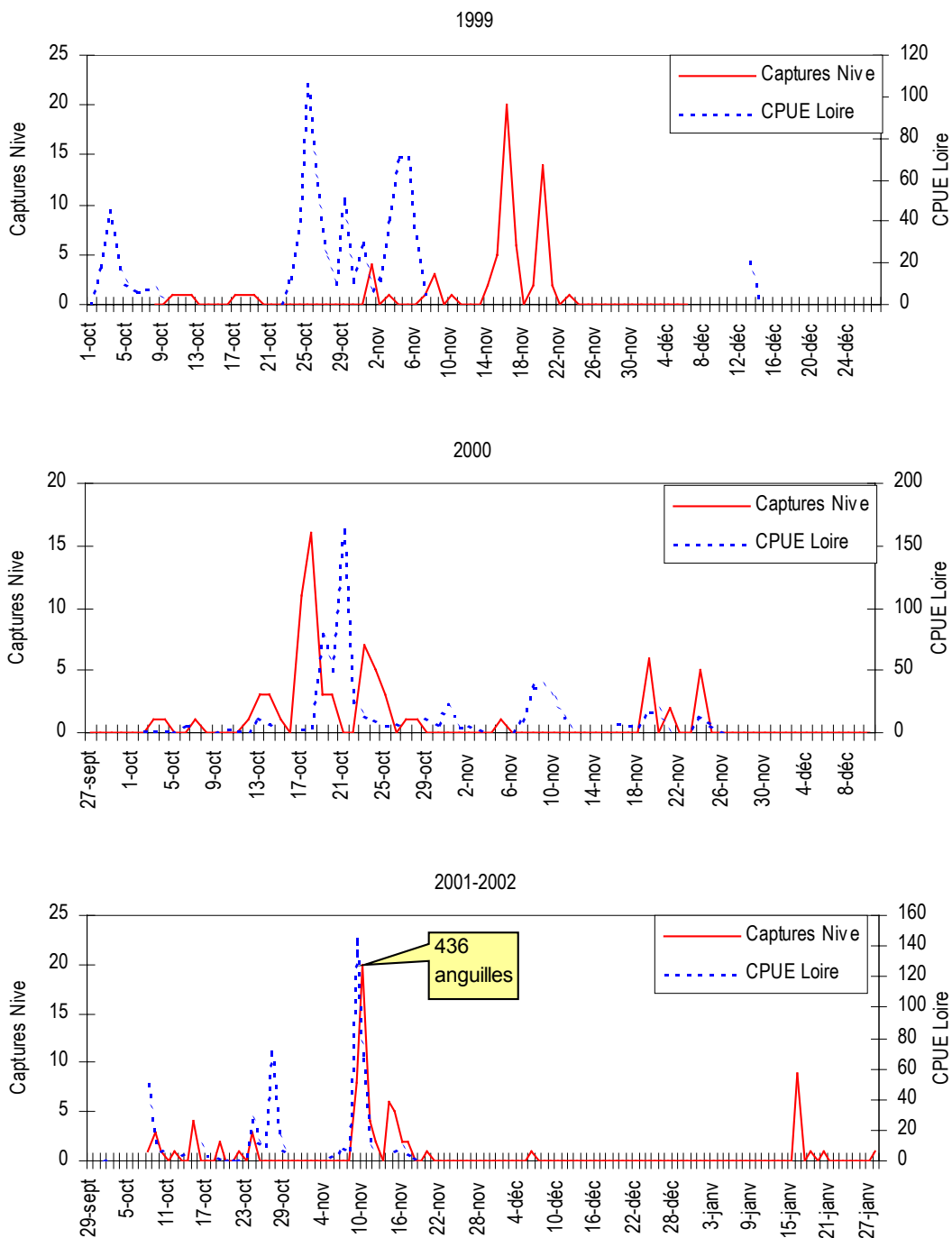


Figure 74 : Comparaison entre les captures réalisées sur la Nive et sur la Loire aux mêmes dates. La capture la plus importante sur la Nive en 2001 correspond en réalité à 436 anguilles.

Les effectifs sur la Nive sont très faibles et n'ont pas dépassé 70 anguilles au total en 1999 et 2000. En 2001, une capture étonnante a été réalisée au piège avec 436 anguilles en une seule nuit (Figure 74), alors que jusqu'à ce jour la prise maximale par relevé avait été de 20 anguilles. Elle s'est produite

la nuit suivant le plus grand pic sur la Loire. Cette prise exceptionnelle par rapport aux années précédentes est en partie liée à l'aménagement hydroélectrique d'Halsou (voir Chapitre 6).

5.3.2. Evolution de la taille des anguilles au cours de la saison

Les évolutions des proportions de petites et grandes anguilles sur la Loire sont indiquées sur la Figure 75 pour les douze années. De manière générale, plus l'on avance dans la saison de pêche, plus la proportion de petites anguilles diminue. La diminution est relativement nette et les anomalies (1991 et 1995 par exemple) correspondent en fait à des pics de moins de 10 anguilles. Si les premiers individus pêchés sont géographiquement les plus proches, alors les plus petites anguilles (correspondant aux mâles) se situent plus à l'aval que les grandes. On peut également envisager que les anguilles mâles dévalent plus tôt que les femelles.

5.3.3. Relations entre les pics de captures et les facteurs environnementaux à l'échelle pluriannuelle et saisonnière

L'objectif est ici d'examiner le lien entre les vagues de dévalaison et les variations de quelques facteurs environnementaux en regardant quels facteurs présentent des variations importantes au moment de la dévalaison par rapport au reste de l'année et si des variations inter-annuelles vont avoir une influence sur celle-ci. Pour chaque paramètre, nous examinerons également leurs variations à l'échelle de la saison par rapport aux pics de dévalants.

5.3.3.1. Lien avec la température

Nous allons examiner la relation entre la température et les captures d'anguilles. Sur la Loire, nous disposons de la température de l'air sur la totalité des 12 années et sur la Nive de la température de l'eau mesurée pendant la période expérimentale.

La température est un paramètre qui présente des variations importantes tout au long de l'année. Grâce aux calculs de courbes de sommes cumulées nous pouvons identifier la période de l'année à laquelle les variations sont les plus importantes et donc susceptibles d'avoir un rôle dans le déclenchement de la dévalaison.

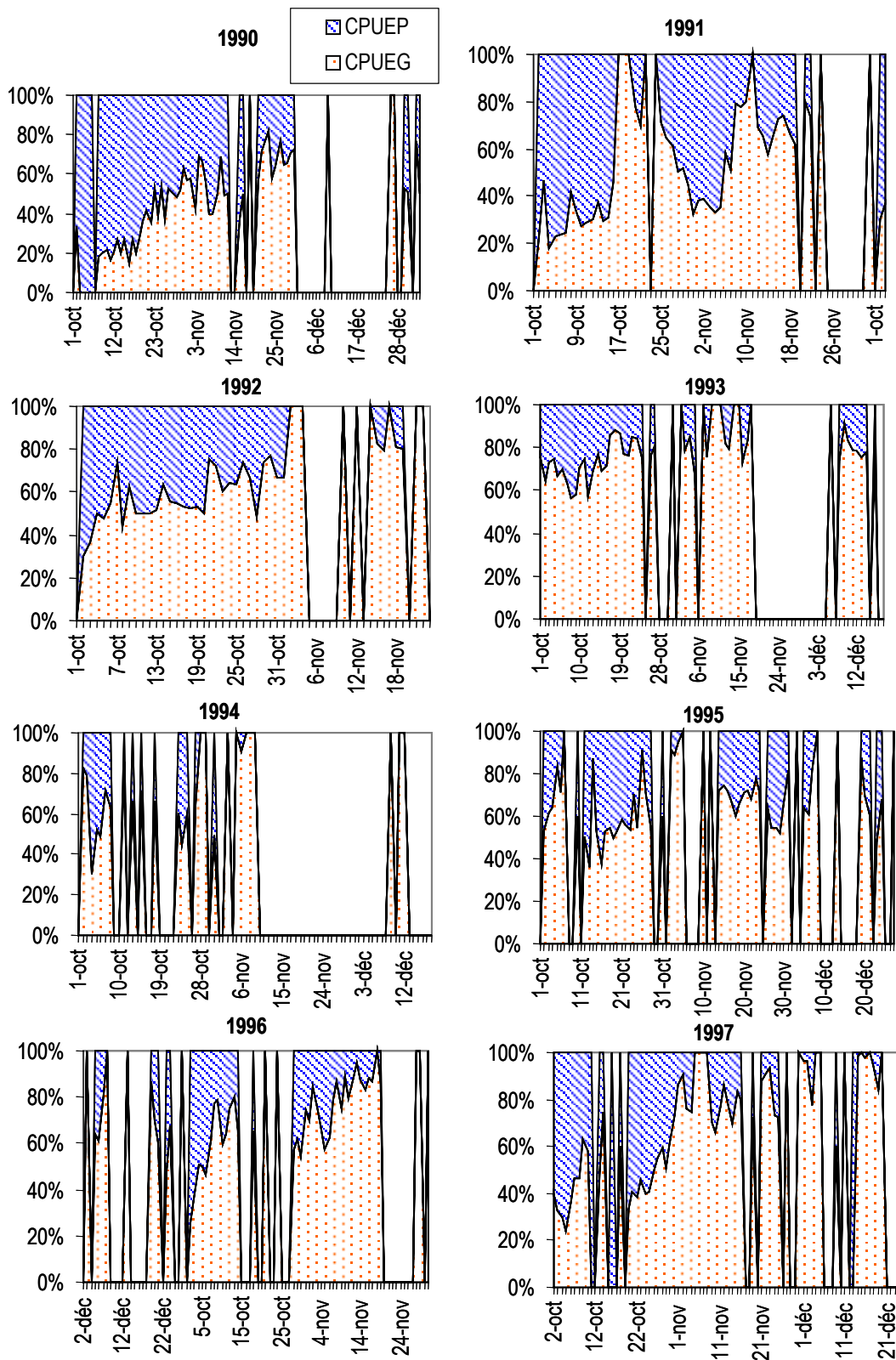


Figure 75 : Evolution en pourcentage des CPUE totales (nb. anguille/heure), par année des proportions de petites (CPUEP) et grosses anguilles (CPUEG) au cours des saisons de pêche entre 1990 et 2001 sur la Loire.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

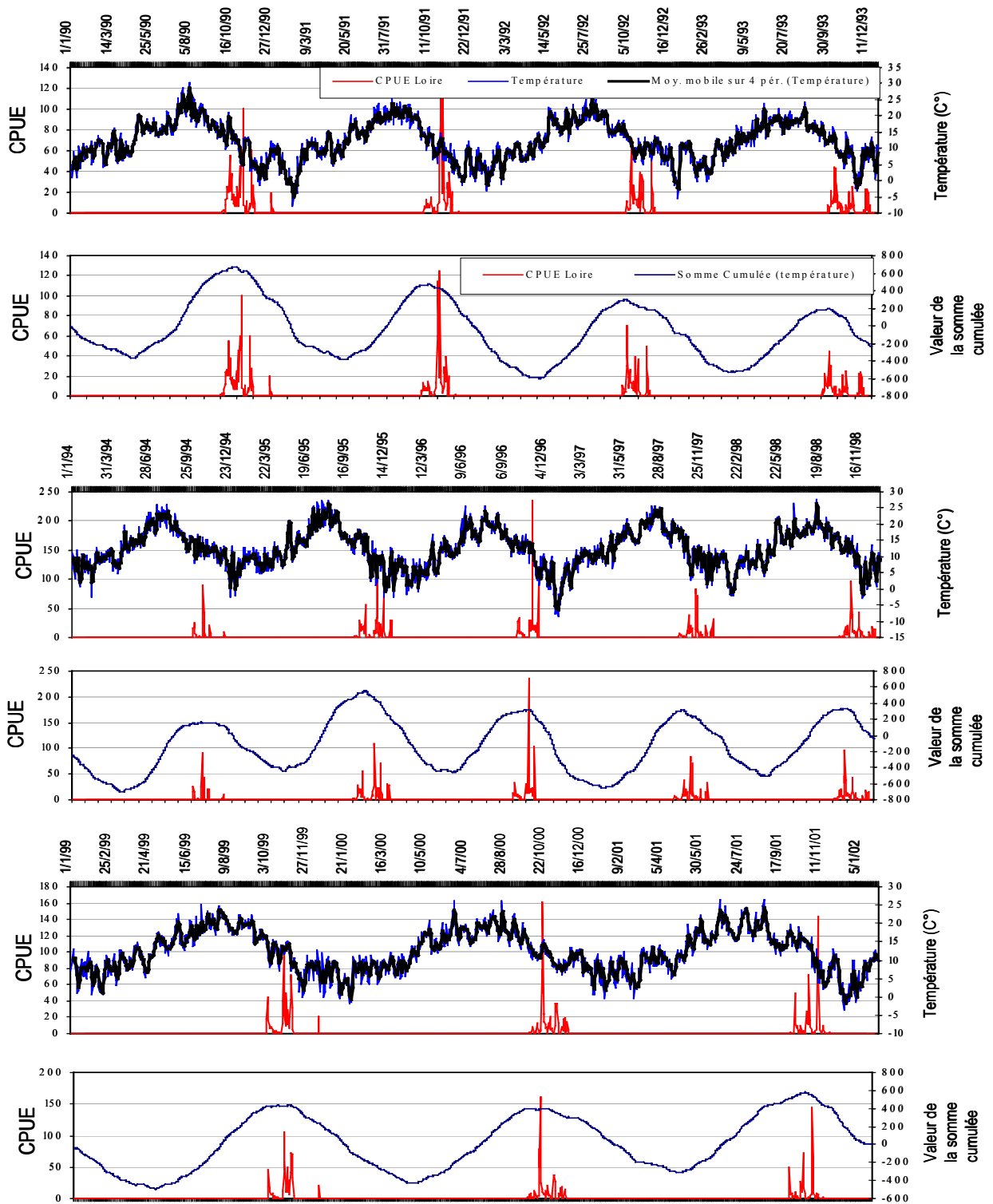


Figure 76 : Evolution de la température (en °C) sur 12 ans et comparaison avec les CPUE (nb. anguille/heure). Les courbes de températures ont été ajustées par une moyenne mobile de période 4. Les sommes cumulées ont été calculées pour chaque courbe de température et sont représentées également avec les CPUE.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

L'évolution annuelle de la température est globalement identique chaque année avec une courbe en cloche. Au moment de la période de migration, elle a tendance à diminuer. Certaines années la diminution est plus marquée et plus soudaine que pour d'autres ; c'est ce que nous permettent de constater les courbes des sommes cumulées calculées à partir des températures. Les sommets et les creux indiquent les moments où les variations sont les plus importantes (Figure 76). Or, à cette échelle d'observation, les plus grands pics de captures surviennent systématiquement lorsque les diminutions sont les plus fortes, c'est-à-dire au niveau du pic de somme cumulée.

Par ailleurs, lorsque la valeur maximale de la somme cumulée pour chaque année augmente, on observe parallèlement une augmentation des CPUE maximales (Figure 77) et seule l'année 1996 ne suit pas cette tendance. Ceci est particulièrement visible pour les quatre premières années (Figure 76). Cela signifie que plus les chutes de températures sont importantes et resserrées dans le temps plus le pic est étroit et conséquent.

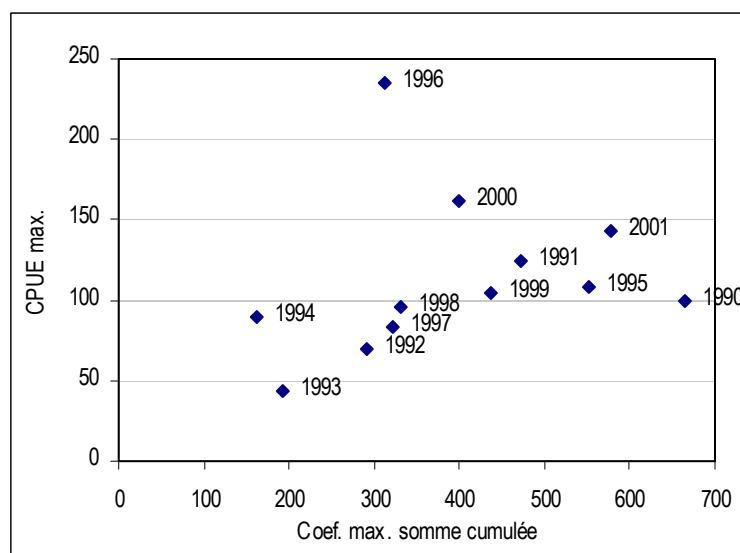


Figure 77 : Relation entre le coefficient maximal par courbe annuelle de somme cumulée et la CPUE (nb. anguille/heure) maximale par année.

On peut repérer d'éventuels effets des variations journalières de température en examinant ses fluctuations sur une saison de migration (Figure 78). Or, on constate que les captures surviennent parfois au moment des chutes brutales de température, comme en 1990, 1995 ou en 2001 (Loire et Nive), mais ce n'est pas toujours le cas, notamment en 1991, 1996, 1998 ou 2000. Par conséquent, les petites fluctuations ne paraissent pas influencer la dévalaison des anguilles. De plus, hormis l'année 1992 ($R=-0,43$, $p<0,01$), il n'y a aucune corrélation significative entre les fluctuations de température et les pics de migration.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

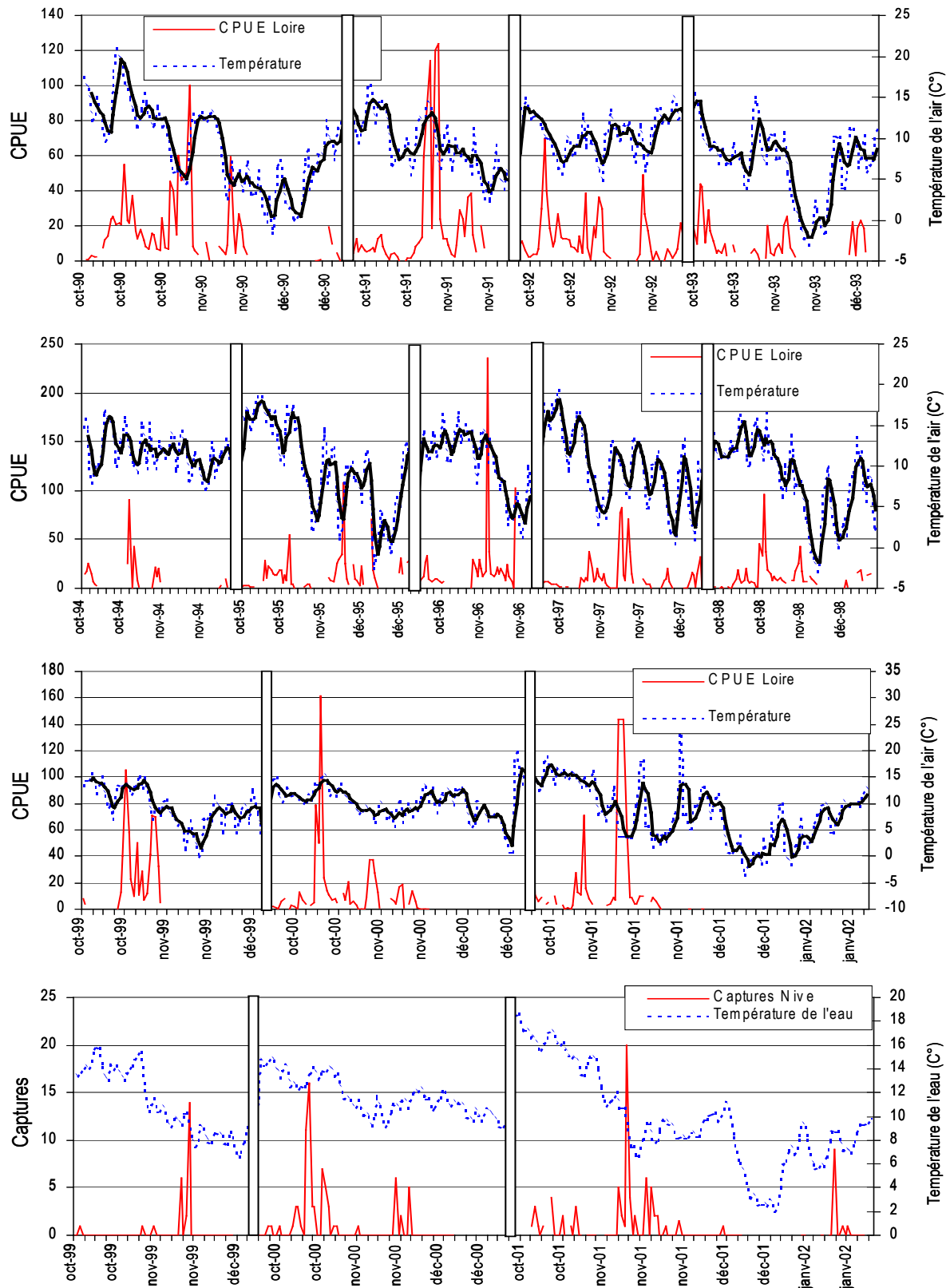


Figure 78 : Comparaisons entre l'évolution de la température et des captures d'anguilles (nb. anguille/heure) sur la Loire et sur la Nive (nb. d'anguilles/jour). Les fluctuations de la température sur la Loire (température de l'air) ont été lissées par une moyenne mobile de période 4. Les années sont séparées par les rectangles blancs.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

Tous les ans, les valeurs de température en début de saison se situent aux alentours de 15°C que ce soit sur la Loire ou sur la Nive. Les plus grosses captures sont réalisées dans un intervalle assez large compris entre 6 et 15°C (Figure 79) ; quelques captures ont lieu à des températures avoisinant les 0°C. Sur la Nive, il s'agit de la température de l'eau, expliquant l'intervalle légèrement plus faible. Il n'y a vraisemblablement ni température préférentielle pour la migration des anguilles, ni d'effet seuil de ce facteur dans ses valeurs positives.

On peut conclure que si la température a un effet sur la dévalaison, elle agit par ses variations et une échelle de temps relativement grande, puisque les petites fluctuations de l'ordre de 5°C ne semblent pas être reliées aux pics de migration.

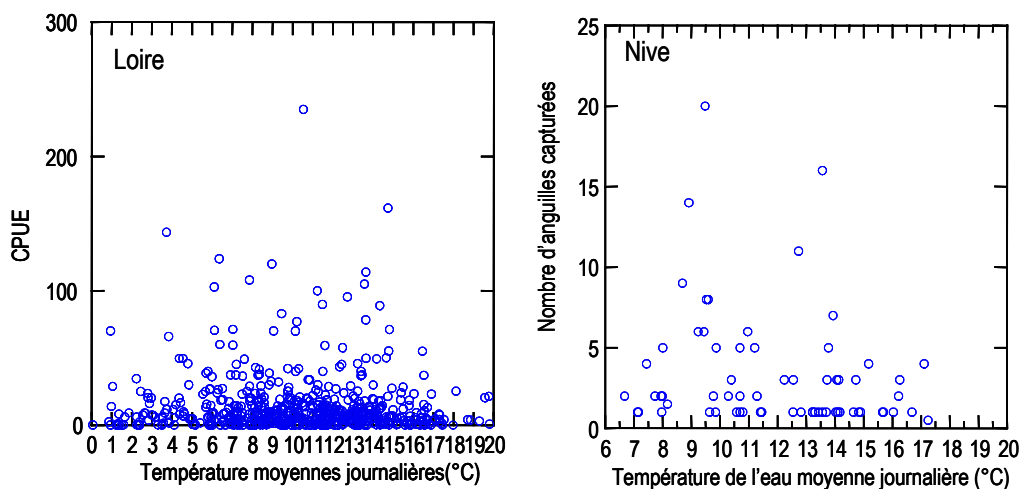


Figure 79 : CPUE (nb. anguille/heure) et nombres d'anguilles capturées en fonction de la température sur la Loire et sur la Nive. La capture de 436 individus sur la Nive a été retirée des données pour une meilleure lisibilité ; elle a été réalisée alors que la température était de 9°C en moyenne.

5.3.3.2. Influence de la pression atmosphérique

Les variations annuelles de pression atmosphérique n'ont pu être obtenues pour les séries de 12 ans sur la Loire. Nous disposons par contre des valeurs mesurées au cours des périodes de suivi à Halsou pour les trois années 1999 à 2001. Quelle que soit l'année, les corrélations entre le nombre de captures et les valeurs de pression atmosphérique ne sont pas significatives ($p > 0,05$). Sur la Figure 80, les pics de dévalaison coïncident souvent avec des diminutions de pression atmosphérique mais une chute de ce paramètre n'entraîne pas forcément de migration. Il n'y a donc, à notre avis, aucune relation évidente entre les fluctuations de la pression atmosphérique et l'évolution des captures).

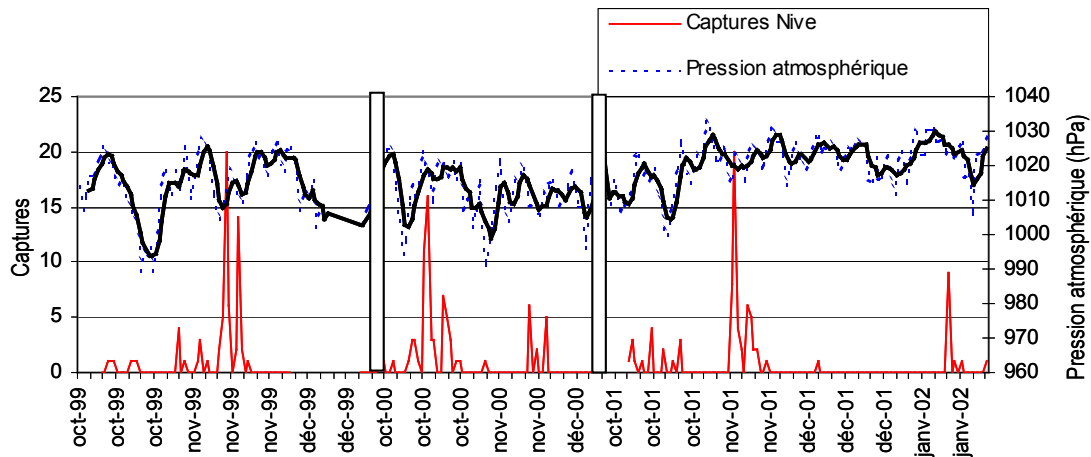


Figure 80 : Evolutions de la pression atmosphérique (hPa) mesurée à Halsou et des captures la Nive. Les années sont séparées par des rectangles blancs. Les courbes de pression ont été ajustées par une moyenne mobile (période=4). Le plus grand pic de captures sur la Nive en 2001 correspond en réalité à 436 anguilles.

5.3.3.3. Effet de la luminosité

Le paramètre insolation (en minutes) correspond à la durée d'ensoleillement par 24 h ; il reflète donc l'évolution de la photopériode qui peut être visualisée à l'échelle annuelle. L'insolation traduit également les jours de beau et mauvais temps ce qui nous permettra d'identifier les périodes nuageuses à l'échelle de la saison et d'examiner le lien avec la dévalaison des anguilles.

L'insolation présente une importante variation annuelle du même type que celle de la température. Les cycles correspondent à l'évolution de la durée du jour sur une année, celle-ci étant maximale au mois de juin et minimale au mois de décembre (Figure 81). Les sommes cumulées indiquent les changements de moyenne importants pour ce paramètre. On constate ici l'efficacité de cette méthode de représentation car on observe nettement une diminution générale de la durée d'insolation entre 1993 et 1996 puis une augmentation à nouveau sur trois ans ; cette tendance est indétectable sur la série originale des valeurs brutes.

Pour le paramètre insolation, les changements, chaque année, sont plus progressifs que pour la température : les pics des sommes cumulées sont moins marqués. Le premier pic de dévalaison des anguilles pour chaque saison de migration survient là encore au moment des diminutions les plus importantes (au sommet de la courbe de sommes cumulées).

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

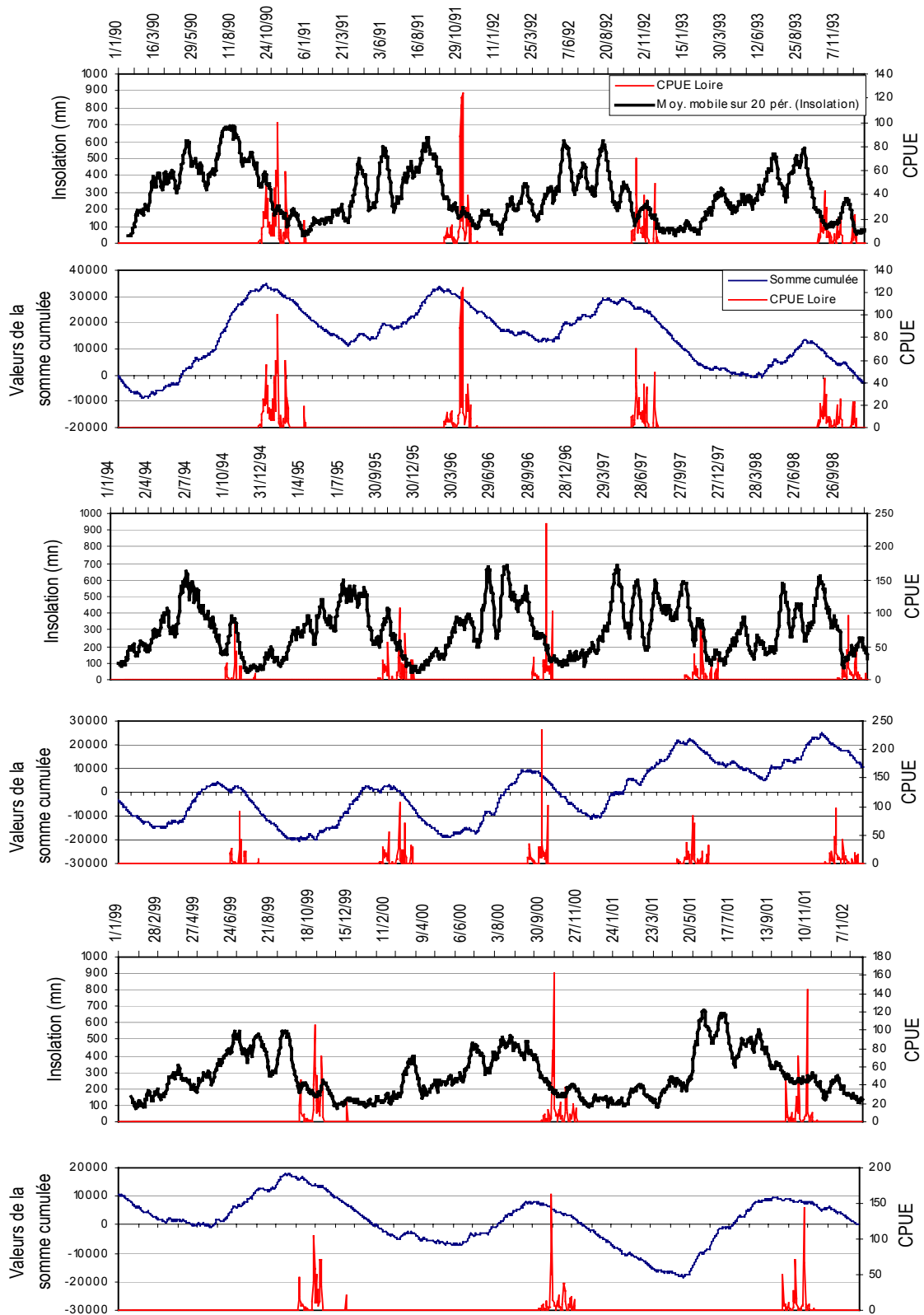


Figure 81 : Comparaisons entre l'évolution de l'insolation (sous forme de moyennes mobiles d'ordre 20, rapportées sur l'axe de gauche) et des CPUE sur la Loire (rapportées sur l'axe de droite). Les sommes cumulées ont été calculées pour chaque courbe d'insolation et sont représentées également avec les CPUE.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

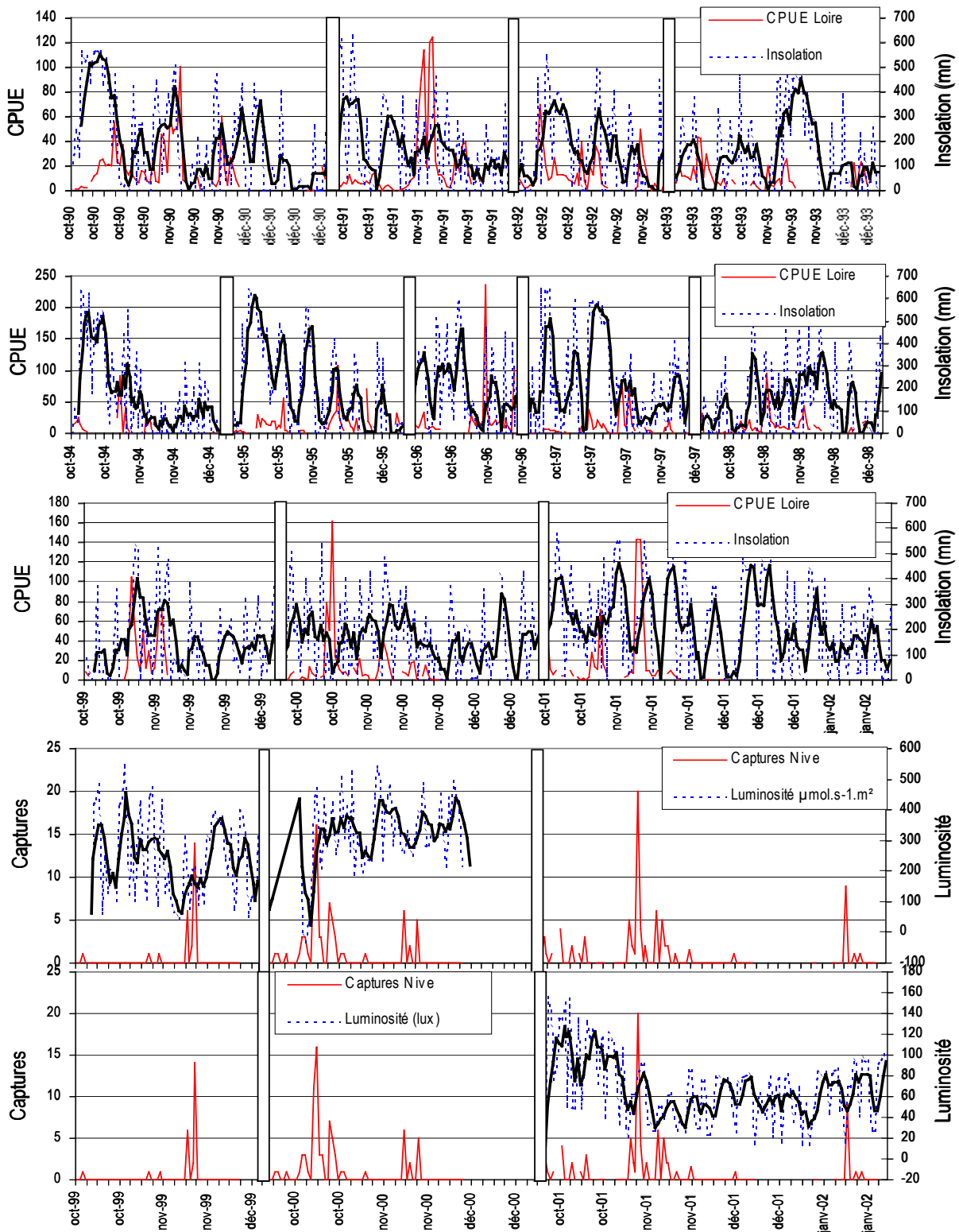


Figure 82 : Evolutions des captures d'anguilles sur la Loire (nb ang./h) et sur la Nive (nb ang./24h) et des courbes de moyennes mobiles (ordre 4) pour l'insolation (minutes) et pour la luminosité. Pour ce dernier paramètre des appareils de mesures différents ont été utilisés, le premier donne des mesures en $\mu\text{mole.s}^{-1}.\text{m}^2$ et le second (pour la saison 2001-02) en lux. Le plus grand pic de captures sur la Nive en 2001 correspond en réalité à 436 anguilles.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

A l'échelle de la saison (Figure 82), on observe que souvent les dévalaisons importantes d'anguilles ont lieu les jours où l'insolation est très faible, notamment en 1991, 1996, 1998, 2000 et 2001 sur la Loire et en 2000 et 2001 et sur la Nive. Pour certaines années (1990 et 1999 sur la Loire) les pics de dévalaisons d'anguilles semblent presque corrélés avec un jour de décalage aux pics d'insolation maximale. Toutefois, nous pouvons constater que les captures sont rares lorsque l'insolation dépasse les 400 minutes/jour. Ainsi, un tiers des CPUE les plus importantes (supérieures à 20 anguilles/heure) ont été réalisées les « jours » où l'insolation était la plus faible (Figure 83).

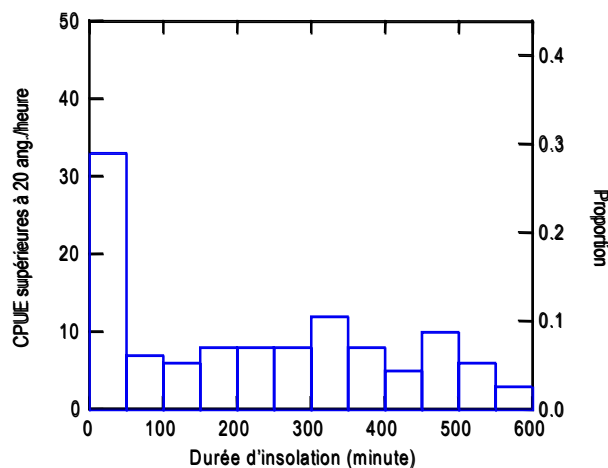


Figure 83 : Nombre de CPUE supérieures à 20 anguilles par heure de pêche, en fonction de la durée d'insolation.

5.3.3.4. Influence du débit

Parmi les facteurs censés avoir un effet sur la dévalaison des anguilles, le débit figure souvent en première place. La comparaison entre les deux sites est ici particulièrement intéressante car les débits sur la Nive et la Loire varient dans des gammes de valeur très différentes. Pour la Loire et sachant que les anguilles peuvent provenir de sites en amont, nous avons comparé non seulement les débits mesurés juste en amont de la pêcherie, mais également ceux mesurés sur des stations de jaugeage situées sur les affluents les plus importants (Figure 84).

Les débits ne présentent pas de tendance cyclique chaque année (Figure 85). Les variations au cours d'une année ne montrent pas de changement soudain comme c'était le cas pour les paramètres précédemment analysés. On constate cependant une nette variation inter annuelle.

A l'échelle de la saison, les variations de débits semblent très liées aux pics de migration d'avalaison, même s'ils ne sont pas statistiquement corrélés à ces derniers. Ceci est encore plus visible sur la Nive où les débits sont beaucoup moins importants et leurs variations moins « tamponnées » que sur la Loire (Figure 86). En 1994 et en 2000, des crues importantes ont eu lieu vers le milieu de la

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

season ce qui a entraîné un arrêt de la pêche sur la Loire. En effet, un débit trop important peut rendre les conditions de travail extrêmement difficiles et dangereuses. En 2000, sur la Nive, quelques captures ont été réalisées lors du deuxième pic de débit, même si la majorité des anguilles semble avoir déjà migré.

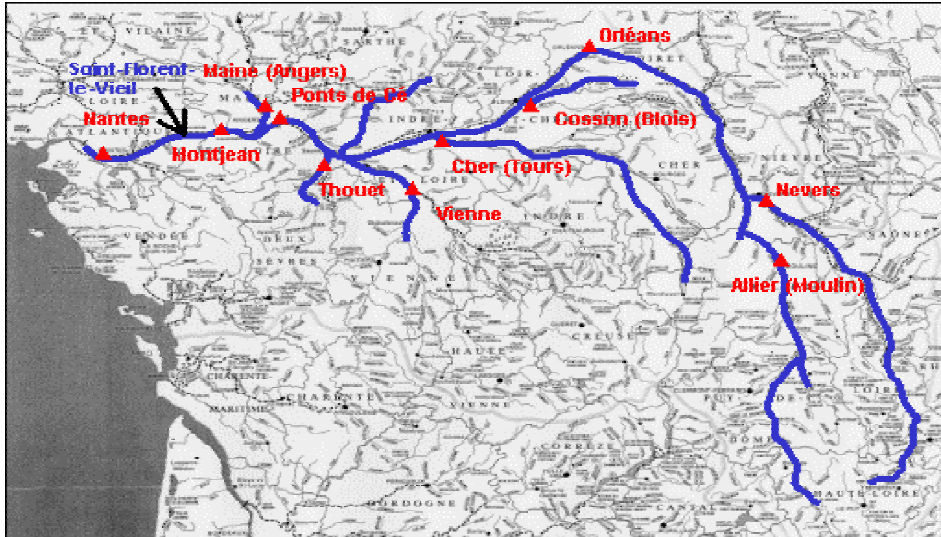


Figure 84 : Localisation des stations de jaugeage sur le bassin versant de la Loire.

La station de Montjean est la plus à l'aval et la plus proche de la pêcherie ; les débits mesurés à cette station correspondent donc à la résultante des variations des débits mesurés plus en amont. On observe ainsi une courbe dont les pics sont lissés et décalés vers la droite : les courbes de débits pour chaque station entre 1990 et 2001 sont données en Annexes, les stations sont triées par année de l'amont vers l'aval

En 1990, on observe trois grandes vagues de captures dont deux correspondent aux deux augmentations de débit visibles à Montjean (Figure 86). Le troisième pic de capture est légèrement décalé par rapport au débit et le premier ne peut être expliqué par les fluctuations de ce paramètre. Par ailleurs, aucune augmentation de débit n'a eu lieu durant les deux mois précédant le début de la saison de pêche. Les fluctuations des débits mesurés plus en amont sont quasiment identiques à celles de Montjean et aucune de ces courbes n'explique la première vague de migration (Annexes). En revanche, elles peuvent expliquer les petits pics de capture lorsque chaque vague de migration est décomposée : en effet, sur la Maine, un petit pic de CPUE correspond tout à fait à l'unique pic de débit vers le 31 octobre. De même sur la Vienne, les deux derniers petits pics coïncident avec les variations de débits.

En 1991, la quasi-totalité des dévalaisons a lieu autour du 30 octobre (Figure 86). Ce pic ne correspond à aucune variation de débit ; seule une légère augmentation est observée sur la Maine

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

(Annexes). Les autres pics sont bien moins importants mais peuvent tous être reliés aux variations de débits.

Les années 1992 et 1993 sont très similaires au niveau de l'évolution des pics de dévalaison (Figure 86). Or ces deux années le débit était relativement bas ce que l'on peut constater sur les courbes de sommes cumulées (Figure 85). Les courbes de débits sont plus « lisses » et l'on observe rarement de variations brutales, excepté à la fin de la saison. Au niveau des dévalaisons d'anguilles cela se traduit par une migration moins discontinue (avec un « bruit de fond ») c'est-à-dire des pics plus petits et moins espacés mais plus nombreux.

En 1993, la première vague de migration correspond très bien aux variations de débits sur la Maine et la Vienne (Annexes). Les pics sont quasi-simultanés. Cette année-là nous disposons de données supplémentaires correspondant aux débits sur le Cosson. Ces débits pourraient expliquer les dévalaisons constatées en milieu de saison au niveau de Saint-Florent-le-Vieil. Les débits de l'Allier (non-disponibles pour 1993) pourraient également expliquer ces pics.

En 1994, les jours de pêche ont été beaucoup moins importants, cependant les quelques captures correspondent bien aux variations de débits (Annexes).

En 1995 et 1996, les niveaux d'eau ont été très faibles et leurs variations au cours de la saison très peu marquées. Au niveau des CPUE, on observe quelques pics mais qui ne correspondent à aucune variation de débit, en particulier en 1996. Cette année-là, la quasi-totalité des captures a été réalisée au cours du pic du 11 novembre et seul le Cosson, petit affluent, montre une augmentation juste avant le pic (Annexes).

En 1997, le débit moyen reste faible mais les périodes d'augmentation importante correspondent bien à des vagues de migration, en particulier pour les dévalaisons des 10 et 15 novembre. Seule la première vague de migration n'est expliquée par aucune variation de débit, aussi bien sur l'axe principal que sur les sous bassins pour lesquels nous possédons les données (Annexes).

Les pics de dévalaison des années suivantes, de 1998 à 2001, correspondent très bien aux périodes d'augmentation de débit et de débit élevé.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

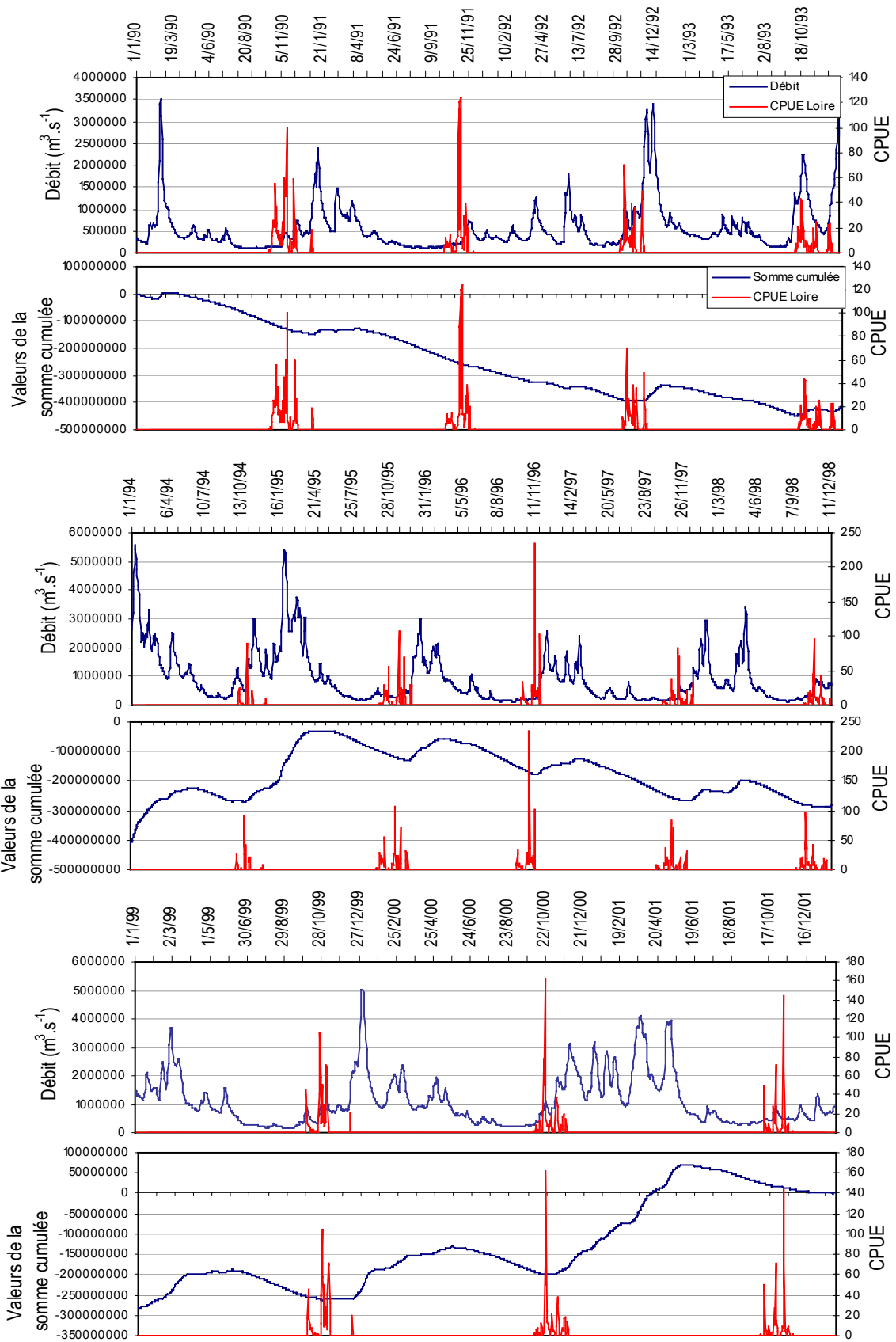


Figure 85 : Somme cumulée du débit (en $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) au niveau de la station de Montjean et CPUE sur la Loire entre les années 1990 et 2001.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

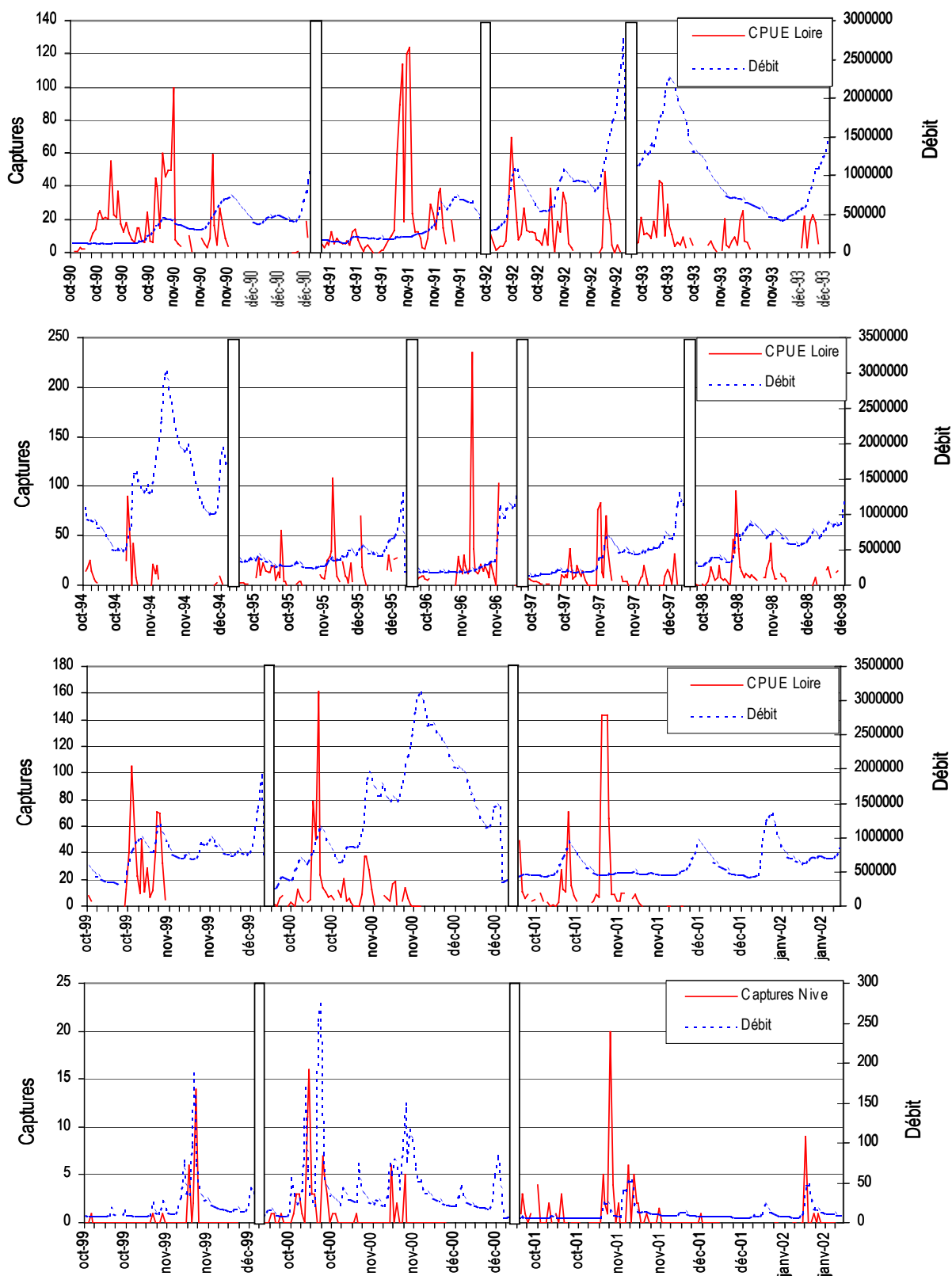


Figure 86 : Evolutions des CPUE (ang./h) sur la Loire, des captures d'anguilles sur la Nive et des débits (en $m^3.s^{-1}$). Le plus grand pic de captures sur la Nive en 2001 correspond en réalité à 436 anguilles.

Sur un petit bassin versant comme la Nive, les vagues de dévalaison correspondent exactement aux fluctuations de débit. En revanche, sur la Loire et compte tenu du niveau d'implantation, l'examen de l'évolution du débit au niveau du lieu de visualisation du phénomène de dévalaison (Montjean) ne suffit pas à expliquer chaque pic de migration, résultant de vagues de dévalaison sur des sous bassins pouvant ne pas réagir au même moment. Sur un grand bassin versant comme la Loire, la prise en compte des variations de débit au niveau des affluents est très informative et l'on parvient souvent comme cela, à expliquer la plupart des pics de dévalaison reflétant ainsi « l'écoulement » des anguilles issues des différents cours d'eau.

5.3.3.5. Influence des précipitations

Les précipitations ne créent pas systématiquement d'importantes augmentations de débit selon le niveau d'imprégnation des sols. Les petites variations sur les sous bassins versants ou en amont sur l'axe principal ne seront pas toujours visibles, notamment à la station de Montjean ; c'est en ce sens que l'examen des précipitations par rapport aux pics de dévalaison peut être intéressant.

Jusqu'à présent, certains pics de dévalaison n'avaient pu être expliqués par le débit et c'est le cas de l'importante dévalaison de l'année 1991. Or, on constate que ces deux pics très rapprochés correspondent précisément à deux épisodes de pluies (Figure 87). Il en est de même pour la première vague de migration de 1990. En 1996, année où l'on observe les dévalaisons les plus importantes, le pic survient au même moment que les fortes précipitations. Mais les plus fortes précipitations n'entraînent pas forcément les plus grosses dévalaisons. En effet, en 2001, le pic de migration le plus important est survenu un jour où il n'a plu que 3,4 mm.

De même sur la Nive et comme c'était le cas pour les débits, les pics de captures sont étroitement reliés aux précipitations. L'année 2000 a été particulièrement pluvieuse. On observe trois périodes de fortes précipitations (Figure 87). La majorité des anguilles a dévalé au cours du premier et du dernier épisode de pluie. Curieusement, seule une anguille a été capturée pendant le deuxième épisode alors que les précipitations étaient relativement importantes.

Le facteur précipitation permet d'expliquer la plupart des pics de dévalaison. Toutefois, les pluies ne sont pas toujours suivies de dévalaison et l'intensité de certaines dévalaisons (comme c'est le cas en 2001 sur la Loire) reste surprenante étant donné les faibles pluies à ce moment. Par ailleurs, de fortes pluies ne sont pas systématiquement suivies de pics de migration.

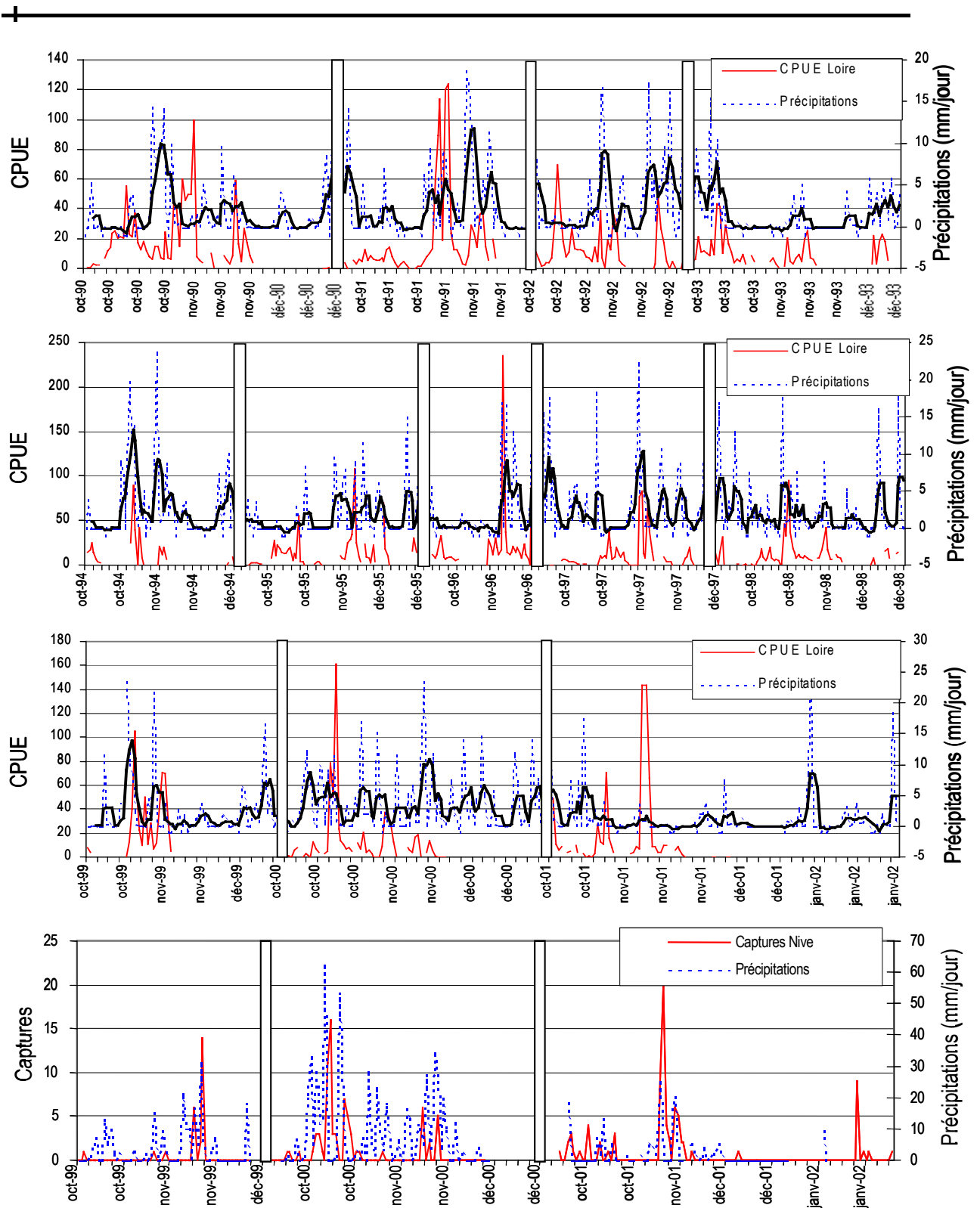


Figure 87 : Evolutions des captures sur la Loire (CPUE en ang./h) et sur la Nive (ang/24h) et des précipitations quotidiennes en (mm). Les courbes de précipitations sur la Loire ont été lissées par une moyenne mobile de période 4.⁹

⁹ Ce lissage n'a pas été effectué sur les données de la Nive car la série comporte des données manquantes.

