

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

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE BORDEAUX I

Discipline : OCEANOGRAPHIE



**Tactiques d'utilisation des habitats et dynamique de
population des anguilles de la zone aval du bassin versant
Gironde Garonne Dordogne: apport de l'étude des otolithes**

présentée et soutenue publiquement le 18 novembre 2005

par

Françoise Daverat

Sous la direction de Pierre Elie

Devant le jury composé de :

Mme Hélène DE PONTUAL (Chercheur, IFREMER, examinateur
M. Pierre ELIE (Directeur de Recherches, Cemagref), directeur de thèse
M. Philippe GAUDIN (Directeur de Recherches, INRA), rapporteur
M. Olivier LE PAPE (Professeur ENSAR), rapporteur
M. Jean Pierre PEYPOUQUET (Professeur, Université Bordeaux I),
M. Javier TOMAS (Chercheur, IMEDEA), examinateur

N° d'ordre : 3056

Remerciements

Je remercie en premier lieu les membres du jury : Messieurs Philippe Gaudin et Olivier Le Pape pour avoir accepté de participer en tant que rapporteurs, Madame Hélène De Pontual, Messieurs Jean Pierre Peypouquet et Monsieur Javier Tomás m'ont fait l'honneur de participer à ce jury.

Je remercie mon Directeur de Thèse, Pierre Elie, pour avoir dirigé ce travail de thèse.

Un grand merci également, à Paul Gonthier directeur de l'Unité de recherche Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins pour m'avoir permis de mener ce travail de thèse dans le cadre de la formation continue.

Cette étude a bénéficié du soutien financier du projet PICASSO et de l'émulation scientifique émanant du réseau de recherche sur les poissons migrateurs amphihalins DIADFISH.

Je suis particulièrement reconnaissante envers Javier Tomás, dont les nerfs ont pu être durement éprouvés dans le cadre de cette thèse, surtout lors du colloque en Australie. Ses conseils, son expérience et ses critiques pertinentes ont été essentiels pour moi. Au delà de tout, je le remercie pour son soutien indéfectible, pour sa disponibilité, et pour son amitié. Je tiens à remercier Michel Lahaye, du CeCaMA, pour m'avoir formée à l'utilisation de la microsonde électronique ainsi qu'à la conservation de mon sang froid face aux caprices de la même microsonde.

L'écriture d'articles avec d'autres chercheurs a été une expérience motivante et très enrichissante, et je tiens à remercier tous mes co-auteurs pour avoir partagé leurs connaissances et discuté des idées liées à cette étude. Merci à Miquel Palmer pour m'avoir fait bénéficier de ses compétences en statistiques. J'ai eu beaucoup de plaisir à travailler avec Jen-Chieh Shiao, Wann-Nian Tzeng et Isabel Thibault. Les discussions passionnantes avec Karin Limburg et Julian Dodson ont nourri quelques concepts repris dans ce travail. J'ai beaucoup appris de leur expérience et je les remercie de l'intérêt qu'ils ont porté à ma thèse.

L'équipe du LASAA m'a réservé un accueil chaleureux, lors de mes séjours à Brest. Ronan Fablet n'a pas hésité à appliquer ses compétences en matière de traitement du signal au traitement des données de séries Sr :Ca et je le remercie pour son aide précieuse. Merci à André Ogor, pour son aide sur le logiciel TNPC et son hospitalité lors de la tempête de neige, merci également à Hélène de Pontual qui a suivi le déroulement de cette étude, pour ses conseils sur la technique de microchimie.

Je remercie également les pêcheurs professionnels pour leur aide sur le terrain, et plus particulièrement Messieurs Gauthier, Lalande et Demené.

Je ne saurais oublier l'aide de Bernard Ballion et François Bigot marins de l'Esturial pour leur assistance à bord, ni l'aide de l'équipe de la station de St Seurin pour la partie expérimentale de ce travail. Mes remerciements vont également à tous les membres de l'unité de recherche pour leur bonne humeur communicative, et plus particulièrement à Laurent Beaulaton et Patrick Lambert pour leur aide en statistiques, et à Christian Rigaud et Eric Rochard pour leur écoute attentive. Merci à mon coach sportif, Aude Lochet, pour les entraînements de piscine. Je remercie Caroline Durif, mon ancienne colocataire de bureau pour ses encouragements et son amitié.

Les doutes et les petites victoires liées à cette thèse ont d'autant plus de saveur que j'ai pu les partager avec mes amis que je remercie (Gilles, Lenda, Gaëlle, Christine, Christian, Maylis, Sonia, Daniel, Zelda, Frede, Céline, Isa, Olga, Hiko, Daniele et bien d'autres). Les discussions futiles ou graves, les thés entre copines et les sessions de surf ont ensoleillé ces trois années de thèse. Je tiens à remercier en particulier Cécil, pour la relecture du manuscrit et les cours de repassage avant les colloques. Ingrid et Jean Pierre, les anguilles tatouées la remercient pour son amitié et son soutien sans faille. Tina a toujours été présente, que ce soit pour un ciné ou pour une discussion sur la stationnarité des séries temporelles. Ses encouragements et son amitié ont été essentiels pour moi. Je remercie ma famille qui m'a soutenue dans cette entreprise. Les encouragements et l'affection de ma sœur m'ont été particulièrement précieux. Je remercie mon père de m'avoir transmis sa passion pour les sciences naturelles très tôt. Merci à Ben et à mes neveux Guilhem et Emilien. Merci à Sébastien pour son soutien, en dépit du fait que mes recherches ne portent pas sur le régime alimentaire du bar.

I would like to thank my Aussie family, Jenny, Christine and Katherine for their support across the oceans. This PhD thesis is dedicated to Norm Hall who offered me my first experience in research.

SOMMAIRE GENERAL

<i>CHAPITRE 1 : INTRODUCTION ET ETAT DES CONNAISSANCES</i>	<i>9</i>
<i>CHAPITRE 2 :MATERIEL ET METHODES.....</i>	<i>35</i>
<i>CHAPITRE 3 : UTILISATION DU SR/CA POUR RETRACER LES MOUVEMENTS DES ANGUILLES.....</i>	<i>65</i>
<i>CHAPITRE 4: CHRONOLOGIES D'UTILISATION DE L'HABITAT PAR LES ANGUILLES.....</i>	<i>87</i>
<i>CHAPITRE 5: DES TACTIQUES INDIVIDUELLES AUX CARACTERISTIQUES DEMOGRAPHIQUES DE LA POPULATION.....</i>	<i>117</i>
<i>CHAPITRE 6: DYNAMIQUE SPATIO TEMPORELLE DE L'OCCUPATION DES HABITATS ESTUARIENS PAR LES ANGUILLES.....</i>	<i>145</i>
<i>CHAPITRE 7 : PLASTICITE DES TACTIQUES D'UTILISATION DES HABITATS DES ANGUILLES.....</i>	<i>165</i>
<i>CHAPITRE 8 : CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....</i>	<i>191</i>
<i>LISTE DES FIGURES</i>	<i>191</i>
<i>Liste des tableaux</i>	<i>215</i>

Résumé

Dans cette étude, les tactiques d'utilisation de l'habitat par les anguilles *Anguilla anguilla* ainsi que les proportions respectives de ces tactiques ont été étudiées en échantillonnant les poissons dans les fleuves, l'estuaire et la partie côtière du bassin versant de la Gironde, en mesurant les ratios strontium:calcium (Sr/Ca) dans leurs otolithes. De façon à interpréter correctement les variations du Sr/Ca en terme de changement d'habitat des anguilles, la relation entre salinité et Sr/Ca de l'otolithe a été validée. Des migrations amont-aval et aval-amont de petites anguilles ont été reproduites au laboratoire en transférant tous les deux mois, des lots de poissons dans des aquariums remplis avec de l'eau provenant des fleuves, de l'estuaire ou de la partie côtière du bassin versant de la Gironde. L'influence de l'ontogénie sur l'incorporation du Sr/Ca dans l'otolithe a été testée pour des poissons maintenus toute l'expérience dans de l'eau douce du fleuve ou de l'eau marine de la côte. Les analyses de microchimie des ratios Sr/Ca dans les otolithes ont montré que les transferts d'aquarium ont été enregistrés comme un accroissement des valeurs de Sr/Ca (migration amont-aval) ou une décroissance de ces valeurs. Aucun effet ontogénique n'a été détecté au-delà de la marque civelle. Les valeurs Sr/Ca discriminent donc l'utilisation des principaux compartiments du bassin versant de la Gironde par les anguilles. Des méthodes issues du traitement du signal ont été utilisées pour analyser séries de mesures de Sr/Ca pris sur un axe de croissance d'otolithes de 270 anguilles pêchées dans les fleuves, l'estuaire et la partie côtière de l'estuaire de la Gironde. Cette analyse a montré que certaines anguilles résident dans le même habitat toute leur vie (en eau douce, en estuaire ou en mer) alors que d'autres ont changé d'habitat au cours de leur vie, selon trois principales tactiques d'utilisation de l'habitat : une résidence en eau douce suivie par une résidence en estuaire, des mouvements saisonniers à l'intérieur de l'estuaire et une résidence en estuaire suivie par une résidence en eau douce. Pour l'échantillon des 270 poissons, les résultats montrent un gradient de résidence dans le bassin versant avec 100% de résidents dans les fleuves, 44% en estuaire et 24% en mer. La tactique la plus abondante (30%) après la résidence en estuaire et dans la partie côtière est la résidence en eau douce suivie d'une résidence en estuaire. En tout, 50 % de l'échantillon total a résidé en eau douce au moins une partie de la vie. La vitesse de croissance en eau douce est plus faible que partout ailleurs dans le bassin versant. Le rétro-calcul de la tailles a montré que parmi tous les poissons résidant en eau douce, les poissons qui y résident toute leur vie ont une croissance plus faible que ceux qui partent en estuaire par la suite. Ces derniers migrent vers l'estuaire à un âge (2+ ou 3+) pour lequel leur taille au même âge est supérieure à celle des poissons résidant dans l'estuaire. Les analyses de séries de captures d'anguilles dans l'estuaire montrent que les anguilles préfèrent les habitats de la partie amont de l'estuaire. La comparaison des tactiques d'utilisation de l'habitat avec les tactiques d'autres espèces tempérées de l'hémisphère nord (*A. japonica* et *A. rostrata*) révèle une grande similitude dans la diversité des tactiques. De plus, les anguilles changeant d'habitat d'eau douce pour l'estuaire dominant en nombre les anguilles résidant en estuaire, pour les latitudes tempérées alors que les anguilles résidentes en estuaire sont majoritaires aux hautes latitudes. Ceci suggère que dans les hautes latitudes, les anguilles colonisent moins les habitats d'eau douce au stade civelle. D'autre part, il semblerait qu'aux latitudes tempérées, la majorité des civelles colonisent les habitats d'eau douce, puis pour certaines d'entre elles, reviennent en estuaire au bout de quelques années.

MOTS CLE: *Anguilla anguilla* Catadromie Otolithe Sr:Ca histoire de vie, tactique.

Abstract

In this study, the patterns of habitat use and their relative proportions were investigated for eels *Anguilla anguilla* sampled in coastal sites, the estuary and the river of the Gironde watershed by measuring Sr and Ca concentrations in the otolith. To enable a relevant interpretation of otolith strontium:calcium (Sr/Ca) variations in terms of habitat shifts of eels, the Sr/Ca-salinity relationship in eel otoliths was validated. Downstream and upstream migrations of young eels were reproduced in the laboratory by transferring groups of fish every two months between aquaria filled with water coming from the Dordogne river (salinity 0), the upper Gironde estuary (5), the lower Gironde estuary (25) and the coast (30) representing the salinity gradient observed in the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. Ontogenetic changes in otolith Sr/Ca were assessed in two groups of control fish that were kept in one of either two constant salinities (freshwater or seawater). WDS analyses of Sr/Ca ratios in the otoliths showed that the change of aquarium was recorded as a Sr/Ca increase (downstream migration) or a Sr/Ca decrease (upstream migration). No ontogenetic effect was detected in control fish away from the glass eel marks in otoliths in either group of fish. Signal processing methods used to analyse the Sr/Ca life transects in 270 otoliths of eels caught in the Gironde Garonne Dordogne watershed, showed that some of them were migrant eels that had experienced one major habitat shift during their continental life. Sr:Ca values outside the elver mark discriminated residence in the same habitat until capture (freshwater, estuary or sea) from a switch of habitat following three patterns: a shift from freshwater to estuary, seasonal movements within the limits of the estuary or a switch of habitat from brackish to freshwater (downstream nomads). Results show a gradient of residency from freshwater (100%) to estuary (44%) and the sea (24%). The most abundant (30%) alternative to residence in estuary and its adjacent coastal site were the downstream nomads which concentrated in coastal areas and the lower part of the estuary after leaving freshwater. Overall, up to 50% of the eels analysed had spent a period in freshwater. Fish growth rates in freshwater were lower than anywhere else in the watershed. Back-calculation of fish size-at-age showed that of all eels passing through freshwater, residents were slow growers while downstream nomads were fast growers. The latter migrate to the estuary at age 2+ and 3+ when their size is greater than estuarine residents. Results revealed that lower estuarine and marine habitats are colonised by yellow eels rather than glass eels. The analysis of series of capture of eels in the Gironde estuary showed that eels preferred the upper part of the estuary. Comparison of Gironde watershed eel habitat use patterns with habitat use patterns of the same species in the Baltic area and habitat use patterns of two other northern hemisphere temperate eel species *A. japonica* and *A. rostrata* showed a remarkable similarity in the diversity of habitat use patterns. In addition, downstream nomads tended to dominate estuary samples, in temperate latitudes. In the northernmost limits of the species range, eels tended to reside in the estuaries all life long. This may suggest that in higher latitudes, most glass eels may not penetrate very far into the watersheds while the abundance of downstream nomads in the estuaries in temperate latitudes underlies that most glass eels penetrate as far as the river under tidal influence and then may move to the estuary.

KEY WORDS: *Anguilla anguilla* Catadromy Otolith Sr:Ca Life history pattern, tactic.

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION ET ETAT DES CONNAISSANCES

Introduction

Cycle de vie de l'anguille

L'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, est un poisson migrateur amphihalin, ce qui signifie qu'elle utilise au cours de sa vie le milieu marin et les milieux continentaux. La reproduction a lieu en milieu océanique et la croissance est liée aux écosystèmes continentaux (Figure 1). Le cycle biologique de l'anguille est marqué par deux migrations transocéaniques de 6000 km à 8000 km, ce qui place l'anguille parmi les poissons migrateurs parcourant les plus grandes distances (Figure 1).

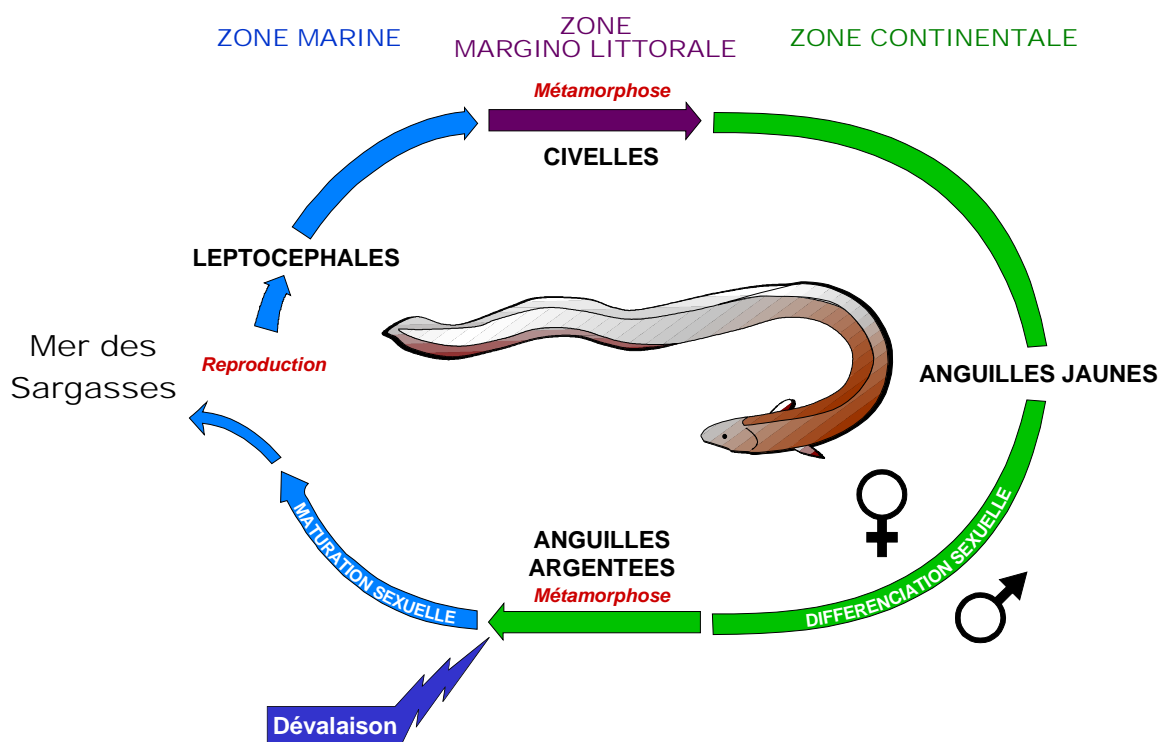


Figure 1 : cycle vital de l'anguille européenne.

Ces grandes migrations, et une aire de ponte non précisément localisée en mer des Sargasses, au sud est de la Floride, entretiennent le mystère sur certains aspects de la biologie de cette espèce, et contribuent à la fascination qu'elle exerce (Bertin 1951, Tesch 2003b).

Les larves leptocephales de l'anguille suivent les courants de la dérive Atlantique Nord, le Gulf stream, et atteignent les façades maritimes européennes, nord africaines, et méditerranéennes. La larve leptocephale subit alors une importante métamorphose, où la

forme du poisson est entièrement réorganisée et se transforme en civelle transparente. Au stade civelle, l'anguille colonise les bassins versants, des milieux estuariens aux plus petits affluents, mais aussi des milieux côtiers calmes (baies, lagunes) et les marais.

L'aire de répartition de l'anguille est en conséquence très vaste, même si la chute d'abondance a conduit à sa forte réduction, en particulier à l'Est de la Méditerranée et au nord de la Scandinavie. La phase de colonisation est suivie par une phase de croissance (stade dit anguille « jaune »). Au cours de cette phase de croissance, l'anguille se différencie sexuellement (Figure 1). Par la suite, la maturation des gonades, bloquée à un stade pré-pubère (Dufour 1994, Durif et al. 2005), s'accompagne d'une seconde métamorphose au cours de laquelle les anguilles dites « argentées » effectuent leur migration de reproduction transocéanique vers la mer des Sargasses.

La capacité des anguilles à coloniser des milieux d'eau douce situés dans les parties les plus amont des bassins versants est une connaissance très largement reconnue qui a longtemps conduit à considérer cette espèce comme strictement catadrome (se reproduisant en mer, effectuant sa croissance en eau douce). Le fait que des populations très importantes d'anguilles se trouvent dans les milieux côtiers et les estuaires est bien moins communément expliqué, (Moriarty 2003). Pourtant, des données de pêche de 1994 (Table 1) portant sur le total des captures européennes montrent que les captures sont plus importantes en eau saumâtre (6000t) qu'en eau douce (3000t) (Moriarty 1996).

Table 1: Distribution des captures d'anguilles jaunes et argentées en Europe (d'après Moriarty, 1996)

Habitat	Percent
Coastal, open sea	37
Estuarine	4
Coastal, lagoon	21
Inland lakes and rivers	39
Total (tonnes)	9228

Les zones aval peu étudiées

Le concept de la catadromie de l'anguille a orienté les travaux vers les milieux d'eau douce au détriment des milieux d'eaux saumâtres. D'autre part, la collecte d'individus dans les écosystèmes côtiers et estuariens, milieux plus ouverts que les cours d'eau et souvent plus profonds, présente de plus grandes difficultés techniques (Baisez 2001, Dekker 2004). Les connaissances sur la biologie, la démographie, les déplacements des anguilles européennes dans les estuaires et les milieux côtiers sont donc lacunaires. En outre, en France et plus généralement en Europe, les recherches sur l'anguille européenne s'intéressent principalement aux écophases migratrices (civelles, anguilles argentées en dévalaison) (Fontaine & Callamand 1941, Bertin 1951, Voellestad 1986, Naismith & Knights 1988, Elie & Rochard 1994, Durif 2003, Edeline et al. 2004), et en conséquence, peu de travaux ont été consacrés aux populations en phase de croissance, dans le bas des bassins versants (Lee 1979, Elie 1984, Rossi et al. 1988, Fernandez-Delgado 1989, Naismith & Knights 1990).

Tactiques d'utilisation des habitats chez les poissons.

De nombreuses espèces de poissons migrateurs comportent des groupes dont les comportements migratoires sont différents, on parle alors de tactiques différentes (Katayama et al. 2000). Chez les salmonidés, comme la truite, certains individus bouclent entièrement leur cycle de vie dans leur rivière natale alors que d'autres effectuent une migration vers la mer (Jonsson 1985, Jonsson & Jonsson 1993, Katayama et al. 2000). Le bar rayé comporte plusieurs fractions de populations avec des histoires marines, ou bien estuariennes définies comme des contingents de la population (Secor 1999). Les anguilles jaunes peuvent potentiellement effectuer leur croissance dans différents habitats d'un bassin versant du point de vue de la salinité : les zones côtières, les estuaires et les habitats d'eau douce. Pour une même population d'anguille, différentes histoires de vie pourront donc être observées ; ces types d'histoires de vie constituant des tactiques d'utilisation des habitats. Dans ce travail, l'hypothèse retenue est l'existence de différentes tactiques d'utilisation de l'habitat par les anguilles jaunes.

Un contexte de fort déclin de l'espèce.

Dans un contexte général de forte réduction de l'abondance depuis les années 1980, des connaissances sur des milieux des zones aval des bassins versants, supportant de fortes populations d'anguilles, sont très précieuses. L'espèce est directement passée du statut d'espèce nuisible (statut de l'anguille jusqu'en 1984), au statut d'espèce en dehors de ses limites biologiques de sécurité (1992). Les indices d'abondance sont alarmants avec à la fois une réduction de l'aire de répartition et une réduction du recrutement par un facteur 10 (Figure 2).

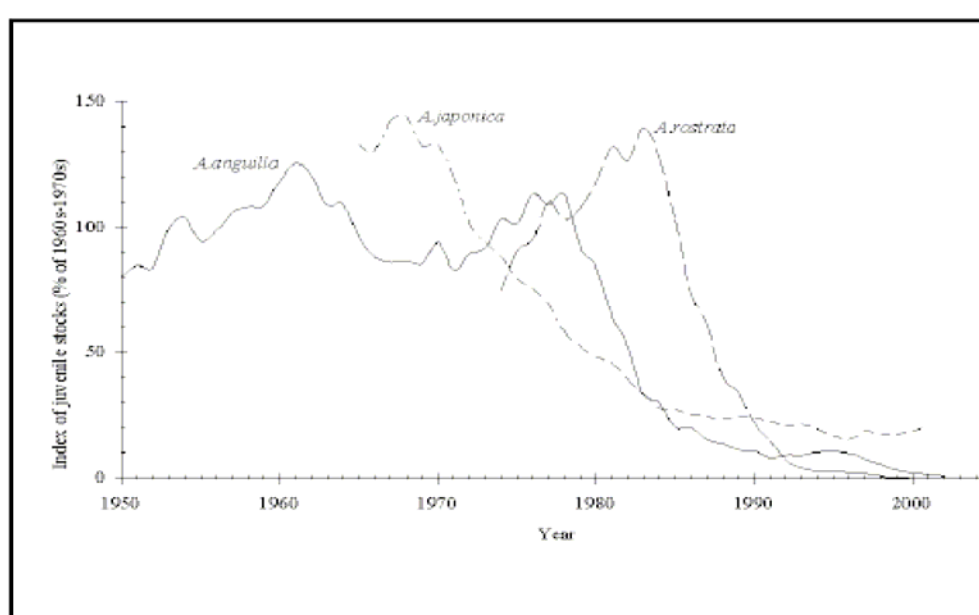


Figure 2 : baisse drastique des indices de recrutement pour les trois espèces d'anguilles tempérées de l'hémisphère nord : l'anguille européenne *A. anguilla*, l'anguille américaine *A. rostrata* et l'anguille japonaise *A. japonica* (Dekker 2003).

Dans ce contexte, le besoin de connaissance du fonctionnement des populations intégrant les zones aval et côtières des bassins versants est important. Comprendre les niveaux d'échanges entre fractions de populations occupant les différents compartiments du bassin versant permettrait en particulier de définir l'échelle prioritaire des mesures de gestion à appliquer.

Objectifs de ce travail :

Le premier objectif de ce travail est d'identifier les modes d'utilisation des habitats par les anguilles en phase de croissance occupant la zone aval et côtière du bassin versant Gironde Garonne Dordogne (Figure 3). Les habitats sont définis ici, comme de grands compartiments du bassin versant, qui sont les compartiments côtiers, le compartiment estuarien et le compartiment fluvial. Le mode d'utilisation de l'habitat, est l'histoire, depuis le stade anguillette (civelle pigmentée) jusqu'à la capture de l'occupation de l'habitat par une anguille. Ces histoires individuelles constituent donc des tactiques d'occupation de l'habitat. La diversité des modes d'utilisation de l'habitat sera tout d'abord définie, en reconstituant la chronique de salinité vécue par chaque individu du stade civelle jusqu'au moment de sa capture. L'utilisation des otolithes, concrétions calcaires de l'oreille interne des poissons a été préférée à des méthodes de suivi individuel plus directes telles que la télémétrie ou le marquage re-capture. La mise au point d'un outil rétrospectif de mesure de la présence d'une anguille dans un habitat donné utilisant la composition chimique des otolithes sera donc un préalable nécessaire à la reconstitution des chroniques individuelles de salinité. Les tactiques majoritaires d'utilisation de l'habitat des anguilles seront identifiées pour ensuite, étudier la répartition géographique de ces différentes tactiques d'utilisation de l'habitat dans les zones de l'étude. De plus, les relations entre l'utilisation de l'habitat et la démographie de la population, seront examinées en regardant en particulier la relation entre la tactique d'utilisation de l'habitat et la croissance. En parallèle, la répartition spatiale et saisonnière des anguilles dans l'estuaire de la Gironde sera étudiée en tentant de définir les zones d'habitat privilégiées (Figure 3). Enfin, les tactiques d'utilisation de l'habitat par les anguilles *A. anguilla* du bassin versant de la Gironde seront comparées aux tactiques d'utilisation de l'habitat de la même espèce en Baltique et aux tactiques d'utilisation de l'habitat de deux autres espèces d'anguilles tempérées *A. rostrata* et *A. japonica*.

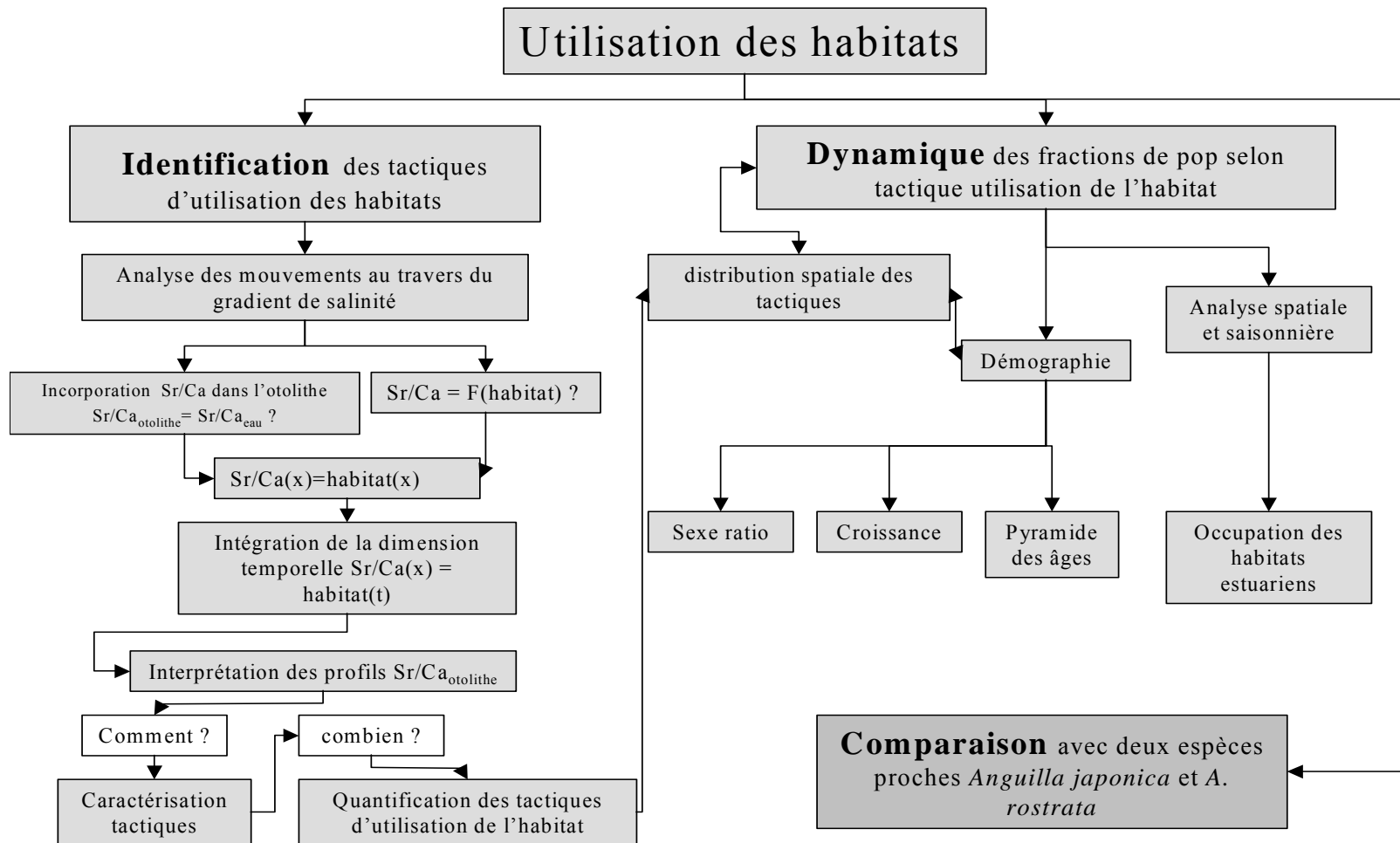


Figure 3 :Schéma conceptuel de l'étude.

Etat des connaissances

Lien entre recrutement et utilisation des habitats.

La présence d'anguilles jaunes dans les différents compartiments d'un bassin versant est liée à la colonisation de ce même bassin versant notamment par les civelles. Les civelles qui se présentent à l'entrée d'un estuaire, se sédentarisent ou bien gagnent directement les compartiments fluviaux (eau douce) soumis à marée (McCleave & Kleckner 1982, Elie & Rochard 1994). Vraisemblablement, c'est l'odeur de l'eau douce, ou plutôt, l'odeur « terrigène » des eaux estuariennes, et non pas la salinité nulle (Sorensen 1986, Tosi & Sola 1993), qui attire les civelles vers l'entrée des estuaires et de toutes les masses d'eau reliées à la mer (marais, baies...) (Tesh, 2003). En amont de la marée dynamique, la répartition des anguilles dans un gradient aval amont suggère un phénomène de diffusion des anguilletes à partir d'une zone de densité maximale des civelles (Smogor et al. 1995, Ibbotson et al. 2002). Le point de concentration maximal des civelles à partir duquel, les civelles et anguilletes diffuseraient pour aller coloniser les parties plus amont d'un bassin versant est soumis à controverse. Certains auteurs pensent que ce point de concentration maximal des biomasses d'anguilles se trouve au niveau de la limite de la marée dynamique (Ibbotson et al. 2002). Cependant, (Lobon-Cervia et al. 1995) a montré dans petit bassin versant de Cantabrique (Espagne), la densité maximale des anguilles se trouve en estuaire, ce qui est aussi montré en France (Bertin 1951), et soulève l'hypothèse d'une accumulation en zone estuarienne et donc de diffusion à partir de celle-ci. Les recherches sur des mécanismes à l'échelle individuelle n'ont pas permis de comprendre complètement le phénomène de colonisation de toutes les niches écologiques d'un bassin versant à l'échelle de la population. Il semblerait que les civelles, soumises à un stress, ou en mauvaise condition physiologique, arrêteraient leur migration pour s'établir en aval (Edeline et al. 2004). Bien que les civelles soient, en condition expérimentales, attirées par l'eau douce plutôt que par l'eau saumâtre, les jeunes anguilles, en revanche, marquent une préférence pour l'eau saumâtre. Quoiqu'il en soit, il est admis actuellement que les milieux très proches de la mer (estuaires, baies, marais) abritent de grandes densités d'anguilles.

Occupation des habitats : apports de la microchimie de l'otolithe.

Le fait que l'anguille européenne puisse effectuer toute sa phase de croissance jusqu'au début de sa phase de maturation (argenture) dans des milieux côtiers ou des estuaires n'est pas toujours admis de façon unanime. En effet, les anguilles (genre *Anguilla spp.*) sont en général considérées comme des espèces strictement catadromes, c'est à dire qu'elles sont décrites comme des espèces se reproduisant en milieu marin et effectuant obligatoirement leur phase de croissance en eau douce (McDowall 1988).

Des travaux récents portant sur la microchimie de l'otolithe ont montré la possibilité pour l'anguille européenne d'effectuer tout son cycle de vie sans croissance obligatoire en eau douce (Tsukamoto et al. 1998). Cette technique récente, a pour support l'otolithe, une concrétion calcaire de l'oreille interne des poissons (Pannella 1980). Les otolithes, très minéralisés, croissent régulièrement et de manière concentrique à partir d'un noyau (primordium) tout le long de la vie des poissons. Ces structures sont utilisées pour estimer l'âge des poissons. Plus récemment, la composition chimique des otolithes a été exploitée comme une signature de la composition de l'eau dans laquelle le poisson a vécu. Malgré des problèmes d'interprétation, cette méthode de microchimie a été très largement utilisée pour étudier le comportement migratoire des anguilles. Des mesures successives de la concentration en Sr et en Ca, depuis le noyau de l'otolithe (otolithe de la larve) jusqu'au bord de l'otolithe, le long d'un axe de croissance majeur, servent à reconstruire la salinité vécue par une anguille tout le long de sa vie (Figure 4). La comparaison de profils de mesures appartenant à des anguilles pêchées en eau douce et à des anguilles pêchées en milieu saumâtre, montrant des valeurs constamment plus élevées pour l'anguille pêchée en eau salée (Figure 4), est en accord avec l'hypothèse de la résidence permanente des anguilles en milieu estuarien et côtier (Tsukamoto 1998, Tzeng 2002).

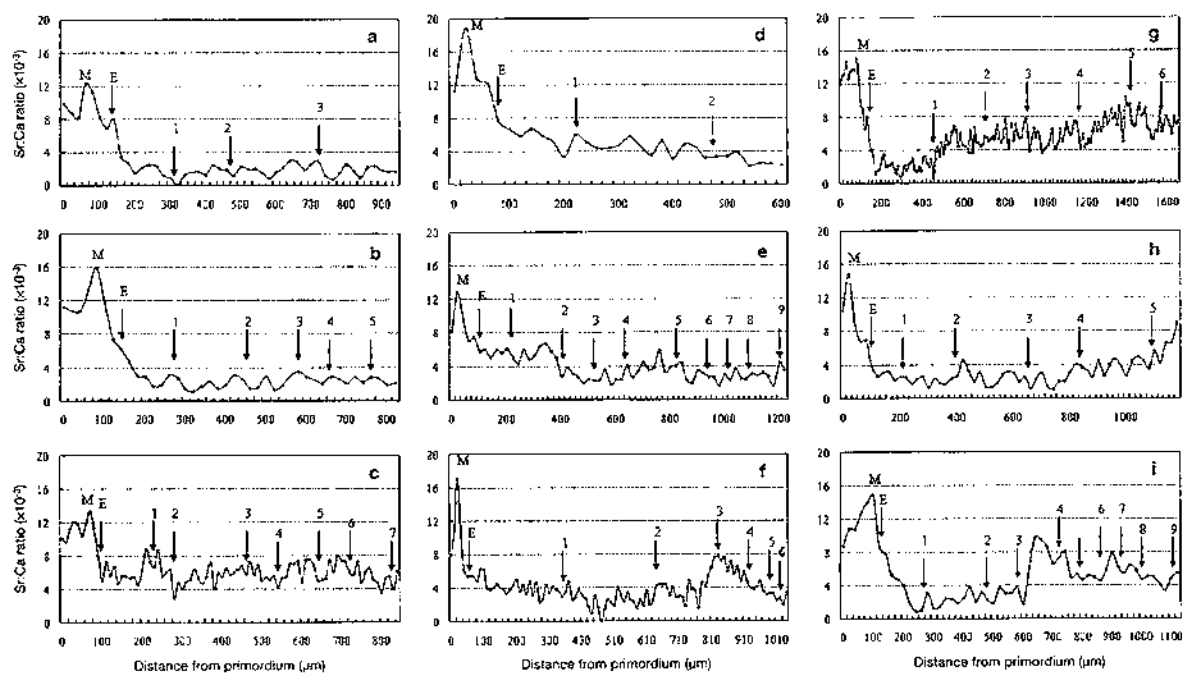


Figure 4 : exemples de séries de mesures du ratio Sr/Ca le long d'un axe de croissance de l'otolithe : changements temporels dans les ratios de Sr:Ca des otolithes d'anguilles japonaises montrant différents types d'utilisation de l'habitat et collectées dans les zones aval du bassin de la rivière Kaoping, SO Taiwan. (a,b) Type 1 (eau douce); (c) Type 2 (marin); (d to i) Type 3 (estuarien). M: métamorphose de leptocephale à civelle; E: marque civelle, d'après (Tzeng et al. 2002).

Données de pêches commerciales et expérimentales.

De nombreuses observations, ont rapporté la présence d'anguilles dans des milieux d'eau saumâtre. Les données de pêcherie montrent des niveaux de capture d'anguilles jaunes plus important dans les lagunes, les baies et les estuaires que dans d'autres milieux d'eau douce (Moriarty, 1996). En France, la présence de pêcheries ciblant l'anguille jaune dans le Golfe du Morbihan, le Bassin d'Arcachon, les Pertuis Charentais, les lagunes méditerranéennes, ainsi que sur les estuaires de la Loire et de la Gironde sont parmi les nombreux exemples qui attestent de la présence de l'anguille européenne dans les milieux côtiers protégés et les estuaires (Briand C, Lagardère F, Elie, P, IFREMER, Criée Arcachon comm. pers., (Elie 1984, Castelnaud 2002)). Les études portant sur l'anguille européenne dans les estuaires et les milieux côtiers sont néanmoins plutôt rares, il s'agit de travaux sur les populations des lagunes italiennes (Ardizzone 1985), sur les marais de Certes, petite partie du Bassin d'Arcachon (Lee 1979), les marais endigués de la côte atlantique (Rigaud & Masse 1996,

Feunteun et al. 1999), l'estuaire du Guadalquivir (Espagne) (Fernandez-Delgado 1989), l'estuaire de l'Esva (Espagne) (Lobon-Cervia et al. 1995), et l'estuaire de la Tamise (Royaume Uni), (Naismith & Knights 1990). Les travaux portant sur des populations d'anguilles américaines *Anguilla rostrata* dans des estuaires corroborent l'hypothèse de l'utilisation des habitats saumâtres par les anguilles jaunes (Hansen & Eversole 1984, Helfman et al. 1984, Goodwin & Angermeier 2003, Morrison & Secor 2003). De la même manière, d'importantes populations d'anguilles *A. australis* et *A. diffebachii* sont exploitées dans le lac côtier saumâtre d'Ellesmere en Nouvelle Zélande (Jellyman et al. 1996, Jellyman 2001). Enfin, on observe aussi des populations d'anguilles japonaises *A. japonica* dans les estuaires et les baies côtières (Tsukamoto & Arai 2001, Kotake et al. 2003).

L'anguille jaune : une phase sédentaire ?

La majorité des données disponibles montrent que les anguilles dites jaunes, c'est à dire depuis pigmentation complète de l'individu jusqu'à l'acquisition de l'argenture, ont généralement un comportement sédentaire et territorial (Bertin 1951, Tesch 2003a).

Les techniques de marquage re-capture et de télémétrie permettent d'obtenir des informations sur les déplacements des anguilles à moyen (jusqu'à 2 ans) et à court terme (jusqu'à 1 mois). La technique de marquage re-capture consiste à poser une marque persistante sur des poissons qui seront relâchés dans le milieu naturel. Il s'agit ensuite de venir pêcher dans le site d'étude pour tenter de capturer à nouveau des poissons marqués afin de noter leur position par rapport au site de capture initial. Cette méthode suppose que les chances de re-capturer un poisson marqué sont bonnes, que la zone d'échantillonnage soit à l'échelle géographique des déplacements possibles des poissons (Baisez 2001). La télémétrie consiste à poser un émetteur (acoustique, radio...) sur l'anguille et de suivre ses déplacements en temps réel avec un récepteur. Au préalable, l'hypothèse d'un effet négligeable de la pose du récepteur sur le comportement et la mortalité du poisson doit être testé. Cette technique très contraignante, est très souvent limitée à de très petits échantillons de quelques individus.

Dans les estuaires et les rivières, les anguilles jaunes européennes marquées et déplacées ont une forte tendance à retourner rapidement à leur site initial de capture. Ceci a été montré pour des anguilles du Golfe de Gdansk et la zone aval du bassin de la Vistule, Pologne, ainsi que pour des anguilles de lagunes côtières (Rossi 1987, Bartel & Kosior 1991). En revanche, dans une étude similaire, bien que des anguilles jaunes des lagunes côtières du delta du Pô

déplacées 5 miles au large, soient retournées massivement (75%) près de leur site de capture, leur retour vers le delta a été interprété comme un évitement de la mer ouverte (Rossi 1987). Le même comportement sédentaire et territorial a été observé pour l'anguille américaine en estuaire et en fleuve (Dutil et al. 1988, Parker 1995, Morrison & Secor 2003), pour les anguilles *A. australis* et *A. reinhardtii* dans un système lacustre (Beumer 1979) en Australie et en Nouvelle Zélande (Jellyman et al. 1996), ainsi que pour l'anguille japonaise suivie par télémétrie en estuaire (Aoyama et al. 2002). En outre, en utilisant les rapports Sr/Ca de l'otolithe, l'existence d'anguilles européennes sédentaires en eau saumâtre et marine, a été montrée (Tzeng et al. 1997, Tsukamoto et al. 1998, Limburg et al. 2003), par les valeurs élevées du Sr/Ca de l'otolithe maintenues toute leur vie. Des résultats analogues ont été obtenus pour des anguilles japonaises (Tsukamoto & Arai 2001, Tzeng et al. 2002, Arai et al. 2003, Kotake et al. 2003), et américaines (Jessop et al. 2002, Morrison et al. 2003, Cairns et al. 2004).

Migration des anguilles jaunes vers l'amont des fleuves et des rivières.

Néanmoins, certaines anguilles continuent leur migration anadrome bien après le stade civelle (Elie & Rochard 1994, Feunteun et al. 2002) pour coloniser les parties amont des bassins versants. Des anguilles jaunes en migration anadrome, ont en effet été observées dans les pièges des barrages, chez l'anguille américaine, et l'anguille européenne (Moriarty 1986, Naismith & Knights 1988, Legault 1994, Baras et al. 1996, Jessop 1998, Jessop et al. 2002). L'âge des anguilles jaunes européennes en migration anadrome augmente avec la distance à la mer et certains auteurs rapportent que des anguilles de huit ans ont été capturées dans des pièges de barrage (Naismith & Knights 1988).

Autres mouvements.

D'une manière plus marginale des mouvements de l'amont vers l'aval ou non dirigés d'anguilles jaunes ont été observés (Voellestad & Jonsson 1988, Knights et al. 1996, Adam 1997). Morrison & Secor, 2003 signalent que quatre individus d'anguilles américaines (ramenés à 135 anguilles re-capturées au total) ont été re-capturés à plus de 55 km en aval de leur site de capture initial, dans le bassin de l'Hudson. Des données de microchimie de l'otolithe (mesures du rapport Sr/Ca), effectuées sur des poissons collectés dans le même site, et s'appuyant sur des profils Sr/Ca (n=19) dont les valeurs sont d'abord faibles puis augmentent drastiquement, ont été interprétées comme une résidence en eau douce durant

quelques années puis un mouvement vers l'estuaire jusqu'à la date de capture (Morrison et al. 2003). Des résultats analogues avaient été obtenus pour l'anguille européenne, et suggéraient que certains individus pourraient d'abord résider en eau douce avant de finir leur croissance dans la Baltique (Tzeng et al. 2000, Limburg et al. 2003).

L'existence d'individus effectuant des mouvements saisonniers entre l'estuaire et l'eau douce est suggérée pour l'anguille japonaise par la microchimie de l'otolithe mais cette interprétation n'est pas claire (Tsukamoto & Arai 2001). En effet, ces variations cycliques de Sr/Ca dans l'otolithe pourraient tout aussi bien correspondre à des variations de salinité saisonnières dans l'estuaire, cette variabilité saisonnière des valeurs Sr/Ca de l'estuaire n'étant pas connue.

Tsukamoto & Arai 2001, s'appuyant sur l'interprétation des profils Sr/Ca d'anguilles collectées dans un grand nombre de sites au Japon émettent l'hypothèse de l'existence de six modes possibles d'utilisation de l'habitat par les anguilles japonaises : la résidence dans trois grands types d'habitat (la mer, l'estuaire, l'eau douce), soit le mode « migrant secondaire » qui consiste à un seul changement d'habitat, ou bien le mode « transitif » qui consiste en des mouvements saisonniers entre l'eau douce et l'estuaire. Un travail préliminaire sur les anguilles européennes dans l'estuaire de la Gironde a montré des résultats similaires (Daverat et al. 2004).

Liens entre utilisations individuelles de l'habitat et démographie de la population.