5.3.4. Lien avec la conductivité

La conductivité est proportionnelle à la minéralisation (concentration en sels minéraux dissous totaux) de l'eau ; ce paramètre intéressant peut ainsi refléter des changements au niveau de la composition chimique du milieu. Examinons ses fluctuations en relation avec les dévalaisons à l'échelle annuelle et saisonnière.

La conductivité ne présente pas une tendance cyclique nette d'année en année car elle est très dépendante des épisodes pluvieux et des débits. La période de migration ne coïncide pas chaque année avec des périodes de conductivités équivalentes. A titre d'exemple, les saisons 1992 et 1993 correspondent à des périodes de faible conductivité par rapport au reste de l'année, tandis que les saisons 1990 et 1991 se sont déroulées à des périodes de plus forte conductivité (Figure 88). On peut donc conclure qu'il n'y a pas de conductivité seuil et que si la conductivité (ou plus exactement une des variables qu'elle reflète) est liée à la migration, c'est en terme de variation qu'elle agit.

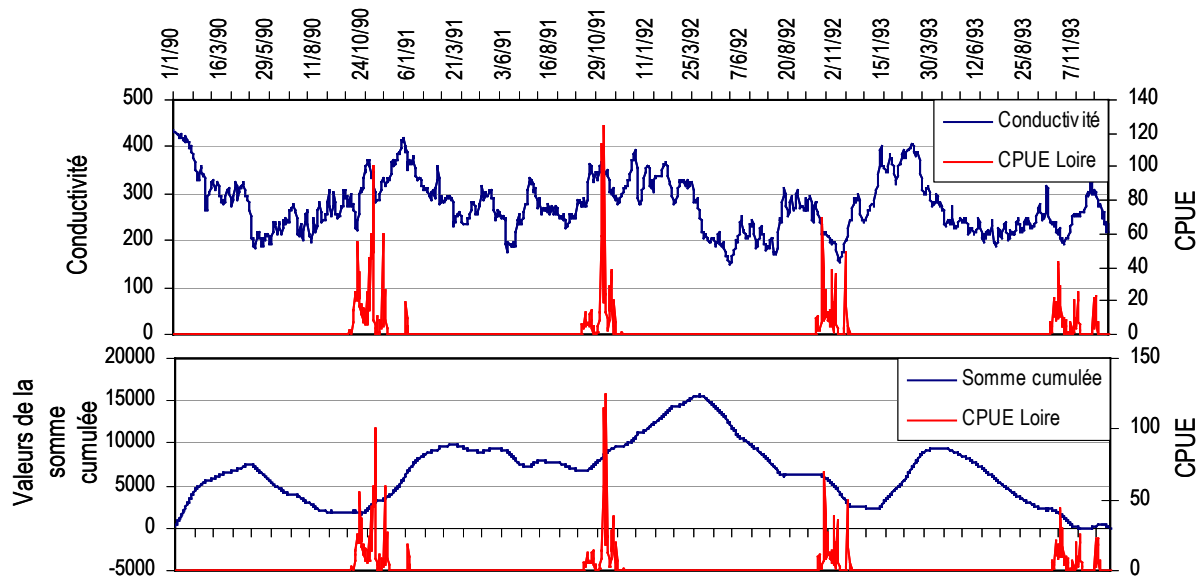


Figure 88 : Evolutions de la conductivité ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) et des CPUE (rapportées à l'axe de droite) sur la Loire entre 1990 et 1993. La courbe des sommes cumulées de la conductivité est figurée sur le graphique du bas.

A l'échelle de la saison, les dévalaisons correspondent souvent à des chutes de conductivité, c'est le cas en 1990, 1994, 1995 et 1997 sur la Loire (Figure 89). Sur la Nive la coïncidence est encore plus nette. Là encore, on n'observe aucun effet seuil, notamment en 1996 lorsque le pic de dévalaison a lieu

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

lorsque la conductivité est à son maximum. Ce paramètre diminue lorsque les précipitations sont importantes et c'est vraisemblablement la raison pour laquelle, on observe généralement un lien entre les chutes de conductivité et les pics de migration.

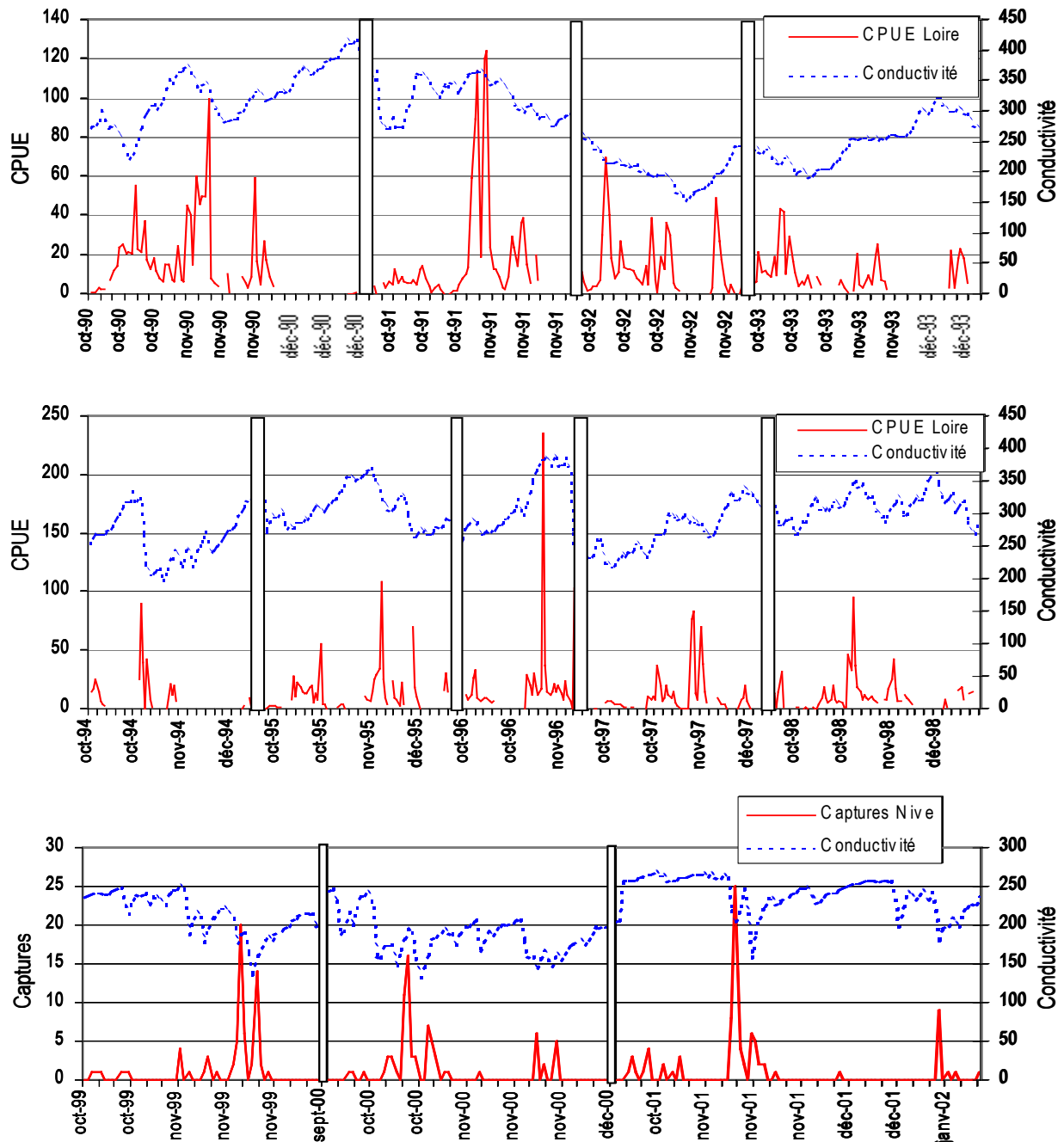


Figure 89 : Evolutions des captures et sur la Nive et de la conductivité ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) pour les saisons 1990 à 1998 sur la Loire et les saisons 1999 à début 2002 pour la Nive. Les années sont séparées par des rectangles blancs. La conductivité est rapportée sur l'axe de droite.

5.3.5. Influence de la turbidité

La turbidité correspond à une teneur en matières en suspension ; par conséquent ce paramètre traduit lui aussi (comme la conductivité) la composition chimique du milieu. Il rend compte également et surtout, de l'opacité de l'eau.

Les mesures de ce paramètre ont été effectuées sur la Nive uniquement et les valeurs ne sont donc pas disponibles pour la Loire. La turbidité est très corrélée au débit ($R=0,66$: $p<0,01$) et même si là encore les variations ne sont pas statistiquement corrélées au nombre d'anguilles, le lien paraît évident (Figure 90). Chaque augmentation de la turbidité de l'eau correspond à un pic de captures. Les pics sont parfois un peu décalés, mais ce décalage peut être dû à la distance géographique entre le lieu de la mesure et le point de départ de l'anguille démarrant ou continuant sa dévalaison.

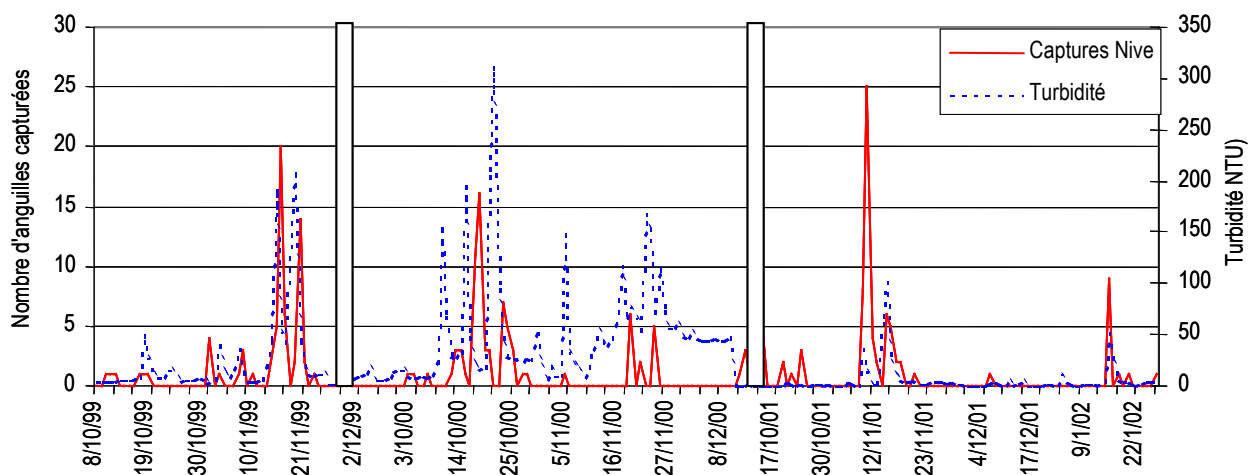


Figure 90 : Evolution des captures (dévalaison en ang./24h) et de la turbidité sur la Nive.

5.3.6. Influence du cycle lunaire et luminosité nocturne

Il a souvent été relaté dans la littérature (voir chapitre 2) que la nouvelle lune favorise les déplacements et les migrations catadromes d'anguilles. Or, nul n'est d'accord sur son mode d'action : si elle se manifeste *via* la luminosité nocturne ou si c'est le cycle lunaire en lui-même qui est en cause. Examinons tout d'abord la relation entre les dévalaisons et le cycle lunaire.

Une analyse de variance à un facteur indique que les CPUE, qui reflètent l'intensité des dévalaisons, sont plus importantes à la lune descendante et à la nouvelle lune ($p<0,01$) sur la Loire. Toutefois, les différences de moyennes bien que statistiquement significatives, ne sont pas très importantes et quelques dévalaisons surviennent également à la pleine lune et à la lune montante (Figure 91). Globalement, le facteur cycle lunaire n'explique que 3% de la variabilité totale des CPUE (intensité

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

d'avalaison). Sur la Nive l'analyse de variance n'est pas significative : les moyennes des captures ne sont pas significativement différentes selon la phase de la lune.

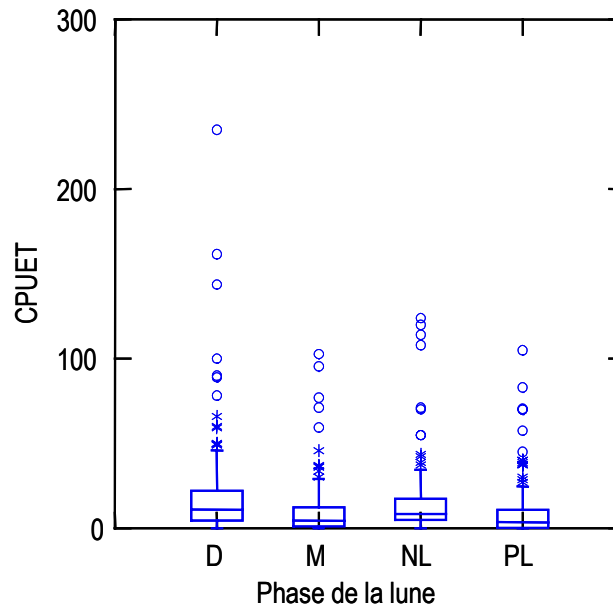


Figure 91 : Représentation en box plots des CPUE (intensité de la dévalaison en ang/h) sur la Loire en fonction des phases de la lune (correspondant à 7 jours répartis autour de la date de la pleine lune par exemple).

Pour tester l'effet « lumière » plutôt qu'un effet du simple cycle lunaire et en l'absence de mesure de la luminosité nocturne, nous avons examiné l'évolution de l'intensité des dévalaisons par année par rapport au phases de la lune et à l'insolation (Figure 92). « L'effet lune » est plus net et on constate que les pics correspondent souvent à des périodes de nouvelle lune. Ainsi, en 1990 et 1991 la première vague de migration apparaît à la nouvelle lune. En 1993, les trois vagues de captures correspondent aux trois nouvelles lunes. Enfin, en 1995 et 1996 les dévalaisons sont maximales à la nouvelle lune. La dévalaison maximale observée en 1996 semble résulter de la conjonction entre une période de nouvelle lune et une très faible insolation. On retrouve cette situation pour les pics de captures les plus importants en 1991, 2000 et 2001.

Certaines dévalaisons surviennent au moment de la pleine lune (en particulier les années 1992, 1997, 1999) mais ceci est le cas lorsque l'insolation est faible.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

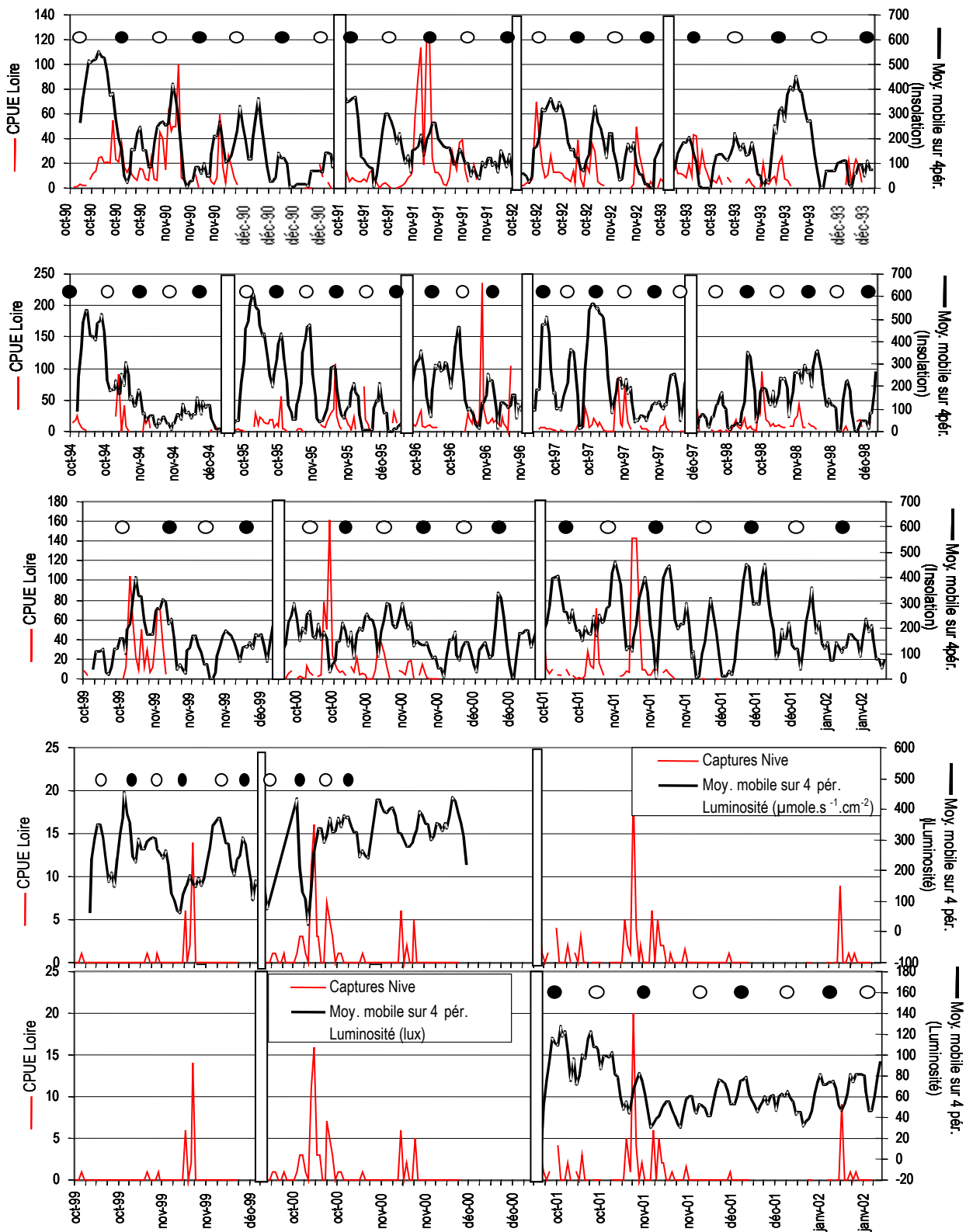


Figure 92 : Evolutions des dévalaisons d'anguilles sur la Loire (en ang./h) et sur la Nive (ang./24h) et des courbes de moyennes mobiles (ordre 4) pour l'insolation (minutes) et pour la luminosité. Pour ce dernier paramètre des appareils de mesure différents ont été utilisés, le premier donne des mesures en $\mu\text{mole.s}^{-1}.\text{m}^2$ et le second (pour la saison 2001-02) en lux. Les pleines et nouvelles lunes sont symbolisées par les cercles noirs et blancs.

5.3.6.1. Conclusions sur l'influence des paramètres environnementaux sur le phénomène de dévalaison

- A l'échelle annuelle, les facteurs ayant une influence sur la période de dévalaison, (en dehors du fait que c'est à cette époque que les anguilles sont argentées) sont la température et la durée du jour.
- La température agit en terme de variations, il n'y a pas d'effet seuil ou de température préférentielle de dévalaison. Les anguilles dévalent à la période où ce paramètre présente les plus grandes variations. C'est également la période où les jours raccourcissent.
- Il paraît peu probable que la pression atmosphérique ait une influence directe sur la migration car ses fluctuations sont très importantes, particulièrement à cette période de l'année. En tous les cas, son effet n'a pu être constaté au travers des données dont nous disposons.
- A l'échelle de la saison, les captures varient en fonction de la luminosité (lune) ; il s'agit là vraisemblablement d'un facteur inhibant la migration. Les nuits très noires vont au contraire favoriser la dévalaison.

Les paramètres les plus liés aux pics de migration sont le débit, les précipitations, la turbidité et la conductivité. Ceci est particulièrement visible sur les données de la Nive. Sur la Loire, les fluctuations du débit et de la conductivité sont beaucoup moins nettes étant donné la taille du bassin versant. L'effet direct de ces paramètres sur la dévalaison est masqué par le fait que la localisation initiale des anguilles n'est pas connue. Toutefois, l'examen de l'évolution des débits de quelques affluents de la Loire semble indiquer que ce paramètre joue très certainement un rôle au niveau de la dynamique de migration. Si le débit n'a pas forcément un rôle déclencheur il agit très certainement en tant que vecteur de migration sur le flux dévalant.

D'après l'ensemble des observations réalisées sur les données de la Loire, nous avons constaté qu'un facteur environnemental à lui seul ne permet pas d'expliquer tous les pics de dévalaisons. Il faut plusieurs paramètres pour expliquer l'intensité des dévalaisons : par exemple une période de nouvelle lune associée à des précipitations mêmes faibles vont entraîner une dévalaison importante. Il semblerait que certains paramètres doivent agir en synergie pour avoir une influence sur les anguilles. Toutefois, nous ne pouvons conclure pour le moment, car les d'observations ont été réalisées en un point fixe sans connaître la répartition géographique initiale des anguilles.

5.4. Comportement et migration à l'échelle individuelle et locale

Sur le bassin versant de la Nive, l'examen du comportement des anguilles radio-marquées permet de supprimer le décalage entre les variations des paramètres environnementaux et les départs en migration des anguilles. Grâce aux postes de surveillance fixes (récepteurs et enregistreurs) et au repérage manuel de chaque individu lors de ses déplacements, on peut observer précisément les mouvements migratoires des anguilles sachant leur localisation initiale.

5.4.1. La zone d'observation et les objectifs

Au total, pendant les trois années de suivi, nous avons pu observer le comportement de 74 anguilles radio-équipées en dévalaison. Toutes ont été lâchées aux abords de la centrale hydroélectrique d'Halsou, soit dans le canal d'amenée, soit au niveau de l'usine (Figure 93). Les deux premières années de l'étude, les anguilles radio-marquées ont été suivies jusqu'à leur arrivée en estuaire. La troisième année, le suivi en aval de l'usine a été plus ponctuel.

L'objectif de ce suivi, réalisé au niveau de la zone usine mais également sur une vingtaine de kilomètres, était de mieux comprendre le comportement des anguilles pendant leur migration et en fonction des facteurs environnementaux ; c'est-à-dire d'examiner, en relation avec les fluctuations des paramètres hydrologiques et climatiques :

- Le moment du démarrage de la dévalaison une fois l'anguille lâchée
- La persistance du phénomène
- Les rythmes de migration
- La coïncidence avec les dévalaisons d'anguilles « sauvages » non-équipées d'émetteur radio.

Le comportement des anguilles face à l'obstacle, que constitue l'usine hydroélectrique, a par ailleurs été analysé mais sera traité dans le chapitre 6.

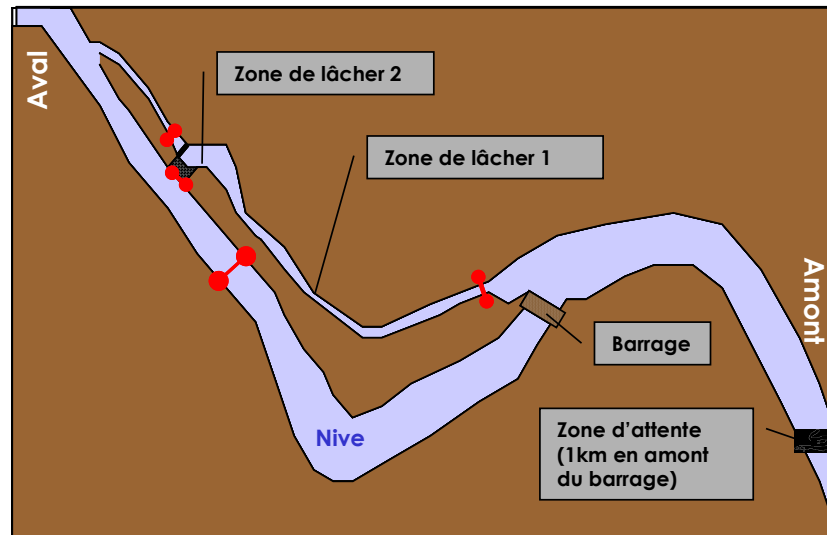


Figure 93 : Schéma du site représentant les antennes de surveillance (en rouge) et les points remarquables : les zones de lâcher des anguilles radio-marquées et la zone d'attente privilégiée de ces individus hors des périodes de migration.

5.4.2. Comportement général de la fraction de population dévalante : une migration par étapes

Après leur lâcher dans le canal d'aménée (celui-ci était généralement effectué en fin d'après-midi), plus de la moitié des anguilles (40 sur 74) ont remonté le canal de l'usine jusqu'à un secteur amont connu pour être une zone privilégiée par les pêcheurs amateurs (Zone d'attente sur la Figure 93). Puis après avoir passé l'usine, globalement tous les individus ont eu le même comportement : des mouvements vers l'aval au même moment indépendants du jour du lâcher et des haltes systématiques le jour le plus souvent dans les mêmes sites, sauf cas exceptionnels de forte turbidité et de faible luminosité le jour. Les périodes d'arrêts pouvaient se prolonger au-delà d'une journée, le maximum ayant été de 62 jours (Figure 94). Les marques radio étant munies d'un système de détection de mouvement, nous avons pu constater que pendant ces haltes, les anguilles restaient, le plus souvent, totalement immobiles pendant plus de 48 heures ce qui dans les premiers temps laissait supposer qu'elles étaient mortes. De même que la zone amont occupée par les anguilles suite à leur lâcher était la même, les arrêts s'effectuaient très souvent aux mêmes endroits, quelle que soit l'anguille ou l'année (1999 à 2001) : il s'agissait de zones à faible courant correspondant à des méandres dans le cours d'eau, ces zones présentant vraisemblablement un faible hydrodynamisme, souvent ombragées, sous berge ou sous un pont.

Les départs vers l'aval d'anguilles radio-marquées correspondent bien aux pics de migration d'anguilles observées à travers les captures au piège de dévalaison, installé au niveau de l'usine

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

hydroélectrique (Figure 94). On visualise également sur les graphes que le départ en migration ne dépend pas du jour du lâcher : certaines dévalent dès leur lâcher tandis que d'autres attendent plusieurs semaines avant de migrer (Figure 94). Il ne semble donc pas y avoir de période de récupération pour l'anguille, suite à l'implantation de l'émetteur. Ces faits nous indiquent que l'implantation de l'émetteur n'a probablement pas ou peu influencé leur comportement migratoire.

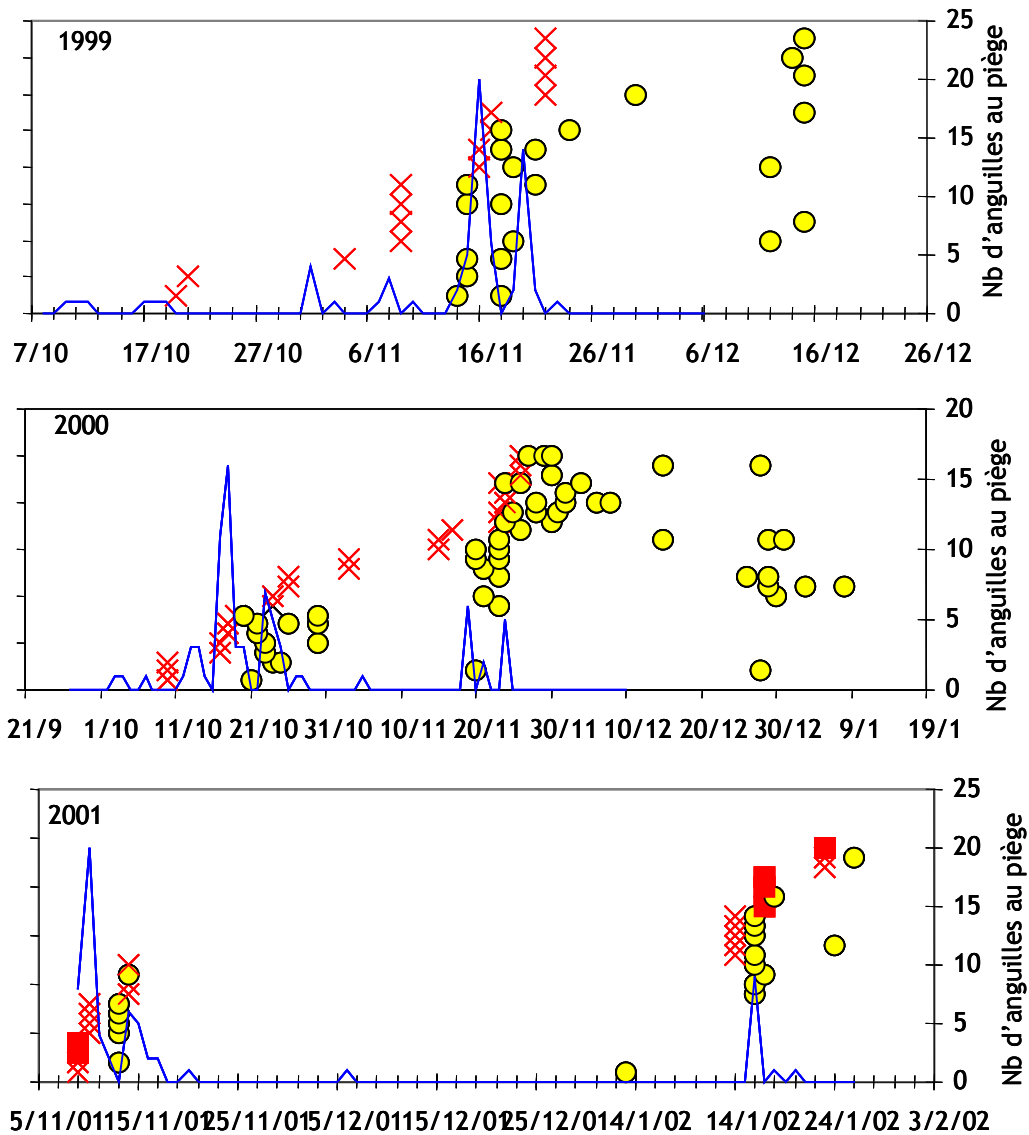


Figure 94 : Mouvements des anguilles radio-marquées par rapport aux dévalaisons d'anguilles visualisées à travers les captures au piège (courbes bleues). Les croix rouges représentent le jour du lâcher et les points jaunes, le départ en migration pour chaque anguille (réparties verticalement). Les carrés rouges indiquent que le lâcher et la dévalaison se sont produits le même jour.

5.4.3. Relation entre les mouvements de migration d'avalaison et les facteurs environnementaux à l'échelle locale

5.4.3.1. Lumière, turbidité, débit et cycle lunaire

Les arrêts de migration pendant la journée constituent la première indication de l'influence de facteurs externes sur la migration, en l'occurrence ici, vraisemblablement la lumière. Il s'agit d'un facteur important inhibant totalement la migration.

Les intervalles de temps pendant lesquels les anguilles ne présentent aucun mouvement sont matérialisés sous forme de zones grisées sur la Figure 95. On constate à nouveau de façon très claire le lien étroit entre les dévalaisons successives des individus radio-marqués et les pics de débit associés à ceux de turbidité. Les mouvements vers l'aval des anguilles se produisent lorsque les conditions de luminosité sont minimales, c'est-à-dire à la nouvelle lune et/ou pendant un pic de turbidité. Ainsi, en 1999, les deux intervalles de dévalaisons se sont produits à la lune montante et à la pleine lune (Figure 95), mais à ces deux périodes les paramètres turbidité et débit ont augmenté de façon importante (Figure 95A et D). Par ailleurs, le temps était nuageux, ce que l'on peut voir à travers l'évolution du rayonnement (mesuré la journée, Figure 95B). En 2001, la deuxième nouvelle lune de la saison (Figure 97C) ne coïncide pas avec un pic de débit/turbidité (Figure 97A et D) et aucune anguille n'a dévalé. On peut donc conclure que la luminosité a une influence prépondérante sur la dévalaison de l'anguille mais n'explique pas à elle seule les pics de dévalaison puisqu'une nouvelle lune ou une nuit couverte ne déclenche pas de pics de dévalaison, comme c'est le cas autour du 14 décembre 2001 (Figure 97C).

Durant les saisons de migration que nous avons suivies, les fenêtres de dévalaison s'étalent sur plusieurs jours : les départs en migration sont décalés de quelques jours selon les individus alors qu'initialement ces derniers étaient tous localisés dans la même zone. De plus, les fenêtres de migration sont plus larges que les pics très étroits de turbidité ou de débit : les départs ne se produisent pas forcément au sommet des pics (Figure 95 à Figure 97). Par conséquent, le facteur déclenchant le mouvement de l'anguille, une fois les conditions inhibitrices levées, est probablement lié aux variations environnementales à une micro-échelle spatiale.

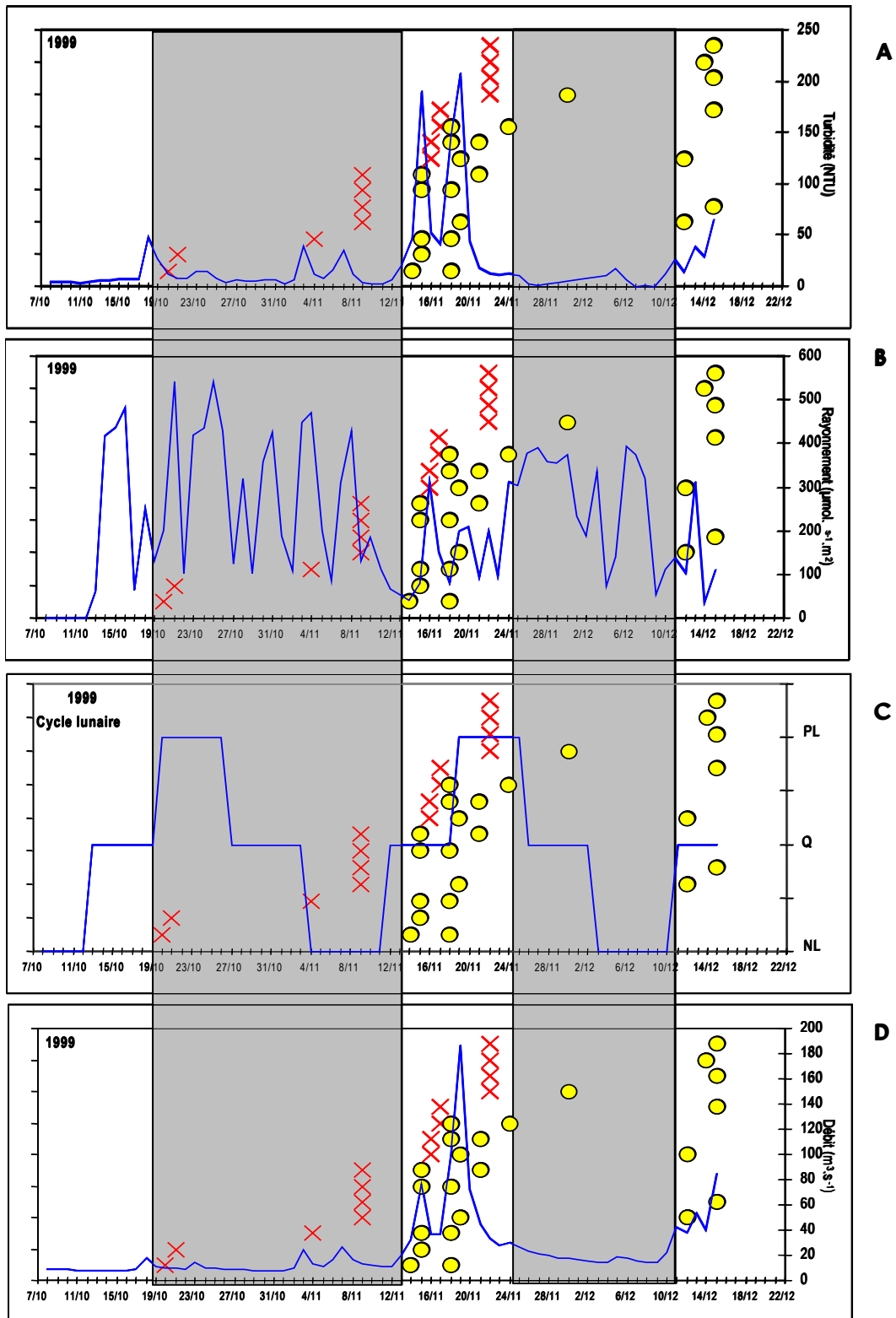


Figure 95 : Les lâchers (croix rouges) et les dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport aux conditions de luminosité (A : turbidité, B : rayonnement et C : phase de la lune) et de débit (D) en 1999. Les rectangles grisés représentent les intervalles où la migration est inhibée.

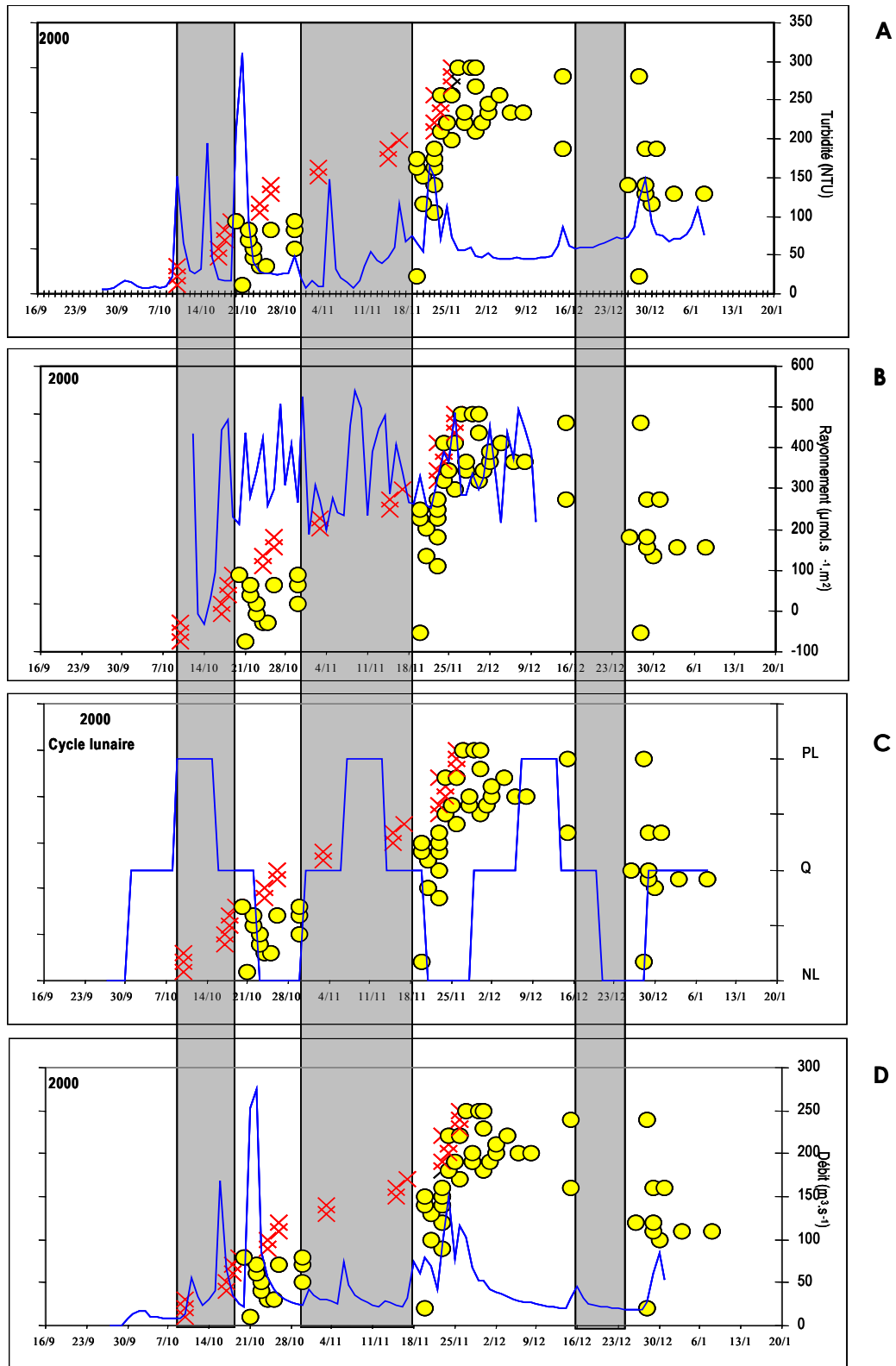


Figure 96 : Les lâchers (croix rouges) et les dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport aux conditions de luminosité (A : turbidité, B : rayonnement et C : phase de la lune) et de débit (D) en 2000. Les rectangles grisés représentent les intervalles où la migration semble être inhibée.

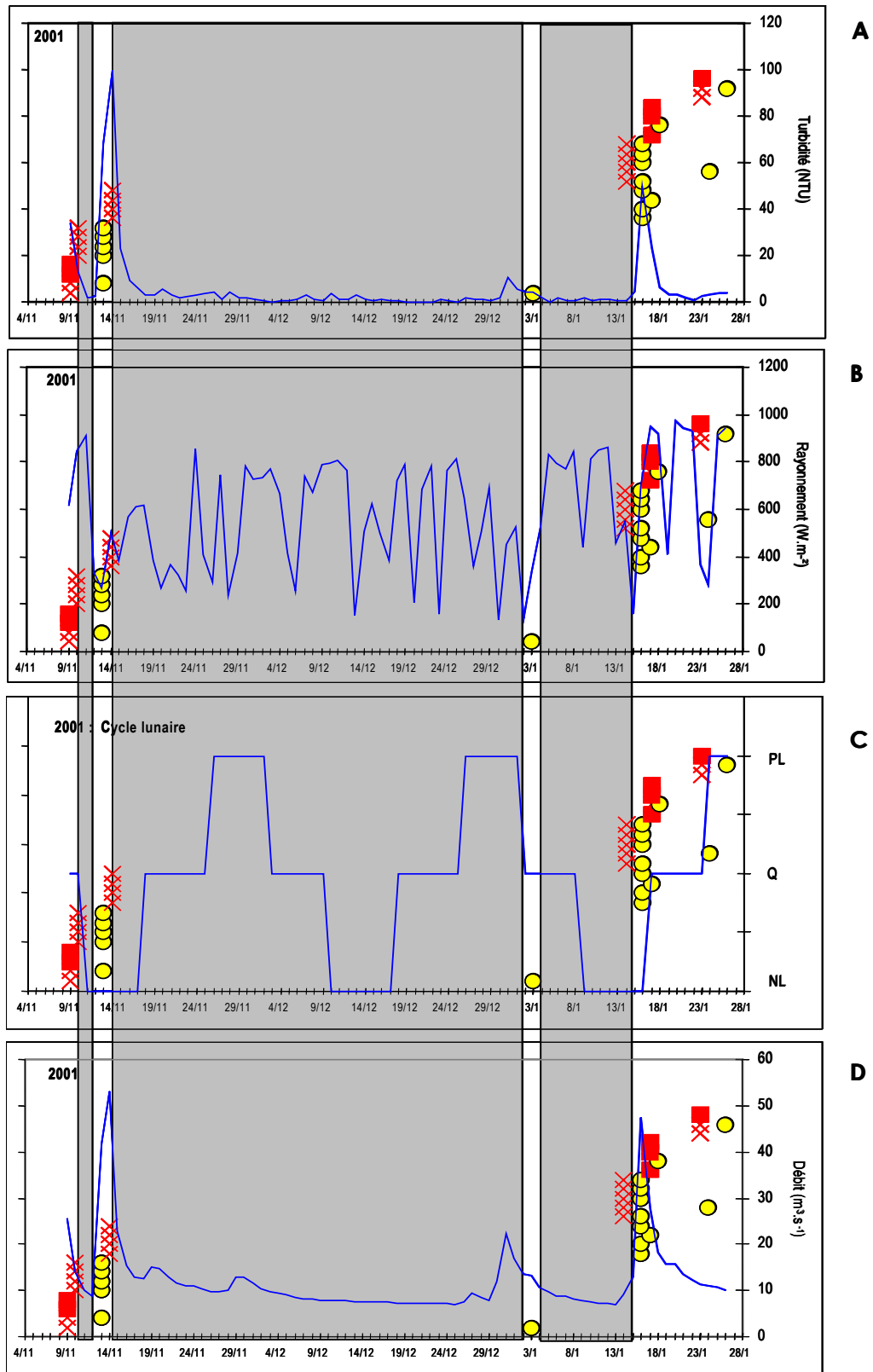


Figure 97 : Les lâchers (croix rouges) et les dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport aux conditions de luminosité (A : turbidité, B : rayonnement et C : phase de la lune) et de débit (D) en 2001. Les rectangles grisés représentent les intervalles où la migration semble être inhibée.

5.4.3.2. Conductivité

Chaque épisode de dévalaison survient après une chute de conductivité avec un passage d'environ 250 à 100-150 $\mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$ (Figure 98B, Figure 99B et Figure 100B). Si ce paramètre influence les mouvements des anguilles, c'est probablement au niveau du démarrage de chaque épisode de dévalaison car la conductivité fluctue de façon importante à l'intérieur d'un intervalle de migration.

5.4.3.3. Pression atmosphérique

Les fluctuations de la pression atmosphérique existantes pendant la période sont importantes, mais pas suffisantes à l'intérieur d'une fenêtre de dévalaison pour expliquer les départs successifs, notamment en 1999 (Figure 98A, Figure 99A et Figure 100A). L'évolution de ce facteur permet de distinguer grossièrement les périodes de mauvais temps, comme c'était le cas pour les courbes de rayonnement. Il n'y a pas de lien étroit entre une baisse de pression atmosphérique et des départs en migration. En 1999, les dévalaisons se produisent pendant les deux périodes de basses pressions atmosphériques, mais il s'agit en fait, comme nous l'avons vu précédemment, de périodes de faible luminosité et c'est vraisemblablement ce facteur luminosité plutôt que la pression de l'air qui va avoir une influence sur les mouvements des individus vers l'aval.

5.4.3.4. Température

Enfin, à cette échelle les variations de température ne sont pas suffisantes (ou pas perceptibles par les appareils de mesure) pour avoir un rôle dans le déclenchement des mouvements des anguilles.

5.4.3.5. Conclusions : influence des paramètres environnementaux sur les mouvements des anguilles

Le suivi des anguilles radio-marquées nous a permis de constater, là encore, que la luminosité joue un rôle très important si ce n'est dans le déclenchement du phénomène (une nouvelle lune ne suffit pas à déclencher des dévalaisons), dans sa persistance. Les premiers mouvements des anguilles pourraient être initialisés par une chute de conductivité et/ou une augmentation de la turbidité et du débit. Ce dernier aurait alors un effet de stimulus mécanique du phénomène de dévalaison.

Les dévalaisons s'effectuent donc à l'intérieur de **fenêtres environnementales** précises correspondant à des conditions de luminosité très faibles (lune noire et/ou mauvais temps, augmentation de la turbidité) associées à une élévation du débit/turbidité et suite à une diminution de la conductivité.

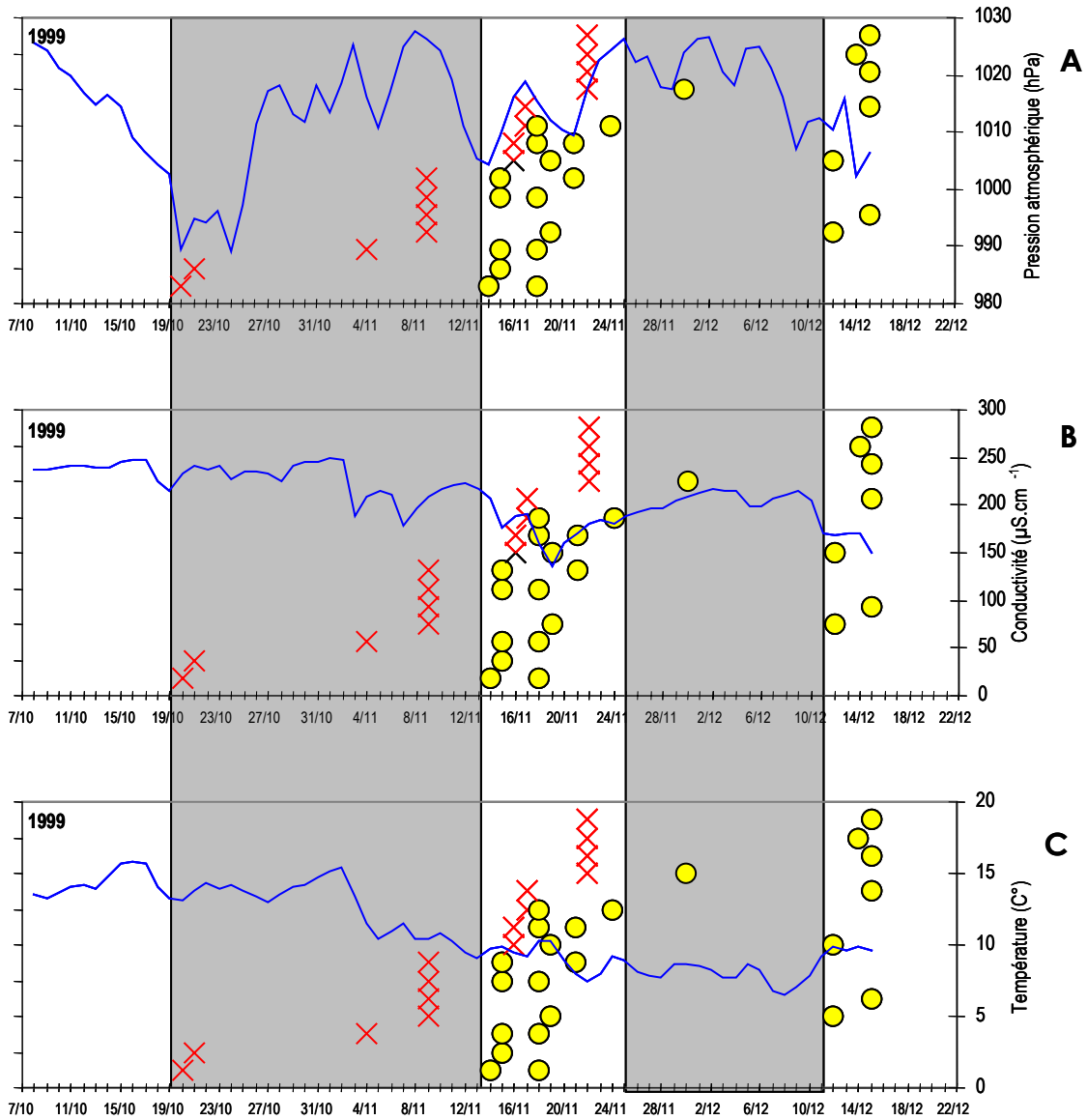


Figure 98 : Lâchers (croix rouges) et dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport à la pression atmosphérique (A), à la conductivité (B) et à la température (C). Les zones non-grisées correspondent aux fenêtres de dévalaison pour l'année 1999.

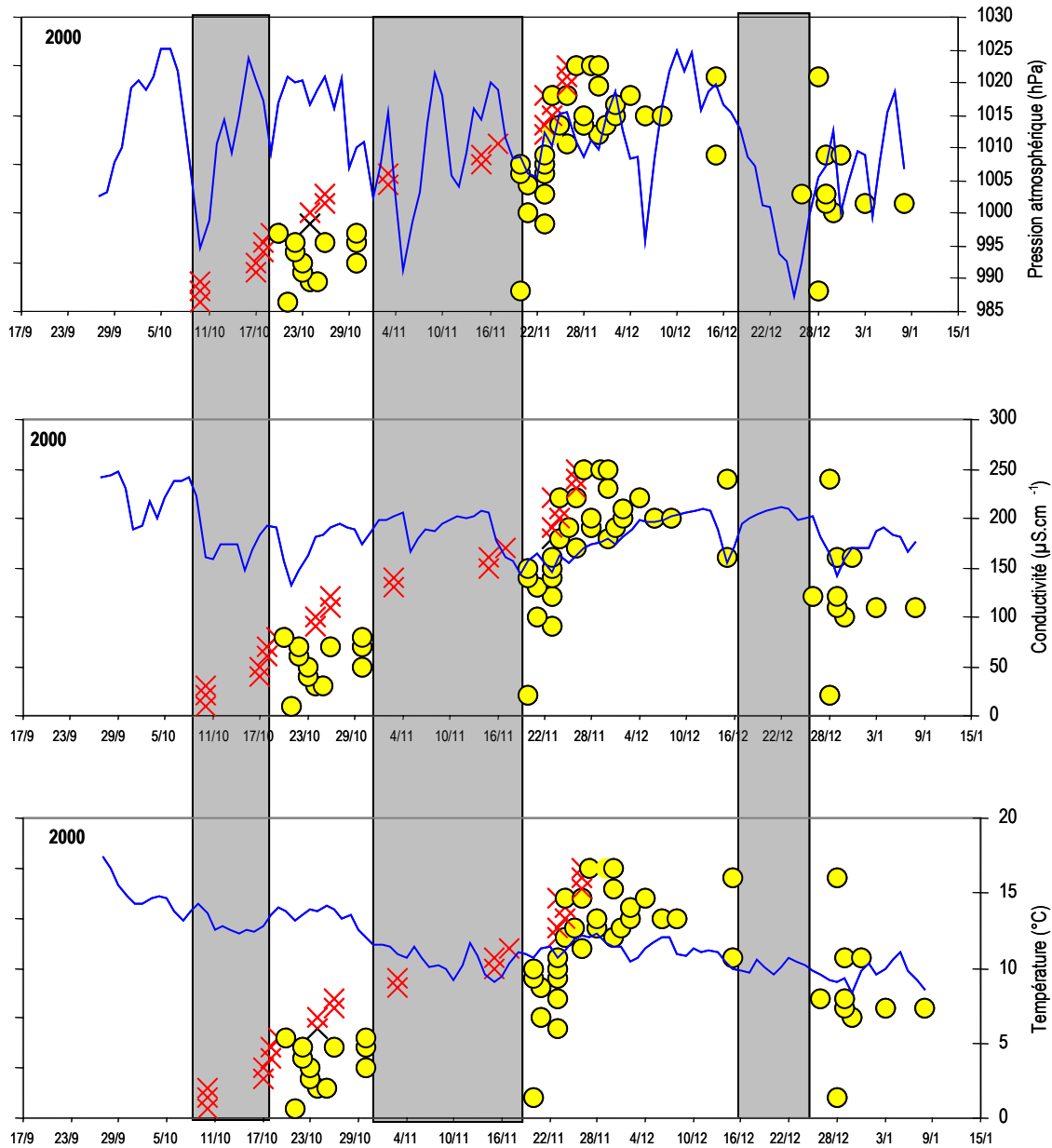


Figure 99 : Lâchers (croix rouges) et dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport à la pression atmosphérique (A), à la conductivité (B) et à la température (C). Les zones non-grisées correspondent aux fenêtres de dévalaison pour l'année 2000.

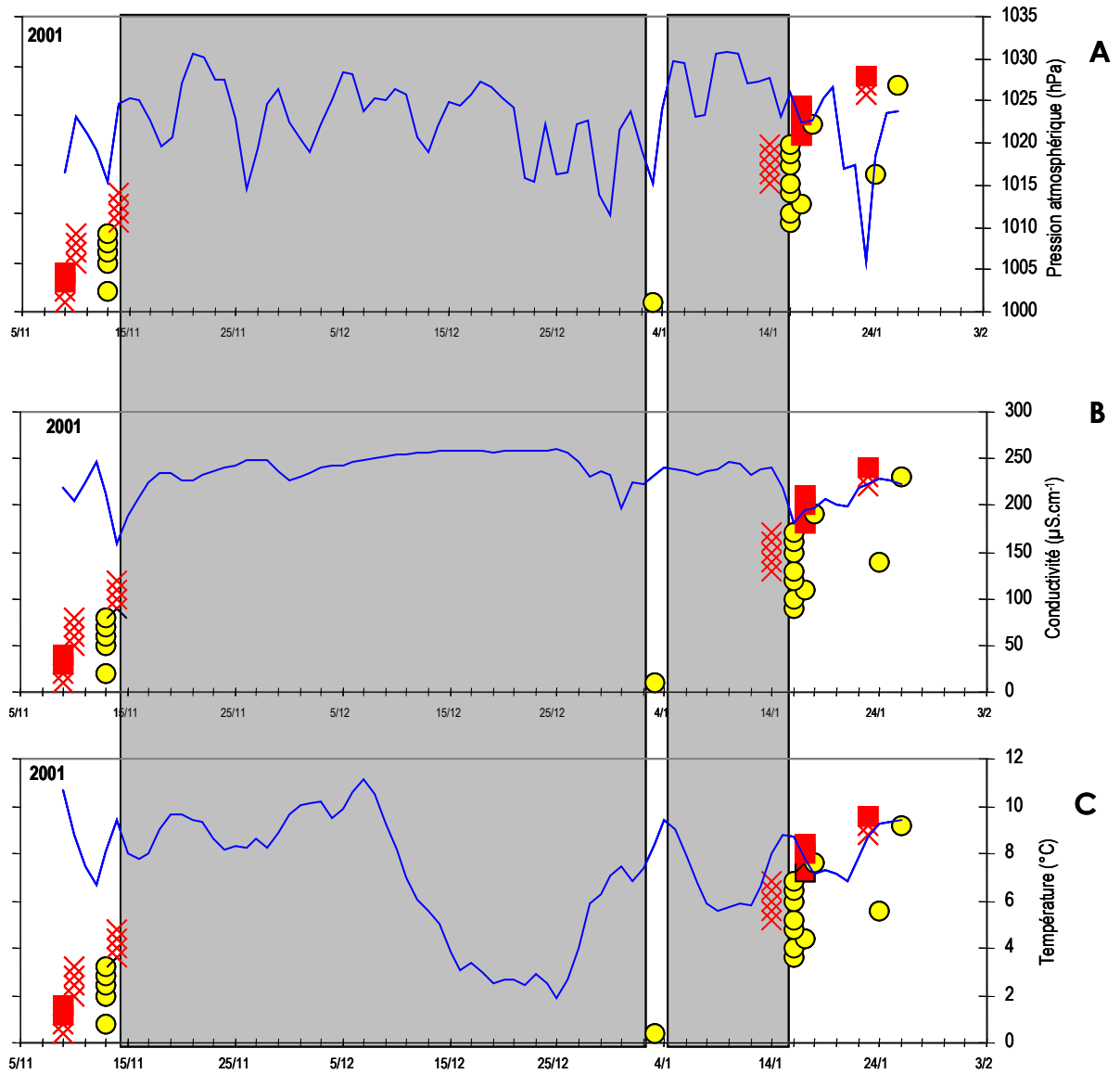


Figure 100 : Lâchers (croix rouges) et dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport à la pression atmosphérique (A), à la conductivité (B) et à la température (C). Les zones non-grisées correspondent aux fenêtres de dévalaison pour l'année 2001.

5.4.4. Les mouvements de migration d'avalaison à l'échelle de 24 heures

Pour tenter d'identifier plus finement la fenêtre environnementale de migration les mouvements de migration des anguilles vers l'aval, nous avons la possibilité d'examiner les comportements des anguilles radio-marquées à l'échelle horaire. Comme cela a été précisé au paragraphe 5.4.2 p. 206, les anguilles remontaient dans un premier temps le cours d'eau sur 2 km pour aller s'immobiliser dans un méandre (le même quelle que soit l'année) en amont de la zone d'étude, jusqu'à leur dévalaison. Les horaires de départ du site référence (l'usine hydroélectrique) au moment de leur mouvement vers l'aval, étaient enregistrés grâce aux antennes disposées aux abords de l'usine. Ces horaires correspondent donc approximativement à l'heure de départ vers une première étape dans leur migration vers la mer. Ceci nous permet de visualiser les conditions environnementales au moment des mouvements des individus argentées vers l'aval.

Les paramètres examinés seront, la température et la pression atmosphérique (enregistrements toutes les trois heures), la luminosité à travers les mesures de rayonnement et de turbidité (pas de temps de 4 minutes) et le débit (le relevé horaire pour l'année 2000). La conductivité ne sera pas examinée ici, car l'incertitude de temps entre le moment réel des premiers mouvements des anguilles et l'horaire de passage au niveau des antennes ne nous permet pas de conclure sur l'effet direct de la composition de l'eau sur les individus dévalants.

5.4.4.1. La température et la pression atmosphérique

Après examen des évolutions horaires de la pression atmosphérique et de la température de l'eau sur une journée, on constate que les variations de ces paramètres sont progressives et les mouvements des anguilles ne correspondent à aucune tendance particulière au niveau de ces paramètres. Seules les courbes horaires de la pression atmosphérique sont indiquées pour l'année 1999 (Figure 101).

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

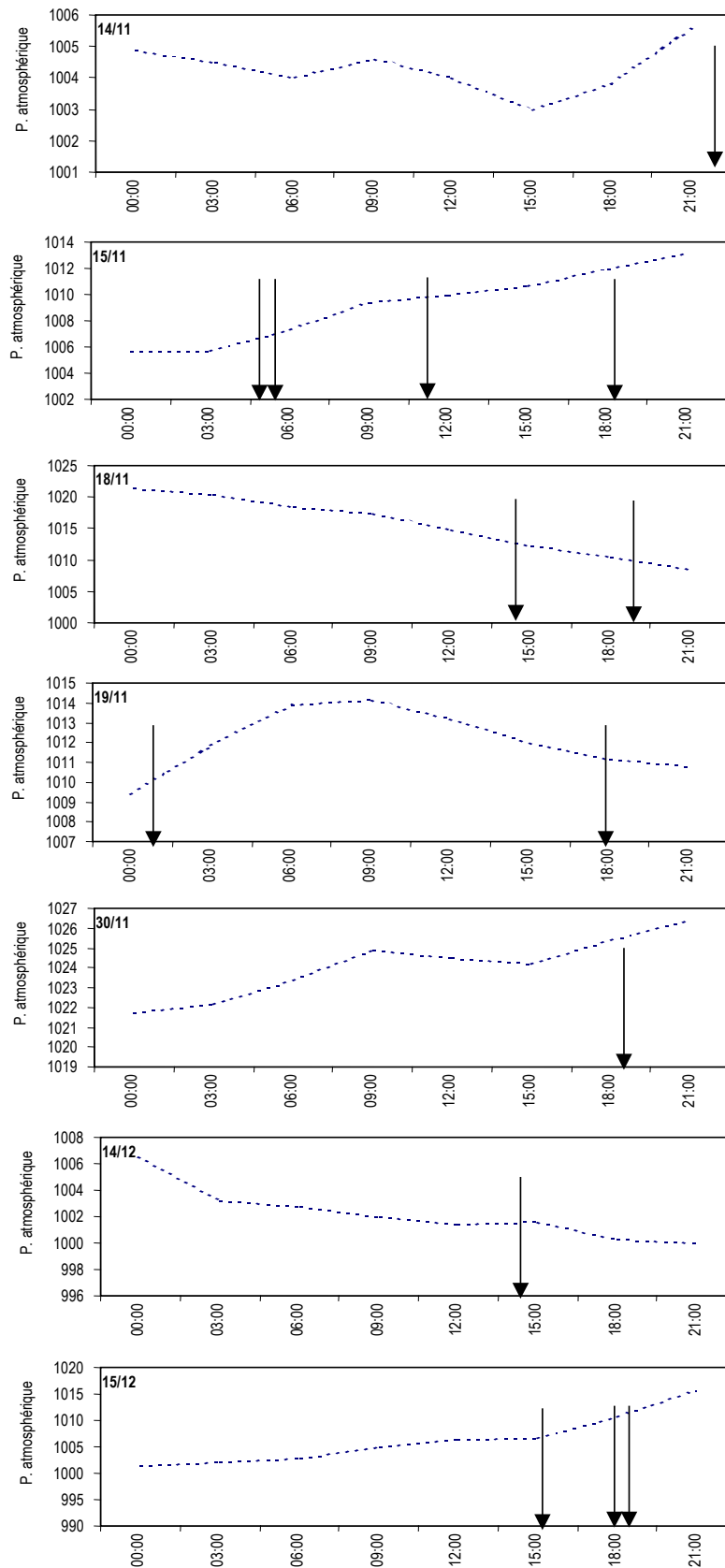


Figure 101 : Evolutions horaires de la pression atmosphérique (hPa) pour l'année 1999. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de mise en mouvement vers l'aval.

5.4.4.2. La luminosité : rayonnement et turbidité

Les courbes d'évolution du rayonnement permettent de visualiser très nettement le lever du jour et la tombée de la nuit. Elles présentent une forme en cloche plus ou moins bien marquée avec un maximum autour de midi et 13h (T.U.). Le rayonnement peut atteindre $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ ou $600 \text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ les jours de grand beau temps et reste inférieur à $500 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ ou $200 \text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ les jours pluvieux ou nuageux, durant la période de nos observations. Le jour se lève vers 8h et la luminosité commence à diminuer aux alentours de 16h. Sur les 47 départs en migration examinés, seuls 4 ont eu lieu pendant la journée (Figure 102, Figure 103, Figure 104 et Figure 105). La majorité des individus dévale à la tombée de la nuit et non pas en pleine nuit. Ceci est particulièrement visible durant les dévalaisons de l'année 2000 (Figure 103). Le paramètre luminosité apparaît encore à cette échelle comme un des facteurs importants agissant sur la mise en mouvement des anguilles argentées vers l'aval. Par ailleurs, les départs des individus en migration pendant la journée se sont produits lorsque la turbidité était élevée (supérieure à 300 NTU) et/ou le temps nuageux (rayonnement inférieur à $100 \text{W}\cdot\text{m}^{-2}$). Par exemple, le 15 novembre 1999 (Figure 102), une anguille est enregistrée à 12h en avalaison, mais ce jour là, la luminosité est plutôt faible (environ $300 \text{W}\cdot\text{m}^{-2}$) et surtout la turbidité est importante, particulièrement à cette heure de la journée (310 NTU).

En 2001, la turbidité reste très faible (inférieure à 10) pendant l'ensemble de la période de suivi (Figure 104 et Figure 105), cela se traduit par des mouvements vers l'aval plus tardifs dans la journée. Cette année là, la luminosité nocturne a été mesurée. L'appareil est saturé la journée et les pics visibles sur les Figure 104 et Figure 105 correspondent à l'aube et au crépuscule. Nous pouvons voir que les anguilles dévalent après le crépuscule.

5.4.4.3. Débit

Les courbes de débit horaire sont disponibles pour l'année 2000. Nous pouvons ainsi remarquer que les départs des anguilles ne sont pas forcément associés à une augmentation du débit. En effet, le 23 novembre (Figure 103), une augmentation importante du débit, de 50 à $175 \text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ a probablement favorisé la dévalaison de 4 individus après la tombée de la nuit, mais la majorité des anguilles dévale même lorsque le débit ne présente pas de variations importantes ou n'est pas obligatoirement élevé. Le 24 novembre, 3 anguilles (lâchées la veille) ont dévalé, cette fois pendant la décrue, toujours à la tombée de la nuit. Un débit élevé favorise la dévalaison et son maintien, mais il ne semble pas déclencher le départ en migration. Il semble plutôt jouer en tant que vecteur support de migration permettant à l'animal d'économiser son énergie.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

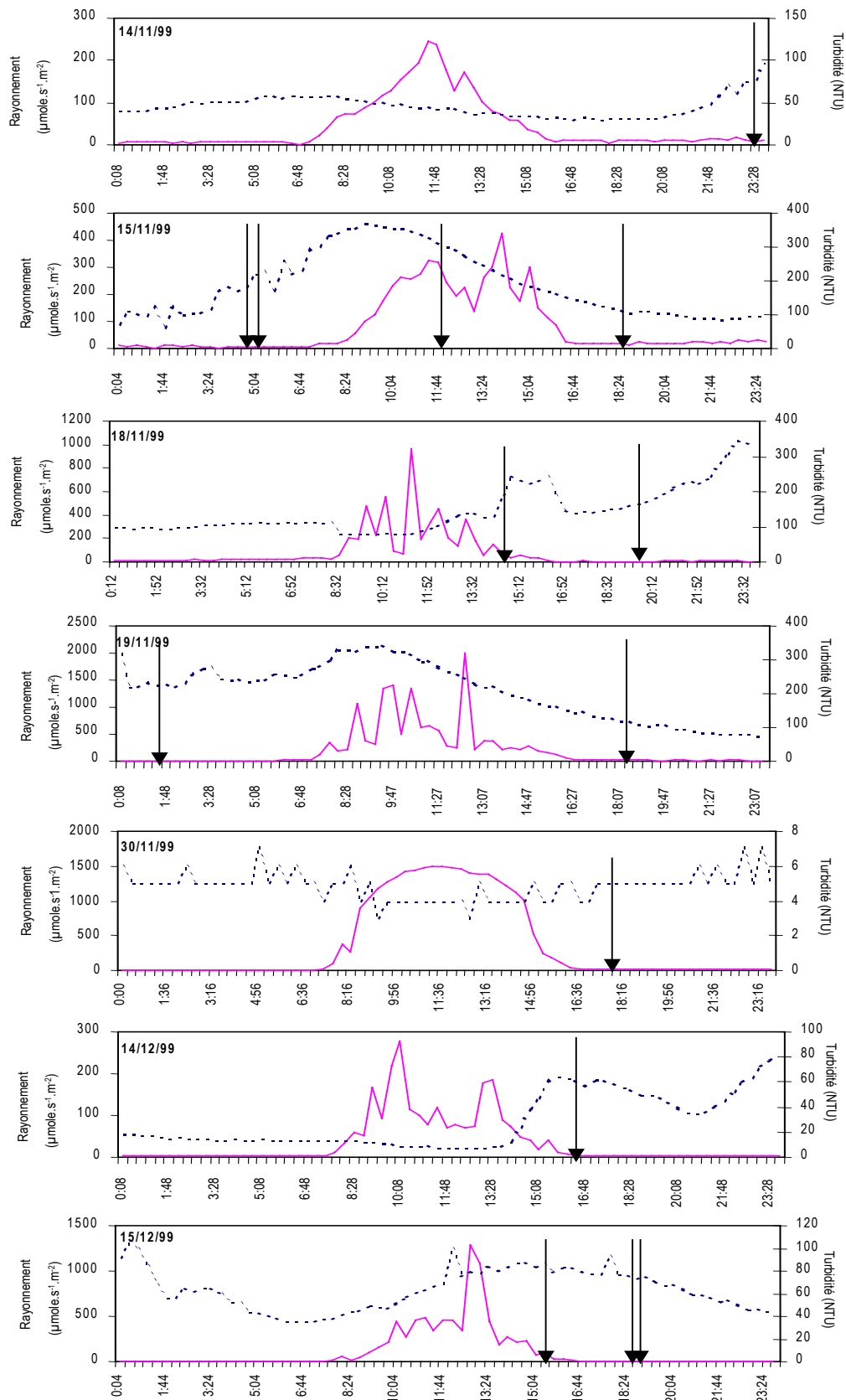


Figure 102 : Evolutions horaires de la turbidité (en pointillés) et du rayonnement (ligne continue) en 1999. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de départ en migration.

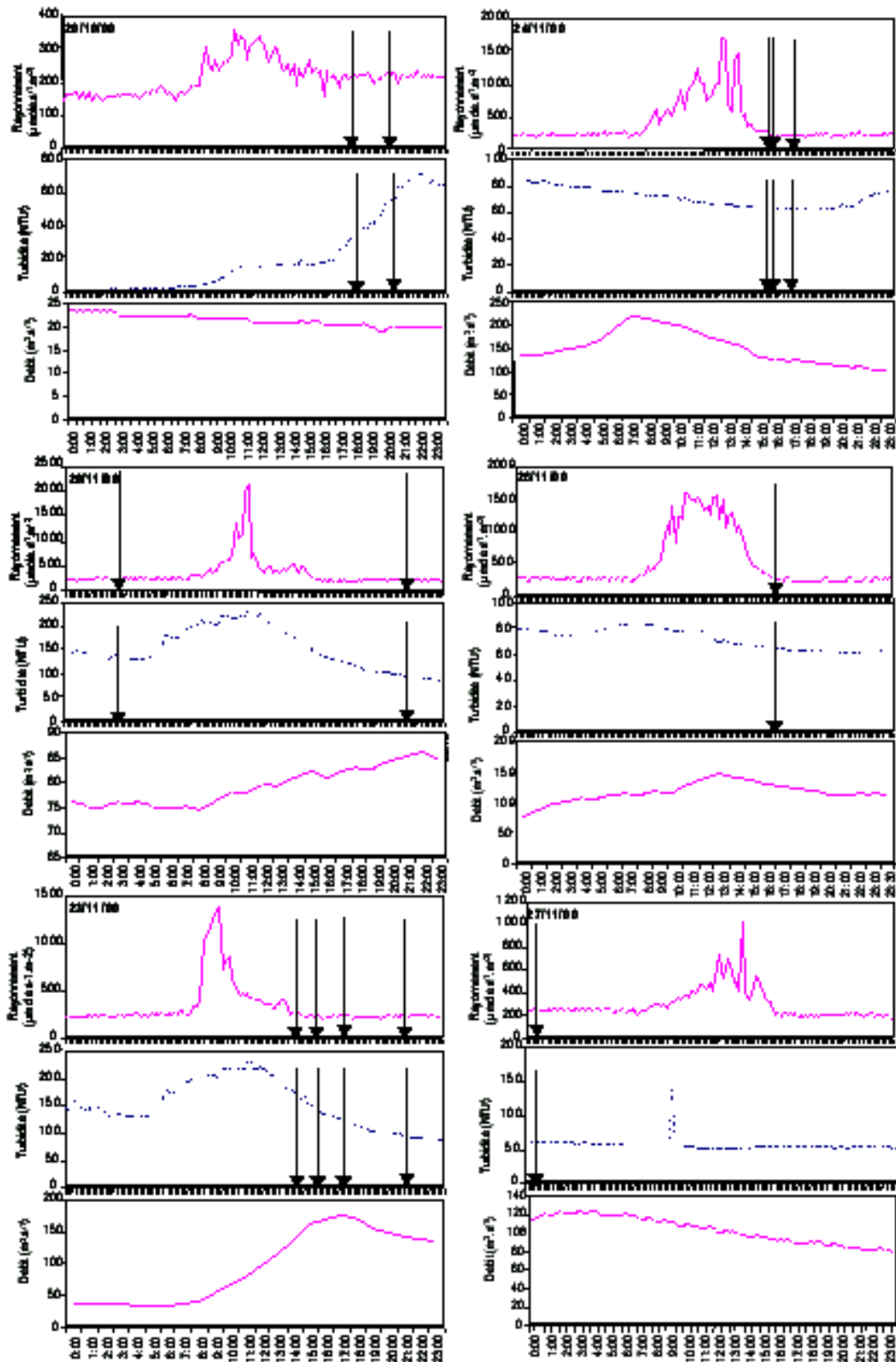


Figure 103 : Evolutions horaires de la turbidité, du rayonnement et du débit en 2000. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de mise en mouvement vers l'aval.

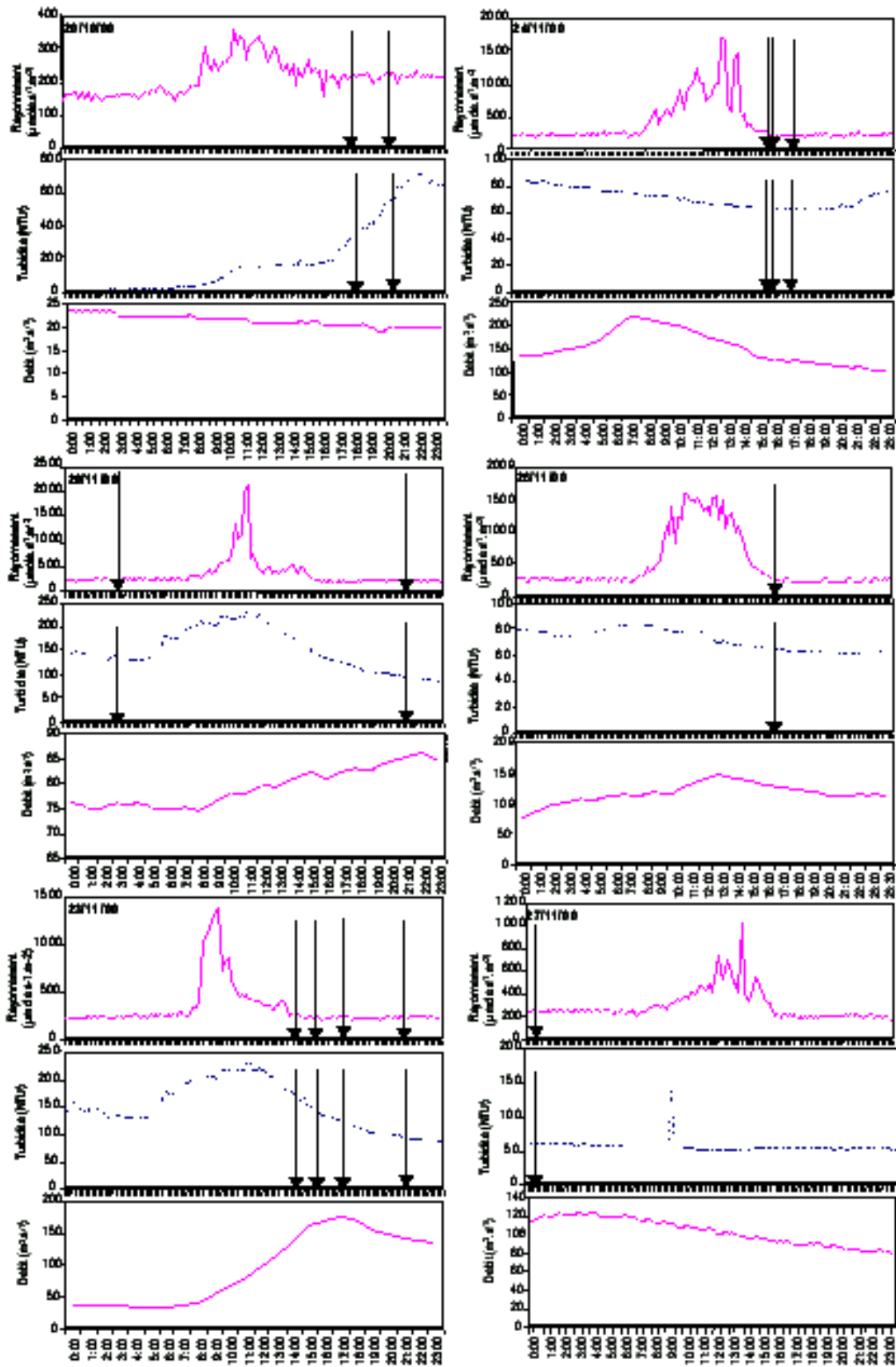


Figure 104 : Evolutions horaires de la turbidité, du rayonnement du jour et de la nuit 2001. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de mise en mouvement vers l'aval.

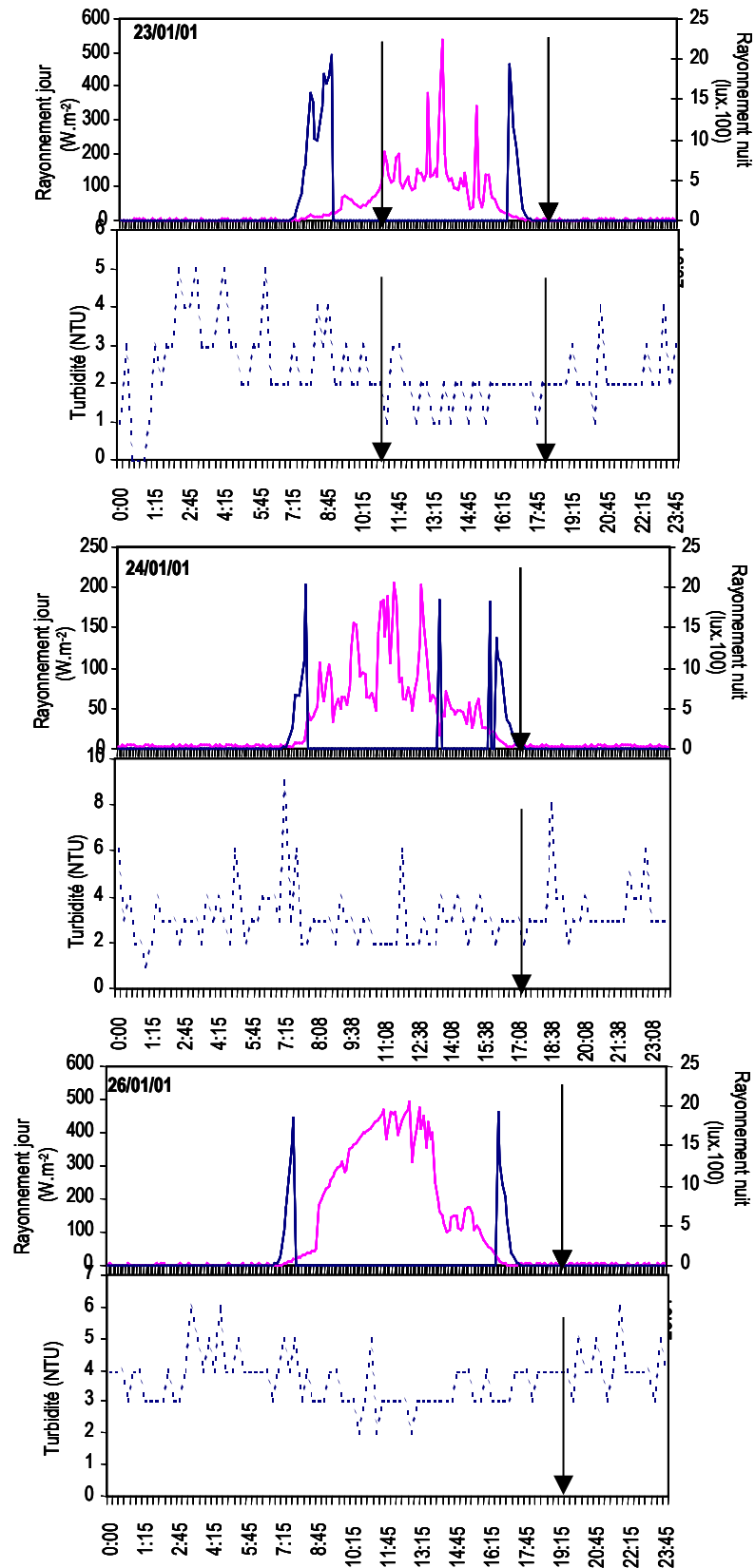


Figure 105 : Evolutions horaires de la turbidité, du rayonnement du jour et de la nuit 2001. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de mise en mouvement vers l'aval.

5.5. Comportement des anguilles en milieu confiné

Cette expérience a été initialement réalisée afin d'étudier la possibilité de développer un système permettant de prévoir les vagues de dévalaison à partir de la mesure de l'agitation d'anguilles maintenues en captivité dans un bassin (voir schéma expérimental Figure 72, p. 178).

L'objectif est tout d'abord de vérifier si les pics d'activité des anguilles en bassin correspondent effectivement dans le temps aux pics de dévalaison dans le cours d'eau (captures au piège). Dans un second temps et dans la mesure où l'agitation des anguilles en bacs résulte effectivement d'un « besoin » de dévaler, la comparaison avec l'évolution de certains facteurs environnementaux nous permettra de confirmer ou d'écarter leur influence. Le fait que ces expériences aient été réalisées sur des bassins alimentés en eau de la rivière et en eau de ville a permis de soustraire les individus à l'action physique et chimique directe de l'eau de la rivière.

5.5.1. Caractéristiques des lots d'anguilles analysés

Les deux lots d'anguilles testés la première année provenaient de deux sites différents. L'un était composé de 10 anguilles femelles issues du piégeage sur la Nive, le deuxième de 10 anguilles mâles argentées capturées dans le marais de Certes par piège de dévalaison, ceci afin de disposer de données le plus tôt possible sans devoir attendre le pic de dévalaison sur la Nive.

La deuxième année, les anguilles ont été capturées avant la saison de migration par pêche électrique. Des anguilles jaunes et argentées ont été placées dans les deux bacs, afin d'observer d'éventuelles différences dans les comportements en fonction du stade. Les caractéristiques des lots sont résumées dans le Tableau 30.

Le lot Nive-99 a été transféré à la station hydrobiologique INRA de Saint-Pée-sur-Nivelle, après la saison de dévalaison. Le dispositif expérimental était alors alimenté par l'eau de la Nivelle et le suivi a duré jusqu'à fin avril 2000.

A la fin de la durée de chaque expérience, les lots Nive-99 et Nive1-00 ont subi une infestation parasitaire par *Ichtyophthirius multifiliis* : ce parasite s'enkyste dans la peau de l'anguille, on voit apparaître alors une multitude de points blancs sur le corps des individus infestés qui ont tendance à se frotter sur le fond et les parois du bac. Pour ces lots, nous n'avons pris en compte que les périodes antérieures au début de l'infestation.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

Tableau 30 : Caractéristiques des lots d'anguilles maintenues en bac pour les mesures de comportement en milieu confiné.

Lot	Couverture du bac	Date de mise en bac	Date d'arrêt	Type de pêche	Effectif	Gamme de taille (Moyenne et écart-type)	Ecophase
Certes-99 (eau de rivière)	Semi-obscurité	11 novembre 1999	13 décembre 1999	Piège d'avalaison	10	390±15 (mâles)	Argenté
Nive-99 (eau de rivière)	Semi-obscurité	30 novembre 1999	27 juin 2000	Piège d'avalaison	10	696±54	Argenté
Nive1-00 (eau de rivière)	Découvert	29 septembre 2000	9 janvier 2001	Pêche électrique	10	606±69	7 argentées 3 jaunes
		24 octobre 2000		Piège avalaison	3	690-711	Argenté
Nive2-00 (eau de ville)	Semi-obscurité	29 septembre 2000	9 janvier 2001	Pêche électrique	10	587±51	6 argentées 4 jaunes
		24 octobre 2000		Piège avalaison	2	722-721	Argenté

5.5.2. Comportement global des anguilles dans les bassins

Lors des périodes d'activité, le comportement des anguilles a pu être visualisé grâce aux enregistrements vidéo effectués sur le lot Nive1-00. Lorsque les anguilles sont inactives, généralement pendant la journée (5.6.1.1) et certaines nuits, elles restent immobiles sous les abris (tuiles) placés au fond des bassins. Lors des périodes d'activité trois types de comportements ont été observés :

- Les individus tournent en rond dans le bac à des vitesses variables et en longeant les parois.
- Les individus essaient de rentrer dans le tuyau d'alimentation en eau des bacs. Ce comportement donne l'impression d'un besoin d'échappement du bac, les anguilles arrivant en général à sauter dans le jet d'eau, l'arrivée d'eau étant positionnée au-dessus de la surface.
- Les individus se maintiennent le museau hors de l'eau, pratiquement immobiles contre la paroi du bassin.

5.5.3. Relation entre l'activité dans les bacs et la dévalaison des anguilles

L'un de nos objectifs étant de mettre au point un système de prédiction du phénomène d'avalaison, nous avons comparé les périodes et intensité des captures d'anguilles réalisées au piège d'avalaison à l'activité horaire des anguilles placées dans les bassins seuls. Seuls les lots Certes-99, Nive1-00 et Nive2-00 ont pu être comparés (Figure 106), (plus aucune capture n'a été réalisée lorsque le lot Nive-99 a été mis en bac).

Les premiers pics d'activité correspondent à la mise en bac des individus stressés par les manipulations. Par la suite, pour les lots Certes-99 et Nive1-00, on constate la présence d'une activité élevée durant la période où a été effectuée la majorité des captures dans le piège et une activité très réduite dès qu'il n'y a plus de dévalaison révélées par les captures au piège.

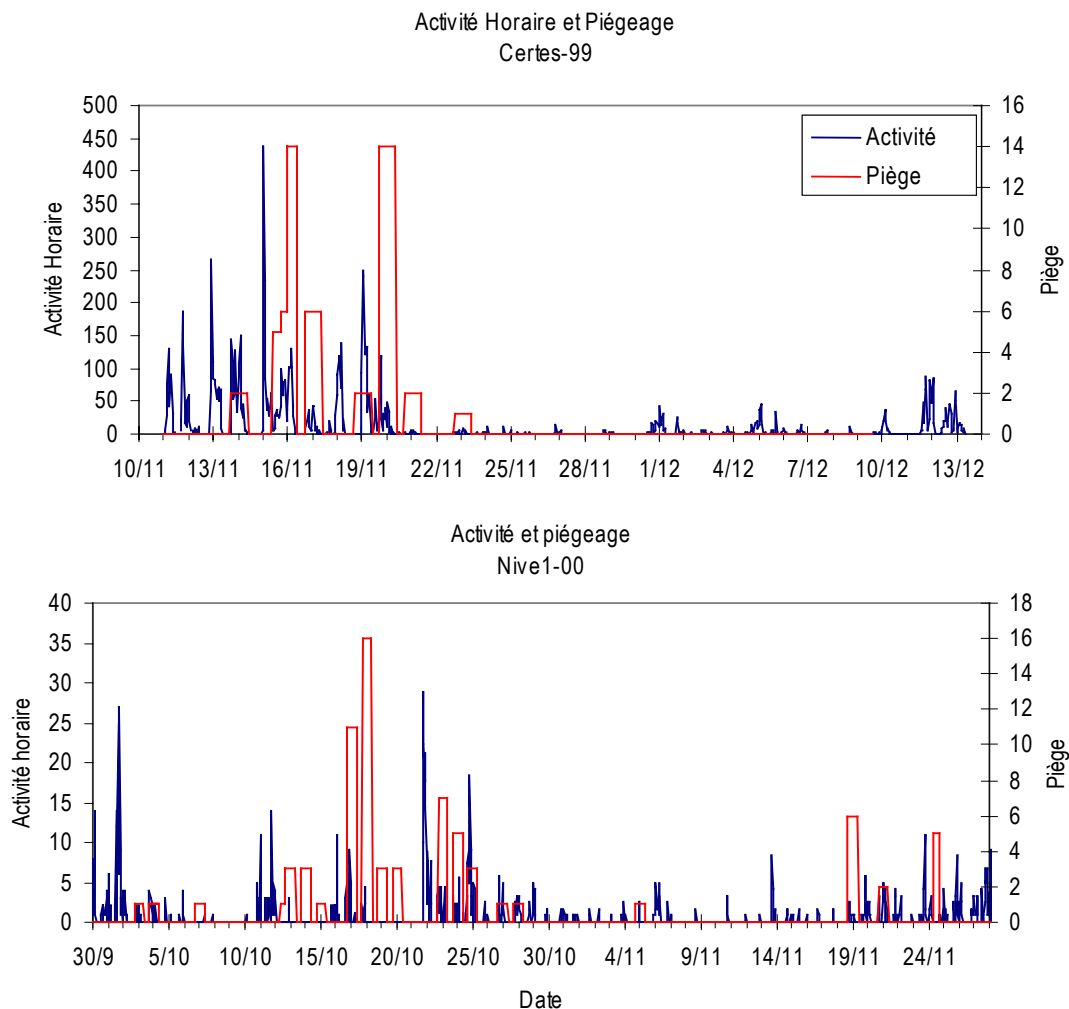


Figure 106 : Activité horaire des anguilles en relation avec le nombre d'anguilles capturées au piège.

5.5.4. Activité individuelle des anguilles en fonction de leur stade d'évolution

Lors de la première année de suivi de l'activité des anguilles, les lots étaient uniquement composés d'anguilles argentées capturées pendant leur dévalaison, un lot provenant du marais de Certes (33), l'autre de la Nive. Durant la deuxième campagne, nous avons cherché à savoir si des anguilles jaunes (stades FII) présentaient des rythmes d'activité similaires ou non aux anguilles argentées (stade FV). Ainsi, des anguilles jaunes ont donc été ajoutées à chaque lot.

Quelle que soit l'année ou le lot, on constate que l'activité totale par individu peut être très différente d'une anguille à l'autre (Figure 107), mais cette activité ne semble pas liée au stade de l'anguille : il n'y a aucune relation entre l'activité totale (nombre d'enregistrements) et la valeur de l'indice oculaire, ni avec la longueur de la nageoire pectorale. Dans le lot Nive1-00, c'est d'ailleurs une anguille au stade jaune qui totalise le plus d'enregistrements.

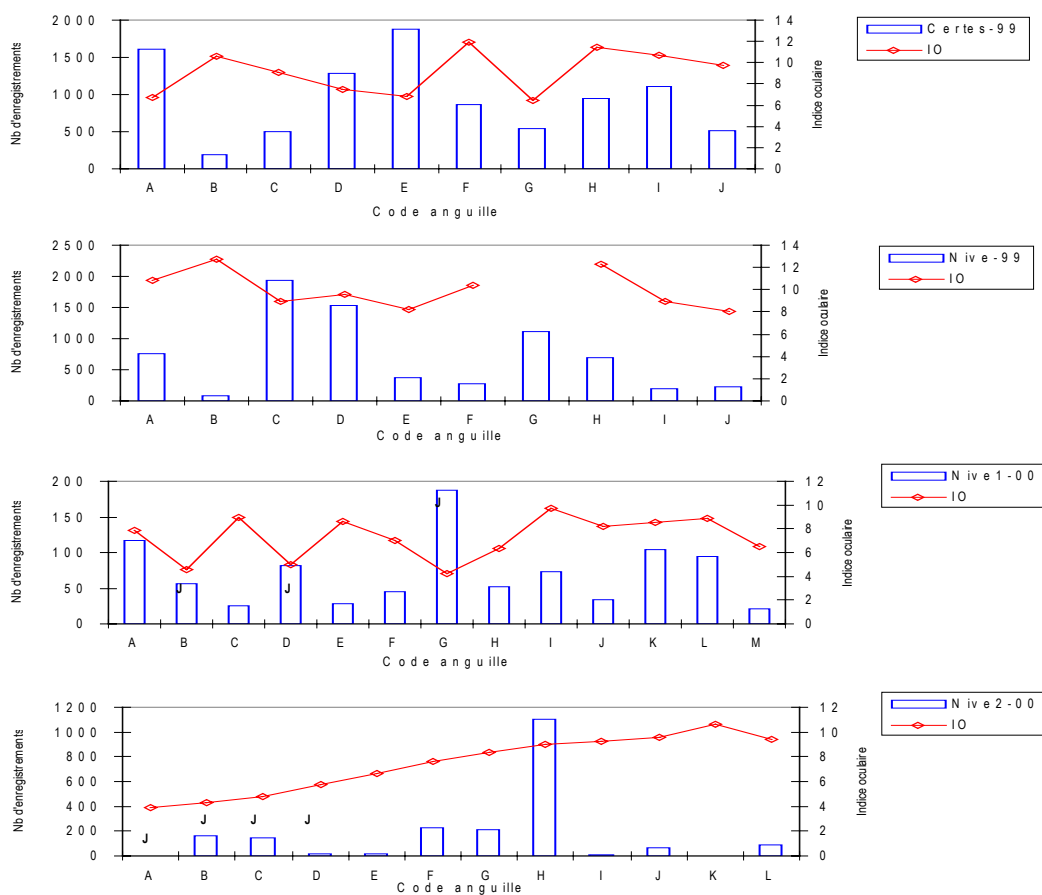


Figure 107 : Activité totale par anguille calculée à partir du nombre d'enregistrements en relation avec l'indice oculaire.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

Si nous examinons à présent les différences de rythme d'activité au cours de la saison en fonction de l'écophase jaune ou argentée des anguilles nous découvrons un résultat intéressant. Pour le lot Nive1-00 (7 argentées, 3 jaunes), on constate que les premiers pics sont principalement dus à l'agitation des anguilles jaunes, notamment le pic de mise en bac, mais plus l'on avance dans le temps et plus ce sont les individus argentés qui se déplacent (à partir du 18/10/00), tandis que les anguilles jaunes s'immobilisent pour le reste de la saison. La température de l'eau dans le bac au début du suivi diminue assez rapidement (entre 18 et 12°C) jusqu'au 16 octobre et cette diminution correspond à peu près à la baisse du rythme d'activité des anguilles jaunes. En revanche, cette baisse de température quasi constante, n'inhibe pas les mouvements des anguilles argentées.

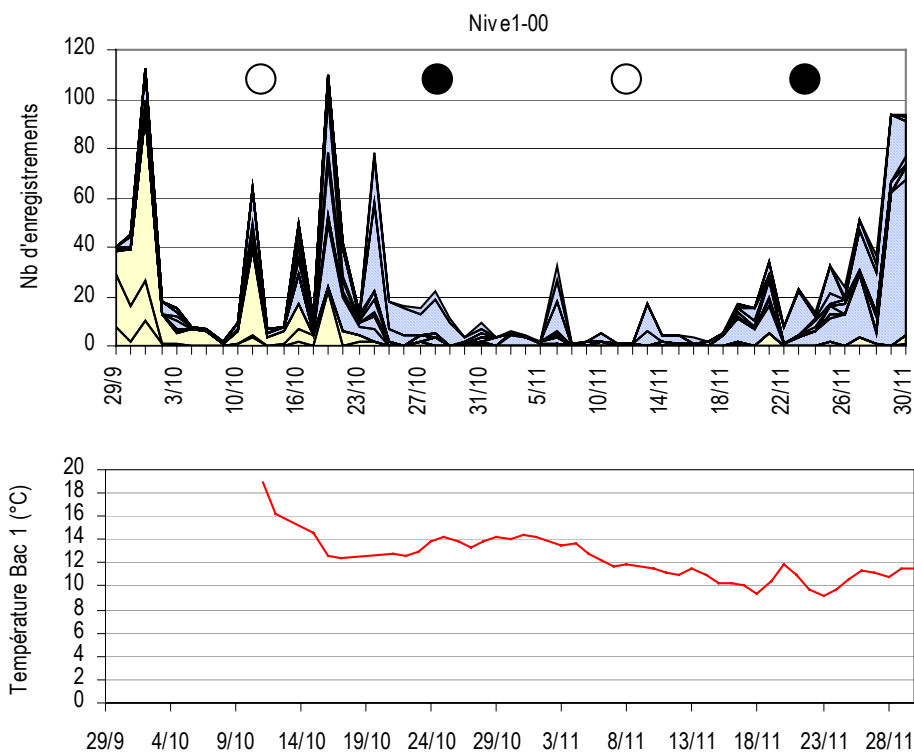


Figure 108 : Activité des anguilles jaunes (jaune uni) et argentées (bleu hachuré) au cours de l'étude pour le lot Nive1-00 ainsi que les phases de la lune. La température mesurée dans le bac est figurée sur le graphique du bas.

En résumé, les anguilles jaunes semblent réagir comme les anguilles argentées pendant la première partie du suivi, pour les pics des 10, 15 et 17 octobre : quel que soit leur stade elles sont probablement sensibles aux mêmes facteurs du milieu. La différence se situe au niveau de la température qui en dessous d'un certain seuil (ici entre 12 et 13°C), inhibe l'activité des anguilles jaunes uniquement.

5.5.5. Relations entre l'activité des anguilles et la nature de l'eau

L'activité des anguilles maintenues en eau de ville est très différente de celle observée pour les lots alimentés en eau de Nive et donc très différente des mouvements de dévalaison révélés par le piégeage (Figure 109). On ne distingue qu'un seul pic d'activité significatif d'une durée de 5 jours (du 29 octobre au 2 novembre). L'analyse des enregistrements fait apparaître que durant ce pic, quasiment tous les individus du bac considéré sont actifs. Les pics très ponctuels du 13 et 22 novembre ne concernent dans les deux cas qu'un seul individu sur les 12 en stabulation avec des mouvements très ponctuels durant une à deux heures sur une seule journée. Aucun de ces pics ne correspond à des captures au piège.

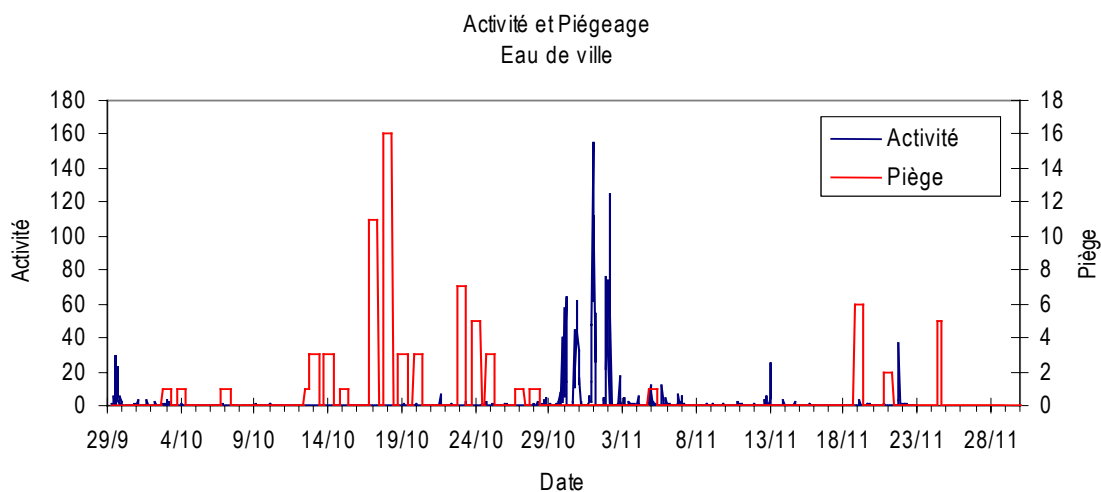


Figure 109 : Activité horaire des anguilles dans le bac alimenté en eau de ville en relation avec le nombre d'anguilles capturées au piège.

5.6. Relation entre les comportements et les paramètres environnementaux en milieu confiné

Nous venons de constater que l'activité des anguilles en milieu confiné alimenté en eau de la rivière correspondent effectivement aux dévalaisons observées à travers les captures au piège. En revanche, des individus dont le bac est alimenté en eau de ville présentent un comportement très différent distinct des pics de dévalaisons. Nous allons à présent essayer de mettre en regard ces comportements particuliers et certains facteurs de l'environnement de manière à préciser les paramètres ayant un rôle majeur dans les premiers mouvements des anguilles en dévalaison.

5.6.1. Observations à l'échelle de la journée

5.6.1.1. Rythme nycthéméral

Pour les quatre lots mis en expérimentation, l'activité est maximale pendant la période nocturne et minimale pendant le jour (Figure 110). A cette saison et comme nous l'avons vu au paragraphe 5.4.4, le jour (la luminosité) se lève vers 8h et c'est précisément à ce moment que toute activité cesse dans les bacs. Les rythmes sont similaires quel que soit le bac :

- couvert (semi-obscurité) ou non couvert comme le bac Nive1-00
- eau de rivière ou eau de ville

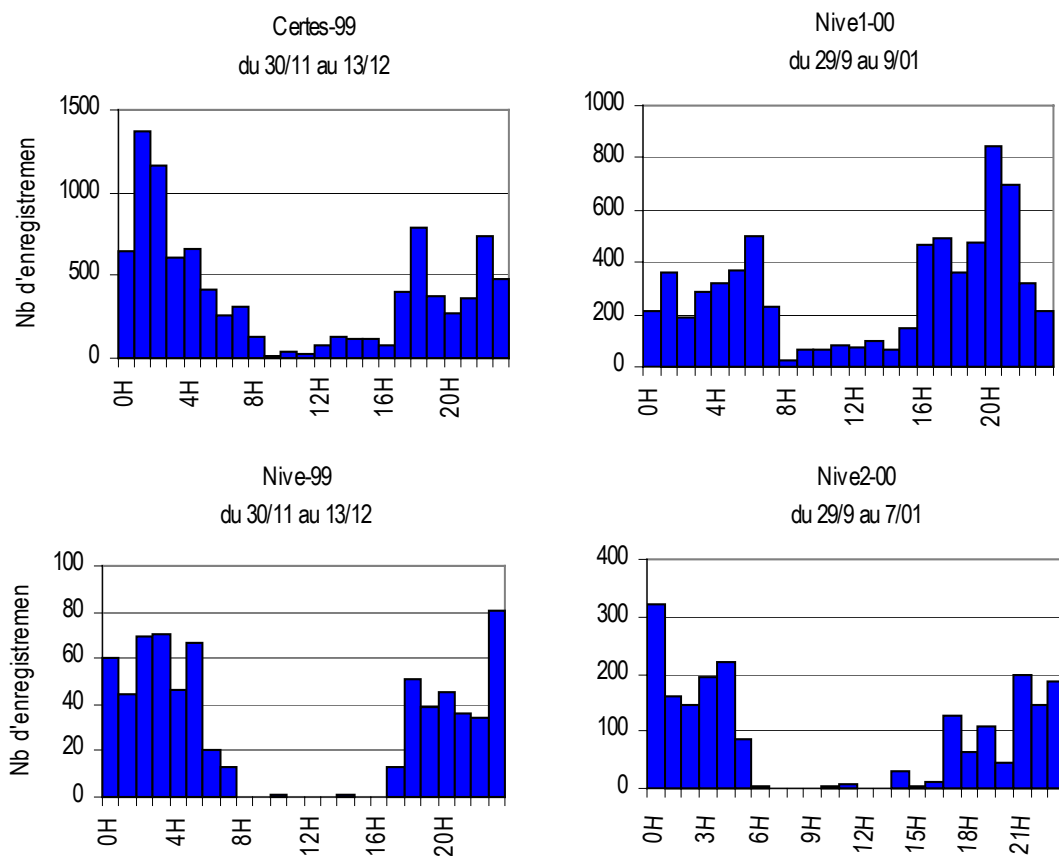


Figure 110 : Activité horaire moyenne des différents lots d'anguilles durant le cycle nycthéméral.

5.6.2. Les paramètres indépendants de la qualité de l'eau

Les individus maintenus en bassin alimenté en eau de ville présentent un comportement sans liaison avec les pics d'avalaison observés (Figure 109). Toutefois, chez ces individus, nous avons remarqué que le rythme nycthéméral de base est équivalent aux autres individus des bacs alimentés en eau de la rivière. Ceci nous permet d'exclure l'influence directe de certains paramètres sur les mouvements des

anguilles, tels que la pression atmosphérique, le cycle lunaire (en tant que facteur endogène) et la luminosité à elle seule. Par ailleurs, le débit en tant que facteur physique (vitesse de courant, niveau de la rivière) ne peut être ressenti en lui-même dans les bacs puisqu'ils sont alimentés par pompage de l'eau de la rivière : nous pouvons donc éliminer l'influence d'un effet mécanique direct du débit.

5.6.3. Paramètres associés à la qualité de l'eau : turbidité et conductivité

Comme l'étaient les captures d'anguilles au piège ou les départs en migration d'anguilles radio-marquées, les pics d'activité des anguilles en bacs alimentés par l'eau de la Nive sont très liés à la turbidité (Figure 111). Les pics d'activité sont quasi-proportionnels aux augmentations de ce paramètre. Les mesures de turbidité pour le lot Nive-99 sur la Nivelles ne sont pas disponibles compte tenu d'un problème de capteur au niveau de l'appareil de mesure. Le bac alimenté en eau de ville ne présente aucune liaison avec ce paramètre. La turbidité a été mesurée dans le bac lui-même, mais les valeurs ne dépassent pas 1 NTU, ce qui est très faible par rapport aux 700 NTU que peut atteindre l'eau de la Nive.

La conductivité de l'eau de la rivière présente une liaison forte avec l'activité des anguilles dans les bacs et ceci même après la saison de dévalaison comme l'atteste les observations effectuées sur le bac Nive-99 sur la Nivelles (Figure 112). Chaque chute de conductivité de l'ordre d'une centaine de $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ correspond à un pic d'activité.

La conductivité n'a pas été mesurée dans le bac alimenté en eau de ville. En revanche, nous avons cherché à savoir si l'un des paramètres de qualité d'eau mesurée en continu par la Lyonnaise des eaux dans l'eau délivrée sur le réseau pouvait expliquer le pic d'activité survenu dans lot d'anguilles maintenu en eau de ville. Or le pic coïncide avec une chute du pH, qui normalement tamponné à 7,6 est passé à 6,9-7 durant deux jours en raison d'une panne d'ajustement du pH de l'eau du réseau. Il est difficile d'être affirmatif quant à l'effet de cette variation du pH sur le déclenchement de l'agitation des anguilles dans la mesure où une chute similaire s'est produite du 14 au 18 décembre sans provoquer à ce moment là de variation d'activité des anguilles (Figure 112).

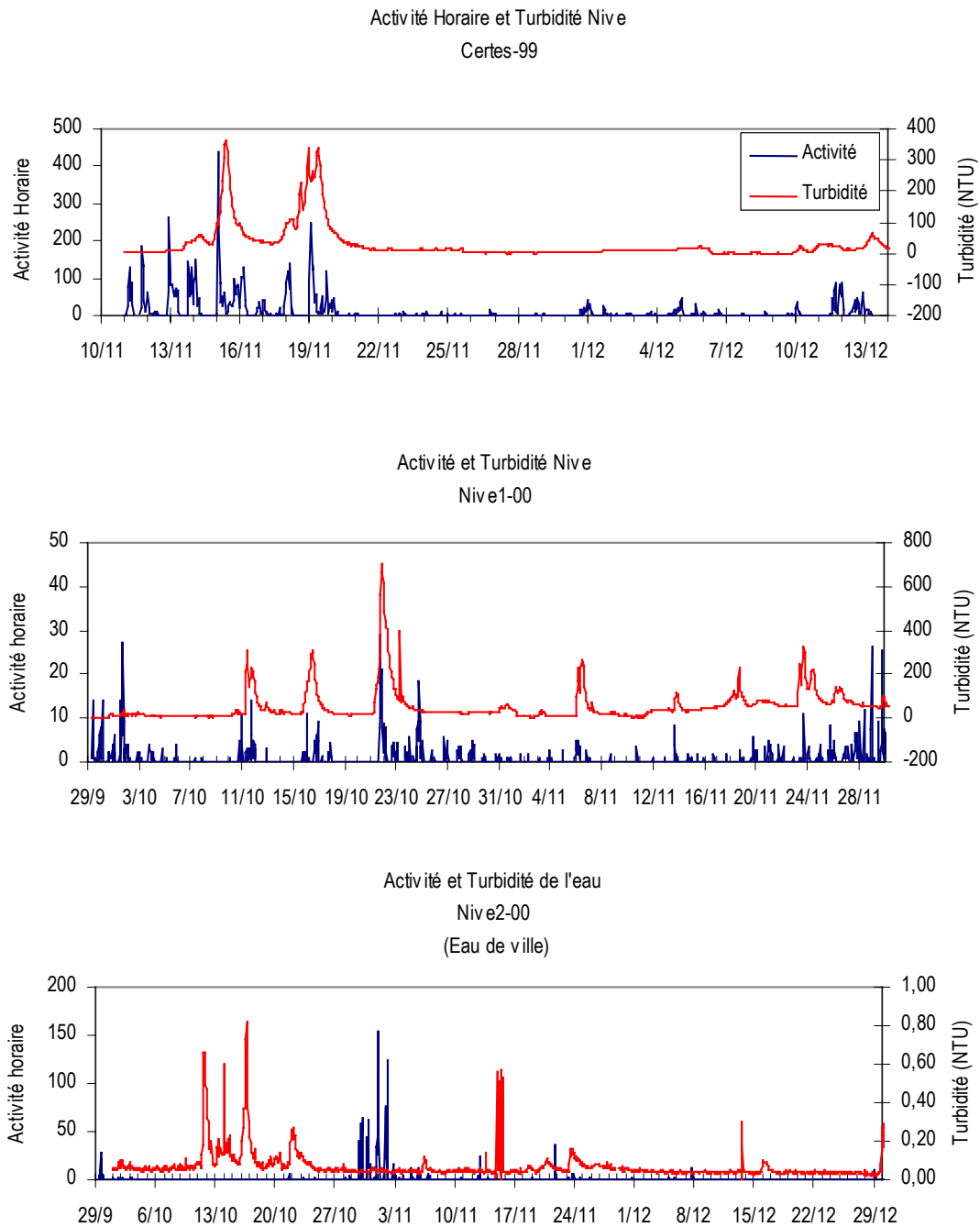


Figure 111 : Relation entre la turbidité du cours d'eau et l'activité des anguilles les bacs alimentés en eau de la Nive et en eau de ville.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

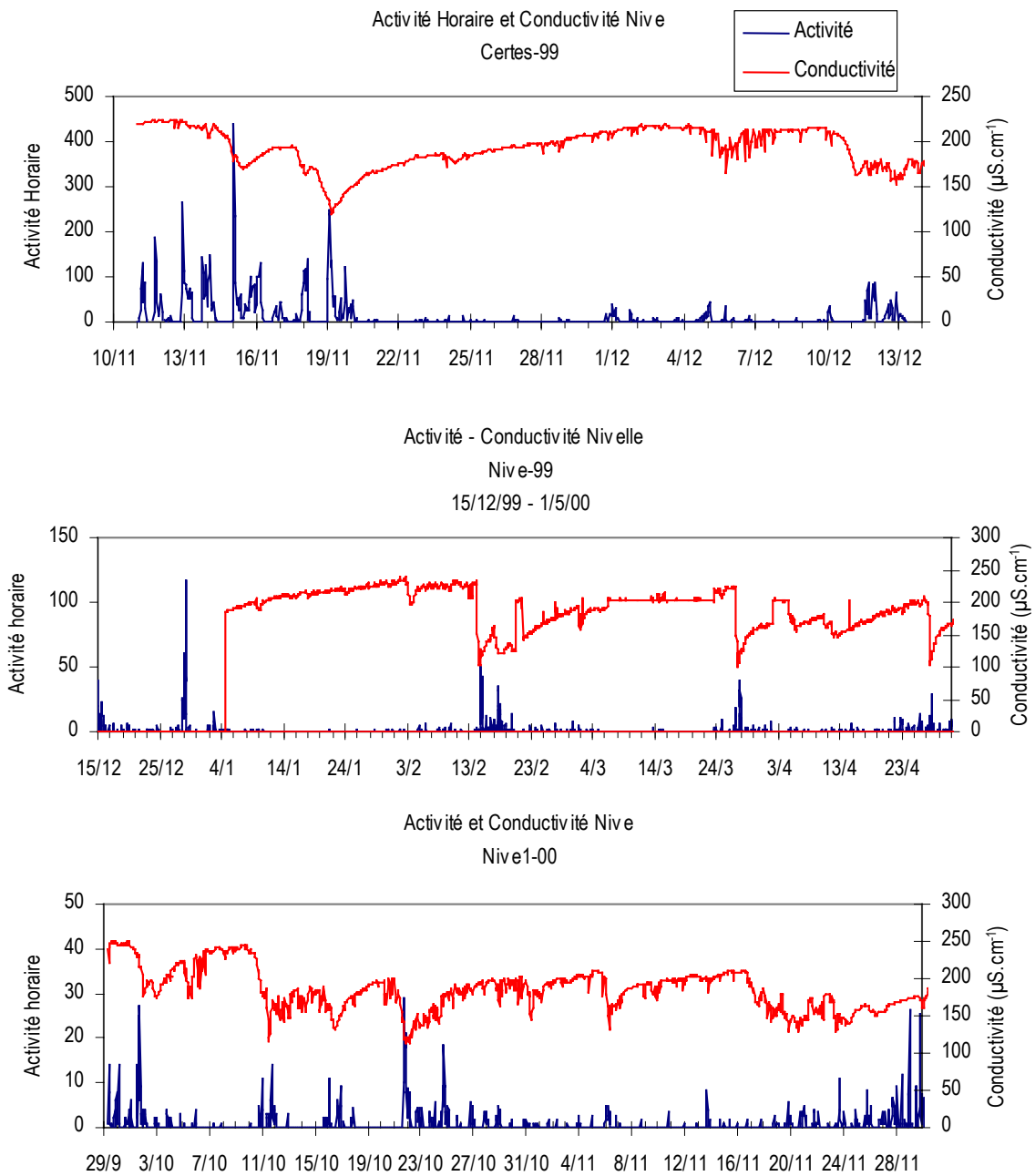


Figure 112 : Relation entre la conductivité du cours d'eau et l'activité des anguilles les bacs alimentés en eau de la Nive et en eau de la Nivelles.