Processus de croissance :

La comparaison de la vitesse de croissance de l'anguille européenne dans différents habitats d'eau douce et d'eau saumâtre et marine européens montre que la croissance est plus rapide dans les marais salés et les habitats côtiers que dans les habitats d'eau douce (Fernandez-Delgado 1989, Lobon-Cervia et al. 1995, Adam 1997). Or, les revues de la littérature exhaustive faites par Fernandez-Delgado 1989 et par Adam en 1997, montrent que l'influence de la latitude est cependant prédominante, car la croissance est dépendante de la température. C'est pourquoi, pour pouvoir comparer en toute rigueur l'effet de l'habitat sur la croissance, il faut se placer à l'échelle d'un même bassin versant en comparant la croissance dans les habitats estuariens d'eau saumâtre avec les habitats d'eau douce de l'amont (Lobon-Cervia et

al. 1995). En contradiction avec les études présentées précédemment, des résultats obtenus pour l'estuaire de la Tamise (Royaume Uni) ont révélé une croissance moins élevée dans l'estuaire aval (4,35 cm/an) que dans l'estuaire amont (6,07 cm/an) et que dans le fleuve (5 cm/an) (Naismith & Knights 1990).

De bien plus nombreux résultats de comparaisons intra bassin versant sont disponibles pour l'anguille américaine. L'étude de la croissance dans un gradient amont aval (Helfman et al. 1984, Morrison & Secor 2003) a montré que les anguilles américaines ont une croissance plus rapide dans l'estuaire (habitats saumâtres) que dans les habitats de rivière en amont.

Cependant, une étude sur des anguilles argentées japonaises (Tzeng et al. 2003) pour laquelle l'utilisation de l'habitat a été déterminée par les ratios Sr/Ca, n'a pas pu mettre en évidence une différence de croissance entre les anguilles de plus de cinq ans ayant résidé en eau douce et celles ayant résidé en eau saumâtre. La différence n'apparaît que pour les femelles d'âges inférieurs à cinq ans pour lesquels les anguilles femelles ayant résidé en eau douce ont une vitesse de croissance plus faible que les anguilles femelles ayant résidé en eau saumâtre.

Il n'est pas certain qu'une plus forte croissance soit forcément expliquée par la résidence dans un habitat donné. En effet, le potentiel de croissance dans une population d'anguilles est très hétérogène, comportant des individus à forte croissance et des individus à faible croissance (Elie & Daguzan 1980, Panfili et al. 1994, Roncarati et al. 1997, Pujolar et al. 2005). Quand on s'interroge sur le mécanisme de ségrégation des tactiques d'utilisation de l'habitat, on pourrait soulever l'hypothèse d'une ségrégation (c'est à dire un choix) selon la taille. Ce type d'hypothèse a déjà été testé pour de nombreux salmonidés pour lesquels il existe, au sein d'une même population, des individus résidents et des individus typiquement anadromes (Jonsson & Jonsson 1993). Dans certains cas, une plus grande taille à l'âge favorise l'adoption de la tactique anadrome (Thieriault & Dodson 2003).

Structures de taille et structures d'âge des différents habitats.

Bien que les anguilles aient une croissance plus rapide en zone estuarienne qu'en amont en zone fluviale, dans un bassin versant considéré, la taille moyenne des anguilles croît avec la distance à la mer (Lobon-Cervia et al. 1995). Le même constat a été établi pour les anguilles américaines (Helfman et al. 1984, Goodwin & Angermeier 2003, Morrison & Secor 2003).

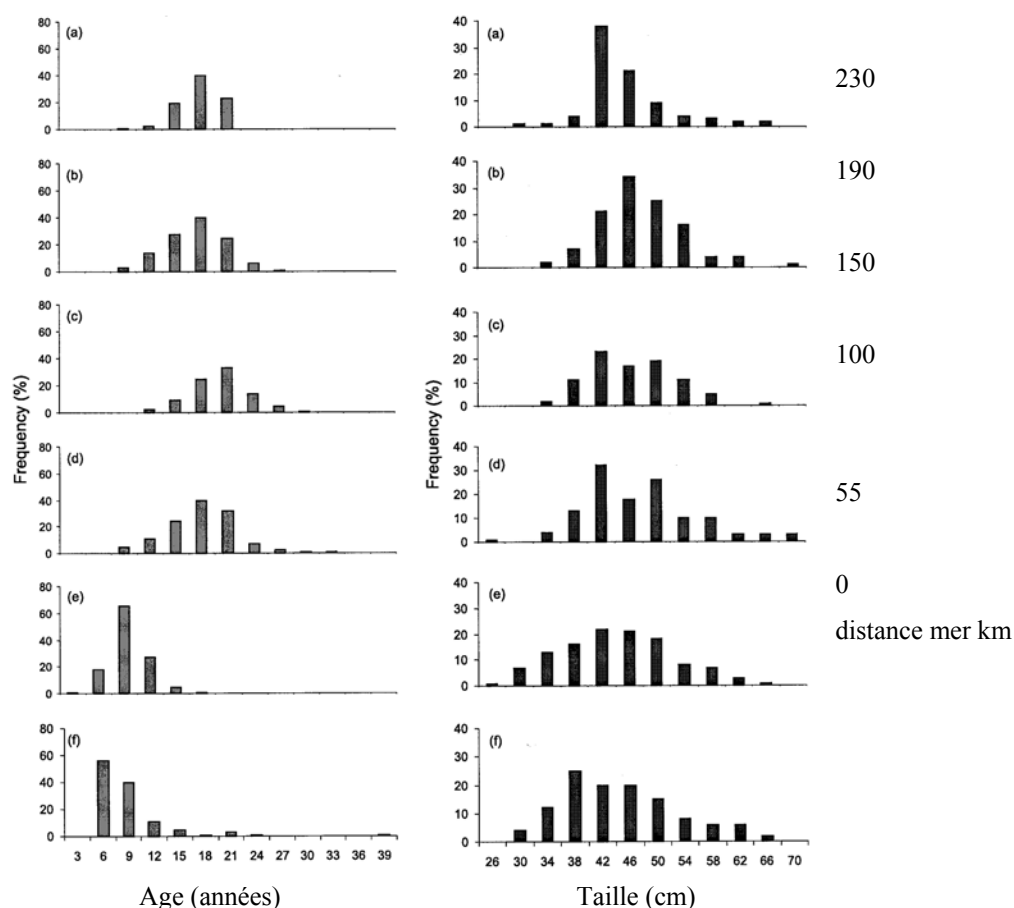


Figure 5 : distribution des fréquences d'âge et des fréquences de taille des anguilles jaunes dans différents sites du bassin versant de l'Hudson selon un gradient amont aval, d'après Morrison et Secor, 2003.

Cette différence s'explique par une distribution des classes de taille différente en amont et en aval. En effet, les grandes tailles sont plus fréquentes dans les habitats d'eau douce en amont que dans les habitats d'eau saumâtre en aval (exemple Figure 5). En ce sens, la comparaison des structures d'âge est plus explicite. En s'éloignant de l'embouchure, la fréquence des anguilles âgées augmente et la fréquence des anguilles d'âges faibles diminue. Cette distribution en taille et en âge concorde avec un recrutement dans l'estuaire constitué par des jeunes individus, à forte densité en contraste avec un recrutement en rivière constitué par des anguilles plus âgées, à faible densité.

Sexe ratio.

L'analyse du sexe ratio par type d'habitat le long d'un même bassin versant se confronte à deux difficultés majeures. En toute rigueur, le sexe ratio ne peut être évalué que sur la fraction argentée. En effet, chez le genre *Anguilla*, la différenciation sexuelle (orientation du sexe en mâle ou femelle) n'apparaît qu'après quelques années (3 à 4 ans chez *A. anguilla*) et dans un intervalle de taille donné (environ 300 mm chez *A. anguilla*) (Bertin 1951, Adam 1997, Tesch 2003a). Chez les mâles, la différenciation sexuelle intervient à un âge plus avancé que pour les femelles et elle est rapidement suivie par l'argenture et l'émigration vers le site de reproduction, ce qui en fait un stade fugace et difficile à observer (Durif 2003). Une estimation du sexe ratio à partir des anguilles jaunes induit donc un biais, dû à la présence des anguilles indifférenciées. En outre, les anguilles argentées sont des poissons en migration, qui vont se déplacer de l'amont vers l'aval du bassin versant, à peu près à la même saison pour tous les habitats. En conséquence, un échantillonnage d'anguilles argentées dans une embouchure comprend potentiellement un mélange d'anguilles de l'amont et de l'aval du bassin versant. Dans le bas d'un bassin versant, la difficulté réside donc dans l'identification de la provenance de ces anguilles argentées.

Chez les anguilles *Anguilla spp*, le déterminisme du sexe est vraisemblablement sous dépendance de la densité (Rossi et al. 1988, Kruger 1999, Oliveira 2001). Les fortes densités d'individus favoriseraient l'orientation du sexe en sexe mâle pour une plus grande proportion de la population, ce qui est largement observé en conditions expérimentales et en aquaculture (Degani & Kushnirov 1992, Roncarati et al. 1997). En admettant que d'une part, l'orientation du sexe est sous influence de la densité, et d'autre part que la densité des anguilles diminue avec la distance à la mer, on s'attend à ce que la proportion de mâles diminue avec la distance à la mer. Cette tendance est généralement observée à l'échelle des bassins versants, avec une plus grande abondance de mâles dans les estuaires, les lagunes côtières et une prédominance des femelles dans les hauts de bassins versants (Helfman et al. 1987, Goodwin & Angermeier 2003, Morrison & Secor 2003). Cependant, à petite l'échelle (partie aval du bassin de la Tamise), Naismith & Knights 1990, a observé l'inverse (proportion de mâles plus faible en aval, qu'en amont) estuaire 10 %, estuaire amont, 70-90 %, rivière tidale 90-95 %. De la même manière, Kotake et al, 2005 trouvent une proportion de mâles plus importante pour les anguilles d'eau douce dans un bassin versant japonais et l'expliquent par une différence de densité des anguilles en faveur des habitats d'eau douce au Japon.

Taille à l'argenteure.

La latitude (la température) serait le facteur principal influençant la taille à l'argenteure des anguilles mâles et femelles (Oliveira 1999). Il n'existe pas beaucoup de données concernant la comparaison de la taille à l'argenteure des mâles, et de toute façon trop peu de mâles dans les zones amont pour comparer dans un même bassin versant (difficultés d'échantillonnage). Beaucoup d'auteurs soutiennent que les anguilles femelles des habitats d'eau douce amont atteignent le stade argenté à une taille plus élevée que les femelles des habitats aval. Cette hypothèse reste à vérifier car pour l'anguille européenne, seule l'étude de Limburg et al 2003 a pu distinguer les anguilles argentées selon leur habitat. Même si les grandes tailles sont peu fréquentes en aval, à 200 km de la mer (exemple Figure 5), la taille maximale des anguilles en aval est du même ordre de grandeur que la taille maximale des anguilles d'amont. Une étude récente, (Kotake et al. 2005), a montré que les anguilles argentées femelles japonaises échantillonnées dans une baie, exutoire de deux principales rivières, avaient la même taille moyenne (72 ± 8 cm) quel que soit leur habitat de croissance (eau douce, estuaire ou mer), déterminé par les rapports Sr/Ca de l'otolithe. C'est pourquoi, à l'échelle de la population, les anguilles argentées d'aval auraient potentiellement la même taille moyenne que les anguilles argentées d'amont. Cependant, la taille du bassin versant a aussi une influence, comme l'a montré Durif, 2003, à une distance de la mer supérieure à 200 km, la taille moyenne des anguilles femelles argentées est plus grande que celles des femelles argentées des zones plus en aval. Dans le contexte actuel de stock très faible, la proportion de la population occupant les zones au delà de 200 km de la mer est très faible et une telle comparaison entre les anguilles argentées de l'amont et de l'aval des bassins versants paraît fortement compromise.

Déroulement de l'étude.

Tactiques d'utilisation de l'habitat.

Le mode d'utilisation de l'habitat par les anguilles rencontrées dans les zones aval n'est pas clairement établi. En particulier, comme il est difficile d'expliquer l'arrêt des civelles en estuaire et en zone côtière, il n'est pas certain que ces anguilles soient sédentaires dans les estuaires et les milieux côtiers. Ces individus pourraient avoir d'abord migré en amont, en habitat d'eau douce, puis être redescendus en aval.

L'objectif de cette étude est d'identifier la (ou les) tactique(s) individuelle(s) d'utilisation de l'habitat des anguilles dans des sites d'études compris dans le bassin versant de la Gironde. Par habitat, on entendra ici les grands compartiments de l'aval du bassin versant, distingués par leur salinité (compartiment côtier, estuarien, fluvial). Il s'agit donc de retracer les mouvements ou l'absence de mouvement des anguilles au travers de masses d'eau de salinité différente. L'hypothèse principale qui a été retenue est que les anguilles au stade jaune sont sédentaires. On cherchera donc à tester, si on observe exclusivement des anguilles avec des histoires de vie sédentaires dans les différents milieux salés de la zone aval (eau marine, eau saumâtre, eau douce). Afin de renseigner cette question, un outil permettant de suivre des mouvements d'anguilles au travers des zones de salinité différente, sur de longues périodes était nécessaire. Le site d'étude, milieu ouvert, compromettait l'efficacité de techniques de marquage recapture qui de plus n'offrait pas de suivi sur plus de deux ans. La télémétrie, bien qu'envisagée, a été aussi délaissée, pour les mêmes raisons : suivi sur du court terme seulement et pour un trop faible nombre d'individus. Le choix s'est ensuite porté sur une méthode indirecte, permettant potentiellement de retracer les mouvements pour toute la durée de la vie du poisson : la microchimie de l'otolithe. Cet outil, la microchimie de l'otolithe (mesure du rapport Sr/Ca) nécessite une mise au point spécifique à cette étude. Afin de pouvoir interpréter correctement les profils de mesures successives Sr/Ca le long d'un axe de croissance de l'otolithe en chronologie de l'utilisation des différents habitats du bassin versant, plusieurs étapes seront nécessaires. En premier lieu, il faudra donc déterminer la relation entre l'habitat et la valeur du Sr/Ca, en mesurant le gradient Sr/Ca dans le bassin versant de la Gironde. Puis la relation entre Sr/Ca de l'eau et le Sr/Ca de l'otolithe, qui résulte de la physiologie de l'incorporation du Sr et du Ca dans l'otolithe, sera évaluée en situation expérimentale afin de mesurer l'influence de la concentration dans l'eau par rapport aux facteurs internes tels que l'ontogénie, et le stress. Enfin, la dimension temporelle sera intégrée dans les profils de mesures Sr/Ca de l'otolithe en tenant compte du modèle de croissance de l'otolithe. Après avoir identifié les différentes tactiques des anguilles occupant les zones aval du bassin versant de la Gironde, l'importance relative de ces tactiques seront estimées, en calculant leur proportion relative dans les échantillons des anguilles prélevées dans les différents compartiments du bassin versant.

Démographie de la population selon les tactiques d'utilisation de l'habitat.

Des résultats établis surtout pour l'anguille américaine ont montré que la croissance des anguilles dans les milieux saumâtres, est plus rapide que la croissance des anguilles dans les habitats d'eau douce. Dans cette étude on s'attachera à vérifier cette hypothèse en comparant la vitesse de croissance moyenne pour chaque tactique d'utilisation de l'habitat identifiée. La méthodologie retenue est l'estimation de l'âge à partir des otolithes et le rétro calcul des tailles aux âges. La comparaison de la croissance de façon rétrospective permettra d'analyser si une taille plus grande tend à favoriser l'adoption d'une tactique d'utilisation de l'habitat. En outre, la démographie des anguilles sera analysée, en fonction des différentes tactiques d'utilisation de l'habitat, en comparant quand l'échantillonnage le permet, les structures de taille et le sexe ratio. En corollaire, la répartition spatiale et saisonnière des anguilles dans différents habitats de l'estuaire de la Gironde sera étudié en utilisant des séries de données de pêches expérimentales provenant de campagnes non ciblées et ciblées sur l'anguille.

Stratégies d'utilisation de l'habitat chez trois espèces d'anguilles tempérées.

L'écologie des anguilles japonaises, américaines et européennes présentent des convergences très importantes. Ces espèces partagent leurs grands traits d'histoires de vie, dans leur reproduction, leurs migrations, leur phase larvaire et dans le choix des habitats de croissance des juvéniles (anguilles jaunes). Afin d'apporter une perspective à cette étude, la variabilité spécifique du répertoire possible des tactiques d'utilisation de l'habitat des trois espèces sera analysée. De plus, on regardera si différentes espèces ont la même plasticité, le même répertoire de tactiques. Enfin, la proportion des tactiques d'utilisation de l'habitat sera comparée pour des sites analogues d'une espèce à l'autre.

Plan de l'étude

Le chapitre suivant (chapitre 2) s'attachera à décrire les matériels et méthodes utilisés dans cette étude. Ensuite, une mise au point de la méthode de microchimie sera menée en (Figure 3) s'appuyant sur une validation de la relation entre valeur du ratio Sr/Ca mesuré dans l'otolithe et l'habitat de l'anguille (chapitre3), suivie par un traitement des données permettant de reconstituer des séries temporelles d'occupation de l'habitat (chapitre 4). Les tactiques d'utilisation de l'habitat par les anguilles seront donc identifiées à ce stade (chapitre 3 et 4). Par la suite, les caractéristiques démographiques (croissance, sexe ratio...), et la répartition spatiale des différentes tactiques d'utilisation de l'habitat seront étudiées dans l'aval du bassin versant de la Gironde (chapitre 5). En complément, une analyse spatiale et temporelle de la présence des anguilles dans l'estuaire sera menée à partir de séries de captures scientifiques (chapitre 6). Enfin, les tactiques d'utilisation des habitats de trois espèces d'anguilles tempérées, *Anguilla anguilla*, *A. rostrata* et *A. japonica* seront comparées, afin d'élargir l'analyse au delà des résultats montrés pour l'anguille européenne dans le bassin versant de la Gironde (chapitre7).

LITTERATURE

- 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. thèse de doctorat
- Aoyama J, Sasai S, Miller MJ, Shinoda A, Nakamura A, Kawazu K, 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
- Arai T, Kotake A, Ohji M, Miller MJ, Tsukamoto K, Miyazaki N (2003) Occurrence of sea eels of *Anguilla japonica* along the Sanriku Coast of Japan. *Ichthyol. Res.* 50:78-81
- Ardizzone GD (1985) Eel population structure, dynamics and fishing yield in a mediterranean coastal lagoon. *Obalia* 11:547-560
- Baisez A (2001) Optimisation des suivis d'abondances et des structures de taille de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.) dans un marais endigué de la côte atlantique: relation espèce - habitat. Thèse de doctorat, Université de Toulouse III
- Baras E, Philippart JC, Salmon B (1996) Estimation of migrant yellow eel stock in large rivers through the survey of fish passes: a preliminary investigation in the river Meuse (Belgium). In: Cowx IG (ed) Stock assessment in inland fisheries. Fishing news books, p 82-92
- Bartel R, Kosior M (1991) Migration of tagged eel released into the lower Vistula and to the gulf of Dansk. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 38:105-113
- Bertin L (1951) Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses. Payot, Paris
- Beumer JP (1979) Feeding and movement of *Anguilla australis* and *A. reinhardtii* in Macleods Morass, Australia. *J. Fish Biol.* 14:573-592
- Cairns DK, Shiao JC, Iizuka Y, Tzeng WN, MacPherson CD (2004) Movement patterns of American eels in an impounded watercourse, as indicated by otolith microchemistry. *N. Am. J. Fish. Man.* 24:452-458
- Castelnaud G (2002) Caractéristiques de la pêche civellière du golfe de Gascogne. Contrat Européen N° 99/023EC/DG FISH (DG XIV). Rapport final: Historique des captures de civelles, intensité actuelle de leur exploitation, variation de leur capturabilité par la pêche professionnelle maritime et indices de colonisation sur la bassin versant de l'Adour., Cemagref, Groupement de Bordeaux
- Daverat F, Elie P, Lahaye M (2004) Microchemistry contribution to a first approach to the diversity of life histories of eels from the lower part of the Gironde Garonne Dordogne watershed. *Cybium* 28:83-90
- Degani G, Kushnirov D (1992) Effets of 17β Estradiol and grouping on sex determination of European eels. *Prog. Fish-Cult.* 54:88-91
- Dekker W (2003) Eel stocks dangerously close to collapse
- Dekker W (2004) What caused the decline of the Lake IJsselmeer eel stock after 1960? *ICES J. Mar. Sci.* 61:394-404
- Dufour S (1994) Neuroendocrinologie de la reproduction de l'anguille: de la recherche fondamentale aux problèmes appliqués. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 335:187-211
- Durif C (2003) La migration d'avalaison de l'anguille européenne *Anguilla anguilla* : Caractérisation des fractions dévalantes, phénomène de migration et franchissement d'obstacles. Doctorat de l'université en Ecologie Aquatique, Université Paul Sabatier, Toulouse III:359
- Durif C, Dufour S, Elie P (2005) The silvering process of *Anguilla anguilla* : a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *J. Fish Biol.* 66:1025-1043

- Dutil JD, Giroux A, Kemp A, Lavoie G, Dallaire JP (1988) Tidal influence on movements and on daily cycle of activity of American eels. *Trans. Am. Fish. Soc.* 117:488-494
- Edeline E, Dufour S, Briand C, Fatin D, Elie P (2004) Thyroid status related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 282:261-270
- Elie P, C. Rigaud (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.
- Elie P, Daguzan J (1980) Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* L. (Poisson Téléostéen-anguilliforme) élevées expérimentalement en "canalisation" au laboratoire. *Annales de Zootechnie* 29:229-244
- Elie P, Rochard E (1994) Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalité du phénomène et caractéristiques des individus. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 335:81-98
- Fernandez-Delgado CH, J.A., Herrera, M., Bellido, M. (1989) Age and growth of yellow eels, *Anguilla anguilla*, in the estuary of the Guadalquivir river (south-west Spain). *J. Fish Biol.* 34:561-570
- Feunteun E, Laffaille P, Robinet T, Briand C, Baizez A, Olivier JM, Acou A (2002) A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels : toward a general theory. in press.
- Feunteun E, Rigaud C, Elie P, Lefevre JC (1999) Les peuplements piscicoles des marais littoraux endigués de la côte atlantique : un patrimoine à gérer. Le cas du marais de Bourgneuf. *Bull. Fr. Peche. Piscic.* 352:63-79
- Fontaine M, Callamand O (1941) Sur certains facteurs des migrations de l'anguille. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 1:68-76
- Goodwin KR, Angermeier PL (2003) Demographic characteristics of American Eel in the Potomac river drainage, Virginia. *Trans. Am. Fish. Soc.* 132:524-535
- Hansen RA, Eversole AG (1984) Age, growth, and sex ratio of American eels in brackish-water portions of a South Carolina river. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113:744-749
- Helfman GS, Bozeman EL, Brothers EB (1984) Size, age, and sex of American eels in a Georgia River. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113:132-141
- Helfman GS, Facey DE, Hales LS (1987) Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium* 1:42-56
- Ibbotson A, Smith J, Scarlett P, Aprahamian MW (2002) Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshw. Biol.* 47:1696-1706
- Jellyman DJ (2001) The influence of growth rate on the size of migrating female eels in Lake Ellesmere, New Zealand. *Journal of Fish Biology* 58:725-736
- Jellyman DJ, Glova GJ, Todd PR (1996) Movements of shortfinned eels, *Anguilla australis*, in Lake Ellesmere, New Zealand: Results from mark-recapture studies and sonic tracking. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.* 30:371-381
- Jessop BM (1998) Geographic and seasonal variation in biological characteristics of American eel elvers in the Bay of Fundy area and on the Atlantic coast of Nova Scotia. *Can. J. Zool.* 76:2172-2185
- Jessop BM, Shiao J-C, Iizuka Y, Tzeng W-N (2002) Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 233:217-229
- Jonsson B (1985) Life history patterns of freshwater and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114:182-194
- Jonsson B, Jonsson N (1993) Partial migration : niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. Fish Biol. Fisheries* 3:348-365

- Katayama S, Radtke RL, Omori M, Shafer DJ (2000) Coexistence of anadromous and resident life history styles of pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in lake Ogawara, Japan, as determined by analyses of otolith structure and strontium:calcium ratios. Environ. Biol. Fish. 58:195-201
- Knights B, White E, Naismith IA (1996) Stock assessment of European eel *Anguilla anguilla* L. In: Cowx I. G. Stock assessment in inland fisheries Fishing news books. 431-447.
- Kotake A, Arai T, Ozawa T, Nojima S, Miller MJ, Tsukamoto K (2003) Variation in migratory history of Japanese eels, *Anguilla japonica*, collected in coastal waters of the Amakusa Islands, Japan, inferred from otolith Sr/Ca ratios. Mar. Biol. 142:849-854
- Kotake A, Okamura A, Yamada Y, Utoh T, Arai T, Miller MJ, Oka H, Tsukamoto K (2005) Seasonal variation in the migratory history of the Japanese eel *Anguilla japonica* in Mikawa Bay, Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser. 293:213-225
- Kruger WH, Oliveira, K. (1999) Evidence for environmental sex determination in the American eel, *Anguilla rostrata*. Environ. Biol. Fish. 55:381-389
- Lee TW (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
- Legault A (1994) Etude préliminaire du recrutement fluvial de l'anguille. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture:33-41
- Limburg KE, Svedang H, Elfman M, Kristiansson P (2003) Do stocked freshwater eels migrate ? Evidence from the Baltic suggests "yes". In: Dixon DA (ed) Biology, management and protection of catadromous eels. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 275-284
- Lobon-Cervia J, Utrilla CG, Rincon PA (1995) Variations in the population dynamics of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) along the course of a Cantabrian river. Ecol. Freshw. Fish 4:17-27
- McCleave JD, Kleckner RC (1982) Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). J. Cons. int. Explor. Mer 40:262-271
- McDowall RM (1988) Diadromy in fishes : migrations between freshwater and marine environments. University Press, Cambridge
- Moriarty C (1986) Riverine migration of young eels *Anguilla anguilla* (L.). Fish. Res. 4:43-58
- Moriarty C (1996) Variation in numbers of eels *Anguilla anguilla* caught by constant effort in a lake, 1981-1994. Ecol. Freshw. Fish 5:148-152
- Moriarty C (2003) The yellow eel. In: Aida K, Tsukamoto K, Yamauchi K (eds) Eel biology. Springer, Tokyo Berlin Heidelberg New York, p 89-105
- Morrison WE, Secor DH (2003) Demographic attributes of yellow-phase American eels (*Anguilla rostrata*) in the Hudson River estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60:1487-1501
- Morrison WE, Secor DH, Piccoli PM (2003) Estuarine habitat use by Hudson river American eels as determined by otolith Strontium:Calcium ratios. In: Dixon DA (ed) Biology, management and protection of catadromous eels. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 87-100
- Naismith IA, Knights B (1988) Migrations of elvers and juvenile European eels, *Anguilla anguilla* L., in the River Thames. J. Fish Biol. 33:161-175
- Naismith IA, Knights B (1990) Modelling of unexploited and exploited populations of eels *Anguilla anguilla* (L.), in the Thames estuary. J. Fish Biol. 37:975-986
- Oliveira K (1999) Life history characteristics and strategies of the American eel, *Anguilla rostrata*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56:795-802

- Oliveira K, Mc Cleave, J. D., Wipfelhauser, G. S. (2001) Regional variation and the effect of lake : river area on sex distribution of American eels. *J. Fish Biol.* 58:943-952.
- Panfili J, Ximenes MC, Crivelli AJ (1994) Sources of variation in growth of the european eel (*Anguilla anguilla*) estimated from otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51:506-515
- Pannella G (1980) Growth pattern in fish sagittae. In: Rhoads DCL, R. A. (ed) Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change. Plenum Press, New York, USA and London, UK, p 519-560
- Parker SJ (1995) Homing ability and home range of yellow phase American eels in a tidally dominated estuary. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 75:127-140
- Pujolar JM, Maes GE, Vancoillie C, Volckaert FAM (2005) Growth rate correlates to individual heterozygosity in the european eel, *Anguilla anguilla* L. *Evolution* 59:189-199
- Rigaud C, Masse J (1996) Anguille et marais littoraux. In: IFREMER c (ed) Activités durables pour la préservation et l'exploitation des zones humides littorales., p 141-153
- Roncarati A, Melotti P, Mordenti O, Gennari L (1997) Influence of stocking density of European eel (*Anguilla anguilla*, L.) elvers on sex differentiation and zootechnical performances. *J. appl. Ichthyol.* 13:131-136
- Rossi R, Bianchini, M., Carrieri, A. et Franzoi, P. (1987) Observations on movements of yellow eels (*A. anguilla*) after displacement from coastal waters to sea. *Jl Fish. Biol.* 31:155-164
- Rossi R, Carrieri P, Franzoi P, Cavallini A, Gnes A (1988) Eel population dynamics in the Comaccio lagoons. *Obalia* 14
- Secor DH (1999) Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fish. Res.* 43:13-34
- Smogor RA, Angermeier PL, Gaylord CK (1995) Distribution and abundance of American eels in Virginia Streams - Tests of null models across spatial scales. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124:789-803
- Sorensen PW (1986) Origins of the freshwater attractant(s) of migrating elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environ. Biol. Fish.* 17:185-200
- Tesch FW (2003a) The eel. fifth edition. Blackwell Publishing, Oxford
- Tesch F-W (2003b) The eel. Blackwell Publishing, Oxford, UK
- Thieriault V, Dodson JJ (2003) Body size and the adoption of a migratory tactic in brook char. *J. Fish Biol.* 63:1144-1159
- Tosi L, Sola C (1993) Role of geosmin, a typical inland water odor, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L) migration. *Ethology* 95:177-185
- Tsukamoto K, Arai T (2001) Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 220:265-276
- Tsukamoto K, Nakai I, Tesch WV (1998) Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396:635
- Tzeng WN, Iizuka Y, Shiao JC, Yamada Y, Oka H (2003) Identification and growth rates comparison of divergent migratory contingents of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture* 216:77-86
- Tzeng WN, Severin KP, Wickstrom H (1997) Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 149:73-81
- Tzeng WN, Shiao JC, Iizuka Y (2002) Use of otolith Sr:Ca ratios to study the riverine migratory behaviors of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245:213-221
- Tzeng WN, Wang CH, Wickstrom H, Reizenstein M (2000) Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Mar. Biol.* 137:93-98

Voellestad LA, Jonsson B (1988) A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river: evidence for density-dependent mortality, and development of a model for predicting yield. *J. Anim. Ecol.* 57:983-997

Voellestad LA, Jonsson, B., Hvidsten, N.A., Naesje, T.F., Haralstad, O., Ruud-Hansen, J. (1986) Environmental factors regulating the seaward migration of European silver eels (*Anguilla anguilla*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43:1909-1916

CHAPITRE 2 :MATERIEL ET METHODES.

L'objectif de ce travail est d'étudier les tactiques d'utilisation des habitats des anguilles. La poursuite de cet objectif sera menée en étudiant les déplacements au travers de masses d'eau de différente salinité des anguilles échantillonnées dans le bassin versant Gironde Garonne Dordogne et deux zones côtières associées. Dans ce chapitre, le choix du site et des méthodes de traitement du sujet seront abordées. Dans une première partie, le site choisi (Figure 6), le bassin versant Gironde Garonne Dordogne, est décrit. L'échantillonnage des anguilles utilisées dans la validation expérimentale ou collectées dans le milieu naturel de l'étude est ensuite défini. Enfin, dans une troisième partie, le choix des méthodes utilisant les otolithes pour suivre les déplacements des anguilles et estimer leur croissance sera justifié et explicité de façon détaillée.

Le site d'étude : le bassin versant de la Gironde.

Le bassin versant Gironde Garonne Dordogne présente l'avantage d'avoir une zone estuarienne très vaste (Figure 6.). De plus, les premiers obstacles majeurs sur les fleuves Garonne et Dordogne sont situés à plus de 200 km de la limite de la mer, ce qui permet la connectivité des principaux compartiments, côtiers, estuarien et fluvial.

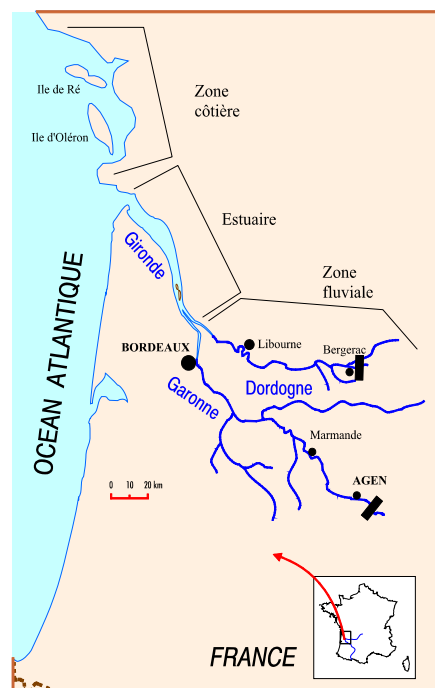


Figure 6 : carte générale des différents sites échantillonnés dans le cadre de l'étude.

Les zones côtières.

Les Pertuis.

La zone des Pertuis est un vaste ensemble côtier compris entre les deux îles d'Oléron et Ré, et la côte. Les variations de salinité sont une caractéristique importante de la zone des Pertuis. Apportées principalement par la Charente, les eaux douces mélangées à l'eau de mer dans l'embouchure du fleuve sont transportées dans le coureau d'Oléron à la faveur du flot. L'ostréiculture du bassin de Marennes-Oléron est ainsi baignée par ces eaux dessalées. Le mélange se fait dans toute la zone de l'embouchure en position plus ou moins avale, fonction des débits de la Charente d'une part, de la hauteur de la marée d'autre part (Vives eaux/Mortes eaux, Haute mer/Basse mer) (IFREMER 2005b). Cette zone reçoit aussi de manière saisonnière le panache de l'estuaire de la Gironde.

Le Bassin d'Arcachon.

Le Bassin d'Arcachon est une lagune côtière mésotidale de la côte occidentale de l'Europe située sur le littoral de l'Aquitaine communiquant avec l'Océan Atlantique par l'intermédiaire de passes étroites. La superficie totale de la lagune est de 156 km² dont environ 1/3 est occupée par les chenaux et 2/3 par la zone intertidale (Figure 7). Les chenaux principaux (surface : 41 km²), dont la profondeur maximale est de 20 m, sont prolongés par un réseau de chenaux secondaires peu profonds (surface : 11 km²) désignés localement sous le terme d'"esteys". La zone intertidale (surface : 104 km²) est constituée de plages sableuses à sablo-vaseuses. La plus grande partie de cet estran (70 km²) est peuplée par des herbiers de zostères naines (*Zostera noltii*) (IFREMER 2005a).

Dans ces milieux côtiers, les anguilles font l'objet d'une petite pêche artisanale aux nasses par des pêcheurs et des ostréiculteurs dans les secteurs des parcs à huîtres. Dans les pertuis, une pêche saisonnière au chalut pratiquée à l'automne cible aussi les anguilles dans les zones plus profondes entre l'île de Ré et l'île d'Oléron.

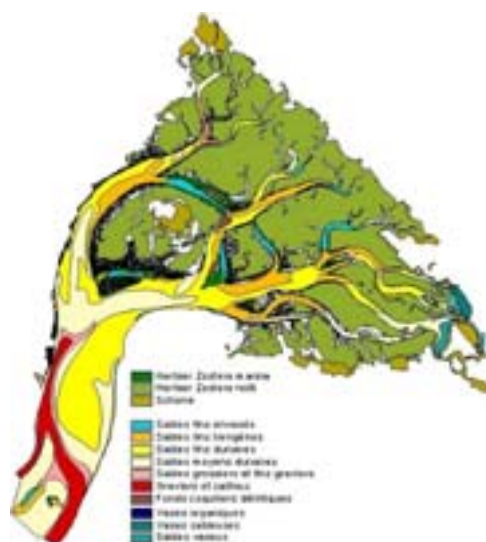


Figure 7 : Carte biologique et sédimentologique du bassin d'Arcachon obtenue à partir des données acquises en 1989 par JM. BOUCHET pour la zone subtidale et par I. AUBY pour l'intertidal (source IFREMER station Arcachon).

L'estuaire de la Gironde

L'estuaire de la Gironde est la section estuarienne comprise entre l'embouchure et le Bec d'Ambès, zone de jonction de la Garonne et de la Dordogne qui correspond aussi à la limite de salure des eaux (Figure 8). L'estuaire occupe, à marée haute une superficie d'environ 625 km², ce qui en fait le plus grand d'Europe occidentale (Girardin et al. 2004). Distante de 2 km au Bec d'Ambès, les deux rives s'éloignent l'une de l'autre vers l'aval pour atteindre un écartement maximal de 11 km dans la région de Mortagne avant de se rapprocher à nouveau près de l'embouchure. La morphologie de l'estuaire consiste schématiquement en deux chenaux séparés par une succession d'îles et de bancs. La profondeur dans les deux chenaux de navigation qui longent les rives varie de 4 à 35 m. Un contraste important existe entre les deux rives. En effet, la rive gauche du Médoc est formée de terrasses graveleuses et séparée du fleuve par des sédiments fins alors que la rive droite de Saintonge est constituée par des falaises de calcaire, à l'exception d'une zone de marais s'étalant au nord de Blaye sur 30 km. L'eau de l'estuaire résulte du mélange des eaux d'origine marine et fluviale ; en conséquence de nombreux paramètres fluctuent en fonction de la marée (cycle de marée, coefficient) et du débit fluvial.

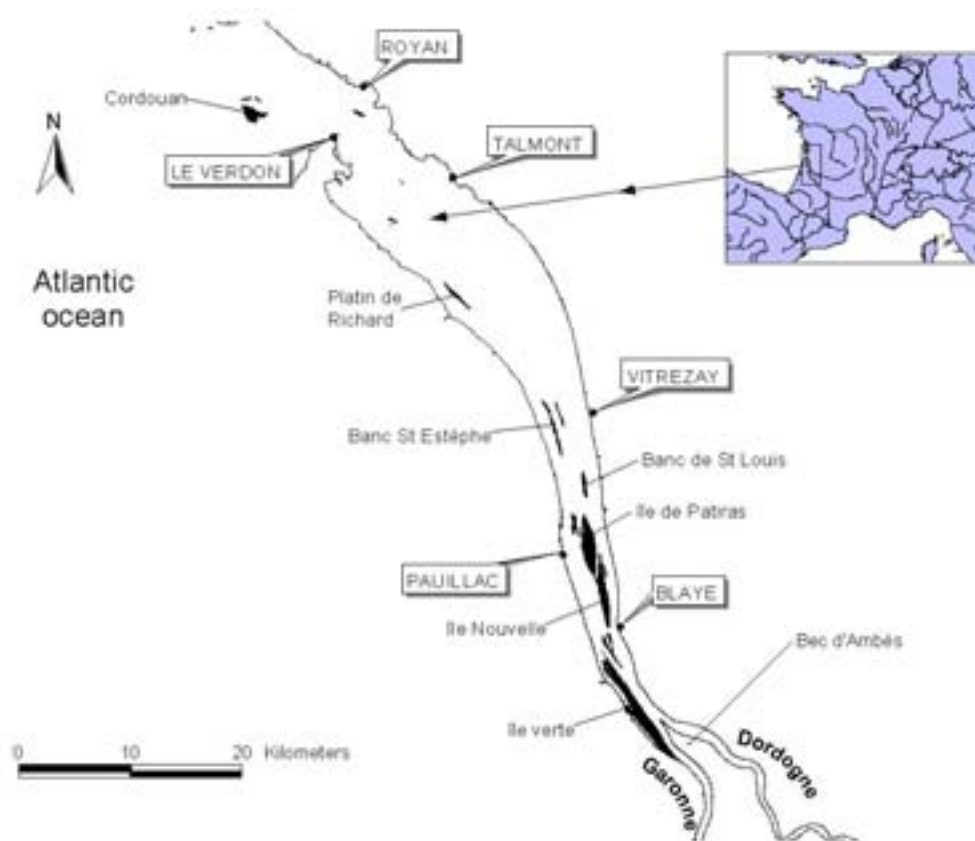


Figure 8 : l'estuaire de la Gironde et début de la zone fluviale sous influence de la marée dynamique.

L'influence de la marée est importante dans ce système puisque le volume d'eau marine introduit par le flot dépasse largement les débits moyens cumulés des deux fleuves. De plus, l'onde de marée progresse dans les fleuves jusqu'à plus de 150 km en amont de l'embouchure de l'estuaire. Les débits fluviaux varient de façon saisonnière, avec un maximum en janvier février et un minimum en juillet août.

A l'échelle de la saison, la salinité de l'eau dans l'estuaire est donc principalement sous l'influence du débit fluvial. Le gradient longitudinal de salinité dans l'estuaire (intrusion saline) est déterminé par le volume d'eau douce introduit. Ainsi à l'étale de pleine mer d'une marée moyenne, la position du front de salinité 0.5 oscille entre le Bec d'Ambès et 30 km plus en aval lorsqu'une forte crue coïncide avec une marée de morte eaux.

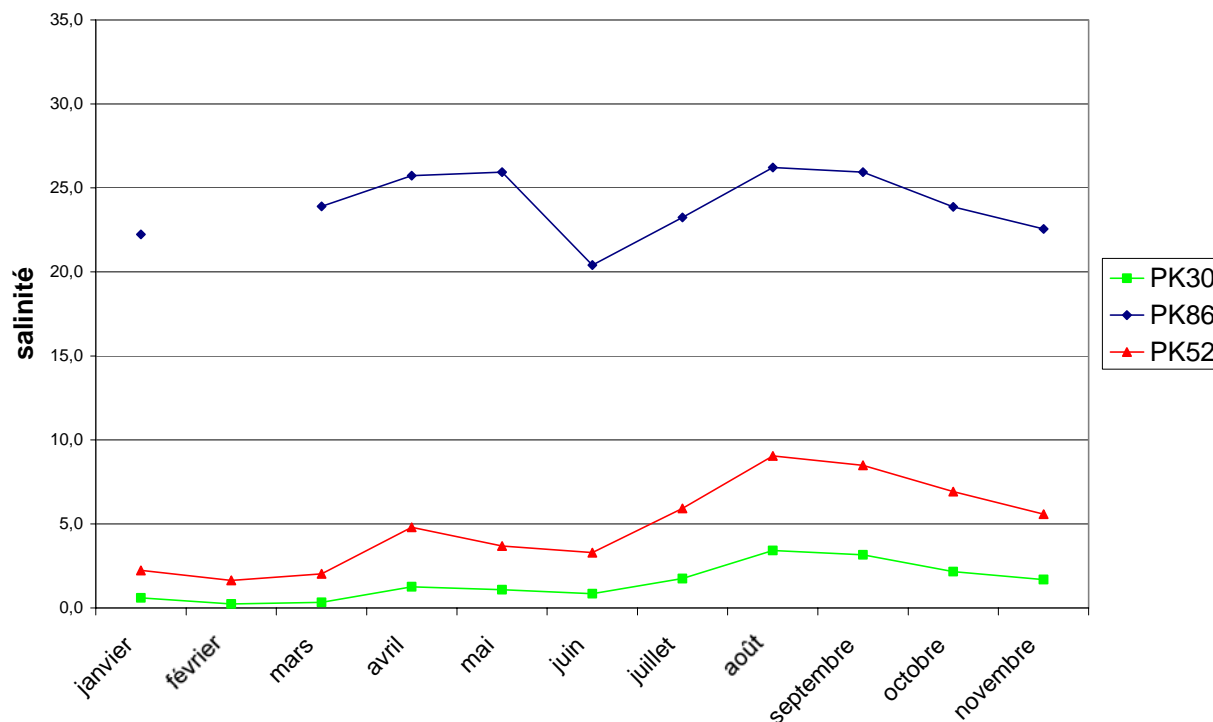


Figure 9 : Variations saisonnières de la salinité dans l’estuaire : moyennes des salinités mensuelles de 1997 à 2003 pour trois stations de l’estuaire de la Gironde situés au niveau du PK 30 zone oligohaline, PK 52 zone mésohaline et du PK 86 zone polyhaline (données CEMAGREF).

Toutefois, en fonction des conditions moyennes l’estuaire peut être découpé en trois secteurs : secteur oligohalin (salinité de 0.5 à 5), secteur mésohalin (salinité de 5 à 18) et secteur polyhalin (18 à 30) (Figure 9). La limite approximative entre la zone oligohaline et mésohaline est située au PK 48 alors que la limite entre la zone mésohaline et la zone polyhaline se situe au PK 80. L’estuaire de la Gironde est un estuaire bien mélangé (pas de stratification type coin salé sauf débit exceptionnel).

Les grands fleuves

Les parties tidales de la Garonne et de la Dordogne, dulçaquicoles, présentent tous les caractères d’une rivière à méandres, avec un thalweg unique, des barres de méandres bordées de bourrelets alluviaux et un seul chenal.

La pêche commerciale de l'anguille jaune dans la Gironde.

L'anguille jaune fait l'objet d'une pêche importante dans l'estuaire et dans les fleuves du bassin versant de la Gironde. L'essentiel de la pêche professionnelle est constitué par des pêcheurs exerçant le métier de la pêche aux nasses appâtées. Une partie des captures correspond à des captures accessoires de la pêche à la crevette aux nasses dans l'estuaire et dans les parties fluviales sous influence de la marée dynamique (Girardin et al. 2004). Les saisons de meilleur rendement de la pêche sont décalées entre l'estuaire et les fleuves, étant observés en mai pour l'estuaire, en juin et en octobre pour la Garonne et en juillet pour la Dordogne. Suivant la tendance observée partout en Europe, la production totale d'anguilles par pêche dans le bassin de la Gironde a fortement diminué depuis les années 1980, passant de 200 tonnes par le passé à une vingtaine de tonnes actuellement. Il y a en outre, fort à craindre que les variations de la CPUE (rendement de la pêche), qui a augmenté jusqu'en 1998 et qui diminue depuis, aient masqué une raréfaction encore plus importante des anguilles. En effet, les pêcheurs en nombre réduit depuis une dizaine d'années, ont changé de tactique et se déplacent davantage du fait d'une atomisation de la ressource.

Echantillonnage des anguilles

Validation : civelles pigmentées

Le matériel biologique utilisé pour la validation de l'incorporation du Sr :Ca par les otolithes d'anguilles, (chapitre « utilisation du Sr/Ca pour retracer les mouvements des anguilles »), est constitué de petites anguillettes (civelles tout juste pigmentées) provenant de la pêche civellière de l'estuaire aval de la Loire. Le choix a été orienté par la nécessité d'avoir des individus à forte croissance, induisant à priori une croissance suffisante de l'otolithe en quelques mois pour pouvoir mesurer les concentrations en strontium et en calcium. Cent poissons par lot ont d'abord été mis en élevage puis, à chaque changement de salinité, une partie des lots a été sacrifiée (Table 2).

L'eau utilisée pour cette validation a été prélevée dans le milieu naturel, en février, en mai, en juillet et en octobre sur quatre sites différents : dans le Bassin d'Arcachon pour la partie marine, dans l'estuaire aval (Royan), l'estuaire amont (Blaye) et en eau douce (l'Isle).

Table 2: Nombre d'anguille par lot pour le traitement 1 (augmentation de salinité AS), traitement 2 (baisse de salinité BS) et les lots témoins (Marine et Eau Douce). Les répliqués des aquariums sont nommés a et b. Les nombres en gras sont représentés les poissons utilisés pour l'analyse de microchimie.

	ASa	ASb	BSa	BSb	MAa	MAb	EDa	EDb
Période 1	100	100	100	100	100	100	100	100
Période 2	50	50	50	50	15	15	15	15
Période 3	31	37	36	32	12	12	13	10
Période 4	10	12	12	12				

Echantillonnage dans le milieu naturel

Parmi les 757 anguilles pêchées entre 2001 et 2004 dans le cadre de cette thèse (Table 3), dans tous les compartiments du site d'étude (Bassin d'Arcachon, Pertuis, Estuaire de la Gironde(Figure 10), Garonne et Dordogne), 28 poissons proviennent du Bassin d'Arcachon, 63 poissons proviennent des Pertuis, 527 poissons proviennent de l'estuaire, et respectivement 69 et 70 poissons proviennent de la Dordogne et de la Garonne. Selon le site

d'échantillonnage, le chalut à petites mailles (10 mm), ou la nasse (6, 9 ou 10 mm) ont été utilisés.

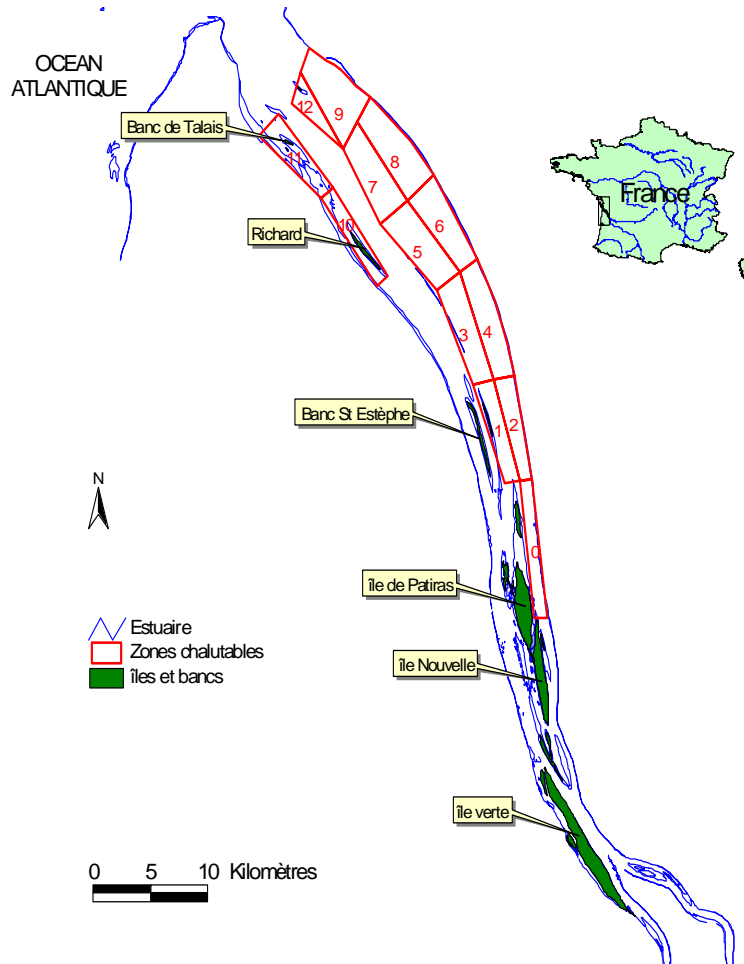


Figure 10 : codes numérique des stations de l'estuaire de la Gironde.

Table 3 : Compartiments, sites et engins de pêche échantillonnés dans le cadre de la thèse, les codes numériques des stations de l'estuaire correspondent à un gradient amont aval présenté dans le chapitre « occupation des habitats estuariens par les anguilles ».

Compartiment	Site de pêche	Engin de pêche	Nombre d'anguilles
Bassin Arcachon	Certes	verveux	10
	Claouey	nasse exp 6mm	9
		verveux	9
Pertuis	Oléron	nasse exp 6mm	21
		chalut	3
		verveux	27
	Pertuis Breton	chalut	14
Estuaire de la Gironde	Blaye	chalut	44
	0	chalut	55
	1	chalut	144
	2	chalut	28
	rejetcentrale	chalut	3
	3	chalut	4
	Pauillac	Nasse 9mm	49
	4	chalut	63
	5	chalut	18
	6	chalut	9
	7	chalut	34
	8	chalut	33
	9	chalut	13
	10	chalut	26
11	chalut	4	
Dordogne	Bourg s/gironde	nasse 7mm	31
	Fronsac	nasse 7mm	22
	Tuillères	passe	16
Garonne	Bouliac	nasse 10 mm	18
	Couthures	nasse 9mm	32
	Buzet	nasse exp 6mm	1
		nasse 9mm	18
	Total		757

Anguilles analysées pour la microchimie

Parmi les 757 anguilles prélevées dans le milieu naturel, 270 anguilles ont été utilisées pour l'analyse de microchimie (Table 4). Les résultats portant sur ces 270 anguilles sont détaillés dans le chapitre « tactiques individuelles et caractéristiques démographiques de la population ».

Table 4 : échantillonnage des anguilles du chapitre « tactiques individuelles et caractéristiques démographiques de la population ».

Compartiment	Site de pêche	Engin de pêche	Nb d'anguilles	Nb/compartiment
Bassin d'Arcachon	Certes	verveux	2	20
	Claouey	nasse exp 6mm	9	
		verveux	9	
Pertuis	Oléron	verveux	3	24
	Oléron	nasse exp 6mm	4	
		chalut	3	
	Pertuis Breton	chalut	14	
Estuaire de la Gironde	Blaye	chalut	16	163
	0	chalut	6	
	1	chalut	31	
	2	chalut	1	
	rejetcentrale	chalut	3	
	4	chalut	21	
	Pauillac	nasse 9mm	20	
	5	chalut	1	
	6	chalut	6	
	7	chalut	8	
	8	chalut	11	
	9	chalut	6	
10	chalut	4		
Dordogne et Garonne	Bourg	nasse 7 mm	29	63
	Fronsac	nasse 7mm	22	
	Tuillères	passé	16	
	Bouliac	nasse 10 mm	16	
	Couthures	nasse 10mm	5	
	Buzet	nasse 10 mm	4	

Parmi ces 270 anguilles dont l'analyse de microchimie a été réalisée, seules 192 ont été retenues pour la mise au point de la méthode présentée dans le chapitre « interprétation des séries Sr/Ca en chronologies d'histoires de vie ».

Ces 192 anguilles (Table 5) ont été sélectionnées selon un critère de lisibilité des marques d'âge sur l'axe des mesures Sr/Ca. Si les marques étaient illisibles, l'échantillon n'a pas été retenu.

Table 5 : anguilles utilisées dans le chapitre "interprétation des séries de mesures Sr:Ca en chronologies d'utilisation de l'habitat".

Compartiment	Site de pêche	Engin de pêche	Nb anguilles	Nb/compartiment
Bassin d'Arcachon	Claouey	nasse exp 6mm	9	12
		verveux	3	
Pertuis	Oléron	nasse exp 6mm	2	6
		verveux	1	
		chalut	3	
Estuaire de la Gironde	Blaye	chalut	13	111
	0	chalut	28	
	1	chalut	19	
	rejetcentrale	chalut	2	
	Pauillac	9mm nasse	15	
	4	chalut	13	
	5	chalut	1	
	7	chalut	4	
	8	chalut	9	
	8	chalut	3	
	9	chalut	2	
10	chalut	2		
Dordogne et Garonne	Bourg	bourgne	16	63
	Fronsac	7mm nasse	20	
	Tuillères	passé	6	
	Bouliac	nasse 10 mm	15	
	Couthures	nasse fleuve	4	
	Buzet	nasse fleuve	2	

Echantillonnage de l'analyse spatiale

Captures accessoires d'un échantillonnage ciblé esturgeon.

Lors de campagnes de pêches dans l'estuaire de la Gironde, de 1996 à 2001, ciblant l'esturgeon, des anguilles ont été capturées accessoirement. Cette série de captures, utilisée pour l'analyse spatio-temporelle de la répartition des anguilles, est décrite dans le chapitre « occupation des habitats estuariens par les anguilles ».

Captures chalut estuaire.

La deuxième série de données utilisée pour l'analyse de l'occupation des habitats estuariens par les anguilles, est une série de captures de 2003 à 2004 décrite dans le chapitre « occupation des habitats estuariens par les anguilles ». Cette série a été acquise lors de campagnes chalut communes à une étude sur le réseau trophique de l'estuaire, et de ce travail de thèse (Table 6). Parmi les 230 anguilles mesurées, 166 ont été sacrifiées.

Table 6 : effectif d'anguilles mesurées pour la série 2003-2004.

Année	station	mois								Total
		février	mars	avril	mai	juin	juillet	Sep.	Nov.	
2003	Blaye		3	4		4	3			14
	0			8				1		9
	1		10	3		19	6	11	6	55
	4		10	2		2		2		16
	6							1		1
	7			2		4		3		9
	8						2			2
2004	1	2		4	17	3				26
	2	1		4	6			1		12
	3			5	16	16		9		46
	4			6	7	7		8		28
	6					2				2
	7					3		5		8
	8					2				2
Total		3	23	38	46	62	11	41	6	230

Suivi des déplacements

Choix de la microchimie de l'otolithe

La microchimie de l'otolithe a été préférée pour cette étude aux techniques de télémétrie et de marquage recapture. La microchimie de l'otolithe a pour avantage de permettre de suivre de façon indirecte les déplacements des poissons au travers de masses d'eau de salinité différente pour toute la durée de la vie du poisson. La télémétrie, méthode de suivi directe des déplacements ne pouvait pas offrir une durée d'enregistrement des mouvements aussi importante que la microchimie. Les techniques de marquage recapture ont aussi été abandonnées. La probabilité de recapture d'anguilles marquées dans le bassin versant a été jugée trop faible au regard de la taille du site d'étude. De plus, les techniques de marquage recapture excluent de l'analyse les individus que l'on ne retrouve pas. La microchimie de l'otolithe, technique récente, a pour support l'otolithe, une concrétion calcaire de l'oreille interne des poissons (Pannella 1980). Les otolithes sont impliqués dans les organes sensoriels des poissons, dans la perception des sons, la perception de la gravité, et aussi dans l'équilibre (Grassé 1958). Parmi les trois paires d'otolithes présentes dans l'oreille interne, c'est la sagitta, l'otolithe le plus grand, qui est utilisé chez l'anguille. Les otolithes sont d'un grand intérêt pour l'estimation de l'âge des poissons car ces structures calcifiées montrent une alternance de zones opaques et hyalines qui sont en phase avec le rythme saisonnier de la croissance du poisson (Figure 11). L'âge des anguilles est estimé à partir des otolithes (sagitta), ayant subi divers traitements (Berg 1985, Graynoth 1999).

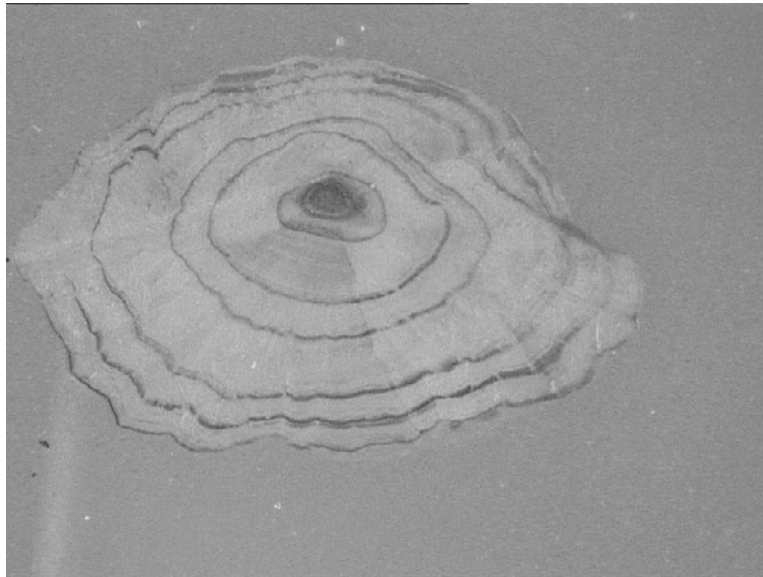


Figure 11 : image d'otolithe droit d'anguille (sagitta), poncé et coloré afin de révéler les marques d'arrêts de croissance annuels (grossissement 64 fois) collection personnelle.

Depuis les vingt dernières années, l'utilisation de la composition chimique des otolithes pour retracer les conditions environnementales dans lesquelles le poisson a vécu, a connu un développement rapide. La microchimie a été initialement utilisée pour reconstituer les chroniques de température de l'eau de mer en utilisant le lien entre température de l'eau et la concentration en strontium et calcium mesurées dans les exosquelettes d'invertébrés (Guilderson et al. 1994). De la même manière, la microchimie des otolithes présuppose que la composition chimique des otolithes reflète les caractéristiques physico-chimiques de l'environnement au sein duquel les poissons évoluent (De Pontual & Geffen 2002). Si tel est le cas, les otolithes seraient des enregistreurs permanents de l'exposition à l'environnement (Campana & Thorrold 2001). Le rapport du strontium Sr sur le calcium Ca est un marqueur qui a largement été utilisé pour retracer les comportements migratoires des poissons au travers des masses d'eau de salinité différente. La variabilité du rapport Sr/Ca (d'un facteur 5 environ) entre l'eau douce et l'eau de mer a servi de fondement à l'utilisation du rapport Sr/Ca dans les recherches sur les stratégies de migration de nombreuses espèces. Bien qu'elles varient en fonction de la géologie, et de l'hydrologie, les concentrations en Sr et en Ca sont en général plus faibles en eau douce qu'en eau de mer ($60 \mu\text{g L}^{-1}$ et $1,5 \cdot 10^4 \mu\text{g L}^{-1}$ respectivement contre $8000 \mu\text{g L}^{-1}$ et $4,2 \cdot 10^5 \mu\text{g L}^{-1}$ en eau de mer).

Des relations étroites entre la concentration en strontium dans l'otolithe et la salinité ont été observées chez les aloses (Limburg 1995), les anguilles (Tzeng 1994, Tsukamoto et al. 1998, Kraus & Secor 2003), les salmonidés (Limburg et al. 2001), le bar rayé (Secor & Piccoli

1996). Néanmoins, la relation entre le rapport Sr/Ca dans l'otolithe et la salinité n'est pas directe, le rapport Sr/Ca dans l'otolithe reflétant le rapport Sr/Ca de l'eau. Ainsi, même si le cas est peu commun, certaines masses d'eau douce de surface (Figure 12) peuvent être plus riches en strontium que l'eau de mer (Kraus & Secor 2004).

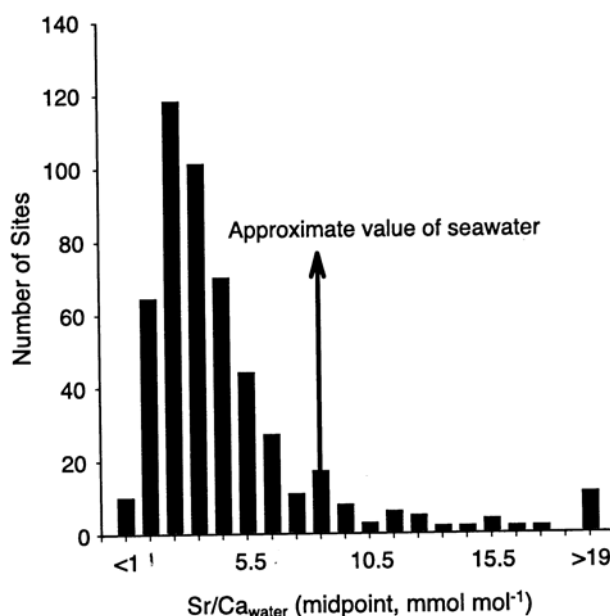


Figure 12 : distribution des valeurs du ratio Sr/Ca des eaux de surface de différents bassins versants des états côtiers des Etats Unis d'Amérique. La flèche indique le niveau approximatif de la valeur du ratio Sr/Ca de l'eau de mer. Les données proviennent du U. S. Department of interior, U. S. Geology survey d'après Kraus et Secor 2004.

De plus, d'autres facteurs peuvent influencer l'incorporation du strontium dans l'otolithe d'anguille tels le stress et la température, qui a cependant une faible influence (Tzeng 1994). En revanche, l'ontogénie est, à certains stades du développement, un facteur dominant dans l'incorporation du strontium dans l'otolithe chez l'anguille (Tzeng 1996, Kawakami et al. 1998, Kraus & Secor 2003). En particulier, la métamorphose de la larve leptocéphale en civelle s'accompagne d'un pic des valeurs du ratio Sr/Ca ($18 \times 10^{-2} \pm 2$), au niveau de la marque de métamorphose, suivi par d'une chute drastique des valeurs du ratio Sr/Ca dans l'otolithe. Des valeurs aussi élevées ne sont ensuite jamais observées dans l'otolithe. C'est pourquoi, l'attribution d'une salinité à une valeur de Sr/Ca dans l'otolithe d'anguille n'est pas immédiate et il existe un manque de connaissances concernant l'influence d'autres facteurs que la salinité sur l'incorporation du strontium.

Des profils de mesures successives du rapport Sr/Ca le long d'un axe de croissance d'un otolithe (du primordium jusqu'au bord) sont utilisés pour reconstituer une histoire d'occupation de l'habitat. Ces profils sont obtenus en mesurant la concentration en Sr et Ca à la surface d'une coupe d'otolithe (Figure 11) passant par l'origine des stries de croissance (le primordium). Cette méthode se heurte à une difficulté supplémentaire. En effet, la croissance de l'otolithe n'est pas linéaire dans le temps. En conséquence, l'intervalle de distance entre chaque marque annuelle décroît quand l'âge du poisson augmente, ce qui se traduit par des marques de plus en plus serrées en allant vers le bord de l'otolithe. Ainsi, lorsque les mesures Sr/Ca sont placées à intervalle de distance constant sur un axe de l'otolithe, le nombre de mesures compris dans une année décroît quand l'âge du poisson augmente. D'un point de vue statistique, le poids des premières années est donc surestimé. En outre la dimension temporelle des mesures successives n'est pas toujours prise en compte, certains auteurs se contentant de calculer la moyenne de toutes les valeurs d'un profil, (Tsukamoto & Arai, 2001), alors que d'autres auteurs interprètent la distribution des fréquences des valeurs Sr/Ca de chaque otolithe (Tzeng et al, 2002). La seule analyse temporelle consiste à regarder la distribution des fréquences des moyennes Sr/Ca par année, pour toutes les anguilles analysées (Tzeng et al 2002, Morrison et Secor, 2003).

Microanalyse avec la microsonde X, WDS.

Principe de fonctionnement

La méthode utilisée dans cette thèse pour mesurer la concentration en calcium et en strontium de la surface des otolithes d'anguilles est l'EPMA, à l'aide d'un instrument appelé microsonde X. L'EPMA est une méthode d'analyse élémentaire qualitative et quantitative non-destructive de volumes de la taille du micron à la surface des matériaux, dont la sensibilité est de l'ordre du ppm. Le principe de l'EPMA est de bombarder un micro-volume de l'échantillon avec un faisceau d'électron (énergie = 5-30 keV) et de collecter les photons (rayons X) ainsi induits et émis par les différents éléments présents. L'émission se produit dans une "poire" de dimensions de l'ordre du micromètre, avec deux conséquences : la résolution spatiale de l'analyse est de l'ordre du μm et la profondeur analysée est également de l'ordre du micron. Parce que les longueurs d'onde de ces rayons X sont caractéristiques des

éléments présents, la composition de l'échantillon peut aisément être identifiée en enregistrant le spectre WDS (Wavelength Dispersive Spectroscopy).

Cette technique permet une quantification des éléments en routine avec une reproductibilité à 1% sur plusieurs jours d'analyse. C'est la plus précise des méthodes de micro-analyse qui permette la quantification de tous les éléments allant du Beryllium à l'Uranium. L'échantillon est bombardé par un faisceau d'électrons d'énergie de l'ordre de 10 à 40 keV. L'impact provoque l'émission des rayons X caractéristiques des éléments constituant l'échantillon. Les électrons secondaires émis en chaque point sous l'impact du faisceau sont collectés sur un scintillateur caractéristique de la matière mesurée (TAP pour le Sr et PET pour le Ca). Les photons produits sont transmis à l'aide d'une fibre optique jusqu'à la couche sensible d'un photomultiplicateur situé à l'extérieur du système et le signal, ainsi amplifié, module la brillance de l'oscilloscope cathodique.

La microsonde X (Figure 13) est composée de:

1. Un canon à électrons
2. Anode
3. Colonne(3 lentilles adaptables, stabilisateur de courant)
4. Spectromètre
5. Lentille formée de mini-bobines
6. Platine à haute précision mécanique
7. Microscope optique à haute résolution
8. Bobines de balayage SEM
9. Introduction de l'échantillon
10. Système de pompage performant

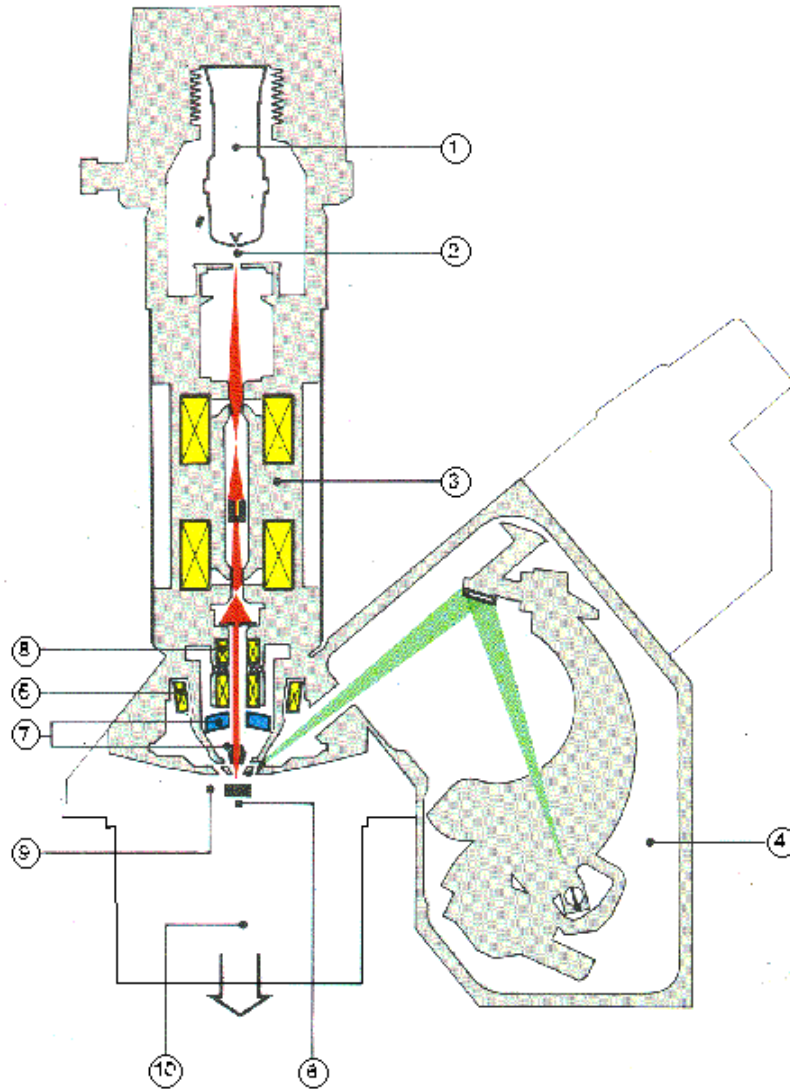


Figure 13: coupe de microsonde X montrant les différentes parties de l'instrument.

Les spectromètres WDS s'appuient sur la loi de Bragg et utilisent différents monocristaux mobiles comme monochromateurs. Le principe du spectromètre à dispersion en longueur d'onde repose sur la réflexion sélective d'un faisceau de rayons X par un cristal avec utilisation de la loi de Bragg (Figure 14) :

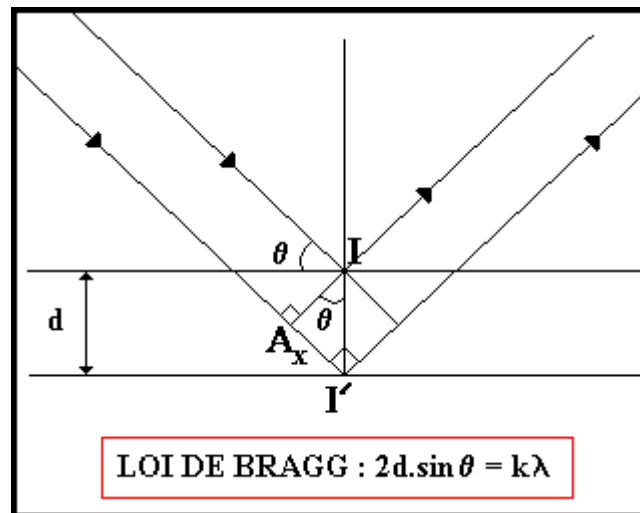


Figure 14 : Loi de BRAGG

Avec

d : distance inter-réticulaire du cristal analyseur pour la réflexion utilisée.

λ : longueur d'onde.

θ : angle du faisceau incident avec la surface du cristal.

k : (nombre entier positif souvent égal à l'unité) ordre de la réflexion.

L'intensité est proportionnelle à la concentration de l'élément considéré dans l'échantillon. Résolution et pouvoir de réflexion sont les critères qui permettent de choisir les cristaux analyseurs. Par conséquent, il est important de choisir un cristal adapté pour chaque analyse d'échantillon afin d'obtenir des résultats optimaux. Dans cette étude, le cristal TAP a été utilisé pour le strontium et le cristal PET pour le calcium.

Choix des conditions d'analyse.

Métallisation des échantillons et conditions de courant et de tension.

L'interaction électron-matière conduit à des effets d'accumulation de charges à la surface; ces charges sont évacuées vers la masse dans le cas d'un échantillon conducteur ; par contre dans le cas d'un isolant (ici le carbonate de calcium constituant l'oto lithé) leur accumulation déforme le faisceau d'électrons et modifie son énergie effective: il faut donc déposer une couche-mince de métallisation à la surface (couche de 1,5 nm d'or dans notre cas).

Le carbone et beaucoup plus rarement le Pt-Pd est utilisé pour la métallisation des échantillons biologiques analysés à la microsonde X. L'or n'est pas utilisé car à priori il a un coefficient d'absorption supérieur au carbone et il a la réputation de nuire à la qualité de l'analyse en compromettant le dosage d'éléments plus légers que l'or. (difficulté à mesurer le Calcium en particulier). Or, pour des raisons pratiques, dans cette étude seule la métallisation à l'or était facilement accessible. Une expérience a alors été menée afin de tester la possibilité d'analyser le Sr et le Ca pour des échantillons d'otolithes métallisés à l'or, et de prouver que cette analyse est d'aussi bonne qualité qu'avec une métallisation au carbone.

L'échantillon d'otolithe utilisé pour cette expérience provient d'une anguille pêchée en Garonne, dont l'autre otolithe a été analysé au préalable par la même méthode. L'analyse préliminaire a montré que cette anguille est de type fluvial c'est à dire que la valeur du Sr/Ca reste stable au cours de sa vie et a une valeur faible. L'échantillon a été préparé selon une méthode classique de microchimie (voir Tzeng 1997). L'otolithe a d'abord été recouvert par du carbone. Cette métallisation est effectuée en pulvérisant du graphite sous vide sur l'échantillon. L'épaisseur de la couche de carbone a été mesurée par la méthode de l'analyse des couches minces à l'aide de la microsonde à partir d'une feuille d'aluminium métallisée en même temps que l'échantillon. Pour le carbone, on a mesuré une couche de 28×10^{-9} m et pour l'or $2,5 \times 10^{-9}$ m.

Tous les points d'analyse ont été faits entre deux marques d'arrêt de croissance, très nettes sur l'otolithe. Ces points correspondent donc à une couche de l'otolithe déposée au même moment de la vie du poisson. La surface de l'échantillon a ensuite été poncée à la suspension diamant, 1 et 0,25 microns et rincée à l'eau miliQ pour éliminer toute trace de carbone. Une métallisation à l'or a été ensuite effectuée avec un temps de pulvérisation de 25 secondes et une intensité de 25 mA pour obtenir une couche de métal de $2,5 \times 10^{-9}$ m. De nouveaux points d'analyse correspondant à la même zone de l'échantillon, cette fois recouvert d'or, ont été analysés.

Pour chaque métallisation à l'or ou au carbone, quatre types d'analyse différentes ont été effectuées :

- Pour des conditions de courant de 15 KeV de tension, d'intensité de 10 nA, faisceau de 8 μ m, trois points différents ont été analysés.
- Pour des conditions de 15 KeV de tension, d'intensité de 20 nA, faisceau de 8 μ m, trois points différents ont été analysés.

Pour des conditions de 15 KeV de tension, d'intensité de 20 nA, faisceau de 8 μm , 10 analyses successives ont été faites sur le même point.

Pour des conditions de 15 KeV de tension, d'intensité de 20 nA, faisceau de 3 μm , 10 analyses successives ont été faites sur le même point.

Les deux premiers types d'analyses (trois points indépendants), permettent de comparer l'influence de la métallisation sur les résultats. Les deux derniers types d'analyse (10 mesures successives au même point) permettent de suivre l'évolution de la qualité de l'analyse, due à la dégradation de la matière sous l'effet du faisceau en fonction du métal utilisé.

Influence de la métallisation sur les résultats :

Pour de même conditions de courant, les valeurs du ratio Sr/Ca ne sont pas significativement différentes à 5%, quelle que soit la métallisation utilisée (test de Kruskal Wallis). De la même manière il n'existe pas de différence entre les limites de détection du Sr et du Ca.

Table 7 : valeurs des ratios Sr/Ca mesurés en trois points différents pour deux métallisations différentes et deux valeurs de courant différentes.

métal	Courant nA	Sr/Ca
or	10	0,0034
or	10	0,0040
or	10	0,0039
or	20	0,0040
or	20	0,0042
or	20	0,0042
carbone	10	0,0039
carbone	10	0,0039
carbone	10	0,0040
carbone	20	0,0036
carbone	20	0,0041
carbone	20	0,0040

Evolution de la qualité de l'analyse, due à la dégradation de la matière sous l'effet du faisceau.

Le test statistique montre qu'il existe des différences entre la métallisation à l'or et la métallisation au carbone ($P=0.005$). En effet, les valeurs pour l'or sont plus stables que pour le carbone (Figure 15, 1^{er} graphe). On peut remarquer cependant que pour les deux métallisations, la mesure varie dès la deuxième analyse.

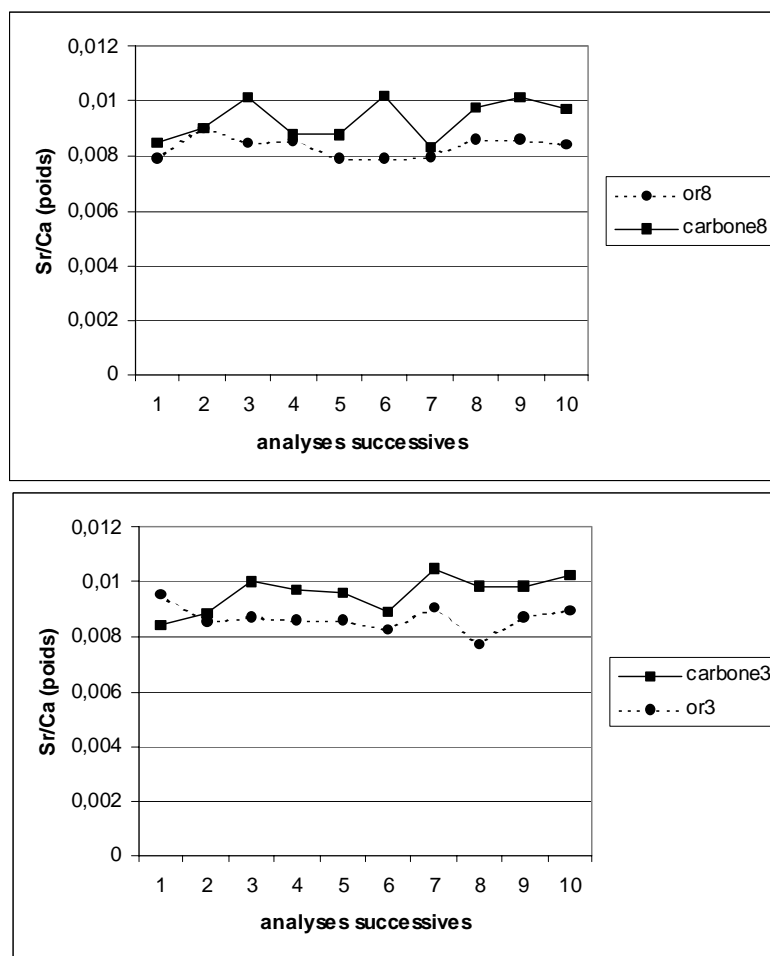


Figure 15 : évolution du rapport Sr/Ca lors d'analyses successives au même point, pour un diamètre de faisceau de 8 microns, 1^{er} graphe et pour un diamètre de faisceau de 3 microns, 2^{ème} graphe.

Le résultat est identique pour le faisceau de 3 microns (Figure 15). Là encore, les résultats pour l'or sont plus stables que pour le carbone ($P=0.007$). La concentration du faisceau pour les deux métallisations entraîne une formation de cratère beaucoup plus rapide que pour le

faisceau de 8 microns. Les résultats sont donc beaucoup moins stables pour le faisceau de 3 microns que pour le faisceau de 8 microns. Lors de la prise de mesure, on s'aperçoit que la formation de cratère apparaît plus tard pour la métallisation à l'or que pour la métallisation au carbone. Il existe une sorte d'effet protecteur de l'or. Les impacts des faisceaux sont observables en obtenant une image à l'aide des électrons réfléchis (permet d'appréhender le relief de l'échantillon). Des images ont été prises pour la métallisation au carbone, et montrent la formation des cratères (Figure 16).

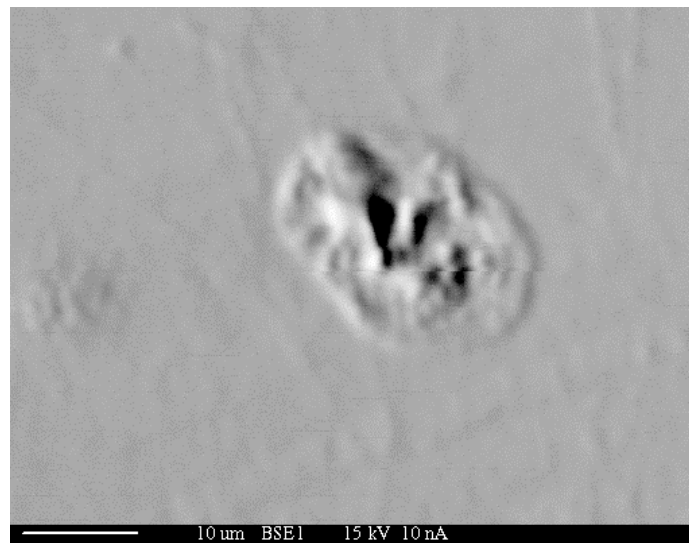


Figure 16 : évolution du rapport Sr/Ca lors d'analyses successives au même point, pour un diamètre de faisceau de 3 microns.

Conditions d'analyse retenues pour la suite du travail :

Les échantillons sont métallisés avec une couche d'or d'épaisseur 1,5 nm afin de permettre l'écoulement des charges. Les standards utilisés sont le SrFCI sur le TAP pour le Sr et l'andradite sur le PET pour le Ca. Le temps de comptage sur la raie $L\alpha$ du Strontium est de 150 s, et de 60s sur la raie $K\alpha$ du Calcium. Le bruit de fond du Strontium n'est mesuré que du côté droit du pic pour éviter l'interférence avec le Calcium. Le temps de comptage est le même que sur le pic, pour chaque point, afin d'optimiser la statistique de comptage. Les conditions d'excitation sont de 15 KeV, le courant est de 10nA, le diamètre du faisceau a été fixé à 8 μm . Les points de mesure sont espacés de 20 μm et ont été pris selon un axe primordium partie postérieure de l'otolithe. En 8 mois, les otolithes d'une précédente

expérimentation ont grandi de 160 μm . Un intervalle de 20 μm sur un otolithe correspond donc environ à un mois (rapport de stage d'Antoine Malmezat)

Méthode de préparation des otolithes

Extraction des otolithes

La méthode de mesure par microchimie des ratios Sr/Ca impose de minimiser toutes les sources de contamination des otolithes pour toutes les phases de la préparation des échantillons. Lors de l'extraction (Figure 17), des instruments en plastique sont utilisés et les otolithes sont nettoyés dans trois bains successifs d'eau bi-distillée. Les otolithes sont stockés après séchage complet dans des microtubes stériles.

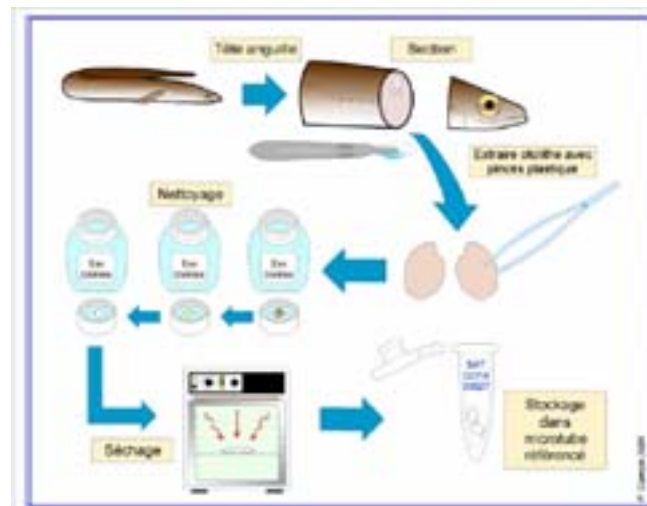


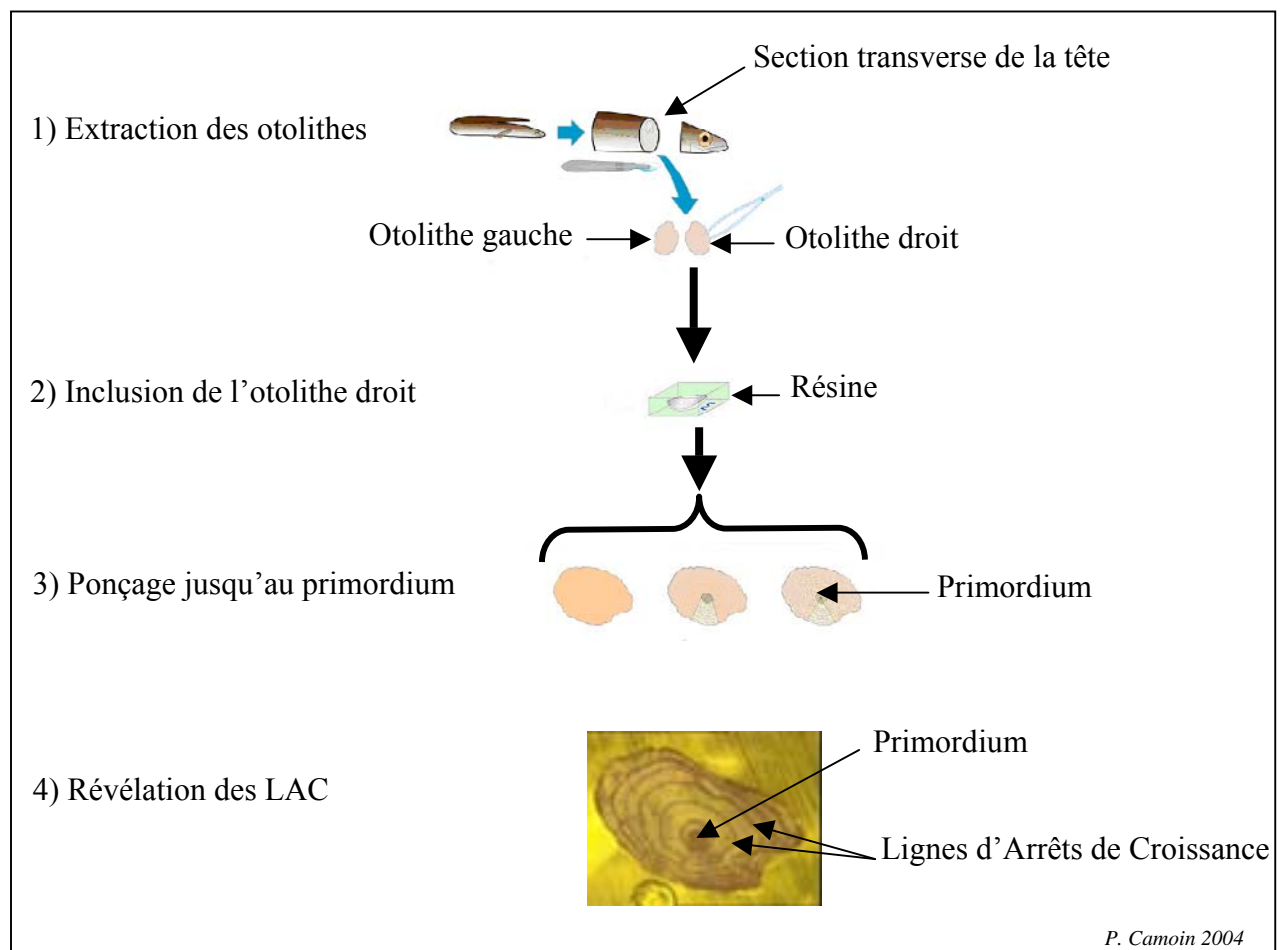
Figure 17 : protocole d'extraction des otolithes d'anguilles.

Ponçage des otolithes.

Les otolithes sont inclus dans une résine (ne contenant pas de Sr et de Ca) qui sert de support. Ce support permet de pratiquer par ponçage une coupe de l'otolithe qui passe par le primordium (origine des stries, centre de croissance). Le ponçage s'effectue avec une polisseuse et du papier silice constamment arrosé d'eau bi-distillée. Des grains de plus en plus fins et en finition des suspensions de diamant 0.25 μm , sont utilisés pour obtenir une surface la plus plane possible (contrainte imposée par la microsonde X).

Protocole global d'analyse des otolithes.

Les échantillons d'otolithes sont analysés à la microsonde X selon le protocole décrit précédemment. Après l'analyse de microchimie, la couche de métal déposée sur les échantillons est nettoyée par un polissage rapide à l'alumine de grain $1\ \mu\text{m}$, puis le protocole de révélation des marques d'âge est appliqué.

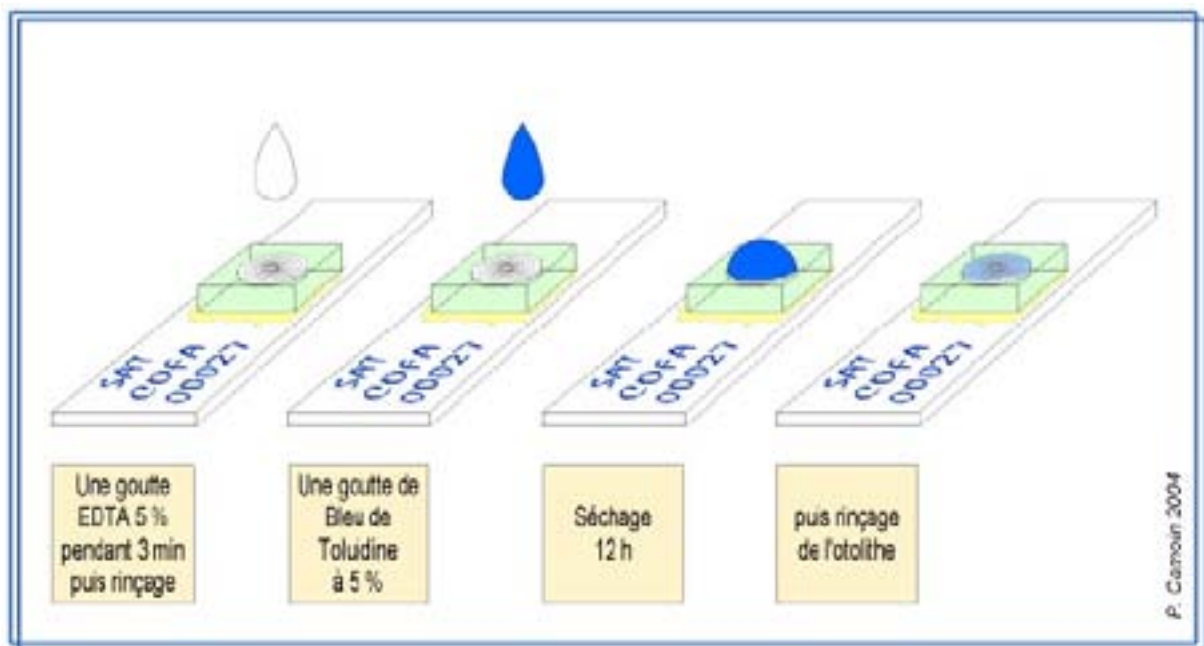


Etude de la croissance

Estimation de l'âge des anguilles

L'estimation de l'âge des anguilles s'appuie sur la validation du dépôt annuel des stries de croissance chez l'anguille européenne. Cette estimation de l'âge à partir des lignes d'arrêt de croissance, a été validée en examinant les marques présentes dans des otolithes d'anguilles d'âge connu, pour *A. anguilla* (Berg 1985, Svedang et al. 1998) et *A. australis* (Pease et al. 2003), et met en évidence le dépôt d'une marque d'arrêt de croissance par année. Cependant, des marques supplémentaires, causées par un stress important peuvent apparaître (Mounaix & Fontenelle 1994) et biaiser l'estimation de l'âge. Ce biais est cependant moins important dans les écosystèmes estuariens et fluviaux que dans les petits affluents et tributaires. On peut donc conclure que le nombre de marques d'arrêt de croissance est dans le cas de la présente étude, une bonne approximation de l'âge.