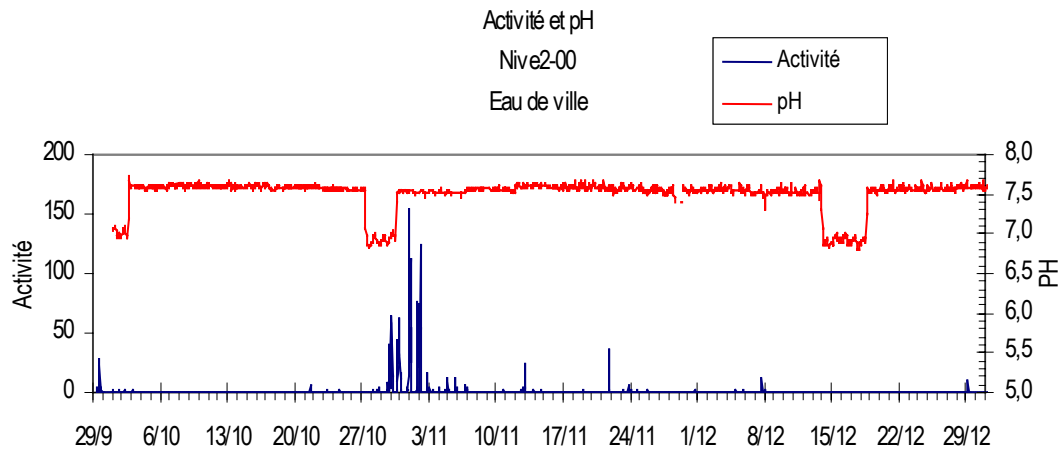


Figure 113 : Activité horaire des anguilles maintenues en bac alimenté en eau de ville comparées au pH de celle-ci.

5.6.3.1. Observations à l'échelle horaire

Jusqu'à présent, tous les résultats suggèrent une influence de la composition de l'eau à travers les variables turbidité et conductivité, sur les mouvements d'avalaison des anguilles. Nous pouvons examiner plus précisément l'effet de la variation de ces paramètres sur l'activité des anguilles en milieu confiné et à l'échelle horaire. Pour quelques périodes remarquables (jours de dévalaison et jours d'activité synchrones entre les deux bacs), les paramètres rayonnement, turbidité, conductivité ont été représentés.

La turbidité varie dans la plupart des cas à l'inverse de la conductivité : en effet, de fortes précipitations vont entraîner l'augmentation de la turbidité et la dilution du milieu et par conséquent une baisse de la conductivité. Si l'on considère uniquement la période nocturne, on constate une bonne synchronisation entre l'évolution horaire de ces deux paramètres et les pics d'activité des anguilles (Figure 114). Le reste du temps, pendant la période diurne, le phénomène est masqué par l'inhibition engendrée par le facteur lumière. Par ailleurs, ces périodes d'activité liées à la hausse de turbidité et/ou à la chute de conductivité correspondent également au moment approximatif des mouvements d'avalaison des anguilles radiomarquées (heure de passage au niveau des antennes de surveillance).

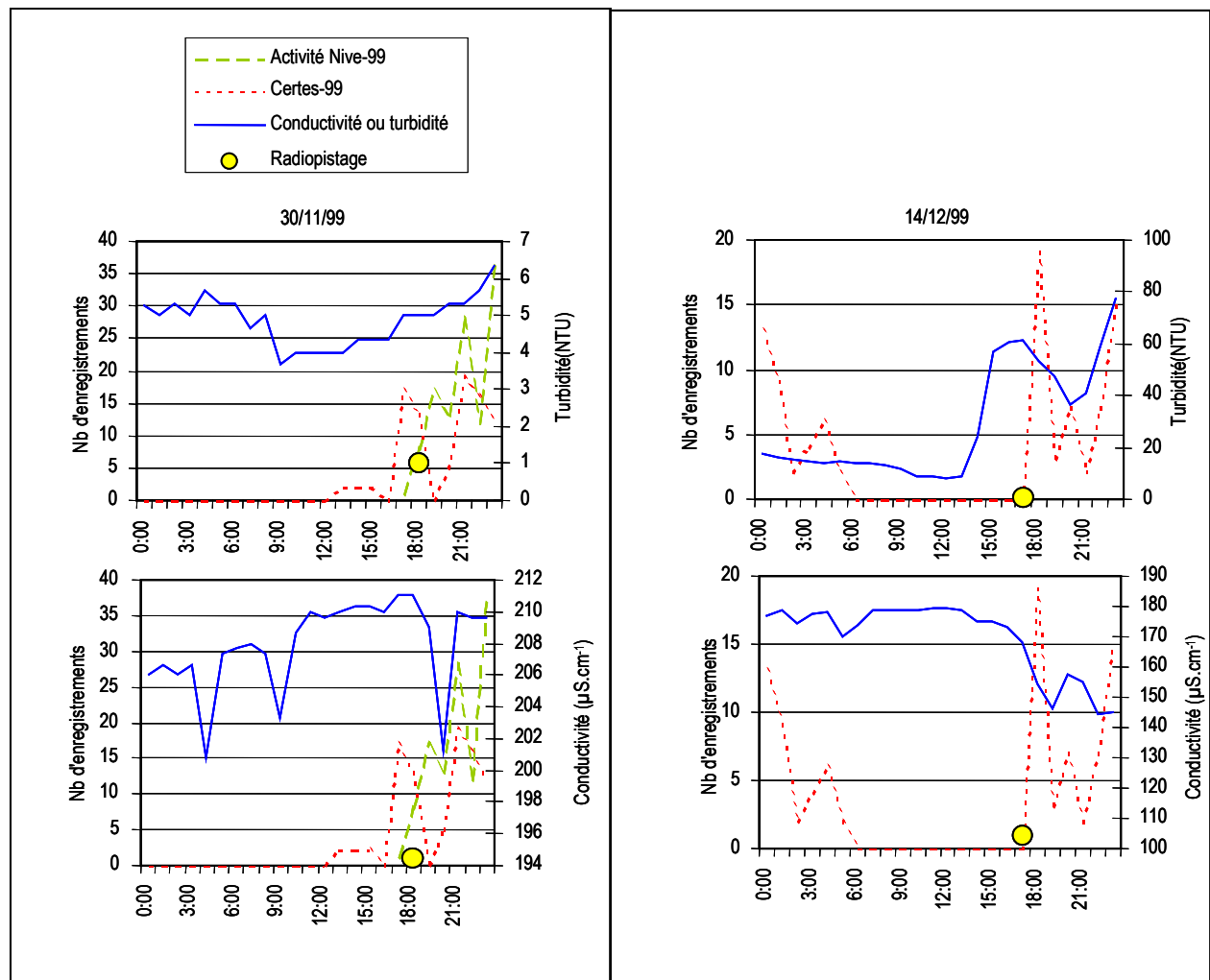


Figure 114 : Comparaison entre les pics d'activité des anguilles en milieu confiné, l'heure approximative des mouvements de dévalaison d'anguilles radiomarquées et l'évolution horaire de la conductivité et de la turbidité.

En comparant les activités horaires des individus contenus dans les bacs Certes-99 et Nive-99, nous constatons qu'à deux reprises les pics sont étonnamment semblables (Figure 115). Les baisses de conductivité et surtout l'augmentation du niveau de la turbidité semblent expliquer totalement les pics d'activité enregistrés dans la nuit du 9 au 10 décembre car la nouvelle lune a lieu le 7 décembre et aucun pic ne se manifeste à cette date.

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

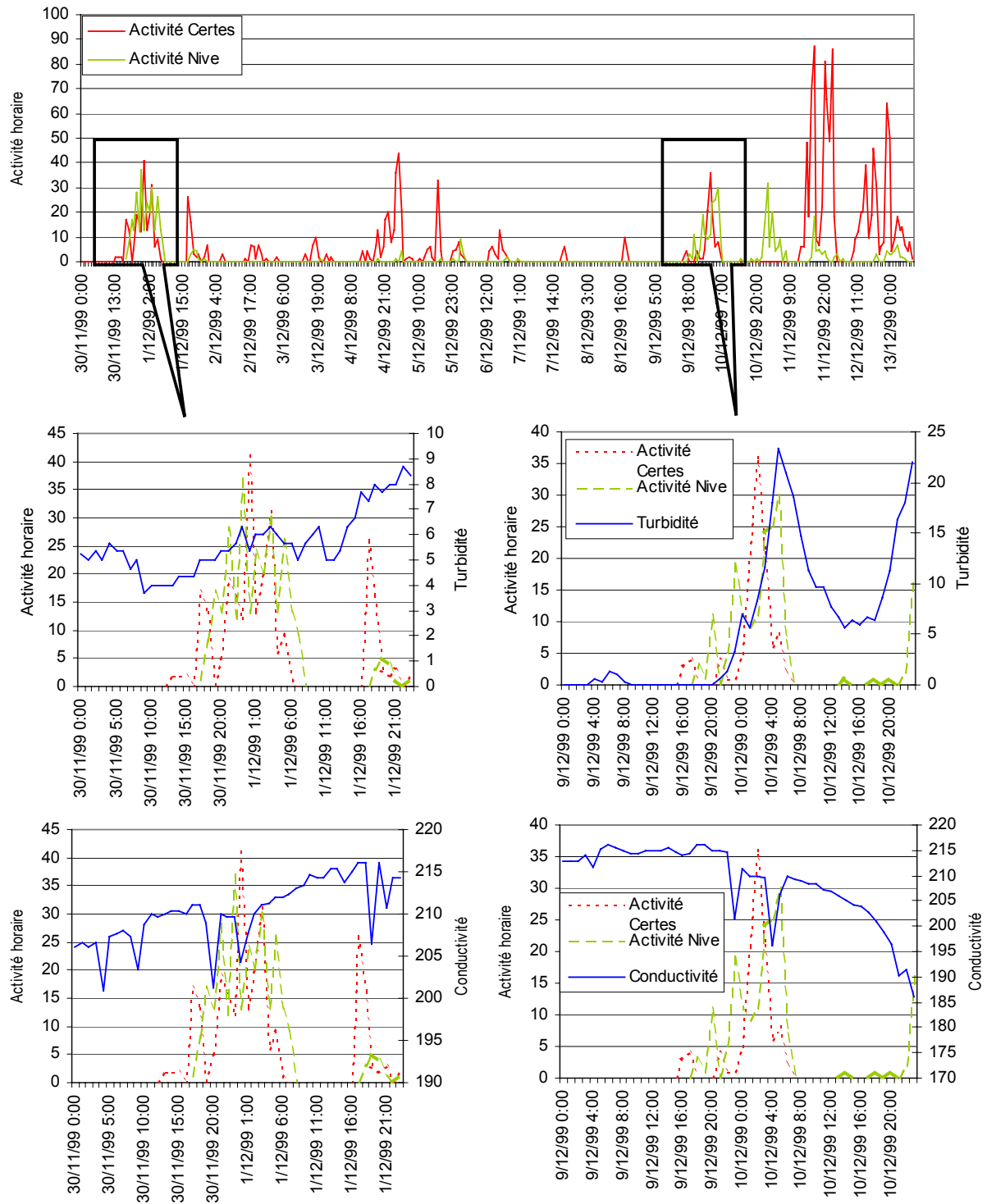


Figure 115 : Comparaison entre les activités observées dans le bac Certes-99 et Nive-99 en relation avec la turbidité (en NTU) et la conductivité (en $\mu\text{S.cm}^{-1}$).

5.7. Conclusions

Les différentes méthodes et expérimentations mises en œuvre dans ce travail ont permis de visualiser le phénomène de migration d'avalaison à plusieurs échelles de temps et d'espace. Les conclusions portent non seulement sur le comportement migratoire des anguilles en fonction des paramètres environnementaux, mais également sur des aspects méthodologiques (visualisation du phénomène dévalaison selon le site) qui auront une grande importance dans une optique de gestion du flux dévalant.

5.7.1. Comparaison de la dynamique de migration selon le site

Pour une méthodologie similaire (captures d'anguilles en un point fixe), un aspect essentiel mis en évidence par ce travail est la différence de résultats entre les deux sites étudiés lorsque l'on met en regard le phénomène de migration et les fluctuations des paramètres environnementaux. En effet, sur la Nive, le lien entre la dévalaison des anguilles et les fluctuations de certains paramètres environnementaux est évident : **chaque vague de migration correspondait de façon nette à une hausse du couple débit/turbidité associée à une chute de conductivité**. En revanche sur la Loire, la coïncidence entre les captures et les hausses de débit au niveau de la pêcherie n'est pas systématique. Cette première information nous amène la réflexion suivante : à ce point d'observation sur la Loire (40 km en amont de l'estuaire) les variations du débit correspondent à la résultante de l'ensemble des débits des affluents composant le bassin versant. Il nous a fallu examiner les fluctuations du débit de plusieurs affluents de la Loire pour expliquer la majorité des pics de dévalaison constatée à Saint-Florent-le-Vieil, alors que le seul examen des débits à Montjean nous aurait suggéré que la dévalaison des anguilles n'était pas forcément influencée par ce paramètre. Ainsi, sur des petits bassins versants le débit pourrait être un bon indicateur pour prévoir les pics de migration, en revanche sur un grand cours d'eau comportant de nombreuses composantes tel que la Loire, le modèle devient largement plus complexe et il faut tenir compte des variables environnementales de chacun des affluents.

5.7.2. Dynamique de migration

Quel que soit le cours d'eau (Loire ou Nive), la migration d'avalaison se traduit par des pics plus ou moins marqués, fortement échelonnés ou groupés dans le temps. Cette dynamique semble refléter la répartition géographique initiale des anguilles capables de migrer cette saison là, ainsi chaque vague constatée au point d'observation correspond à la « vidange » de certains secteurs de l'axe principal ou des sous bassins annexes.

Par ailleurs, l'examen de l'évolution de la taille des dévalants sur la Loire suggère que les plus grandes anguilles se situent plus en amont, puisque leur proportion augmentait progressivement au cours de la saison de migration, alors que les mâles et les petites femelles inférieures à 55 cm proviennent de sites moins éloignés du point d'observation. Ce phénomène est particulièrement visible sur un grand bassin versant à condition que le point d'observation soit situé suffisamment en aval de l'hydrosystème considéré.

De plus, l'utilisation de méthode de suivi télémétrique nous a apporté des informations précieuses sur le comportement migratoire des anguilles à différentes échelles de temps et d'espace. Les mouvements de dévalaison des anguilles radio-marquées, qui coïncident avec les captures au piège d'anguilles dévalantes, ainsi que l'état de cicatrisation des plaies après un certain laps de temps, suggèrent un effet minime de l'implantation de l'émetteur sur le comportement migratoire des individus suivis. Rappelons à ce titre que des individus ont été suivis dans leurs déplacements plusieurs mois.

La dévalaison se déroule par étapes successives en profitant d'évènements environnementaux particuliers. Les anguilles en migration peuvent s'arrêter pendant des temps relativement longs (ici jusqu'à 62 jours) pendant lesquelles elles restent immobiles. Les haltes se font dans des zones à faible courant et ombragées entraînant la concentration d'individus à certains endroits en attente de conditions favorables pour dévaler. Les mouvements migratoires ont lieu la nuit et pendant des « fenêtres environnementales » bien spécifiques correspondant aux conditions de luminosité les plus faibles (nouvelle lune), à augmentation de la turbidité et à une élévation du débit (entraînant une chute de conductivité).

Il est possible que les haltes répétées, la concentration d'individus à certains endroits et l'existence de fenêtres de migration entraînent la dynamique observée (vagues de migration) à travers les captures en un point fixe. Nous pouvons même penser que si un certain nombre de conditions environnementales ne sont pas réunies, un animal apte à migrer ne dévalera pas. La définition des paramètres environnementaux fait l'objet du paragraphe qui suit.

5.7.3. Déclenchement et persistance du phénomène de migration : les fenêtres environnementales

Les résultats obtenus ont permis de comprendre que la dévalaison était déclenchée sous l'effet de facteurs environnementaux mais également que des conditions climatiques favorables étaient indispensables pour la persistance des mouvements migratoires. Ce travail a ainsi soulevé la notion de **fenêtre environnementale** définie comme étant la période de temps dans un espace donné ou un certain nombre de conditions environnementales (variables environnementales) sont requises pour que

Chapitre 5 : Le phénomène de migration d'avalaison

se déroule un phénomène chez des individus aptes à le réaliser (Elie et Guibert 2001). Il faut donc que l'animal soit prêt physiologiquement, mais que les conditions soient réalisées. En effet, nous avons vu que plusieurs facteurs environnementaux jouent un rôle dans le déclenchement et la persistance du phénomène de dévalaison. *A priori*, les éléments importants concernent :

- La **température** et la **photopériode** : Chaque année la dévalaison se déroule au moment où les chutes de température sont les plus importantes après la période estivale. Il s'agit également de la période pendant laquelle les jours se raccourcissent et le temps devient plus nuageux ce qui contribue à une diminution importante de l'insolation à cette époque de l'année. Les effets de la température sont différents selon le stade des anguilles. Une baisse de la température (en dessous de 12-13°C) va entraîner une « hibernation » des anguilles jaunes tandis que les anguilles argentées du stade V semblent au contraire activer leur départ. En effet, nous avons constaté que plus la chute de température était brutale plus les pics de migration étaient importants. Il n'y a vraisemblablement pas de température préférentielle de migration (ou celle-ci se situe dans un intervalle très large), mais ce sont surtout les variations de température qui vont agir sur les mouvements de dévalaison.
- La **luminosité** lorsqu'elle est forte, est clairement un facteur inhibant la migration. Ainsi, il est très rare que les anguilles migrent la journée (sauf quand la couverture nuageuse est importante). Elles présentent quel que soit leur stade (jaune ou argenté) un rythme d'activité nocturne : ceci a pu être vérifié au travers des captures au piège (sur la Nive), du mouvement des anguilles radio-marquées, des rythmes d'activité d'anguilles maintenues en bac et des suivis de pêcheur d'avalaison. L'activité des anguilles reprend dès la tombée de la nuit. Par contre, tous les paramètres susceptibles d'entraîner une baisse de luminosité vont par conséquent favoriser la migration (ou la levée d'inhibition) :
 - Période nocturne (par définition)
 - Une chute de la pression atmosphérique (couverture nuageuse)
 - Des précipitations (couverture nuageuse)
 - La nouvelle lune¹⁰ (luminosité nocturne)
 - L'augmentation de la turbidité de l'eau, qui peut elle-même résulter d'une augmentation du débit

¹⁰ Nous n'avons constaté aucun rythme endogène des anguilles lié au cycle lunaire. Les anguilles maintenues en bac alimenté à l'eau de ville ne présentaient aucune activité les jours de nouvelle lune. Son effet sur les mouvements des anguilles agit donc très probablement via le facteur luminosité.

- Le **débit** agit non pas en tant que déclencheur mais vraisemblablement en tant que vecteur de migration car même si ses fluctuations sont étroitement reliées aux vagues de dévalaison. En effet, il a été constaté que les anguilles maintenues en bac et qui ne pouvaient en ressentir les effets physiques, présentaient des pics d'activité au moment des forts débits. Mais nous pensons ici plutôt à l'action de la composante turbidité sur ces animaux. Le débit est par contre, à notre sens, le facteur permettant d'entretenir l'avalaison en évitant aux individus des dépenses énergétiques inutiles.
- La **composition chimique** de l'eau : quel que soit l'élément qui déclenche une certaine agitation chez les anguilles, ce facteur est présent dans l'eau comme nous avons pu le constater à travers la comparaison de bacs alimentés en eau de la rivière et en eau de ville. Les variables pouvant traduire les variations de la composition physique et chimique sont :
 - La turbidité de l'eau qui correspond à la teneur en matière en suspension
 - La conductivité de l'eau qui correspond à la minéralisation (concentration en sels minéraux dissous totaux) de l'eau
 - Peut-être le pH (ces résultats doivent néanmoins être complétés)

Le phénomène de dévalaison va donc dépendre de la conjonction dans un espace-temps de facteurs favorables : à la préparation des individus, à l'enclenchement de la migration et à son maintien.

L'intensité de la migration va dépendre de la synergie des variations de ces paramètres, le facteur luminosité étant inhibant ou limitant. La taille ou plus exactement la durée de la fenêtre environnementale semble avoir un effet sur l'amplitude des pics de migration. Nous avons pu le constater sur la Nive à travers la comparaison des trois années de suivi avec des épisodes de migration plus diffus (comme c'était le cas en 2000) ou au contraire des pics très resserrés dans le temps (années 1996 sur la Loire et 2001).

L'existence de fenêtres environnementales (Durif et al. 2000b; Elie et Guibert 2001; Durif et al. sous presse) définies à partir de plusieurs variables a également comme conséquence qu'il sera toujours difficile de mettre en évidence des effets seuils pour chaque paramètre pris indépendamment. En effet, par exemple une petite élévation du débit si elle a lieu pendant une période de nouvelle lune peut entraîner une dévalaison importante (comme ça a été le cas en 1996 et en 2001 sur les deux cours d'eau Loire et Nive).

Chapitre 6. ETUDE DU COMPORTEMENT DES ANGUILLES D'AVALAISON FACE A L'OBSTACLE

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

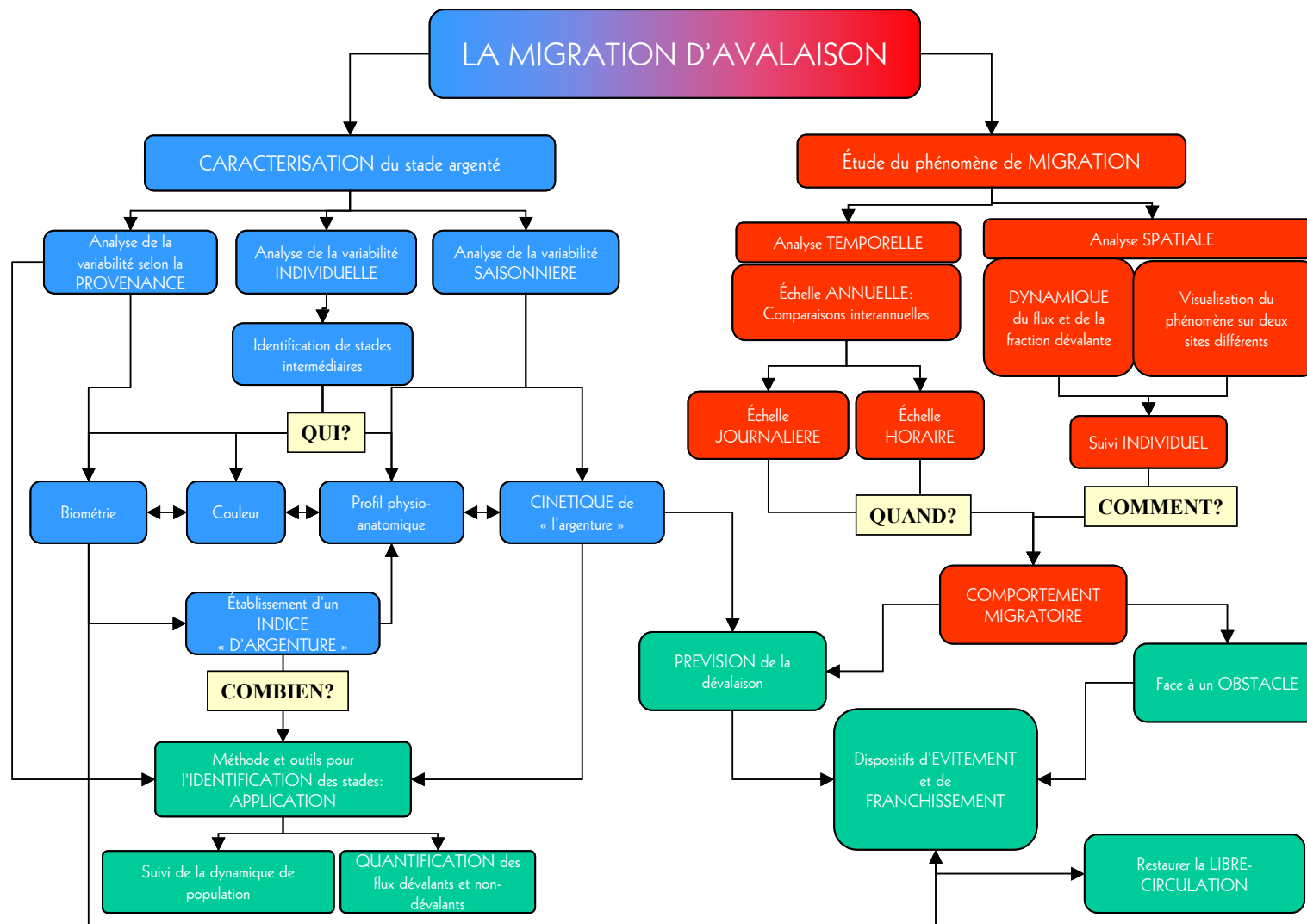


Schéma conceptuel détaillé de l'étude sur la migration d'avalaison de l'anguille européenne établi à partir des questionnements et de l'état des connaissances actuelles sur ce sujet.

6.1. Introduction

Pendant leur migration catadrome, les anguilles vont être confrontées à des obstacles physiques tels que les barrages en général et ceux des centrales hydroélectriques en particulier. La présence d'obstacle sur un cours d'eau va par définition perturber la migration des poissons. Les aménagements hydroélectriques vont physiquement arrêter les individus dans leur migration de montaison et par ailleurs certaines espèces, dont l'anguille, seront particulièrement vulnérables face aux turbines des centrales (Monten 1985; Berg 1986; Larinier et Dartiguelongue 1989; Travade et Larinier 1992; Hadderingh et Baker 1998; Richkus et Whalen 1999). Lors de la migration de dévalaison, les blessures occasionnées concernent principalement des fractures au niveau de la colonne vertébrale, les anguilles pouvant parfois être sectionnées en deux. Les dommages augmentent avec la taille du poisson (Monten 1985; Larinier et Dartiguelongue 1989; Hadderingh et Baker 1998). Au cours de ces dernières années, quelques passes à civelles et anguilletes (migration anadrome) ont été installées en France mais se pose toujours le problème de la dévalaison pour laquelle il n'existe à l'heure actuelle aucun dispositif de franchissement spécifique.

Le terme de microcentrale s'applique aux installations hydroélectriques transformant l'énergie hydraulique en énergie électrique dont la puissance varie de quelques kW à 4.500 kW. Cette petite hydroélectricité souvent qualifiée à tort « d'énergie douce » (Blanquet 1997) a d'autant plus d'impact que les microcentrales peuvent être nombreuses et réparties tout le long d'un même cours d'eau. Les dommages occasionnés sont cumulés pendant la migration et dans le cas de la dévalaison des anguilles, les perspectives de terminer leur dévalaison et de continuer leur voyage sur 6000 km sont nettement compromises.

Comme nous l'avons vu au cours de la synthèse bibliographique (Chapitre 2), quasiment aucun ouvrage d'évitement ou de franchissement d'obstacle n'a été réalisé spécifiquement pour la dévalaison des anguilles et les études sur leur efficacité sont extrêmement rares. Ce manque d'information est lié au comportement particulier des anguilles argentées qui ne dévalent pas systématiquement suite à leur lâcher ; en effet et comme nous l'avons vu au chapitre précédent, elles ne migrent vers l'aval que dans des fenêtres environnementales bien précises. Or, la construction de dispositifs d'évitement et de franchissement d'obstacles à la dévalaison requière une bonne connaissance de la biologie et du comportement du poisson (Larinier 1992a). Ainsi, on ne sait si les anguilles sont entraînées passivement à travers les turbines ou si elles cherchent activement des voies alternatives. L'étude du

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

comportement face à l'obstacle devrait aboutir à une réflexion sur des systèmes de guidage appropriés vers des exutoires de dévalaison. Selon l'une ou l'autre hypothèse (migration active ou passive) les dispositifs doivent être conçus de manière différente.

Au chapitre précédent, nous avons examiné la dynamique du phénomène de dévalaison, les liens entre les facteurs environnementaux et le comportement des anguilles pendant leur dévalaison. A présent, il s'agit d'évaluer les perturbations occasionnées par la présence d'un obstacle sur ce comportement migratoire. En effet, étant donné les modifications hydrodynamiques occasionnées par la présence d'une centrale hydroélectrique sur un cours d'eau, il est fort probable que ces changements influent également sur la migration catadrome des anguilles comme un paramètre majeur. En effet, comme nous l'avons vu au chapitre 5, la dévalaison est étroitement liée par exemple au débit des rivières que nous savons modifier par les barrages de toute nature. Par ailleurs, nous tenterons de déterminer si les aménagements présents au niveau de l'usine du site d'étude (grilles de protection des turbines et exutoires de dévalaison) constituent des dispositifs efficaces pour l'évitement et le franchissement d'obstacle et nous proposerons certaines modifications.

Ces recherches ont été réalisées à la microcentrale hydroélectrique EDF d'Halsou sur la Nive. Ce site a déjà fait l'objet depuis plusieurs années, d'expérimentations sur la dévalaison des smolts (*Salmo salar*) réalisées par l'INRA, le CSP (Conseil Supérieur de la Pêche) et EDF et les conditions de travail (facteurs hydrologiques et aménagements associés à la centrale) y sont à présent bien connues (Gosset et al. 1996; Gosset et al. 1997; Gosset et Travade 1999; Gosset et al. 2000). En outre, une étude préliminaire sur la dévalaison des anguilles (Langon et Dartiguelongue 1997) a permis de constater qu'il existait au niveau de ce site effectivement un nombre important d'anguilles dévalant chaque année. Enfin, la présence de deux exutoires de dévalaison opérationnels, un clapet de surface et une vanne de fond aménageables sans difficulté majeure, ainsi qu'un dispositif de piégeage efficace ont fortement motivé le choix du site.

Le comportement des anguilles à l'approche et au niveau de la microcentrale a été étudié par suivi télémétrique. Les résultats obtenus seront examinés par rapport aux caractéristiques biométriques (longueur et épaisseur) des anguilles dévalantes afin de déterminer des seuils d'efficacité d'une barrière physique telle que les grilles de protection des turbines. Enfin, les résultats des tests d'efficacité (collaboration Cemagref, EDF, INRA) réalisés en 1999 et en 2000 au niveau des deux exutoires de dévalaison (surface et fond) seront développés au cours de ce chapitre.

6.2. Matériel et méthode

6.2.1. La microcentrale hydroélectrique d'Halsou

Le site d'étude est localisé sur la partie aval de la Nive à environ 23 km de la mer, pour une longueur totale de 80 km (Chapitre 3 et 5). L'aménagement comprend, en amont de l'usine, un barrage poids de 172 m de long et de 2,50 m de haut (Photo 11), dérivant les eaux de la Nive dans le canal d'amenée (925 m de long et 11 m de large). Le barrage est équipé d'une passe à ralentisseurs suractifs de fond renouvelée au début de l'année 1994.



Photo 11 : Barrage d'Halsou situé en amont de l'usine hydroélectrique. Ce barrage est équipé d'une passe à ralentisseurs, (photo C. Gosset).

L'usine (Photo 12) elle-même, est équipée de 3 roues Francis horizontales doubles, qui turbinent (180t/min) au maximum $30 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ sous 4,25 m de chute brute. La puissance maximale produite est de l'ordre de 900kW. Les deux turbines, T1 et T2, situées rive gauche du canal, ont un débit maximum de $8 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. La turbine T3, en rive droite, est située à proximité du clapet de dévalaison, elle a un débit maximum de $14 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

La grille de protection des turbines, équipée d'un dégrilleur automatique, est inclinée à 25° (Photo 13). Le vide inter-barreaux est de 3 cm et l'épaisseur des barreaux est de 8 mm.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

La lampe éclairant en temps normal la zone au niveau de la prise d'eau a été éteinte pendant la durée de l'étude compte tenu du comportement lucifuge de l'anguille.



Photo 12 : Vue amont de la microcentrale hydroélectrique d'Halsou et du canal d'amenée. La partie visible de l'usine correspond à la prise d'eau (photo C. Gosset).



Photo 13 : Prise d'eau de l'usine et grilles de protection des turbines. Le dégrilleur automatique est visible sur la gauche (photo C. Gosset).

6.2.2. Dispositif expérimental

6.2.2.1. Exutoires de dévalaison

L'exutoire dit de surface est un clapet de décharge, situé en bout de canal, à proximité de l'extrémité aval (rive droite) de la grille de protection des turbines. Sa largeur est de 1,38 m et sa longueur de 0,90 m. Il est implanté à l'aval d'un court radier en béton d'une longueur variant, du côté gauche au côté droit, de 1,40 m à 0,80 m. La cote de déversement peut être réglée par un dispositif motorisé permettant d'ajuster le débit du clapet. Celui-ci a été maintenu à approximativement 600 l.s^{-1} pendant la durée de l'expérimentation, mais compte-tenu des fluctuations du niveau du canal dues à des crues ou à des arrêts momentanés des turbines, ce débit pouvait varier entre 400 et 1000 l.s^{-1} .



Photo 14 : Zone usine (vue amont) lors de la vidange du canal d'amenée. On distingue au fond le clapet de surface (à gauche en bout de canal) et les deux vannes de fond. Celle de droite a été utilisée en tant qu'exutoire de dévalaison (photo F. Travade).

L'exutoire de fond correspond à une vanne normalement utilisée pour la vidange du canal d'amenée. Elle est également située en rive droite de la prise d'eau à l'extrémité aval du canal (Photo 14). Compte tenu de la hauteur d'eau importante (3 m environ) et de la pression qui en résulte au fond du canal, une faible ouverture de la vanne (13 cm) suffit à assurer un débit équivalent à celui du clapet de surface.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

Mais dans ce cas, les conditions hydrodynamiques ne semblent pas, *a priori*, favorables au passage des anguilles : faible section de passage et gradient de vitesse élevé. Par conséquent, un moine (cheminée) équipé d'une vanne déversante, ayant la même hauteur que le mur de retenue du canal, a été construit devant la sortie de la vanne de fond (Photo 15). Ce dispositif permet, avec un débit identique à celui du clapet (600 l.s^{-1}) de maintenir une ouverture de la vanne suffisante (0,50 m) et des conditions hydrodynamiques mieux adaptées pour le passage des poissons.

L'efficacité des exutoires a été évaluée en comparant les captures d'anguilles en dévalaison lors des différents tests ; chaque exutoire étant ouvert alternativement 1 jour sur 2.

6.2.2.2. Piège de dévalaison

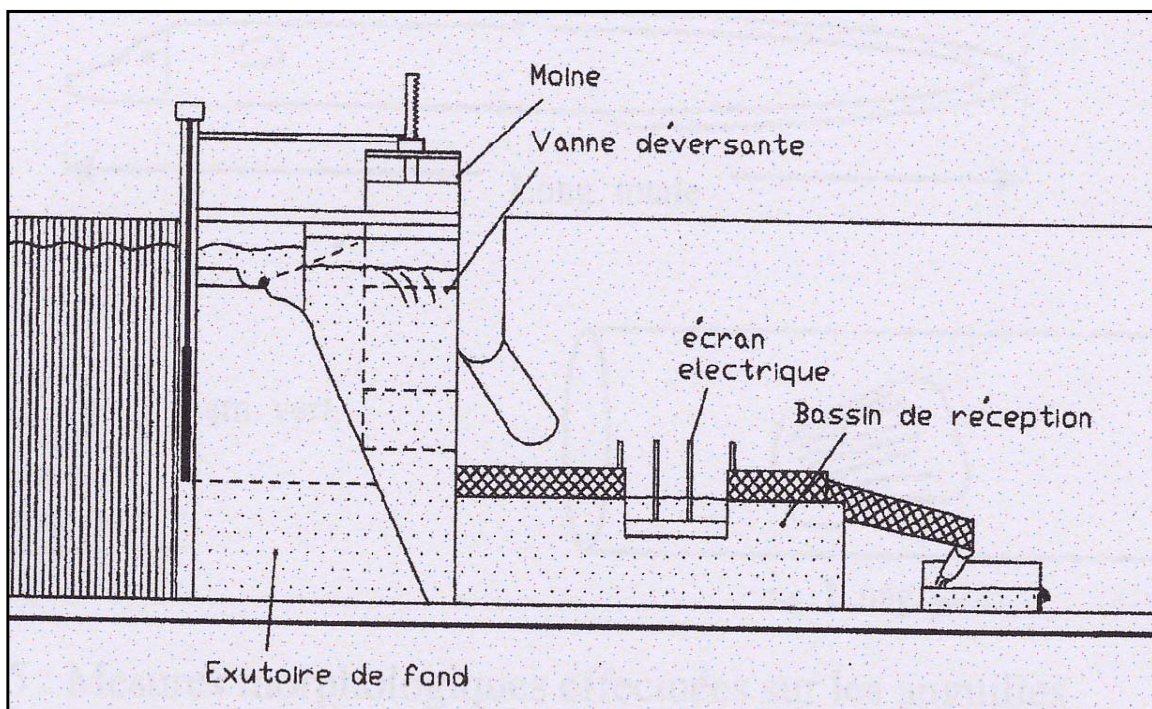


Figure 116 : Vue en coupe du dispositif de piégeage (dessin C. Gosset)

Un bassin (dit de réception) a été aménagé à l'aval immédiat des vannes afin d'améliorer les conditions de réception des poissons après leur passage par les exutoires (Figure 116 et Figure 117). Une grille de 30 cm de hauteur a été installée sur le mur du bassin afin d'interdire toute fuite de poissons tout en conservant un niveau d'eau constant. Le bassin de réception se déverse, via une échancrure, sur une grille inclinée (Figure 117). Les poissons sont entraînés par le courant sur cette

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

grille et recueillis dans une goulotte installée transversalement et à l'extrémité inférieure de celle-ci. Alimentée en permanence en eau par un siphon, cette goulotte les guide ensuite dans une cuve de stabulation faisant office de piège, où ils sont capturés à l'épuisette. Des grilles amovibles (relevé du piège et nettoyage) placées sur la grille inclinée, la goulotte et la cuve, rendent toute fuite à partir du piège pratiquement impossible.

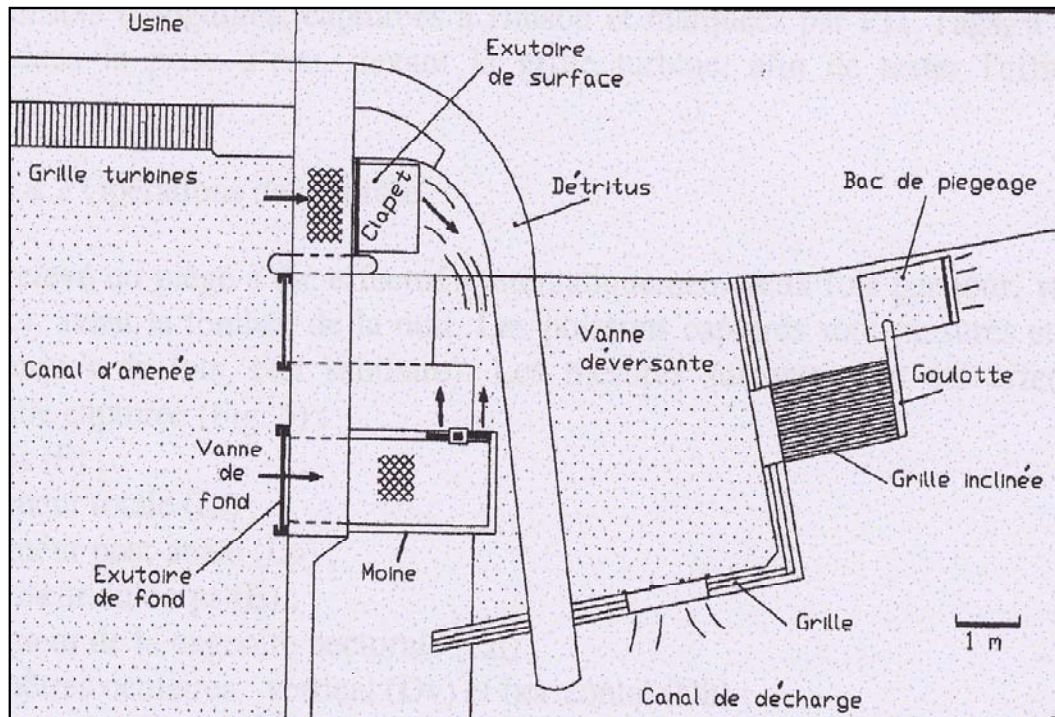


Figure 117 : Dispositif de piégeage (dessin C. Gosset).

Les arrêts momentanés des turbines survenant parfois lors de colmatage important des grilles de protection provoquaient un déversement important en bout de canal (Photo 15D) ce qui pouvait constituer une voie d'échappement des poissons hors de la zone usine sans être capturés par le piège.

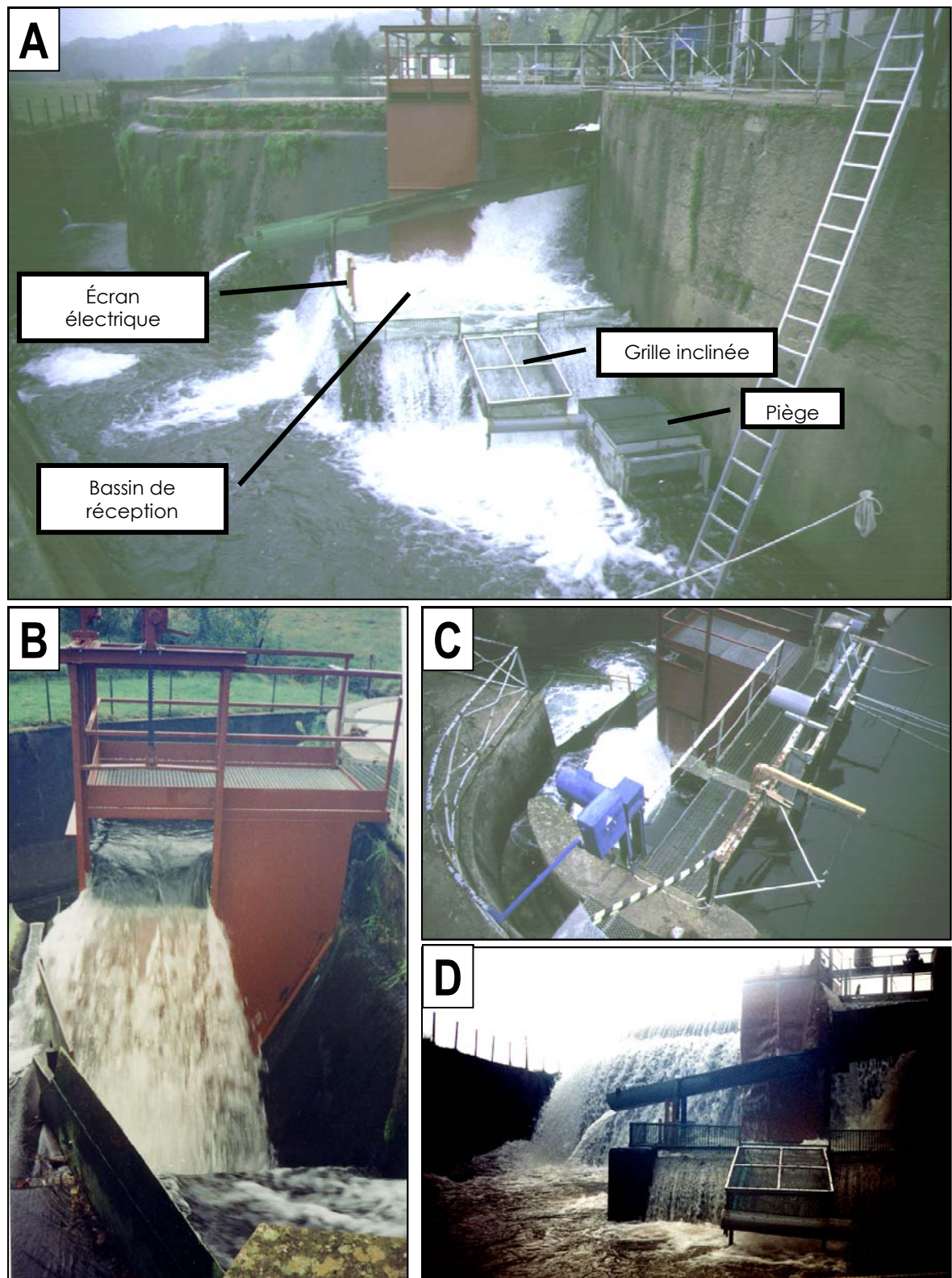


Photo 15 : Exutoires et dispositif de piégeage. A – Piège en fonctionnement lorsque le clapet de surface est ouvert. B – Moine permettant de réguler le débit de l'eau transitant par la vanne de fond. C - vue du haut du clapet de surface. D – Vue générale du dispositif de piégeage lorsque le canal d'amenée est en surverse. (Photos Cemagref/INRA)

6.2.2.3. Ecran électrique

Lorsque la quantité de feuilles transportées par la Nive est importante, les grilles du bassin de réception et l'entrée du piège sont rapidement colmatées, il y alors un risque de fuite des anguilles. Un deuxième passage a donc été ouvert et équipé d'un écran électrique conçu par C. Gosset (INRA, Saint-Pée-sur-Nivelle) permettant ainsi d'évacuer la plus grande partie des feuilles tout en interdisant le passage des poissons (Photo 16).

L'efficacité de l'écran électrique, constitué de 4 électrodes verticales et alimenté par un générateur à impulsions, a été testé en 1999 et en 2000, à l'aide d'anguilles marquées par transpondeurs magnétiques type PIT-Tag. Ces marques ont été insérées dans le muscle sur la partie dorsale des individus. Des lots d'anguilles ainsi marquées ont été lâchés dans le bassin lorsque la vanne de fond ou le clapet de surface étaient en fonctionnement. Les recaptures ont ensuite été comptabilisées (paragraphe 6.5.1).



Photo 16 : Vue du dessus du bassin de réception sur lequel une ouverture munie d'un écran électrique permet l'évacuation des débris tout en empêchant la fuite des poissons (photo F. Travade).

6.2.3. Radiopistage et zones de surveillance

Le suivi par radiopistage a permis d'évaluer le comportement des anguilles dans la zone à proximité de l'usine et l'attractivité de chacun des exutoires de dévalaison. Les individus ont été équipés d'émetteurs radios comme cela a été décrit au Chapitre 5. De même, le matériel utilisé pour suivre ces individus a été présenté au Chapitre 5.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

Une **surveillance automatique** a été effectuée sur 8 zones : 4 zones permettant d'appréhender le comportement de l'anguille devant la grille et les exutoires et 4 zones permettant de savoir si l'animal se trouvait encore à l'intérieur du site expérimental (canal d'amenée, amont barrage) ou avait dévalé vers l'estuaire. Les zones situées à proximité des grilles de protection sont indiquées sur la Figure 118. Elles correspondent à :

- T1 : située devant les turbines 1 et 2 et délimitée par deux antennes filaires courtes couplées
- T3 : située devant les turbines 2 et 3 et délimitée, comme T1, par deux antennes filaires courtes couplées
- CL : située devant l'entrée du clapet de surface et délimitée par une antenne filaire courte
- VF : localisée devant l'entrée de la vanne de fond et délimitée par une antenne filaire courte
- RD : située le long du déversoir, rive droite et délimitée par une antenne bifilaire longue (8 m) de type « twin lead ». Cette zone de surveillance a été mise en place pour la campagne 2000 après avoir constaté en 1999 qu'il s'agissait d'une zone privilégiée par les anguilles. Cette zone correspond à l'amas de vase visible sur la Photo 14.

Les zones de surveillance de passage vers l'extérieur (enclenchement de la dévalaison par l'usine ou le barrage de retenue) (Figure 119) sont des zones de 20 à 40 m de longueur environ, délimitées par une antenne filaire longue :

- CA, située de part et d'autre des vannes d'entrée du canal d'amenée
- AB, située dans le bras court-circuité de la Nive en aval du barrage
- ST dans le canal de fuite de l'usine
- DE dans le déversoir en aval du piège

Une **surveillance manuelle** a été effectuée deux fois par jour pour situer les individus dans le canal d'amenée et pour vérifier la disparition des individus du secteur.

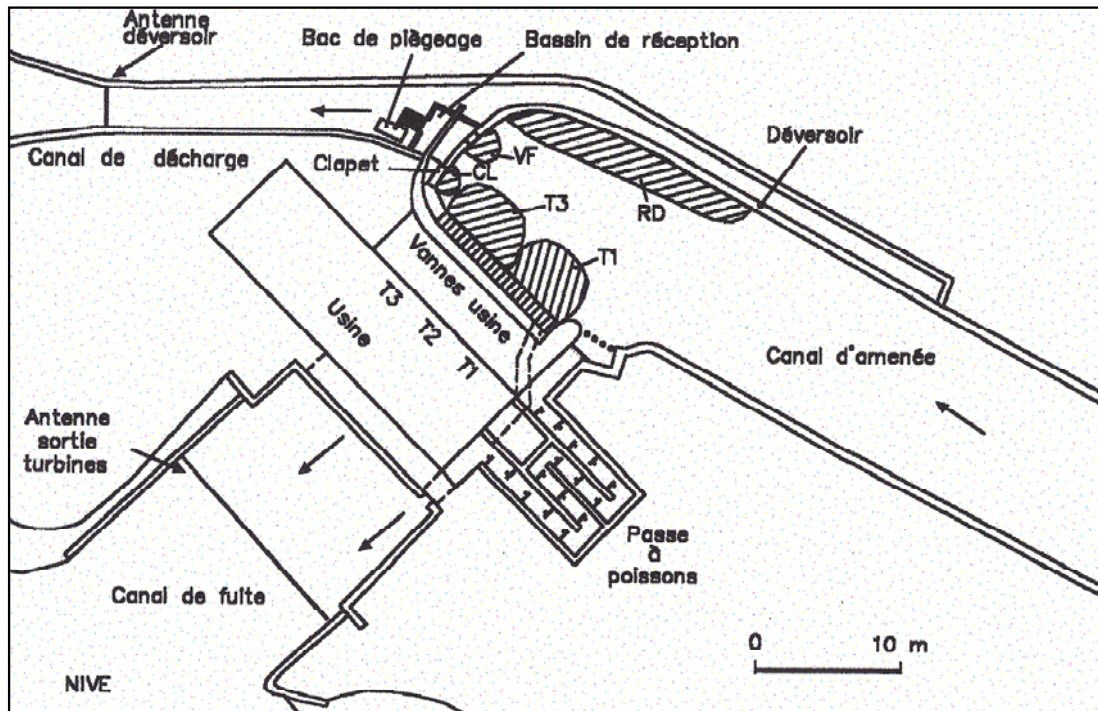


Figure 118 : Schéma de la centrale hydroélectrique d'Halsou. Les zones de surveillance automatique sont hachurées (dessin C. Gosset).

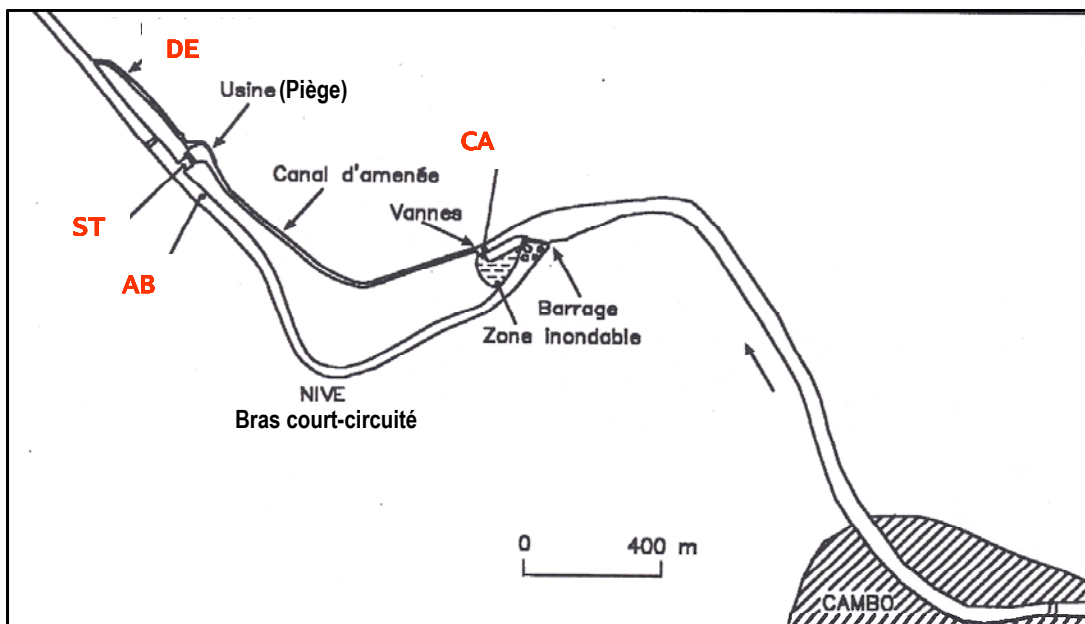


Figure 119 : Emplacement des antennes pour la surveillance automatique du site d'étude. Les positions des antennes filaires sont indiquées en rouge. CA : entrée du canal d'aménée, AB : aval du barrage, ST : dans le canal de fuite de l'usine (sortie turbines), DE : dans le déversoir en aval du piège (dessin C. Gosset).

6.3. Etude du comportement de l'anguille par rapport à la présence de la microcentrale

6.3.1. Comportement à l'approche du site

Le premier évènement constaté au cours du suivi par radiopistage des anguilles argentées, est le comportement de remontée des individus supposés dévaler. Comme cela a été évoqué au Chapitre 5, les anguilles relâchées dans le canal d'amenée (à 400 m environ en amont de l'usine), ont immédiatement tendance à remonter le canal pour aller hors de la zone de surveillance du site. Une fois en amont du site d'étude (de quelques centaines de mètres à deux kilomètres en amont du barrage), les anguilles s'immobilisent pendant des périodes plus ou moins longues attendant des fenêtres environnementales favorables, comme cela a été décrit au Chapitre 5, pour re-dévaler.



Photo 17 : Barrage localisé en amont de la centrale lors d'une crue (photo C. Gosset.)

Au moment de re-dévaler, les anguilles ont deux possibilités : soit, elles réempruntent le canal d'amenée jusqu'à la centrale (ou elles peuvent alors passer par la prise d'eau, les exutoires (piège de dévalaison), ou le déversoir pendant les crues) soit, elles passent par le barrage en amont de l'usine pour atteindre le bras court-circuité de la Nive ; cette dernière solution n'est possible que lorsque le barrage est en surverse (Photo 17). Durant les deux années de suivi et sur 40 individus, 23 ont dévalé par le barrage. Le fait que lors des périodes de migration (crues) le débit présent par surverse sur le

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

barrage est supérieur au débit du canal d'amenée a probablement incité la plupart des dévalants à emprunter ce barrage puis le bras court-circuité de la Nive.

Les anguilles qui ont emprunté le canal, ont des comportements caractérisés par des allées et venues entre la zone usine et l'entrée amont du canal d'amenée. Pour les deux années de suivi, les temps de remonté du canal ont varié entre 30 minutes et 3 jours 10 heures.

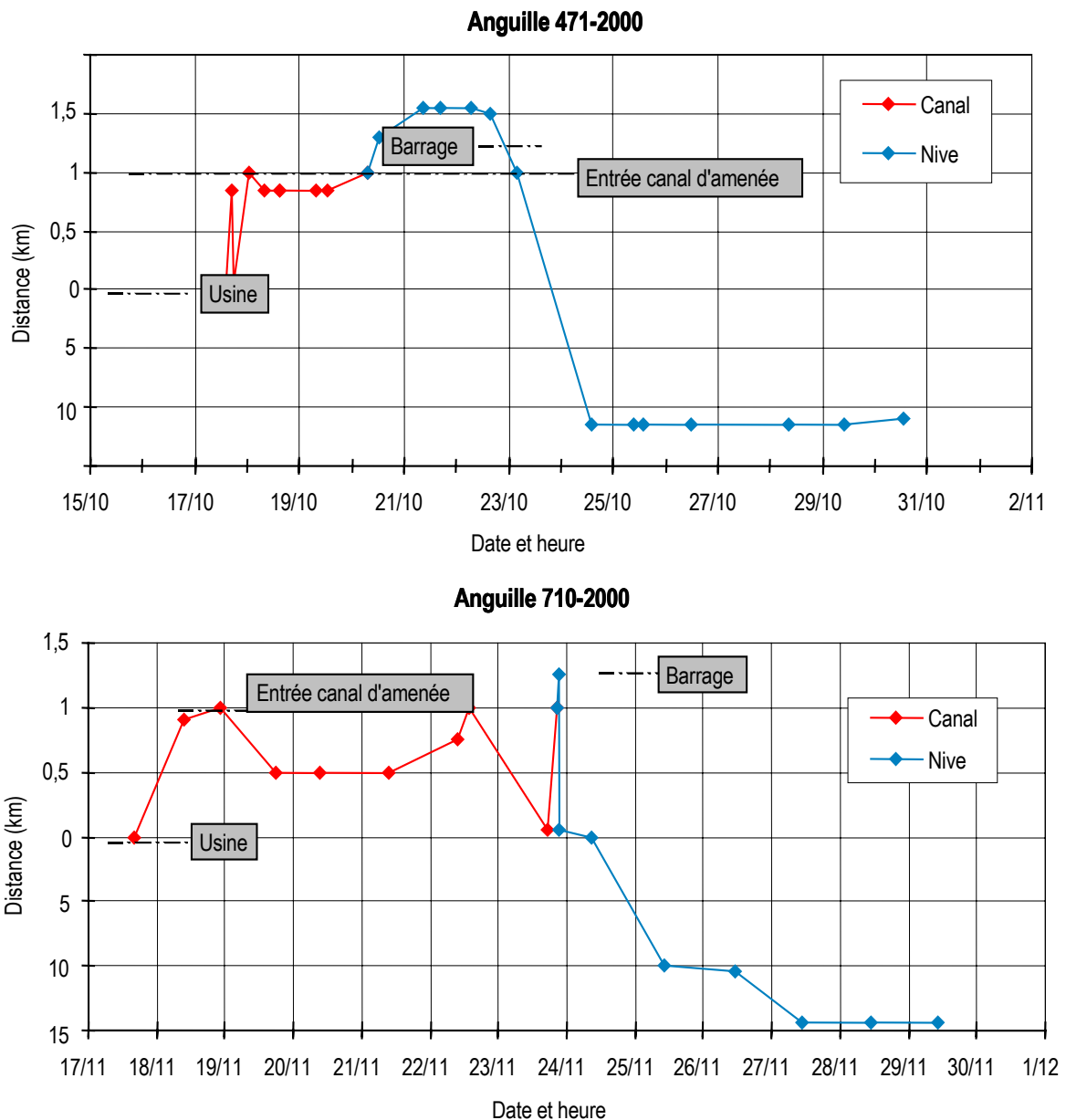


Figure 120 : Déplacements des anguilles 471 et 710. Les trajets en bleu correspondent aux mouvements dans la Nive, et en rouge dans la zone usine (canal d'amenée et prise d'eau de la centrale).