Protocole de préparation des échantillons pour l'estimation de l'âge.



Le rétrocalcul de la taille.

Le rétrocalcul est une méthode qui permet de calculer de façon rétrospective la taille à l'âge des poissons. Cette méthode s'appuie sur l'hypothèse d'une relation de proportionnalité entre la taille totale du poisson et une dimension de l'otolithe (diamètre, rayon...). Cette corrélation entre la taille du poisson et la taille de l'otolithe a été démontrée chez l'anguille européenne (Panfili et al. 1994) et pour les anguilles de Nouvelle Zélande *A. renardhittii* et *A. australis* (Graynoth 1999). L'étude de la croissance somatique, vue par la croissance de l'otolithe a été déjà utilisée chez l'anguille (Holmgren & Mosegaard 1996, Poole & Reynolds 1996, Holmgren et al. 1997). Cette méthode doit être utilisée avec précautions car d'une part c'est une méthode indirecte et d'autre part, l'otolithe peut continuer de croître quand la croissance du poisson s'arrête en cas de stress ou de jeûne. Ainsi, un découplage entre croissance somatique et croissance de l'otolithe a été observé chez *Salvelinus alpinus*, (Mosegaard et al. 1988), pour des conditions de températures inhabituelles pour cette espèce.

CHAPITRE 3 : UTILISATION DU SR/CA POUR RETRACER LES MOUVEMENTS DES ANGUILLES.

**RETRACER LES CHANGEMENTS D'HABITATS DES ANGUILLES EN
UTILISANT LES RAPPORTS SR/CA : VALIDATION ET APPLICATION AUX
ANGUILLES DES COMPARTIMENTS COTIERS, ESTUARIENS ET FLUVIAUX
DU BASSIN VERSANT GIRONDE GARONNE DORDOGNE.**

La microchimie des otolithes a été choisie afin retracer les mouvements des anguilles au travers les masses d'eau de salinités différentes des différents sites étudiés. L'utilisation des rapports Sr/Ca dans l'otolithe comme marqueur de l'origine des masses d'eau (et indirectement de la salinité) dans lesquelles les anguilles évoluent, a nécessité de réaliser une validation. L'objectif de cette validation était dans premier temps de vérifier que les rapports Sr/Ca de l'eau étaient bien corrélés à la salinité dans les différents compartiments halins du bassin versant de la Gironde, et de connaître le gradient Sr/Ca présent le long du gradient amont aval du BV GGD (relation Sr/Ca milieu de vie). D'autre part, la validation était destinée à vérifier que l'incorporation du Sr/Ca dans l'otolithe reflétait le ratio Sr/Ca de l'eau et qu'un mouvement d'une anguille d'un compartiment du bassin à un autre se traduisait bien par une variation des valeurs de Sr/Ca dans l'otolithe dans le même sens. Ainsi, des migrations dans le sens amont aval et dans le sens aval amont d'anguillettes ont été simulées en conditions expérimentales. Afin de rendre compte le plus fidèlement possible des conditions du milieu naturel, l'eau utilisée pour cette validation a été collectée directement et à chaque saison dans quatre compartiments halins (fleuve, estuaire amont, estuaire aval et compartiment marin) du bassin versant de la Gironde. L'eau douce a été prélevée dans un affluent de la Dordogne (L'Isle, salinité 0), l'eau de l'estuaire amont a été prélevée à Blaye (PK ,salinité moyenne 5), l'eau de l'estuaire aval à Royan (PK, salinité 25) et enfin, l'eau de mer a été prélevée dans le bassin d'Arcachon (salinité 30). Des lots d'anguillettes ont été transférées tous les deux mois dans un aquarium rempli avec une eau différente en respectant un gradient amont aval ou aval amont. Ainsi, le lot simulant la migration amont aval a été transféré dans un aquarium rempli d'eau d'estuaire amont, après avoir passé deux mois dans de l'eau du fleuve, puis ce même lot a été transféré successivement dans de l'eau d'estuaire aval, puis dans de l'eau de mer. Deux lots témoins ont été maintenus soit dans de l'eau du fleuve, soit dans de l'eau de mer, toute la durée de l'expérience. En parallèle, le rapport Sr/Ca le long d'un axe de croissance des otolithes d'anguilles collectées dans tous les

compartiments du bassin versant de la Gironde a été mesuré pour obtenir un transect de mesures de Sr/Ca correspondant à la durée de la vie de l'individu.

Les analyses du rapport Sr/Ca par microsonde à dispersion d'ondes (WDS), ont révélé que dans les otolithes des poissons soumis aux conditions expérimentales, les changements d'aquarium se traduisaient par un accroissement du rapport Sr/Ca (migration amont aval), ou par une décroissance du rapport Sr/Ca (migration aval amont). Aucun effet significatif de l'ontogénie dans l'incorporation du Sr/Ca n'a été trouvé en deçà de la marque civelle, dans les otolithes des poissons témoins maintenus dans les mêmes conditions de salinité.

L'interprétation des transects de mesures Sr/Ca des poissons capturés dans le milieu naturel, à la lumière des résultats de la validation, a montré que certains individus ont expérimenté un changement majeur de milieu au cours de leur vie.

**TRACKING CONTINENTAL HABITAT SHIFTS OF EELS USING OTOLITH
SR/CA RATIOS: VALIDATION AND APPLICATION TO THE COASTAL,
ESTUARINE AND RIVERINE EELS OF THE GIRONDE-GARONNE-DORDOGNE
WATERSHED.**

Daverat F., Tomas J., Lahaye M., Palmer M., Elie P.

Marine and Freshwater Research 2005 vol **56** 619-627

Abstract. To enable a relevant interpretation of otolith strontium:calcium (Sr/Ca) variations in terms of habitat shifts of eels, the Sr/Ca-salinity relationship in eel otoliths was validated. Downstream and upstream migrations of young eels were reproduced in the laboratory by transferring groups of fish every two months between aquaria filled with water coming from the Dordogne river (salinity 0), the upper Gironde estuary (5), the lower Gironde estuary (25) and the coast (30) representing the salinity gradient observed in the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. Ontogenetic changes in otolith Sr/Ca were assessed in two groups of control fish that were kept in one of either two constant salinities (freshwater or seawater). WDS analyses of Sr/Ca ratios in the otoliths showed that the change of aquarium was recorded as a Sr/Ca increase (downstream migration) or a Sr/Ca decrease (upstream migration). No ontogenetic effect was detected in control fish away from the glass eel marks in otoliths in either group of fish. The electron microprobe (WDS) analysis of the Sr/Ca life transects in several otoliths of eels caught in the Gironde Garonne Dordogne watershed showed that some of them were migrant eels that had experienced one major habitat shift during their continental life.

INTRODUCTION

Temperate eel population declines are a major problem worldwide. A declaration of concern has been addressed recently and it has been declared that the fisheries might not be sustainable (Anonymous 2003). Yet, researchers have not conducted a comprehensive investigation of the population dynamics of anguillid eels. In particular, the consequence for the population dynamics of the coexistence of divergent life cycles within a single eel population remains unclear.

The European eel *Anguilla anguilla* is a catadromous fish that spawns in the Sargasso Sea. The larvae drift with the Gulf Stream and North Atlantic current to the continental shelf of Europe and North Africa where they metamorphose into glass eels (Bertin 1951; Tesch 1991; 2003). They become pigmented elvers as they penetrate estuaries, rivers and streams and complete their growth phase in a large choice of habitats (lagoons, estuaries, marshes, rivers, lakes and streams). The growth phase lasts from three to 15 years or more and is followed by

a second metamorphosis into silver eel. Silver eels achieve their sexual maturation as they swim back to their spawning grounds in the Sargasso Sea.

Otolith growth patterns and chemical composition potentially provide detailed, individual chronologies of habitat use that are of great value to ecological studies. Measurements of strontium:calcium (Sr/Ca) ratios across microstructural features in eel otoliths have been broadly used to infer life history periods spent in fresh, brackish, and marine environments (Tzeng *et al.* 1997; Tsukamoto *et al.* 1998; Tzeng *et al.* 2000). These studies hypothesised that among a single eel population different life history tactics coexist related to a choice of habitat (marine, brackish, freshwater) or a shift of habitat (Tsukamoto and Arai 2001; Jessop *et al.* 2002; Tzeng *et al.* 2002; Morisson 2003; Tzeng *et al.* 2003; Arai *et al.* 2004; Kotake *et al.* 2004) However, these studies have been based on the expectation that eel otolith Sr/Ca and salinity are positively correlated (Tzeng 1996).

The present work is part of a broader study on the use of coastal and estuarine habitats of the Gironde catchment area by European eels. This project on the Gironde-Garonne-Dordogne watershed involved the acquisition of otolith Sr/Ca time series to infer eel habitat choices. Results revealed the coexistence of fractions of populations that experienced Sr/Ca levels consistent with riverine, estuarine and coastal life histories (Daverat *et al.* 2004). In order to accurately interpret otolith Sr/Ca variations in terms of movement of eels in the estuary, it was necessary to study both the incorporation of strontium into eel otoliths within the study site, one of the largest European estuaries, and the influence of ontogenetic effects upon this relationship. Early studies on the strontium incorporation into eel otoliths of *Anguilla japonica* glass eels maintained in the same salinity level for seven months showed that the Sr/Ca level in their otolith correlated with the salinity of the water (Tzeng 1996; Kawakami *et al.* 1998). Information about the incorporation of Sr/Ca and the effect of a shift in habitat on the Sr/Ca incorporation in the otolith of young *Anguilla rostrata* was provided by Kraus and Secor (2004). In that study batches of glass eels were moved from one salinity to another. Controversial results were obtained, showing that the experiment only allowed discrimination between large saline compartments such as fresh, brackish and seawater. Added to this, there was a hypothesis that strontium incorporation in fish submitted to estuarine conditions could be more affected by ontogeny than by environment. In the case of juvenile sole (*Solea solea*), experimental data showed that ontogeny rather than salinity explained the sudden breaks in the Sr/Ca chronologies (Pontual *et al.* 2003). Moreover, across an estuarine salinity gradient, published information on the incorporation of Sr/Ca from water into eel otoliths is scarce. Within the estuary, the relationship between salinity and Sr/Ca ratios is complex as it relies on

both initial concentrations of strontium in the river water and seawater and the mixing of seawater and freshwater in the estuary. Kraus and Secor (2004) noted that the mixing curve of Sr/Ca depends almost entirely on the freshwater Sr content. The purpose of our study was first to test the hypothesis that within the Gironde watershed, an upstream or downstream migration of eels would be reflected in the otolith, respectively, by a decrease or an increase of the Sr/Ca value. The final aim was to apply the results to the interpretation of otolith Sr/Ca time series obtained from eels collected in the Gironde-Garonne-Dordogne basin.

MATERIAL AND METHODS

Study site

The Gironde estuary, among the largest of European estuaries, is 76 km long (Figure 18). It varies in width from 2 km to 11 km at its widest part. Its surface area is approximately 625 km² at high tide.

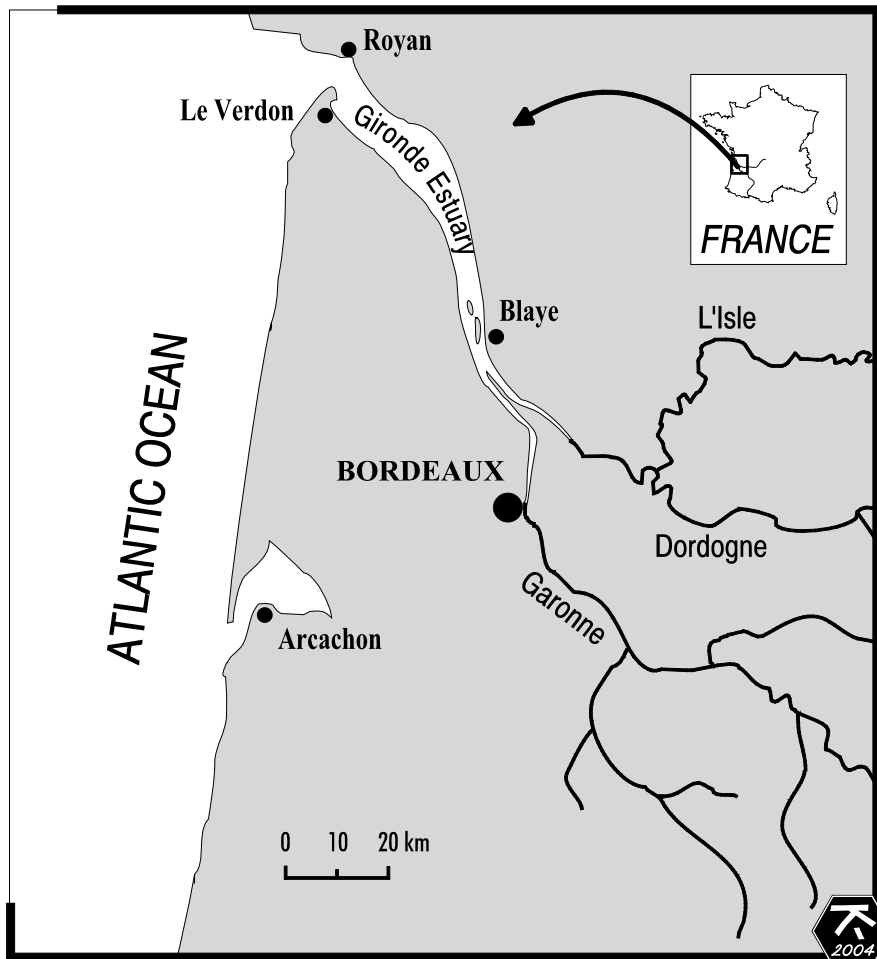


Figure 18 :Map showing the four locations selected to collect water for the experiment in the Gironde-Garonne-Dordogne watershed and Bassin d'Arcachon, Gironde, France: Arcachon, Royan, Blaye and the River Isle (Map by Ph. Camoin).

The bottom of the estuary is mainly a mixture of sand and mud with the sandiest part in the lower sectors and the muddiest part in the upper sectors (Sottolichio 1999). In the Gironde estuary, the salinity gradient varies upstream between 33 and 0 and changes with tide and season (Castaing 1981; Sottolichio 1999).

The glass eels used for the laboratory experiments were obtained from the Loire estuary commercial fishery on March 2003. This batch of 1500 glass eels was fished close to the mouth of the estuary. Consequently, it was assumed that eels had had no contact with freshwater at that time. Eels were sent over to the rearing facilities, maintained in a cold environment during transport, and placed in a seawater tank for two weeks. From the initial stock, 400 eels were randomly sampled, and evenly split into two tanks, one filled with freshwater (Isle) and the other with seawater (Arcachon). These tanks then constituted the stock to be used in the downstream simulation (Treatment 1) and the upstream migration (Treatment 2). Eels remained in each of these two tanks for three months (Period 1). They were initially fed chironomid larvae at a level of 10 % of the fish biomass in each aquarium and increased thereafter to reach ad libitum ratios. 30 % of the water was renewed each week.

Experimental design

The salinity gradient in the basin was reproduced with two replicates in the experiment using water collected from four different locations along the estuary (eight tanks). The locations (Figure 18) covered most of the range of salinities in the basin: freshwater (Isle), the middle estuary (Blaye), the lower estuary (Royan) and seawater (Arcachon). Water from the four locations in the basin was collected at three different times (in March, July and October). Individuals were randomly assigned to the eight experimental tanks. In the experiment, fishes were moved from one aquarium to the next every two months simulating a downstream migration (Treatment 1) or an upstream migration (Treatment 2). Control fishes were maintained in the same water for six months thus covering only three quarter periods of the experiment. Two batches of control fish were maintained in Isle water (freshwater) while two other batches were reared in Arcachon water (marine). A manipulation of each control fish in a manner similar to that of changing aquaria, insured the same level of stress for the control

fish as the treatment batches. Water temperature, salinity and pH were recorded daily in each aquarium. Ten fishes per batch were sacrificed every time that fishes were changed among aquaria, total length (mm) and weight (0.01 g) were recorded after blotting dry, and their otoliths extracted and stored dried. The number of fish per aquarium and the number of fish that were involved in the analysis are presented in Table 8. At the end of the experiment, all surviving fishes were euthanised with eugenol, measured and frozen. The eels used in the experiment as well as the eels collected in the estuary were manipulated and sacrificed respecting ethics legislation and minimizing suffering (Anonymous 1998).

	<i>Downstream migration</i>		<i>Upstream migration</i>		<i>Control fish Marine</i>		<i>Control fish Freshwater</i>	
	<i>ISa</i>	<i>ISb</i>	<i>DSa</i>	<i>DSb</i>	<i>MAa</i>	<i>MAb</i>	<i>FRa</i>	<i>FRb</i>
Period1	100	100	100	100	100	100	100	100
Period2	50	50	50	50	15	15	15	15
Period3	31	37	36	32	12	12	13	10
Period4	10	12	12	12				

Table 8 Number of eels per batch for Treatment 1 (downstream migration, increasing salinity IS), Treatment 2 (upstream migration, decreasing salinity DS) and Control fish (Marine and Freshwater). Replicates of tanks were named a and b. Numbers in bold refer to the number of fish used in the WDS analyses.

Water samples from each tank were collected every month and were acidified with 1% trace metal grade nitric acid and then cold stored for subsequent analysis. Strontium was analysed with Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry (ICP-MS) and calcium was analysed with Atomic Absorption Spectrometry (AAS).

Field sampling

256 eels were collected in the different salinity zones of the study site during year 2003: river (Garonne), estuary (Gironde) and coastal zones (Pertuis charentais and Bassin d'Arcachon). Eels from the river Garonne and the coastal zone were fished with commercial type fyke nets, whereas the eels from the estuary were collected with a small meshed benthic trawl. The eels were euthanised in clove oil. Total length (mm) and weight (0.01g) were recorded. Sex was recorded according to macroscopic examination of the gonad.

Chemical analyses of the otolith

Sagittal otoliths were extracted, rinsed three times with miliQ water, dried and stored until they were embedded in epoxy resin. Otoliths were ground in the sagittal plane to expose the core, polished using 1 micron diamond paste and coated with a 3 nm layer of gold. A Cameca SX 100 Wavelength Dispersive X-ray Spectrometry (WDS) instrument was used to analyse Sr and Ca in otoliths. Andradite and SrFCl were used as standards. A nominal beam diameter of 8 μm was used in raster mode with an accelerating voltage of 15 keV and current of 10 nA. Sr count time at the peak was 100 sec and 30 sec for Ca (Daverat et al. 2004). Subsequent examination of polished otoliths revealed stress marks that were attributed to changes of water and manipulation. The mark attributed to the beginning of the experiment was thicker than the other marks. For each fish, the otolith interval between marks was recorded in order to delimit each experimental period. Otoliths with unclear marks were discarded. Marks were thinner in the control fish than in the treatment fish otoliths. The part of the otolith in between each of those marks was sampled three times with the WDS. Points were spaced evenly at 20 μm intervals perpendicular to a major growth axis. Otoliths of fish caught in the wild were treated and analysed similarly to the experimental fish (see Daverat, et al. 2004 for details). Transects of probe points were performed from the primordium to the edge of the otolith along the postrostral axis. After WDS analyses, otoliths were repolished to remove the coating, etched with 10 % EDTA and then stained with 5 % toluidine blue to enhance the annuli. Annuli abscises were recorded along the microprobe analysis axis as annual marks in order to give a proxy for time in the Sr/Ca graphs. Age of the specimens was determined by counting the number of blue stained annuli.

Statistical analyses

Profile analysis (a special type of repeated measures multivariate analysis of variance, MANOVAR; (Potvin and Lechowicz 1990; Von Ende 2001) was performed with Statistica testing parallelism (similar response between Treatment 1 (downstream migration) and Treatment 2 (upstream migration)) and flatness (between sites within treatment differences). A flatness test was applied to evaluate the ontogenetic effect between the three periods of the experiment. In all tests, aquarium was nested within treatment and set as random factor (Von Ende 2001). Residuals were inspected graphically to determine whether assumptions were valid and an experiment-wise a level of $\alpha = 0.05$ was selected prior to conducting statistical testing.

RESULTS

Water

Despite the frequent renewing of the water, evaporation was the cause of the increase of salinity within each period of the experiment (Figure 19). During this unusually hot summer, the salinity reached the value of 43 for Arcachon water.

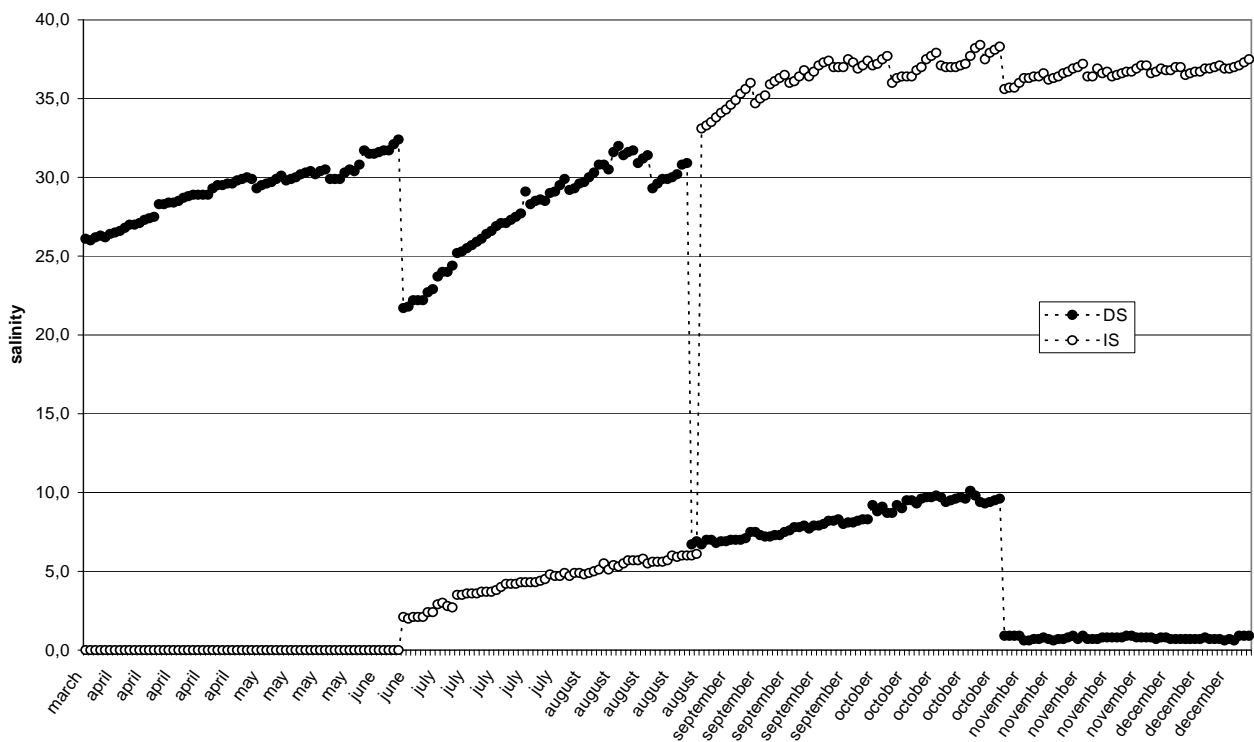


Figure 19. Salinity experienced by *A. anguilla* in Treatment 1 (downstream migration, IS) and Treatment 2 (upstream migration, DS) during the experiment.

Nonetheless, over the duration of the experiment, water Sr/Ca ratios followed the estuarine gradient in salinity as expected (Figure 20), the marine site had the higher values (16.1×10^{-3}) while the river site had the lower values (1.4×10^{-3}).

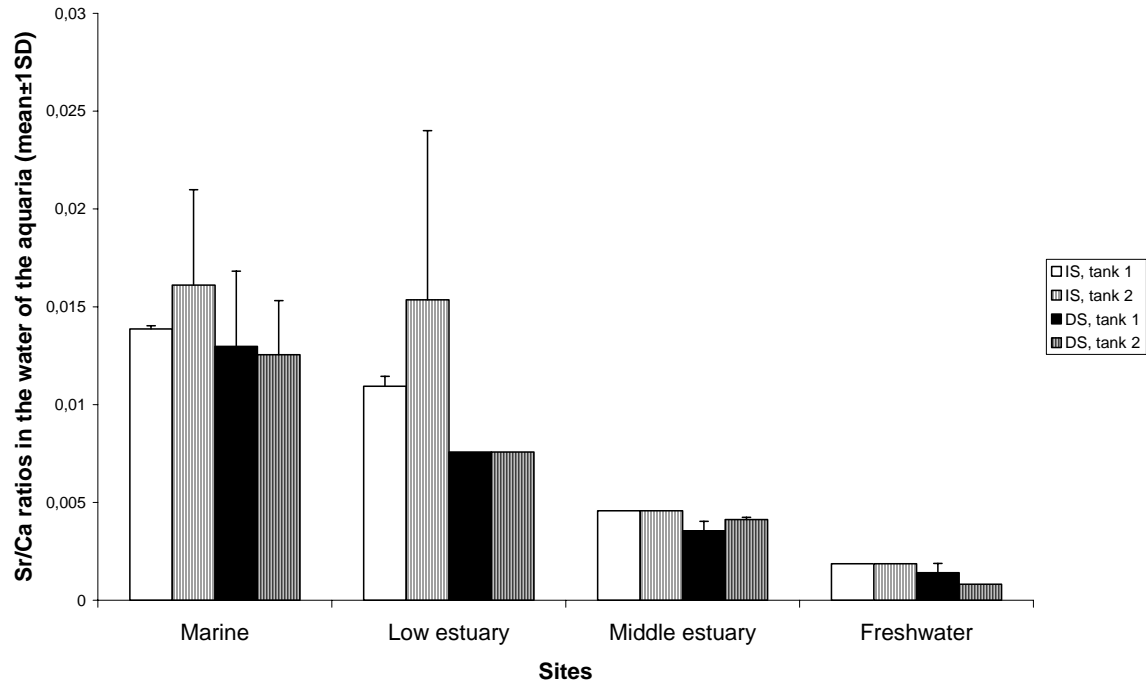


Figure 20 : Variations of Sr/Ca ratios in the water of the aquaria for the four periods of the experiment in the two treatments.

Effect of salinity on Sr/Ca ratios in the otolith in experimental fish.

Differences in Sr/Ca ratios between Treatment 1 (downstream migration) and Treatment 2 (upstream migration) were significant (Parallelism test, Wilks=0.464, df=3,19, p=0.002). However, post hoc comparisons showed that only the increment between the low estuary and the marine site Sr/Ca ratios was significant (p=0.02). Consequently, the results show that the Sr/Ca ratios in the otolith corresponding to estuarine or freshwater sites are specific to the site regardless of the previous history of saline exposure of the fish.

In the flatness test, clear significant differences between sites were found in Sr/Ca ratios in both Treatment 1 (Wilks=0.03, df=3,19, p<0.001) and Treatment 2 (Wilks=0.02, df=3,19, p<0.001). Results thus clearly show that the values of the Sr/Ca ratios in the otolith allow discrimination of the site of residence of the eels collected along the Gironde-Garonne-Dordogne basin (Figure 21).

Ontogenetic effect

No significant differences were found in Sr/Ca ratios between the three periods in the marine control Figure 22, ruling out the existence of any ontogenetic effect (Wilks=0.74, df=2,9, p=0.27). Instead, significant differences existed in the freshwater control fish (Wilks=0.39, df=2,9, p=0.015). Post hoc comparisons revealed that significant differences in Sr/Ca ratios

existed only between Period 1 and Period 2 ($p=0.03$), with ratios being higher in Period 1. This effect could be explained by the fact that some eels were still undergoing their metamorphosis into glass eels in Period 1. During that stage, Sr/Ca incorporation is thought to be mostly conditioned by the metamorphosis physiology rather than environment factors such as salinity.

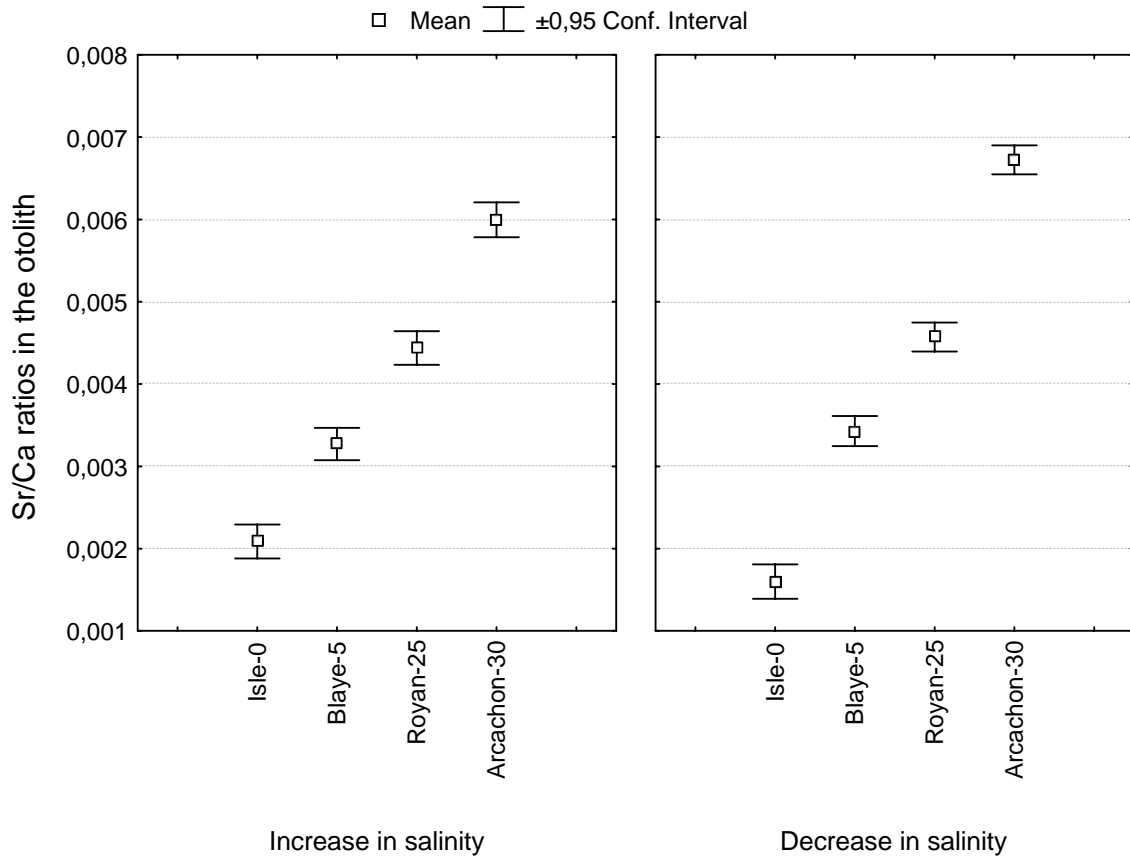


Figure 21. Otolith Sr/Ca ratios of the four periods of the experiment in Treatment 1 *A. anguilla* (downstream migration, increasing salinity IS) and Treatment 2 fish (upstream migration, decreasing salinity DS). Each point represents the mean Sr/Ca ratio for all individuals at the time they experienced the salinity of each site (mean salinities are provided with the site).

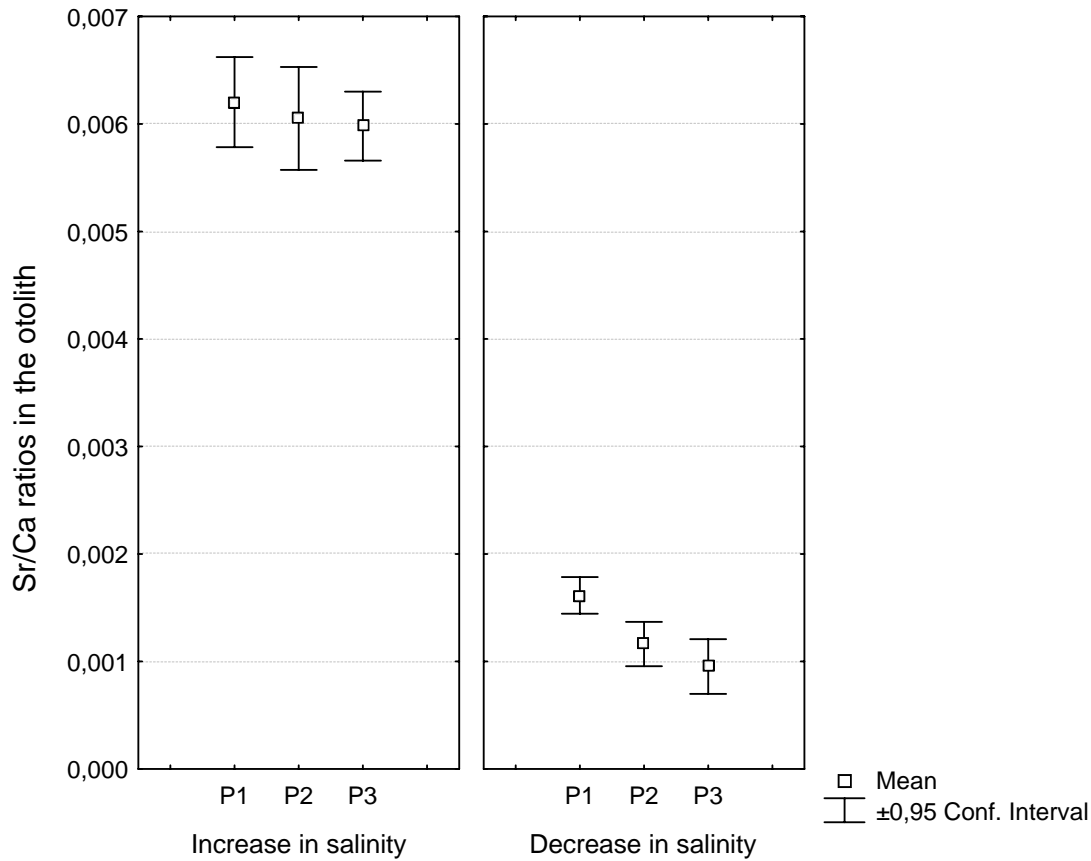


Figure 22 : Otolith Sr/Ca ratios of the three periods of the experiment for the marine and the freshwater control fish. Each point represents the mean Sr/Ca ratio for all individuals for each period P1, P2 and P3.

Wild fish

Sr/Ca profiles in the otoliths of eels captured in the wild showed very different patterns of variation. The five most representative types of Sr/Ca patterns among a sample of 256 eels caught in the different habitats of the study site (sea, estuary, river) are presented (Table 9).

Site of collection	Fish length (mm)	Fish weight (g)	Age (years)	Life history type	Age of habitat shift (years)
Arcachon bay	477	235	8	Type 1	
Garonne river	557	265	13	Type 2	
Estuary	610	380	10	Type 3	
Estuary	570	343	11	Type 4	4
Estuary	570	442	10	Type 5	3

Table 9. Characteristics of selected wild eels *A. anguilla* collected in the study site. All fish were females.

All the resident marine eels (Type 1) had Sr/Ca ratios oscillating around 10×10^{-3} with a mean of 6.6×10^{-3} for the individual eel presented in Figure 23. According to the validation experiment, those values are consistent with a marine site. Those eels never entered freshwater and spent their growth phase in a marine environment until collection. The entire batch of resident river eels (Type 2, Figure 23) had low Sr/Ca ratios at around 1.4×10^{-3} in agreement with the freshwater value obtained in the experiment. Those river eels entered freshwater shortly after their arrival as glass eels and remained in a freshwater habitat. Sr/Ca ratios in the otoliths of estuarine resident eels (Type 3, Figure 23) averaged 3.9×10^{-3} , corresponding to estuarine values as shown in the experiment. Migrant estuarine eels (Type 4, Figure 23) showed either downstream or upstream migrations (Type 5, Figure 23). The downstream migrating estuarine eel was caught in the mid estuary and its Sr/Ca pattern displayed a major break: Sr/Ca values had a mean of 1.1×10^{-3} in the first part of the curve a mean of 4.3×10^{-3} in the second part of the curve. The curve pattern revealed a habitat shift from the river to the estuary that occurred on the fourth year of age according to the marks on the otolith. In the upstream migrating estuarine eel mean Sr/Ca ratio was 8.8×10^{-3} for the first part and 3.2×10^{-3} for the second part. The shift in the pattern occurred at age three. This Sr/Ca revealed a residence in the marine part of the estuary until the age of three and then an upstream migration to another part of the estuary closer to the river where the fish was collected.

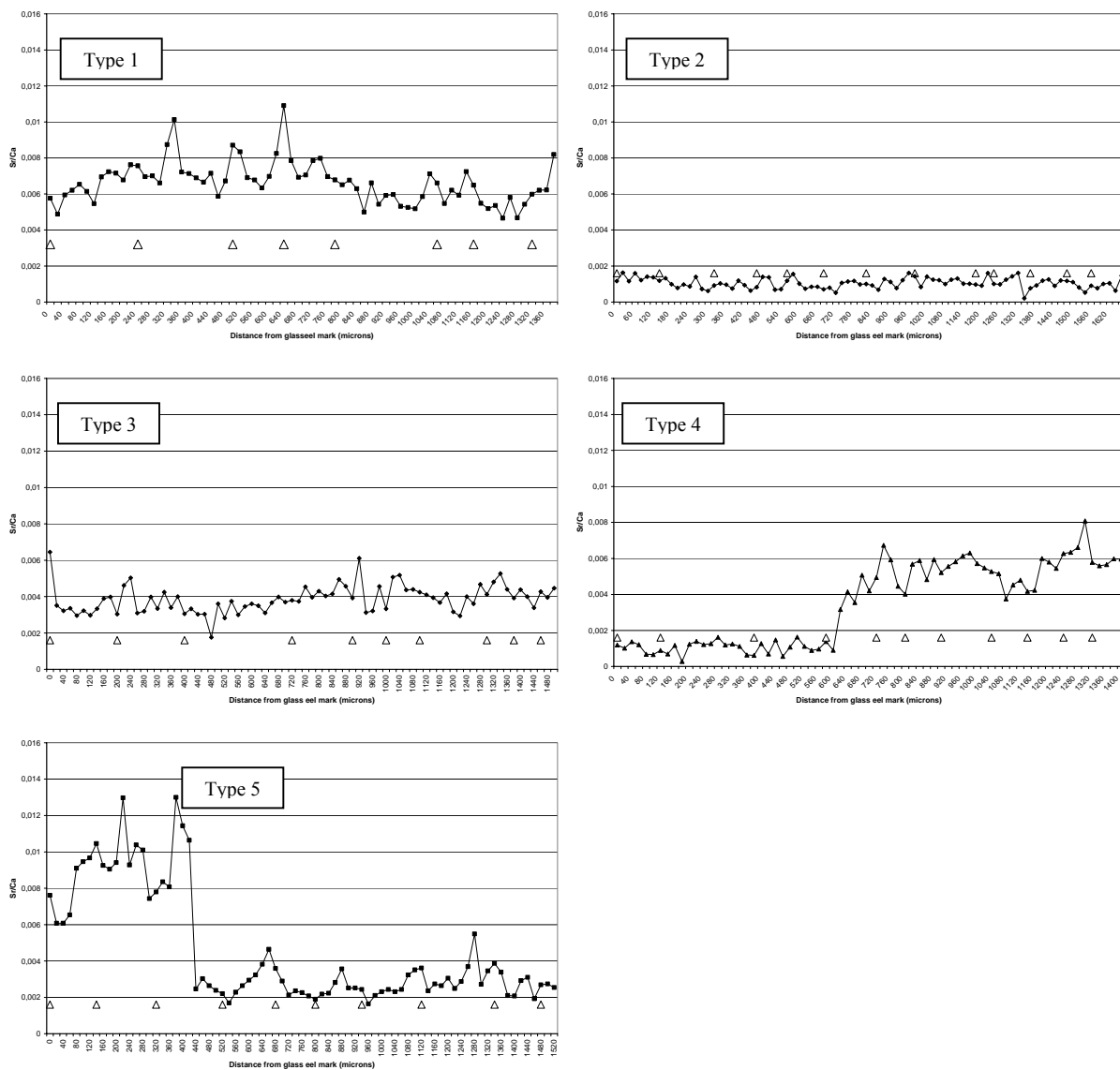


Figure 23 : Sr/Ca variations along line transects from the first annulus to the edge in the otolith of five eels collected in the Gironde watershed (coast, estuary and river) with different life history types. The triangular marks represent the position of age annuli on the transect.

DISCUSSION

The results of the experimental validation have shown that it is possible to discriminate four distinct sites along the salinity gradient in the Gironde-Garonne-Dordogne basin based on the Sr/Ca ratios of eel otoliths. This validation was designed to simulate as closely as possible the movements of eels moving across the most distinct salinity compartments in the Gironde watershed. In experimental conditions the use of water from the study site, or alternatively caging experiments, insure that the simulation of the upstream or downstream migrations are as representative as possible of conditions in the estuary. This, in addition, provides a validation of the use of Sr/Ca measurements in the otolith as an index of the capture site, when using this ratio to investigate movements of eels between freshwater, estuarine and seawater environments. Nonetheless, the use of water directly pumped from the environment has been scarcely used in validation studies on fish using different saline compartments (Kraus and Secor 2004). Moreover, the successive transfer of eels to different salinities also assures that the conditions encountered by individual fish in their upstream or downstream migration are reproduced in the laboratory. Again, only two studies have used this approach so far with successful results only on *Morone americana* (Kraus and Secor 2003; 2004). This approach is different from the traditional rearing of fish at different salinities in different tanks that removes the within-individual variation associated with the change of salinity. Finally, this kind of approach also ensures that instrumental differences do not interact with the application of experimental results. It is highly probable that the use of a technique to analyse dissolved whole otoliths from experimental fish is not replicated by the use of surface analysis techniques such as WDS when analysing fish with unknown saline exposure histories. The use of the same instrument to analyse reared fish and unknowns seems more appropriate for an accurate interpretation of measurements in the unknowns.

Sr/Ca values of eel otoliths and salinity of the Gironde-Garonne-Dordogne basin were positively correlated. Furthermore, along the salinity gradient all the four different sites could be discriminated based on the Sr/Ca ratios measured in eel otoliths given the clearly significant differences between sites in both the downstream and upstream treatments. Previous studies suggested limitations to such discriminations between different estuary sites (Secor and Rooker 2000; Kraus and Secor 2003) where only differences between sea, brackish and freshwater Sr/Ca ratios were found significant. Our results may rely on the pronounced Sr/Ca gradient observed in the Gironde, a consequence of both the low value of

Sr/Ca in freshwater, and the thorough mixing of freshwater masses with sea water masses in the estuary. Besides and importantly, the size of Gironde estuary makes the spatial resolution of Sr/Ca ratios in the environment and in the eel otoliths large enough to discriminate sites at the scale of eel home ranges within the estuary.

These results allow the use of Sr/Ca ratios in eel otoliths from the Gironde-Garonne-Dordogne basin to accurately interpret the history of saline exposure between the four sites studied. Moreover, results show that the assignment of any measured Sr/Ca ratio in an unknown fish would be accurate regardless of whether the fish had inhabited the estuary or freshwaters before that moment in time. Only the transition between seawater and the low estuary is to be closely examined as differences were found between Treatment 1 and Treatment 2 otoliths.

The interpretation of Sr/Ca values as a proxy for habitat (salinity) must be tempered when dealing with the part of the otolith corresponding to the transition between leptocephali and glass eel stage where metamorphosis processes have a dominant influence on strontium incorporation. The beginning of the experiment may have been simultaneous to the drastic decrease of Sr/Ca occurring after metamorphosis into glass eel (Otake *et al.* 1994; Arai *et al.* 1997). During that stage, Sr/Ca incorporation is thought to be mostly conditioned by the metamorphosis physiology rather than environment factors such as salinity (Otake, *et al.* 1994, Arai, 1997) .

The application of the experiment results to the specimens collected in the study site revealed two types of behaviour associated to habitat use, residents and migrant eels. The resident eels had a Sr/Ca chronology consistent with the salinity of their site of capture, either freshwater resident, estuarine or marine resident. According to the life history patterns observed by Jessop *et al.* (2002), Morisson (2003) and Arai *et al.* (2004) for other species of eels, none of the freshwater resident eels showed evidence of having previously resided in brackish water after metamorphosis into the elver stage. Other sources of information, such as fisheries catch per unit of effort (CPUE) observed along the different sites of the Gironde estuary (Beaulaton L, Cemagref, pers. comm.) suggest that the freshwater residents travel across the estuary to reach the freshwater zone of the estuary with a speed of 3 to 4 km per day. Therefore, the 75 km journey across the brackish water zone to the freshwater zone could be made within 25 days which is approximately the resolution in time obtained with the WDS measures on the otolith.

Migrant eels presented Sr/Ca chronologies with a complex pattern consistent with a single major shift of habitat. The majority of the migrant eels of the Gironde estuary sample showed

evidence of freshwater residence for at least one year up to 4 years before migrating downriver to the brackish habitats were they remained until they were collected. The semi catadromous life history is generally consistent over sites and species and consists in a residence of a few years in freshwater habitats before reaching back the brackish sites of the estuaries. The present results are another of the many observations of a semi catadromous behaviour, as it has already been described in *A. anguilla* in the Baltic sea (Tzeng et al. 2000), in *A. rostrata* (Jessop et al. 2002; Morisson 2003) and as well in *A. japonica* (Tsukamoto and Arai 2001; Tzeng et al. 2002) and New Zealand eels *A. diffebachii* and *A. australis* (Arai et al. 2004). However, two studies revealed a life history with two major shifts of habitats for *A. japonica* (Tsukamoto and Arai 2001) and *A. australis* (Arai et al. 2004).

In the Gironde river basin eel population, the movements of migrant eels are not oriented as some individuals move upstream while the majority moves downstream. A pattern of migration from sea to estuary seems to occur for *A. australis* (Arai et al. 2004) as shown by the Sr/Ca chronologies but it requires further validation.

The co-occurrence of migrant eels and resident eels within different systems is a remarkable convergence among the temperate eel species in their mode of habitat use in their elver and yellow eel stages. The advantages of different tactics of habitat use for a fish population still remain unclear and require further investigation, especially in a context of stock depletion for *A. anguilla* where habitat loss and lack of connectivity between brackish and freshwater habitats may deprive the population genetic diversity.

Our results show that it is possible to investigate the movements of eels of Gironde watershed using otolith Sr:Ca chronologies and that variations of Sr:Ca in the water were reflected in the otolith for *A. anguilla*. Application of this validation to a significant sample of eels from the Gironde watershed is promising to investigate seasonal movements and the respective importance of habitats for the European eel.

Acknowledgments

We are indebted to the Water Quality team of Cemagref for conducting the analysis of Calcium in the water (Jean François Dubernet). We acknowledge Sylvie Augagneur for providing expertise and assistance with the ICP-MS analyses. We thank Jean François Bigot and Bernard Ballion for their assistance on the research vessel. This work was funded by the program GIS ECOBAG and the French Ministry of Environment (GRISAM).

LITERATURE CITED

- Anonymous. (1998). Guidelines for the treatment of animals in behavioral research and teaching. *Animal Behaviour* **55**, 251-257
- Anonymous. (2003). Worldwide decline of eel resources necessitates immediate action: Quebec Declaration of Concern. *Fisheries* **28**, 28
- Arai, T., Kotake, A., Lokman, P. M., Miller, M. J. and Tsukamoto, K. (2004). Evidence of different habitat use by New Zealand freshwater eels *Anguilla australis* and *A. dieffenbachii*, as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series* **266**, 213-225
- Arai, T., Otake, T. and Tsukamoto, K. (1997). Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* **161**, 17-22
- Bath, G. E., Thorrold, S. R., Jones, C. M., Campana, S. E., McLaren, J. W. and Lam, J. W. H. (2000). Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **64**, 1705-1714
- Bertin, L. (1951). Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses. Payot, Paris, 188.
- Castaing, P. (1981). 'Le transfert à l'Océan des suspensions estuariennes, cas de la Gironde.' PhD thesis (Université de Bordeaux I)
- Daverat, F., Elie, P. and Lahaye, M. (2004). Microchemistry contribution to a first approach to the diversity of life histories of eels from the lower part of the Gironde Garonne Dordogne watershed. *Cybium* **28**, 83-90
- Jessop, B. M., Shiao, J.-C., Iizuka, Y. and Tzeng, W.-N. (2002). Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series* **233**, 217-229
- Kawakami, Y., Mochioka, N., Morishita, K., Tajima, T., Nakagawa, H., Toh, H. and Nakazono, A. (1998). Factors influencing otolith strontium/calcium ratios in *Anguilla japonica* elvers. *Environmental Biology of Fishes* **52**, 299-303
- Kotake, A., Arai, T., Ohji, M., Yamane, S., Miyazaki, N. and Tsukamoto, K. (2004). Application of otolith microchemistry to estimate the migratory history of Japanese eel *Anguilla japonica* on the Sanriku Coast of Japan. *Journal of Applied Ichthyology* **20**, 150-153
- Kraus, R. T. and Secor, D. H. (2003). Response of otolith Sr:Ca to a manipulated environment in young American eels. *American Fisheries Society Symposium* **33**, 79-85
- Kraus, R. T. and Secor, D. H. (2004). Incorporation of strontium into otoliths of an estuarine fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **302**, 85-106
- Morisson, W. E., Secor, D. H., Piccoli, P. M. (2003). Estuarine habitat use by Hudson river American eels as determined by otolith Strontium:Calcium ratios. *American Fisheries Society Symposium* **33**, 87-99

- Otake, T., Ishii, T., Nakahara, M. and Nakamura, R. (1994). Drastic changes in otolith strontium/calcium ratios in leptocephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* **112**, 189-194
- Pontual, H. d., Lagardere, F., Amara, R., Bohn, M. and Ogor, A. (2003). Influence of ontogenetic and environmental changes in the otolith microchemistry of sole (*Solea solea*). *Journal of Sea Research* **50**, 199-211
- Potvin, C. and Lechowicz, M. J. (1990). The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* **71**, 1389-1400
- Secor, D. H. and Rooker, J. R. (2000). Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fisheries Research* **46**, 359-371
- Sottolichio, A. (1999). 'Modélisation de la dynamique des structures turbides (bouchon vaseux et crème de vase) dans l'estuaire de la Gironde'. PhD thesis (Université de Bordeaux I).
- Tesch, F. W. (2003). The eel. fifth edition. Oxford. Blackwell Publishing, 408.
- Tsukamoto, K. and Arai, T. (2001). Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Marine Ecology Progress Series* **220**, 265-276
- Tsukamoto, K., Nakai, I. and Tesch, W. V. (1998). Do all freshwater eels migrate? *Nature* **396**, 635
- Tzeng, W. N. (1996). Effects of salinity and ontogenetic movements on strontium:calcium ratios in the otoliths of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **199**, 111-122
- Tzeng, W. N., Iizuka, Y., Shiao, J. C., Yamada, Y. and Oka, H. (2003). Identification and growth rates comparison of divergent migratory contingents of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture* **216**, 77-86
- Tzeng, W. N., Severin, K. P. and Wickstrom, H. (1997). Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* **149**, 73-81
- Tzeng, W. N., Shiao, J. C. and Iizuka, Y. (2002). Use of otolith Sr:Ca ratios to study the riverine migratory behaviors of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* **245**, 213-221
- Tzeng, W. N., Wang, C. H., Wickstrom, H. and Reizenstein, M. (2000). Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Marine Biology* **137**, 93-98
- Von Ende, C. N. (2001). Repeated-measures Analysis. Growth and other time-dependent measures. in "Design and analysis of ecological experiments": Oxford. 415 pp

CHAPITRE 4 : CHRONOLOGIES D'UTILISATION DE L'HABITAT PAR LES ANGUILLES

INTERPRETATION DES SERIES DE MESURES SR:CA EN CHRONIQUES INDIVIDUELLES D'UTILISATION DE L'HABITAT, IDENTIFICATION DE TACTIQUES.

La validation réalisée au chapitre précédent a permis de déterminer la relation entre une valeur du rapport Sr/Ca mesurée sur un otolithe d'anguille et son habitat. Pour étudier les déplacements des poissons au travers de masses d'eau de salinité différentes dans le bassin de la Gironde, il s'agit ensuite de mesurer les valeurs Sr :Ca des otolithes d'anguilles échantillonnées dans le milieu naturel. Les séries de mesures de Sr :Ca prises à intervalles réguliers le long d'un axe partant du primordium (cœur de l'otolithe) jusqu'au bord permettent potentiellement d'intégrer le signal Sr :Ca sur toute la durée de la vie du poisson. On obtient donc un signal Sr :Ca en fonction d'une abscisse(x) le long du rayon de l'otolithe, formalisé par la série temporelle des SrCa(x), de x=0 abscisse du primordium à x l'abscisse du bord de l'otolithe. Cependant l'interprétation d'une série de mesures Sr :Ca le long d'un rayon de l'otolithe en une chronique de présence dans un habitat halin (Habitat(t)) pose plusieurs problèmes :

la transformation de séries de mesures régulièrement espacées le long d'un axe de croissance de l'otolithe en une série temporelle ou comment passer de SrCa(x) en SrCa(t)

L'attribution d'un habitat à une mesure Sr :Ca ou comment transformer SrCa(x) en habitat(x)

La croissance de l'otolithe le long d'un axe suivant un rayon, n'est pas linéaire, mais plutôt, comme la croissance somatique de forme asymptotique. C'est pourquoi, les marques d'âge sont plus espacées dans le nucleus de l'otolithe correspondant au début de la vie du poisson qu'au bord de l'otolithe correspondant à la fin de la vie du poisson. En conséquence, lorsque des mesures régulièrement espacées sur un axe de croissance de l'otolithe sont réalisées, le nombre de mesures comprises dans un intervalle d'une année est plus important au début de la vie du poisson qu'à la fin de sa vie. Ainsi, synthétiser une série de mesures de Sr/Ca en utilisant la moyenne des valeurs serait erroné car le plus grand nombre de mesures des premières années biaise le résultat leur donnant trop de poids. Pour interpréter correctement une série de mesures de Sr/Ca de façon chronologique, il faut donc pouvoir intégrer le modèle de croissance de l'otolithe. Dans ce chapitre, une méthode de traitement des séries temporelles de Sr :Ca, issue du traitement du signal est développée.

Cette méthode consiste d'abord à intégrer la dimension temporelle dans les séries individuelles de Sr :Ca en interpolant les positions des points de mesures Sr :Ca avec les positions des marques d'âge annuelles. Les valeurs Sr :Ca situées entre deux marques d'âge sont ensuite ré-échantillonnées afin d'obtenir le même nombre de valeurs Sr :Ca pour chaque année de la vie de l'anguille. Il s'agit d'attribuer un état (ici un habitat, marin, estuarien ou fluvial) à chaque valeur Sr :Ca des transects individuels de mesures pris sur les otolithes. Un mélange de gaussiennes est ajusté sur la distribution de toutes les valeurs Sr :Ca de tout l'échantillon. Ces trois gaussiennes définissent alors la distribution théorique des valeurs Sr :Ca appartenant à trois habitats du système étudié : le compartiment marin, le compartiment estuarien et le compartiment fluvial. Un habitat est attribué à chaque mesure appartenant à une série individuelle, en comparant la valeur du Sr :Ca aux moyennes et aux écarts types associées aux gaussiennes. Un modèle plus complexe intégrant la saison et l'âge du poisson est aussi utilisé.

Par cette méthode, on retrouve les différentes tactiques d'utilisation de l'habitat définies au chapitre précédent, qui sont soit une résidence soit un déplacement d'un habitat à un autre. La puissance de la méthode réside dans sa capacité d'analyser les déplacements d'un grand nombre d'anguilles échantillonnées dans le bassin versant de la Gironde (192), en utilisant des critères fiables. Il devient alors facile de regrouper les anguilles par tactiques d'utilisation de l'habitat. D'autre part, cette méthode, permet de regarder plus précisément les transitions (les passages) d'un habitat à l'autre. Les résultats montrent en particulier qu'à l'échelle de l'échantillon global, les transitions entre deux habitats différents sont moins fréquentes que le fait de rester dans le même habitat. On observe aussi que la fréquence des transitions entre l'habitat fluvial et l'habitat estuarien augmente jusqu'à l'âge de trois ans. L'application de cette méthode au traitement de données séquentielles prises sur le long d'un axe de croissance d'un otolithe.

Unsupervised Bayesian reconstruction of individual life histories from otolith signatures: case study of eel (*Anguilla anguilla*) otolith Sr:Ca transects.

Fablet^{1*}, R, Daverat, F² and De Pontual, H¹.

1. Ifremer/LASAA, BP 70, 29280 Plouzane, France

2. Cemagref, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas, France

Article soumis à Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science

ABSTRACT : A signal processing method embedded in a Bayesian framework was used to reconstruct life chronologies from otolith measures. In an example applied to a sample of 192 eel *Anguilla anguilla*, the treatment of microchemistry measures of Sr:Ca taken along an otolith growth axis, provided a robust and non supervised analysis of the whole set of individual chronologies of habitat use (either river, estuary or coastal). The relation between Sr:Ca values and habitat was modelled, and influence of age and season was introduced. This model allowed the translation of Sr:Ca series into state sequences of habitats. The temporal nature of the series was reconstituted so that individual life histories were obtained. Major movement characteristics such as age at transition between habitats and time spent in one habitat were retrieved. The unsupervised classification of habitat use patterns showed a great diversity of habitat use patterns with 20 different patterns accounting for 90% of the sample. In accordance with results from literature, some eels were resident of their capture site while others changed habitat once of several times. Movements between two different habitats were not frequent in the overall sample and mostly occurred for age classes of less than four years old. A wide range of applications for the analysis of individual life traits can be stated by this proposed Bayesian reconstruction of the time series of a state sequence from a set of chemical and structural measures taken on otolith growth axis.

Key words : individual life histories, fish otoliths, Bayesian labeling, Gaussian mixture model, hidden Markov model, otolith microchemistry.

INTRODUCTION

The recent bloom of ecology studies using otolith microchemistry emphasises its remarkable accuracy in investigating fish life history traits. The use of otolith chemistry to trace migration

pathways is premised on a significant correlation between the elemental composition of otoliths and physicochemical properties of the ambient environment (Thorrold et al. 1997, Campana 1999, Martin & Thorrold 2005). Hence, sequential elemental measures acquired along an otolith growth axis are thought to record environmental information along the fish lifespan. River basin origin have been inferred from strontium isotopes ratios (Thorrold & Shuttleworth 2000, Milton & Chenery 2003), while salinity level has been inferred from ratios of strontium on calcium (Tzeng et al. 1994). With more than 200 research articles published, strontium calcium ratios became the most popular microchemistry application to fish ecology, as a tool to track migrations across water masses of different salinity for at least 20 fish species. To date, focusing only on eels species (*Anguilla spp*), more than 28 published studies have used strontium calcium ratios (Tzeng & Tsai 1994, Tsukamoto et al. 1998). Data acquisition of otolith microchemistry remains technically, timely and costly demanding. Hence, the challenge has first been more a matter of data acquisition than a matter of data interpretation. So far, most otolith microchemistry transects of measures were interpreted by a visual evaluation of each individual curve. Whenever formalised, the treatment of sequential Sr:Ca measures of eel otoliths data consisted in calculation of the mean of the values of each individual eel (Tsukamoto & Arai 2001) while Tzeng et al. 2002 classified eel life histories by the number years which Sr:Ca values are assigned to a specific water mass. This was not correct as, each Sr:Ca otolith measure is a specific indicator of a water mass so that the mean of two different water masses has no ecological meaning. Besides, the temporal dimension of the data was lost. Other studies interpreted directly individual Sr:Ca transects values plotted against age class graphs, with Sr:Ca values assigned to a water mass by their level (Morrison et al. 2003). This was not either satisfactory, as, due to the non-linearity of the otolith growth pattern, the first years of the fish life have a greater spatial resolution than the last years of the fish life. As a consequence, evenly spaced Sr:Ca measures transects result in non equal number of measures for each year of the fish life. A large data set of 270 eel Sr:Ca transects was classified with a supervised method accounting for the mean and the variations of each individual curve (Daverat & Tomas *in press*). This method was time consuming since it required the treatment of each curve individually and also rather subjective because of the different classes of life histories were defined *a priori*.

It emerged from this overview of previous work a need for an unsupervised well-founded computational method that could at the same time account for the temporal nature of the sequential measures and infer a relevant interpretation of the chemical signal (Sr:Ca ratio) in terms of environmental information (here the habitat visited by the fish). Signal processing

methods appeared as a promising tool to tackle this issue. Multidisciplinary studies have already applied signal processing techniques to process fish otolith data for ageing purposes (Troadec et al. 2000, Fablet 2005) or other issues such as stock discrimination (Campana & Casselman 1993), or fish individual status (Cardinale et al. 2004). Within a signal processing framework, each Sr:Ca measure is associated with a hidden state variable standing for an environmental information (in our case, an habitat and the associated water mass), and the temporal nature of the sequence of Sr:Ca measures can be restored from the otolith growth pattern. Formally, the reconstruction of the individual patterns of habitat use is stated as the Bayesian reconstruction of the temporal sequence of the hidden state variables from the observed sequence of Sr:Ca signatures. The proposed scheme mainly relies on Gaussian mixture models and hidden Markov models. All these developments have been implemented under Matlab 7 using Netlab (Nabney 2001) and CRF (Murphy 2004) toolboxes. This method is then applied to the interpretation of 192 eel otolith Sr:Ca transects of measures in terms of individual habitat use histories. The generalisation of such a method for the treatment of sequential measures taken on an otolith growth axis is further discussed.

Material and Methods

Data sets

An eel ecology study (Daverat et al. 2005), led to the acquisition of 192 individual eel Sr:Ca series. The fish samples were collected in the Gironde river basin SW France in three main habitats (water masses). 63 eels (33%) were collected in freshwater habitats, 115 eels (60%) in the estuary habitats and 14 eels (7%) in the coastal habitats. The aim of this study was to characterize the habitat use patterns of eels from the Gironde river basin, during their continental growing phase as a yellow eel. Sr:Ca ratios transects were used to track the eels movements across freshwater, brackish and marine habitats. Hence, only the part of the otolith corresponding with the continental life of the eel was retained (from glass eel mark to the edge). The acquisition method was described in Daverat et al. (2005), and consisted in electron microprobe measures of Sr and Ca concentrations in 8 μm diameter spots, evenly spaced every 20 μm along the otolith longest growth axis from the glass eel mark to the edge of the otolith. Along this transect of Sr:Ca measures, the position of each annual age mark was recorded as a distance from the glass eel mark.

Calibration over time of Sr :Ca series .

The interpretation of the macrostructures, so-called “rings”, laid annually (Berg 1985) observed on the otoliths along the longest growth axis, provided an estimation of individual growth patterns. The elver mark was set as the origin of the time axis and only the interval between the elver mark and the edge was taken into account, as the ecological issue was the continental habitat use pattern of the eel after the glass eel stage until the time of capture. Annual rings were used as time references to transform Sr :Ca series acquired with respect to the distance to the elver mark to time series using a linear interpolation. The time series was interpolated at a monthly precision (that is to say a time sampling rate of 1/12). In the following, we will refer to this time axis as the age axis, since it refers to the time spent from the elver mark.

The actual temporal resolution of the Sr:Ca series depends both on the sampling resolution of the electron microprobe and obviously of the otolith growth rate. In a previous experiment (Daverat et al. 2005), an otolith growth of 20 µm per month was found for young individuals, so that about 11 Sr:Ca measures are usually sampled for the first growth years, whereas from the 6th year only 3,4 measures may be available due to slower growth. Therefore, the results issued from the analysis of interpolated Sr:Ca time series need to be cautiously analyzed in terms of temporal precision, especially for the last years of life of the older individuals.

Determination of habitat-related Sr:Ca model

Following Daverat et al. (2005), Sr :Ca measures can be regarded as a proxy of the habitat type for eels of the Gironde watershed. Three habitat categories were considered according to salinity compartment: river, estuary and marine habitats. We further modelled the distribution of Sr:Ca signatures for each habitat as a Gaussian distribution parameterized by a mean model and a standard deviation. Different models could be chosen. In this study, two different cases were investigated. The first one was a constant model parameterized by a mean value. In order to test for the influence of seasonality and age on the incorporation of strontium, a linear model with two explanatory variables (fish age and month) was also considered.

Formally, let us denote by $g(\cdot|\Theta_H, \sigma_H)$ the Gaussian distribution of Sr:Ca measures for habitat H, parameterized by the mean model Θ_H and the standard deviation σ_H . Using a constant model $\Theta_H=m_H$, $g(\cdot|m_H, \sigma_H)$ is computed for a Sr:Ca measure y as:

$$g(y|m_H, \sigma_H) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_H^2}} \exp\left(-\frac{(y - m_H)^2}{2\sigma_H^2}\right)$$

Considering a linear model, Θ_H is explicitly defined by the meanvalue m_H , the effect of the age λ_A and the effect of the season λ_S . For a Sr:Ca measure y at age a and hydrological season s (normalized average monthly flow), the associated likelihood $g(y|a,s,\Theta_H,\sigma_H)$ is given by:

$$g(y|a,s,\Theta_H,\sigma_H) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_H^2}} \exp\left(-\frac{(y - m_H - \lambda_A a - \lambda_S s)^2}{2\sigma_H^2}\right)$$

The constant model is a particular case of the linear model with $\lambda_A=\lambda_S=0$. Hence, in the subsequent, we will only detail the developments for the latter.

As a first step, we aim at determining for each habitat type H the associated model parameters (Θ_H,σ_H) . One should note that no labelled data is available to perform this estimation, but only a mixed set of Sr:Ca measures $\{y_i\}$ associated with unknown habitats (within the three considered ones). The estimation of the parameters of the habitat models $\{\pi_H, \Theta_H, \sigma_H\}_{H \in \{R,E,M\}}$ is then stated as an unsupervised issue. To this end, given the Sr:Ca measures $\{y_i\}$ relative to explanatory variables $\{a_i,s_i\}$, the whole distribution of $\{y_i\}$ is modelled as a Gaussian mixture issued from the superimposition of the three Gaussian habitat models:

$$p(y_i|a_i,s_i,\{\pi_H, \Theta_H, \sigma_H\}_{H \in \{R,E,M\}}) = \sum_{H \in \{R,E,M\}} \pi_H g(y_i|a_i,s_i,\Theta_H,\sigma_H),$$

where R, E and M are the labels relative to the three habitats: respectively, river (R), estuary (E) and marine area (M). π_R, π_E, π_M are the prior probabilities for each habitat. Given $\{y_i\}$ and $\{a_i,s_i\}$, we aim at estimating the parameters of the mixture model $\{\pi_H, \Theta_H, \sigma_H\}_{H \in \{R,E,M\}}$ such that $p(y|a,s,\{\pi_H, \Theta_H, \sigma_H\}_{H \in \{R,E,M\}})$ best fits to the distribution of the dataset $\{y_i\}$ according to the maximum likelihood (ML). This model estimation is carried out using the EM (Expectation-Maximization) algorithm (Bishop 1995). We detail in Annex I the computations involved in this iterative procedure.

The estimated mixture parameters are finally assigned to each habitat by sorting the mean values of the Gaussian modes. We rely on the statement that the lower the salinity of the habitat the lower the mean Sr:Ca measure (Figure 24).

The goodness of the fits of the constant model and the linear model for each mode was compared with AIC (Akaike Information Criterion) method (Awad 1996) and the influence of age and season on Sr:Ca value was tested according to correlation statistics between the model prediction and the data (McCullagh & Nelder 1989). The comparison of the contributions of each group of predictors permits to evaluate the relative importance of

habitat, season and age (Silber et al. 1995). These statistical tests were performed with R software (RDevelopmentCoreTeam 2005).

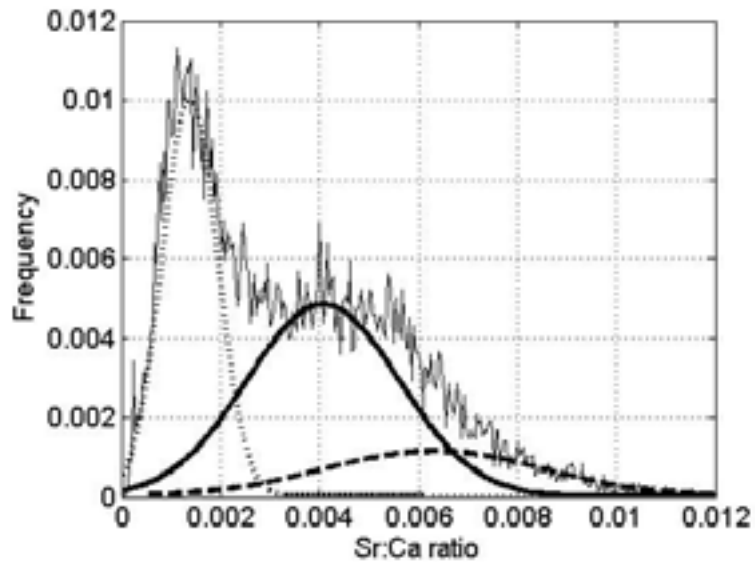


Figure 24 : distribution of Sr:Ca values and associated fitted Gaussian modes.

Estimation of individual habitat use from Sr:Ca series

Our goal is to analyze the individual patterns of habitat use from the series of Sr:Ca measures as illustrated (Figure 25).

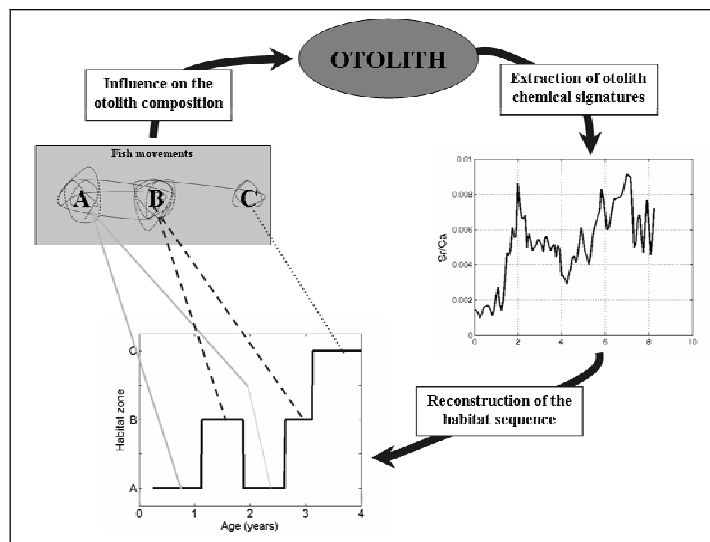


Figure 25 : Principle of the reconstruction of the time habitat sequence from the acquired Sr:Ca measures spatially sampled along a growth axis of the otolith.

This issue resorts to the estimation of the time sequence of the habitat-related path and is formally stated as a Bayesian labelling issue, that is to say retrieving the temporal habitat sequence $\{x_t\}$ corresponding to a given observed series of Sr:Ca measures $\{y_t\}$, where, for each time t , x_t is a label: R (river), E (estuary) or M (Marine area).

Within a Bayesian framework, this labelling issue comes to the determination of the best sequence $(\hat{x}_0, \dots, \hat{x}_T)$ according to the Maximum A Posteriori (MAP) criterion, that is to say retrieving the time sequence of habitat categories corresponding to the maximum likelihood given the acquired series of Sr:Ca measures:

$$(\hat{x}_0, \dots, \hat{x}_T) = \arg \min_{(x_0, \dots, x_T)} p(x_0, \dots, x_T | y_0, \dots, y_T)$$

Eq. 1

Further assumptions are required to solve for this minimization issue. Two solutions are investigated. First, assuming that Sr:Ca measures $\{y_t\}$ and labels $\{x_t\}$ are statistically independent temporal variables. Equation (2) reduces for each time t to:

$$\hat{x}_t = \arg \min_{H \in \{R, E, M\}} p(x_t = H | y_t)$$

Eq. 2

Using the estimated Gaussian mixture model $\{\pi_H, \Theta_H, \sigma_H\}_{H \in \{R, E, M\}}$, the posterior likelihood function $p(x_t = H | y_t)$ is computed as:

$$p(x_t = H_1 | y_t, a_t, s_t, \{\pi_H, \Theta_H, \sigma_H\}_{H \in \{R, E, M\}}) = \frac{\pi_{H_1} p(y_t | a_t, s_t, \Theta_{H_1}, \sigma_{H_1})}{\sum_{H_2 \in \{R, E, M\}} \pi_{H_2} p(y_t | a_t, s_t, \Theta_{H_2}, \sigma_{H_2})}$$

This first model is however rather simplistic and does not model fish movements among habitats. To account for these temporal dynamics, first-order Gaussian hidden Markov models (Rabiner 1989) are used. These models were initially developed and exploited for speech analysis.

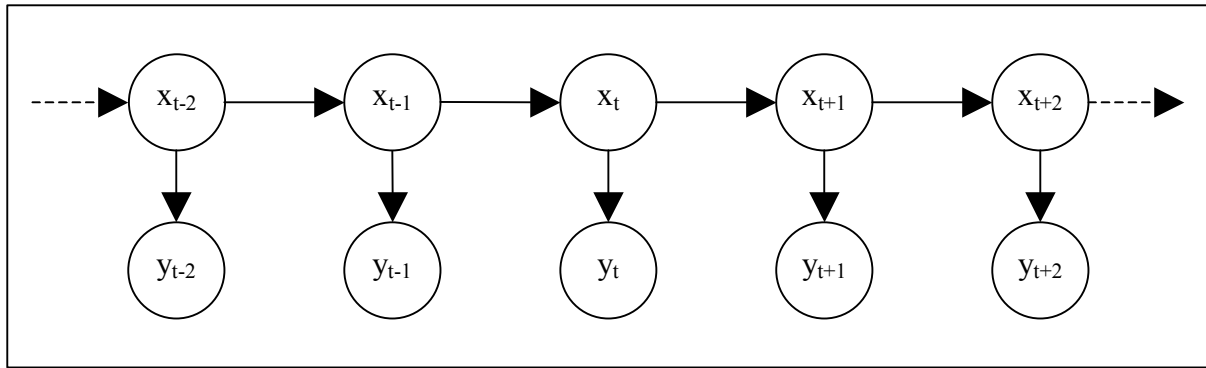


Figure 26 :- Graphical representation of the Gaussian hidden Markov models: the arrows indicate the conditional dependencies $x_t|x_{t-1}$ for the temporal dynamics and $y_t|x_t$ characterizing the likelihood of measure y_t given state x_t .

As illustrated (Figure 26), they involve two main components: a prior on the temporal dynamics of the state variables $\{x_t\}$ modelling fish movements from x_{t-1} to x_t and a data-driven term characterizing the probabilistic distribution of the observed Sr:Ca measures y_t given the habitat type x_t .

The temporal prior is stated as a first-order Markov chain. This resorts to the assumption that, given the sequence of state variables $(x_0, x_1, \dots, x_{t-1})$ from time 0 to time $t-1$, the state variable at time t only depends on x_{t-1} . It means that this model only keeps the memory of its last state to jump to the next one. Formally, this leads to the following property: $p(x_t|x_{t-1}, \dots, x_1, x_0) = p(x_t|x_{t-1})$. Consequently, a first-order Markov chain is fully characterized by its transition matrix matrix Γ :

$$p(x_t = H_1 | x_{t-1} = H_2) = \Gamma(H_1, H_2),$$

which specifies the likelihood that the fish is in habitat type H_1 at time t given that it is in habitat type H_2 at time $t-1$.

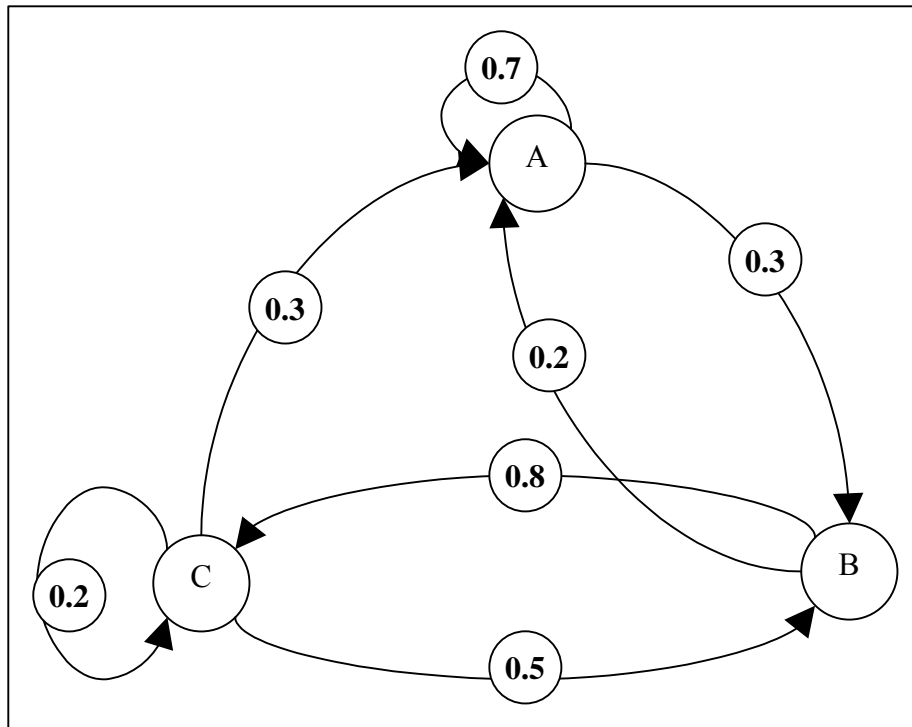


Figure 27 : Illustration of the characteristics of the transition matrix which specifies the temporal dynamics of the state variable for a model involving four states A, B, C and D: graphical representation of this transition matrix (the arrows illustrate the conditional dependencies between these states with associated likelihood with the associated transition probabilities). As illustrated, the probability to leave each state is 1. Some transitions may be forbidden, i.e. associated with a null probability: for instance, transitions from B to A. A particular case of transitions is the one corresponding to staying in the current state (for instance, transitions A to A or C to C).

The graphical representation of the transition matrix is provided (Figure 27). Let us stress that some transitions may be forbidden, that is to say pair of habitats for which $\Gamma(H_1, H_2) = 0$ (for instance, the transition from A to C in Figure 27). However, this does not prevent from reaching one state from another by going through other states, if there exists a sequence involving several transitions with a non-null likelihood. For instance as illustrated, whereas direct transitions from A to C are impossible, paths from A to C going through B are possible. In addition to the prior component, the data-driven model actually specifies the computation of the likelihood $p(y_t|x_t)$ of a given measure given the state. This model resorts to the

characterization of the probabilistic distribution of the observed measures for each state. Following the Gaussian mixture models exploited to determine the Sr:Ca model for each habitat zone, likelihood $p(y_t|x_t)$ is formally defined as:

$$p(y_t|x_t = H, \Phi) = g(y_t|a, s, \Theta_H, \sigma_H),$$

where denotes the set of habitat-based Sr:Ca models $\Phi = \{\Theta_{H_t}, \sigma_{H_t}\}_{H_t \in \{R, E, M\}}$.

To exploit the Gaussian hidden Markov model, we first need to estimate the parameters of the prior term. Similarly to the estimation of the parameters of the Gaussian mixture model, we perform this estimation according to the ML criterion which resorts to determine the transition matrix associated with the maximum likelihood for the whole set of samples:

$$\hat{\Gamma} = \arg \max_{\Gamma} \prod_i p(x_0^i, \dots, x_T^i | y_0^i, \dots, y_T^i, \Gamma)$$

This maximization issue is solved for using the EM algorithm. We let the reader refer to Rabiner (1989) for a detailed description of this estimation procedure. We only review the main characteristics. This procedure iterates two steps until convergence. Given the current estimate Γ^k of the transition matrix, the Expectation step resorts to the computation of the posterior likelihoods:

$$\xi_{H_1 H_2}^i(t) = p(x_t^i = H_2, x_{t-1}^i = H_1 | y_0^i, \dots, y_T^i, \Gamma^k),$$

$$\gamma_{H_1}^i(t) = p(x_t^i = H_1 | y_0^i, \dots, y_T^i, \Gamma^k).$$

The M-step follows to update the transition matrix Γ^{k+1} from these posterior likelihoods as their average over the whole dataset:

$$\Gamma(H_1, H_2) = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{t=0}^{T_i} \xi_{H_1 H_2}^i(t)}{\sum_{i=1}^N \sum_{t=0}^{T_i} \gamma_{H_1}^i(t)}.$$

Given the estimate of the parameters of hidden markov model, the determination of the optimal sequence $(\hat{x}_0, \dots, \hat{x}_T)$ defined by Eq. 2 is solved exactly by the Viterbi algorithm (Rabiner 1989). This algorithm relies on the fact that any subsequence of the optimal MAP sequence is the optimal habitat sequence for the corresponding sequence of Sr:Ca measures. It involves computations similar to the forward procedure of the EM scheme. More precisely, it first computes recursively (from time 0 to time T) the likelihood, denoted by $\delta_H(t)$, of the most likely habitat sequence leading to habitat H at time t:

$$\delta_H(t) = \max_{x_0, \dots, x_{t-1}} p(y_0, \dots, y_t, x_0, \dots, x_{t-1}, x_t = H | \Phi, \Gamma).$$

At the final step of the forward procedure (i.e., time T), the habitat label maximizing $\delta_H(T)$ provides the optimal habitat \hat{x}_T . A backward procedure then reconstructs recursively the optimal habitat sequence $(\hat{x}_0, \dots, \hat{x}_T)$ by retrieving the state H_1 at time t-1 which leads to the reconstructed state \hat{x}_t at time t with the maximum likelihood. We let the reader refer to Rabiner (1989) for a detailed description of the Viterbi algorithm and of the associated computations.

Analysis of habitat sequences

Given the set of the individual habitat sequence, a quantitative analysis of fish movements is carried out. Since the habitat sequences are calibrated over time, a variety of measures can be defined to characterize individual life traits. We first focus on the analysis of the time at which the transitions from one habitat to another occur, and of the time spent in a given habitat between two transitions. For a given type of transition from habitat type H_1 to habitat type H_2 (i.e., within the set of transitions $\{R \text{ to } E, R \text{ to } M, E \text{ to } M, E \text{ to } R, M \text{ to } R, M \text{ to } E\}$), the whole set of habitat sequences $\{(x_t^i)_{t \in \{0, \dots, T_i\}}\}_{i \in \{1, \dots, N\}}$ is analyzed to extract the set of all the transitions from H_1 to H_2 . These transitions are characterized by their transition times $\{t_{H_1, H_2}^n\}$ and the times spent in H_2 $\{D_{H_1, H_2}^n\}$. The statistical distributions of these quantities are then computed using a non-parametric technique since they are clearly multimodal. More precisely, given a scale parameter μ and a set of quantities $\{w^n\}$, the likelihood $p(w)$ is computed as: $p(w) = \frac{1}{Z} \sum_n \exp(-\mu(w - w^n)^2)$, where Z is the normalization factor. The computation of the statistics of the transition times $\{t_{H_1, H_2}^n\}$ is performed in terms of age, month and age group at which the transitions occur. Scale parameter μ is set to 0.5 for quantities given as monthly values and age groups and to $1/24^2$ for quantities given as ages. The global analysis of the habitat sequences also permits to perform a quantitative evaluation of the different categories of movement patterns. We define the movement patterns as the sequence of the successive habitats visited by the fish. The sequence is synthesised in order to keep only the quality and the order of the visited habitats: for instance, the movement pattern issued from habitat sequence RRRREEEERRRRR is RER. Given the whole otolith set, the different classes of movement patterns can be extracted as well as the associated relative frequencies. This automated classification of individual migration behaviour can then be

viewed as a complementary tool to previous work on this topic aiming at defining movement patterns (Daverat et al, 2005).

RESULTS

Comparison between constant and linear models.

The linear model accounting for habitat, age and season effects (AIC value of 45167) has a better performance than the model only accounting for habitat effect (AIC value of 46465). Habitat, age and hydrological season (river flow) factors all had a significant influence on Sr/Ca values for each habitat ($p < 0.001$) (Table 10).

Factor	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Habitat	43744	2	< 2.2e-16
Season	31	1	2.397e-08
Age	1984	15	<2.2e-16

Table 10: Anova table for the linear model.

The comparison of the relative contribution of the habitat factor with the contribution of both age and season factors revealed that habitat contributes more to the variation of SrCa values than age and season with a ratio of effect standard deviations of 4.58 [95%CI 4.38-4.79], (Silber et al. 1995). Since the effect of age and season is significant in terms p-statistics, we report the results of the analysis of the individual chronologies of habitat with respect to the linear model.

Individual chronologies of habitat use.

The comparison of the estimated habitat sequences issued from the Gaussian mixture model and the hidden Markov models showed the improvements brought by the latter one (Figure 28).

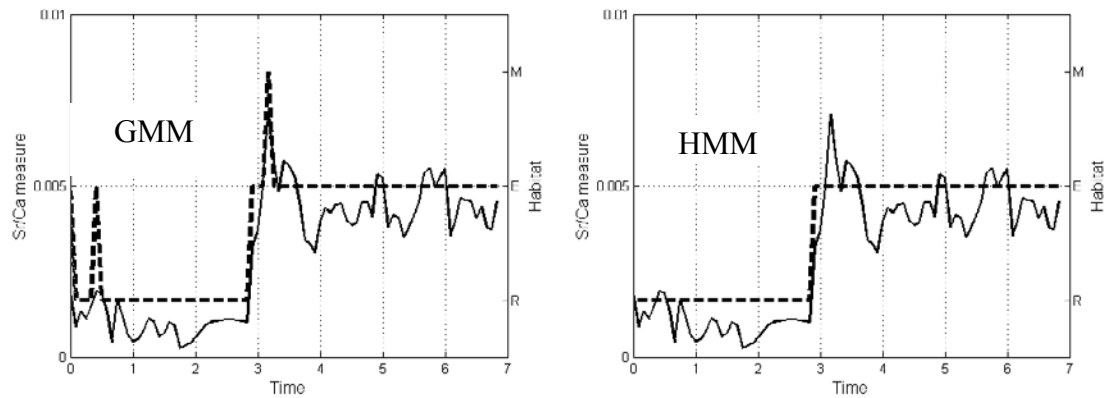


Figure 28 : habitat use pattern issued from one individual Sr:Ca series as obtained with Gaussian mixture model (GMM) (left panel) or hidden Markov model (HMM) (right panel).

As the Gaussian mixture models do not account for time coherence, the associated habitat sequences may be chaotic and may involve numerous short transitions, which seems unlikely. On the contrary, the explicit modelling of fish movements between habitat thanks to the estimated transition matrix leads to the smoother results reported for the hidden Markov model.

Consequently, this model was chosen to further characterize individual life traits from the estimated habitat sequences. Eels sampled in the Gironde watershed displayed a wide repertoire of habitat use patterns. The patterns of habitat use that occurred more frequently consisted in a residence all life long in the same habitat as defined in the model (river, estuary, marine area) or a in a single or multiple shifts among habitats, as presented in Figure 29.

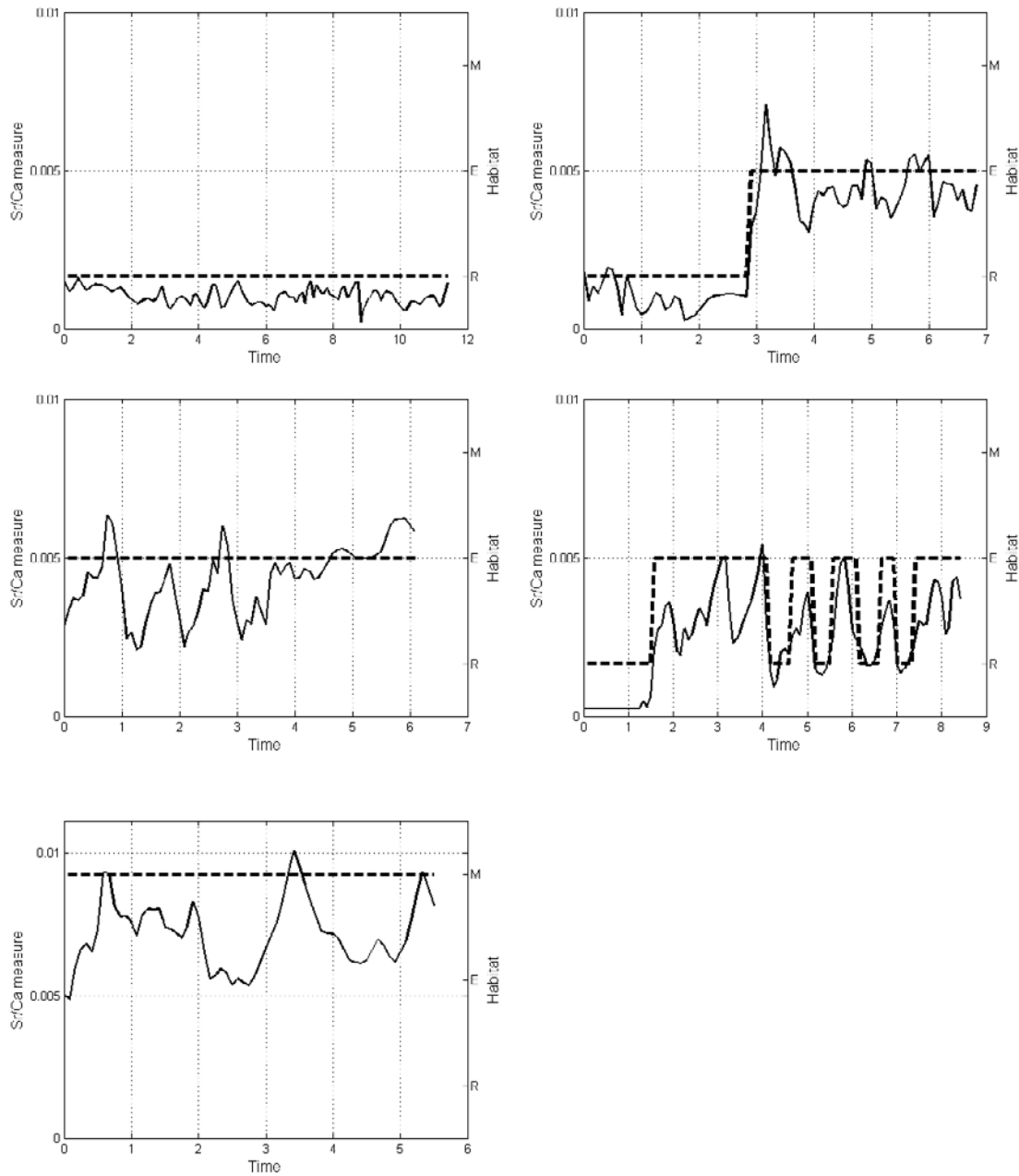


Figure 29 : Examples of estimated patterns of habitat for four individual eels consistent with a residency in the estuary (upper left panel), or with a residency in a freshwater habitat (upper right panel), or a shift of habitat from the river to the estuary (bottom left panel) or multiple movements between the river and the estuary (bottom right panel) X axis, estimated age (years), plain line, Sr:Ca values, dash line, Hidden Markov Model estimation.