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

Certaines anguilles ont ainsi effectué plusieurs incursions près de l'usine pour finalement dévaler par le barrage amont (Figure 120). A titre d'exemple, l'individu 410 a réalisé ses allées et retours dans la même nuit, tandis que l'anguille 710 est retournée vers l'usine des jours différents (espacés de 5 jours). Dans les deux cas, il est clair que la présence de l'usine occasionne une interruption supplémentaire dans le déroulement de la migration d'avalaison susceptible de s'ajouter ou de faire manquer des fenêtres environnementales favorables. On retrouve ce comportement de va et vient chez d'autres anguilles durant les deux années de suivi (Figure 123 et Figure 124).

Les comportements des différentes anguilles sont résumés Figure 121 et Figure 122. Seuls 5 individus sur 15 ont dévalé par l'usine (grilles ou exutoires) en 1999 et 12 individus sur 26 en 2000. Cette constatation nous indique que cette voie de passage n'est pas attractive pour les anguilles en dévalaison. En plus, nous avons vu précédemment que des voies de migration alternatives existent pour elles et sont empruntées préférentiellement.

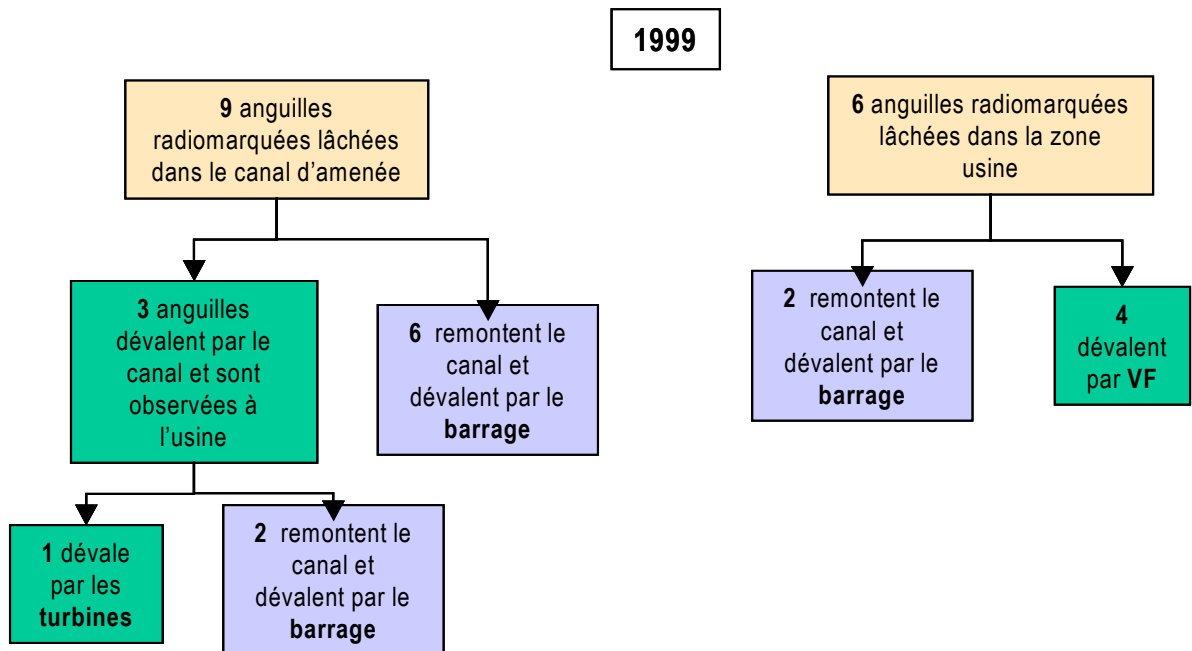


Figure 121 : Schéma récapitulatif du comportement des anguilles radiomarquées en 1999.

VF : Vanne de fond

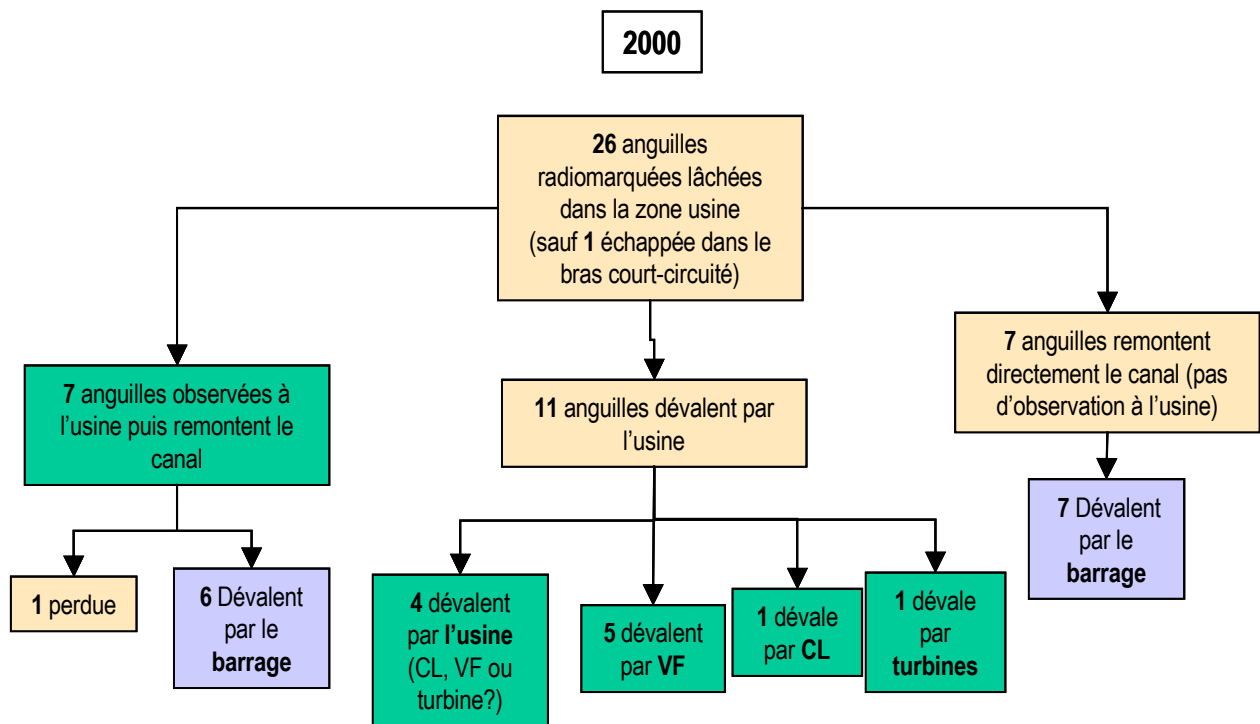


Figure 122 : Schéma récapitulatif du comportement des anguilles radiomarquées en 2000.

CL : Clapet de surface ; VF : Vanne de fond.

6.3.2. Comportement dans la zone usine

6.3.2.1. Attractivité des différentes zones

Afin de limiter la remontée des anguilles radio-marquées et d'obtenir des informations sur leur comportement dans la zone usine, il a été décidé de lâcher les individus plus près de la centrale, juste en amont des grilles de protection des turbines. Dans ce cas, certaines anguilles s'immobilisent alors dans cette zone, au niveau d'un substrat refuge constitué par un amas de vase sédimenté située sur la rive droite (Photo 14) ; ce comportement a d'ailleurs incité la mise en place d'une antenne de surveillance dans cette zone (RD). Plus généralement le fait de lâcher les anguilles plus près de l'usine ne les empêche pas de remonter le canal d'amenée et de s'échapper par le barrage amont.

Pour chaque anguille, les temps de présence dans chaque zone sont très variables (Tableau 31 et

Tableau 32). Relativement faibles près du clapet de surface (CL), de la vanne de fond (VF) et de l'entrée des turbines (T1 et T3), ils sont beaucoup plus élevés en rive droite (RD, près du déversoir), jusqu'à 3 jours. Cette zone correspond à une « aire d'attente » où les anguilles s'immobilisaient la journée et en dehors des fenêtres environnementales favorables. Si l'on ne tient pas compte du temps de présence dans cette zone, l'endroit le plus fréquenté est la prise d'eau au niveau de T1.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

Les temps de présence ne reflètent pas l'attractivité d'une zone, puisque par définition le passage par l'exutoire doit être rapide. Le nombre d'incursions permet de mieux rendre compte de l'attractivité des exutoires ou des turbines. Hormis la zone RD, les incursions sont les plus fréquentes en T1. Entre les deux exutoires, la zone de la vanne de fond a été la plus fréquemment visitée (l'animal se déplaçant généralement près du fond), même si au total elle était ouverte plus que le clapet de surface.

Le suivi des trajectoires détaillées des anguilles 311 et 771 illustre bien la variabilité des comportements vis à vis de l'obstacle. Ils sont présentés sur les Figure 123 et Figure 124. L'individu 311 a effectué plusieurs séjours dans la zone usine où il s'est manifestement trouvé bloqué dans sa migration (Figure 123). Lors de sa première tentative (Zoom 1), l'anguille a été détectée par les antennes situées au niveau des turbines (T1 et T3) et par la vanne de fond (VF), et après plusieurs incursions elle est ressortie du canal d'amenée pour le descendre à nouveau dans la même journée et plus exactement la nuit. La vanne de fond était ouverte à chacun de ses passages, mais ne s'est visiblement pas révélée assez attractive.

L'anguille 771 a tenté à quatre reprises de dévaler par la centrale au niveau de la prise d'eau (Figure 124) et c'est finalement par le barrage amont qu'elle a continué sa migration vers l'estuaire. Pendant ses passages à l'usine, au crépuscule elle s'est uniquement dirigée vers les turbines (T1) (voir Zoom1 Figure 124) mais au moment de la deuxième tentative (voir Zoom2 Figure 124) le piégeage était arrêté et les exutoires fermés.

Tableau 31 : Temps de présence et nombre d'incursions (Nb inc.) dans les différentes zones en 1999. Le fonctionnement des exutoires est indiqué pour les nombres d'incursion (O : ouvert ; F : fermé).

Anguille	CL (O/F)		VF		T1		T3		RD	
	Nb inc.	Temps	Nb inc.	Temps	Nb inc.	Temps	Nb inc.	Temps	Nb inc.	Temps
211	1 (F)	10s	6 (O)	1min04	5	1j1h22	8	1min14	3	7h58
311	0	0	4 (O)	1j10h38	5	1j7h42	2	1min	2	2j20h30
871	0	0	1 (O)	30s	2	17h31	1	30s	1	5h37
892	0	0	2 (F)	1min	2	3min42	1	30s	0	0
831	1 (F)	30s	15 (O) et 10 (F)	2h35	16	2j13h14	14	6min44	12	18j10h01
851	0	0	6 (O)	38min02	2	7h30	1	30s	9	22j5h20
410	0	0	5 (O) et 1 (F)	5min06	6	58min25	2	1min	3	7j7h23
811	0	0	1 (O)	3min42	2	47s	0	0	0	0
Total	2 (F)	40s	38 (O) et 13 (F)	1j14h02	40	6j23min	29	11min28	30	51j1h34

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

Tableau 32 : Temps de présence et nombre d'incursions dans les différentes zones en 2000. Le milieu de la prise d'eau correspond à l'intersection des détections simultanées dans les zones T1 et RD. Cette année toutes les incursions vers les exutoires ont été effectuées lorsque ces derniers étaient ouverts.

Anguille	CL		VF		T1		T3		RD		Milieu de la prise d'eau (T1 et RD)	
	Nb inc.	Temps	Nb inc.	Temps	Nb inc.	Temps	Nb inc.	Temps	Nb inc.	Temps	Nb inc.	Temps
201	0	0	1	30s	0	0	0	0	3	70h03	0	0
410	7	3min29	4	1min29	0	0	0	0	3	8h18	11	3h38s
431	0	0	0	0	0	0	0	0	1	78h19	0	0
491	2	1mn	2	1min	1	3min37	0	0	2	1min45	0	0
221	0	0	0	0	0	0	0	0	3	12min26	0	0
551	0	0	0	0	0	0	1	30s	1	3min11	0	0
631	0	0	5	2min29	2	30s	0	0	1	1h41	0	0
651	0	0	0	0	1	1h29	0	0	0	0	0	0
671	0	0	1	30s	3	8min24	0	0	1	30s	0	0
710	0	0	0	0	1	5min02	0	0	1	6min28	0	0
972	0	0	1	30s	1	30s	0	0	2	11h12	0	0
731	0	0	0	0	1	13min35	0	0	0	0	0	0
912	0	0	1	30s	1	30s	0	0	3	1min29	0	0
951	0	0	0	0	1	30s	0	0	0	0	0	0
930	0	0	2	1min	13	7min52	0	0	18	15h02	6	7h32
751	0	0	0	0	2	3min35	0	0	1	30s	0	0
791	0	0	0	0	4	1min59	0	0	3	1h05	0	0
771	0	0	0	0	4	29min55	0	0	2	2min57	1	36s
Total	9	4min29	17	7min58	35	2h45	1	30s	45	186h09	18	10h33

6.3.2.2. Influence du débit turbiné sur les passages par l'usine

En 1999, le faible nombre de passage par l'usine n'a pas permis d'observer de relation entre les transits par les turbines ou par les exutoires et les conditions hydrologiques. Seule une anguille a dévalé par les turbines, à ce moment le débit turbiné était à son maximum ($28\text{m}^3.\text{s}^{-1}$).

En 2000, 11 anguilles ont dévalé par l'usine. Quatre passages (dont 3 ont été réalisés par la vanne de fond de façon certaine) se sont produits lors d'un arrêt prolongé des turbines (le 24 novembre 2000) et il n'y a donc pas de possibilité de mettre en relation le passage par l'usine en fonction du débit turbiné.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

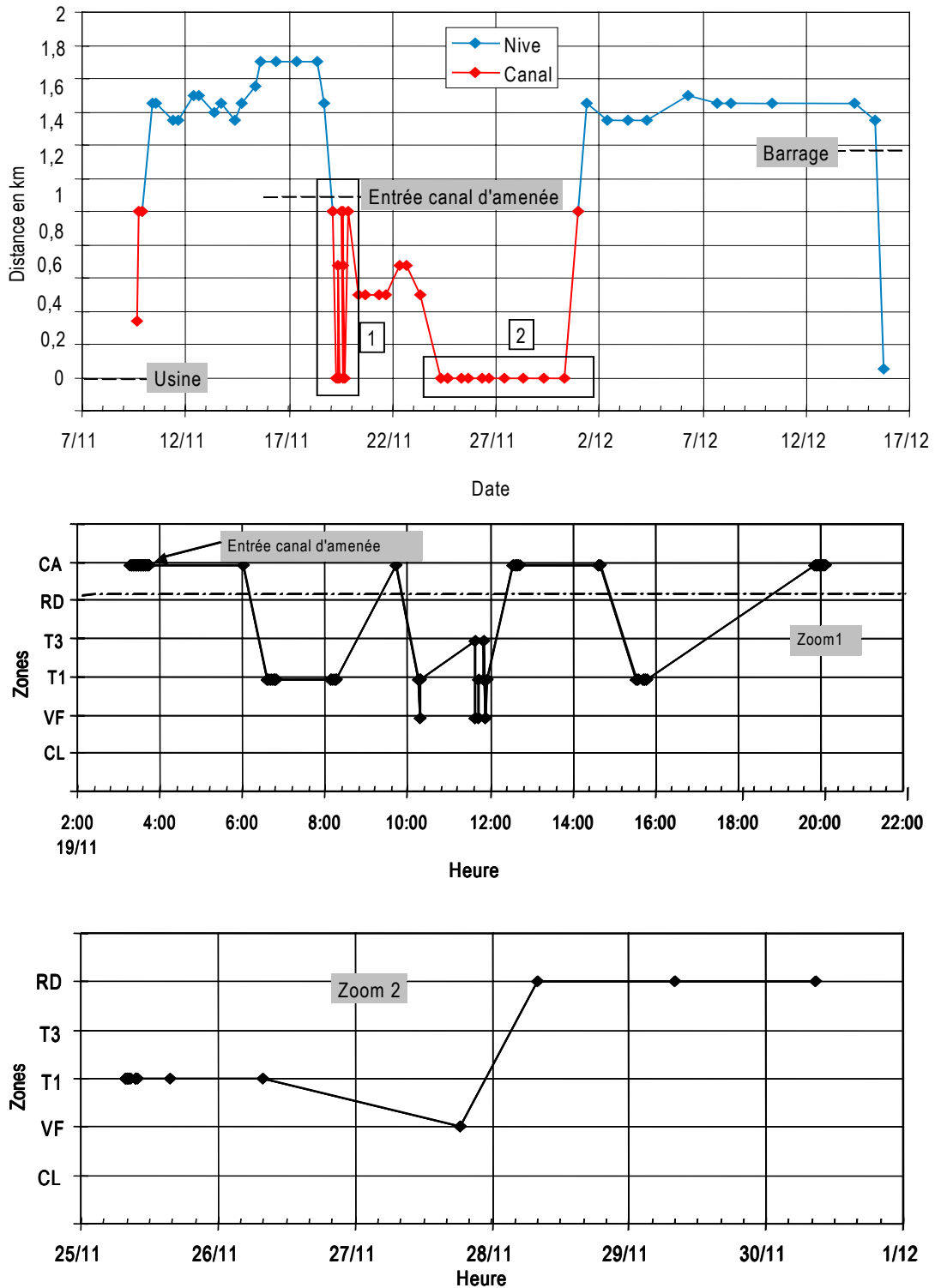


Figure 123 : Parcours de l'anguille 311 : Les trajets en bleu correspondent aux mouvements dans la Nive, et en rouge dans la zone usine (canal d'amenée et prise d'eau de la centrale). Les zooms correspondent aux observations effectuées à l'intérieur de cette zone : CA : entrée du canal d'amenée ; RD : amas de sédiments rive droite ; T3 et T1 turbines ; VF : vanne de fond ; CL : clapet de surface.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

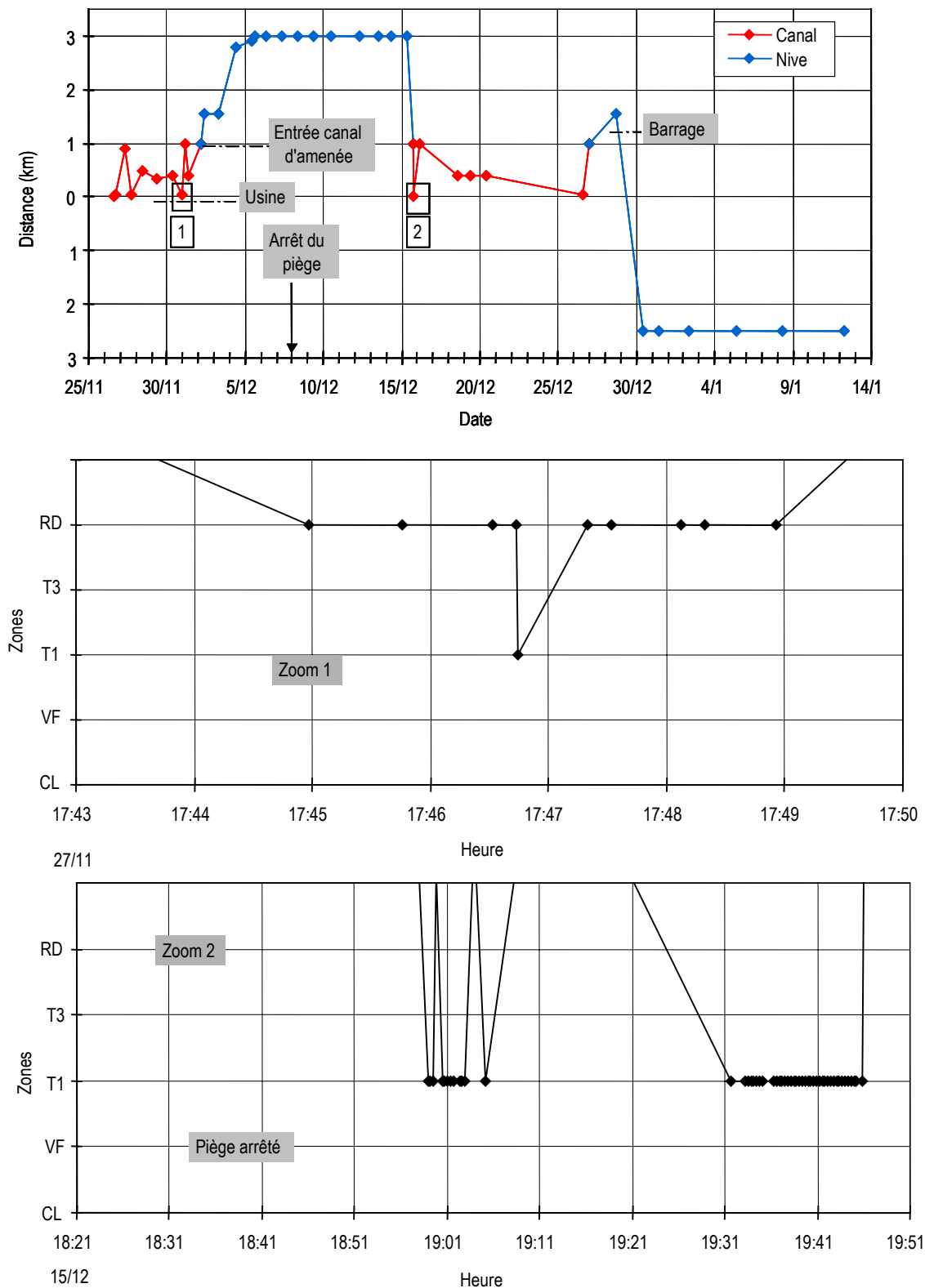


Figure 124 : Parcours de l'anguille 771. Les trajets en bleu correspondent aux mouvements dans la Nive, et en rouge dans la zone usine (canal d'amenée et prise d'eau de la centrale). Les zooms correspondent aux observations effectuées à l'intérieur de cette zone : CA : entrée du canal d'amenée ; RD : amas de sédiments rive droite ; T3 et T1 turbines ; VF : vanne de fond ; CL : clapet de surface.

6.4. Tailles des anguilles et tests de passage au travers des grilles protégeant les prises d'eau

6.4.1. Relation entre la longueur et l'épaisseur des anguilles

Au cours de l'étude, nous avons cherché à savoir quelles anguilles étaient susceptibles de passer à travers les grilles de la prise d'eau avec comme objectif de conclure quant au passage possible des anguilles radio-marquées par cette voie de migration.



L'épaisseur de 409 anguilles a été mesurée de part et d'autre de la tête au niveau de la plus grande largeur du crâne (

Photo 18), car c'est à ce niveau que les individus sont susceptibles d'être bloqués. Les mesures ont été effectuées sur des anguilles provenant soit de la pêche électrique préalable à l'étude sur la dévalaison, soit des captures au piège d'avalaison d'Halsou effectuées en 2000 et 2001.

Photo 18 : Mesure de l'épaisseur de la tête, Et.

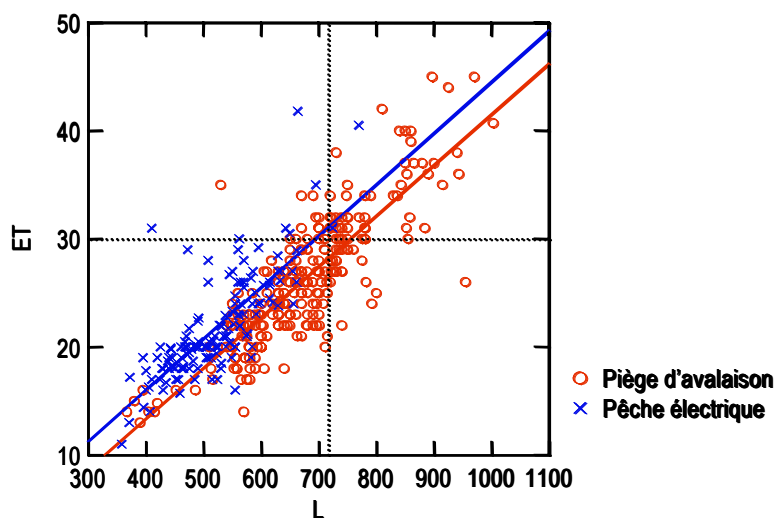


Figure 125 : Relation entre l'épaisseur mesurée au niveau de la tête et la longueur des anguilles capturées dans le piège d'avalaison ou par pêche électrique. Les traits représentent l'épaisseur correspondant aux vides inter-barreaux à l'usine d'Halsou.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

La régression linéaire entre la longueur totale et l'épaisseur est significative : chez les dévalantes : $R=0,942$ $p<0,0001$; chez les anguilles issues de la pêche électrique (jaunes en majorité) : $R=0,778$ $p<0,0001$.

Les équations des droites de régression sont les suivantes :

- Dévalantes : $Et = -5,442 + 0,047 L$
- Pêche électrique : $Et = -3,03 + 0,048 L$

Si l'on suppose qu'une anguille d'une épaisseur de 30 mm (espacement entre les barreaux des grilles de protection des turbines), ne peut pas passer à travers la grille présente sur le site, la longueur totale des individus bloqués par cette grille est de 700 mm environ (Figure 125).

6.4.2. Tests de passage à travers les grilles

Afin de vérifier cette hypothèse théorique, le passage de 37 anguilles de longueurs différentes a été testé sur le dispositif présenté sur la Photo 19. Le principe consiste à déposer des anguilles dans la cuve équipée de grilles d'espacements de plus en plus faibles et à noter à partir de quelle grille, elle est bloquée.

Les tests ont permis de constater que la régression linéaire sous-estime le nombre d'anguilles pouvant passer. Les résultats figurés ici concernent uniquement 37 anguilles (Figure 126), mais tout au long de l'étude de l'année 2000 les anguilles ont été quasi-systématiquement testées et il s'est avéré que très peu d'individus étaient effectivement bloqués pour un vide inter-barreaux de 30 mm. On peut conclure que la grande majorité des anguilles était physiquement susceptible de passer à travers les grilles de l'usine.

Le fait que très peu d'individus radio-marqués soient effectivement passés à travers les grilles des turbines suggère qu'il existe un effet répulsif de ces grilles autre que le simple blocage physique dû à l'espacement des barreaux.

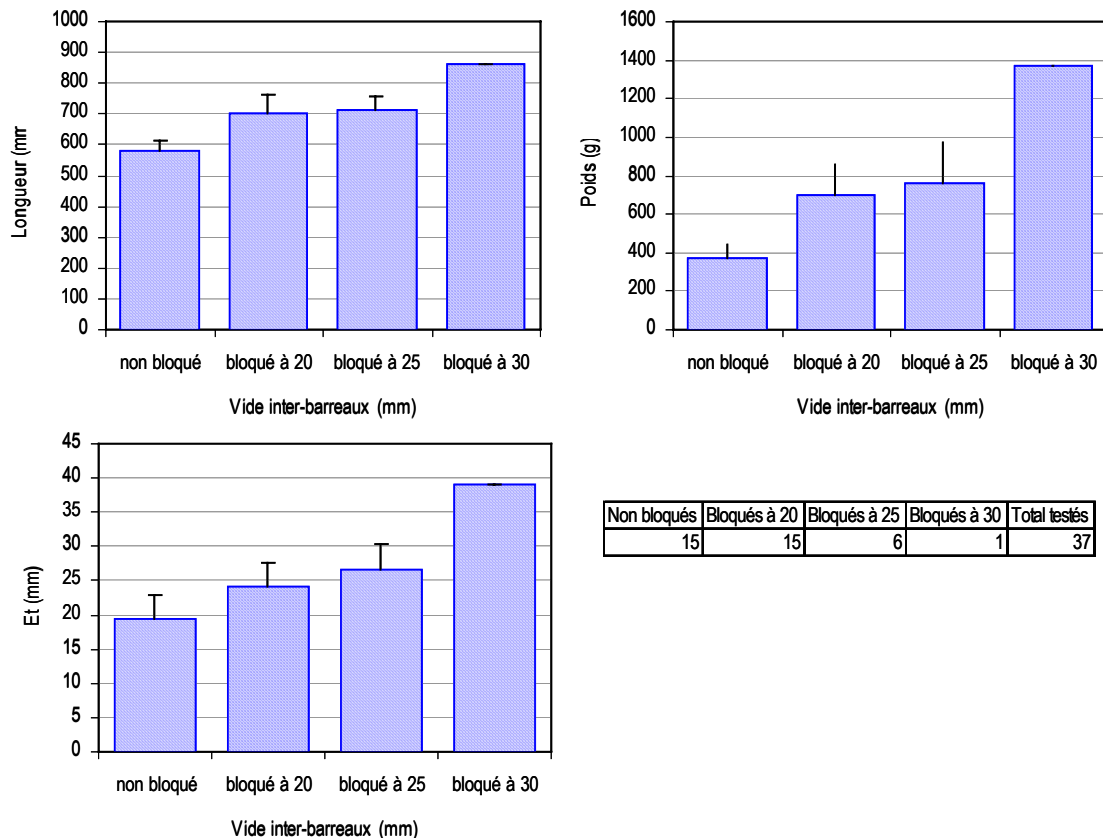


Figure 126 : Résultats des tests de passage aux grilles. Les effectifs sont indiqués en bas à droite de la figure.

6.4.3. Comportement au niveau de l'usine des anguilles radiomarquées en fonction de leur taille

Les individus radiomarqués ont été choisis à partir de leur typologie (stade V) et afin d'obtenir une gamme de taille la plus large possible compte tenu du type d'implantation de l'émetteur, qui peut difficilement se réaliser chez les individus inférieurs à 500 mm (mâles ou petites femelles). Les tailles des individus choisis varient entre 550 et 955 mm (Figure 127).

Les individus ayant emprunté les exutoires ou le barrage amont ne correspondent pas forcément aux plus grandes anguilles. En effet, si l'on examine les caractéristiques (longueur et épaisseur) des anguilles en fonction de leur lieu de passage, on constate que les deux individus qui sont passés par les turbines correspondent aux plus petites anguilles (Figure 128).

Par ailleurs, des doutes persistaient quant aux passages de 2 individus à travers la vanne de fond ou les turbines (Figure 122, p257), or l'examen de leurs longueurs indique au moins pour une anguille (fréquence 221, Tableau 33) qu'il est peu vraisemblable qu'elle soit passée par les turbines étant donnée son épaisseur (44 mm) et l'espacement inter-barreaux des pré-grilles (30 mm).

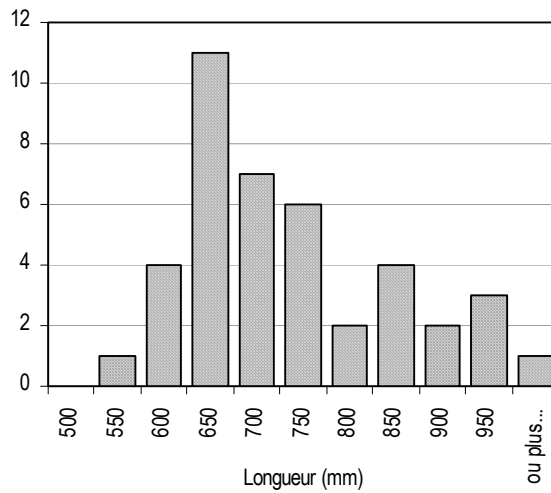


Figure 127 : Histogramme des longueurs des anguilles radiomarquées.

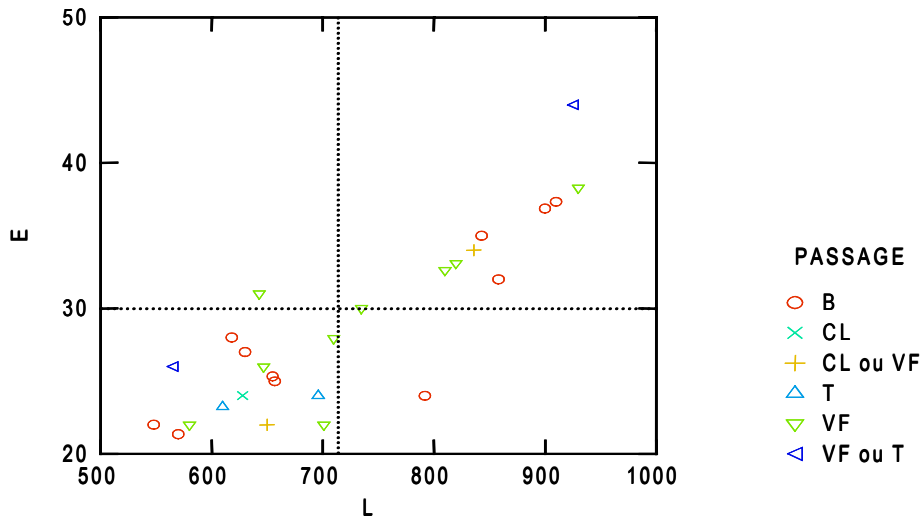


Figure 128 : Relation entre la longueur totale et l'épaisseur de la tête selon le mode de passage des anguilles radiomarquées. Seuls les individus ayant effectué des incursions dans la zone usine sont représentés. B : Barrage ; CL : Clapet de surface ; T : Turbines ; VF : Vanne de fond.



Photo 19 : Dispositif permettant de tester le passage d'individus à travers des grilles d'espacement variables.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

Tableau 33 : Tableau récapitulatif des caractéristiques des 41 anguilles radiomarquées (longueur L et Epaisseur de la tête Et) et de leur comportement. Les épaisseurs en bleu correspondent à des estimations d'après les équations établies au paragraphe 6.4.1.

Année	Fréquence	L	Et	Passage	Incursion zone usine
1999	231	630	24	Barrage	Non
1999	251	595	23	Barrage	Non
1999	291	680	27	Barrage	Non
1999	331	680	27	Barrage	Non
1999	351	735	29	Barrage	Non
1999	371	650	25	Barrage	Non
1999	211	570	21	Barrage	Oui
1999	311	655	25	Barrage	Oui
1999	811	900	37	Barrage	Oui
1999	892	910	37	Barrage	Oui
1999	392	610	23	Turbines	Oui
1999	410	710	28	Vanne de fond	Oui
1999	831	930	38	Vanne de fond	Oui
1999	851	820	33	Vanne de fond	Oui
1999	871	810	33	Vanne de fond	Oui
2000	450	724	28	Barrage	Non
2000	471	632	24	Barrage	Non
2000	511	775	30	Barrage	Non
2000	531	955	26	Barrage	Non
2000	571	645	24	Barrage	Non
2000	591	735	30	Barrage	Non
2000	691	696	22	Barrage	Non
2000	431	630	27	Barrage	Oui
2000	491	843	35	Barrage	Oui
2000	551	858	32	Barrage	Oui
2000	631	548	22	Barrage	Oui
2000	651	657	25	Barrage	Oui
2000	710	792	24	Barrage	Oui
2000	771	618	28	Barrage	Oui
2000	671	628	24	Clapet de surface	Oui
2000	930	836	34	Clapet ou vanne	Oui
2000	951	650	22	Clapet ou vanne	Oui
2000	610	700	27	Echappée dans le bras court-circuité	Oui
2000	751	696	24	Turbines	Oui
2000	201	643	31	Vanne de fond	Oui
2000	731	580	22	Vanne de fond	Oui
2000	791	647	26	Vanne de fond	Oui
2000	912	735	30	Vanne de fond	Oui
2000	972	701	22	Vanne de fond	Oui
2000	221	925	44	Vanne de fond	Oui
2000	410	565	26	Vanne de fond ou turbines ?	Oui

Donc en résumé, l'analyse des suivis par télémétrie montre que sur 40 anguilles radiomarquées (1 anguille échappée dans le bras court circuité) :

- 24 ont dévalé par le barrage amont 60%
- 2 (ou 3) par les turbines 5 à 7,5%
- 10 (ou 13) par l'exutoire de fond (vanne de fond) 25 à 32,5%
- 1 (ou 3) par l'exutoire de surface 2,5 à 7,5%

Le passage par les turbines reste relativement faible pour la gamme de taille étudiée.

6.5. Evaluation quantitative de l'efficacité des exutoires de dévalaison

6.5.1. Efficacité de l'écran électrique

Pour pouvoir comparer les captures réalisées avec le clapet de surface ou la vanne de fond, il s'agit avant tout d'évaluer l'efficacité de la barrière électrique à maintenir le poisson dans le dispositif de piégeage tout en laissant passer les feuilles et débris par l'ouverture aménagée à cet effet.

En 1999, des petits lots d'anguilles marquées par PIT-tag ont été lâchés le soir dans le bassin de réception au cours de 4 tests réalisés pendant la campagne 1999. La circulation d'eau dans le bassin de réception étant dirigée vers l'écran électrique lorsque le clapet de surface est ouvert, nous avons cherché à savoir si l'efficacité pouvait varier selon le type d'exutoire en fonctionnement.

Les effectifs des lots testés sont faibles, néanmoins les résultats présentés sur la Figure 129 montrent que le pourcentage de recapture des individus marqués a varié entre 60 et 100%. Les deux premiers lots d'anguilles présentaient des longueurs moyennes bien inférieures aux deux autres lots et il semble que ce facteur joue sur l'efficacité de l'écran électrique, les plus grandes anguilles étant plus retenues que les petites. Par ailleurs, la diminution de la conductivité entraîne normalement une augmentation de l'efficacité de tels dispositifs. C'est d'ailleurs ce que l'on constate (Figure 129), bien que les variations de ce facteur soient faibles.

Un test supplémentaire a été réalisé en 2000, sur un lot de 10 anguilles (longueur moyenne d'environ 70 cm) lorsque la vanne de fond était ouverte : 9 anguilles ont été récupérées au piège le lendemain matin, ce qui a confirmé les résultats de l'année précédente.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

Ces tests nous ont donc montré que l'écran électrique permettait de bloquer effectivement la grande majorité des anguilles transitant par le bassin de réception. En outre, ce dispositif a permis de piéger de manière efficace pendant les périodes de crues.

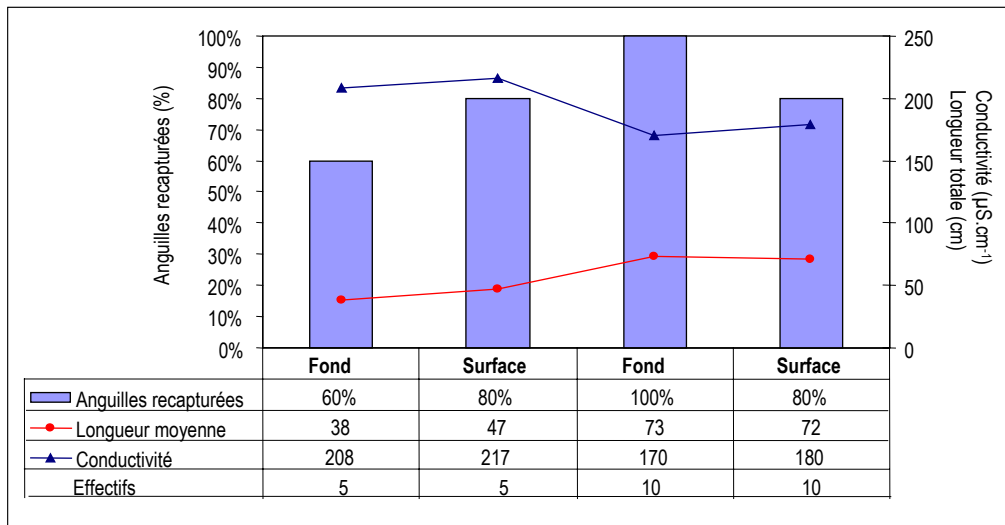


Figure 129 : Efficacité de l'écran électrique selon le type d'exutoire en fonctionnement (fond ou surface) et la longueur des anguilles testées en 1999.

6.5.2. Efficacité comparée du clapet de surface et de la vanne de fond

La séquence 24 h et 2 relevés journaliers pour chaque exutoire n'a pu être respectée durant les deux périodes d'expérimentation du fait du colmatage du piège par les feuilles lors du fonctionnement du clapet, bien que la mise en place de l'écran électrique ait grandement amélioré les conditions de piégeage. Ainsi, au cours des deux années de suivi, il a rapidement été constaté que le nombre d'anguilles capturées était supérieur avec la vanne de fond par le simple fait que les feuilles et les débris dérivant essentiellement en surface rendaient le piège plus efficace lorsque celle-ci était en fonctionnement. L'ouverture du clapet de surface entraîne effectivement un colmatage du piège bien plus rapide notamment pendant les périodes de fort débit lorsque survenaient les principaux pics de dévalaison. Ainsi, certains jours de crue il a été impossible d'utiliser le clapet. Les effectifs capturés selon l'exutoire sont donnés à titre indicatif (Figure 130). En 1999, sur 65 tests effectués avec la vanne de fond et 42 tests avec le clapet de surface, les deux exutoires ont permis de capturer respectivement 95% et 5% des anguilles de la saison. En 2000, 70 tests ont été réalisés avec la vanne de fond correspondant à 72% des anguilles capturées et 29 tests avec le clapet pour 28% des captures. Bien qu'il soit tentant de conclure à l'efficacité supérieure de la vanne de fond, le seul véritable résultat de cette expérimentation est que les anguilles peuvent se déplacer en surface puisqu'un nombre important de captures ont été réalisées avec le clapet.

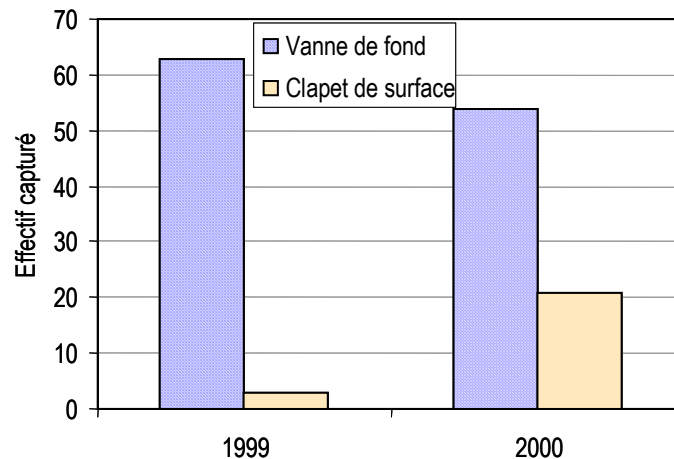


Figure 130 : Captures d'anguilles en fonction de l'utilisation de chaque exutoire.

Quoiqu'il en soit, il est certain qu'un exutoire situé au fond est plus attractif pour les anguilles en dévalaison, néanmoins elles sont capables de monter vers la surface pour chercher une voie de passage. Ceci est confirmé par le fait qu'après le passage par la vanne de fond les anguilles transitent par le moine prévu à cet effet, ce qui les obligent à monter dans la colonne d'eau sur une hauteur d'environ 3 mètres, pour atterrir dans le bassin de réception (Photo 15, p. 245).

6.6. Conclusions

6.6.1. Les conditions expérimentales

Les premières difficultés de mises en œuvre de telles expérimentations sont liées à la période de l'année et aux conditions climatiques dans lesquelles se déroule la migration. Les pics de dévalaison se produisent généralement au moment des crues c'est-à-dire lorsque les débris et feuilles mortes sont les plus importants. Les conditions de travail peuvent être rudes et les installations doivent être robustes. Lors de suivis télémétriques, les antennes doivent être placées de manière à ne pas être endommagées par les débris charriés par la rivière. De même, le dispositif de piégeage doit être solide et conçu de telle manière à ce que les anguilles ne puissent s'échapper, sachant qu'elles peuvent être particulièrement agiles pour trouver des issues, tout en évitant au maximum les problèmes de colmatage.

L'objectif principal de l'étude menée sur le site d'Halsou était d'évaluer l'efficacité de deux types d'exutoires de dévalaison (fond et surface) par rapport au comportement des anguilles en migration. Or, la comparaison des exutoires fond et surface par la technique de piégeage était biaisée non seulement

à cause de la migration épisodique des anguilles, mais également par le fait que le dispositif de piégeage était plus efficace lorsque la vanne de fond était en fonctionnement. L'amélioration apportée par l'écran électrique et la consolidation du piège a permis de constater la deuxième année de suivi, que les anguilles pouvaient néanmoins emprunter le clapet de surface.

6.6.2. *Comportement des anguilles face à l'obstacle*

La présence de la centrale hydroélectrique engendre un comportement particulier chez les anguilles en dévalaison comme nous l'avons vu, elles sont alors **capables de remonter le courant** pour chercher des voies de passage alternatives très en amont. Les incursions répétées dans la zone usine et les allées et venues dans le canal d'amenée indiquent que les anguilles recherchent des solutions pour dévaler de façon active, surtout lorsqu'elles sont confrontées à un obstacle et qu'il s'agit de trouver une zone de franchissement. Ce comportement permet d'ores et déjà d'espérer un échappement potentiel d'une fraction des anguilles dévalantes à l'attraction de la turbine dans la mesure où les centrales sont configurées comme celle d'Halsou (canal d'amenée vers l'usine et une possibilité de court-circuiter celle-ci).

6.6.3. *Evitement et franchissement d'obstacle*

Au niveau de l'usine elle-même, nous avons pu préciser la possibilité de **passage des anguilles au travers des grilles de la prise d'eau**, grâce à un dispositif expérimental permettant de vérifier si physiquement des anguilles de différentes tailles étaient capables de passer à travers des barreaux d'espacement égal à 2, 2,5 ou 3 cm. Il est apparu que la majorité des anguilles capturées au piège d'avalaison et certains individus radio-marqués auraient pu physiquement passer à travers les grilles de la centrale d'Halsou (espacement de 3 cm). Cependant ces derniers ont dévalé par d'autres voies (remontée vers le barrage ou exutoires de dévalaison) suggérant ainsi un effet comportemental répulsif des grilles sur les anguilles (pour la gamme de taille étudiée supérieure à 50 cm). Même si la grille présente un effet comportemental répulsif, on aura intérêt, pour améliorer l'évitement de la prise d'eau et notamment pour les petites tailles, à rendre la grille de prise d'eau la plus "impermeable" possible aux individus dévalants, notamment par le fait que la répulsivité comportementale de la grille est fortement influencée par les conditions hydrodynamiques de la prise d'eau (Travade com. pers.). Vis à vis du seul point de vue "efficacité des dispositifs" une grille à espacement de 2 à 2,5 cm serait préférable à une grille à espacement de 3 cm. Ce premier résultat peut déjà orienter fortement les équipements à prévoir.

Chapitre 6 : Etude du comportement des anguilles face à l'obstacle

Quoiqu'il en soit, le fait de permettre à des individus d'éviter un passage dans les prises d'eau ne suffit pas car il faut guider ces individus vers des exutoires de dévalaison et donc leur offrir une ou plusieurs solutions pour franchir l'obstacle.

Ainsi, en ce qui concerne les **exutoires de dévalaison** (surface et fond), il s'est avéré que l'exutoire de fond était vraisemblablement plus efficace par rapport à l'exutoire de surface dû au fait que l'anguille est une espèce benthique. Néanmoins, plusieurs observations indiquent là encore que l'anguille est capable de chercher une voie de passage, même si elle est située vers la surface (dans la mesure où le l'exutoire est à l'abri de la lumière) puisqu'un nombre important de captures ont été réalisées par le clapet de surface. Le **comportement lucifuge** de l'anguille (migration la nuit, inhibition des mouvements par la lumière) est très certainement un phénomène à exploiter pour l'évitement des zones à risque pour les anguilles.

Ainsi, l'éclairage de la prise d'eau associé à un exutoire maintenu à l'obscurité, qu'il soit situé au fond ou en surface, devrait constituer un dispositif de franchissement d'obstacle efficace pour les anguilles en dévalaison.

L'utilisation d'une **barrière électrique** testée pourrait vraisemblablement constituer un système d'évitement efficace dans la mesure où les tests réalisés sur l'écran électrique au cours de cette étude pour empêcher les anguilles de s'échapper du bassin de réception, se sont avérés concluants. De tels dispositifs testés sur d'autres barrages et dans d'autres hydrosystèmes (Amérique du Nord et Europe), sont d'autres voies de travail. Toutefois, les travaux entrepris sur ces aspects dans d'autres pays donnent des résultats qui doivent être complétés par d'autres tests en fonction de la taille des individus et de la conductivité du milieu.

Chapitre 7. SYNTHÈSE, DISCUSSION ET CONCLUSION

Au début de ce travail, nous avons pu apprécier la capacité d'adaptation remarquable que présente l'anguille : colonisation de milieux très divers, marécageux et lacustres, grands cours d'eau ou bien encore les herbiers littoraux ou les estuaires et lagunes. Elle passe obligatoirement au moins une partie de sa vie en milieu marin et l'autre en eaux continentales ou à leur proximité immédiate. En vue de sa longue migration transocéanique vers les plaines abyssales de la mer des Sargasses, l'anguille développera des caractéristiques physiologiques et morpho-anatomiques bien spécifiques qui lui permettront de se déplacer à grande profondeur et d'effectuer la maturation finale vers le stade reproducteur.

Depuis des millions d'années, ces particularités des anguilles, toutes espèces confondues ont probablement contribué à son important développement, en termes de populations et d'aire de répartition sur toute la planète. Néanmoins, malgré sa capacité à confronter et à s'adapter à des milieux « hostiles » pour un Vertébré aquatique (milieux peu oxygénés, climats extrêmes, milieu profond), cette espèce est aujourd'hui menacée

Au cours de ce travail nous nous sommes intéressés à la dernière phase de la vie continentale de l'anguille : le phénomène de migration d'avalaison et la métamorphose ou argenture qui le précède. Nous verrons au cours de cette synthèse et discussion finale que les résultats obtenus dans cette étude soulignent, là encore la capacité d'adaptation ou flexibilité à la fois du comportement et de la physiologie de l'anguille.

Dans un premier temps, nous examinerons les résultats et les hypothèses avancées sur la métamorphose pré-migratoire ou argenture par rapport aux travaux existants. Puis nous verrons en quoi l'indice d'argenture développé à partir de la caractérisation des écophases jaune et argentée constitue un outil indispensable pour le suivi et la gestion des fractions de population d'anguilles. Une partie de cette synthèse sera consacrée aux éléments nouveaux mis en évidence dans cette étude sur le comportement de l'anguille pendant sa dévalaison et sur l'influence de certains paramètres environnementaux. Enfin nous terminerons cette discussion en concluant sur les dispositifs d'évitement et de franchissement que nous avons testés et en insistant sur les solutions à prospecter au regard des connaissances acquises sur le comportement de l'anguille.

7.1. La métamorphose en anguille argentée

7.1.1. Variabilité des profils physio-anatomique et morphologique des anguilles

Un des objectifs majeurs de ce travail était de typer les anguilles argentées dévalantes par rapport aux individus jaunes sédentaires. Les questionnements sur ce point particulier sont survenus lorsqu'il s'agissait de déterminer les stades d'anguilles présentant des livrées très variables. Ces individus correspondaient-ils à des anguilles déjà susceptibles de partir en migration. Devait-on les considérer comme étant au stade argenté ou s'agissait-il d'individus au stade jaune ? Pour ce faire, il était essentiel de disposer d'un échantillon important en terme d'effectif et représentant au mieux la variabilité des stades présents dans le milieu, collecté à plusieurs périodes de l'année et sur différents sites.

Le typage a tout d'abord été réalisé au niveau de la physio-anatomie des individus, sur des paramètres évoluant typiquement au moment de la métamorphose, c'est-à-dire principalement, le poids des gonades, le taux d'hormone gonadotrope et le poids du tractus digestif. Ces variables ont constitué une référence fiable pour définir les stades d'évolution des anguilles. Les modifications internes ont été rapportées à des paramètres externes mesurables sur le corps de l'animal afin d'éviter les sacrifices d'individus.

Nous avons constaté une variabilité importante à l'intérieur de chaque groupe jaune et argenté, liée à :

- La présence de **stades intermédiaires**,
- la **période de l'année** à laquelle les anguilles ont été échantillonnées,
- le site de **provenance**.

Il était essentiel d'examiner ces trois aspects. En ce qui concerne le premier point - et il s'agissait là d'une des questions initiales de ce travail - nous avons pu identifier des anguilles femelles « en voie d'argenture ». On peut à présent évoquer l'existence d'anguilles pré-argentées comme on parle de pré-smolts chez les Salmonidés migrants.

La variabilité existant au sein de l'échantillon analysé est également due à la période de l'année. Si cet aspect écologique n'avait pas été pris en compte dans l'analyse de l'échantillon global, on aurait pu conclure d'après les poids des tractus digestifs, à la présence de stades intermédiaires qui n'auraient été que le reflet d'une évolution saisonnière.

Sur l'ensemble des sites étudiés, les anguilles argentées dévalantes présentaient un profil physio-anatomique homogène. Par contre, leurs longueurs pouvaient être très différentes. Ceci implique donc pour les individus des stratégies différentes, selon le site, au niveau de l'allocation de l'énergie pour réaliser correctement la croissance somatique et celle des gonades. L'examen de la variabilité inter-sites nous a également permis de constater des caractéristiques propres à chacune des écophases jaune et argentée qui n'étaient pas visibles sur l'échantillon pris globalement.

7.1.2. Les étapes de l'argenture

En écologie, on cherche souvent à dégager des groupes d'individus similaires entre eux en laissant plus ou moins de côté les quelques individus ou groupes intermédiaires. . « En effet, on ne peut s'attendre à trouver des discontinuités lorsqu'on procède au groupement d'échantillons, [...] à moins que l'on ait échantillonné de part et d'autre d'un gradient et non dans le gradient lui-même » (Legendre et Legendre 1979). Dans le cas présent, le problème initial était justement de caractériser et de tenir compte de ces individus intermédiaires pour essayer d'obtenir le continuum de transformation. Nous avons donc fractionné ces groupes pour tenter d'approcher la réalité, définissant ainsi des étapes nous permettant de décrire un phénomène dans son ensemble.

Jusqu'à présent, l'existence de stades intermédiaires de l'argenture a rarement été évoquée et jamais étudiée. Fontaine (1994) est le premier à s'interroger sur les étapes de l'argenture chez les femelles, suggérant ainsi la présence de stades intermédiaires. L'auteur propose trois étapes distinctes basées sur l'augmentation du RGS qui passe de 0,2-0,4% à environ 0,9% dans un premier temps, puis de cette dernière valeur à environ 1,5%. La troisième phase correspond à l'avalaison.

Ces étapes proposées par Fontaine correspondent à la phase de croissance qui comprend les stades I et II, puis à la période d'argenture c'est-à-dire les stades III, IV et V.

7.1.2.1. La phase de croissance

Le développement des gonades constitue le premier changement relatif à l'argenture des anguilles. Chez les femelles, nous avons constaté que les **ovaires** vont se développer tout au long de la croissance de **façon proportionnelle à la taille** : au **stade I, ils seront à peine différenciés** ; au **stade II, ils seront visibles, bien qu'encore très peu développés**. La production d'hormone de croissance (GH) est proportionnelle à la taille de l'anguille. Quant à la production d'hormone gonadotrope (GTH), elle reste extrêmement faible quel que soit le sexe. Chez les anguilles mâles, les gonades resteront difficilement identifiables tant que le phénomène de métamorphose ne sera pas

enclenché, c'est-à-dire tant que la production de GTH sera faible. Les mâles restent petits : leur taille ne dépassera pas 45 cm.

7.1.2.2. *l'argenteure*

Aux alentours de **30 à 35 cm chez les mâles et à partir de 50 cm chez les femelles, la production de GH va augmenter** de façon importante favorisant une dernière étape de croissance puis peu de temps après s'en suivra une **hausse très nette de la production de GTH**. Il s'agit du **stade III (chez les femelles) et du stade IIs (chez les mâles)**. Ces stades IIs et III que l'on peut considérer comme pré-dévalants, correspondent à des individus présentant des RGS encore relativement faibles (0,8 et 0,12% chez les femelles et mâles respectivement).

Ces résultats vont dans le sens des observations de Huang et al. (1998). En effet, les auteurs ont montré que la transition s'effectuait via le facteur de croissance IGF-I produit dans le foie. Ce facteur agit directement au niveau de l'hypophyse en stimulant la production de GTH-II et en inhibant la sécrétion de GH (Rousseau et al. 1998). L'IGF-I est lui-même stimulé par la sécrétion de GH. Par conséquent on peut émettre l'hypothèse qu'un pic suffisamment important de GH pourrait entraîner la production du facteur IGF-I puis celle de GTH. Ce n'est qu'après le début de production de GTH que les gonades augmenteront de façon relativement importante.

Au stade IV (femelles) tel que nous l'avons défini, les anguilles présentent une livrée argentée et les surfaces oculaires ont considérablement augmenté, les gonades sont relativement bien développées : **l'évolution du RGS n'est plus proportionnelle à celle de la taille de l'anguille**. Le tractus digestif commence à se résorber et le jeûne a donc débuté. Les modifications ne feront alors que s'accroître : **le tractus digestif régresse et les nageoires pectorales se développent**. Il s'agit des **stades V pour les femelles et IId pour les mâles qui correspondent aux stades dévalants typiques**.

L'existence des stades IV et V confirme les observations de Facey et Helfman (1985). En effet, au cours d'une comparaison des anguilles argentées (*A. rostrata*) provenant de quatre cours d'eau, ces auteurs ont observé que les tubes digestifs de certains individus contenaient de la nourriture et que certaines anguilles pourtant argentées étaient capturées dans des nasses appâtées. Les auteurs en concluent sans réellement l'étudier que la dégénérescence du tube digestif doit s'accomplir plus tard dans la métamorphose.

Par ailleurs, chez les salmonidés migrateurs amphihalins, la smoltification correspondant à la métamorphose pré-migratoire permet aux jeunes saumons d'acquérir les caractéristiques et adaptations

nécessaires à la vie en eau salée. En ce sens, elle peut être comparée à l'argenture chez l'anguille, bien qu'elle ne comprenne aucune modification liée à la maturation sexuelle. La smoltification s'effectue de manière progressive et les stades intermédiaires sont connus (Hoar 1988; Boeuf 1994). Or, ce n'est qu'en phase terminale de la métamorphose que les individus entrent en migration active. C'est également à ce stade que les individus présentent la plus grande capacité d'adaptation à l'eau de mer (Boeuf et Harache 1982).

Plus les anguilles sont proches de la métamorphose, plus elles présentent un profil physio-anatomique homogène quel que soit le site. Au stade dévalant (stade V), les individus présentent un RGS de l'ordre de 1,5% qui dépassera rarement les 2%. Ceci reflète le blocage de la fonction gonadotrope, qui ne sera réellement mise à contribution qu'en zone marine et probablement à grande profondeur (Dufour 1985; Dufour et Fontaine 1985), la migration se faisant vraisemblablement au niveau de la plaine abyssale (Elie 1994).

7.1.3. La phase de régression

Le phénomène d'argenture est-il réversible ? Dans la littérature il existe plusieurs indications d'une telle possibilité chez d'autres espèces. En effet, chez les salmonidés migrateurs amphihalins, la smoltification est réversible si un individu reste en eau douce (Lundqvist et Fidberg 1982; Ombredane et al. 1996; McCormick et al. 1999), il pourra smoltifier une seconde fois l'année suivante (Shrimpton et al. 2000). La « fenêtre physiologique » pendant laquelle les smolts de saumon atlantique sont capables de migrer est étroite et les délais dans la migration (occasionnés par les barrages par exemple) vont diminuer leurs chances de migrer à temps (McCormick et al. 1998). Chez ces individus la désmoltification sera d'autant plus rapide que la température est élevée. Les individus gardent leurs couleurs caractéristiques mais perdent leur capacité d'osmorégulation en milieu salé.

Pour l'anguille il n'existe aucune information sur la possibilité de réversibilité de l'argenture. Les seules expériences connues concernent des anguilles argentées ayant subi une maturation artificielle par injections hormonales. Ainsi, même après l'émission des gamètes, celles-ci ont été capables de s'alimenter à nouveau et l'on observe alors une régénération du tractus digestif (Fontaine et al. 1982; Dollerup et Graver 1985).

Seuls Svedäng et Wickstrom (1997) ont évoqué la possibilité d'un tel phénomène. Ils ont mesuré les taux de graisse d'anguilles argentées provenant de différents sites en Suède. Ainsi, certains individus présentaient des taux très faibles, fréquemment inférieurs à 20%, ce qui d'après les estimations de Boëtius et Boëtius (1980), ne leur permettraient pas d'effectuer les 6000 km les séparant de leur aire de ponte. Les auteurs en concluent que l'argenture est sans doute plus flexible que l'on ne l'imaginait

Chapitre 7 : Synthèse, discussion et conclusions

auparavant, les anguilles pouvant arrêter le processus de métamorphose et reprendre une alimentation si les chances de migration et de reproduction sont compromises. Toutefois, les estimations de l'énergie nécessaire pour effectuer la migration ont été revues à la baisse par Van Ginneken et Van den Thillart (2000) pour qui les anguilles présentant un taux de lipides compris entre 10 et 28% de la masse corporelle seraient en mesure de parcourir les 6000 km et de se reproduire. Ces résultats ne remettent cependant pas en cause les hypothèses d'un phénomène d'argenture plus flexible.

Au cours de ce travail nous avons observé la présence d'anguilles argentées au stade IV en dehors de la saison de migration au mois de janvier, puis entre avril et août. Ces anguilles représentent soit une étape d'évolution vers le stade V dévalant (individus très en retard par rapport à la majorité des migrants) soit **un stade de régression correspondant à des individus argentés de l'année précédente ayant manqué l'ensemble des fenêtres de migration possibles**. En ce qui concerne ces individus, la deuxième hypothèse est la plus probable étant donné les tractus digestifs relativement développés traduisant probablement une reprise d'alimentation.

Au cours d'une étude réalisée en dehors de ce travail, des lots d'anguilles argentées maintenues en bac pendant une année ont été sacrifiées à quatre reprises (données non-publiées). Ces anguilles ont été alimentées à partir du mois de mars 2000. Les effectifs sacrifiées sont faibles mais on observe tout de même une augmentation du RIS et une diminution du RGS au cours du temps (Figure 131). Ces premières données doivent être complétées mais elles constituent une première indication de la possibilité de mise en place d'un phénomène de régression de l'argenture.

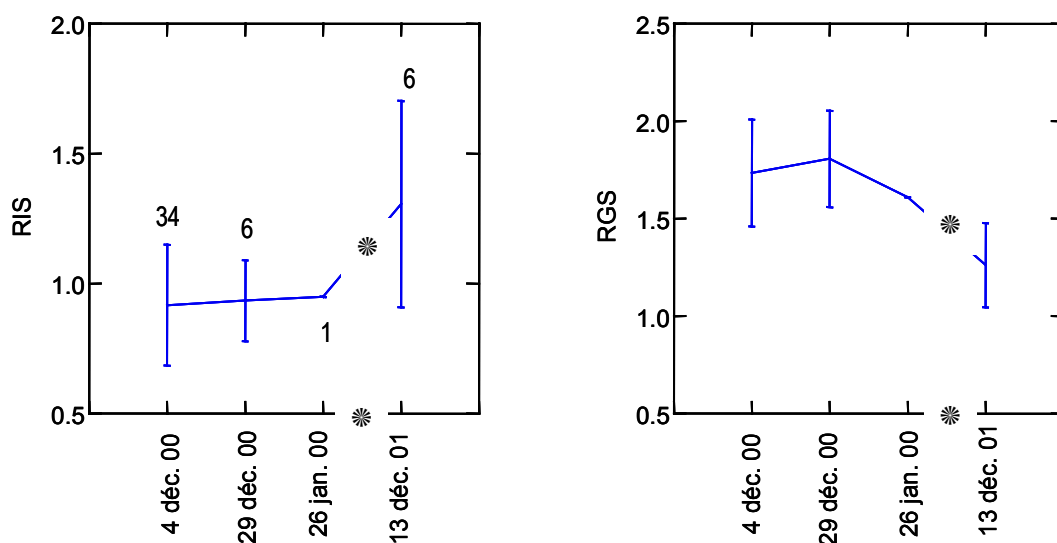


Figure 131 : Evolution des RIS et RGS moyen des lots d'anguilles argentées maintenues en captivité.

7.1.4. Période et déclenchement de l'argenture

Les valeurs de RIS pendant la phase de croissance présentent des fluctuations saisonnières correspondant à des périodes estivales d'alimentation et hivernales de jeûne. Ainsi, Ancona en 1921 (dans Bertin 1951) a mis en évidence que les anguilles jaunes, soumises expérimentalement à un jeûne prolongé, présentent la même involution du tube digestif que les anguilles argentées. Nous avons pu constater qu'effectivement à ce stade, les anguilles ont un tube digestif plus développé pendant les périodes printanières et estivales, et que le RIS pouvait atteindre des valeurs très basses à l'automne et en hiver. Cependant ces valeurs restent néanmoins supérieures à celles des anguilles argentées des stades IV et V.

C'est au mois de septembre qu'apparaissent, dans les fractions de population sur les bassins versants, les premières anguilles argentées. C'est également à cette période que les valeurs des paramètres anatomiques sont les plus proches entre les individus correspondant aux écophases jaune et argentée. Enfin, il s'agit du seul moment où le coefficient de condition des anguilles argentées dépasse significativement celui des anguilles jaunes. Ces résultats laissent supposer que **la transition vers le stade IV s'effectue à la fin de l'été, probablement fin août et au mois de septembre**. Par ailleurs, une étude sur les changements saisonniers de la morphologie de la glande hypophysaire chez l'anguille indique que la taille des lobes antérieur et postérieur augmente de façon importante deux mois avant la migration (Evans 1940). L'auteur signale que c'est précisément pendant les mois de septembre et octobre que l'hypophyse augmente en taille. Or n'oublions pas que c'est au niveau de cette glande que sont produites les hormones de croissance (GH) et gonadotrope (GTH).

Chez les individus du stade III, nous avons observé des pics de GH à deux reprises, en mai et, de façon moins prononcée en septembre. Le pic du mois de mai peut être dû soit, comme nous l'avons évoqué, à une reprise d'alimentation soit être indicateur de jeûne lié à leur « hibernation » (Marchelidon et al. 1996; Olivereau et Olivereau 1997). Le pic de septembre peut résulter de la période de forte croissance que constitue l'été. Cette situation induirait une production importante du facteur IGF-I lequel serait responsable du début de synthèse de GTH. Associée à la production de stéroïdes sexuels (testostérone) elle entraînerait les changements morphologiques tel que le changement de couleur du tégument et l'exophtalmie (Huang et al. 2001; Rohr et al. 2001).

Si **l'argenture débute au printemps** comme nous le pensons (apparition des individus du stade III dans les échantillons de printemps) et comme le suggère Fontaine (1994), ce phénomène se met en place l'année de dévalaison (Figure 132).

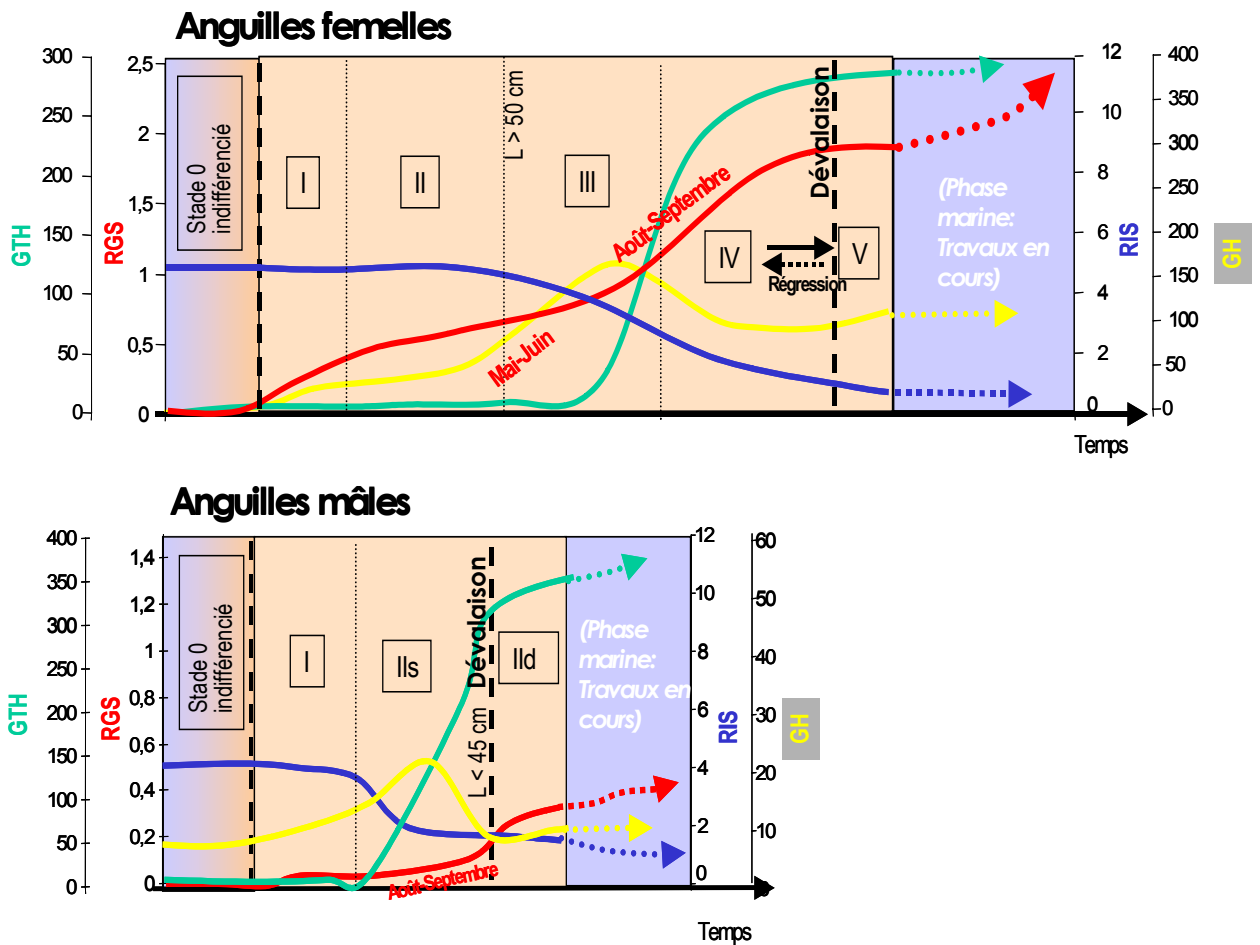


Figure 132 : Evolutions moyennes des paramètres physio-anatomiques au cours des différents stades « d'argenture » : I à V chez les femelles et I à IId (dévalant) chez les mâles. Le stade 0 correspond aux anguilles n'ayant pas encore exprimé leur sexe. RGS : rapport gonadosomatique ; RIS : rapport intestino-somatique ; GTH : hormone gonadotrope en ng/hypophyse ; GH : hormone de croissance en μg /hypophyse.

7.1.5. Manifestations externes de l'argenture

Plusieurs modifications morphologiques traduisent de façon claire les changements internes. Même si la couleur de la robe de l'anguille reflète vraisemblablement assez bien l'évolution de la métamorphose, ce critère reste difficilement quantifiable. La couleur est un critère plus subjectif et il reste toujours par ailleurs une fraction d'anguilles de livrée intermédiaire ou très différente et difficilement descriptibles. Les données obtenues grâce au spectrocolorimètre ont confirmé que la variabilité est importante au niveau de la livrée des anguilles argentées rendant difficile l'établissement de critères d'évolution ou de type d'individus basés sur la couleur. De plus, l'appareil utilisé ne nous a pas permis de mesurer

l'aspect iridescent du ventre des anguilles argentées et en tous les cas la partie ventrale n'est pas toujours blanche et l'aspect argenté pas toujours visible.

Il existe peu de littérature sur l'influence de l'environnement de l'anguille sur sa couleur. Les changements de couleur liés au milieu seraient lents et progressifs (Fujii 1993) et une étude a montré chez l'anguille que ces changements ne surviendraient qu'au bout de 3 à 5 jours (Thornton et Howe 1974). Selon certains auteurs, l'habitat (Tesch 1967) et la lumière (Waring 1963) influent vraisemblablement sur la pigmentation de l'anguille. Des tests préliminaires nous ont permis de constater que les mesures spectrorimétriques étaient légèrement différentes selon la couleur du bac d'anesthésie des anguilles mesurées. Des expérimentations supplémentaires doivent être effectuées pour vérifier l'influence de l'environnement de l'anguille sur la couleur du tégument

En revanche les mesures biométriques effectuées sur le corps des anguilles sont plus fiables pour traduire les changements internes. **L'augmentation progressive du RGS se reflète au niveau de la surface de l'œil.** Néanmoins chez les anguilles argentées, cette corrélation disparaît. Cette absence de lien entre le RGS et l'augmentation de la surface de l'œil au stade argenté (IV et V) a été également constatée par Jessop (1987) et Müller (2001).

Extérieurement, la métamorphose se reflète, principalement au niveau des diamètres oculaires. La livrée typique de l'anguille argentée n'apparaît que vers la fin de la phase de métamorphose continentale.

7.1.6. Différences de tailles à l'argenture

Si le profil physio-anatomique du stade argenté est homogène, en revanche la variabilité au niveau de la longueur est importante chez les femelles. Ce point particulier a fait l'objet de nombreuses hypothèses sur les stratégies écologiques. L'hypothèse généralement admise est que les mâles ont tendance à minimiser le temps passé en eaux continentales (et donc à s'argenter à une petite taille) alors que les femelles opteraient pour une stratégie de maximisation de la longueur pour augmenter le potentiel reproducteur (Helfman et al. 1987; Voellestad 1992; Oliveira 1999). En effet, les anguilles femelles atteignent fréquemment plus de 80 cm, mais nous avons constaté qu'elles pouvaient s'argenter à partir d'une longueur de 50 cm.

A travers nos données nous avons identifié trois sources de variabilité qui pourraient expliquer ces importantes disparités.

Selon Voellestad (1992) la taille à l'argenture dépendrait de la croissance des individus. Plus la croissance est bonne, plus les anguilles s'argentent à une petite taille. **La première source de**

Chapitre 7 : Synthèse, discussion et conclusions

variabilité est liée à l'habitat des anguilles, via la croissance qui va dépendre du type de milieu. Ainsi, Michelet (2000), après avoir établi des clés âge-longueur sur des fractions de population d'anguilles femelles capturées à plusieurs niveaux sur la Loire, a mis en évidence des différences de croissance des anguilles sur cet axe. Les inégalités de croissance seraient au bénéfice de la partie basse de l'axe Loire. Par ailleurs, l'auteur a comparé ses données à celles d'échantillons d'*Anguilla rostrata* provenant de la rivière Sud-Ouest au Québec. Il précise que les disparités de vitesse de croissance entre les deux espèces sont considérables, au profit des anguilles du Lac de Grand-Lieu et de la Loire. Or, sur la rivière Sud-Ouest, où les conditions de milieu sont bien plus contraignantes que sur les hydrosystèmes français, les anguilles argentées sont de grande taille et dépassent fréquemment 1 m de long (Verreault 2001).

Le développement des ovaires reste faible chez les anguilles jaunes et selon Oliveira et McCleave (2002) cela leur permettrait de croître en longueur plus rapidement tant qu'elles n'ont pas débuté leur métamorphose. Même si le développement est faible à ce stade, nous avons constaté une relation proportionnelle et linéaire qui existe entre la longueur des individus et le rapport gonado-somatique (RGS) avant la métamorphose : cette relation exprime également les différences de taille à l'argenture. En effet, plus la pente de la régression est forte plus les anguilles s'argentent à des petites tailles. Cette relation présente des différences en fonction des sites et des anguilles argentées de tailles diverses auront néanmoins des RGS équivalents. Certaines anguilles, comme celles présentes sur le marais de Certes, vont avoir tendance à favoriser le développement des gonades par rapport à la croissance en longueur. En effet, sur ce site la taille des anguilles observées dépasse très rarement 65 cm y compris pour la phase d'argenture (Lee 1979; Bruyère 1993). Tandis que d'autres anguilles, comme les individus issus des zones en amont sur la Loire, vont au contraire favoriser l'augmentation de la taille aux dépens des gonades.

Bianchini et al. (1983) ont relié les différences entre les longueurs des femelles au moment de leur dévalaison aux particularités hydrographiques du bassin versant (présence de lacs, taille du bassin, débit, etc.). La répartition des grandes et petites anguilles est souvent reliée à leur localisation amont-aval, les mâles étant généralement situés tout à fait à l'aval (Helfman et al. 1984; Helfman et al. 1987; Oliveira 1999), dans les estuaires et lagons, et la proportion de ces derniers diminue vers l'amont tandis que le nombre et la taille des femelles augmentent (Bertin 1951). Bouillon et Haedrich (1985) constatent que la taille du bassin versant se reflète au niveau des tailles des anguilles argentées : le plus grand bassin comprend les plus grandes anguilles argentées. De la même façon, nous avons observé une répartition amont-aval des tailles à travers les données de pêche sur la Loire.

Chapitre 7 : Synthèse, discussion et conclusions

Si les anguilles argentées peuvent présenter des tailles similaires selon le site, il peut exister une variabilité importante au sein d'un même secteur. En effet, en 1980 le lac Fardume träsk en Suède a fait l'objet d'un alevinage d'anguillettes provenant de France (Wickström et al. 1996). Un suivi régulier de la population a montré que les premières anguilles argentées mâles avaient quitté le lac dès 1982 et les premières femelles dès 1984 (pour une longueur moyenne égale à 55 cm environ). Or des individus aussi bien mâles que femelles issus de l'alevinage ont été capturés chaque année et ceci, au moins jusqu'en 1997 (Holmgren et al. 1997).

Il existe donc à l'intérieur d'une même fraction de population et à très petite échelle une importante variabilité dans les tailles et âges à l'argenture et par extension dans les croissances individuelles. Les croissances individuelles peuvent être très différentes et ceci même dès la première année de vie de l'anguille (Elie et Daguzan 1976; Elie 1979).

En outre, nous avons observé des différences au niveau de la condition de certains individus à travers l'examen des données. Ainsi, au cours de ce travail, nous avons identifié deux groupes d'anguilles, que nous avons appelés groupes 1 et 2 correspondant au stade I, présentant des facteurs de condition et des rapports intestino-somatiques très différents, reflétant vraisemblablement des performances de croissance plus ou moins bonnes. Les anguilles du groupe 2 ne semblaient pas profiter du pic de croissance estivale. Quelles que soient les raisons pour lesquelles ces individus présentent des écarts au niveau de leur condition (génétique ou pathologique), il est possible que cela détermine le choix de la stratégie qu'elles vont adopter par la suite. Adam (1997) précise qu'au cours de leur développement, les anguilles présentent une croissance en deux phases. La première phase de croissance conduit rapidement les individus (3 années en moyenne) à une taille suffisante pour préparer leur développement sexuel (et donc entre 40 et 50 cm). Puis une phase de croissance plus ou moins ralentie, selon qu'il s'agisse de mâles ou de femelles, conduit les individus vers la préparation à la migration catadrome, c'est-à-dire l'argenture. Cette seconde phase dure le plus souvent 2 à 3 ans pour les mâles et 4 à 5 ans pour les femelles. On peut supposer que c'est au cours de la première phase et selon les performances de croissance, que les anguilles vont par la suite, soit maximiser leur longueur, soit au contraire minimiser le temps passé en zone continentale.

Enfin et comme nous le verrons ultérieurement (paragraphe 7.2.6), le comportement particulier des anguilles pendant leur migration, qui nécessitent des fenêtres environnementales favorables, ajouté à la possibilité de réversion de l'argenture indiquent que ce phénomène est extrêmement flexible et que certaines anguilles effectuent peut-être plus d'une argenture au cours de leur vie continentale. Ceci pourrait constituer une source de variabilité supplémentaire même si elle est de faible fréquence d'occurrence.

7.1.7. Apports de la caractérisation des anguilles argentées

7.1.7.1. Indice d'argenture et application à l'estimation de la fraction dévalante

La détermination du stade de l'anguille à partir de mesures morphologiques est possible et fiable. Des critères externes établis sur des anguilles définies comme argentées d'après leur profil physio-anatomique indique une bonne efficacité de classement (entre 95 et 98% pour les écophases jaune et argentée et 83% pour les stades d'argenture). Certaines erreurs peuvent être rectifiées *a posteriori* si l'on tient compte du fait que les anguilles mâles dépassent rarement 45 cm. En outre, la plupart des individus mal classés correspondent en fait à des anguilles présentant des caractéristiques physio-anatomiques en limite de stades. Les critères utilisés tiennent compte de la longueur des anguilles, du poids du corps, de la surface de l'œil et de la longueur de la nageoire pectorale. A partir de ces critères, des fonctions de classification données dans le Chapitre 4 permettent d'attribuer un stade à chaque individu : I à V pour les femelles et I à IIs et IId pour les mâles. **Au mois de septembre, l'estimation minimale prendra en compte les anguilles aux stades IV, V, IIs et IId. Le potentiel maximum de dévalant comprendra également les anguilles au stade III.** Ces résultats sont directement applicables aux inventaires réalisés dans le cadre du Réseau Hydrobiologique et Piscicole (RHP).

L'indice oculaire utilisé seul reste un très bon critère, mais la valeur limite de 6,5 établie par Pankhurst (1982) n'est valable que pour le classement des anguilles mâles (individus inférieurs à 45 cm). Chez les femelles, la limite se situe à 8, mais si l'indice oculaire est utilisé seul, le pourcentage d'erreur augmente jusqu'à 10% (alors qu'il ne sera que de 3% pour les mâles).

Les résultats obtenus au cours du présent travail laissent supposer qu'une période de forte croissance précède la métamorphose ; or l'été est la période où la croissance est maximale. Si l'objectif est d'évaluer la fraction de la population susceptible de dévaler, **l'inventaire doit par conséquent se faire pendant les mois d'août et/ou septembre**, car c'est vraisemblablement à cette période que s'accomplissent les derniers stades de la phase d'argenture.

La seule classification en jaune ou argenté ne tient pas compte des stades intermédiaires qui pourraient se révéler essentiels dans une estimation prévisionnelle du flux dévalant. En effet, une tentative d'estimation de la fraction dévalante à partir des caractéristiques de la population en place a été réalisée par Feunteun et al. (2000). Au cours de deux saisons de migration, les auteurs ont constaté que parmi les anguilles argentées présentes au mois de septembre, seules 20% effectuaient leur migration dans l'année, c'est-à-dire 2% du stock en place. Les auteurs indiquent que l'une des raisons pouvant expliquer ce faible pourcentage pourrait être liée aux critères utilisés pour déterminer les

Chapitre 7 : Synthèse, discussion et conclusions

stades. Dans cette étude, les trois critères utilisés pour l'identification des anguilles argentées étaient : 1) la couleur des parties ventrale et abdominale, 2) une ligne latérale bien visible et 3) un indice oculaire d'au minimum 6,5 basé sur les travaux de Pankhurst (1982c). Si l'un des critères (généralement la couleur) n'était pas validé, l'anguille était qualifiée d'intermédiaire, si un seul critère l'était (généralement l'indice oculaire), l'anguille était au stade jaune. La grande majorité des anguilles examinées lors de cette étude mesuraient moins de 45 cm, la limite de Pankhurst était donc valide (mais considéré dans cette étude comme un critère secondaire) puisque cette valeur surestime le nombre d'anguilles argentées pour les femelles. La seule utilisation de critères biométriques ajoutée à la possibilité de déterminer des stades intermédiaires d'argenteure (MIIIs ou MIIId) aurait peut-être abouti à une estimation initiale plus faible du nombre d'anguilles argentées. C'est à cet égard que l'attribution d'un stade intermédiaire, prenant en compte les critères biométriques mentionnés, peut être utile et même nécessaire pour prévoir la proportion d'anguilles potentiellement dévalantes.

7.1.7.2. Autres applications possibles

Outre la possibilité de prévoir pour une année donnée, la fraction d'anguilles potentiellement dévalantes, la classification en stades d'argenteure peut s'avérer très utile dans le cadre d'expérimentations pour le choix des individus : ainsi pour le suivi télémétrique effectué sur la Nive, l'objectif était d'implanter des individus susceptibles de dévaler avant même la saison de migration. Pour cela un échantillonnage a été réalisé par pêche électrique et il était donc essentiel de déterminer de façon fiable le stade des anguilles sans sacrifice. Or la totalité des anguilles choisies grâce à ces critères ont dévalé validant par la même occasion les critères de sélection des anguilles potentiellement dévalantes. Ce type de problématique est fréquent lorsqu'il s'agit de marquer des individus en vue de suivi télémétrique d'anguilles argentées : lors d'un suivi réalisé sur le Saint-Laurent en amont du barrage de Moses-Saunders (Etat de New York) les expérimentateurs inspectaient les gonades au moment de l'implantation de l'émetteur et évaluaient ainsi, d'après l'aspect plus ou moins granuleux des ovaires, si les anguilles étaient susceptibles de dévaler ou non (Kevin McGrath, New York Power Authority com. pers.).

7.2. Le phénomène de migration d'avalaison

Au cours de l'étude sur le phénomène de dévalaison des anguilles, nous avons tenté d'identifier précisément le ou les facteurs responsables du départ en migration des anguilles. Pour cela, nous avons visualisé le phénomène à plusieurs échelles de temps et d'espace afin de s'affranchir d'artéfacts

pouvant résulter d'observations à des échelles de variations inadaptées aux paramètres environnementaux examinés et à la dynamique de migration des anguilles.

7.2.1. Utilisation de la télémétrie : Biais, effectifs et choix des individus

7.2.1.1. Effectifs et choix des individus

Une critique souvent formulée à l'encontre des techniques de télémétrie est l'effectif limité des individus pris en compte. Or sur les trois années de suivi, nous avons pu marquer et suivre 74 anguilles et toutes ont fini tôt ou tard par dévaler soit par l'usine, soit par le barrage en amont. On peut donc considérer ici que les observations ont été effectuées sur un nombre significatif d'individus.

Enfin, un point essentiel est le choix des individus pour le suivi télémétrique. La première année, les anguilles étaient issues des captures au piège. Il a donc fallu attendre les premiers pics de dévalaison pour commencer le suivi télémétrique. Les années suivantes, une pêche électrique a été réalisée pour récolter des anguilles argentées afin de marquer un plus grand nombre d'individus dès le début de la saison de migration. Un critère externe fiable de détermination du stade argenté était essentiel pour le choix des individus comme nous l'avons évoqué au paragraphe 7.1.7.2.

7.2.1.2. Influence du marquage

Les techniques de radiopistage sont particulièrement bien adaptées aux problématiques sur le comportement animal et les résultats obtenus ont permis de visualiser des phénomènes qui n'auraient pu être mis en évidence par la simple observation des captures en un point fixe. Avant de débiter le suivi sur la Nive, la question de l'influence de l'implantation de l'émetteur sur le comportement de dévalaison s'est largement posée. Quelques essais préalables avaient été réalisés et le comportement de remontée des anguilles avait été associé au stress induit par l'implantation de l'émetteur (Langon et Dartiguelongue 1997).

Dans le cas présent, **le biais potentiellement induit par l'implantation des émetteurs était limité**. Cela a pu être constaté par la comparaison des captures d'anguilles « sauvages » au piège de dévalaison lesquelles correspondaient exactement aux départs en migration des individus radio-marqués. Le comportement de remontée que nous avons observé suite au lâcher était très probablement lié à la présence de l'obstacle : les anguilles ayant repris leur dévalaison plusieurs jours après le lâcher pouvaient à nouveau remonter le canal d'amenée n'ayant probablement pas trouvé de possibilité de franchissement attractif au niveau de l'usine. En outre, après leur lâcher et une fois dans

l'eau, les anguilles avaient alors tendance à chercher un refuge dans l'attente de conditions plus favorables (la nuit), puisque les lâchers se déroulaient généralement la journée. Certaines anguilles restaient dans le canal d'aménée, elles étaient alors généralement localisées sous l'unique pont du canal.

7.2.2. Action de la température et de la photopériode sur la dévalaison via l'argenture

Pourrait-on envisager de parler de la migration catadrome des smolts de Salmonidés migrateurs sans évoquer le processus de smoltification ? Alors que c'est justement cette étape de métamorphose et de préparation à la vie en milieu marin qui va déterminer le moment de la dévalaison subséquente. Les anguilles argentées sont prédisposées à migrer de par les modifications physiologiques qu'elles ont subies (Fontaine 1975; Fontaine 1996). Chez les salmonidés, c'est l'augmentation de la photopériode et de la température qui va déclencher la smoltification. Les changements au niveau du système osmorégulateur chez la truite *Salmo trutta*, par exemple, se font de manière progressive et les départs en migration ne pourront se faire qu'à l'intérieur d'une fenêtre physiologique restreinte, c'est-à-dire une fois la smoltification terminée et avant la phase de régression de celle-ci (Aarestrup et al. 2000). La température chez les salmonidés va influencer à la fois la smoltification mais également le départ en migration (Foerster 1937; Clarke et al. 1981; Jonnsson et Ruud-hansen 1985; Berglund et al. 1991).

Les facteurs incitant l'anguille à dévaler sont d'ordre physiologique et environnemental. Les facteurs environnementaux vont intervenir à plusieurs niveaux. Tout d'abord, au niveau de la croissance à travers les ressources trophiques du milieu déterminant la taille et l'âge à l'argenture (paragraphe 7.1.6). Puis il est probable que la baisse de température agisse sur la physiologie de l'anguille au niveau des étapes de l'argenture, comme c'est le cas chez les smolts, permettant ainsi une synchronisation des dévalants (Boeuf 1993), les anguilles auront alors plus de chance de se retrouver au même moment sur l'aire de reproduction. Cet aspect est d'autant plus important chez cette espèce que le lieu de reproduction est considérablement éloigné (6000 km environ).

La température agit directement sur le métabolisme. Les réponses au niveau du comportement vont dépendre de l'environnement thermique mais également de « l'histoire » thermique du poisson puisque c'est en terme de variation qu'elle agit. Ainsi, à l'échelle annuelle et en ce qui concerne la saison de migration, la température et la photopériode jouent certainement un rôle comme cela a été constaté au cours de ce travail. Les premiers pics de dévalaison correspondent au moment où la baisse de la température moyenne est la plus importante et plus l'amplitude de variation est grande, plus les pics sont importants. Cette variation brutale de température pourrait être l'élément qui va stimuler le

comportement migratoire chez l'anguille argentée contrairement à l'anguille jaune pour laquelle une baisse de température va au contraire ralentir l'activité. Cette différence de comportement a pu être observée à travers les pics d'activité des anguilles jaunes et argentées en milieu confiné. Les mouvements des anguilles jaunes restent généralement très limités pour des températures inférieures à 13 ou 14°C (Moriarty 1986; Baras et al. 1998).

Sur une période de 5 ans, Voellestad et al. (1994) ont marqué et relâché des anguilles argentées pendant la saison de migration et ont constaté que la durée entre le lâcher et la recapture était très variable, qu'elle dépendait du jour où chaque lot avait été remis à l'eau et que cette durée était bien corrélée aux variations de température d'une part et surtout aux captures d'anguilles dévalantes non-marquées. Les auteurs indiquent que plus les anguilles sont lâchées tardivement dans la saison, c'est-à-dire plus la température et la photopériode diminuent, plus les recaptures sont rapides. Ils concluent à un rôle important de la température et/ou photopériode sur la « motivation » des anguilles à dévaler.

Une chute de la température moyenne pourrait être un signal pour l'activation des dernières étapes de la métamorphose ce qui expliquerait l'absence d'effet seuil : une fois les dernières étapes réalisées, la température n'interviendrait plus. Plus les variations seraient importantes, plus le nombre d'anguilles « mobilisées » serait élevé, ce qui expliquerait les résultats observés au cours de ce travail. Cette hypothèse va dans le sens des observations de Voellestad et al. (1986) qui après avoir comparé 9 années de dévalaison d'anguilles en Norvège, signalent que des faibles températures pendant les mois de juillet et août entraînent une migration précoce.

7.2.3. Le déclenchement des mouvements d'avalaison

Quels sont les facteurs environnementaux qui vont déclencher les premiers mouvements d'avalaison ? Grâce aux observations réalisées à des échelles de temps journalières et horaires nous avons pu identifier certains facteurs reflétant la composition de l'eau (turbidité, conductivité) ayant très probablement un rôle dans la dévalaison. En outre, les suivis d'anguilles en milieu confiné ont permis d'éliminer l'influence d'un certain nombre de facteurs environnementaux (pression atmosphérique, cycle lunaire, débit) dans l'initialisation de la dévalaison.

7.2.3.1. Les facteurs probables

Les pics d'activité d'anguilles en milieu confiné correspondaient aux captures au piège et aux mouvements des individus radio-marqués ; c'est ce qui indiquait que l'agitation mesurée dans les bacs était directement reliée au comportement d'avalaison. La mesure de l'activité en bac de stabulation nous a montré que les anguilles présentaient des périodes **de fortes agitations au moment des**

chutes de conductivité et des augmentations de turbidité lorsque les variations de ces paramètres survenaient **en période nocturne**.

Une des hypothèses est la présence dans l'eau de substances perceptibles par l'anguille provoquant leur départ en migration ou bien encore d'une dilution de l'eau qui incommoderait fortement les anguilles du point de vue de l'osmorégulation, les anguilles argentées étant déjà adaptées au milieu marin (Fontaine 1975). Par ailleurs, au niveau de l'estuaire, on sait que ce facteur va jouer un rôle important pour l'entrée en milieu marin comme cela a été mis en évidence par Barbin (1998).

Au vu des résultats et plus particulièrement des observations effectuées à l'échelle horaire, nous avons vu que les anguilles réagissent très fortement aux variations de lumière. Les expériences de Edel (1976) et (1979) sont à cet égard, particulièrement intéressantes : l'auteur a mesuré l'activité d'anguilles argentées maintenues en bac sous différents cycles de lumière. Il a constaté que les anguilles étaient actives principalement la nuit, (et de façon plus importante lorsque aucun abri n'était disposé dans le bac) et que les pics d'activité maximale survenaient au moment de la transition lumière vers l'obscurité, c'est-à-dire au crépuscule. Cela correspond tout à fait aux horaires des départs en migration des anguilles radiomarquées au cours de cette étude. Ce facteur contribue à synchroniser les dévalants en diminuant l'intervalle de migration à l'échelle de la journée.

7.2.3.2. *Les facteurs improbables*

Aucun lien avec la **pression atmosphérique** n'a été identifié dans les données contrairement aux observations d'Okamura et al. (2002) lors d'une étude sur la migration estuarienne des anguilles argentées au Japon. Selon eux, la dernière partie de la migration continentale serait étroitement liée au passage de petites dépressions. Les auteurs insistent sur le fait qu'aucune pluie ou augmentation de débit n'était associée aux baisses de pression atmosphérique et que c'est donc ce facteur qui déclenche le passage vers le milieu marin. Ils indiquent par ailleurs que la migration d'avalaison en eau douce est plus liée à la température et aux phases de la lune. Il paraît surprenant que la pression atmosphérique devienne soudainement, à ce stade de la migration, le paramètre déclenchant les mouvements de l'anguille. En outre, cette étude n'a pas tenu compte, ni ne mentionne d'effet possible de la baisse de luminosité au moment du passage de ces « dépressions sèches ».

La nouvelle lune, bien connue pour avoir un effet positif sur les mouvements des anguilles aussi bien jaunes (Adam et Elie 1994) qu'argentées agit sans doute principalement à travers la luminosité nocturne. Dans le cas présent, l'agitation n'était pas en relation avec les **phases de la lune** et les pics étaient strictement associés aux variations de turbidité, débit et conductivité. Par ailleurs, selon les pêcheurs d'avalaison et dans des milieux peu profonds où la luminosité joue un rôle primordial, des

Chapitre 7 : Synthèse, discussion et conclusions

mouvements d'avalaison ont parfois été observés soudainement lorsqu'un nuage vient cacher la lune (Olivier Rooryck, pêcheur professionnel d'anguilles d'avalaison, com. pers.). S'il existe un rythme endogène calé sur le cycle lunaire chez l'anguille, comme semble le montrer une étude réalisée par Boëtius (1967), celui-ci doit être masqué par l'influence d'autres facteurs environnementaux comme la luminosité, la turbidité, la conductivité et le débit.

Le **débit** favorise la dévalaison (voir paragraphe suivant 7.2.4), mais n'en est pas pour autant le facteur déclencheur. Au cours d'une étude réalisée en Virginie, aux Etats-Unis, Euston et al. (1997) n'observent aucune augmentation de débit pouvant expliquer les variations des captures d'anguilles argentées. Ce facteur était resté relativement élevé mais constant pendant la durée de l'étude. Les auteurs concluent que *Anguilla rostrata* n'est pas stimulée par une augmentation de débit et qu'elle peut effectuer sa migration tant que les conditions de température et du cycle lunaire sont favorables.

Si le débit a un rôle dans le déclenchement de la migration c'est au niveau de la vitesse du courant. Or le courant peut varier de façon très importante selon la topographie du cours d'eau. Dans les marais (tel le marais de Certes) ou certains lacs, la vitesse va être très faible ce qui n'empêche pas les anguilles de dévaler. C'est pour cette raison qu'il est peu probable que le débit constitue un facteur déclencheur de l'avalaison. De plus, nous avons constaté qu'en soustrayant des anguilles à l'effet mécanique direct du débit, elles présentaient toujours des pics d'activité au moment des dévalaisons et des hausses de débit/turbidité et chute de conductivité de l'eau dans la rivière.

7.2.4. Le vecteur de migration : le débit

Les études indiquant une relation étroite entre l'augmentation de débit et la dévalaison des anguilles sont très nombreuses (Frost 1950; Jens 1952/53; Burnet 1969; Westerberg 1979; Todd 1981; Hvidsten 1985; Voellestad et al. 1986; Hansen et al. 1995; Boubée et al. 2001) et nous pouvons apporter une confirmation supplémentaire : la plupart du temps, les vagues de dévalaison surviennent parallèlement aux augmentations de débits. La vitesse du courant va influencer la vitesse de migration des poissons. Le stimulus n'est pas seulement mécanique, mais il peut également être visuel : les poissons vont suivre un décor mobile dans un aquarium circulaire. Plus le décor tourne vite, plus les individus prennent de la vitesse (Harden Jones 1970). Les anguilles vont nager d'autant plus vite que le débit est élevé. La dynamique de la migration est étroitement liée aux fluctuations du débit. Ceci a pu être visualisé entre autres, à travers les comparaisons inter-annuelles : des pics de débits resserrés dans le temps vont entraîner des pics de captures étroits et importants. Si les conditions de lumière (luminosité/turbidité) sont favorables, alors un débit suffisant servira de vecteur à la migration comme c'est le cas chez la civelle (Elie et Rochard 1994).

7.2.5. La persistance du phénomène de dévalaison : les fenêtres environnementales

Un élément qui est apparu clairement au cours de cette étude est la notion d'inhibition de la dévalaison et de fenêtre de migration. Le fait indiscutable que les anguilles dévalent principalement la nuit est une première indication de l'effet inhibiteur de la lumière. Lowe (1952) avait d'ailleurs constaté que les anguilles en dévalaison s'arrêtaient la journée et parfois pour des durées prolongées. Lowe indique que ce comportement est soit lié à l'action inhibitrice de la lumière soit à l'absence de stimulus pour la migration. Le fait que les départs en migration des anguilles radiomarquées s'effectuaient dès la baisse de luminosité et non pas en pleine nuit, témoigne d'une levée d'inhibition. Des résultats similaires ont été obtenus par Euston et collaborateurs (1998) ; ils indiquent par ailleurs que les migrations sont également plus importantes au lever du jour, ce qui n'a pas été observé dans notre cas.

Cette répulsion des anguilles pour la lumière est bien connue depuis fort longtemps puisque au Moyen-Age, une des techniques de pêche des anguilles argentées consistait à mettre le feu aux berges de canaux étroits pour immobiliser les anguilles dans leur course vers l'aval. En condition expérimentale il a été montré que cette inhibition surpasse l'effet favorable du débit (Haddingh et al. 1999).

Sur la Nive où la profondeur reste relativement faible, la luminosité était primordiale pour expliquer les vagues de dévalaison. Sur de grands cours d'eau plus profonds et plus turbides il est possible que l'action inhibitrice de la lumière extérieure soit atténuée. McGrath et al. (1979) ont constaté une même importance de la luminosité sur la dévalaison des anguilles sur le Lough Derg en Irlande. Au moment de leurs départs, les anguilles argentées se regroupent près de l'exutoire du lac et attendent des conditions de forte turbidité pour quitter les eaux profondes. C'est généralement lorsque le vent se lève que l'eau devient très turbide, ce qui permet alors aux anguilles d'emprunter le canal qui ne mesure que 3,5 m de profondeur. Ainsi, la topographie du cours d'eau peut indirectement avoir une influence sur la migration. Ces observations expliquent par ailleurs comment le vent peut être « responsable du déclenchement » de l'avalaison. McGrath et al. indiquent également que l'éclairage public sur les rives de la rivière Shannon (en Irlande) incite les anguilles à nager tout à fait au fond du cours d'eau, diminuant ainsi l'efficacité de leur système de piégeage.

Bertin (1951) résume quelques anecdotes sur la réaction des anguilles à la lumière. Dans les lagunes de Comacchio, la masse grouillante des anguilles était si considérable dans les chambres de capture que les pêcheurs faisaient de grands feux au voisinage, ce qui aussitôt calmait les poissons. Bertin, cite également les expériences de Petersen (1906), au cours desquelles il a évalué de quart d'heure en quart d'heure la quantité de poissons capturés. Lorsqu'un faisceau de vive lumière était projeté sur le cours d'eau, la migration cessait et très peu d'anguilles étaient prises dans la nasse. Le

quart d'heure suivant, le projecteur était éteint et les captures devenaient à nouveau importantes. Par ailleurs, ces expériences indiquent l'effet immédiat de la lumière sur les anguilles.

7.2.6. Effet des fenêtres environnementales sur la dynamique de migration

7.2.6.1. Une migration par étapes

Un des résultats intéressants du suivi télémétrique était de constater que les anguilles procèdent par étapes. La journée, la dévalaison est arrêtée et c'est d'ailleurs la raison pour laquelle, la pêche d'avalaison se pratique la nuit. En revanche, les arrêts peuvent perdurer au-delà d'une journée si l'inhibition persiste. Ce comportement avait déjà été observé mais les arrêts avaient été attribués à la perte d'émetteur ou à un comportement anormal de l'anguille (Westerberg 1979; Tesch 1994; Nilo et Fortin 2001; Aoyama et al. 2002).

7.2.6.2. La concentration d'individus

Durant les trois années de suivi sur la Nive, les conditions climatiques ont été extrêmement différentes. L'an 2000 était particulièrement pluvieux et nous avons assisté à une des plus grosses crues de ces dernières années ; tandis qu'en 2001, les niveaux d'eau étaient très bas et le temps très ensoleillé. L'année 1999 était intermédiaire. Cela s'est reflété au niveau des pics et des départs en migration avec des fenêtres de dévalaison très étroites en 2001 alors qu'en 2000 les dévalaisons étaient beaucoup plus diffuses.

La migration par étapes pourrait expliquer la présence de pics dans la dynamique du flux de dévalants observés à travers les captures en un point. En effet, de par leur topographie, certaines zones sur un cours d'eau peuvent constituer un passage plus ou moins délicat selon les conditions de luminosité. La turbidité peut varier très localement en fonction des affluents, des effluents et de la profondeur. En effet, sur la Nive, les zones occupées par les anguilles pendant leurs arrêts étaient très souvent les mêmes et pendant le suivi, on pouvait largement deviner le lendemain d'une migration le secteur où se retrouveraient les individus ayant dévalé la veille. Comme cela a été précisé, ces zones correspondaient à des méandres ou des zones à faible courant, souvent ombragées. Les anguilles étaient fréquemment sous les ponts. Ce phénomène de concentration des individus est également clairement indiqué par McGrath et al. (1979) lorsqu'il décrit le comportement des anguilles du Lough Derg, les anguilles sont souvent concentrées au niveau de l'exutoire, préférant attendre les plus faibles luminosités pour quitter les eaux profondes du lac. Ainsi, les pics de migration pourraient résulter de la concentration d'individus à des endroits « stratégiques ».

7.2.6.3. Une dévalaison sur plus d'une année ?

Un phénomène très peu documenté et mentionné par Tesch (1979a) est le cas de migrations souterraines. De telles migrations sont très rares chez d'autres espèces. Il indique qu'en ex-Yougoslavie, un nombre important de rivières s'écoulent sous terre, avec quelques endroits où elles refont surface, jusqu'à la Mer Adriatique. Vingt-neuf anguilles argentées ont été marquées et relâchées à trois endroits situés entre 28 et 42 km en amont de l'estuaire. Ces anguilles ont mis des durées extrêmement variables à regagner l'estuaire : entre 40 et 188 jours. Ainsi même dans un environnement relativement protégé de la lumière, avec seulement quelques zones en surface, la dévalaison semble se dérouler de manière discontinue.

Cette notion d'étapes dans la migration soulève d'autres questions telle que la possibilité d'une migration sur plusieurs années. Voellestad et al. (1994) ont observé ce phénomène au cours d'une expérience de marquage-recapture. Ils précisent que certains individus ont été recapturés un an après le marquage et lâcher. De même, Westin (1990) signale que des anguilles *a priori* dévalantes ont été recapturées près de 4 ans après leur marquage et lâcher. Ces observations ne sont pas étonnantes étant données les résultats obtenus au cours du présent travail. Ainsi, comme nous l'avons vu, plusieurs « fenêtres climatiques » sont nécessaires pour que les anguilles achèvent leur migration continentale jusqu'à l'estuaire, même sur une petite distance comme c'était le cas à Halsou (20 km). Aussi est-il probable que la descente d'un cours d'eau ne se fasse pas en une seule saison en particulier si des obstacles (barrages, centrales hydroélectriques) sont présents. Les anguilles alterneraient alors des périodes de migration et repos et elles pourraient ne pas sortir de l'hydrosystème continental si de mauvaises conditions de dévalaison persistent.

7.3. La prévision des pics de dévalaison

La possibilité de prévoir les pics de migration dans le temps par la seule prise en compte des facteurs de milieu influant sur le comportement migratoire (débit, température, turbidité, conductivité, luminosité) va dépendre de la taille du bassin versant et de l'emplacement du site.

En effet, **sur un petit cours d'eau** comme la Nive, la prévision semble envisageable à partir des paramètres débits et turbidité. Les modèles hydrologiques à partir des précipitations et du taux d'imprégnation des sols seraient très utiles en ce sens. Par exemple pour l'année 1999, 41% des anguilles capturées sur la saison ont été piégées la nuit du pic de débit et 86% en prenant en compte les deux nuits qui ont suivi.

Chapitre 7 : Synthèse, discussion et conclusions

La prévision s'avère plus délicate voire impossible à l'aval d'un **grand cours d'eau** comme la Loire où plusieurs flux migratoires de provenances géographiques diverses (zone amont, affluents) se superposent. Par ailleurs, le nombre et l'importance des principales vagues de migration varient chaque année et il est probable qu'elles correspondent à la vidange de tel ou tel secteur. Or la dynamique de ces vagues de migration varierait chaque année selon la proportion d'anguilles argentées par secteur pour l'année considérée. Sur ce type de cours d'eau, la notion de fenêtre environnementale peut être très intéressante, car elle correspond aux intervalles de migration des anguilles, quel que soit le moment où elles ont quitté leur lieu de résidence initiale. Ces périodes correspondant aux conditions de luminosité minimale - hausse de turbidité, nouvelle lune, temps nuageux - pourraient être identifiées à partir des prévisions météorologiques.

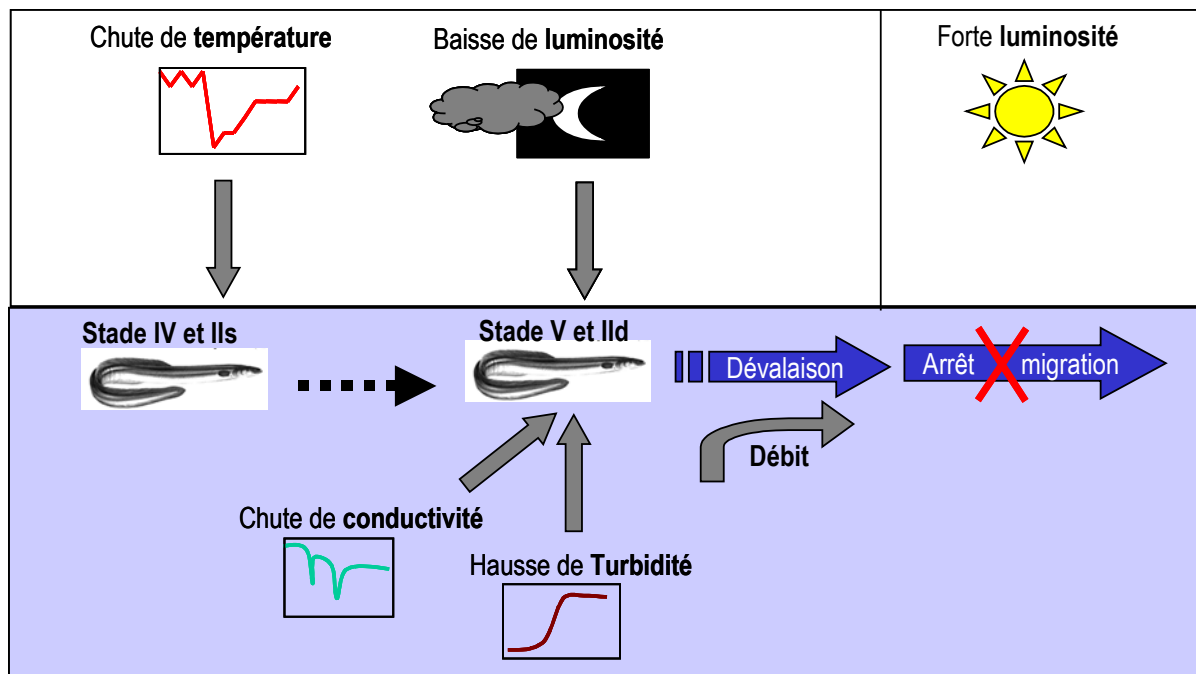


Figure 133 : Schéma récapitulatif expliquant les rôles des différents facteurs environnementaux pouvant agir sur l'argente et la migration d'avalaison.

Les fenêtres de dévalaison correspondent avant tout à des périodes où la luminosité est la plus faible (temps pluvieux, forte turbidité, nouvelle lune). Par ailleurs, tous les facteurs relevés dans la littérature comme étant censés être responsables des départs en migration ont pour conséquence une diminution de la luminosité : le vent, les chutes de pression atmosphérique (et les micro-séismes associés), la nouvelle lune et les crues. Chaque épisode de migration correspond à une augmentation de la turbidité de l'eau et à une diminution de la conductivité. Le débit agit directement en tant que vecteur de migration et indirectement à travers l'augmentation de turbidité qu'il engendre. Ainsi,

l'intensité des vagues de dévalaison dépendra de la synergie de ces quelques paramètres importants pour le déclenchement et la persistance du phénomène (Figure 133).

L'utilisation d'anguilles en captivité comme bio-capteurs de détection d'un pic migratoire semble prometteuse sur un cours d'eau comme la Nive mais son utilisation pratique s'est heurtée à des problèmes de parasitisme et de maladie auxquels les anguilles argentées se sont avérées très sensibles. Il est par ailleurs à craindre que sur les grands cours d'eau ce système ne soit soumis aux mêmes imprécisions que celles mises en évidence par l'analyse des facteurs de milieu.

7.4. Effet de la présence d'un obstacle à la dévalaison

La présence d'un obstacle va également engendrer une perturbation de la dévalaison des anguilles. A Halsou, lorsque les anguilles radiomarquées empruntaient le canal d'aménée vers l'usine, elles étaient clairement hésitantes à l'approche de l'usine : ceci a pu être visualisé à travers les allées et retours des anguilles radio-marquées dans le canal d'aménée. Des comportements identiques ont été observés au cours d'un suivi par télémétrie chez *Anguilla rostrata*, (Haro et al. 2000). Les anguilles radiomarquées effectuaient de même des incursions vers l'usine puis remontaient le canal d'aménée. Les auteurs concluent que les anguilles semblent réticentes à dévaler par l'usine. De même, Watene et al. (sous presse) ont noté que lorsque les anguilles ne parvenaient pas à franchir un barrage, elles regagnaient le lieu où elles résidaient avant leur tentative de migration. Ce comportement est précisément celui que nous avons observé. Les allées et venues dans le canal d'aménée sont apparues comme des tentatives de passage de la zone usine. Ce comportement caractéristique des anguilles peut entraîner un retard important dans la migration, ceci d'autant plus qu'elles vont devoir attendre une prochaine fenêtre environnementale.

Au final, les anguilles dévalaient préférentiellement par le barrage situé en amont du canal d'aménée. Cette solution n'était possible que lorsque celui-ci était en surverse : le débit plus important à ce niveau était probablement une des raisons de ce choix. Pendant les deux premières années de piégeage à Halsou, très peu d'anguilles ont été capturées : la plupart des anguilles ont dévalé par le barrage. La troisième année (2001), les niveaux d'eau étaient très bas et la dévalaison s'est produite lorsque la turbidité a augmenté, sans que le débit ne soit réellement important ($50 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ alors qu'il avait atteint entre 100 et $300 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ les années précédentes). Or le fait que le barrage amont n'était pas en surverse cette nuit là a contraint les anguilles à dévaler par l'usine et une capture exceptionnelle de 436 individus a été réalisée au piège de dévalaison. L'usine était en fonctionnement cette nuit-là assurant un

débit suffisant pour les inciter à franchir l'obstacle. A la centrale d'Halsou, une année à hydraulicité moyenne, 90% des anguilles passeraient par le barrage en déversement (Gosset et al. 2002). Par contre, une année à faible hydraulicité (cas de 2001), la majeure partie de la population peut être entraînée dans le canal d'aménée de l'usine.

Nous pouvons donc conclure que les anguilles au moment de leur dévalaison vont suivre le débit le plus important afin d'économiser leur énergie. Elles sont capables de remonter le courant et de chercher des voies alternatives s'il en existe et si elles présentent un débit suffisant.