Analysis and classification of movement patterns

From the overall analysis of the reduced habitat sequences, the different classes of movement patterns associated with the considered dataset were automatically determined. As illustrated, 37 patterns are represented (Figure 30). While only the first 20 patterns account for 90% of the samples, the first 14 patterns occur with a frequency greater than 5%. Residents, i.e. fish remaining in the same habitat, represent 40% of the samples. Residents in the marine habitat account for 6.5% of the sample which is quite consistent with the 7% of fish collected in the marine area. While 33% of the sample was collected in the river, we found 18.75% residents in the river habitat. Similarly, this classification finds 15.6% of residents in the estuarial area while our sample is composed of 60% of fish collected in the estuary. Concerning migration behaviour, patterns involving only one migration as well as patterns involving several migrations between two types of habitats are encountered, but only between the river and the estuarine area or between the estuarine and marine areas. Noticeably, up to 5 successive migrations between the river and the estuarine area can be observed for the same individual . Fewer samples involve migrations among the three habitats. However, about 8% of the samples are associated to patterns including a first migration from the river to the estuarine area, and then one or several movements between the estuarine and the marine areas. Conversely, very few individuals (below 3%) migrate from the marine area to the river after a stay in the estuarine area.

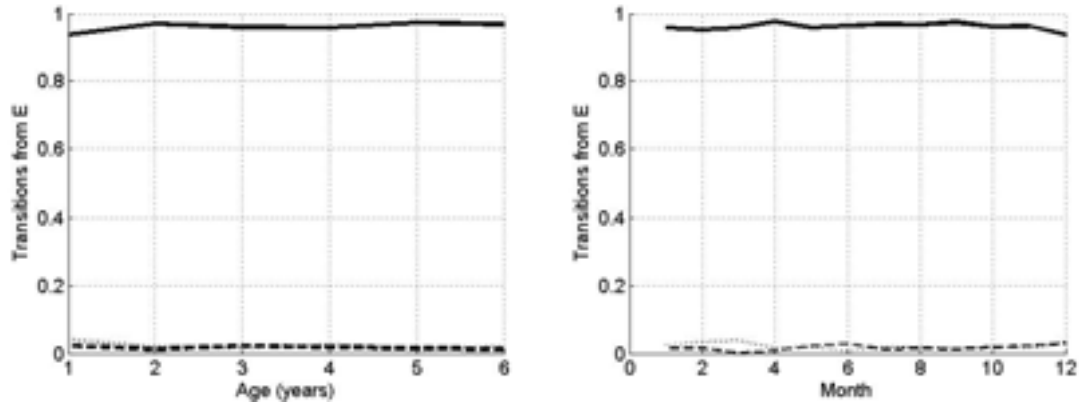


Figure 31 : proportions (Y axis) of transitions between the estuary and the three habitats (river dots, estuary plain, marine dash) in function of age or month.

Analysis of transitions schedules and duration of habitat use

Age at transition between the river and the estuary and duration of the habitat use before changing habitat were investigated. Due to their absence, transitions between the marine habitat and the river were not analysed.

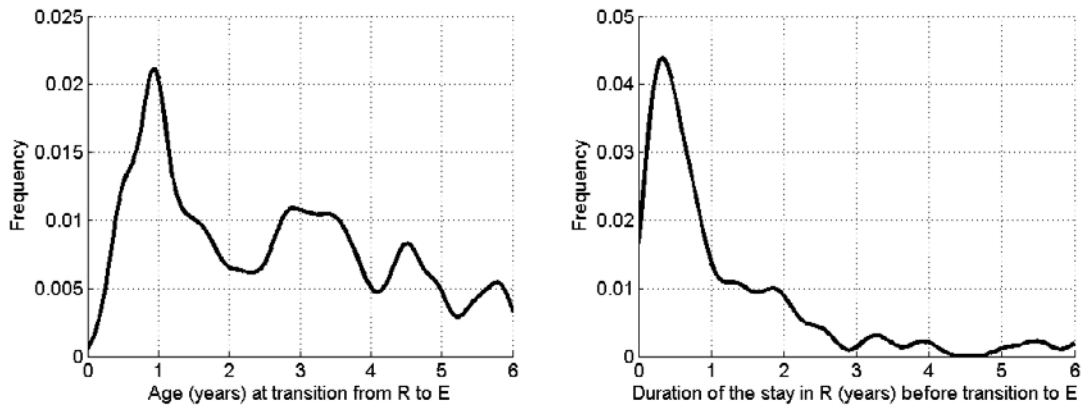


Figure 32 : distribution of ages at transition from the river to the estuary and distribution of the river habitat use duration anterior to the transition.

Transitions from the river to the estuary did not seem age specific (Figure 32), but their frequency decreased with age with a maximum of transitions occurring at age 1. The duration of the stay in the river was less than two years with a maximum of fish spending less than one year in the river before moving to the estuary. (Figure 32).

Transitions from the estuary to the river and transitions from the estuary to the marine area did not occur for a specific age of the eel, as shown in Figure 33, but decreased as the age of the fish increased. Most eels spent less than one year in the estuary before moving either to the river or to the marine area (Figure 33).

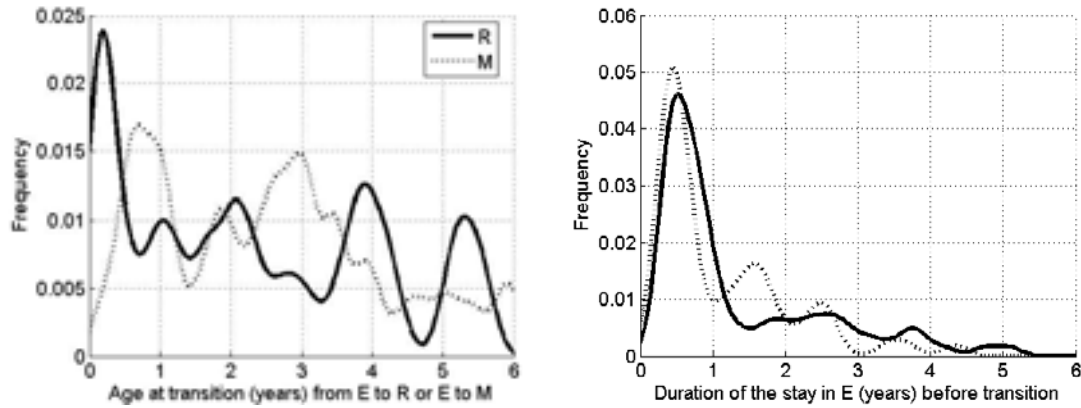


Figure 33 :distribution of ages at transition from the estuary to the river (plain line) or to the marine habitat (dots) (left panel) and distribution of the estuary habitat use duration anterior to the transition (right panel).

DISCUSSION

Spatial and temporal resolution of the analysis

The integration of the temporal dimension in Sr:Ca series was an important issue of this study. Time series were reconstructed using resampling techniques. The spatial resolution of the analysis on the otolith was constrained by analytic requirements. In this study, a measure of 8µm size every 20 µm provided an approximate temporal resolution of one month for the first years of life up three months and more later than the 6th year. This constraint lead us to analyse only the first 6 years of life in order to keep a consistent temporal resolution. Our method was based on a constant growth of the otolith through the year. It would be improved by accounting for the seasonal variations of the eel otolith growth, with a fast growth in summer and a slow growth in winter. Despite the general variations of the eel otolith are known (Mounaix & Fontenelle 1994), a formalised model is, as far as we know, not available.

Translation of otolith signature into state information (habitat)

In this study, a mono-proxy model was used to reconstruct habitats visited by the eels using the Sr:Ca ratios. A linear model was used to account for the significant influence on Sr:Ca values of age and season in addition with habitat. Thought, habitat had a much greater contribution than age and season. Outside the metamorphosis from leptocephalus larvae into glass eel, no significant effect of ontogeny due to growth or age was observed so far on Sr:Ca incorporation into eel otolith (Tzeng 1996, Kawakami et al. 1998, Kraus & Secor 2003, Daverat et al. 2005). A validation using another fish species reared for two years in constant salinity failed in detecting any age effect on Sr:Ca incorporation into otoliths (Elsdon & Gillanders 2005). Age may affect Sr incorporation at a greater time scale than a few years, especially for some eels that can spend up to 20 years in their feeding habitats. As the mean age of our sample was 7 years, and only the six first years of life were considered, the age effect was weak compared to habitat effect. The season effect, although very weak, was explained by the seasonal variations of freshwater flows into marine water masses, of the Gironde watershed and by the variations of water temperature. Hence, seasonal variations of the river flow were introduced in the model developed here. In this study site, measures of Sr:Ca ratio in the water, collected at different seasons showed that values were slightly fluctuating over the seasons without affecting the discrimination of marine, estuarine and river habitats (Daverat et al. 2005). As expected, the relation between habitat and Sr:Ca value was

very strong, a result validated for eels and other species using coupled experimental and field validations (Kraus & Secor 2004, Daverat et al. 2005, Elsdon & Gillanders 2005).

Further applications of this model could take into account other type of effects such as physiology parameters, food parameters, or temperature (Campana 1999, Campana et al. 2000). In addition, other kinds of parametric models (polynomial, log-normal, exponential,...) could be used within the proposed framework. The use of multi proxy approaches using multidimensional structural and/or chemistry otolith signatures would give a more precise estimation of the environment or states experienced thought the fish life. The combination of Sr:Ca ratio with oxygen isotopes ratios as a proxy of water temperature (Nelson et al. 1989) would have given a more precise estimation of the temporal resolution of the measures in the example developed here. Recent developments in the field of conditional random fields could also be investigated to take into account more complex time dynamics or continuous state sequence.

Reconstruction of habitats use chronologies

The proposed method turned out particularly adapted for the analysis of large data sets. Our original data consisted in 192 individual Sr:Ca series containing 70 points of Sr:Ca measures on average. Hence a total of 14649 Sr:Ca measures, were analysed as 14649 events representing an habitat use. The computational time remained low since the processing of the whole sample set required a few of minutes to perform the estimation of the habitat Sr:Ca models and the reconstruction of the individual patterns of habitat use. Compared to the reconstructed habitat use patterns obtained with the Gaussian models, habitat use patterns resulting from the Hidden Markov Chain models were less chaotic and seemed more realistic. The diversity of habitat use chronologies found here was consistent with habitat use patterns found for *A. anguilla* in the Baltic sea (Tzeng et al. 1997, Limburg et al. 2003) as well as habitat use patterns of other temperate eel species such as *Anguilla japonica* (Tsukamoto & Arai 2001, Tzeng et al. 2002), *A. rostrata* (Jessop et al. 2002, Morrison et al. 2003, Cairns et al. 2004), as well as *A. australis* and *A. dieffenbachii* (Arai et al. 2004). The present work confirmed the existence of eels resident of their capture site. Besides, as suggested by eels named “transients” (Tsukamoto & Arai 2001) or “nomads” in (Daverat et al. 2004, Daverat et al. 2005), some eels changed habitats once or more. Chronologies with multiple transitions between the river and the estuary found for some eels collected in the estuary could be interpreted as an absence of movement under the seasonal fluctuations of river flows into the

estuary. However, our model was able to discriminate habitats whatever the season so that the hypothesis of patterns with multiple or seasonal movements was confirmed in the present study.

The same method was used to compute descriptors of the fish movements between habitats, such as the distribution of the transition time from one habitat to another or the distributions of the time spent in a given habitat after a transition, at the whole sample scale. This resulted in a huge gain in analysis time and power, compared to previous methods that required to retrieve the information individually from each Sr:Ca series. The analysis of transitions revealed that movements between two different habitats were not as frequent as the residence in the same habitat. The same result was obtained for studies using mark recapture techniques (Jellyman et al. 1996, Morrison & Secor 2003) and telemetry (Parker 1995) that found that most yellow eels tend to adopt a resident behaviour. Transitions are rare events at the population level and at the time level (the seasons) which make them difficult to observe directly. In this study, transitions between two different habitats decreased as the age of the eels increased. Similar results were obtained for *Anguilla japonica* (Tzeng et al. 2002) and *A. rostrata* (Morrison et al. 2003) as well as *A. anguilla* (Daverat & Tomas *in press*). Analysis of transitions also revealed that most eels spend less than one year in one habitat before changing again.

A non supervised analysis

Another key feature of this quantitative analysis framework was that a non-subjective classification of individual Sr:Ca series in terms of habitat use and their respective proportion in the sample was provided. The result showed that our sample contained 37 different patterns of habitat use, with 20 patterns accounting for 90 % of the sample. The treatment of the same data set in a previous study, used only 6 classes of habitat use patterns, to build a supervised classification which failed describing with precision the repertoire of behaviour of the eels (Daverat & Tomas *in press*). Those 6 classes had been defined from the visual inspection of all the plots of the individual Sr:Ca series and results for other population found in the literature (Daverat et al. 2005), which was not very robust. Supervised classification are generally used to describe the behaviour of eels population, where authors admit that some individual exhibit patterns that do not fit in the *a priori* defined classes (Tsukamoto & Arai 2001, Tzeng et al. 2002, Kotake et al. 2005). A supervised classification may only be adapted to test hypothesis of presence or proportion of known habitat use pattern. However, unsupervised classification greatly improve the investigation of unknown populations by

providing with a robust method (and non subjective) the diversity and the proportions of habitat use patterns without *a priori*.

This unsupervised classification enlarges the scope of possible analysis in terms of fish ecology. A development of the analysis of eel habitat use could consist in comparing individual parameters (size at age, age at maturity), of the different habitat use patterns. This analysis could also focus on a specific stage of the fish (age or size class). At a broader scale, the proposed approach demonstrates the actual interest in exploiting advanced processing techniques to fully exploit the rich potential of individual biological archive, such as fish otoliths, to characterize individual life traits. A wide range of applications for the analysis of individual life traits can be stated by this proposed Bayesian reconstruction of the time series of a state sequence from a set of chemical and structural measures.

LITERATURE CITED

- Arai T, Kotake A, Lokman PM, Miller MJ, Tsukamoto K (2004) Evidence of different habitat use by New Zealand freshwater eels *Anguilla australis* and *A. dieffenbachii*, as revealed by otolith microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266:213-225
- Awad AM (1996) Properties of the Akaike information criterion. *Microelectron. Reliab.* 36:457-464
- Berg R (1985) Age determination of eels, *Anguilla anguilla* (L.): comparison of field data with otolith ring patterns. *J. Fish Biol.* 26 :537-554
- Bishop C (1995) *Neural Networks for Pattern Recognition*. Oxford University Press, Oxford
- Cairns DK, Shiao JC, Iizuka Y, Tzeng WN, MacPherson CD (2004) Movement patterns of American eels in an impounded watercourse, as indicated by otolith microchemistry. *N. Am. J. Fish. Man.* 24:452-458
- Campana SE (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: Pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 188:263-297
- Campana SE, Casselman JM (1993) Stock Discrimination Using Otolith Shape-Analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:1062-1083
- Campana SE, Chouinard GA, Hanson JM, Frechet A, Bratley J (2000) Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. *Fish. Res.* 46:343-357
- Cardinale M, Doering-Arjes P, Kastowsky M, Mosegaard H (2004) Effects of sex, stock, and environment on the shape of known-age Atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61:158-167
- Daverat F, Elie P, Lahaye M (2004) Microchemistry contribution to a first approach to the diversity of life histories of eels from the lower part of the Gironde Garonne Dordogne watershed. *Cybium* 28:83-90
- Daverat F, Tomas J (*in press*) Tactics and demographic attributes of the European eel (*Anguilla anguilla*): the case study of the Gironde watershed (Southwest France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Daverat F, Tomas J, Lahaye M, Palmer M, Elie P (2005) Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios: validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. *Marine and Freshwater Research* 56:619–627

- Elsdon TS, Gillanders BM (2005) Consistency of patterns between laboratory experiments and field collected fish in otolith chemistry : an example and applications for salinity reconstructions. *Mar. Freshwater Res.* 56:609-617
- Fablet R (2005) Semi-local extraction of ring structures in images of biological hard tissues: application to the Bayesian interpretation of fish otoliths for age and growth estimation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Jellyman DJ, Glova GJ, Todd PR (1996) Movements of shortfinned eels, *Anguilla australis*, in Lake Ellesmere, New Zealand: Results from mark-recapture studies and sonic tracking. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.* 30:371-381
- Jessop BM, Shiao J-C, Iizuka Y, Tzeng W-N (2002) Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 233:217-229
- Kawakami Y, Mochioka N, Morishita K, Tajima T, Nakagawa H, Toh H, Nakazono A (1998) Factors influencing otolith strontium/calcium ratios in *Anguilla japonica* elvers. *Environ. Biol. Fish.* 52:299-303
- Kotake A, Okamura A, Yamada Y, Utoh T, Arai T, Miller MJ, Oka H, Tsukamoto K (2005) Seasonal variation in the migratory history of the japanese eel *Anguilla japonica* in Mikawa Bay, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293:213-225
- Kraus RT, Secor DH (2003) Response of otolith Sr:Ca to a manipulated environment in young American eels. *Am. Fish. Soc. Symp.* 33:79-85
- Kraus RT, Secor DH (2004) Incorporation of strontium into otoliths of an estuarine fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 302:85-106
- Limburg KE, Svedang H, Elfman M, Kristiansson P (2003) Do stocked freshwater eels migrate ? Evidence from the Baltic suggests "yes". In: Dixon DA (ed) *Biology, management and protection of catadromous eels*. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 275-284
- Martin GB, Thorrold SR (2005) Temperature and salinity effects on magnesium, manganese, and barium incorporation in otoliths of larval and early juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293:223-232
- McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized linear models*. Chapman and Hall, Londres
- Milton DA, Chenery SR (2003) Movement patterns of the tropical shad hilsa (*Tenuialosa ilisha*) inferred from transects of $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ isotope ratios in their otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60:1376-1385

- Morrison WE, Secor DH (2003) Demographic attributes of yellow-phase American eels (*Anguilla rostrata*) in the Hudson River estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60:1487-1501
- Morrison WE, Secor DH, Piccoli PM (2003) Estuarine habitat use by Hudson river American eels as determined by otolith Strontium:Calcium ratios. In: Dixon DA (ed) *Biology, management and protection of catadromous eels*. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 87-100
- Mounaix B, Fontenelle G (1994) Anguilles estuariennes et fluviales: apports de l'otolithométrie. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 335:67-80
- Nelson CS, Northcote TG, Hendy CH (1989) Potential use of oxygen and carbon isotopic composition of otoliths to identify migratory and non-migratory stocks of the New Zealand common smelt : a pilot study. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.* 23:337-344
- Parker SJ (1995) Homing ability and home range of yellow phase American eels in a tidally dominated estuary. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 75:127-140
- Rabiner LR (1989) Tutorial on hidden Markov models and selected applications in speech recognition. *Proceedings of the IEEE* 77:257-286
- RDevelopmentCoreTeam (2005) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Silber JH, Rosenbaum PR, Ross RN (1995) Comparing the contribution of groups of predictors : which outcomes vary with hospital rather than patient characteristics ? *J. Amer. Statist. Assn.* 90:7-18
- Thorrold SR, Jones CM, Campana SE (1997) Response of otolith microchemistry to environmental variations experienced by larval and juvenile Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*). *Limnol. Oceanogr.* 42:102-111
- Thorrold SR, Shuttleworth S (2000) In situ analysis of trace elements and isotope ratios in fish otoliths using laser ablation sector field inductively coupled plasma mass spectrometry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57:1232-1242
- Troade H, Benzinou A, Rodin V, Le Bihan J (2000) Use of deformable template for two-dimensional growth ring detection of otoliths by digital image processing : Application to plaice (*Pleuronectes platessa*) otoliths. *Fish. Res.* 46:155-163
- Tsukamoto K, Arai T (2001) Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 220:265-276
- Tsukamoto K, Nakai I, Tesch WV (1998) Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396:635

- Tzeng WN (1996) Effects of salinity and ontogenetic movements on strontium:calcium ratios in the otoliths of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 199:111-122
- Tzeng WN, Severin KP, Wickstrom H (1997) Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel *Anguilla anguilla*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 149:73-81
- Tzeng WN, Shiao JC, Iizuka Y (2002) Use of otolith Sr:Ca ratios to study the riverine migratory behaviors of Japanese eel *Anguilla japonica*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 245:213-221
- Tzeng WN, Tsai YC (1994) Changes in otolith microchemistry of the Japanese eel, *Anguilla japonica*, during its migration from the ocean to the rivers of Taiwan. J. Fish Biol. 45:671-683
- Tzeng WN, Wu HF, Wickstrom H (1994) Scanning electron microscopic analysis of annulus microstructure in otolith of European eel, *Anguilla anguilla*. J. Fish Biol. 45:479-492

**CHAPITRE 5 : DES TACTIQUES INDIVIDUELLES AUX
CARACTERISTIQUES DEMOGRAPHIQUES DE LA
POPULATION**

**DES TACTIQUES INDIVIDUELLES AUX CARACTERISTIQUES
DEMOGRAPHIQUES DES ANGUILLES EUROPEENNES : CAS D'ETUDE DES
OTOLITHES D'ANGUILLES DU BASSIN VERSANT DE LA GIRONDE.**

La validation expérimentale a permis de vérifier que le ratio Sr/Ca mesuré dans l'otolithe est un indicateur fiable de la masse d'eau dans laquelle l'anguille évolue. La conversion des séries de mesures successives du ratio Sr/Ca, en séries temporelles, traitée dans le chapitre précédant a conduit à une interprétation fine de l'occupation des habitats (fluvial ou eau douce, estuariens, marins) des anguilles au cours de leur vie jusqu'à leur date de capture. Cette analyse a montré qu'il existe, parmi tous les individus analysés (287 au total), des groupes comportant des tactiques communes d'utilisation de l'habitat, témoignant de comportements analogues. Certaines anguilles ont résidé dans le même habitat, de leur arrivée au stade civelle, jusqu'à leur capture, alors que d'autres ont changé radicalement de milieu au cours de leur vie. Les différentes histoires d'utilisation de l'habitat ont été classifiées en six tactiques différentes qui correspondent soit à une résidence dans le même habitat (dans les compartiments eau douce, estuaire, marin, 3 patrons différents), soit du nomadisme (un changement d'habitat saisonnier, soit à un passage de l'eau douce à l'estuaire, ou bien un passage de la mer à l'estuaire).

Dans ce chapitre, les proportions des différents patrons d'utilisation de l'habitat ont été calculées et replacées dans le contexte géographique du bassin versant de la Gironde. Les différences démographiques en terme de croissance, de sexe ratio et de taille à l'argenture des différents patrons ont été ensuite examinées. Enfin, l'hypothèse de la ségrégation des tactiques en fonction de la taille a été testée en utilisant rétrocalculant la taille à l'âge des anguilles à partir des données extraites des otolithes.

Les résultats suggèrent qu'il existe un gradient pour la tactique sédentaire de l'amont vers l'aval, les fleuves comportant la plus grande proportion de sédentaires, et la zone marine des Pertuis la plus faible. Les zones fluviales n'apparaissent donc pas très attractives pour les anguilles jaunes. La sédentarité chez les anguilles jaunes, n'est pas la tactique majoritairement adoptée dans les zones estuariennes. D'autre part, l'alternative à la sédentarité de loin la plus commune est la tactique (dénommée « downstream nomads » qui consiste à d'abord utiliser

les habitats d'eau douce puis d'utiliser les habitats estuariens ou marins. Les autres tactiques nomades sont beaucoup plus marginales.

La vitesse de croissance des anguilles ayant passé toute leur vie en eau douce est significativement plus faible que les anguilles ayant adopté d'autres tactiques d'utilisation de l'habitat. L'analyse des sexes ratios et des tailles maximales des femelles n'a pas permis de mettre en évidence des différences.

L'examen des otolithes a révélé que les « downstream nomads » ont changé d'habitat pour une tranche d'âge assez étroite autour de trois ans et pour un intervalle de taille autour de 300 mm. La comparaison de la taille à l'âge des nomades downstream avec les résidents d'eau douce et les résidents d'estuaire a montré qu'à l'âge où les nomades downstream ont changé d'habitat, ils avaient une taille plus importante que les résidents d'eau douce et jusqu'à quatre ans, un avantage en taille sur les résidents d'estuaire.

**TACTICS AND DEMOGRAPHIC ATTRIBUTES IN THE EUROPEAN EEL
(*ANGUILLA ANGUILLA*): THE CASE STUDY OF THE GIRONDE WATERSHED
(SOUTHWEST FRANCE)**

Daverat, F & Tomas, J.

In press in Marine Ecology Progress Series

ABSTRACT: The patterns of habitat use and their relative proportions were investigated for 270 eels *Anguilla anguilla* sampled in coastal sites, the estuary and the river of the Gironde watershed by measuring Sr and Ca concentrations in the otolith. Sr:Ca values outside the elver mark discriminated residence in the same habitat until capture (freshwater, estuary or sea) from a switch of habitat following three patterns: a shift from freshwater to estuary, seasonal movements within the limits of the estuary or a switch of habitat from brackish to freshwater (downstream nomads). Results show a gradient of residency from freshwater (100%) to estuary (44%) and the sea (24%). The most abundant (30%) alternative to residence in estuary and its adjacent coastal site were the downstream nomads which concentrated in coastal areas and the lower part of the estuary after leaving freshwater. Overall, up to 50% of the eels analysed had spent a period in freshwater. Fish growth rates in freshwater were lower than anywhere else in the watershed. Back-calculation of fish size-at-age showed that of all eels passing through freshwater, residents were slow growers while downstream nomads were fast growers. The latter migrate to the estuary at age 2+ and 3+ when their size is greater than estuarine residents. Results revealed that lower estuarine and marine habitats are colonised by yellow eels rather than glass eels. This may suggest that competition with estuarine residents and downstream nomads prevents precocious settlement of glass eels in the estuary and marine habitats.

KEY WORDS: *Anguilla anguilla* Catadromy Otolith Sr:Ca Life history pattern

INTRODUCTION

Diadromous fish populations display a high level of life cycle plasticity and their populations are often composed of fractions with different life histories. Partial migration, the phenomenon by which populations are composed of migratory and resident components has been investigated for a large number of salmonid species and other anadromous species (Jonsson & Jonsson 1993). In the same manner, for catadromous species, the partition of population into ecophenotypes with alternative life strategies has been described mainly for temperate eels (Tsukamoto & Arai 2001, Tzeng et al. 2002).

The European eel *Anguilla anguilla* is a catadromous fish that spawns in the Sargasso Sea. The larvae drift with the Gulf Stream and North Atlantic current to the continental shelf of Europe and North Africa where they metamorphose into glass eels (Tesch 2003). They

become pigmented elvers as they penetrate estuaries, rivers and streams and complete their growth phase in a large choice of habitats (lagoons, estuaries, marshes, rivers, lakes and streams). The growth phase lasts from three to 15 years or more and is followed by a second metamorphosis into silver eel. Silver eels achieve their sexual maturation as they swim back to their spawning grounds in the Sargasso Sea.

Many studies based on otolith microchemistry hypothesised that among a single eel population different life history tactics coexist related to a choice of habitat (marine, brackish, freshwater) or a shift of habitat (Tzeng et al. 2000a, Tsukamoto & Arai 2001, Jessop et al. 2002, Tzeng et al. 2002, Limburg et al. 2003, Morrison et al. 2003, Tzeng et al. 2003, Arai et al. 2004, Daverat et al. 2005, Kotake et al. 2005) . However, studies are often qualitative and only describe the occurrence of a certain tactic and do not always evaluate the proportion in the river basin population.

The partition of divergent life histories is amazingly consistent for five species of temperate eels: *A. anguilla* in the Baltic sea (Tzeng et al. 2000b), *A. rostrata* (Jessop et al. 2002, Morrison et al. 2003) and as well in *A. japonica* (Tsukamoto & Arai 2001, Tzeng et al. 2002) and New Zealand eels *A. diffebachii* and *A. australis* (Arai et al. 2004). This structure consists in a repartition of population into a riverine resident fraction, an estuarine and marine resident fractions and a group of eels often called “migrants”, “transients” or “nomads” (Tsukamoto & Arai 2001, Daverat et al. 2005) that move from one compartment to another once or more during their growth phase.

A higher growth in a more productive environment is probably the main advantage of estuarine and coastal residence (Morrison & Secor 2003). On the other hand, freshwater residency results in a lower mortality rate compared to marine environments (Jonsson & Jonsson 1993). It is probable that a choice of a tactic would result in a different demographic attribute (size at age, size at migration...). Yet, the comparison of migratory contingents growth rates are contradictory, (Morrison et al. 2003) showed that *Anguilla rostrata* estuarine residents and “freshwater to estuary mode” nomads have similar growth rates that are higher than freshwater residents, whereas (Tzeng et al. 2002) only found significantly different growth rates between similar ecophenotypes of *Anguilla japonica* for the first five years of life, using retrospective growth analysis. A recent study by (Kotake et al. 2005), pointed out that the different types of habitat use collected in a Japanese bay (estuarine, marine and freshwater eels) emigrate as a female silver eel at the same size.

The adoption of a tactic of habitat use may be conditioned by environmental conditions as well as by the individual's status. Results obtained for salmonids empathize the influence of

the individual status, often associated with size at a given age (Therriault & Dodson 2003). For eels moving from one compartment to another, fast growth, or larger size at age may favour migration. A recent finding on thyroid status related to migratory behaviour of glass eels (Edeline et al. 2004), suggested that physiological stress leads to precocious settlement of eels in the estuary.

The first objective of this study was to describe the diversity of life histories of European eels *Anguilla anguilla* encountered in the Gironde watershed and to calculate their relative proportions in the compartments of the river basin (coastal compartment, estuarine compartment and river compartment) using otolith microchemistry. The second objective was to evaluate the differences in demographic attributes (age, sex, size, growth rate) between life history types. Finally, we investigated the mechanisms of segregation of patterns of habitat use by comparing the back calculated size at age for the different groups.

MATERIALS AND METHODS

Study site

Coastal sites:

The Arcachon bay is a large bay (Figure 34), with a wide opening on the Atlantic ocean, characterised by eel grass (*Zostera marina* and *Zostera nana*) meadows where the salinity ranges between 25 and 35. The Pertuis (Figure 34) constitutes a large shallow coastal zone that receives the influence of Gironde estuary panache as well as the runoff of other smaller rivers. Islands (the main ones being Oleron and Re) which provide shelter for eels, support an intensive oyster culture. The salinity in this zone varies between 20 and 35.

Estuary sites:

The Gironde estuary (Figure 34), the largest European estuary, is 76 km long. It varies in width from two to 11 km at its widest part. Its surface area is approximately 625 km² at high tide. The bottom of the estuary is mainly a mixture of sand and mud with the sandiest part in the lower sectors and the muddiest part in the upper sectors (Castaing 1981, Sottolichio 1999). In the Gironde estuary, the salinity gradient varies upstream between 33 and 0 and changes with tide and season (Castaing 1981, Sottolichio 1999). The limit of the estuary is defined with the 0 psu salinity front.

River sites:

Fish were sampled in the Garonne and the Dordogne rivers, both in the tidal influenced part of the river (also called tidal freshwater estuary) and in the river without tidal influence downstream the first dams.

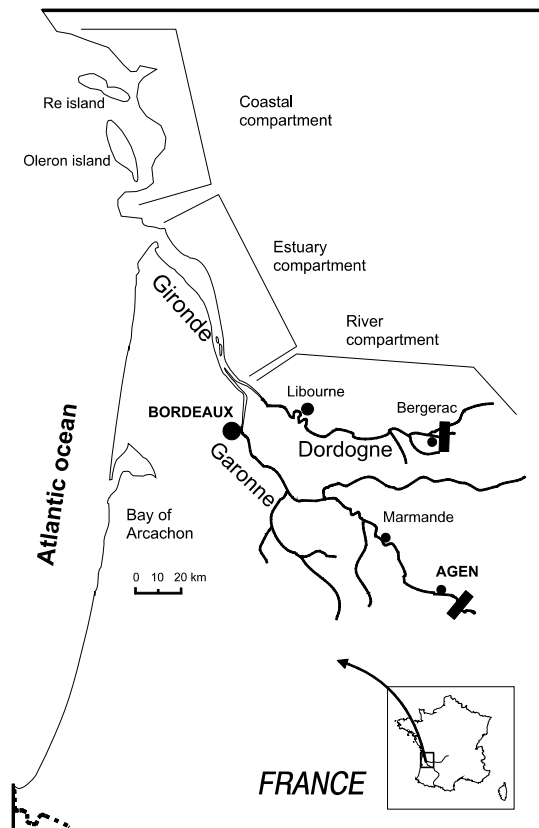


Figure 34 : Map of the study site showing the Gironde Garonne Dordogne watershed, the Pertuis coastal area and the bay of Arcachon.

Field sampling

A total of 270 eels were collected in the different salinity zones of the study site during 2001, 2002, 2003 and 2004 every season. Two types of fishing gear were used in this study: Eels from the river (n=63) and the Arcachon bay (n=20) were fished with commercial type fyke nets, whereas the eels from the Gironde estuary (n=162), and the Pertuis (n=25) were collected every season with both a small meshed benthic trawl and fyke nets in order to cover most of the habitats of the river basin. The eels were euthanised in clove oil. Total length (mm) and weight (0.01g) were recorded. Sex was determined according to macroscopic examination of the gonad. The eels collected in the present study were manipulated and sacrificed respecting ethics legislation and minimizing suffering (Anonymous 1998).

Estimation of degree of maturation of the eels.

A new method using external measures of morphometry (Durif et al. 2005), was used to estimate the degree of maturation of the eels, based on measures of fish weight, total length,

pectoral fin length and eye diameter. These external measures were found to vary with the hormones levels and gonad-somatic index as the fish maturation progresses. In this classification, maturation is described by five levels from stage I (yellow eels) to stage V, which are silver eels.

Chemical analyses of the otolith

Sagittal otoliths were extracted, rinsed three times with milliQ water, dried and stored until they were embedded in epoxy resin. Otoliths were ground in the sagittal plane to expose the core (Figure 35), polished using 1 micron diamond paste and coated with a 3 nm layer of gold. A Cameca SX 100 Wavelength Dispersive X-ray Spectrometry (WDS) instrument was used to analyse Sr and Ca in otoliths. Andradite and SrFCl were used as standards. A nominal beam diameter of 8 μ m was used in raster mode with an accelerating voltage of 15 keV and current of 10 nA. Sr counting time at the peak was 100 sec and 30 sec for Ca (Daverat et al. 2004). Transects of probe points were performed from the primordium to the edge of the otolith along the postrostral axis (Figure 35).

Age reading

After WDS analyses, otoliths were repolished to remove the coating, etched with 10 % EDTA and then stained with 5 % toluidine blue to enhance the annuli (Figure 35). The number of annuli was read three times from the same picture. For each otolith, the distance between the primordium and the post rostrum was measured. Along this axis, that matched WDS transect, the size of each annuli was recorded for back-calculation purposes.

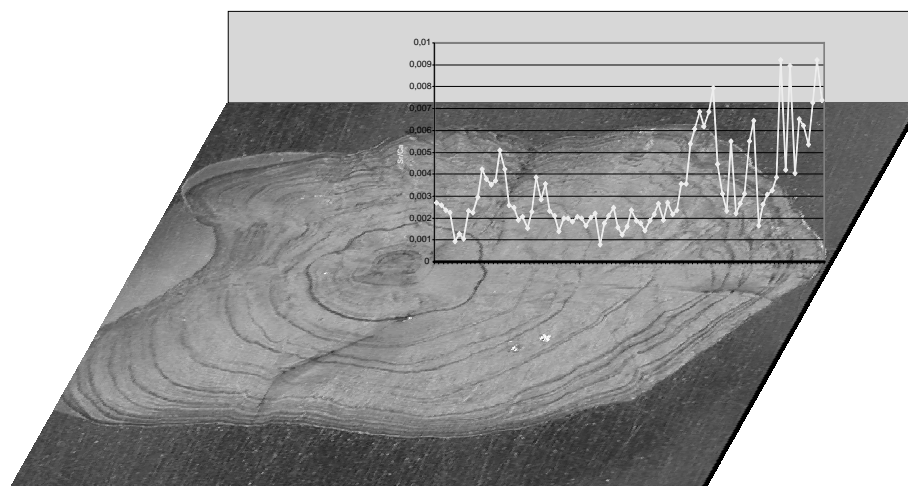
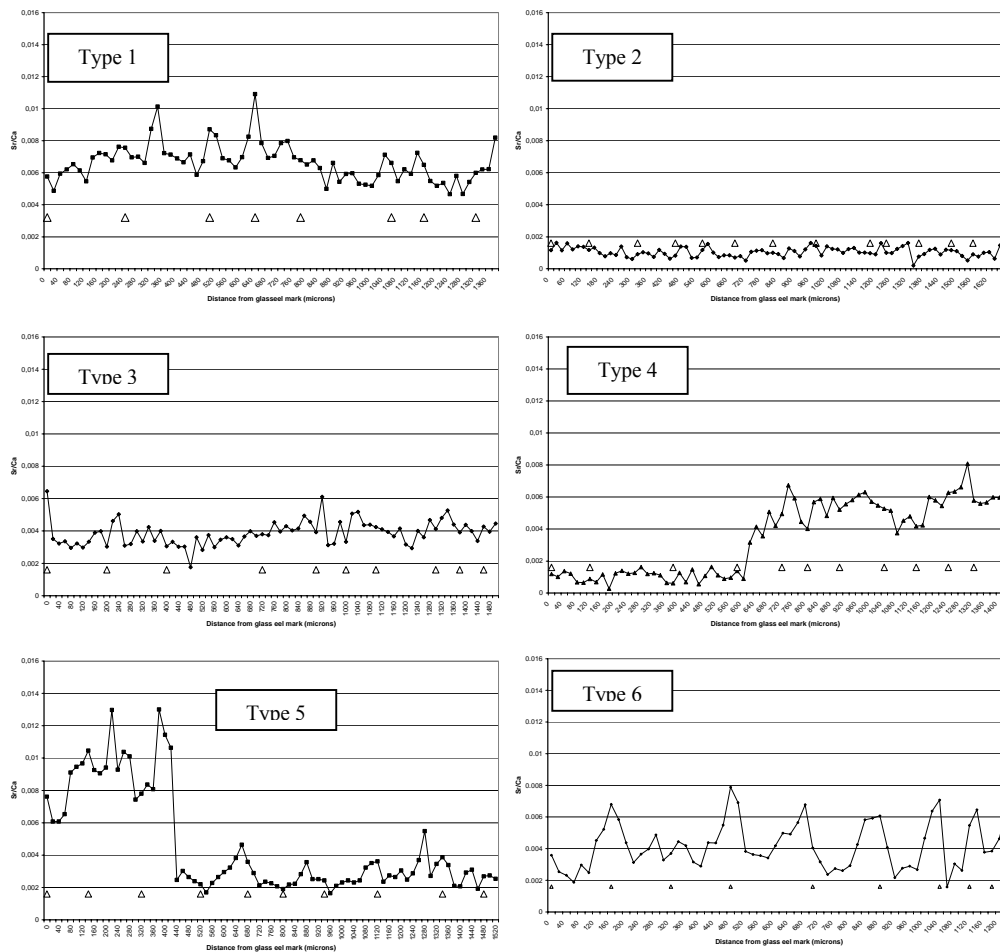


Figure 35 : Sr:Ca profile of variation along the growth axis of an otolith.

Data analysis

Classification of life histories

Both data from a previous validation (Daverat et al. 2005) and the total distribution of all Sr/Ca values measured outside the glass eel mark were used to assign a location (a saline compartment : sea, estuary, river) to each single value in each individual otolith Sr/Ca profile. A decision tree was built in order to classify each Sr:Ca transect of values outside the glass eel mark. The temporal dimension of the Sr/Ca series was given by the position of the age marks on each profile. Individual cases that were representative of a pattern of habitat use are presented (Figure 36). The Sr:Ca reference values for a freshwater eel resident for the Gironde watershed was less than 0.002, the marine water value of Sr:Ca in the otolith being above 0.006. The Sr:Ca otolith values for the Gironde estuary ranged between 0.002 and 0.005 according to the geographical gradient that matched the salinity gradient. The frequency of the whole Sr/Ca values were distributed, in accordance with the validation data, following three Gaussians curves (river, estuary, sea). The probability distribution of the Gaussian were used to assign a location to each value of the each otolith profile. Each individual time series of assigned locations, was then interpreted as a sequential occupation of habitat. In consequence, outside the glass eel mark, fish that did not change compartment until capture, belonged to the marine resident group (type1), the freshwater group (type 2, Figure 36) or the estuarine resident group (Type 3) according to the Sr:Ca values. Individuals that presented a sequence with a radical change of habitat were classified into the “nomad” group; either “Downstream movement” group (Type 4, from river to estuary) or “Upstream movement” (Type 5, from the sea to the estuary) depending on the trend in the values (Figure 36). Finally, individuals that presented periodic variations of locations in phase with age marks were classified in the “Seasonal movement” group (Type 6) and interpreted as eels that undertook seasonal movements between the upper part and the lower part of the estuary (Figure 36). This seasonal pattern was a general movement observed as well for other species in the Gironde estuary (Lobry & Rochard 2003).



Type	Name	Interpretation
1	Marine resident	Residence in coastal compartment
2	Riverine resident	Residence in freshwater
3	Estuarine resident	Residence in the estuary
4	Downstream nomad	Residence in freshwater, movement to the estuary
5	Upstream nomad	Residence in marine compartment, movement to the estuary
6	Seasonal nomad	Seasonal movements between the lower and upper part of the estuary

Figure 36 : Sr:Ca variations along line transects from the first annulus to the otolith edge of six eels collected in the Gironde watershed (coast, estuary and river) with different life history types. Triangular marks in the x-axis represent the position of age annuli.

Age data

Age was computed as a continuous variable: a theoretical birth date of first of March was applied considering that this date coincided with the end of the peak of glass eel migration in the Gironde estuary. Only continental age was considered here, so that age was then a function of the date of capture and the number of rings after the glass eel mark. For fishes captured from March to January, the number of days between the first of March and the date of capture were added to the number of rings as a fraction of year. For fish captured from 30 of January to 28 of February, the number of days between the first of March of the previous year and the date of capture was added to the number of rings.

Growth data analysis

The growth rate of the fish was computed as a relationship between fish length and age from the glass eel stage.

$$Gf = \frac{Lc - L_{\text{glasseel}}}{t}$$

Where Gf is the fish growth rate, Lc is the fish length at capture, L_{glasseel} is the mean glass eel length (value of 73mm for the Gironde estuary) and t, the continental age estimated continental by counting the rings after the glass eel mark.

A GLM (McCullagh & Nelder 1989) was applied to the data with a post hoc test (Tukey) in order to estimate the effect of type of habitat use on the growth rate. A level of alpha =0.05 was selected prior to conducting statistical testing.

Back calculation model.

Lengths at age back calculated from otolith data, were broadly used in eel (*Anguilla spp*) ecology and were found consistent with direct observations of lengths at age (Panfili et al. 1994, Graynoth 1999). A Whitney and Carlander's model (Francis 1990), was applied to the relationship between fish length and otolith radius. This model assumes a constant proportionality between fish growth and otolith growth throughout the life of the fish. Hence, a regression of fish length against otolith length was used (Francis 1990). The relationship between fish length and otolith length was assumed to be linear:

$$Lc = a + b \times Rc$$

With a body proportional hypothesis, then the back calculation formula would be

$$Lt = \left(\frac{a + b \times Rt}{a + b \times Rc} \right) \times Lc$$

where

L_c = length of fish at capture

R_c = otolith radius at capture

L_t = length of fish at age t

R_t = radius of otolith at age t

a , b and c are constants

The data was processed with a GLM that allowed to fit the regression of fish length on otolith length for each type of habitat use and to test for significant differences between patterns of habitat use. Fish size otolith size relationships were calculated for each group and were further applied to back-calculate size-at-age for each group.

RESULTS

Size frequency distributions and sex

The estuarine sample contains the largest range of sizes with total length ranging from 165 mm to 855 mm (). The length of eels collected in the river ranges from 225 mm to 615 mm while the length of the coastal sample ranges from 285mm to 735 mm (Figure 37). The overall sample is composed of 4% of male eels, 28% of undifferentiated eels and 68 % of female eels. There is a great variation of distribution of sex ratios between the types of habitat use pattern (Figure 37). The greater proportion of males (12%) was found for the marine residents group, while the “upstream movement” and “seasonal movement” nomads and river residents had the lowest proportion of males (0-1%). Discarding the “upstream movement” nomads from the analysis due to small sample size, the nomads had a greater proportion of females 86% and 95%, than residents (up to 73%) as shown in Table 11, and tended to have a lower proportion of undifferentiated eels. In the overall sample, 27 female eels and only one male were found stage V eels (silver eels). Among the silver female eels, respectively nine and 14 eels were estuarine residents or nomads while two eels were silver river residents and two others were marine residents. The length of silver female estuarine residents (mean 597mm SD±66) was not significantly different from the length of “downstream movement”, “upstream” or “seasonal” nomad eels mean length (573mm SD±49) as shown by a T test, $p=0.19$.