7.5. Evaluation de l'efficacité des dispositifs d'évitement et de franchissement

7.5.1. Les méthodes classiques d'évaluation d'efficacité d'exutoires de dévalaison

Le site d'Halsou a fait auparavant l'objet de plusieurs expérimentations sur la dévalaison des jeunes saumons ou smolts et les protocoles initiaux ont été élaborés en fonction de ces travaux (Gosset et al. 1996; Gosset et al. 1997; Chanseau et al. 1999; Croze et al. 1999; Gosset et Travade 1999). Or il s'est avéré que l'anguille présentait un comportement bien différent de celui des smolts de Salmonidés, rendant les méthodes classiques d'évaluation d'efficacité de passe à poissons (type marquage-recapture) inapplicables. Ces méthodes, consistent à lâcher un lot d'individus en amont de l'obstacle puis de les recapturer en aval du dispositif de dévalaison sachant que les smolts n'effectuant pas de remontée en amont de la prise d'eau, ne peuvent passer que par la turbine ou le dispositif de dévalaison (François Travade, EDF, com. pers.). La première année de suivi, 20 anguilles ont été marquées par PIT-tag et lâchées dans la zone usine. L'expérience devait être renouvelée pour les deux exutoires de dévalaison (fond et surface), l'objectif ayant été d'obtenir des données supplémentaires sur l'efficacité des passes sans être tributaire des pics de dévalaison. Seules 6 anguilles ont été recapturées dans le piège le lendemain. Les autres avaient très probablement remonté le canal d'aménée, ce que nous a montré le suivi par radiopistage et il n'était donc pas possible de conclure que la plupart d'entre elles, était passées par les turbines. Par ailleurs, en 1997, lors de l'étude préliminaire sur la dévalaison, une centaine d'anguilles avait été marquée (entaille d'une nageoire et tatouage) et lâchée devant la prise d'eau de l'usine ; seul un individu avait été recapturé et les auteurs en ont conclu que la plupart des anguilles avaient dû remonter le canal d'aménée (Langon et Dartiguelongue 1997).

7.5.2. Comparaison des exutoires fond et surface et passage par les turbines

L'évaluation quantitative n'ayant pu être réalisée, les conclusions sont principalement basées sur des observations qualitatives et notamment sur les comportements des individus radio-marqués. A cet égard les nombres d'incursions des anguilles radio-marquées étaient plus informatifs. La vanne de fond est apparue plus efficace que le clapet de surface. Même si la présence d'anguilles près de la vanne de fond n'était pas systématiquement suivie de passage, les détections y étaient plus fréquentes. Des essais par pistage sonore ont été réalisés sur quelques anguilles au cours de la campagne 2000 (Bégout Anras 2001). Outre une visualisation plus précise des déplacements des anguilles dans la zone usine, le pistage acoustique a permis d'obtenir les profondeurs de nage des individus, lesquelles se situaient préférentiellement vers 3 m, c'est-à-dire plutôt vers le fond, (la profondeur au niveau de la prise d'eau étant de 4 m). Les anguilles étaient toutefois capables d'évoluer vers la surface. L'anguille ne nage donc pas exclusivement au fond et c'est ce qu'a observé Haro (2000) pour l'anguille d'Amérique dont la nage devant un obstacle peut être parfois caractérisée par de rapides changements de profondeurs. De même, en Nouvelle-Zélande, un suivi par pistage acoustique Watene et al. (sous presse) a montré que les anguilles en migration d'avalaison nageaient principalement dans les deux premiers mètres. Arrivées au niveau d'un barrage elles avaient alors tendance à plonger de façon répétitive entre 9 et 12 m comme si elles cherchaient une voie de passage.

Il semble que les anguilles pendant la migration nagent plutôt dans la colonne d'eau et c'est probablement parce que c'est à ce niveau que le courant est le plus fort. Un exutoire localisé au fond serait sans doute mieux positionné pour attirer les anguilles, car le passage dépendra moins de la luminosité ambiante. Cependant, les anguilles peuvent se déplacer en surface et un tel exutoire ne serait pas totalement inefficace, l'efficacité serait sans doute plus dépendante (entre autres) des conditions de luminosité. On peut ajouter que les passages à travers les deux dispositifs (vanne et clapet) se sont effectués sans dommage pour les anguilles : aucun individu capturé au piège ne présentait de blessures attribuables aux chutes dans le bassin de réception.

7.5.3. Système d'évitement du passage à travers les turbines

Peu d'individus sont passés à travers les grilles de protection des turbines : seulement 2 (peut-être 3) sur 40 alors que la plupart étaient physiquement capables de passer. Nous avons ainsi mis en évidence un effet répulsif des grilles de prises d'eau à un espacement de 3 cm. Haro et al. (2000) indiquent que l'éclairage au niveau des centrales peut altérer la migration ; or à Halsou l'effet répulsif ne peut être attribué à un éclairage car la lampe au niveau de la prise d'eau avait été éteinte au moment

Chapitre 7 : Synthèse, discussion et conclusions

des suivis. Il est très probable qu'au niveau de l'usine, les fortes augmentations de débit et les turbulences engendrées par les grilles de protection des turbines soient responsables de la répulsion des anguilles. L'effet peut être d'ordre visuel, hydraulique (accélération de courant), mécanique (vibration des barreaux) ou même sonore (vibrations mécaniques transformées en vibrations sonores) ; on peut se demander si cet effet répulsif de la grille aurait été aussi important sans l'ouverture des exutoires (Gosset et al. 2000). Les deux individus qui sont passés à travers les turbines présentaient les plus petites longueurs parmi les poissons qui ont été marqués et l'on peut supposer que l'effet répulsif des pré-grilles est moins important pour les petites anguilles. Le principe des dispositifs de dévalaison mis au point pour le saumon au cours de ces dernières années en France - utilisant **l'effet répulsif des grilles de prise d'eau** pour attirer les migrateurs dans des voies d'eau (exutoires) contournant la turbine – **s'avère utilisable pour l'anguille.**

Chez les smolts, le vide inter-barreaux et l'inclinaison des pré-grilles constituent un élément essentiel pour la déflexion des poissons vers les exutoires de dévalaison (Anonyme 1998; Larinier et Travade 1998). Un tel dispositif, utilisé normalement pour les smolts, a été testé pour la déflexion d'anguilles d'Amérique (Therrien et Verreault 2000). Il s'agissait d'une grille inclinée de vide de maille de 1 cm, installée en amont des turbines, derrière les pré-grilles et permettant de guider les poissons vers un exutoire localisé vers la surface. Les auteurs ont constaté que l'efficacité pouvait atteindre 100% tant que la grille était correctement installée. Ce dispositif a cependant entraîné une baisse importante de la production en électricité, causée par le colmatage, bien que la grille ait été disposée en aval des pré-grilles. A cause de la petite taille du maillage, il est peu probable que ce type de dispositif puisse être un jour installé sur l'ensemble des centrales hydroélectriques.

Au niveau du dispositif de piégeage, une des améliorations apportée par rapport aux études précédentes sur le site d'Halsou était la mise en place d'un écran électrique pour maintenir les poissons dans le bassin de réception tout en laissant passer les débris entraînés par le courant. Les effets de l'électricité sur les poissons sont bien connus et les réactions vont, outre la conductivité, dépendre de la taille du poisson, qui sera plus ou moins tétanisé (Lamarque 1990; Reynolds 1996). Dans notre cas, il est probable que les petites anguilles, paralysées par le voltage, aient été entraînées par le courant d'eau dans l'ouverture. Ce type de dispositif a déjà été testé en tant que barrière comportementale pour la déflexion des smolts (Gosset et Travade 1999). Chez l'anguille, une synthèse bibliographique sur *Anguilla rostrata* (Richkus et Whalen 1999) fait mention d'une seule étude réalisée par Gleeson (1997). La principale difficulté rencontrée était le voltage à appliquer pour dissuader le passage des anguilles sans les endommager. De plus, d'autres espèces peuvent également être affectées par les champs électriques. Ce type de dispositif pourrait également être une solution à prospecter pour l'évitement au

niveau de la prise d'eau. Toutefois, il apparaît à travers les résultats obtenus au cours de ce travail que la mise en place de systèmes de barrières lumineuses constituerait probablement le système le plus performant pour la déflexion chez cette espèce.

7.5.4. Conséquence du comportement de l'anguille sur la possibilité d'évitement d'un obstacle

Ce comportement migratoire, calé sur les épisodes de crue, maximise l'échappement des individus au droit d'un aménagement hydroélectrique dans la mesure où il augmente la probabilité de passage par les ouvrages évacuateurs de crue.

Le comportement de remontées du courant des anguilles indique avant tout que la dévalaison chez l'anguille est flexible. Les anguilles sont donc capables de chercher leur chemin, de faire marche arrière et de contourner un obstacle. Le comportement d'avalaison est donc relativement flexible aussi bien au niveau des changements de rhéotaxie qu'au niveau de la profondeur (voir 7.5.2), ce qui n'est pas du tout le cas pour d'autres espèces migratrices telles que les Salmonidés. Ces derniers ont tendance à se concentrer en amont des barrages lorsqu'ils ne peuvent les franchir et deviennent alors très vulnérables face aux prédateurs, pouvant ainsi engendrer une mortalité importante (Jepsen et al. 1998).

Ce comportement, initialement problématique pour l'étude, pourrait en fait constituer un avantage pour l'espèce. L'exutoire de dévalaison n'aurait ainsi pas besoin d'être situé aussi près des turbines puisque les anguilles sont capables de remonter le courant. C'est uniquement lorsqu'elles n'avaient d'autres choix que de passer par l'usine, qu'elles ont dévalé en masse par le canal d'amenée. Afin d'assurer une déflexion maximale, des barrières comportementales doivent être installées au niveau de l'usine.

7.6. Perspectives

Le travail réalisé a permis d'éclaircir un certain nombre de points relatif au phénomène d'argenture et à la migration d'avalaison, mais comme toute étude, ces résultats appellent à d'autres questions et perspectives de recherche.

Au cours de l'étude sur le franchissement d'obstacle, nous n'avons pu évaluer le comportement des petites anguilles (correspondant aux mâles argentées) notamment au niveau de la prise d'eau. Il serait nécessaire d'évaluer chez ces individus, l'existence d'un effet répulsif des grilles de protection des turbines, tel qu'il a été montré pour les anguilles supérieures à 55 cm. La possibilité d'installer des

Chapitre 7 : Synthèse, discussion et conclusions

barrières lumineuses doit en tous les cas être envisagée et leur efficacité testée. Ces dispositifs d'évitement doivent néanmoins être associés à des exutoires de dévalaison et/ou voies de passage alternatives.

Nous avons pu constater que l'impact d'un obstacle sur la migration est étroitement lié à la configuration du site. Les centrales hydroélectriques peuvent être aménagées différemment de celle d'Halsou et certaines sont implantées directement sur le cours d'eau (sans canal d'amenée). C'est sur ce type d'aménagement, pour lequel l'attractivité de l'exutoire devient alors un facteur essentiel à prendre en compte, qu'il faut à présent poursuivre les investigations.

Les expériences réalisées sur des anguilles en milieu confiné devraient être poursuivies, afin de développer un système de bio indicateur de la migration d'avalaison. Ce type de système pourrait être installé directement au niveau des ouvrages hydroélectriques permettant la prévision des pics de dévalaison et l'établissement d'un calendrier de fonctionnement de l'usine tenant compte du passage des dévalants.

Dans cette optique également, des travaux doivent être engagés afin d'identifier la composante de l'eau qui fait réagir les anguilles comme le laissent supposer l'influence respective des paramètres turbidité et conductivité observée au cours du suivi des pics d'activité d'anguilles en milieu confiné.

Les stades d'argenture ont été définis à partir de « photographies » d'échantillons prélevés à plusieurs périodes de l'année. A présent et maintenant que nous disposons d'indices permettant d'évaluer le stade des anguilles, il est nécessaire de réaliser un suivi dans le temps de l'argenture sur des individus marqués. Cette expérimentation sera réalisée en mésocosmes (bassins semi-naturels situés en extérieurs).

En complément de ce suivi et pour valider les observations, il serait particulièrement intéressant de suivre l'évolution des proportions des différents stades « d'argenture » au cours d'une année, sur un site donné comme nous l'avons fait pour quelques mois et à titre d'exemple d'application. Un échantillonnage mensuel devrait alors être prévu en conséquence. Ce type de suivi effectué sur plusieurs années pourrait également constituer un indicateur du fonctionnement de chaque fraction de population.

Au cours de ce travail, nous n'avons pu aborder comme il se doit un aspect essentiel, qui correspond à l'analyse en termes de cohortes de la fraction dévalante. Les otolithes ont été prélevés sur l'ensemble des anguilles échantillonnées pour la caractérisation des stades et l'âge pourra donc être déterminé dans le futur. Ces données d'âge apporteront des éléments supplémentaires notamment au niveau de la compréhension des phénomènes de réversibilité de l'argenture.

Chapitre 7 : Synthèse, discussion et conclusions

Le phénomène d'argenture dans sa phase continentale ne représente qu'une petite partie de toutes les modifications qui auront lieu jusqu'au stade de la reproduction. Cette cinétique d'argenture pourrait donc être complétée pour obtenir un schéma complet de l'évolution de l'animal pendant sa phase marine. Ces travaux sont en cours de réalisation en structures expérimentales (programme de recherche européen EelRep).

La caractérisation de la fraction dévalante soulève d'autres questions sur la qualité de ces individus. En effet, si nous disposons à présent d'outils pour estimer la quantité de géniteurs potentiels une année donnée, nous devons pouvoir évaluer leur capacité à parcourir les 6000 km jusqu'à l'aire de reproduction présumée en Mer des Sargasses et à produire des œufs de bonne qualité. Ces perspectives de recherche doivent prendre en compte les effets néfastes que pourraient avoir les infestations pathogènes (*Anguillicola crassus* dans la vessie natatoire, contamination par des virus) sur la capacité à nager en profondeur et sur une longue distance. Ces travaux sont en cours dans le cadre du programme de recherche européen (EelRep).

Références bibliographiques

- Aarestrup, M., Nielsen, C. et Madsen, S.S. 2000. Relationship between gill Na⁺, K⁺-ATPase activity and downstream movement in domesticated and first-generation offspring of wild anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2086-2095.
- Adam, B., Schwevers, U. et Dumont, U. 1999. Beiträge zum Schutz abwandernder Fische-Verhaltensbeobachtungen in einem Modellgerinne. Verlag Natur & Wissenschaft, Solingen. 63 p
- Adam, G. 1997. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L. 1758) : dynamique de la sous-population du lac de Grand-Lieu en relation avec les facteurs environnementaux et anthropiques. Doctorat de l'université en hydrobiologie, Université Paul Sabatier, 353 p.
- Adam, G. et Elie, P. 1994. Mise en évidence des déplacements d'anguilles sédentaires (*Anguilla anguilla* L.) en relation avec le cycle lunaire dans le lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 335: 123-132.
- Andjus, R.K., Damjanovicacute, I., Gacicacute, Z., Konjevicacute, D.J. et Andjus, P.R. 1998. Electroretinographic evaluation of spectral sensitivity in yellow and silver eels (*Anguilla anguilla*). *Visual Neuroscience* 15 (5): 923-930.
- Anonyme, 1984. Rapport de synthèse et programme quinquennal. Groupe National Anguille, 60 p
- Anonyme, 1998. Amélioration des conditions de franchissement des ouvrages à la dévalaison par les poissons migrateurs. Convention Ministère de l'environnement/Cemagref-GHAAPPE N°4/97, GHAAPPE, Toulouse. 25 p
- Aoyama, J., Sasai, S., Miller, M.J., Shinoda, A., Nakamura, A., Kawazu, K. et Tsukamoto, K. 2002. A preliminary study of the movements of yellow and silver eels, *Anguilla japonica*, in the estuary of the Fukui River, Japan, as revealed by acoustic tracking. *Hydrobiologia* 470: 31-36.
- Baisez, A. 1997. Outils et méthode d'échantillonnage d'une fraction de la population d'anguille (*Anguilla anguilla* L. 1758), dans un marais littoral (Domaine de Certes, Bassin d'Arcachon). DESS AAQUACAEN, Université de Caen, 72 p.
- Baras, E., Jeandrain, B., Serouge, B. et Philippart, J.C. 1998. Seasonal variations in time and space utilization by radio-tagged yellow eels *Anguilla anguilla* (L.) in a small stream. *Hydrobiologia* 371/372: 187-198.
- Baras, E. et Jeandrain, D. 1998. Evaluation of surgery procedures for tagging eels *Anguilla anguilla* (L.) with biotelemetry transmitters. *Hydrobiologia* 371/372: 107-111.
- Barbin, G.P., Parker, S.J., Mc Cleave J.D. 1998. Olfactory clues play a critical role in the estuarine migration of silver-phase American eels. *Environmental Biology of Fishes* 53 (3): 283-291.
- Barni, S., Bernocchi, G. et Gerzeli, G. 1985. Morphohistochemical changes in hepatocytes during the life cycle of the European eel. *Tissue & Cell* 17 (1): 97-109.
- Beatty, D.D. 1975. Visual pigments of the American eel *Anguilla rostrata*. *Vision Research* 15: 771-776.
- Bégout Anras, M.L., 2001. Etude comportementale de l'anguille de dévalaison devant les exutoires par pistage sonique. Rapport final de commande de sous-traitance INRA/CNRS, CREMA L'Hommeau, 20 p
- Berg, R. 1986. Fish passage through Kaplan turbines at a power plant on the River Neckar and subsequent eel injuries. *Vie & Milieu* 36: 307-310.
- Bergersen, R. et Klemetsen, A. 1988. Freshwater eel *Anguilla anguilla* L. from North Norway with emphasis on occurrence, food, age and downstream migration. *Nordic Journal of Freshwater Research* 64: 54-66.

- Berglund, I., Hansen, L.P., Lundqvist, H., Jonsson, B., Eriksson, T., Thorpe, J.E. et Eriksson, L. 1991. Effects of elevated winter temperature on seawater adaptability, sexual rematuration, and downstream migratory behavior in mature male Atlantic Salmon parr (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48 (6): 1041-1047.
- Bertin, L. 1951. Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses. Payot, Paris. 188 p
- Beullens, K., Eding, E.H., Gilson, P., Ollevier, F., Komen, J. et Richter, C.J.J. 1997. Sex differentiation, changes in length, weight and eye size before and after metamorphosis of European eel (*Anguilla anguilla*) maintained in captivity. *Aquaculture* 153 (1-2): 151-162.
- Bianchini, M., Winn, H.E. et Sorensen, P.W. 1983. Differences among population of American eels from adjacent river basins. *Nova Thalassia* 6 suppl.: 701-703.
- Blache, J., Bauchot, M.L. et Saldanha, L., 1973. Anguillidae. *In* Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean, JC Hureau et T Monod. pp. 220-222.
- Blanquet, J., Ed. 1997. Petite hydro-électricité. Constat d'urgence. Les impacts des microcentrales. TOS, Alfortville.
- Boëtius, I. et Boëtius, J. 1967. Studies in the European Eel, *Anguilla anguilla* (L.). Experimental induction of the male sexual cycle, its relation to temperature and other factors. *Meddr Danm. Fisk.- og Havunders* 4 (11): 339-405.
- Boëtius, I. et Boëtius, J. 1980. Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana* 1: 1-28.
- Boëtius, I. et Larsen, L.O. 1991. Effects of testosterone on eye size and spermiation in silver eels, *Anguilla anguilla*. *General and Comparative Endocrinology* 82: 238.
- Boëtius, J. 1967. Experimental indication of lunar activity in European silver eels, *Anguilla anguilla* (L.). *Medd. Danm. Fisk. Havunders.* 6: 1-6.
- Boeuf, G., 1993. Salmonid smolting: a pre-adaptation to the oceanic environment. *In* Fish Ecophysiology, JC Rankin et FB Jensen *ed.* Chapman & Hall. London. pp. 105-135.
- Boeuf, G., 1994. La phase de préadaptation à la vie en mer: la smoltification. *In* Le saumon atlantique, JC Gueguen et P Prouzet *ed.* Editions de l'Ifremer. Plouzané. pp. 47-63.
- Boeuf, G. et Harache, Y. 1982. Criteria for adaptation of salmonids to high salinity seawater in France. *Aquaculture* 28: 163-176.
- Bolger, T. et Connoly, P.L. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology* 34: 171-182.
- Boubée, J.A., Mitchell, C.P., Chisnall, B.L., West, D.W., Bowman, E.J. et Haro, A. 2001. Factors regulating the downstream migration of mature eels (*Anguilla* spp.) at Aniwhenua Dam, Bay of Plenty, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 121-134.
- Boucher-Firly, S. et Fontaine, M. 1933. Rapports existant entre quelques stades de développement de l'Anguille et le point de congélation de son sérum lors du passage en eau de mer. *Compte rendu des séances de la Société de Biologie, Paris.* 112: 462.
- Bouillon, D.R. et Haedrich, R.L. 1985. Growth of silver eels (*Anguilla rostrata*) in two areas of Newfoundland. *Journal of Northwest Atlantic fishery science* 6 (1): 95-100.

- Bruyère, F., 1993. Suivi de la reconstitution par alevinage naturel d'un stock d'anguilles en marais littoral saumâtre (Domaine de Certes, Bassin d'Arcachon). Approches méthodologique et éco-éthologique. Mémoire DAA "Ichtyologie", ENSA Toulouse/Cemagref Bordeaux,, 77 p et annexes.
- Burnet, A.M.R. 1969. Migrating eels in a Canterbury River, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 3: 230-244.
- Burzawa-Gérard, E., Baloche, S., Leloup-Hatey, J., Le Menn, F., Messaouri, H., Nunez-Rodriguez, J., Peyon, P. et Roger, C. 1994. Ovogénèse chez l'anguille (*Anguilla anguilla* L.): ultrastructure de l'ovaire à différents stades de développement et implication des lipoprotéines au cours de la vitellogenèse. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 335: 213-233.
- Callamand, O. et Fontaine, M. 1942. Activité thyroïdienne de l'Anguille au cours de son développement. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 82: 129-136.
- Carlisle, D.B. et Denton, E.J. 1959. On the metamorphosis of the visual pigments of *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 38: 97-102.
- Castelnaud, G. et Babin, D. 1992. La pêche professionnelle fluviale et lacustre en France. Enquête au fil de l'eau. Cemagref. 290 p
- Chanseau, M., Croze, O. et Larinier, M. 1999. Impact des aménagements sur la migration anadrome du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) sur le Gave de Pau (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 353/354: 211-237.
- Clarke, W.C., Shelborn, J.E. et Brett, J.R. 1981. Effect of artificial photoperiod cycles, temperature, and salinity on growth and smolting in underyearling coho (*Oncorhynchus kisutch*), chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and sockeye (*Oncorhynchus nerka*) salmon. *Aquaculture* 22 (1-2): 105-116.
- Colombo, G., Grandi, G. et Rossi, R. 1984. Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla* L. *Journal of Fish Biology* 24: 215-228.
- Colombo, G. et Rossi, R., 1978. Environmental influences on growth and sex ratio in different eel populations (*Anguilla anguilla* L.) of Adriatic coasts. *In Physiology and behaviour of marine organisms*, DS McLusky et AJ Berry ed. Pergamon Press. Oxford. pp. 313-320.
- Coutant, C.C. et Whitney, R.R. 2000. Fish behavior in relation to passage through hydropower turbines: A review. *Transactions of the American Fisheries Society* 129 (2): 351-380.
- Croze, O., Chanseau, M. et Larinier, M. 1999. Efficacité d'un exutoire de dévalaison pour smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et comportement des poissons au niveau de l'aménagement hydroélectrique de Camon sur la Garonne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 353/354: 121-140.
- De Leo, G.A. et Gatto, M. 1995. A size and age-structured model of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52 (7): 1351-1367.
- Deelder, C.L. 1954. Factors affecting the migration of the silver eel in Dutch inland waters. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 20: 177-185.
- Deelder, C.L. 1970. Synopsis of biological data on the eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus) 1758. FAO Fisheries Synopsis. var p
- Denton, E.J. et Nicol, J.A.C. 1966. A survey of reflectivity in silvery teleosts. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 46 (685): 685-722.

- Desrochers, D., 1995. Suivi de la migration de l'anguille d'Amérique *Anguilla rostrata* au complexe Beauharnois, 1994. Rapport préparé pour Hydro-Québec par Milieu & Associés Inc., Saint-Bernard-de-Lacolle, Que. 107 p
- Dollerup, J. et Graver, C.M. 1985. Repeated induction of testicular maturation and spermiation, alternating with periods of feeding and growth in silver eels, *Anguilla anguilla* (L.). *Dana* 4: 19-39.
- Dufour, S. 1985. La fonction gonadotrope de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, au stade argenté (au moment du départ pour la migration de reproduction): les mécanismes de son blocage et sa stimulation expérimentale, Thèse de 3^{ème} cycle, Université Paris VI.
- Dufour, S. 1994. Neuroendocrinologie de la reproduction de l'anguille: de la recherche fondamentale aux problèmes appliqués. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 335: 187-211.
- Dufour, S., Bassompierre, M., Montero, M., Le Belle, N., Baloché, S. et Fontaine, Y.A., 1991. Stimulation of pituitary gonadotropic function in female silver eel treated by a gonadoliberin agonist and dopamine antagonist. *In* *Reproductive Physiology of Fish*, AP Scott, JP Sumpter, DE Kime et MS Rolfe *ed.* FishSymp 91. Sheffield. pp. 54-60.
- Dufour, S., Delerue-Le Belle, N. et Fontaine, Y.A. 1983a. Development of a heterologous radioimmunoassay for eel (*Anguilla anguilla*) gonadotropin. *General and Comparative Endocrinology* 49: 403-413.
- Dufour, S. et Fontaine, Y.A. 1985. La migration de reproduction de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.): un rôle probable de la pression hydrostatique dans la stimulation de fonction gonadotrope. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 110: 291-299.
- Dufour, S., Le Belle, N.D. et Fontaine, Y.A. 1983b. Effects of steroid hormones on pituitary immunoreactive gonadotropin in European freshwater eel, *Anguilla anguilla* L. *General and Comparative Endocrinology* 52: 190-197.
- Durif, C. 1998. Analyses multivariées et structure spatiale des communautés zooplanctoniques en Manche Orientale. Mémoire de DEA d'océanologie biologique. Université Paris VI, 36 p.
- Durif, C., Elie, P., Dufour, S., Marchelidon, J. et Vidal, B. 2000a. Analysis of morphological and physiological parameters during the silvering process of the European eel (*Anguilla anguilla*) in the lake of Grand-Lieu (France). *Cybiurn* 24 (3): 63-74.
- Durif, C., Elie, P., Gosset, C., Rives, J. et Travade, F., sous presse. Behavioral study of downstream migrating eels by radio-telemetry at a small hydroelectric power plant. *In* *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eels*, DA Dixon *ed.* American Fisheries Society Symposium Series 3. Bethesda, Maryland, USA.
- Durif, C., Gosset, C., Rives, J., Travade, F. et Elie, P., 2000b. Behavioral study of downstream migrating eels (*Anguilla anguilla*) using radiotracking devices at a small hydroelectric power plant. *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eels*, 21-22 August 2000, Saint-Louis, MO.
- Dutil, J.D., Besner, M. et McCormick, S.D. 1987. Osmoregulatory and ionoregulatory changes and associated mortalities during the transition of maturing american eels to a marine environment. *American Fisheries Society Symposium* 1: 175-190.
- Edel, R.K. 1976. Activity rhythms of maturing American eels (*Anguilla rostrata*). *Marine Biology* 36: 283-289.

- Edel, R.K. 1979. Locomotor activity of female silver eels (*Anguilla rostrata*) in response to shelter and unnatural photoperiods. Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 174: 98-103.
- Egginton, S. 1986. Metamorphosis of the American eel, *Anguilla rostrata* LeSueur. II. Structural reorganisation of the locomotory musculature. Journal of Experimental Biology 238: 297-309.
- Elfman, M., Limburg, K.E., Kristiansson, P., Svedang, H., Westin, L., Wickstrom, H., Malmqvist, K. et Pallon, J. 2000. Complex life histories of fishes revealed through natural information storage devices: case studies of diadromous events as recorded by otoliths. Nuclear Instruments & Methods in Physics Research Section B-Beam Interactions with Materials and Atoms 161-163: 877-881.
- Elie, P. 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L. (poisson téléostéen anguilliforme) dans l'estuaire de la Loire : pêche, écologie, écophysiologie et élevage. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Rennes, 372 p.
- Elie, P. 1991. Histoire d'une vie d'anguille: part. 1. Le Pêcheur Professionnel 2: 21-22.
- Elie, P. 1992a. Histoire d'une vie d'anguille: part. 2 La colonisation des eaux continentales d'Europe et d'Afrique. Le Pêcheur Professionnel 3: 13-15.
- Elie, P. 1992b. Histoire d'une vie d'anguille: part. 3 La migration des civelles: un marathon transformé en course d'obstacles par l'action de l'homme. Le Pêcheur Professionnel 4: 2-4.
- Elie, P. 1994. Histoire d'une vie d'anguille: part. 4 La vie de l'anguille dans les eaux continentales et son départ vers le grand large en direction de la mer des Sargasses. Le Pêcheur Professionnel 10: 17-20.
- Elie, P. 1995. Parlons d'anguille. Le Pêcheur Professionnel 13: 11-17.
- Elie, P., 2002. Les techniques d'élevage de l'anguille: état des connaissances et perspectives. Examen particulier de l'anguille européenne et nord africaine (*Anguilla anguilla* L.). Séminaire International APIA, Mars 2002, Tunisie.
- Elie, P. et Daguzan, J. 1976. Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* L. (Poisson téléostéen anguilliforme) élevées expérimentalement, à diverses températures, au laboratoire. Annales de la nutrition et de l'alimentation 30 (1): 95-114.
- Elie, P. et Guibert, 2001. Bilan des connaissances sur la biologie et les facteurs de perturbation des fractions de population d'anguille des bassins versants Loire et cours d'eau et Marais vendéens: proposition d'un tableau de bord pour le suivi et la gestion de l'espèce. Cemagref, 300 p
- Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I. et Charlon, N. 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. (Poisson téléostéen anguilliforme). Vie et Milieu 32 (3): 149-157.
- Elie, P. et Rigaud, C., 1984. Etude de la population d'anguilles de l'estuaire et du bassin versant de la Vilaine : examen particulier de l'impact du barrage d'Arzal sur la migration anadrome (civelles), proposition d'amélioration du franchissement de cet obstacle. RA, Cemagref/Université de Rennes, 174 p
- Elie, P. et Rochard, E. 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 335: 81-98.
- Ellerby, D.J., Spierts, I.L. et Altringham, J.D. 2001. Slow muscle power output of yellow- and silver-phase European eels (*Anguilla anguilla* L.): changes in muscle performance prior to migration. Journal of Experimental Biology 204 (7): 1369-1379.

- Epstein, F.H., Cynamon, M. et McKay, W. 1971. Endocrine control of Na-K-ATPase and seawater adaptation in *Anguilla rostrata*. *General and Comparative Endocrinology* 16: 323-328.
- Es-Souni, A. et Ali, M.A. 1986. Ultrastructure of the retinal pigmented epithelium of light and dark adapted young pigmented and mature silver eels *Anguilla anguilla*. *Zoomorphology* 106: 179-184.
- Euston, E.T., Royer, D.D. et Simmons, C.L. 1998. American eels and hydro plants: clues to eel passage. *Hydro Rev.* August: 94-103.
- Euston, E.T., Royer, D.D. et Simons, C.L., 1997. Relationship of emigration of silver American eels (*Anguilla rostrata*) to environmental variables at a low head hydro station. *Proceedings of the International Conference on Hydropower, August 5-8, 1997, Atlantic, Georgia.* 1.
- Evans, D.H., Ed. 1993. *The Physiology of fishes.* CRC Marine Science Series. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Evans, H.M. 1940. On some seasonal changes in the pituitary gland of the eel. *Brit. Med. J.:* 565-567.
- Facey, D.E. et Helfman, G.S. 1985. Reproductive migrations of American eels in Georgia. *Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies* 39: 132-138.
- Feunteun, E., Acou, A., Lafaille, P. et Legault, A. 2000. The European Eel: prediction of spawner escapement from continental population parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 1627-1635.
- Foerster, R.E. 1937. The relationships of temperature to the seaward migration of young sockey salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 3: 421-438.
- Fontaine, M. 1936. Sur la maturation complète des organes génitaux de l'anguille mâle et l'émission spontanée de ses produits sexuels. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 202: 1312-1315.
- Fontaine, M. 1975. Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. *Advances in Marine Biology* 13: 241-355.
- Fontaine, M. 1985. Action de facteurs anormaux du milieu sur l'écophysiologie d'anticipation des poissons migrateurs amphihalins. *Ichthyophysiologica Acta* 9: 11-25.
- Fontaine, M. 1996. Evolution des idées sur les mécanismes des migrations des Poissons Teleostéens amphihalins. *Cahiers de Biologie Marine* 37 (2): 169-179.
- Fontaine, M., Bertrand, E., Lopez, E. et Callamand, O. 1964. Sur la maturation des organes génitaux de l'anguille femelle (*Anguilla anguilla* L.) et l'émission spontanée des oeufs en aquarium. *Compte rendu hebdomadaire des seances de l'Academie des Sciences. Paris* 259: 2907-2910.
- Fontaine, M. et Callamand, O. 1941. Sur certains facteurs des migrations de l'anguille. *Société Zoologique de France* 1: 68-76.
- Fontaine, M., Delerue-Le Belle, N., Lallier, F. et Lopez, E. 1982. Biologie générale. Toutes les anguilles succombent-elles après la reproduction et frayent-elles nécessairement en mer ? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 294: 809-811.
- Fontaine, Y.A. 1994. L'argenture de l'anguille: métamorphose, anticipation, adaptation. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 335: 171-186.
- Fontaine, Y.A. et Dufour, S. 1991. The eels: from life cycle to reproductive endocrinology. *Bulletin of the Institute of Zoology Academia Sinica* 16: 237-248.

- Frontier, S. et Pichod-Viale, D. 1995. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Masson, Paris, Milan, Barcelone. 447 p
- Frost, W.E. 1950. The eel fisheries of the river Bann, Northern Ireland and observations on the age of silver eel. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 16: 358-393.
- Fujii, R., 1993. Coloration and Chromatophores. *In The Physiology of Fishes*, DH Evans ed. CRC Press. Boca Raton. pp. 535-562.
- Fulton, T.W. 1911. The sovereignty of the sea, Edinburgh and London.
- Germain, L. 1927. La distribution géographique des anguilles. *Bulletin de la Société d'Océanographie de France* 35: 678-682.
- Gibson, R.N., 1978. Lunar and tidal rhythms in fish. *In Rhythmic activity of fishes.*, JE Thorpe ed. Academic Press. New York. pp. 201-213.
- Gleeson, L., 1997. Use of electric eel passage. Fish passage workshop, May 6-8, Milwaukee, WI.
- Gosset, C., Garaicoechea, C. et Laxague, J.B., 1996. Etude d'un écran électrique de dévalaison pour smolts de Saumon atlantique. Centrale hydroélectrique de Halsou (Nive-64). Rapport final et synthèse. INRA, Saint-Pée-sur-Nivelle. 38 p
- Gosset, C. et Travade, F. 1999. Etude de dispositifs d'aide à la migration de dévalaison des Salmonidae: barrières comportementales. *Cybiurn* 23 (1 suppl.): 45-66.
- Gosset, C., Travade, F., Durif, C., Rives, J. et Garaicoechea, C., 2000. Etude des dispositifs de dévalaison pour l'anguille argentée-Tests de deux exutoires de dévalaison à la centrale hydroélectrique de Halsou (Nive-64). INRA/EDF, 35 p
- Gosset, C., Travade, F., Durif, C., Rives, J., Garaicoechea, C. et Elie, P., 2002. Etude des dispositifs de dévalaison pour l'anguille argentée-Tests de deux exutoires de dévalaison à la centrale hydroélectrique de Halsou (Nive-64). INRA/EDF, 46 p
- Gosset, C., Travade, F., Voisin, M. et Garaicoechea, C., 1997. Etude de dispositifs de dévalaison pour smolts de saumon atlantique. Centrale hydroélectrique de Halsou (Nive-64). INRA/EDF, Saint-Pée-sur-Nivelle. 42 p
- Grassi, B. et Calandruccio, S. 1896. Fortpflanzung und Metamorphose des Aales. *Allg. FischZtg* 22: 402-408.
- Haddingh, R.H. et Baker, H.D., 1998. Fish mortality due to passage through hydroelectric power stations on the Meuse and Vecht rivers. *In Fish Migration and Fish Bypasses*, M Jungwirth, S Schmutz et S Weis ed. Fishing News Books. Oxford. pp. 315-328.
- Haddingh, R.H., Van Aerssen, G.H.F.M., De Beijer, R.F.L.J. et Van der velde, G. 1999. Reaction of silver eels to artificial light sources and water currents: an experimental deflection study. *Regulated Rivers - Research & Management* 15: 365-371.
- Haddingh, R.H., Van der Stoep, J.W. et Habraken, J.W. 1992. Deflecting eels from water inlets of power stations with light. *Irish Fisheries Investigations. Serie A: Freshwater* 36: 80-89.
- Hain, J.H.W. 1975. The behaviour of migratory eels, *Anguilla rostrata*, in response to current, salinity and lunar period. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 27: 211-233.
- Hansen, L.P., Jonsson, N. et Jonsson, B. 1995. Factors affecting upstream and downstream migration in anadromous european salmonids and catadromous eel. Copenhagen-Denmark ICES: 26 pp.

- Haraldstad, O., Voellestad, L.A. et Jonsson, B. 1985. Descent of European silver eel, *Anguilla anguilla* L., in a Norwegian watercourse. *Journal of Fish Biology* 26: 37-41.
- Harden Jones, F.R. 1970. Fish migration. Edward Arnold Ltd., London. 325 p
- Haro, A. et Casto-Santos, T., 1997. Downstream migrant eel telemetry studies, Cabot Station, Connecticut River. Conte Anadromous Fish Research Center, Turners Falls, MA. 8 p.
- Haro, A., Castro-Santos, T. et Boubée, J. 2000. Behavior and passage of silver-phase American eels, *Anguilla rostrata* (LeSueur) at a small hydroelectric facility. *Dana* 12: 33-42.
- Helfman, G.S., Bozeman, E.L. et Brothers, E.B. 1984. Size, age, and sex of American eels in a Georgia River. *Transactions of the American Fisheries Society* 113 (2): 132-141.
- Helfman, G.S., Facey, D.E. et Hales, L.S. 1987. Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium* 1: 42-56.
- Hoar, W.S., 1988. The physiology of smolting salmonids. *In Fish Physiology*, WS Hoar et DJ Randall ed. Academic Press. New York. pp. 275-343.
- Holmgren, K., Wickström, H. et Clevestam, P. 1997. Sex-related growth of European eel, *Anguilla anguilla*, with focus on median silver eel age. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2775-2781.
- Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology* 24: 417-441, 498-520.
- Huang, Y.S., Rousseau, K., Le Belle, N., Vidal, B., Burzawa-Gérard, E., Marchelidon, J. et Dufour, S. 1998. Insulin-like growth factor-I stimulates gonadotropin production from eel pituitary cells: a possible metabolic signal for induction of puberty. *Journal of Endocrinology* 159: 43-52.
- Huang, Y.S., Sbaihi, M., Le Belle, N. et Dufour, S., 2001. Combination of testosterone with cortisol stimulates the silvering of female european eel (*Anguilla anguilla* L.). *In Proceedings of 4th Congress of the Asia and Oceania Society for Comparative Endocrinology*, JYL Yu ed. Institute of Zoology, Academia Sinica. Taipei, Taiwan. pp. 215-222.
- Hvidsten, N.A. 1985. Yield of silver eel and factors effecting downstream migration in the stream Imsa, Norway. *Institute of Freshwater Research* 62: 75-85.
- Ibanez, F., Fromentin, J.-M. et Castel, J. 1993. Application of the cumulated function to the processing of chronological data in oceanography. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 316 (8): 745-748.
- Jellyman, D.J. 2001. The influence of growth rate on the size of migrating female eels in Lake Ellesmere, New Zealand. *Journal of Fish Biology* 58 (3): 725-736.
- Jellyman, D.J. et Todd, P.R. 1998. Why are migrating male shortfinned eels (*Anguilla australis*) in Lake Ellesmere, New Zealand, getting smaller but not younger? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 349: 141-152.
- Jens, G. 1952/53. Uber den lunaren Rhythmus der Blankaal wanderung. *Archiv fur Fischereiwissenschaft* 4: 94-110.
- Jepsen, N., Aarestrup, K., Okland, F. et Rasmussen, G. 1998. Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration. *Hydrobiologia* 372: 347-353.

- Jessop, B.M. 1987. Migrating american eels in Nova Scotia. Transactions of the American Fisheries Society 116: 161-170.
- Jonnsson, B. et Ruud-hansen, J. 1985. Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic Salmon (*Salmo sala*) smolts. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42: 593-595.
- Kleckner, R.C. 1980a. Swim bladder volume maintenance related to initial oceanic migratory depth in silver-phase *Anguilla rostrata*. Science 208 (4451): 1481-1482.
- Kleckner, R.C. 1980b. Swimblader wall guanine enhancement related to migratory depth in silver phase *Anguilla rostrata*. Comparative Biochemistry and Physiology 65: 351-354.
- Lamarque, P., 1990. Electrofishing of fish in electric fields. In Fishing with electricity, Cowx et Lamarque. pp. 4-33.
- Langon, M. et Dartiguelongue, J., 1997. La dévalaison des anguilles (*Anguilla anguilla* L.) argentées - Test de deux exutoires de dévalaison à la centrale hydroélectrique E.D.F. d'Halsou (Nive, Pyrénées-Atlantiques), 1996 - Revue bibliographique, 110 p.+annexes. I.N.R.A./S.C.E.A.
- Larinier, M. 1992a. Facteurs biologiques à prendre en compte dans la conception des ouvrages de franchissement, notions d'obstacles à la migration. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 326-327: 20-29.
- Larinier, M. 1992b. Généralités sur les dispositifs de franchissement. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 326-327: 15-19.
- Larinier, M. et Dartiguelongue, J. 1989. La circulation des poissons migrateurs: le transit à travers les turbines des installations hydroélectriques. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 312: 1-94.
- Larinier, M. et Travade, F. 1998. Petits aménagements hydroélectriques et libre circulation des poissons migrateurs. Houille Blanche 8: 46-51.
- Larsen, L.O. et Dufour, S., 1993. Growth, reproduction and death in lampreys and eels. In Fish Ecophysiology, JC Rankin et FB Jensen ed. Chapman and Hall. London. pp. 72-104.
- Larsson, P., Hamrin, S. et Okla, A. 1990. Fat content as a factor inducing migratory behaviour in the eel (*Anguilla anguilla* L.) to the Sargasso Sea. Naturwissenschaften 77: 488-490.
- Lasica, Y., 1983. Etude de la dynamique des Courants Landais de Contis, Mimizan, et Ste-Eulalie et propositions d'aménagements. Cemagref, 76 p +annexes
- Le Belle, N. et Fontaine, M. 1987. Les anguilles mâles et femelles peuvent-elles frayer une seconde fois dans la nature? Ichthyophysiologicala acta 11: 2-5.
- Lebart, L., Morineau, A. et Piron, M. 1995. Statistique exploratoire multidimensionnelle. Dunod, Paris. 439 p
- Lecomte-Finiger, R. 1990. Métamorphose de l'anguille jaune en anguille argentée *Anguilla anguilla* L. et sa migration catadrome. Année Biologique 29 (3): 183-194.
- Lecomte-Finiger, R. et Yahyaoui, A. 1989. La microstructure de l'otolithe au service de la connaissance du développement larvaire de l'anguille européenne. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 308: 1-7.
- Lee, T.W. 1979. Dynamique des populations d'anguilles *Anguilla anguilla* (L.) des lagunes du bassin d'Arcachon. Thèse de l'université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 218 p.

- Legault, A., Fontenelle, G., Gascuel, D. et Rigaud, C. 1990. Les passes à anguilles en Europe. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie* 75: 843-844.
- Legault, A. et Porcher, J.P. 1990. Distribution du peuplement d'anguilles à l'échelle régionale Bretagne et Basse Normandie (France). *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie* 75: 794.
- Legendre, L. et Legendre, P. 1979. La structure des données écologiques. Masson, Paris. 247 p
- Leloup-Hatey, J. 1964. Fonctionnement de l'interréal antérieur de deux Téléostéens : le Saumon atlantique et l'Anguille européenne. *Annales de L'Institut Océanographique* 42: 224-337.
- Lindroth, A. 1979. Eel catch and lunar cycle on the Swedish east coast. *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 174: 124-126.
- Lobon-Cervia, J. et Carrascal, M. 1992. Seasonal timing of silver eels in a Cantabrian stream. *Archives of Hydrobiology* 125 (1): 121-126.
- Locket, N.A., 1975. Some problems of deep-sea fish eyes. *In Vision in Fishes*, MA Ali ed. Plenum Press. New York & London. pp. 645-656.
- Lopez, E. et Fontaine, Y.A. 1990. Stimulation hormonale, *in vivo*, de l'ovaire d'anguille européenne au stade jaune. *Reproduction Nutrition Development* 30: 577-582.
- Lowe, R.H. 1952. The influence of light and other factors on the seaward migration of the silver eel (*Anguilla anguilla* L.). *Journal of Animal Ecology* 21: 275-309.
- Lundqvist, H. et Fidberg, G. 1982. Sexual maturation versus immaturity: different tactics with adaptive values in Baltic salmon (*Salmo salar*) male smolts. *Canadian Journal of Zoology* 60: 1822-1827.
- Marchelidon, J., Le Belle, N., Hardy, A., Vidal, B., Sbaihi, M., Burzawa-Gérard, E., Schmitz, M. et Dufour, S. 1999. Etude des variations de paramètres anatomiques et endocriniens chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) femelle, sédentaire et d'avalaison: application à la caractérisation du stade argenté. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 355: 349-368.
- Marchelidon, J., Schmitz, M., Houdebine, L.M., Vidal, B., Le Belle, N. et Dufour, S. 1996. Development of a radioimmunoassay for European eel growth hormone and application to the study of silvering and experimental fasting. *General and Comparative Endocrinology* 102: 360-369.
- McCleave, J.D. et Arnold, G.P. 1999. Movements of yellow- and silver-phase European eels (*Anguilla anguilla* L.) tracked in the western North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 56: 510-536.
- McCormick, S.D., Cunjak, R.A., Dempson, B., O'Dea, M.F. et Carey, J.B. 1999. Temperature-related loss of smolt characteristics in Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1649-1658.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P. et Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl.1): 77-92.
- McGrath, C.J., O' Leary, D.P., Sharkey, P.J. et Murphy, D.F. 1979. An experimental electrical guidance system for eels at Killaloe eel weir on the River Shannon. *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 174: 22-31.
- Messaouri-Deboun, H., Baloché, S., Leloup-Hatey, J. et Burzawa-Gérard, E. 1991. Hepatic estradiol receptors in European eel (*Anguilla anguilla* L.) after treatment by estradiol alone or associated with bovine growth hormone. *General and Comparative Endocrinology* 82: 238.

- Meunier, F.J. 1994. Données sur la croissance de l'anguille (*Anguilla anguilla*) dans le cours moyen du Rhin, région alsacienne. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 335: 133-144.
- Michelet, N. 2000. Variabilités des relations âges-longueurs de différentes fractions de population d'anguilles, européennes (*Anguilla anguilla*) et américaines (*Anguilla rostrata*), issues de différents hydrosystèmes. DEA Ecologie des Systèmes Continentaux, Université Paul Sabatier, 30 p.
- Mitchell, C.P. et Chisnall, B.L., 1992. Problems facing migratory native fish populations in the upper Rangitaiki river system. Report to the Bay of Plenty Electric Power Board. New Zealand Freshwater Fisheries Miscellaneous Report, 21 p
- Monten, E. 1985. Fish and turbines. Fish injuries during passage through power station turbines. Vattenfall, Stockholm. 111 p
- Moriarty, C. 1986. Riverine migration of young eels *Anguilla anguilla* (L.). Fisheries Research 4: 43-58.
- Mounaix, B. et Fontenelle, G. 1994. Anguilles estuariennes et fluviales: apports de l'otolithométrie. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 335: 67-80.
- Müller, T., Binder, T., Varadi, B. et Bercsényi, M. 2001. Induced maturation and successful egg release in the European eel (*Anguilla anguilla*). Halaszat 94: 115-118.
- Nilo, P. et Fortin, R., 2001. Synthèse des connaissances et établissement d'une programmation de recherche sur l'anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata*). Université du Québec à Montréal, Département des Sciences biologiques pour la Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, Québec. 298 p
- Okamura, A., Yamada, Y., Tanaka, S., Horie, N., Utoh, T., Mikawa, N., Akazawa, A. et Oka, H.P. 2002. Atmospheric depression as the final trigger for the seaward migration of the Japanese eel *Anguilla japonica*. Marine Ecology Progress Series 234: 281-288.
- Oliveira, K. 1999. Life history characteristics and strategies of the American eel, *Anguilla rostrata*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 795-802.
- Oliveira, K. et McCleave, J.D. 2002. Sexually different growth histories of the American eel in four rivers in Maine. Transactions of the American Fisheries Society 131: 203-211.
- Olivereau, M. et Olivereau, J.M. 1997. Long-term starvation in the European eel: General effects and responses of pituitary growth hormone-(GH) and somatolactin-(SL) secreting cells. Fish Physiology and Biochemistry 17 (1-6): 261-269.
- Ombredane, D., Siegler, L., Baglinière, J.L. et Prunet, P. 1996. Migration et smoltification des juvéniles de truite (*Salmo trutta*) dans deux cours d'eau de Basse-Normandie. Cybium 20 (3): 27-42.
- Pankhurst, N.W. 1982a. Changes in body musculature with sexual maturation in the European eel. Journal of Fish Biology 21: 417-428.
- Pankhurst, N.W. 1982b. Changes in the skin-scale complex with sexual maturation in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). Journal of Fish Biology 21: 549-561.
- Pankhurst, N.W. 1982c. Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* L. Journal of Fish Biology 21: 127-140.
- Pankhurst, N.W. et Lythgoe, J.N. 1982. Structure and color of the integument of the European eel *Anguilla anguilla* (L.). Journal of Fish Biology 21: 279-296.

- Pankhurst, N.W. et Lythgoe, J.N. 1983. Changes in vision and olfaction during sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology* 23: 229-240.
- Pankhurst, N.W. et Sorensen, P.W. 1984. Degeneration of the alimentary tract in sexually maturing European *Anguilla anguilla* (L.) and American eels *Anguilla rostrata* (LeSueur). *Canadian Journal of Zoology* 62: 1143-1148.
- Panu, A. 1929. Les pigments du tégument de l'anguille. Etude morphologique et biologique. Thèse de la Faculté des Sciences de Paris, 146 p.
- Partridge, J.C., Shand, J., Archer, S.N., Lythgoe, J.N. et Van Groningen-Luyben, W.A.H.M. 1989. Interspecific variation in the visual pigments of deep-sea fishes. *Journal of Comparative Physiology* 164: 513-529.
- Peake, S. 1998. Sodium bicarbonate and clove oil as potential anesthetics for nonsalmonid fishes. *North American Journal of Fisheries Management* 18: 919-924.
- Pearson, K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *Philosophical Magazine* 2 (II): 559-572.
- Pellegrin, J. et Spillmann, J. 1938. Inégalité de développement et cannibalisme chez l'anguille. *Bull. Soc. Cent. Aqu. Pêche.* 45: 65-69.
- Petersen, C.G.J. 1906. The influence of light on the migrations of the eel. *Rep. Dan. Biol. St.* 9 (t. XIII).
- Poole, W. et Reynolds, J.D. 1996. Growth rate and age at migration of *Anguilla anguilla*. *Journal of Fish Biology* 48: 633-642.
- Poole, W.R., Reynolds, J.D. et Moriarty, C. 1990. Observations on the silver eel migrations of the Burrishoole river system, Ireland, 1959 to 1988. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie* 75 (6): 807-815.
- Porcher, J.P. et Travade, F. 1992. Les dispositifs de franchissement: bases biologiques, limites et rappels réglementaires. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 326-327: 5-14.
- Reynolds, J.B., 1996. Electrofishing. *In Fisheries techniques*, BR Murphy et DW Willis ed. American Fisheries Society. Bethesda, Maryland, USA. pp. 221-253.
- Richkus, W. et Whalen, K., 1999. American eel (*Anguilla rostrata*) scoping study. A literature and data review of life history, stock status, population dynamics, and hydroelectric impacts. EPRI.
- Robak, S. 1994. Stocking of young eels and spring downstream migration of small eel *Anguilla anguilla* (W < 300 g) in the river Sapina Basin (Great Mazurian Lake district, Poland). *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 132: 3-11.
- Robins, C.R., Cohen, D.M. et Robins, C. 1979. The eels, *Anguilla* and *Histiobranchus*, photographed on the floor of the deep Atlantic in the Bahamas. *Bulletin of Marine Science* 29 (3): 401-405.
- Robitaille, A., 1994. Problématique de la migration de l'anguille d'Amérique *Anguilla rostrata* aux ouvrages hydroélectriques. Hydro-Québec, Canada. 68 p
- Rohr, D.H., Lokman, P.M., Davie, P.S. et Young, G. 2001. 11-Ketotestosterone induces silvering-related changes in immature female short-finned eels, *Anguilla australis*. *Comparative Biochemistry and Physiology A Comparative Physiology* 130 (4): 701-714.
- Rossi, R., Colombo, G. 1976. Some investigations on growth of silver eels of North Adriatic lagoons. *Boll. Pesca Pesci. Idrobiol.* 31 (1-2): 283-289.

- Rossi, R. et Villani, P. 1980. A biological analysis of eel catches, *Anguilla anguilla* L., from the lagoons of Lesina and Varano, Italy. *Journal of Fish Biology* 16: 413-423.
- Rousseau, K., Huang, Y.-S., Le Belle, N., Vidal, B., Marchelidon, J., Epelbaum, J. et Dufour, S. 1998. Long-term inhibitory effects of somatostatin and insulin-like growth factor 1 on growth hormone release by serum-free primary culture of pituitary cells from european eel (*Anguilla anguilla*). *Neuroendocrinology* 67 (5): 301-309.
- Saglio, P., Escaffre, A.M. et Blanc, J.M. 1988. Structural characteristics of the epidermal mucosa in yellow and silver European eel, *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology* 32: 505-514.
- Sand, O., Enger, P.S., Karlsen, H.E., Knudsen, F. et Kvernstuen, T. 2000. Avoidance responses to infrasound in downstream migrating European silver eels, *Anguilla anguilla*. *Environmental Biology of Fishes* 57: 327-336.
- Schmidt, J. 1922. The breeding places of the eel. *Phylosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 211: 179-208.
- Shrimpton, J.M., Bjornsson, B.T. et McCormick, S.D. 2000. Can Atlantic salmon smolt twice? Endocrine and biochemical changes during smolting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57 (10): 1969-1976.
- Sloane, R.D. 1984. Preliminary observations of migrating adult freshwater eels *Anguilla australis australis* Richardson, in Tasmania. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 471-476.
- Smith, M.W. et Saunders, J.W. 1955. The American eel in certain fresh waters of the maritime provinces of Canada. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 12: 238-269.
- Sorensen, P.W. et Pankhurst, N.W. 1988. Histological changes in the gonad, skin, intestine and olfactory epithelium of artificially-matured male American eels, *Anguilla rostrata* (LeSueur). *Journal of Fish Biology* 32: 297-307.
- Stasko, A.B. et Rommel, S.A., Jr 1974. Swimming depth of adult American eels (*Anguilla rostrata*) in a saltwater bay as determined by ultrasonic tracking. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 31 (6): 1148-1150.
- Stramke, D. 1972. Veränderungen am auge des europäischen aales (*Anguilla anguilla*, L.) während des gelb- und blankaalphase. *Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg*: 101-117.
- Svedäng, H., Neuman, E. et Wickström, H. 1996. Maturation patterns in female European eel: age and size at the silver eel stage. *Journal of Fish Biology* 48: 342-351.
- Svedäng, H. et Wickstrom, H. 1997. Low fat contents in female silver eels: Indications of insufficient energetic stores for migration and gonadal development. *Journal of Fish Biology* 50 (3): 475-486.
- Teichmann 1954. Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* 43: 171-172.
- Tesch, F.S. 1967. Homing of eels (*Anguilla anguilla*) in the southern North Sea. *Marine Biology Berlin I*: 1-9.
- Tesch, F.W. 1974a. Influence of geomagnetism and salinity on the directional choice of eels. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 26: 382-395.