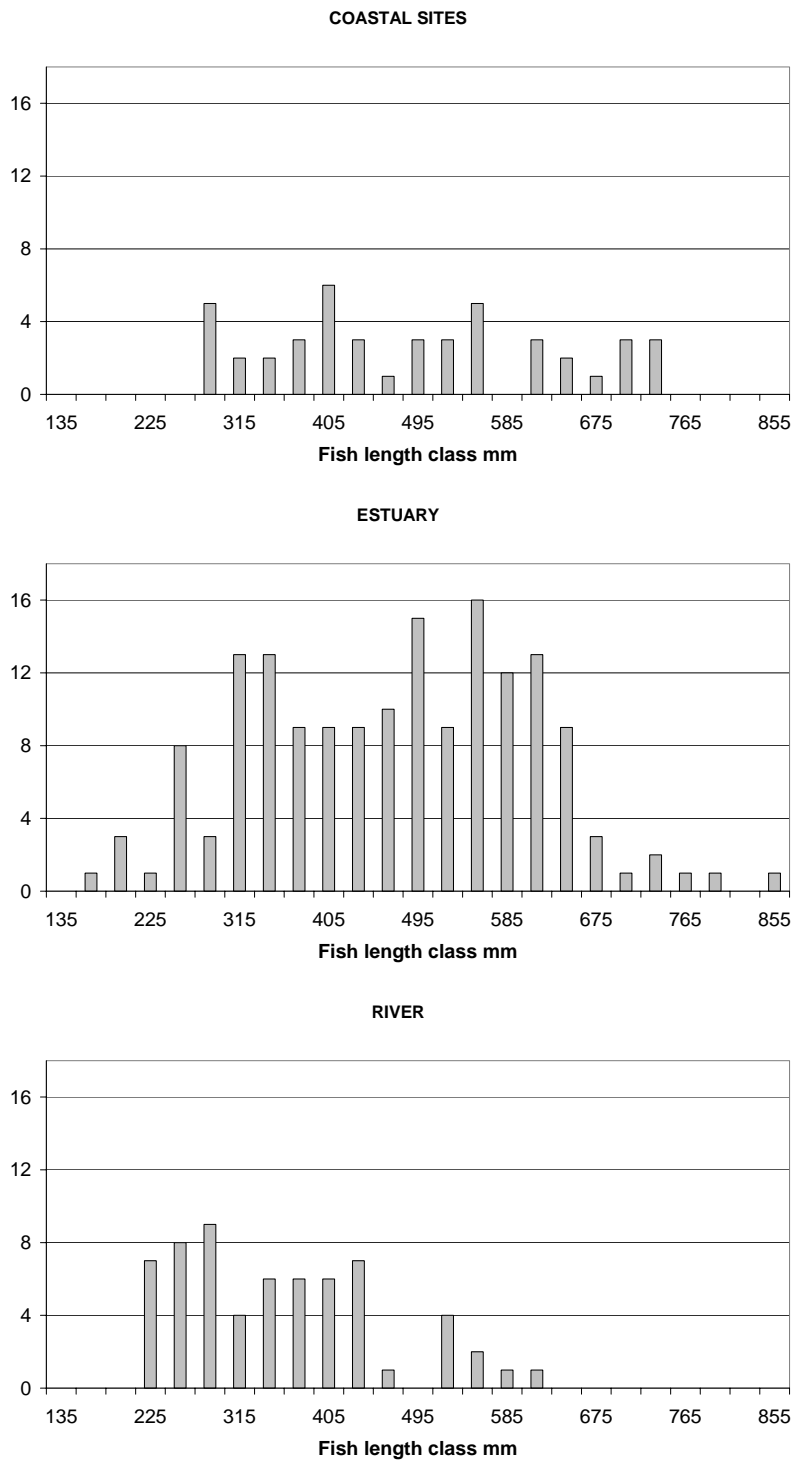


Figure 37 : Frequency distribution of total length of eels for each compartment.

Table 11 : Distribution of sex ratios (%) for each type of habitat use pattern.

Sex	Marine resident	Riverine resident	Estuarine resident	Downsteam nomad	Upsteam nomad	Seasonal nomad
Male	12%	1%	5%	6%	0%	0%
Female	73%	40%	72%	86%	100%	95%
Undifferenciated	15%	59%	23%	8%	0%	5%
Total number	26	83	80	51	7	21

Proportions of patterns of habitat use

River compartment.

Collectively, the overall sample of eels analysed in this study displayed a wide repertoire of habitat use patterns as shown in Figure 38. Of the 63 eels collected in the freshwater river compartment only two individuals had Sr:Ca values consistent with an estuarine residence, while the rest of the sample was composed of eels that remained in freshwater from the elver stage until capture (Figure 38) called “riverine residents”. Moreover, the two estuarine eels had been collected in the river close the zone of estuarine influence (Figure 38).

Estuary.

The eels collected in the estuary displayed a large diversity of life history patterns: 44% of eels were estuarine residents, 15 % were freshwater residents and 41% were nomads (Figure 38). The majority (27%) of the nomads exhibited a downstream mode, whereas 12% of the total sample was composed of eels with seasonal movements and a marginal number (2%) were eels moving upstream, from the coastal compartment towards the upper part of the estuary (Figure 38). A segmentation of the estuary into three compartments according to the salinity regime (Figure 38) showed that the majority of riverine residents caught in the estuary were found in the compartment closer to the river. The proportion of estuarine resident eels decreased towards the coast, while the proportion of nomads that first settled in freshwater then moved to the estuary “downstream nomads”, increased.

Coastal compartment.

57% of the eels collected in the coastal compartment were classified as marine residents (Figure 38), 16% were estuarine residents and 16% were nomads with a majority of downstream nomads. An analysis by site of capture revealed very contrasted results as the

totality of the Arcachon eels were marine residents as opposed to the 24% of marine residents in the Pertuis coastal area. A noticeable proportion of 28% of estuarine eels were collected in the Pertuis. Moreover, 48% of the eels of Pertuis sample were nomad eels, mainly eels that moved from freshwater to the coastal zone (Figure 38).

Overall results show a trend of decreasing residency from the river towards the coastal areas. The proportion of resident fish decreased from a 100% in the rivers to a 95% in the river with tidal influence, 50% in the upper part of the estuary, 42% in the mesohaline part of the estuary, 34% in the polyhaline zone of the estuary, down to a 24% of residents in the Pertuis coastal zone (Figure 38, bottom panel). Nonetheless, as seasonal nomads spend their life in the estuary, residents and seasonal nomads can be gathered into a group of estuary users. Then, the proportion of estuary users is quite stable in the different compartments of the estuary with a 53% in the upper part of the estuary, 59% in the mesohaline zone, and 55% in the polyhaline zone of the estuary. Concurrently, the proportion of downstream nomads increased from 11% in the upper part of the estuary to 37% in the mesohaline part of the estuary reaching a maximum of 45% in the polyhaline zone. Their proportion decreased again to 28% in the Pertuis coastal zone. This same trend was observed for seasonal nomads with maximum of 21% in the polyhaline zone of the estuary.

“Alloctonous” fish.

Alloctonous fish were those eels which had a life history pattern inconsistent with their site of capture, such as riverine residents collected in the estuary or estuarine eels collected in the Pertuis. Since these fish came from neighbouring compartments, it is likely that they just moved to the habitat. The 23 riverine eels collected in the estuary very close to the limit of 0 salinity were mainly undifferentiated eels (15 undifferentiated, 8 females, one male) with a mean length of 337 mm (range 225-575mm 72.4 % under 405mm). On the other hand, the 7 estuarine eels found in the Pertuis were all females with mean length of 592 mm (range 385-720mm, 85.7% above 525mm).

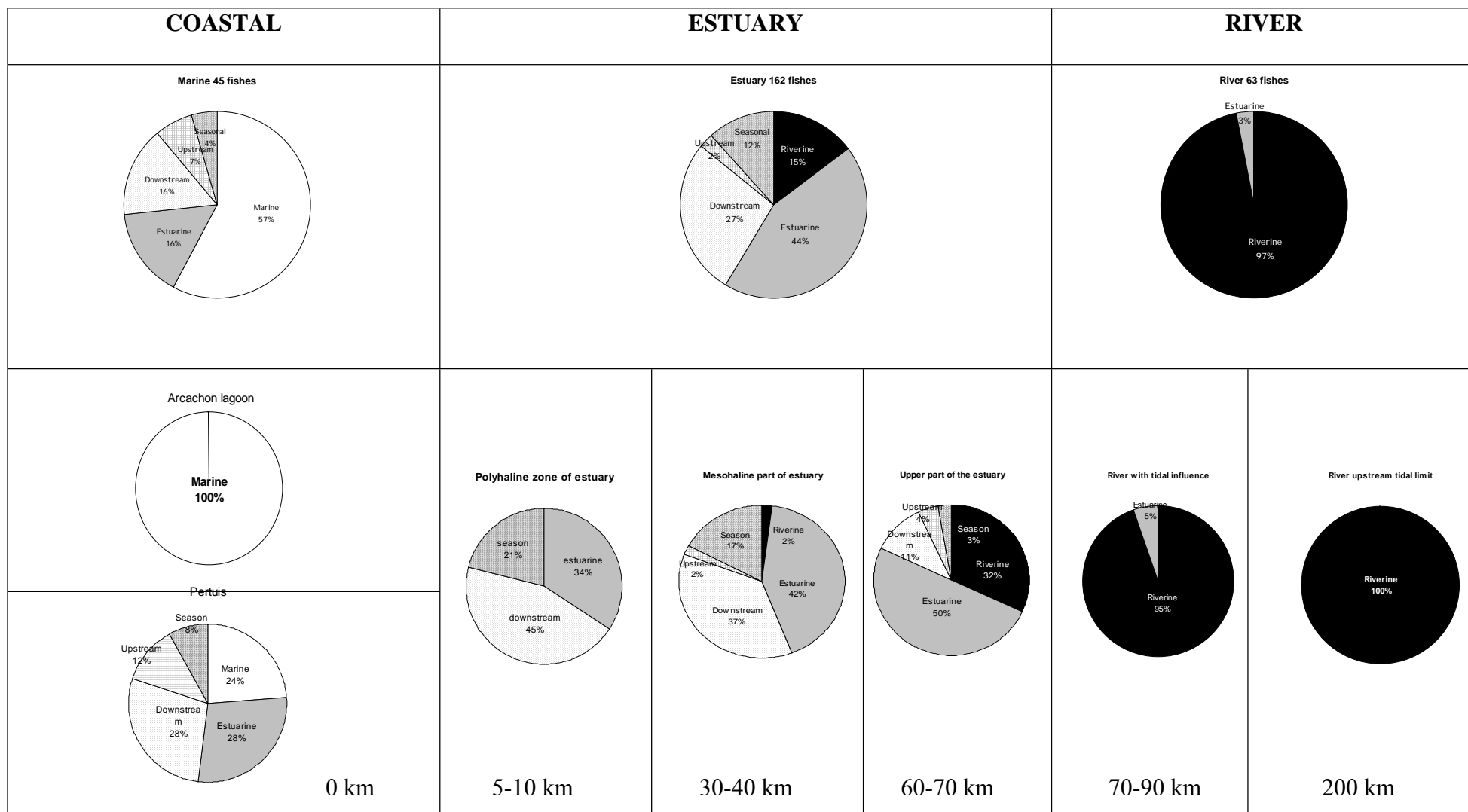


Figure 38 : Proportions of habitat use patterns in the different compartments. The distance to the river mouth is specified in km.

Fish growth analysis

Due to small sample size ($n=7$), the upstream mode nomads were discarded from the analysis. A significant trend was observed in the growth rates of the different modes of habitat use (Figure 39). The riverine residents tended to have lower growth rates (mean 52.6 mm Y^{-1} SD ± 10.92) than all other types of habitat use (mean 60.91 mm Y^{-1} SD ± 11.68 ; ANOVA, $p < 0.001$, Figure 39). Despite a period of at least one year spent in freshwater for downstream nomads, there were no significant differences between their growth rate and the growth rate of the other eels that occupied brackish and marine habitats (ANOVA, $p > 0.05$).

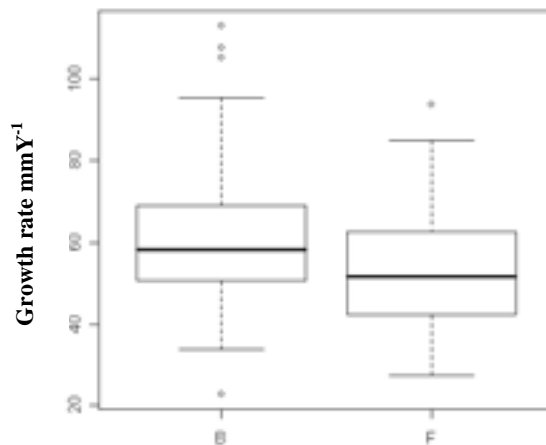


Figure 39: Differences in fish growth rates for different habitat use patterns, “B” is for fish with a brackish habitat experience (estuarine and marine residents and nomads) and “F” is for freshwater residents.

“Downstream movement” nomad eels, (the most abundant alternative to residence in the estuary), achieved a larger total length (mean= 524.35 mm SD ± 18.03) than their resident counterparts (mean 450.1 mm SD ± 14.21) (ANOVA, $p < 0.001$). In correlation with length, downstream nomads got older (mean 8.5 years SD ± 0.35) than estuarine resident fishes (mean 7.34 years SD ± 0.27 ; ANOVA $p < 0.001$). Analyse by sex could not detect any significant difference in length between downstream nomad females and estuarine resident

females (ANOVA $p=0.06$) neither in age (ANOVA $p=0.23$). Differences between habitat use patterns were not tested for undifferentiated nor for males due to small sample size.

The relationship between otolith radius and fish total length (Table 12) was significantly different for downstream nomads (Tukey Kramer $0.001 < p < 0.003$) and resident fishes (marine, estuarine or riverine) that altogether composed a homogenous group (Tukey Kramer $0.43 < p < 0.98$).

Table 12 : GLM estimates for the fish length otolith length relationship

	Parameter	Estimate	Error	t	P
Intercept		48,33	16,173	2,99	0,0031
Otolith radius RC		289,76	8,90	32,57	<.0001
Habitat use pattern	Residents (marine, estuarine, river)	-42,12	8,75	-4,81	<.0001
	“Downstream nomads”	0	.	.	.

For the downstream nomads, migration from freshwater to the estuary mostly occurred during the second and the third year of continental life (Figure 40 : Age class at habitat shift for eels that moved from freshwater habitat to the estuary (downstream nomads Type 4).). 74 % of the downstream nomads moved before age class 4+ and 91 % moved before age class 5+.

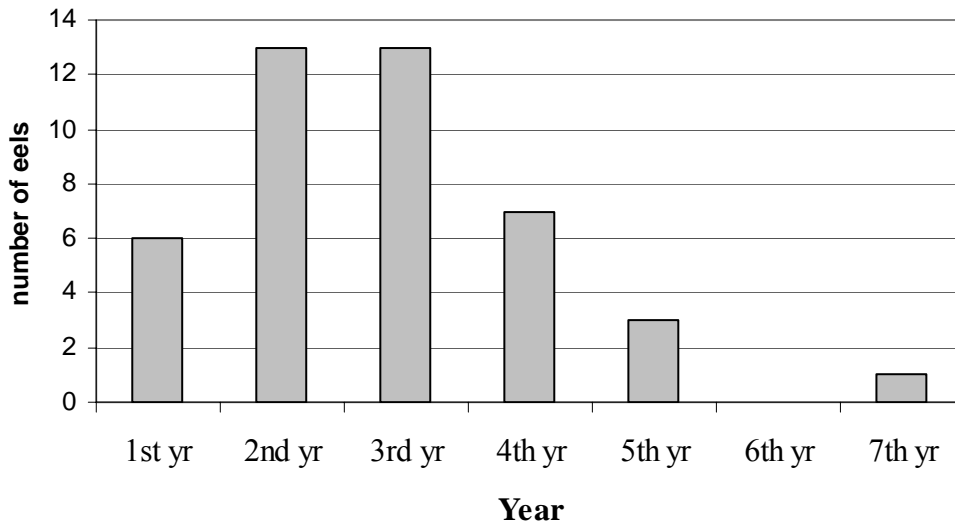


Figure 40 : Age class at habitat shift for eels that moved from freshwater habitat to the estuary (downstream nomads Type 4).

The distribution of the back calculated length at the time of the movement (Figure 41) was also quite narrow with 93% of the fish moving before reaching the length of 345mm.

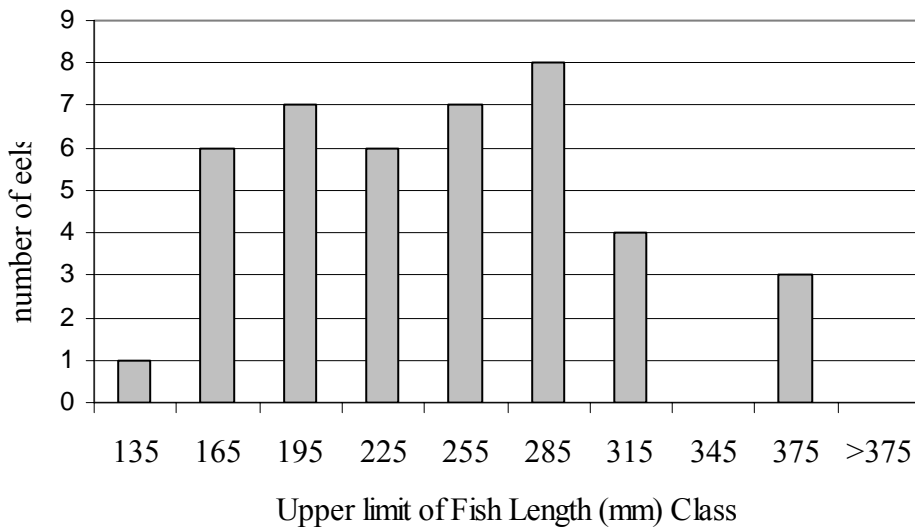


Figure 41 : Frequency distribution of back calculated total lengths at habitat shift for downstream mode nomads.

In addition, when comparing size of nomads at movement time with the size of residents at the same age, (GLM, adjustment for multiple comparison Tukey-Kramer), length of downstream nomads tended to be greater than their riverine counterparts when they moved at age class 2+ ($p < 0.001$), at age class 3+ ($p < 0.001$), at age class 4+ ($p < 0.002$) as well as at age class 5+ ($p = 0.04$). In a similar manner, downstream nomads that moved at age 2+ were bigger than their estuarine resident counterparts of the same age class ($p < 0.001$); the same result was observed for fish that moved at age 3+ ($p < 0.005$) (Figure 42).

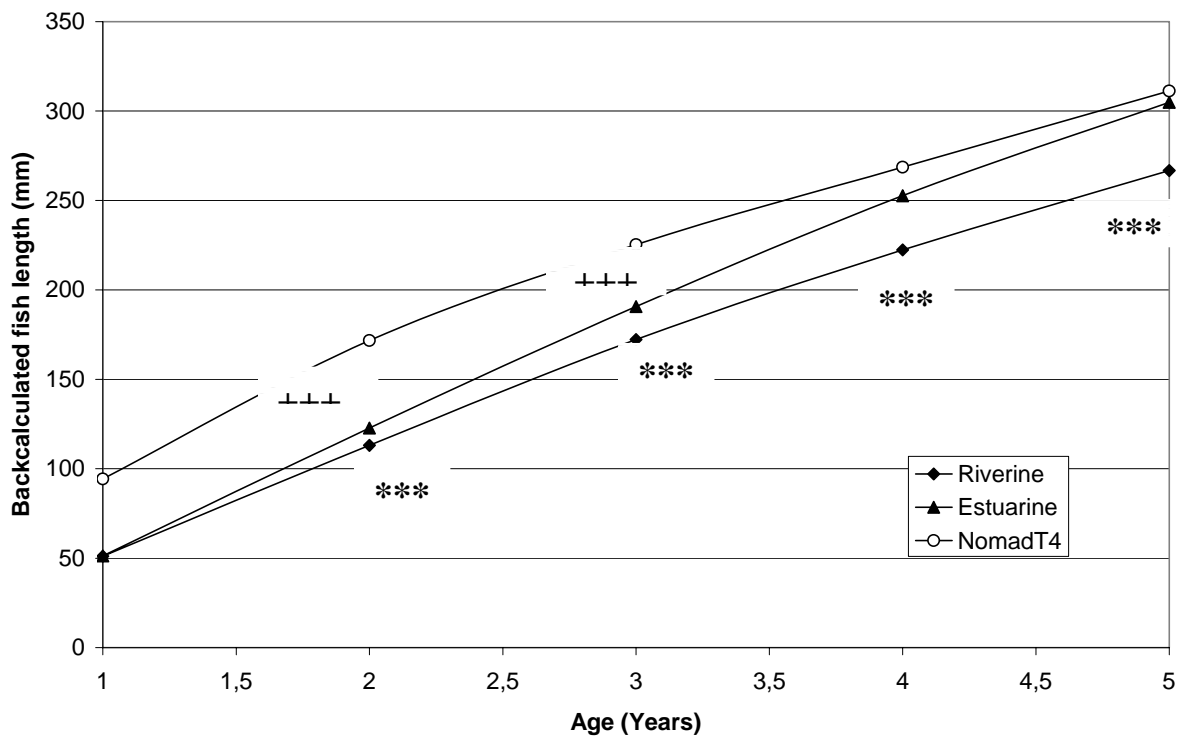


Figure 42 : Back calculated sizes-at-age at habitat shift for downstream nomads and residents (Riverine or Estuarine). White dots represent the downstream nomads, black triangle the estuarine residents and black diamonds the riverine residents. Significant differences ($p < 0.005$) between river residents and downstream nomads are marked with *** and significant differences between estuary residents and downstream nomads with +++.

DISCUSSION

Proportions of patterns of habitat uses

Our study has shown that a 100 % of eels caught in freshwater habitats of the Gironde river basin were riverine residents i.e. they settled and remained in the freshwater habitat. This result is in agreement with results obtained for other species and sites. 100% of freshwater American eels (*Anguilla rostrata*) were riverine residents 200km away from river mouth in the Hudson river basin (Morrison et al. 2003), 6 out of 7 *Anguilla japonica* in Japan (Tsukamoto & Arai 2001), and 100% of *A. japonica* in the Kaoping river 40 km upstream the river mouth (Tzeng et al. 2002). In the Gironde estuary nomad eels accounted for 41% of the sample, a large majority of which first had spent a few years in freshwater before moving downstream to the estuary. In comparison, the upstream behaviour was marginal (2%). Our finding that downstream nomads represented from 11% to 45% of the sample collected in the upper estuary, the mesohaline zone, the polyhaline zone or in the Pertuis coastal zone, corroborated studies on *A japonica* and *A rostrata*. As reported by Tsukamoto & Arai (2001) and (Arai pers. comm.), most of the eels classified as estuarine eels were eels that first settled in freshwater before moving to a higher salinity habitat (proportions were not specified). Similarly, 60% of the eels in the Koaping estuary first migrated into freshwater at a young age and then moved to the estuary at an age between 1 and 4 years (Tzeng et al. 2002) and 65% of the eels collected in the Hudson estuary (United States) were downstream nomads (Morrison et al. 2003). The differences of proportions of habitat use patterns observed in different estuaries might be an evidence of the plasticity of eel behaviour in its adaptation to an ecosystem. Thus, the relationship between proportions of habitat use patterns and parameters of the ecosystem deserves further investigation.

In the Pertuis coastal zone, the proportion of nomads (48%) was greater than the proportion of marine residents (24%), suggesting that this ecosystem is very attractive for yellow eels. Proportions of habitat use patterns differed drastically for the two coastal zones. The whole Arcachon bay sample were marine residents opposed to the 24% of marine residents in the Pertuis. This difference may be explained by their relative connections with freshwater water masses. The Arcachon bay is a large bay opened on the ocean with a small freshwater discharge mainly by a sand bottom river. On the contrary, the Pertuis coastal zone is

connected to river basins and marshes, the Seudre, the Charente and the Sevre Niortaise rivers and seasonally, the Gironde estuary panache drains as well in the same coastal zone.

The alloctonous riverine eels collected in the estuary very close to the limit of 0 salinity were mainly undifferentiated eels with a mean length of 337 mm, so that their movement could not be explained by silver eel migration. These fish might be downstream nomads on their way to the estuary. On the other hand, the seven alloctonous estuarine eels found in the Pertuis were all females with mean length of 592 mm (range 385-720mm). These eels were potentially silver eels on their way to the spawning ground.

In the Gironde river basin, the group of fish that lived in a freshwater habitat (i.e. downstream nomads and riverine residents) constituted 50% of the overall sample. According to results obtained for *A. rostrata* and *A. japonica*, considering the whole watershed, even a greater proportion of eels had experienced freshwater (Tzeng et al 2002; Morrison et al 2003). It seems that even though catadromy is not obligatory for eels, half of the fish captured along the watershed still experience freshwater at least for a short period of their life.

Our results showed that there was a gradient of residency behaviour in the Gironde river basin, with 100% of residents in the river down to 24% in the Pertuis coastal zone. Concurrently, in the estuary, a gradient of a decreasing proportion of estuarine residents was observed. Downstream nomads were far more numerous than upstream nomads. This result seems to indicate that freshwater habitats are not attractive to yellow eels (i.e. TL \approx 300mm) compared to other zones of the watershed as fewer fish migrate upstream. Instead, the Pertuis coastal zone and the polyhaline zone of the estuary are attracting respectively a proportion of 28% and 45% of eels coming from a freshwater habitat. The polyhaline zone of the Gironde estuary and the Pertuis are very productive ecosystems, serve as nursery grounds for demersal species such as Dover sole, and marine species seasonally enter those areas as well (Lobry et al 2003). Those results suggest a population dynamics where glass eels might not be able to settle in the estuary because of a very high level of competition either with glass eels counterparts or with yellow eels. When eels achieve a certain size (300 mm), part of the freshwater population moves downstream to favourable habitats of the estuary and the Pertuis. More research is needed to test whether such a decreasing trend in residency could be found in other watersheds or is specific of the Gironde estuary.

Growth patterns and mechanisms of tactic segregation

Eels from brackish waters had a higher growth rate over their lifespan than eels from freshwater habitats in the Gironde. Growth performance does not seem as good in freshwater as in other more saline compartments of the watershed, and this has also been shown for American eels (Morrison & Secor 2003) and Baltic sea trout (*Salmo trutta*) (Limburg et al. 2001). Yet, this view of the eel population in the Gironde must be tempered as results obtained from back-calculating lengths of estuarine residents, riverine residents and downstream nomads showed that the latter were already bigger than riverine residents from the early ages (Figure 42). This is, the freshwater habitat held eels up to age 5+ with two growth profiles: fast growth (downstream nomads) and slow growth (riverine eels). This bimodal distribution of sizes in freshwater areas has not yet been observed but this may be due to the fact that our sampling gear in freshwater tends to under represent small sizes. Those results tend to suggest that for the eel population of the Gironde watershed, it is not to habitats to segregate growth patterns, as freshwater habitats hold both fast and slow growers. Moreover, these growth patterns are not modified by the stay in freshwater, but rather maintained, and thus indicate a predetermined basis of these two growth performance patterns (Pujolar et al. 2005).

The comparison of lengths-at age of estuarine residents, riverine residents and downstream nomads has shown significant differences between age 1+ and 5+ (Figure 42). Results from back-calculation show that while riverine eels and downstream nomads maintain significantly distinct growth patterns between age 1+ and 5+, estuarine residents display an increasingly faster growth rate that results in sizes not significantly different from riverine residents (slow growers) at age 1+ and not significantly different from downstream nomads at age 5+ (fast growers). Interestingly, downstream nomads migrate at a size at which they are bigger than their estuarine resident counterparts of the same age. At age 2+ and 3+, when most of downstream nomads shift habitat, these are bigger than estuarine residents and so may take advantage of their bigger size to colonise habitats occupied by residents. Therefore, our results suggest the existence of a temporal window, i.e. an age at which downstream migration is most advantageous. The distribution of ages at migration for downstream nomads supports this interpretation. As shown in Fig. 8, 74% of downstream nomads migrate at age 3+. Later than that, the advantage of size-at age is lost against estuarine residents (Figure 42) and fewer freshwater eels undertake the migration downstream. (Tzeng et al. 2002) found that the eels in the Koaping estuary (Taiwan) that first migrated into freshwater at a young age,

moved to the estuary at an age between 1+ and 4 + years while (Morrison et al. 2003) found that 78% of the downstream nomads moved before age 5+.

In summary, this study revealed a pattern of habitat use at the scale of the river basin that allows freshwater eels to colonise estuarine and coastal habitats. In the estuary and in coastal habitats, precocious settlement of glass eel might be limited by extra specific competition and intra specific competition with yellow eels. The lower proportion of residents in the lower estuary and coastal habitats supports this hypothesis. In freshwater, results showed that “slow growers” remained in the same habitat while “fast growers” moved to the estuary. The decision to leave freshwater habitat for downstream nomad eels is probably size dependent, as their migration is synchronized with a temporal window (age 2+, 3+) where their size is greater than the size of estuary residents at the same age. Such a size dependant temporal window is often observed for salmonids (Jonsson & Jonsson 1993, Thieriault & Dodson 2003) This phenomenon allows eel settlement in highly productive but highly competitive habitats.

ACKNOWLEDGEMENTS

Research was supported through the PICASSO program (Programme d'Actions Intégrées Franco-Espagnol, Ministère des Affaires Etrangères, France) and the Programa de Acciones Integradas Hispano-Francesas (Ministerio de Educación y Ciencia, Spain). This work was facilitated by the DIADFISH network exchanges. Thanks are also due to Y. LeGatt and L. Beaulaton for assistance with statistical analyses. Three anonymous referees provided comments that improved the manuscript.

LITERATURE CITED

- Anonymous (1998) Guidelines for the treatment of animals in behavioral research and teaching. *Anim. Behav.* 55:251-257
- Arai T, Kotake A, Lokman PM, Miller MJ, Tsukamoto K (2004) Evidence of different habitat use by New Zealand freshwater eels *Anguilla australis* and *A. dieffenbachii*, as revealed by otolith microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266:213-225
- Castaing P (1981) Le transfert à l'Océan des suspensions estuariennes, cas de la Gironde. thèse de doctorat, Bordeaux I
- Daverat F, Elie P, Lahaye M (2004) Microchemistry contribution to a first approach to the diversity of life histories of eels from the lower part of the Gironde Garonne Dordogne watershed. *Cybium* 28:83-90
- Daverat F, Tomas J, Lahaye M, Palmer M, Elie P (2005) Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios: validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. *Mar. Freshwater Res.* 56:619-627
- Durif C, Dufour S, Elie P (2005) The silvering process of *Anguilla anguilla* : a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *J. Fish Biol.* 66:1025-1043
- Edeline E, Dufour S, Briand C, Fatin D, Elie P (2004) Thyroid status related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 282:261-270
- Francis RICC (1990) Back-calculation of fish length : a critical review. *J. Fish Biol.* 36:883-902
- Graynoth E (1999) Improved otolith preparation, ageing and back-calculation techniques for New Zealand freshwater eels. *Fish. Res.* 42:137-146
- Jessop BM, Shiao J-C, Iizuka Y, Tzeng W-N (2002) Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 233:217-229
- Jonsson B, Jonsson N (1993) Partial migration : niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. Fish Biol. Fisheries* 3:348-365
- Kotake A, Okamura A, Yamada Y, Utoh T, Arai T, Miller MJ, Oka H, Tsukamoto K (2005) Seasonal variation in the migratory history of the Japanese eel *Anguilla japonica* in Mikawa Bay, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293:213-225
- Limburg KE, Landergren P, Westin L, Elfman M, Kristiansson P (2001) Flexible modes of anadromy in Baltic sea trout : making the most of marginal spawning streams. *J. Fish Biol.* 59:682-695
- Limburg KE, Svedang H, Elfman M, Kristiansson P (2003) Do stocked freshwater eels migrate ? Evidence from the Baltic suggests "yes". In: Dixon DA (ed) *Biology, management and protection of catadromous eels*. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 275-284

- Lobry J, Rochard E (2003) The Gironde estuary: a European reference for fish population? In: EWA (ed) River Basin Management - From Experience to Implementation, p 63-77
- McCullagh P, Nelder JA (1989) Generalized linear models. Chapman and Hall, Londres
- Morrison WE, Secor DH (2003) Demographic attributes of yellow-phase American eels (*Anguilla rostrata*) in the Hudson River estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60:1487-1501
- Morrison WE, Secor DH, Piccoli PM (2003) Estuarine habitat use by Hudson river American eels as determined by otolith Strontium:Calcium ratios. In: Dixon DA (ed) Biology, management and protection of catadromous eels. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 87-100
- Panfili J, Ximenes MC, Crivelli AJ (1994) Sources of Variation in Growth of the European Eel (*Anguilla-Anguilla*) Estimated from Otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51:506-515
- Pujolar JM, Maes GE, Vancoillie C, Volckaert FAM (2005) Growth rate correlates to individual heterozygosity in the european eel, *Anguilla anguilla* L. *Evolution* 59:189-199
- Sottolichio A (1999) Modélisation de la dynamique des structures turbides (bouchon vaseux et crème de vase) dans l'estuaire de la Gironde. thèse de doctorat, Université de Bordeaux I
- Tesch F-W (2003) The eel. Blackwell Publishing, Oxford, UK
- Thieriault V, Dodson JJ (2003) Body size and the adoption of a migratory tactic in brook char. *J. Fish Biol.* 63:1144-1159
- Tsukamoto K, Arai T (2001) Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 220:265-276
- Tzeng WN, Iizuka Y, Shiao JC, Yamada Y, Oka H (2003) Identification and growth rates comparison of divergent migratory contingents of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture* 216:77-86
- Tzeng WN, Lin HR, Wang CH, Xu SN (2000a) Differences in size and growth rates of male and female migrating Japanese eels in Pearl River, China. *J. Fish Biol.* 57:1245-1253
- Tzeng WN, Shiao JC, Iizuka Y (2002) Use of otolith Sr:Ca ratios to study the riverine migratory behaviors of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245:213-221
- Tzeng WN, Wang CH, Wickstrom H, Reizenstein M (2000b) Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Mar. Biol.* 137:93-98

**CHAPITRE 6 : DYNAMIQUE SPATIO TEMPORELLE
DE L'OCCUPATION DES HABITATS ESTUARIENS
PAR LES ANGUILLES.**

INTRODUCTION

Comme nous l'avons vu en introduction de ce travail, l'estuaire de la Gironde est un écosystème très riche qui supporte une pêche importante d'anguilles aussi bien au stade civelle qu'au stade jaune (Girardin et al. 2004). Il n'existe officiellement aucune pêche ciblant les anguilles argentées dans le bassin de la Gironde. Dans un intérêt de gestion et de conservation, la connaissance des habitats préférentiels de l'anguille dans l'estuaire de la Gironde semble importante. En effet, peu d'études ont été consacrées à l'occupation des habitats estuariens par les anguilles européennes (Helfman et al. 1984, Naismith & Knights 1990, Lobon-Cervia et al. 1995, Morrison & Secor 2003).

D'autre part, l'analyse de l'occupation des habitats estuariens par les anguilles au moyen de données de pêche expérimentales constitue une approche complémentaire de l'étude rétrospective de la croissance et des mouvements au moyen des otolithes. En effet, les résultats obtenus précédemment dans ce travail, ont montré qu'au sein de l'estuaire de la Gironde, les anguilles adoptent un grand répertoire de tactiques d'utilisation de l'habitat. Dans l'estuaire, la proportion des anguilles qui changent d'habitat au moins une fois est plus importante que la proportion d'anguilles sédentaires. Dans l'éventualité où des mouvements d'anguilles puissent se traduire par des variations localisées d'abondance et/ou d'occurrence, l'analyse de l'occupation dans l'espace et dans le temps des différentes zones de l'estuaire permettrait de tester l'hypothèse de l'existence de tels déplacements. (Lobry 2004), a mis en évidence l'existence de changements saisonniers d'utilisation de l'habitat pour certains assemblages de poissons dans l'estuaire. Des déplacements trophiques au sein de l'estuaire de la Gironde ont déjà été mis en évidence chez l'esturgeon *Acipenser sturio* (Brosse et al. 2000). L'activité de la pêche, plus accrue en amont de l'estuaire pour la saison estivale, suggère un mouvement des anguilles vers l'amont à cette même saison (Beaulaton, comm pers).

Les perturbations anthropiques tels que les barrages peuvent affecter la répartition des anguilles dans les habitats d'un écosystème (Elie 1984, Briand et al. 2003). Sur l'estuaire de la Gironde, des perturbations sont de plusieurs types peuvent affecter l'occupation des habitats estuariens par les anguilles. Le pompage de l'eau des circuits de refroidissement de la centrale nucléaire du Blayais (Boigontier & Mounié 1984), et l'activité de dragage des chenaux de navigation induisent des modifications importantes des habitats estuariens (Girardin et al. 2001). Les activités liées à la centrale modifient localement la température de

l'eau et surtout rejettent des proies passées par les tambours de filtration tandis que les activités de dragage remanient complètement les fonds.

En outre, au sein d'un même écosystème, une ségrégation des habitats selon la taille des individus est observée. En effet, l'étude de la répartition des différentes classes de tailles d'anguilles dans les habitats d'un même milieu souligne une propension pour les anguilles de grandes tailles à privilégier les habitats les plus profonds (Jellyman et al. 1996, Jellyman & Chisnall 1999, Baizez 2001). Pour l'estuaire de la Gironde, deux questions principales seront abordées dans ce chapitre :

- 1) existe t il des les zones privilégiées par les anguilles dans l'estuaire ? Ces zones varient elles selon la saison ?
- 2) existe t il une ségrégation par la taille ou par stade de maturité dans les habitats occupés par les anguilles dans l'estuaire de la Gironde ?

MATERIEL ET METHODES

Site d'étude : l'estuaire de la Gironde.

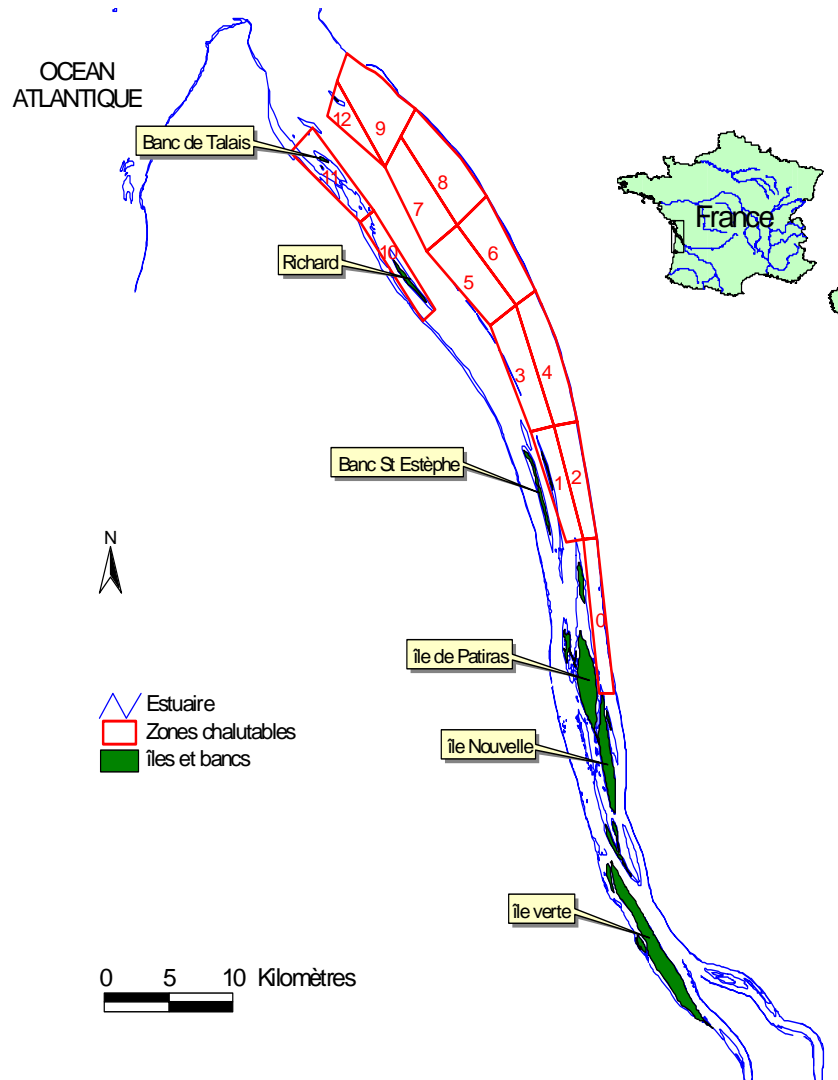


Figure 43 : stations chalutables échantillonnées dans l'estuaire de la Gironde (zones 1 à 12).

L'estuaire de la Gironde comprend une mosaïque d'habitats potentiels ou pour l'anguille, avec des habitats peu profonds, comprenant des abris sur les berges, les îles et les bancs, ainsi que des habitats profonds, notamment dans les chenaux. Le substrat des habitats est hétérogène dans l'estuaire, généralement sablo-vaseux, les fonds sont de plus en plus sableux en allant vers l'aval. La centrale nucléaire du Blayais, située aux abords de Vitrezay (Figure 43), pompe de l'eau de l'estuaire pour son circuit de refroidissement qui est ensuite rejetée dans la Gironde à une température plus élevée de quelques degrés que l'eau de l'estuaire. De

plus, une masse importante de matière organique constituée d'organismes malmenés par les grilles des tambours de filtration de la station de pompage, est également restituée à l'estuaire (Boigontier & Mounié 1984, Lambert et al. 1997). Les canaux de navigation de l'estuaire sont régulièrement dragués, et les substrats des zones draguées sont déposées sur des zones adjacentes qui subissent donc également un remaniement complet des fonds (Gonthier & Gouin 1998, Girardin et al. 2001).

Données.

Les données utilisées dans cette étude sont composites, provenant à la fois de deux campagnes de pêches scientifiques et de données de pêcherie à la nasse. La première série de données est issue d'une campagne de pêche scientifique au chalut à panneaux de maille étirée de 70 mm, ciblant l'esturgeon européen, *Acipenser sturio*. De 1996 à 2000, des campagnes mensuelles ou bimensuelles, ont permis d'obtenir à la fois des données de présence/absence d'anguilles dans chaque station chalutée (Figure 43), ainsi que des données de longueur totale mesurées à 0.5 cm près dans le cas de la présence d'anguilles. Ces 558 individus ont été relâchés sur leur site de capture après avoir été mesurés (Table 13). Les données de capture par unité d'effort (CPUE) associées à chaque trait de chalut sont estimées par la longueur du trait de chalut en mètres.

Table 13 : récapitulatif des traits pour lesquels des anguilles ont été pêchées accessoirement lors des campagnes ciblées esturgeon, par année, par mois et par station de pêche.

Année	station	mois												Total
		Janv.	Fév.	Mar.	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	
1996	1						5	3						8
	2							1					1	2
	3							1					1	2
	4							2					4	6
	5						2	6	2				2	12
	6							3					3	6
	7						4	4					1	9
	8						1	3	2				1	7
	9							2	1				1	4
Somme 1996							12	25	5				14	56
1997	1		1		2			1				2		6
	10			1	1								1	3
	12									1				1
	2			1										1
	3	1	1			1								3
	4			2			1					1		4
	5					2		1	1	2				6
	6				1									1
	7					1	1							2
	8						2							2
9								1					1	
Somme 1997		1	2	4	4	4	4	2	2	3		3	1	30
1998	1					1		2		1				4
	10								1	1	1			3
	12										1			1
	3		1								1		1	3
	4					1	1			1	2		3	8
	5								1				1	2
	6					3		2					1	6
	7				1			1		1	1			4
	8						2			2	1			5
	9							1						1
Somme 1998			1		1	5	3	6	2	6	7		6	37
1999	0	3	1											4
	1	2	1		2	1	2		1		1	1		11
	10			1	1		2				1	5		10
	2			1			2				3		3	9
	3		1				1	1			5	8	7	23
	4	1		3	1		1					3	9	18
	5								3		5	6	1	15
	6				3			1			4	2	8	18
	7						1	7		2	3			13
	8	1					2		1		3	2	3	12
9							1			2	3		6	

	E				1									1
Somme 1999		7	3	5	8	1	11	10	5	2	27	30	31	140
2000	0				4	2	1							7
	1			1	4	2	1	2		1	2			13
	10				2	3		1		1				7
	12				1		9	3						13
	2			5	6			1		2		2		16
	3			2	2		1	1						6
	4			2	2	4				1		1		10
	5				2	4	3							9
	6			1	3	8		2		2	4	1		21
	7					8	5	4		5	6			28
	8					2		9		1	1			13
9				1			11			4	2		18	
Somme 2000				11	27	33	20	34		13	17	6	161	
2001	0					6								6
	1					17					19			36
	2					9					2			11
	7					5					47			52
	8										15			15
	9					3					9			12
	E					2								2
Somme 2001						42					92		134	
Total		8	6	20	40	85	50	77	14	24	143	39	52	558

Une deuxième série de données de 2003 à 2004 a été acquise à l'occasion de campagnes de pêches scientifiques utilisant un chalut à panneaux de même dimension que le précédent mais avec des mailles de 10 mm étirées, constituant une double nappe de mailles au cul du chalut. Pour cette série 2003 à 2004, les stations échantillonnées tous les deux mois sont les mêmes que les stations de la série 1996 à 2000, sauf pour la zone Blaye située en amont de la zone 0 qui a été rajoutée (Table 14). Les traits de 15 minutes ont été réalisés par petits coefficients de marée, et toujours de flot, ce qui garantit une standardisation des traits. Les données d'occurrence ont été enregistrées. Sur un total de 230 anguilles capturées, 166 individus ont été sacrifiés. Leur taille, en mm, le diamètre oculaire ($\text{mm} \pm 0.01$) et la longueur de la nageoire pectorale ($\text{mm} \pm 0.01$), le poids ($\text{g} \pm 0.01$) sont mesurés.

Table 14 : Traits de la campagne de pêche 2003-2004, pour lesquels des anguilles ont été capturées (1) ou aucune anguille n'a été capturée (0).

Année	mois								
	Station	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Novembre
2003	10			1		1	0	0	0
	1		1	1		1	1	1	1
	4	0	1	1		1	0	1	0
	6							1	
	7	0	0	0		1	0	1	0
	8		0						
	9		0	0		1	1	0	0
	Blaye		1	1		1	1		0
	0		0	1		0	0	1	0
2004	10	0		0					
	1	1			0	0			
	4	0		1	1	0			
	6					0			
	7	0		0	0			1	
	8					0			
	9	0		0	0			0	
	Blaye	1			1			0	
	0			1	1	0		1	

Le sexe est déterminé par examen macroscopique des gonades. La méthode de classification de (Durif et al. 2005), qui utilise les paramètres morphométriques externes de l'anguille (taille, poids, diamètre oculaire et longueur de la nageoire pectorale), sert à déterminer le stade de maturité des anguilles. Dans cette classification comprenant cinq stades, seuls les individus au stade V sont véritablement des anguilles argentées. Enfin, 77 anguilles pêchées en juin 2001 et juin 2004 ont été échantillonnées auprès d'un pêcheur aux nasses de l'estuaire. L'engin de pêche, est une nasse rigide, pourvue d'un maillage de 10 mm et appâté aux crevettes, appelé familièrement « bourgne » dans l'estuaire de la Gironde. Les zones de pêche

commerciale sont situées dans les zones peu profondes de l'estuaire et également près de la zone de rejet de la centrale. Après sacrifice, la taille des anguilles a été mesurée en mm.