- Tesch, F.W. 1974b. Speed and direction of silver and yellow eels, *Anguilla anguilla*, released and tracked in the open North Sea. *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung* 23: 181-197.
- Tesch, F.W. 1979a. *The Eel: Biology and management of anguillid eels*. Chapman and Hall, London. 434 p
- Tesch, F.W. 1979b. Tracking of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in different shelf areas of the northeast atlantic. *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 174: 104-114.
- Tesch, F.W. 1982. The Sargasso Sea Eel Expedition 1979. *Helgoländer Meeresunters* 35: 263-277.
- Tesch, F.W. 1989. Changes in swimming depth and direction of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) from the continental shelf to the deep sea. *Aquatic Living Resources* 2: 9-20.
- Tesch, F.W., 1991. Anguillidae. *In The freshwater fishes of Europe*, H Hoestlandt ed. AULA-Verlag. Wiesbaden. pp. 288-437.
- Tesch, F.W., 1992. Insignificance of tidal currents for silver eel migration as studied by eel trackings and current measurements. EIFAC, Working Party on Eel, 1992, Dublin, Irish Fisheries Investigations. série A, n°36.
- Tesch, F.W. 1994. Tracking of silver eels in the Rivers Weser and Elbe. *Fischökologie* 7: 47-59.
- Tesch, F.W., Westerberg, H. et Karlsson, L. 1991. Tracking studies on migrating silver eel in the Central Baltic. *Meeresforsch* 33: 183-196.
- Therrien, J. et Verreault, G., 2000. Efficiency of a downstream migration device for eel at a small hydropower plant and study of the elver and silver eel migration in Rimouski River. 1st International Catadromous Eel Symposium. AFS annual meeting, August 20-24, 2000, Saint-Louis.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. et Olivier, J.M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83.
- Thornton, V.F. et Howe, C. 1974. The effect of change of background colour on the ultrastructure of the pars intermedia of the pituitary of the eel (*Anguilla anguilla*). *Cell and Tissue Research* 151 (1): 103-115.
- Todd, P.R. 1981. Timing and periodicity of migrating New Zealand freshwater eels (*Anguilla spp.*). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 15: 225-235.
- Travade, F. et Larinier, M. 1992. La migration de dévalaison: problèmes et dispositifs. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 326/327: 165-176.
- Tsukamoto, K., Nakai, I. et Tesch, W.V. 1998. Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396: 635.
- Utida, S., Hirano, T., Oide, H., Ando, M., Johnson, D.W. et Bern, H.A. 1972. Hormonal control of the intestine and urinary bladder in teleost osmoregulation. *General and Comparative Endocrinology* 3 (suppl.): 317-327.
- Van Ginneken, V.J.T. et Van den Thillart, G.E.E.J.M. 2000. Eel fat stores are enough to reach the Sargasso. *Nature* 403: 6766.
- Verreault, G. 2001. Dynamique de la sous-population d'anguilles d'Amérique (*Anguilla rostrata*) du bassin versant de la Rivière Sud-Ouest. Mémoire de Maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada, 102 p.
- Vladykov, V., 1955. Poissons du Québec. Album n°6, Département des pêcheries, 12 p

- Voellestad, L.A. 1992. Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel: environmental effects and phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology* 61: 41-48.
- Voellestad, L.A. et Jonsson, B. 1986. Life-history characteristics of the European eel *Anguilla anguilla* in the Imsa River, Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 115 (6): 864-871.
- Voellestad, L.A. et Jonsson, B. 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river: evidence for density-dependent mortality, and development of a model for predicting yield. *Journal of Animal Ecology* 57: 983-997.
- Voellestad, L.A., Jonsson, B., Hvidsten, N.A. et Naesje, T.F. 1994. Experimental test of environmental factors influencing the seaward migration of European silver eels. *Journal of Fish Biology* 45: 641-651.
- Voellestad, L.A., Jonsson, B., Hvidsten, N.A., Naesje, T.F., Haralstad, O. et Ruud-Hansen, J. 1986. Environmental factors regulating the seaward migration of European silver eels (*Anguilla anguilla*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1909-1916.
- Waring, H. 1963. *Colour Change Mechanisms of Cold-Blooded Vertebrates*. Academic Press, New York & London. 266 p
- Watene, E.M., Boubée, J.A.T. et Haro, A., sous presse. Downstream movement of mature eels in a hydroelectric reservoir in New Zealand. *In* *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eels*, DA Dixon ed. American Fisheries Society Symposium Series 3. Bethesda, Maryland, USA.
- Westerberg, H. 1979. Counter-current orientation in the migration of European eel. *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 174: 134-143.
- Westin, L. 1990. Orientation mechanisms in migrating European silver eel (*Anguilla anguilla*): temperature and olfaction. *Marine Biology* 106: 175-179.
- Westin, L. et Nyman, L. 1979. Activity, orientation, and migration of baltic eel (*Anguilla anguilla* L.). *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 174: 115-123.
- Wickström, H., Westin, L. et Clevestam, P. 1996. The biological and economic yield from a long-term stocking experiment. *Ecology of Freshwater Fish* 5: 140-147.
- Wood, P. et Partridge, J.C. 1993. Opsin substitution induced in retinal rods of the eel (*Anguilla anguilla* (L.)): A model for G-protein-linked receptors. *Proceedings of the Royal Society of London* 254: 227-232.
- Woodward, R.H. et Goldsmith, P.L., 1970. Les sommes cumulées. *In* *Mathématiques et statistiques pour l'industrie*. Monographies ICI, 3-1 et 3-8. Paris.
- Yamada, Y., Zhang, H., Okamura, A., Tanaka, S., Horie, N., Mikawa, N., Utoh, H. et Oka, P. 2000. Morphological and histological changes in the swim bladder during maturation of the Japanese eel. *Journal of Fish Biology* 58 (3): 804-814.
- Zacchei, A.M. et Tavolaro, P. 1988. Lateral line system during the life cycle of *Anguilla anguilla*. *Bolletino di Zoologia* 3: 145-153.

Sommaire détaillé

Sommaire général	1
Résumé	3
Abstract	4
Chapitre 1. Introduction	5
1.1. Contexte européen et national (Elie et Guibert, 2001)	7
1.2. Objectifs de ce travail	8
Chapitre 2. Etat des connaissances	11
2.1. Systématique : Anguilla anguilla (Linné 1758)	12
2.2. Le cycle biologique	12
2.2.1. Les écophases marines	12
2.2.2. Les écophases continentales	13
2.3. L'anguille argentée et la migration de reproduction	14
2.4. Importance économique	16
2.5. « L'argenture » et la migration d'avalaison	18
2.5.1. Définitions	18
2.5.2. Les modifications morphologiques et anatomiques	19
2.5.2.1. Le tégument	19
2.5.2.2. Les muscles	20
2.5.2.3. Réserves énergétiques	20
2.5.2.4. Organes sensoriels	21
2.5.2.5. Appareil digestif	22
2.5.2.6. La vessie gazeuse	23
2.5.2.7. Le système osmorégulateur	23
2.5.2.8. Gonades	24
2.5.3. Endocrinologie de « l'argenture »	25
2.5.4. Taille, poids et âge à « l'argenture »	30
2.5.4.1. Longueur	30
2.5.4.2. Poids et facteur de condition	33
2.5.4.3. Age	34
2.5.5. La dévalaison et les facteurs environnementaux	36
2.5.5.1. Période dans le temps	36
2.5.5.2. Température	37
2.5.5.3. Photopériode	37
2.5.5.4. Crue, débit et précipitations	38
2.5.5.5. Lune et lumière	38
2.5.5.6. La pression atmosphérique et les microséismes	38
2.6. Impact anthropique sur la dévalaison	39
2.6.1. La pêche d'avalaison	39
2.6.2. Les obstacles à la dévalaison	42
2.6.2.1. Conséquences	43
2.6.2.2. Dispositifs d'évitement	44
2.7. Conclusions : identification des problèmes et déroulement de l'étude	45
2.7.1. Caractéristiques du stade argenté	45
2.7.1.1. La possibilité d'existence de stades intermédiaires	45
2.7.1.2. Analyse de la variabilité présente dans le milieu naturel	46
2.7.1.3. Critères externes de détermination des stades	48
2.7.2. La migration d'avalaison	49
2.7.2.1. Influence des facteurs environnementaux : une importante corrélation entre les variables	49
2.7.2.2. Les échelles d'observation	49
2.7.2.3. La présence d'obstacles à la migration	50
2.7.3. Lien entre « l'argenture » et le phénomène de migration	51

Chapitre 3. La métamorphose en anguille argentée : détermination des étapes et caractérisation du stade dévalant	53
3.1. Introduction	55
3.2. Matériel et méthode	57
3.2.1. Sites de pêches	57
3.2.1.1. Bassin versant de la Loire	58
3.2.1.2. Le Rhin	58
3.2.1.3. La Nive	59
3.2.1.4. Marais de Certes	59
3.2.1.5. Landes : Courant de Sainte-Eulalie	60
3.2.1.6. Estuaire de la Gironde	61
3.2.1.7. Les étangs de Péronne et la rivière Varenne	61
3.2.2. Caractères morphologiques	63
3.2.3. Caractères anatomiques	64
3.2.3.1. Détermination du sexe	65
3.2.3.2. Dosages hormonaux	65
3.2.4. Analyse des données	65
3.2.5. Tests statistiques	67
3.3. Evolution globale des paramètres anatomiques et hormonaux	68
3.4. Caractérisation et définitions des limites des stades jaune et argenté	73
3.4.1. Méthode et hypothèses de base	73
3.4.2. Anguilles femelles	74
3.4.2.1. Calcul et analyse des groupes	74
3.4.2.2. Caractéristiques globales des stades jaune et argenté	76
3.4.2.3. Relations entre les paramètres morpho-anatomiques des stades jaune et argenté	77
3.4.3. Anguilles mâles	82
3.4.3.1. Données analysées	82
3.4.3.2. Caractérisation des stades	82
3.4.4. Comparaison entre les sexes	86
3.5. Evolution saisonnière des paramètres qualifiant les stades jaune ou argenté	88
3.5.1. Anguilles femelles et indifférenciées	88
3.5.1.1. Echantillonnage	88
3.5.1.2. Evolution saisonnière des paramètres physio-anatomiques	89
3.5.2. Anguilles mâles et indifférenciées	92
3.5.2.1. Echantillonnage	92
3.5.2.2. Evolution saisonnière des paramètres physio-anatomiques	93
3.6. Variabilité des paramètres physio-anatomiques selon le site	95
3.6.1. Paramètres externes	95
3.6.1.1. Longueur	95
3.6.1.2. Coefficient de condition	96
3.6.1.3. Indice oculaire	97
3.6.2. Etat des gonades et du tractus digestif	98
3.6.3. Principaux facteurs de variabilité selon le site	100
3.7. Décomposition des stades jaune et argenté en stades intermédiaires	102
3.7.1. Calcul des sous-groupes	102
3.7.1.1. Anguilles femelles	102
3.7.1.2. Anguilles mâles	105
3.7.2. Description détaillée de chaque groupe	106
3.7.2.1. Femelles	106
3.7.2.2. Mâles	110
3.8. « Argenture » et couleur du tégument	112
3.8.1. Observations basées sur des critères visuels	113
3.8.1.1. Critères d'attribution des stades	113
3.8.1.2. Comparaison entre le stade attribué d'après des critères visuels et le stade physio-anatomique des anguilles	115
3.8.2. Analyse de la couleur par spectrocoulométrie	117

3.8.2.1.	Evolution des paramètres spectrocolorimétriques selon les stades	117
3.8.2.2.	Corrélations entre les variables spectrocolorimétriques et les paramètres morpho-anatomiques	122
3.9.	Récapitulatif et description des étapes lors de la transition stade jaune-stade argenté	123
3.10.	Dynamique de « l'argenture »	130
3.11.	Conclusion	133
3.11.1.	Analyse de la variabilité individuelle	134
3.11.1.1.	Identification de stades intermédiaires	134
3.11.1.2.	Couleur et biométrie des individus	136
3.11.2.	Influence des saisons	137
3.11.3.	Variabilité selon la provenance	138
Chapitre 4.	Détermination d'un indice d'argenture à partir des caractéristiques externes et application au cas de trois bassins versants	139
4.1.	Introduction	141
4.2.	Elaboration d'indices « d'argenture »	142
4.2.1.	Discrimination stade jaune-stade argenté	142
4.2.2.	Discrimination des stades d'argenture	147
4.3.	Application au cas d'échantillons provenant de trois bassins versants différents	149
4.3.1.	Mesures des paramètres morphologiques	149
4.3.2.	Calculs d'erreur sur l'indice oculaire et l'indice de la nageoire pectorale	150
4.3.3.	Considérations sur l'indice oculaire de Pankhurst	151
4.3.3.1.	Développement d'un nouvel indice oculaire	151
4.3.3.2.	La limite de 6,5 établie par Pankhurst	154
4.3.3.3.	Mesure des diamètres oculaires	154
4.3.4.	Application des fonctions de classification	156
4.3.4.1.	Les données	156
4.3.4.2.	Détermination du stade d'une anguille	157
4.4.	Conclusion	162
Chapitre 5.	Le phénomène de migration d'avalaison	165
5.1.	La prise en compte du phénomène à plusieurs échelles	167
5.2.	Matériel et méthode	169
5.2.1.	Les données de la Loire	169
5.2.1.1.	La pêche professionnelle	169
5.2.1.2.	Les données de la pêche : calcul des CPUE	170
5.2.1.3.	Descripteurs environnementaux	170
5.2.2.	Le piégeage expérimental sur la Nive	171
5.2.2.1.	Site et dispositif de piégeage	171
5.2.2.2.	Descripteurs du milieu	172
5.2.2.3.	Période expérimentale	173
5.2.2.4.	Traitement des données	173
5.2.3.	Le suivi individuel des anguilles en avalaison sur la Nive	174
5.2.3.1.	Choix et marquage des anguilles	174
5.2.3.2.	Matériel de radiopistage	175
5.2.3.3.	Période et zones de surveillance	176
5.2.4.	Mesure de l'activité des anguilles en bassin	177
5.2.4.1.	Objectif et principe	177
5.2.4.2.	Mise en oeuvre	178
5.3.	La dynamique générale de la migration d'avalaison et les facteurs environnementaux aux niveaux pluriannuel et saisonnier	179
5.3.1.	Analogies entre les mouvements sur la Loire et sur la Nive	181
5.3.2.	Evolution de la taille des anguilles au cours de la saison	183
5.3.3.	Relations entre les pics de captures et les facteurs environnementaux à l'échelle pluriannuelle et saisonnière	183
5.3.3.1.	Lien avec la température	183
5.3.3.2.	Influence de la pression atmosphérique	188
5.3.3.3.	Effet de la luminosité	189

5.3.3.4.	Influence du débit	192
5.3.3.5.	Influence des précipitations	197
5.3.4.	Lien avec la conductivité	199
5.3.5.	Influence de la turbidité	201
5.3.6.	Influence du cycle lunaire et luminosité nocturne	201
5.3.6.1.	Conclusions sur l'influence des paramètres environnementaux sur le phénomène de dévalaison	204
5.4.	Comportement et migration à l'échelle individuelle et locale	205
5.4.1.	La zone d'observation et les objectifs	205
5.4.2.	Comportement général de la fraction de population dévalante : une migration par étapes	206
5.4.3.	Relation entre les mouvements de migration d'avalaison et les facteurs environnementaux à l'échelle locale	208
5.4.3.1.	Lumière, turbidité, débit et cycle lunaire	208
5.4.3.2.	Conductivité	212
5.4.3.3.	Pression atmosphérique	212
5.4.3.4.	Température	212
5.4.3.5.	Conclusions : influence des paramètres environnementaux sur les mouvements des anguilles	212
5.4.4.	Les mouvements de migration d'avalaison à l'échelle de 24 heures	216
5.4.4.1.	La température et la pression atmosphérique	216
5.4.4.2.	La luminosité : rayonnement et turbidité	218
5.4.4.3.	Débit	218
5.5.	Comportement des anguilles en milieu confiné	223
5.5.1.	Caractéristiques des lots d'anguilles analysées	223
5.5.2.	Comportement global des anguilles dans les bassins	224
5.5.3.	Relation entre l'activité dans les bacs et la dévalaison des anguilles	225
5.5.4.	Activité individuelle des anguilles en fonction de leur stade d'évolution	226
5.5.5.	Relations entre l'activité des anguilles et la nature de l'eau	228
5.6.	Relation entre les comportements et les paramètres environnementaux en milieu confiné	228
5.6.1.	Observations à l'échelle de la journée	229
5.6.1.1.	Rythme nyctéméral	229
5.6.2.	Les paramètres indépendants de la qualité de l'eau	229
5.6.3.	Paramètres associés à la qualité de l'eau : turbidité et conductivité	230
5.6.3.1.	Observations à l'échelle horaire	233
5.7.	Conclusions	236
5.7.1.	Comparaison de la dynamique de migration selon le site	236
5.7.2.	Dynamique de migration	236
5.7.3.	Déclenchement et persistance du phénomène de migration : les fenêtres environnementales	237
Chapitre 6.	Etude du comportement des anguilles d'avalaison face à l'obstacle	241
6.1.	Introduction	243
6.2.	Matériel et méthode	245
6.2.1.	La microcentrale hydroélectrique d'Halsou	245
6.2.2.	Dispositif expérimental	247
6.2.2.1.	Exutoires de dévalaison	247
6.2.2.2.	Piège de dévalaison	248
6.2.2.3.	Ecran électrique	251
6.2.3.	Radiopistage et zones de surveillance	251
6.3.	Etude du comportement de l'anguille par rapport à la présence de la microcentrale	254
6.3.1.	Comportement à l'approche du site	254
6.3.2.	Comportement dans la zone usine	257
6.3.2.1.	Attractivité des différentes zones	257
6.3.2.2.	Influence du débit turbiné sur les passages par l'usine	259

6.4.	Tailles des anguilles et tests de passage au travers des grilles protégeant les prises d'eau	262
6.4.1.	Relation entre la longueur et l'épaisseur des anguilles	262
6.4.2.	Tests de passage à travers les grilles	263
6.4.3.	Comportement au niveau de l'usine des anguilles radiomarquées en fonction de leur taille	264
6.5.	Evaluation quantitative de l'efficacité des exutoires de dévalaison	267
6.5.1.	Efficacité de l'écran électrique	267
6.5.2.	Efficacité comparée du clapet de surface et de la vanne de fond	268
6.6.	Conclusions	269
6.6.1.	Les conditions expérimentales	269
6.6.2.	Comportement des anguilles face à l'obstacle	270
6.6.3.	Evitement et franchissement d'obstacle	270
Chapitre 7.	Synthèse, discussion et conclusion	273
7.1.	La métamorphose en anguille argentée	275
7.1.1.	Variabilité des profils physio-anatomique et morphologique des anguilles	275
7.1.2.	Les étapes de l'argenture	276
7.1.2.1.	La phase de croissance	276
7.1.2.2.	l'argenture	277
7.1.3.	La phase de régression	278
7.1.4.	Période et déclenchement de l'argenture	280
7.1.5.	Manifestations externes de l'argenture	281
7.1.6.	Différences de tailles à l'argenture	282
7.1.7.	Apports de la caractérisation des anguilles argentées	285
7.1.7.1.	Indice d'argenture et application à l'estimation de la fraction dévalante	285
7.1.7.2.	Autres applications possibles	286
7.2.	Le phénomène de migration d'avalaison	286
7.2.1.	Utilisation de la télémétrie : Biais, effectifs et choix des individus	287
7.2.1.1.	Effectifs et choix des individus	287
7.2.1.2.	Influence du marquage	287
7.2.2.	Action de la température et de la photopériode sur la dévalaison via l'argenture	288
7.2.3.	Le déclenchement des mouvements d'avalaison	289
7.2.3.1.	Les facteurs probables	289
7.2.3.2.	Les facteurs improbables	290
7.2.4.	Le vecteur de migration : le débit	291
7.2.5.	La persistance du phénomène de dévalaison : les fenêtres environnementales	292
7.2.6.	Effet des fenêtres environnementales sur la dynamique de migration	293
7.2.6.1.	Une migration par étapes	293
7.2.6.2.	La concentration d'individus	293
7.2.6.3.	Une dévalaison sur plus d'une année ?	294
7.3.	La prévision des pics de dévalaison	294
7.4.	Effet de la présence d'un obstacle à la dévalaison	296
7.5.	Evaluation de l'efficacité des dispositifs d'évitement et de franchissement	297
7.5.1.	Les méthodes classiques d'évaluation d'efficacité d'exutoires de dévalaison	297
7.5.2.	Comparaison des exutoires fond et surface et passage par les turbines	298
7.5.3.	Système d'évitement du passage à travers les turbines	298
7.5.4.	Conséquence du comportement de l'anguille sur la possibilité d'évitement d'un obstacle	300
7.6.	Perspectives	300
	Références bibliographiques	303
	Sommaire détaillé	319
	Liste des figures, photos et tableaux	324
	Annexes	337

Liste des figures, photos et tableaux

Figure 1 : Aire de répartition de l'anguille européenne adaptée de Germain (1927) pour l'aire continentale et Schmidt (1922) pour la répartition des larves.	6
Figure 2 : Schéma conceptuel selon lequel sera abordée l'étude sur la migration d'avalaison de l'anguille argentée.	10
Figure 3 : Évolutions des Captures de l'anguille européenne et nord africaine <i>Anguilla anguilla</i> L., d'après le rapport du ICES/EIFAC Working Group on Eels (2001)	17
Figure 4 : Evolution de la production aquacole d'anguilles européennes, d'après le rapport du ICES/EIFAC Working Group on Eels (2001)	18
Figure 5 : Schéma représentant le facteur IGF-I comme le lien entre le développement corporel et l'induction de la puberté, d'après Huang et al. (1998). La GH n'a pas d'action directe sur le GtH. Les flèches pleines représentent les contrôles directs entre l'IGF-I et les hormones hypophysaires. Les flèches en pointillés représentent les effets physiologiques..	28
Figure 6 : Longueurs à «l'argenture» issues de la littérature. Les anguilles mâles sont représentées en pointillés et les femelles en traits pleins. Les valeurs ainsi que les sites d'étude sont regroupés dans le tableau 1. Les données ont été ordonnées selon un gradient nord-sud (indiqué par la flèche) en ce qui concerne l'anguille européenne (<i>A. anguilla</i>).....	31
Figure 7 : Âges à l'argenture déterminés par différents auteurs. Les mâles sont représentés en pointillés, les femelles en trait plein. Les données sur l'anguille européenne (<i>A. anguilla</i>) ont été classées du nord au sud (de haut en bas), le gradient est symbolisé par la flèche. Les références correspondant aux numéros à droite sont indiquées dans le Tableau 1.	35
Figure 8 : Schéma de l'engin de pêche traditionnelle d'anguille d'avalaison sur la Loire, le guideau (ou dideau), (schéma G. Castelnaud).	41
Figure 9 : Schéma illustrant les éventuelles étapes de la métamorphose et les questionnements relatifs au stade à partir duquel une anguille est susceptible de migrer.....	47
Figure 10 : Sites d'échantillonnages. Les stations échantillonnées sur le Rhin sont espacées tout au plus de 60 km.	57
Figure 11 : Schéma des mesures effectuées ; Dh : diamètre horizontal ; Dv : diamètre vertical ; Ln : longueur de la nageoire pectorale.....	63
Figure 12 : Illustration de la méthode du bâton brisé pour le nombre d'axes à retenir. Ici on ne retiendrait que les deux premiers axes de l'analyse.....	66
Figure 13 : Analyse en composantes principales réalisée sur 539 anguilles femelles (Loire et Rhin). Les deux premiers axes de l'analyse représentent 69% de l'inertie totale, respectivement 43 et 26% pour les axes 1 et 2. L'histogramme des valeurs propres est représenté en bas à droite. Les corrélations entre les 5 variables physio-anatomiques sont indiquées dans le cercle des corrélations. On constate une évolution entre les anguilles à fort RIS jusqu'au anguilles présentant un développement des gonades (augmentation du RGS) associé à une production en hormone GtH.	69
Figure 14 : Analyse en Composantes Principales effectuées sur 58 anguilles mâles (m) et indifférenciées (i). Les deux premiers axes de l'analyse représentent 56 et 21% de l'inertie totale.....	71
Figure 15 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP réalisée sur les variables anatomiques, RGS, RIS et RHS. Les axes 1-2 représentent 65 et 25% de l'inertie totale). Les groupes calculés par la CAH sont indiqués sous forme « d'étoile ».	74
Figure 16 : Le plan factoriel 1-2 de l'ACP a été décomposé en trois pour une meilleure lisibilité. Les anguilles dévalantes (d) et donc argentées sont représentées en A ; les anguilles sexuellement indifférenciées (i : témoins stade jaune) figurent en B. Les autres individus dont le stade n'est <i>a priori</i> pas connu, sont présentés sur le graphique C.....	75
Figure 17 : Relation entre le RGS et le RIS chez les anguilles jaunes et argentées.	76
Figure 18 : Plans factoriels 1-2 des deux ACP effectuées sur les variables morpho-anatomiques des anguilles jaunes (A, B, C) et argentées (D, E). Les axes 1 et 2 de l'ACP réalisée sur le	

stade jaune représentent respectivement 42 et 19% de l'inertie totale ; au stade argenté ils représentent respectivement 29 et 24%. d : anguilles dévalantes ; i : anguilles indifférenciées ; x : anguilles tous stades.....	79
Figure 19 : Relation entre la longueur et le RGS chez les anguilles jaunes et argentées. (La totalité des individus femelles et indifférenciées a été représenté sur le graphique, c'est-à-dire 1158 anguilles).	81
Figure 20 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP réalisé sur les individus mâles et indifférenciés. Les axes 1 et 2 représentent respectivement 48 et 17% de l'inertie totale. A : cercle des corrélations entre les variables, histogramme des valeurs propres. Les deux groupes calculés par la CAH sont figurés par les étoiles. B : Les individus capturés pendant leur dévalaison sont symbolisés par 'd', les autres par 'x'. C : Les individus sont étiquetés selon leur sexe.	83
Figure 21 : Représentation en « box plots » des paramètres anatomiques, des teneurs en hormone gonadotrope (GTH), en hormone de croissance (GH), du facteur de condition (K) et de l'indice oculaire (IO) et de la nageoire pectorale (ILN) par sexe et par stade. f : femelles ; m : mâles ; i : indifférenciées.	86
Figure 22 : Histogramme des âges des anguilles selon les sexes pour les stades jaunes et argentés. Les âges ont été déterminés uniquement pour les échantillons provenant du Lac de Grand-Lieu et du Rhin.	88
Figure 23 : Effectifs par mois d'anguilles femelles et indifférenciées échantillonnées toutes années confondues. Les secteurs représentent les proportions d'anguilles aux stades jaune et argenté dans les échantillons.	89
Figure 24 : Evolutions par mois des caractéristiques anatomiques, des teneurs hormonales et du facteur de condition chez les femelles aux stades jaune et argenté.....	91
Figure 25 : Evolution par classe de taille (en mm) de la teneur en GH des anguilles jaunes, échantillonnées à plusieurs mois de l'année.	92
Figure 26 : Effectifs par mois d'anguilles mâles et indifférenciées échantillonnées toutes années confondues. Les secteurs représentent les proportions d'anguilles au stade jaune et argenté dans les échantillons.	93
Figure 27 : Evolutions par mois des caractéristiques anatomiques (RGS, RHS, RIS), des teneurs hormonales (GH, GTH), du facteur de condition (K) et de la longueur (L) chez les anguilles mâles argentées.	94
Figure 28 : Histogrammes des tailles des anguilles argentées mâles et femelles échantillonnées sur chaque site (intervalles de 35 mm). Les étiquettes de l'axe des abscisses correspondent aux limites des classes de taille.	96
Figure 29 : Représentation en « box plots » du coefficient de condition (K) chez les anguilles jaunes et argentées par site. * Différence significative ($p < 0,01$).	97
Figure 30 : Représentation en « box plots » de l'indice oculaire (IO) des anguilles jaunes et argentées par site. * Différence significative ($p < 0,001$).	98
Figure 31 : Relations entre le RIS (rapport intestino-somatique) et le RGS (rapport gonado-somatique) pour les anguilles jaunes et argentées selon les sites échantillonnés.	99
Figure 32 : RGS (rapports gonado-somatiques) et RIS (rapports intestino-somatiques) moyens des anguilles argentées mâles et femelles en fonction des sites échantillonnés. Les barres d'erreurs correspondent aux écarts-types.....	100
Figure 33 : Relation entre le RGS et la longueur chez les anguilles indifférenciées et femelles jaunes selon leur provenance.	101
Figure 34 : Schéma représentant les 7 groupes déterminés par la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) chez les femelles. Les graphes A et B correspondent respectivement au plan factoriel 1-2 de l'ACP pour les stades jaune et argenté. Les groupes 1 à 4 sont représentés par les étoiles. Les cercles de corrélation des deux ACP sont présentés sous chaque plan factoriel. 'i' : anguilles indifférenciées ; 'd' : anguilles dévalantes.....	104

Figure 35 : Schéma représentant les 3 groupes déterminés par la CAH. Le groupe 1 correspond au stade jaune (anguilles indifférenciées) et les groupes 2 et 3 aux anguilles argentées mâles.....	105
Figure 36 : Evolution par mois du RIS et du facteur de condition (K) indiquant des différences entre les anguilles des groupes 1 et 2.....	106
Figure 37 : Provenance des anguilles des groupes 1 et 2.	107
Figure 38 : Représentation en box plots des paramètres physio-anatomiques pour chaque sous-groupe des stades jaune et argenté chez les anguilles femelles. (GTH : hormone gonadotrope ; GH : hormone de croissance ; RGS : rapport gonado-somatique ; RHS : rapport hépato-somatique ; RIS : rapport intestino-somatique).....	109
Figure 39 : Représentation en box plots des paramètres morphologiques pour chaque sous-groupe des stades jaune et argenté chez les anguilles femelles. (L : longueur ; K : coefficient de condition ; IO : indice oculaire ; ILN : indice de la nageoire pectorale).....	110
Figure 40 : Représentation en « box plots » des paramètres physio-anatomiques chez les anguilles mâles (stade argenté, groupes 2 et 3). (GTH : hormone gonadotrope ; GH : hormone de croissance ; RGS : rapport gonado-somatique ; RHS : rapport hépato-somatique ; RIS : rapport intestino-somatique). DS : Différence significative $p < 0,001$	111
Figure 41 : Représentation en « box plots » des paramètres morphologiques des sous-groupes chez les anguilles mâles (stade argenté, groupes 2 et 3). (L : longueur ; K : coefficient de condition ; IO : indice oculaire ; ILN : indice de la nageoire pectorale). DS : Différence significative $p < 0,001$; DS* : différence significative $p < 0,01$	112
Figure 42 : Comparaison entre les stades attribués sur le terrain lors de l'échantillonnage (à partir de critères subjectifs tels que la livrée : couleur jaune, intermédiaire ou argentée) et entre les sous-groupes d'évolution déterminés d'après les caractéristiques morpho-anatomiques des anguilles. Les pourcentages sont indiqués pour chaque sous-groupe selon les stades jaune ou argenté chez les mâles et femelles.	116
Figure 43 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP effectuée sur les variables spectrocolorimétriques. Les axes 1 et 2 représentent respectivement 35% et 22% de l'inertie totale. Les points-individus sont étiquetés selon la couleur attribuée au moment de l'échantillonnage. Certaines anguilles ont été photographiées ; leur position dans l'ACP est indiquée. a : argenté, j : jaune, x : intermédiaire.....	118
Figure 44 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP effectuée sur les variables spectrocolorimétriques. A : les étiquettes des points-individus correspondent aux numéros des groupes calculés par la CAH. Les mâles sont également indiqués. B : Les étiquettes indiquent les anguilles capturées pendant leur migration d'avalaison (d) et les anguilles capturées hors migration (x).....	120
Figure 45 : Relation entre deux variables spectrocolorimétriques correspondant à la mesure sur le dos selon la couleur des anguilles : AD : rouge sur le dos ; LD : clarté sur le dos.	120
Figure 46 : Relation entre LD et AD pour deux lots d'anguilles jaunes, anesthésiées dans deux bacs de couleurs différentes. Les droites représentent les régressions linéaires effectuées pour comparer les deux lots.....	121
Figure 47 : Relation entre deux variables spectrocolorimétriques correspondant à la mesure sur le dos selon la couleur des anguilles : AD : rouge sur le dos ; AL : rouge sous la ligne latérale.....	122
Figure 48 : Relation entre la longueur en mm (L), les rapports gonado-somatique (RGS) et intestino-somatique (RIS), le taux de d'hormone de croissance (GH, en $\mu\text{g}/\text{hypophyse}$) et d'hormone gonadotrope (GTH, en $\text{ng}/\text{hypophyse}$) pour les anguilles des stades I et II. Les stades ultérieurs sont figurés en gris clair.	124
Figure 49 : Relation entre la longueur en mm (L), les rapports gonado-somatique (RGS) et intestino-somatique (RIS), le taux de d'hormone de croissance (GH, en $\mu\text{g}/\text{hypophyse}$) et d'hormone gonadotrope (GTH, en $\text{ng}/\text{hypophyse}$) pour les anguilles des stades III et IV. Les stades antérieurs et ultérieurs sont figurés en gris clair.	125

Figure 50 : Evolution du facteur de condition (K) entre chaque stade « d'argenture » chez les anguilles femelles.....	125
Figure 51 : Proportions par mois d'anguilles pêchées par mois pour les stades IV et V.	126
Figure 52 : Représentation en « box plots » des taux de GTH par mois pour les anguilles des groupes III, IV et V.	127
Figure 53 : Relation entre la longueur, le rapport gonado-somatique (RGS), intestino-somatique (RIS), l'indice oculaire (IO) et les teneurs en hormones de croissance (GH, en $\mu\text{g}/\text{hypophyse}$) et en hormone gonadotrope (GTH, en $\text{ng}/\text{hypophyse}$) pour les stades IV et V. Les stades antérieurs et ultérieurs sont figurés en gris clair.....	128
Figure 54 : Effectifs d'anguilles échantillonnées par mois pour chaque stade.	131
Figure 55 : Les courbes d'évolution par mois pour les paramètres RGS, K, RIS et IO ont été accolées de manière à simuler les trois dernières années de phase continentale d'une anguille femelle, la dernière année correspondant au départ vers l'aire marine de reproduction. (RGS= rapport gonado-somatique, RIS= rapport intestino-somatique, K= facteur de condition, IO= indice oculaire).....	132
Figure 56 : Evolutions moyennes des paramètres physio-anatomiques au cours des différents stades « d'argenture » : I à V chez les femelles et I à IId (dévalant) chez les mâles. Le stade 0 correspond aux anguilles n'ayant pas encore exprimé leur sexe. RGS : rapport gonado-somatique ; RIS : rapport intestino-somatique ; GTH : hormone gonadotrope en $\text{ng}/\text{hypophyse}$; GH : hormone de croissance en $\mu\text{g}/\text{hypophyse}$	136
Figure 57 : Représentation des individus selon leur groupe dans le plan factoriel de l'analyse discriminante.	143
Figure 58 : Relation entre le RIS et le RGS chez les anguilles supérieures à 45 cm (<i>a priori</i> femelles) et entre le RIS et l'indice oculaire pour les anguilles inférieures ou égales à 45 cm (<i>a priori</i> mâles). Les différents nuages de points correspondent au classement par l'analyse discriminante.....	145
Figure 59 : Relations entre les indices ILN et IO et l'erreur associée à ces indices au stade jaune et au stade argenté. Delta 0,5 correspond à une erreur sur la mesure de 0,5 mm et delta 1 à une erreur de 1 mm.	151
Figure 60 : Régression linéaire entre la longueur des anguilles et l'épaisseur de leur corps.	153
Figure 61 : Relation entre le nouvel indice oculaire (IE) et la longueur (en mm) chez les anguilles jaunes et argentées et selon les stades « d'argenture ».....	153
Figure 62 : Relation entre l'indice oculaire et le RGS selon les phases jaune et argentée et selon les stades intermédiaires. La limite de 6,5 établie par Pankhurst (1982) est figurée sous forme de flèche. Cette valeur surestime largement la proportion d'anguilles argentées femelles dont seules les anguilles aux stades MIIId et FV correspondent à des stades dévalants.....	155
Figure 63 : Relation entre le diamètre de l'œil horizontal (Dh) et le diamètre vertical (Dv). Que ce soit au stade jaune (I à III) ou argenté (IV et V), la relation entre les deux diamètres oculaires est linéaire.	156
Figure 64 : Comparaison des résultats des deux types de classification : classement en jaune/argenté et en stades intermédiaires (Stade I , FII à FV pour les femelles, MII et MIIId pour les mâles). Les résultats indiquent une bonne cohérence entre les deux classifications.	158
Figure 65 : Relation entre l'indice oculaire (IO) et la longueur (en mm) des anguilles selon leur stade d'attribution.	158
Figure 66 : Répartition par mois des stades d'argenture déterminés d'après les paramètres morphologiques pour les anguilles du marais de Certes. L'effectif (N) est indiqué pour chaque mois.....	160
Figure 67 : Répartition par mois des stades d'argenture déterminés d'après les paramètres morphologiques pour les anguilles de la Loire. L'effectif (N) est indiqué pour chaque mois.	161

Figure 68 : Répartition par mois des stades d'argenture déterminés d'après les paramètres morphologiques pour les anguilles de la Nive. L'effectif (N) est indiqué pour chaque mois.	162
Figure 69 : Bassin de la Nive (Schéma C. Gosset).....	171
Figure 70 : Site de la centrale hydroélectrique d'Halsou (Schéma C. Gosset)	172
Figure 71 : Emplacements des antennes (en rouge) de surveillance automatique au niveau du site d'Halsou.....	176
Figure 72 : Schéma du dispositif de mesure d'activité des anguilles. (Dessin C. Gosset)	178
Figure 73 : Evolution des CPUE (Captures par unité d'effort en nombre d'anguille par heure) pour les anguilles de Loire entre les années 1990 et 1998.....	180
Figure 74 : Comparaison entre les captures réalisées sur la Nive et sur la Loire aux même dates. La capture la plus importante sur la Nive en 2001 correspond en réalité à 436 anguilles.	182
Figure 75 : Evolution en pourcentage des CPUE totales (nb. anguille/heure), par année des proportions de petites (CPUEP) et grosses anguilles (CPUEG) au cours des saisons de pêche entre 1990 et 2001 sur la Loire.	184
Figure 76 : Evolution de la température (en °C) sur 12 ans et comparaison avec les CPUE (nb. anguille/heure). Les courbes de températures ont été ajustées par une moyenne mobile de période 4. Les sommes cumulées ont été calculées pour chaque courbe de température et sont représentées également avec les CPUE.....	185
Figure 77 : Relation entre le coefficient maximal par courbe annuelle de somme cumulée et la CPUE (nb. anguille/heure) maximale par année.	186
Figure 78 : Comparaisons entre l'évolution de la température et des captures d'anguilles (nb. anguille/heure) sur la Loire et sur la Nive (nb. d'anguilles/jour). Les fluctuations de la température sur la Loire (température de l'air) ont été lissées par une moyenne mobile de période 4. Les années sont séparées par les rectangles blancs.....	187
Figure 79 : CPUE (nb. anguille/heure) et nombres d'anguilles capturées en fonction de la température sur la Loire et sur la Nive. La capture de 436 individus sur la Nive a été retirée des données pour une meilleure lisibilité ; elle a été réalisée alors que la température était de 9°C en moyenne.....	188
Figure 80 : Evolutions de la pression atmosphérique (hPa) mesurée à Halsou et des captures la Nive. Les années sont séparées par des rectangles blancs. Les courbes de pression ont été ajustées par une moyenne mobile (période=4). Le plus grand pic de captures sur la Nive en 2001 correspond en réalité à 436 anguilles.....	189
Figure 81 : Comparaisons entre l'évolution de l'insolation (sous forme de moyennes mobiles d'ordre 20, rapportées sur l'axe de gauche) et des CPUE sur la Loire (rapportées sur l'axe de droite). Les sommes cumulées ont été calculées pour chaque courbe d'insolation et sont représentées également avec les CPUE.	190
Figure 82 : Evolutions des captures d'anguilles sur la Loire (nb ang./h) et sur la Nive (nb ang./24h) et des courbes de moyennes mobiles (ordre 4) pour l'insolation (minutes) et pour la luminosité. Pour ce dernier paramètre des appareils de mesures différents ont été utilisés, le premier donne des mesures en $\mu\text{mole}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^2$ et le second (pour la saison 2001-02) en lux. Le plus grand pic de captures sur la Nive en 2001 correspond en réalité à 436 anguilles.....	191
Figure 83 : Nombre de CPUE supérieures à 20 anguilles par heure de pêche, en fonction de la durée d'insolation.....	192
Figure 84 : Localisation des stations de jaugeage sur le bassin versant de la Loire.....	193
Figure 85 : Somme cumulée du débit (en $\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$) au niveau de la station de Montjean et CPUE sur la Loire entre les années 1990 et 2001.	195
Figure 86 : Evolutions des CPUE (ang./h) sur la Loire, des captures d'anguilles sur la Nive et des débits (en $\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$). Le plus grand pic de captures sur la Nive en 2001 correspond en réalité à 436 anguilles.	196

Figure 87 : Evolutions des captures sur la Loire (CPUE en ang./h) et sur la Nive (ang./24h) et des précipitations quotidiennes en (mm). Les courbes de précipitations sur la Loire ont été lissées par une moyenne mobile de période 4.....	198
Figure 88 : Evolutions de la conductivité ($\mu\text{S.cm}^{-1}$) et des CPUE (rapportées à l'axe de droite) sur la Loire entre 1990 et 1993. La courbe des sommes cumulées de la conductivité est figurée sur le graphique du bas.	199
Figure 89 : Evolutions des captures et sur la Nive et de la conductivité ($\mu\text{S.cm}^{-1}$) pour les saisons 1990 à 1998 sur la Loire et les saisons 1999 à début 2002 pour la Nive. Les années sont séparées par des rectangles blancs. La conductivité est rapportée sur l'axe de droite.	200
Figure 90 : Evolution des captures (dévalaison en ang./24h) et de la turbidité sur la Nive.	201
Figure 91 : Représentation en box plots des CPUE (intensité de la dévalaison en ang/h) sur la Loire en fonction des phases de la lune (correspondant à 7 jours répartis autour de la date de la pleine lune par exemple).	202
Figure 92 : Evolutions des dévalaisons d'anguilles sur la Loire (en ang./h) et sur la Nive (ang./24h) et des courbes de moyennes mobiles (ordre 4) pour l'insolation (minutes) et pour la luminosité. Pour ce dernier paramètre des appareils de mesure différents ont été utilisés, le premier donne des mesures en $\mu\text{mole.s}^{-1}.\text{m}^2$ et le second (pour la saison 2001-02) en lux. Les pleines et nouvelles lunes sont symbolisées par les cercles noirs et blancs.	203
Figure 93 : Schéma du site représentant les antennes de surveillance (en rouge) et les points remarquables : les zones de lâcher des anguilles radio-marquées et la zone d'attente privilégiée de ces individus hors des périodes de migration.	206
Figure 94 : Mouvements des anguilles radio-marquées par rapport aux dévalaisons d'anguilles visualisées à travers les captures au piège (courbes bleues). Les croix rouges représentent le jour du lâcher et les points jaunes, le départ en migration pour chaque anguille (réparties verticalement). Les carrés rouges indiquent que le lâcher et la dévalaison se sont produits le même jour.	207
Figure 95 : Les lâchers (croix rouges) et les dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport aux conditions de luminosité (A : turbidité, B : rayonnement et C : phase de la lune) et de débit (D) en 1999. Les rectangles grisés représentent les intervalles où la migration est inhibée.	209
Figure 96 : Les lâchers (croix rouges) et les dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport aux conditions de luminosité (A : turbidité, B : rayonnement et C : phase de la lune) et de débit (D) en 2000. Les rectangles grisés représentent les intervalles où la migration semble être inhibée.	210
Figure 97 : Les lâchers (croix rouges) et les dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport aux conditions de luminosité (A : turbidité, B : rayonnement et C : phase de la lune) et de débit (D) en 2001. Les rectangles grisés représentent les intervalles où la migration semble être inhibée.	211
Figure 98 : Lâchers (croix rouges) et dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport à la pression atmosphérique (A), à la conductivité (B) et à la température (C). Les zones non-grisées correspondent aux fenêtres de dévalaison pour l'année 1999.	213
Figure 99 : Lâchers (croix rouges) et dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport à la pression atmosphérique (A), à la conductivité (B) et à la température (C). Les zones non-grisées correspondent aux fenêtres de dévalaison pour l'année 2000.	214
Figure 100 : Lâchers (croix rouges) et dévalaisons successives (points jaunes) des anguilles radio-marquées (réparties verticalement) par rapport à la pression atmosphérique (A), à la conductivité (B) et à la température (C). Les zones non-grisées correspondent aux fenêtres de dévalaison pour l'année 2001.	215

Figure 101 : Evolutions horaires de la pression atmosphérique (hPa) pour l'année 1999. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de mise en mouvement vers l'aval.....	217
Figure 102 : Evolutions horaires de la turbidité (en pointillés) et du rayonnement (ligne continue) en 1999. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de départ en migration.....	219
Figure 103 : Evolutions horaires de la turbidité, du rayonnement et du débit en 2000. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de mise en mouvement vers l'aval.	220
Figure 104 : Evolutions horaires de la turbidité, du rayonnement du jour et de la nuit 2001. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de mise en mouvement vers l'aval.....	221
Figure 105 : Evolutions horaires de la turbidité, du rayonnement du jour et de la nuit 2001. Les flèches représentent les heures de passage des anguilles au niveau des antennes réceptrices, soit approximativement leur heure de mise en mouvement vers l'aval.....	222
Figure 106 : Activité horaire des anguilles en relation avec le nombre d'anguilles capturées au piège.....	225
Figure 107 : Activité totale par anguille calculée à partir du nombre d'enregistrements en relation avec l'indice oculaire.....	226
Figure 108 : Activité des anguilles jaunes (jaune uni) et argentées (bleu hachuré) au cours de l'étude pour le lot Nive1-00 ainsi que les phases de la lune. La température mesurée dans le bac est figurée sur le graphique du bas.....	227
Figure 109 : Activité horaire des anguilles dans le bac alimenté en eau de ville en relation avec le nombre d'anguilles capturées au piège.....	228
Figure 110 : Activité horaire moyenne des différents lots d'anguilles durant le cycle nyctéméral.....	229
Figure 111 : Relation entre la turbidité du cours d'eau et l'activité des anguilles les bacs alimentés en eau de la Nive et en eau de ville.....	231
Figure 112 : Relation entre la conductivité du cours d'eau et l'activité des anguilles les bacs alimentés en eau de la Nive et en eau de la Nivelle.	232
Figure 113 : Activité horaire des anguilles maintenues en bac alimenté en eau de ville comparées au pH de celle-ci.....	233
Figure 114 : Comparaison entre les pics d'activité des anguilles en milieu confiné, l'heure approximative des mouvements de dévalaison d'anguilles radiomarquées et l'évolution horaire de la conductivité et de la turbidité.....	234
Figure 115 : Comparaison entre les activités observées dans le bac Certes-99 et Nive-99 en relation avec la turbidité (en NTU) et la conductivité (en $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$).....	235
Figure 116 : Vue en coupe du dispositif de piégeage (dessin C. Gosset).....	248
Figure 117 : Dispositif de piégeage (dessin C. Gosset).....	249
Figure 118 : Schéma de la centrale hydroélectrique d'Halsou. Les zones de surveillance automatique sont hachurées (dessin C. Gosset).	253
Figure 119 : Emplacement des antennes pour la surveillance automatique du site d'étude. Les positions des antennes filaires sont indiquées en rouge. CA : entrée du canal d'amenée, AB : aval du barrage, ST : dans le canal de fuite de l'usine (sortie turbines), DE : dans le déversoir en aval du piège (dessin C. Gosset).	253
Figure 120 : Déplacements des anguilles 471 et 710. Les trajets en bleu correspondent aux mouvements dans la Nive, et en rouge dans la zone usine (canal d'amenée et prise d'eau de la centrale).....	255
Figure 121 : Schéma récapitulatif du comportement des anguilles radiomarquées en 1999. VF : Vanne de fond.....	256

Figure 122 : Schéma récapitulatif du comportement des anguilles radiomarquées en 2000. CL : Clapet de surface ; VF : Vanne de fond.....	257
Figure 123 : Parcours de l'anguille 311 : Les trajets en bleu correspondent aux mouvements dans la Nive, et en rouge dans la zone usine (canal d'amenée et prise d'eau de la centrale). Les zooms correspondent aux observations effectuées à l'intérieur de cette zone : CA : entrée du canal d'amenée ; RD : amas de sédiments rive droite ; T3 et T1 turbines ; VF : vanne de fond ; CL : clapet de surface.....	260
Figure 124 : Parcours de l'anguille 771. Les trajets en bleu correspondent aux mouvements dans la Nive, et en rouge dans la zone usine (canal d'amenée et prise d'eau de la centrale). Les zooms correspondent aux observations effectuées à l'intérieur de cette zone : CA : entrée du canal d'amenée ; RD : amas de sédiments rive droite ; T3 et T1 turbines ; VF : vanne de fond ; CL : clapet de surface.	261
Figure 125 : Relation entre l'épaisseur mesurée au niveau de la tête et la longueur des anguilles capturées dans le piège d'avalaison ou par pêche électrique. Les traits représentent l'épaisseur correspondant aux vides inter-barreaux à l'usine d'Halsou.	262
Figure 126 : Résultats des tests de passage aux grilles. Les effectifs sont indiqués en bas à droite de la figure.....	264
Figure 127 : Histogramme des longueurs des anguilles radiomarquées.....	265
Figure 128 : Relation entre la longueur totale et l'épaisseur de la tête selon le mode de passage des anguilles radiomarquées. Seuls les individus ayant effectué des incursions dans la zone usine sont représentés. B : Barrage ; CL : Clapet de surface ; T : Turbines ; VF : Vanne de fond.....	265
Figure 129 : Efficacité de l'écran électrique selon le type d'exutoire en fonctionnement (fond ou surface) et la longueur des anguilles testées en 1999.	268
Figure 130 : Captures d'anguilles en fonction de l'utilisation de chaque exutoire.	269
Figure 131 : Evolution des RIS et RGS moyen des lots d'anguilles argentées maintenues en captivité.	279
Figure 132 : Evolutions moyennes des paramètres physio-anatomiques au cours des différents stades « d'argenteure » : I à V chez les femelles et I à IId (dévalant) chez les mâles. Le stade 0 correspond aux anguilles n'ayant pas encore exprimé leur sexe. RGS : rapport gonado-somatique ; RIS : rapport intestino-somatique ; GTH : hormone gonadotrope en ng/hypophyse ; GH : hormone de croissance en µg/hypophyse.....	281
Figure 133 : Schéma récapitulatif expliquant les rôles des différents facteurs environnementaux pouvant agir sur l'argenteure et la migration d'avalaison.	295

Photo 1 : Anguille jaune (haut) et anguille argentée (bas).....	19
Photo 2 : Vue arrière de la toue au moment du lever du filet. On distingue sur la photo les deux pièces horizontales, permettant de maintenir la poche ouverte ou fermée, d'après Castelnaud et Babin (1992).....	41
Photo 3 : Dissection d'une anguille femelle, vue ventrale. F : foie, TD : tractus digestif, G : gonade ,VG : vessie gazeuse.	64
Photo 4 : Anguilles de couleur bronzée souvent présentes dans la fraction dévalante.	113
Photo 5 : Anguille argentée mâle.	114
Photo 6 : Tête d'une anguille mâle argentée.....	115
Photo 7 : Présentation des mesures effectuées pour la détermination des stades.....	149
Photo 8 : Mesure de l'épaisseur du corps.....	152
Photo 9 : Anguille radio-marquée.....	175
Photo 10 : Bacs de mesures d'activité des anguilles. Le bac Nive1-00 était surmonté d'une caméra permettant d'observer et d'enregistrer le comportement des anguilles lors des pics d'activité.	179
Photo 11 : Barrage d'Halsou situé en amont de l'usine hydroélectrique. Ce barrage est équipé d'une passe à ralentisseurs, (photo C. Gosset).....	245
Photo 12 : Vue amont de la microcentrale hydroélectrique d'Halsou et du canal d'amenée. La partie visible de l'usine correspond à la prise d'eau (photo C. Gosset).....	246
Photo 13 : Prise d'eau de l'usine et grilles de protection des turbines. Le dégrilleur automatique est visible sur la gauche (photo C. Gosset).	246
Photo 14 : Zone usine (vue amont) lors de la vidange du canal d'amenée. On distingue au fond le clapet de surface (à gauche en bout de canal) et les deux vannes de fond. Celle de droite a été utilisée en tant qu'exutoire de dévalaison (photo F. Travade).....	247
Photo 15 : Exutoires et dispositif de piégeage. A – Piège en fonctionnement lorsque le clapet de surface est ouvert. B – Moine permettant de réguler le débit de l'eau transitant par la vanne de fond. C - vue du haut du clapet de surface. D – Vue générale du dispositif de piégeage lorsque le canal d'amenée est en surverse. (Photos Cemagref/INRA)	250
Photo 16 : Vue du dessus du bassin de réception sur lequel une ouverture munie d'un écran électrique permet l'évacuation des débris tout en empêchant la fuite des poissons (photo F. Travade).	251
Photo 17 : Barrage localisé en amont de la centrale lors d'une crue (photo C. Gosset.)	254
Photo 18 : Mesure de l'épaisseur de la tête, Et.....	262
Photo 19 : Dispositif permettant de tester le passage d'individus à travers des grilles d'espacement variables.	265

Tableau 1 : Longueurs (cm) et âges à l'argenture issus de la littérature pour <i>A. anguilla</i> et <i>A. rostrata</i>	29
Tableau 2 : Coefficients de variations (C.V.) calculés à partir des données (longueurs des individus) de Bianchini et al., 1983. Les auteurs ont capturé des anguilles argentées (<i>A. rostrata</i>) dans quatre rivières de Rhode Island (USA). Les C.V. sont beaucoup plus importants (au moins deux fois plus élevés chez les femelles que chez les mâles).....	32
Tableau 3 : Gammes de variations en température et salinité dans le domaine de Certes.....	60
Tableau 4 : Récapitulatif de l'échantillonnage effectué.....	62
Tableau 5 : Contributions des variables des ACP (femelles et mâles) aux axes (contributions absolues) et corrélations aux axes (contributions relatives). Les contributions significatives sont indiquées en gras.	70
Tableau 6 : Valeurs minimales et maximales par site des paramètres physio-anatomiques. Les RGS, RHS et RIS sont exprimés en pourcentage du poids total du corps.	72
Tableau 7 : Moyennes et écarts-types de l'ensemble des caractéristiques pour chaque stade. * Différence significative $p < 0,01$; ** différence significative $p < 0,05$. Les tests de comparaison de moyenne utilisés sont indiqués au paragraphe 3.2.5 p 67.	77
Tableau 8 : Matrice de corrélation de Pearson des paramètres morpho-anatomiques (stade jaune). Les valeurs statistiquement significatives ($p < 0,01$) sont figurées en gras.	80
Tableau 9 : Matrice des corrélations de Pearson des paramètres morpho-anatomiques (stade argenté). Les valeurs statistiquement significatives ($p < 0,01$) sont indiquées en gras.....	80
Tableau 10 : Matrice de corrélation de Pearson des paramètres morpho-anatomiques (mâles argentés).....	84
Tableau 11 : Moyennes, écarts-types et valeurs minimales et maximales des caractéristiques physio-anatomiques chez les mâles argentés de l'anguille européenne.	85
Tableau 12 : Coefficient de corrélation de Pearson (R) et coefficients des droites de régression ($L = \text{Constante} + \text{Pente} \times \text{RGS}$) calculés pour chaque site.....	102
Tableau 13 : Composition de chaque sous-groupe établi par la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) pour les stades jaune et argenté chez les femelles et indifférenciées.	103
Tableau 14 : Composition des deux groupes d'anguilles argentées établis par la CAH chez les mâles.....	106
Tableau 15 : Critères visuels qui ont été utilisés lors de l'échantillonnage pour attribuer un stade jaune ou argenté aux anguilles femelles et mâles. Les photos sont présentées à titre d'exemple, mais en particulier pour les anguilles intermédiaires, elles ne représentent qu'un seul type de livrée parmi une multitude de possibilité.	114
Tableau 16 : Moyennes et écarts-types de l'ensemble des paramètres mesurés sur les anguilles au stade I :L : longueur ; K : facteur de condition ; IO : Indice oculaire ; RGS : rapport gonado-somatique ; RIS : rapport intestino-somatique ; RHS : rapport hépato-somatique.	129
Tableau 17 : Moyennes et écarts-types de l'ensemble des paramètres mesurés sur les anguilles femelles des stades II à V. * : Différence significative avec le stade précédent, $p < 0,001$; ** : Différence significative, $p < 0,01$; ns : pas de différence significative.	129
Tableau 18 : Moyennes et écarts-types de l'ensemble des paramètres mesurés sur les anguilles des stades mâles IIs (argentés sédentaires ou pré-migrants) et IId (argentés dévalants). * : Différence significative avec le stade précédent, $p < 0,001$; ** : Différence significative,	

p<0,01 ; ns : pas de différence significative. Les tests n'ont pas été effectués pour les effectifs N=2 et 3.	130
Tableau 19 : Matrice de classification (méthode du Jackknife) de l'analyse discriminante. Les effectifs initiaux sont indiqués entre parenthèses dans la colonne de gauche. Chaque ligne correspond au classement effectué par les fonctions de classification.	143
Tableau 20 : Matrice de classification (méthode du Jackknife) après analyse discriminante réalisée sur les anguilles inférieures ou égales à 45 cm avec les deux variables IO et ILN, et avec l'IO seul.	144
Tableau 21 : Matrice de classification (méthode du Jackknife) après analyse discriminante réalisée avec les deux variables IO et ILN et avec l'IO seul sur les anguilles supérieures à 45 cm.	145
Tableau 22 : Fonctions de classification déterminées par l'analyse discriminante effectuée sur deux variables (IO et ILN). Les équations sont du type : Stade= Constante + aILN +bIO. Si l'anguille a une longueur inférieure ou égale à 45 cm, on utilisera les équations des deux colonnes de gauche, sinon celles des deux dernières colonnes.	146
Tableau 23 : Résultats de l'analyse discriminante effectuée sur les paramètres morphologiques : matrice de classification de l'analyse discriminante. (Méthode du Jackknife). Les chiffres représentés en gras correspondent aux effectifs d'anguilles correctement reclassées. ...	147
Tableau 24 : Coefficients des fonctions de classification de l'analyse discriminante basées sur 4 variables biométriques.	148
Tableau 25 : Matrice de corrélation de Pearson.	153
Tableau 26 : Caractéristiques et dates des échantillonnages effectués.	157
Tableau 27 : Date du suivi de la dévalaison des anguilles sur la Nive pour les 3 années d'étude.	173
Tableau 28 : Caractéristiques des 2 types d'émetteurs utilisés.	176
Tableau 29 : Date d'arrêt du suivi par radio-pistage pour les trois années d'étude.	177
Tableau 30 : Caractéristiques des lots d'anguilles maintenues en bac pour les mesures de comportement en milieu confiné.	224
Tableau 31 : Temps de présence et nombre d'incursions (Nb inc.) dans les différentes zones en 1999. Le fonctionnement des exutoires est indiqué pour les nombres d'incursion (O : ouvert ; F : fermé).	258
Tableau 32 : Temps de présence et nombre d'incursions dans les différentes zones en 2000. Le milieu de la prise d'eau correspond à l'intersection des détections simultanées dans les zones T1 et RD. Cette année toutes les incursions vers les exutoires ont été effectuées lorsque ces derniers étaient ouverts.	259
Tableau 33 : Tableau récapitulatif des caractéristiques des 41 anguilles radiomarquées (longueur L et Epaisseur de la tête Et) et de leur comportement. Les épaisseurs en bleu correspondent à des estimations d'après les équations établies au paragraphe 6.4.1.	266

Annexes

Evolution des débits (en pointillé) au niveau des stations de jaugeage sur quelques affluents de la Loire pour les années 1991 à 2001. Les CPUE sont représentées en trait continu.