Traitement statistique.

Les distributions des fréquences de taille données par les différents engins de pêche ont été comparées à l'aide d'un test de Kolmogorov Smirnov. Un GAM (Hastie & Tibshirani 1990) ou un GLM, (McCullagh & Nelder 1989) a été utilisé pour tester l'effet de la station, de la saison (du mois) et de l'année sur la présence/absence d'anguilles (modèle ayant une distribution de type binomial) ou le nombre d'anguilles (modèle avec distribution de Poisson). Une analyse par classe de taille a ensuite été effectuée. Le choix du découpage en deux classes de taille a été réalisé en fonction de la distribution de l'échantillon, la taille la plus fréquente définissant la limite des deux classes considérées. Pour le modèle prédisant le nombre d'occurrences, la pertinence du modèle a été testée en utilisant le critère d'Akaike (AIC) (Awad 1996). Pour le modèle de présence absence, l'indice de Kappa et l'AIC ont été utilisés pour choisir le meilleur modèle possible. L'indice de Kappa, communément utilisé en écologie (Manel et al. 2001), est une mesure de tous les cas possibles de présence d'une espèce qui sont prédits correctement après avoir pris en compte l'effet du hasard. Les modèles dont l'indice de Kappa est inférieur à 0.4 ont une mauvaise performance. Un risque alpha de 0.05 a été choisi au préalable de toute analyse statistique. Le logiciel R a été utilisé pour cette étude (RDevelopmentCoreTeam 2005).

RESULTATS

Classes de taille échantillonnées dans l'estuaire

La taille la plus fréquente des anguilles échantillonnées par le chalut de mailles de 70 mm est de 650 mm alors que cette taille est de 500 mm pour le chalut de mailles de 10 mm (Figure 44), celle des nasses de pêcheurs professionnels étant de 300 mm (Figure 45). La différence significative (KS, $p < 0.01$) de distribution des fréquences de taille entre le chalut de mailles 70 mm et le chalut de mailles de 10 mm est un résultat à priori attendu (Figure 44).

Pour une même taille de maille (10 mm de côté), la distribution des fréquences de taille obtenue pour les nasses des pêcheurs professionnels de l'estuaire diffère significativement de la distribution des tailles obtenue avec le chalut de maille de 10 mm, avec une décroissance rapide du nombre d'anguilles de taille supérieure à 300 mm (Figure 45).

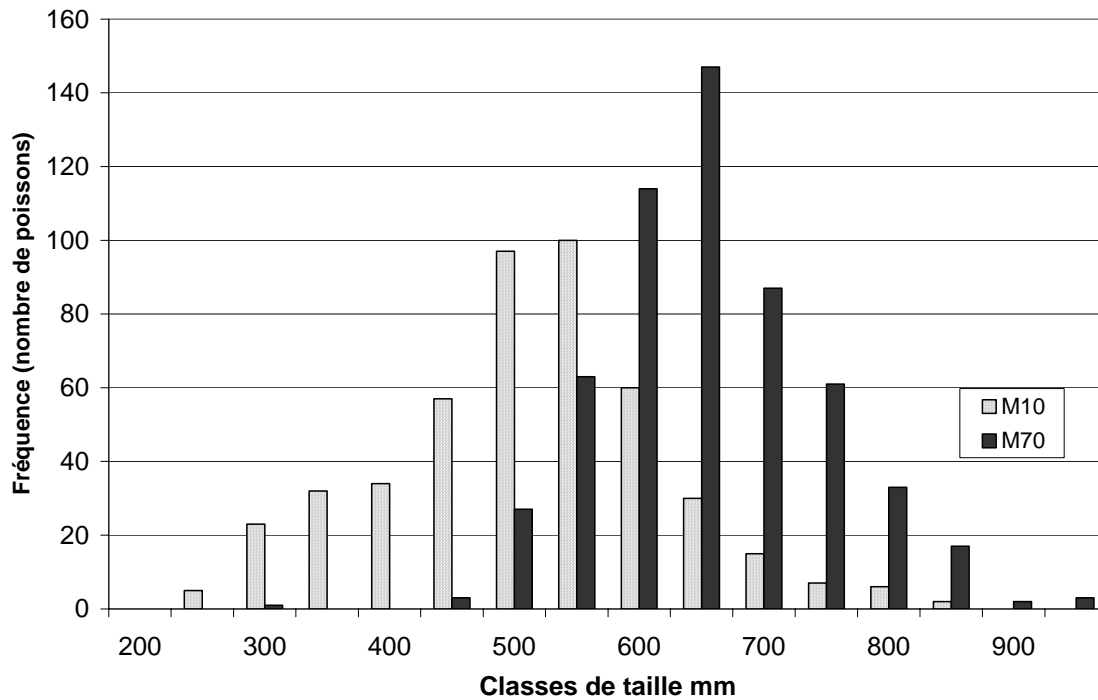


Figure 44 : distribution des fréquences de tailles des anguilles échantillonnées au chalut dans l'estuaire de la Gironde soit avec des mailles de 70 mm (M70), soit avec des mailles de 10 mm (M10).

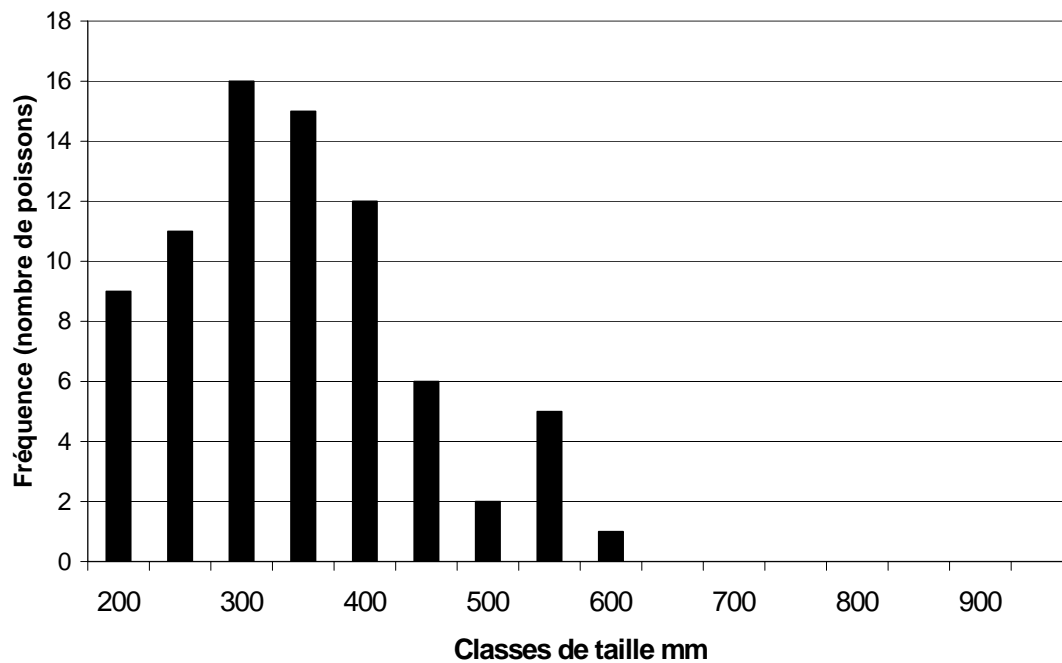


Figure 45 : distribution des fréquences de taille des anguilles pêchées à la nasse dans l'estuaire de la Gironde.

Modèle prédisant la présence d'anguilles dans l'estuaire.

Série de données de 1996 à 2001, chalut de mailles de 70 mm.

Le meilleur modèle GAM pour prédire la présence d'anguilles, choisi parmi l'ensemble des modèles constitués par une combinaison des facteurs (longueur de trait de chalut, zone de pêche, mois, année), selon l'indice de Kappa, est le modèle en fonction de la zone de pêche, du mois et de l'année. Néanmoins, l'indice de Kappa de ce modèle, de 0.29 montre que ce modèle (pourtant la meilleure combinaison de facteurs possibles) n'est pas performant. Au vu du nombre de données trop faibles (seulement 558 anguilles en cinq ans) et de la faiblesse de du modèle, aucun résultat valide n'a pu être retiré de cette analyse.

Série de données 2003-2004, chalut de mailles de 10 mm.

Le meilleur modèle GAM pour prédire la présence d'anguilles, choisi parmi l'ensemble des modèles constitués par une combinaison des facteurs (zone de pêche, mois d'échantillonnage, année), selon l'indice de Kappa, est le modèle en fonction de la zone de pêche, et du mois. Un indice de Kappa de 0.6 (>0.4) montre que ce modèle a une bonne performance. L'analyse des effets du mois et de la zone d'échantillonnage est donc menée à l'aide d'un GAM modélisant la présence des anguilles en fonction du mois et de la zone d'échantillonnage. La présence est ici en réalité une probabilité de présence de l'anguille.

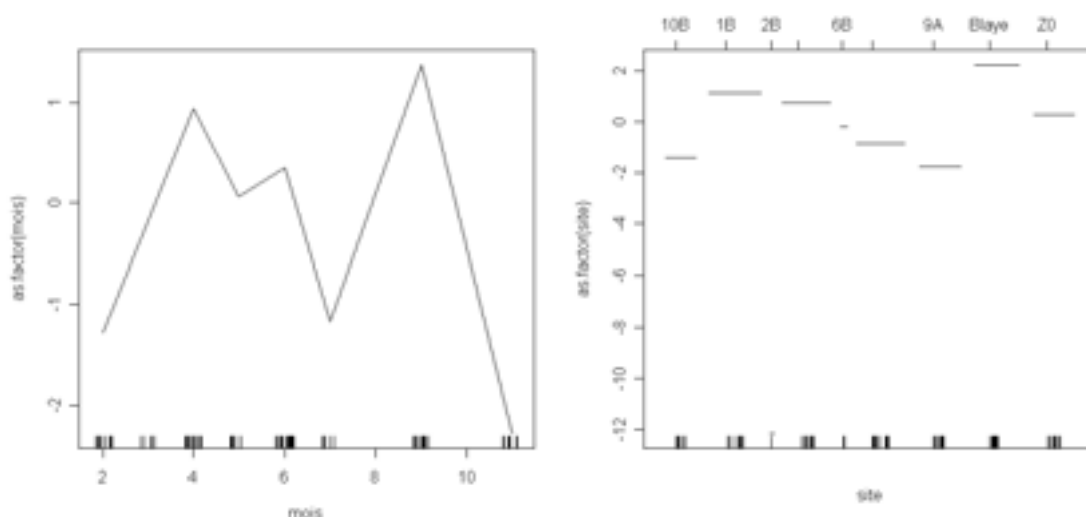


Figure 46 : effet du mois et du site d'échantillonnage sur la présence des anguilles de l'estuaire de la Gironde pour la série de données 2003-2004, (GAM).

Les résultats donnés par le modèle en analysant l'effet du mois d'échantillonnage sont que les anguilles sont moins présentes les mois de février, juillet et novembre (Figure 46). La présence des anguilles est la plus importante dans la zone de Blaye et la zone de rejet de la centrale (zone1), alors que les anguilles sont globalement très peu présentes dans les zones aval de l'estuaire (zones 7, 9 et 10).

Un autre modèle GAM prédisant le nombre de poissons (modèle suivant une distribution de Poisson) a été ajusté sur les données. Les effets significatifs du modèle en nombre sont les mêmes que les effets trouvés significatifs pour le modèle présence/absence. De la même manière, Les résultats donnés par le modèle en nombre sont les mêmes que ceux donnés par le modèle en présence absence. En conséquence, pour la suite de l'analyse, seul le modèle présence absence sera utilisé.

Analyse par classe de taille.

La distribution en taille de l'échantillon des anguilles échantillonnées au chalut de 10 mm a imposé un découpage en deux classes de taille, l'une inférieure à 500 mm et l'autre supérieure à 500 mm, à cause du nombre trop faible de poissons. Le modèle le plus performant pour prédire la présence des anguilles de taille inférieure à 500 mm est le même que pour le modèle général (mois, zone de pêche, indice de Kappa de 0.61).

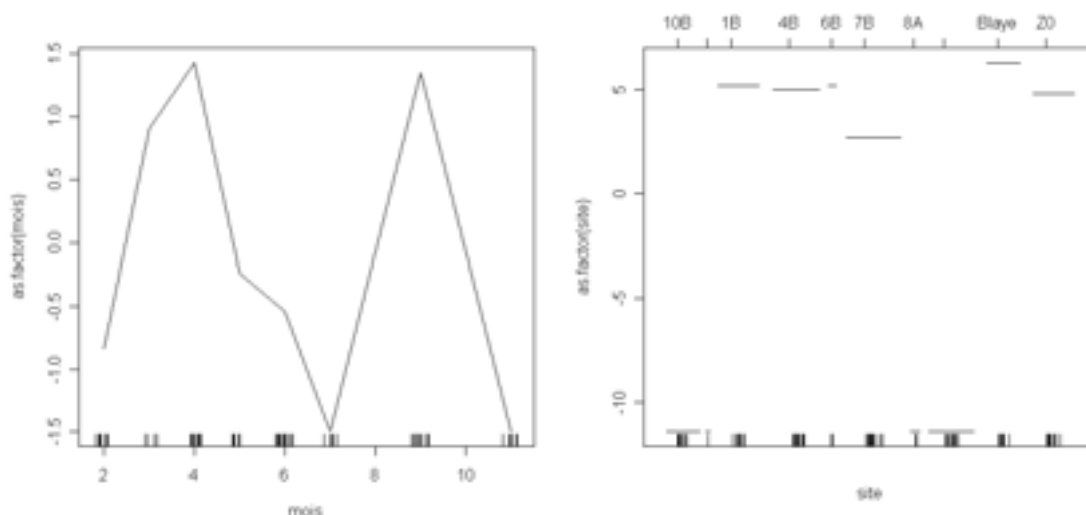


Figure 47 : effet du mois et du site d'échantillonnage sur la présence des anguilles de l'estuaire de la Gironde pour la série de données 2003-2004, (GAM), classes de taille inférieure à 500 mm.

La présence des anguilles de taille inférieure à 500 mm suit la même tendance que les anguilles toutes tailles confondues selon le mois d'échantillonnage et le site (Figure 47). Seule l'absence des anguilles inférieures à 500 mm au mois de mai, et dans les zones très aval de l'estuaire est remarquable (zones 9, 10).

Le modèle le plus performant pour prédire la présence des anguilles de classes de taille supérieure à 500 mm est celui qui combine les facteurs zone de pêche, mois et année avec un indice de Kappa de 0.53. Ce modèle est donc moins performant que les deux précédents. La présence d'anguilles de plus de 500 mm en 2003 est presque deux fois plus importante (1.99, $p < 0.05$) qu'en 2004. La présence des anguilles de taille supérieure à 500 mm est nettement plus importante dans les zones aval de l'estuaire (zones 9, 10), que la présence des anguilles de taille inférieure (Figure 48). On note aussi une forte présence de ces anguilles de taille supérieure à 500 mm pour les mois d'avril et mai.

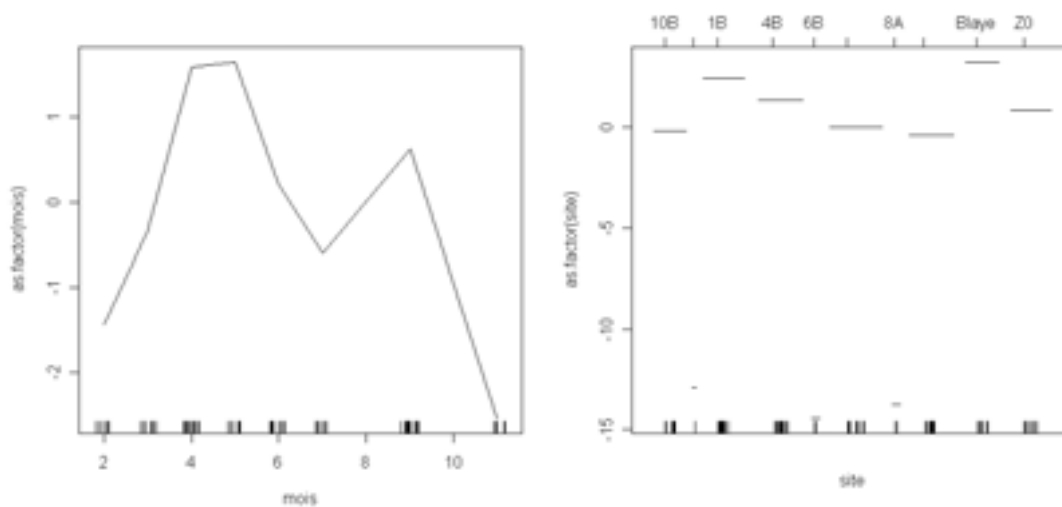


Figure 48 : effet du mois et du site d'échantillonnage sur la présence des anguilles de l'estuaire de la Gironde pour la série de données 2003-2004, (GAM), classes de taille supérieure à 500 mm.

De la même manière que pour le modèle toute taille confondue, les modèles prédisant le nombre d'anguilles de taille supérieure ou inférieure à 500 mm donnent des résultats analogues aux modèles prédisant l'occurrence de ces classes de taille.

Analyse par stade de maturité.

Le stade des anguilles n'a pu être renseigné que pour 154 individus sur 166. Le faible nombre d'individus par mois d'échantillonnage, compromet l'analyse saisonnière (Table 15). On peut cependant remarquer que des anguilles de stade FV (anguilles véritablement argentées) sont présentes tout le long de l'année dans l'estuaire de la Gironde.

Table 15 : nombre d'anguilles par stade et par mois d'échantillonnage.

Mois	FI	FII	FIII	FV	Total
février	3			2	5
mars	15		4	4	23
avril	17		1	9	27
mai	6		1	5	12
juin	23		3	3	29
juillet	6	1	4	2	13
septembre	30	1	3	5	39
novembre	4		2		6
Total	104	2	18	30	154

DISCUSSION

Stratégie d'échantillonnage.

Il apparaît clairement que, comme on pouvait s'en douter, le chalut à grosses mailles n'est pas efficace pour capturer des anguilles. La capture d'anguilles à l'aide de ce chalut est très aléatoire. Cela souligne d'autant plus que les données issues de captures accessoires de campagnes non ciblées, ne sont pas forcément utilisables. D'autre part, cet engin n'est sélectif que pour des tailles très élevées (pic de sélectivité à 650 mm). L'avantage de la série 1996-2000 résidait dans la régularité saisonnière de l'échantillonnage. Malheureusement, cette série de données 1996 à 2001, la faiblesse du modèle, due en partie à la faiblesse de l'échantillonnage n'a pas permis de conclure sur l'effet de la saison et de la zone.

Zones d'habitats privilégiées.

Pour un maillage de même taille (10 mm) la taille la plus fréquente capturée par la nasse est de 300 mm alors que le chalut capture le plus fréquemment des anguilles de 500 mm. La distribution des fréquences de taille du chalut à mailles de 10 mm, aberrante par rapport à la

distribution donnée par les nasses des pêcheurs de même taille de maille, montre qu'il existe un biais, dû soit à une sélectivité spécifique de l'engin de pêche, soit aux différences dans les zones d'échantillonnage du chalut. Un travail d'halieutique, (Dekker 2004), qui montre qu'un chalut de taille de mailles de 10 mm a une sélectivité maximale pour les classes de taille de 300 mm, pencherait plutôt en faveur de la sélectivité de l'habitat. Ainsi, les anguilles de taille inférieure à 500 mm seraient absentes des zones chalutées, plus profondes que les habitats de berges exploités par la pêche. Cependant, dans le cas de la présente étude, cette conclusion ne peut pas être définitive, car au moins pour la zone située autour du rejet de la centrale, les pêcheurs professionnels aux nasses opèrent en partie sur les zones échantillonnées par le chalut de pêche scientifique.

Néanmoins, une répartition hétérogène des anguilles de classes de tailles différentes selon la profondeur a déjà été observée, avec une absence des petites tailles dans les habitats profonds chez *Anguilla anguilla*, *A. australis* et *A. dieffenbachii*. (Glova et al. 1998, Jellyman & Chisnall 1999, Baizez 2001). Une ségrégation par sexe et donc indirectement par la taille est aussi observée chez l'anguille américaine (*A. rostrata*) entre les habitats de rivière et les habitats lacustres plus profonds (Oliveira 2001). En outre, les résultats donnés par le modèle présence/absence ajusté sur la série de données 2003-2004 utilisant le chalut de mailles de 10 mm corrobore l'hypothèse d'une ségrégation des classes de tailles des anguilles selon la profondeur des habitats. En effet, l'analyse par classe de taille montre que les anguilles de taille inférieure à 500 mm sont absentes des zones aval (zones 9 et 10), alors que des anguilles de taille supérieure à 500 mm sont présentes dans ces mêmes zones. D'après des résultats obtenus en marais endigués, les anguilles de grandes tailles utilisent les habitats profonds contrairement aux anguilles de petites tailles (Baizez et al. 2000), ce qui expliquerait la ségrégation en taille observée dans les habitats de la Gironde, pour lesquels la zone aval est plus profonde que la zone amont.

Globalement, la présence d'anguille dans l'estuaire, donnée par le chalut de mailles de 10 mm, est assez uniforme dans l'estuaire. Pourtant, quelques zones d'habitat semblent privilégiées par les anguilles avec un niveau de présence plus important. Ces zones localisées en amont dans l'estuaire de la Gironde, dans la zone de Blaye et dans la zone de rejet de la centrale ont déjà été identifiées comme des habitats essentiels des juvéniles d'esturgeon, de part leur richesse spécifique (Brosse et al. 2000).

Variations saisonnières.

Les saisons de présence maximale d'anguilles trouvées pour les campagnes 2003-2004, sont essentiellement le printemps et l'automne, saisons qui correspondent aussi aux saisons identifiées comme favorables par la pêche commerciale. Parallèlement, le niveau de capture pour les mois d'hiver est significativement très faible. Cela suggère que la capturabilité des anguilles augmente en automne et au printemps, probablement à la faveur de déplacements plus importants. De plus, il semblerait que les campagnes 1996-2000 aient plutôt échantillonné des anguilles en migration, alors que les campagnes 2003-2004 ont échantillonné la population en place, à des stades de maturation différents. Le manque d'observations pour les mois d'automne pour les campagnes 2003-2004 ne permet pas complètement la comparaison. Des observations (M Lepage comm. pers.) rapportent, qu'un plus grand nombre d'anguilles d'apparence argentées a été capturé les mois d'automne, lors des campagnes de 1996-2000. La présence d'anguilles au dernier stade de maturation (stade V) tout le long de l'année, corrobore les observations de (Durif 2003, Kotake et al. 2005). En effet, d'après ces travaux, dès que leur condition corporelle leur permet, les anguilles entament leur argenture et peuvent migrer à l'automne si elles rencontrent une fenêtre environnementale favorable. Dans le cas où les conditions environnementales ou individuelles n'ont pas été favorables, les anguilles peuvent retarder leur migration pour attendre l'année suivante, ce qui expliquerait la présence d'anguilles « prêtes à migrer » toute l'année. L'échantillonnage d'anguilles argentées provenant de tout le bassin versant, dans les estuaires non barrés par un obstacle, et en zones profondes reste un défi pour la recherche en écologie des anguilles. C'est pourquoi, la possibilité d'échantillonner des anguilles argentées en migration, mériterait d'être étudiée lors de campagnes ciblées sur la capture d'anguilles au chalut de mailles de 10 mm, spécialement pendant les mois d'octobre et de novembre. Le travail sur la répartition spatiale et temporelle des anguilles de l'estuaire de la Gironde mériterait aussi des développements plus importants que ceux présentés ici. En particulier, une étude englobant à la fois les populations d'anguilles présentes dans les habitats de berges, dans les tributaires et dans les zones profondes de l'estuaire donnerait une image plus exhaustive de l'utilisation des habitats de l'estuaire de la Gironde par les anguilles.

Remerciements :

Les données utilisées dans cette étude ont été recueillies lors des campagnes des programmes Life Sturio (1996-2000) et des campagnes réseau trophique (2003-2004). Laurent Brosse, Mario Lepage, Stéphanie Pasquaud et Jacques Massé, du Cemagref de Bordeaux ont collecté et enregistré ces données. Merci à Laurent Beaulaton et Mélanie Beguer pour leurs conseils avisés quant aux modèles présence absence et à l'utilisation du logiciel R.

LITTERATURE

- Awad AM (1996) Properties of the Akaike information criterion. *Microelectron. Reliab.* 36:457-464
- Baisez A, Rigaud C, Feunteun E (2000) Hétérogénéité de répartition de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.) observée par pêche électrique dans un marais endigué de la côte atlantique française (Marais breton). *Cybium* 24:23-32
- Baizez A, Rigaud, C. et Feunteun, E. (2001) Hétérogénéité de répartition de l'anguille européenne *A. anguilla* L. observée par pêche électrique dans un marais endigué de la côte atlantique française (Marais Breton). *Cybium*
- Boigontier B, Mounié D (1984) Contribution à la connaissance de la dynamique de la macrofaune benthodémersale et pélagique en Gironde. Tentatives et difficultés pour relativiser l'impact mécanique d'une centrale nucléaire: le Blayais (Gironde). Doctorat de 3ème cycle, ENSAT
- Briand C, Fatin D, Fontenelle G, Feunteun E (2003) Estuarine and fluvial recruitment of the European glass eel, *Anguilla anguilla*, in an exploited Atlantic estuary. *Fisheries Manag. Ecol.* 10:377-384
- Brosse L, Lepage M, Dumont P (2000) First results on the diet of the young european sturgeon, *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758, in the Gironde estuary. *Boletín. Instituto Español de Oceanografía* 16:75-80
- Dekker W (2004) What caused the decline of the Lake IJsselmeer eel stock after 1960? *ICES J. Mar. Sci.* 61:394-404
- Durif C (2003) La migration d'avalaison de l'anguille européenne *Anguilla anguilla* : Caractérisation des fractions dévalantes, phénomène de migration et franchissement d'obstacles. Doctorat de l'université en Ecologie Aquatique, Université Paul Sabatier, Toulouse III:359
- Durif C, Dufour S, Elie P (2005) The silvering process of *Anguilla anguilla* : a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *J. Fish Biol.* 66:1025-1043
- Elie P, C. Rigaud (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.
- Girardin M, Castelnaud G, Beaulaton L (2004) Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - Suivi des captures 2002 - Etude de la faune circulante 2003. Rapport pour EDF CNPE du Blayais., CEMAGREF, Cestas
- Girardin M, Sautour B, Brosse L, Sorbe JC, Rochard E (2001) Etude de la faune présente sur les sites de dragage et d'immersion des déblais dragués dans l'estuaire de la Gironde, Cemagref Groupement de Bordeaux, Université de Bordeaux I Laboratoire d'Océanographie Biologique, pour le port autonome de Bordeaux., Bordeaux
- Glova GJ, Jellyman DJ, Bonnett ML (1998) Factors associated with the distribution and habitat of eels (*Anguilla* spp.) in three New Zealand lowland streams. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.* 32:255-269

- Gonthier S, Gouin H (1998) Dragage et gestion des sédiments non contaminés. Fleuve St-Laurent. Compte rendu de l'atelier sur la faune aquatique tenu au centre de formation de Duchesnay, les 18 et 19 mars 1998
- Hastie, Tibshirani (1990) Generalized Additive Models. Chapman and Hall
- Helfman GS, Bozeman EL, Brothers EB (1984) Size, age, and sex of American eels in a Georgia River. Trans. Am. Fish. Soc. 113:132-141
- Jellyman DJ, Chisnall BL (1999) Habitat preferences of shortfinned eels (*Anguilla australis*), in two New Zealand lowland lakes. N. Z. J. Mar. Freshwater Res. 33:233-248
- Jellyman DJ, Glova GJ, Todd PR (1996) Movements of shortfinned eels, *Anguilla australis*, in Lake Ellesmere, New Zealand: Results from mark-recapture studies and sonic tracking. N. Z. J. Mar. Freshwater Res. 30:371-381
- Kotake A, Okamura A, Yamada Y, Utoh T, Arai T, Miller MJ, Oka H, Tsukamoto K (2005) Seasonal variation in the migratory history of the Japanese eel *Anguilla japonica* in Mikawa Bay, Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser. 293:213-225
- Lambert P, Pronier O, Rochard E, Martin-Vandembulcke D (1997) Analyse des données issues du suivi de la faune circulante aux abords de la centrale de Braud et Saint-Louis. Cas des juvéniles d'aloses (*Alosa alosa*), des crevettes blanches (*Palaemon longirostris*) et des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla*). Report No. 28, EDF/Cemagref, Bordeaux
- Lobon-Cervia J, Utrilla CG, Rincon PA (1995) Variations in the population dynamics of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) along the course of a Cantabrian river. Ecol. Freshw. Fish 4:17-27
- Lobry J (2004) Quel référentiel de fonctionnement pour les écosystèmes estuariens ? Le cas des cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la Gironde. Thèse de doctorat, Cemagref Bordeaux 1
- Manel S, Williams HC, Ormerod SJ (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. J. Appl. Ecol. 38:921-931
- McCullagh P, Nelder JA (1989) Generalized linear models. Chapman and Hall, Londres
- Morrison WE, Secor DH (2003) Demographic attributes of yellow-phase American eels (*Anguilla rostrata*) in the Hudson River estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60:1487-1501
- Naismith IA, Knights B (1990) Modelling of unexploited and exploited populations of eels *Anguilla anguilla* (L.), in the Thames estuary. J. Fish Biol. 37:975-986
- Oliveira K, Mc Cleave, J. D., Wippelhauser, G. S. (2001) Regional variation and the effect of lake : river area on sex distribution of American eels. J. Fish Biol. 58:943-952.
- RDevelopmentCoreTeam (2005) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

CHAPITRE 7 : PLASTICITE DES TACTIQUES D'UTILISATION DES HABITATS DES ANGUILLES.

**PLASTICITE PHENOTYPIQUE DES TACTIQUES D'UTILISATION DE
L'HABITAT CHEZ TROIS ESPECES D'ANGUILLES TEMPEREES *ANGUILLA*
ANGUILLA, *A. JAPONICA* ET *A. ROSTRATA*.**

Les différences de tactiques d'utilisation de l'habitat des anguilles dans un même bassin versant est un sujet de recherche fédérateur pour des espèces proches telles que l'anguille européenne *Anguilla anguilla*, l'anguille japonaise *A. japonica* et l'anguille américaine *A. rostrata*. En effet, la biologie et l'écologie de ces trois espèces présentent de très grandes ressemblances. Leurs stocks subissent en parallèle un important déclin. La comparaison des résultats d'études très similaires obtenus pour ces trois espèces d'anguilles apparaissait comme une perspective enrichissant la compréhension des mécanismes d'occupation de l'habitat pour les anguilles du bassin versant de la Gironde. Les patrons d'utilisation de l'habitat de ces trois espèces ont donc été étudiés grâce à la technique des transects de mesures de Sr/Ca des otolithes. Des données provenant de travaux publiés et non publiés suédois, canadiens, taiwanais, américains, japonais et français ont été synthétisés. Les données ont été choisies selon des critères tenant compte de l'échantillonnage (échantillonnage dans plusieurs compartiments d'un même bassin versant) et de leur représentativité (en nombre d'individus). Six sites ont été ainsi sélectionnés au Canada, aux Etats-Unis, en Suède, en France, à Taiwan et au Japon, sur l'étendue géographique de l'aire de répartition de chaque espèce.

Les résultats ont montré que les trois espèces d'anguilles présentaient des tactiques d'utilisation de l'habitat comparables. Dans tous les sites de cette étude, les tactiques (ou patrons) d'utilisation de l'habitat consistaient soit en une résidence dans le même habitat depuis le stade civelle jusqu'à la capture (en eau douce, saumâtre ou marine) soit à du nomadisme (mouvements entre plusieurs habitats). Une tactique nomade consistait en un ou deux changements majeurs de milieux de l'eau douce vers l'eau saumâtre ou de l'eau saumâtre vers l'eau douce (interprété comme un mouvement de la rivière vers l'estuaire ou l'inverse). De plus, des tactiques comportant des mouvements saisonniers entre l'eau douce et l'eau saumâtre ont été observées pour les trois espèces. Autre convergence des trois espèces, pour les tactiques comportant seulement un grand changement d'habitat, ce changement s'était produit pour une tranche d'âge étroite entre trois et cinq ans.

Un autre résultat remarquable fut que globalement, tous les sites étudiés, quelque soit l'espèce considérée, contenaient tout le répertoire des tactiques d'utilisation de l'habitat. Plus que la diversité des tactiques d'utilisation des habitats, c'était plutôt leurs proportions relatives qui variaient d'un site à l'autre. De la même manière que pour le bassin de la Gironde, les compartiments d'eau douce abritaient une très forte proportion de résidents d'eau douce. En revanche, les nomades étaient beaucoup plus nombreux dans les compartiments saumâtres. Les hautes latitudes (Canada, Suède) tendaient à favoriser la résidence en aval du bassin versant en eau saumâtre. Bien que l'occurrence d'anguilles sans aucune expérience de l'eau douce ait été confirmée une fois de plus dans cette étude, celles-ci représentaient une plus faible proportion que les anguilles ayant vécu même brièvement en eau douce. Cela s'oppose à la convention communément admise de la catadromie obligatoire de l'anguille (reproduction en milieu marin et croissance en eau douce obligatoire). La classification de l'anguille en espèce amphidrome marin (reproduction en mer, croissance en eau douce et en mer) ou en espèce marine paraît plus appropriée.

La grande diversité des utilisations de l'habitat au stade anguille jaune est une stratégie commune de ces trois espèces d'anguilles tempérées et en tant que tactique d'histoire de vie, est soumise au contrôle de l'environnement.

PHENOTYPIC PLASTICITY OF HABITAT USE BY THREE TEMPERATE EEL SPECIES *ANGUILLA ANGUILLA*, *A. JAPONICA* AND *A. ROSTRATA*.

Françoise Daverat, Karin E. Limburg, Isabel Thibault, Jen-Chieh Shiao, Julian J. Dodson, François Caron, Wann-Nian Tzeng, Yoshiyuki Iizuka, Håkan Wickström.

In press, Marine Ecology Progress Series.

ABSTRACT: Habitat use patterns of three species of temperate eels, *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata* were investigated using otolith Sr:Ca life history transects. Published and unpublished data from six sites (Canada, United States, Sweden, France, Taiwan and Japan) sampled across the geographical range of each eel species were compiled. Sr:Ca patterns indicated that the three species displayed similar patterns of habitat use. In all sites, patterns of habitat use consisted of either residency in one habitat (fresh, brackish, or marine) or movements between habitats. One movement pattern consisted of either a single or two changes of habitat from fresh to brackish waters, or from brackish water to fresh water. Seasonal movements between fresh and brackish waters were observed for all three species. When only a single habitat switch event was detected, it occurred between 3 and 5 years of age. Occurrence of eels with no freshwater experience was demonstrated, but such eels accounted for a smaller proportion of the overall sample than did eels with some (even brief) freshwater experience. Contrary to the common convention that these species are obligate catadromous, we must now consider them as facultative, with far more flexibility in habitat use. The most variable parameter among study sites was the relative proportion, rather than the diversity, of lifetime spent in the various habitat use patterns. Eels found at higher latitudes exhibited a greater probability of remaining in the lower reaches of watersheds in brackish water. Diversity of habitat use appears to be a common strategy of temperate eel species and, as a life history tactic, is under environmental control.

Key words : habitat use, *Anguilla* spp, otolith Sr:Ca

INTRODUCTION

Anguillid eel species display a remarkable similarity in their life history traits. Anguillidae all spawn in deep oceanic waters. Anguillid larvae, the leaf like leptocephali, are advected by oceanic currents to continental shelves. The migration distance between spawning grounds and nursery areas varies with species, the European eel, *Anguilla anguilla*, undertaking the longest distance of migration (around 6000 km). This species spawns in the Sargasso sea and drifts with the Gulf Stream and North Atlantic Current to the continental shelf of Europe and

North Africa. American eel (*A. rostrata*) spawns as well in the Sargasso Sea and travels 2000-3000 km into North American waters while the Japanese eel (*A. japonica*) spawning area is located west of the Mariana Islands (NW Pacific) and its nursery grounds extends through continental waters of East Asia. Tropical species have shorter migrations (Marui et al. 2001). Leptocephalus larvae metamorphose into glass eels as they arrive at continental shelves (Bertin 1951, Tesch 2003). Glass eels become pigmented elvers as they penetrate estuaries, rivers and streams and complete their growth phase in a large choice of habitats (lagoons, estuaries, marshes, rivers, lakes and streams). The growth phase typically lasts from three to 15 years and is followed by a second metamorphosis into silver eel, a pre-pubertal stage. Silver eels achieve their sexual maturation as they swim back to their spawning grounds (Van den Thillart et al. 2004).

Although the presence of yellow eels (juveniles) in brackish and marine waters has long been known, the dominating paradigm has been that eels growth phase was restricted to freshwater (Fontaine 1996). However, growing evidence from otolith microchemistry demonstrates the widespread occurrence of amphidromous and marine individuals that have experienced little or no fresh water (Tzeng et al. 1997, Tsukamoto et al. 1998, Limburg et al. 2003) and a high degree of flexibility in habitat use patterns.

Otolith growth patterns and chemical composition potentially provide detailed individual chronologies of habitat use that are of great value to ecological studies. Early studies on strontium incorporation into eel otoliths of *A. japonica* showed that strontium:calcium (Sr:Ca) levels correlated with the salinity of the water (Tzeng 1996, Kawakami et al. 1998). Strontium is taken up in proportion to ambient concentrations (Bath et al. 2000, Kraus & Secor 2004) and the effect of a shift in habitat on the Sr:Ca incorporation in the otolith of *A. anguilla* was demonstrated by (Daverat et al. 2005). Measurements of strontium:calcium (Sr:Ca) ratios across microstructural features in eel otoliths have been broadly used to infer life history periods spent in fresh, brackish, and marine environments (Bertin 1951, Tzeng et al. 1997, Tsukamoto et al. 1998, Tzeng et al. 2000, Limburg et al. 2003, Tesch 2003). These studies hypothesised the coexistence within eel (*Anguilla* spp.) populations of different life history tactics related to the choice of habitat (marine, brackish, freshwater) or a shift of habitat (Tsukamoto & Arai 2001, Jessop et al. 2002, Tzeng et al. 2002, Morrison et al. 2003, Kotake et al. 2004).

The aim of this comparative study is first to explore the diversity of the different life histories of three species of temperate eels (*A. anguilla*, *A. japonica*, and *A. rostrata*) using variations in otolith strontium:calcium (Sr:Ca) ratios. Second, the influence of geographic location and

species on the distributions of different eel life histories is investigated. Finally, we discuss the ecological meaning of the different nursery habitat use patterns as established strategies.

MATERIAL AND METHODS

The present work relies both on published (Limburg et al. 2003; Tsukamoto & Arai, 2001; Tzeng et al. 2002, 2003; Morrison et al. 2003; Daverat et al. 2005) and unpublished data from Thibault, Dodson, Caron, Tzeng, Shiao and Iizuka. Data sets were chosen based on sample size, and sampling scale. Data sets dealing with presumably stocked eels or impounded watercourses were discarded from this analysis to remove possible bias.

Main study sites.

Most sites, within the species' ranges (Figure 49) are watersheds such as Kaoping River (Taiwan), St Jean River (Canada), East River (Canada), Hudson River (United States) and Gironde River (France) (Table 16).

Table 16: Relevant characteristics of the major study sites included in this synthesis.

<u>Ecosystem</u>	<u>Ref</u>	<u>Species</u>	<u>Latitude</u>	<u>Water temperature range</u>	<u>Salinity range</u>
<u>Sweden and Denmark, Baltic exit</u>	<u>Limburg et al 2003</u>	<u>A. anguilla</u>	<u>55°N</u>	<u>2 to 18°C</u>	<u>0 to 25</u>
<u>France, Gironde River basin</u>	<u>Daverat & Tomas</u>		<u>44°N</u>	<u>7 to 24°C</u>	<u>0 to 35</u>
<u>Taiwan, Kaoping River basin</u>	<u>Tzeng et al 2002</u>	<u>A. japonica</u>	<u>22°N</u>	<u>18 to 30°C</u>	<u>0 to 32</u>
<u>Japan, Tone and Fukui river basins</u>	<u>Tsukamoto & Arai 2001</u>		<u>30-37°N</u>	<u>6 to 23°C</u>	<u>0 to 29</u>
<u>Japan, Mikawa Bay connected to 3 rivers</u>	<u>Tzeng et al 2003</u>		<u>34°N</u>	<u>8 to 28 °C</u>	<u>25 to 33</u>
<u>China, Pearl River</u>			<u>23°N</u>		<u>0</u>
<u>United States, Hudson River basin</u>	<u>Morrison et al 2003</u>	<u>A. rostrata</u>	<u>42°N</u>	<u>0 to 27°C</u>	<u>0 to 24</u>
<u>Canada, East River</u>	<u>Jessop et al 2002</u>		<u>45°N</u>	<u>-1 to 17°C</u>	<u>0 to 32</u>
<u>Canada, St Jean estuary</u>	<u>Thibault et al. unpublished data</u>		<u>48°N</u>	<u>-0,3 to 24°C</u>	<u>1 to 28</u>
<u>Canada, St Jean River and Sirois Lake</u>			<u>48°N</u>	<u>0 to 24°C covered with ice in winter)</u>	<u>0</u>

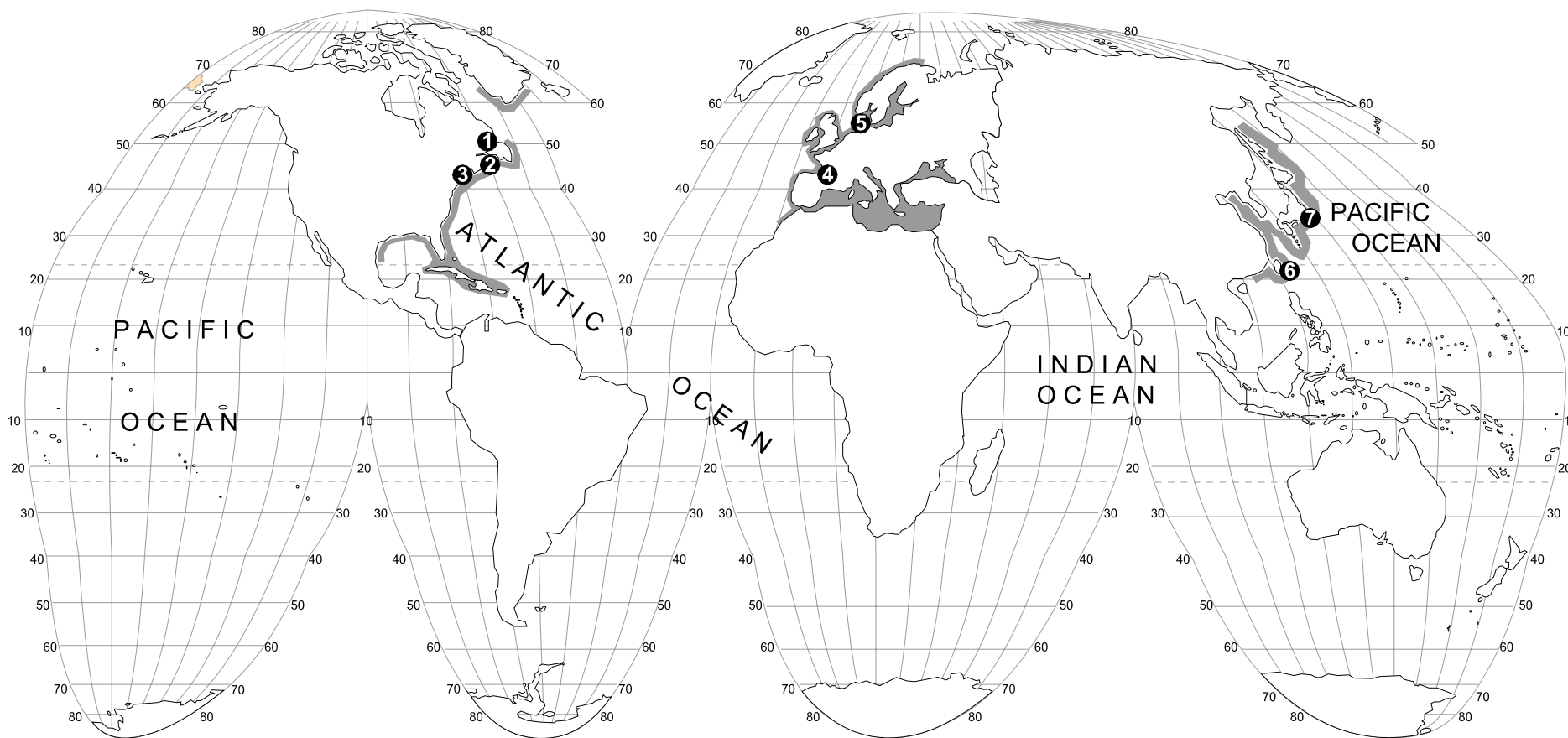


Figure 49 : Location of main study sites included in the present study in relation with each species geographical range: 1) Gaspé Peninsula, Quebec, Canada, 2) Nova Scotia, Canada 3) Hudson River, United States, 4) Gironde River, France, 5) Baltic Sea exit, Sweden, 6) Kaoping River, Taiwan and 7) Japan.

Sample collection.

Eels were collected by a variety of fishing methods including fixed traps on dams across rivers, electrofishing, fish wheels, eel pots, fyke nets, trawling, and lines as described in each project (Tsukamoto & Arai 2001, Jessop et al. 2002, Tzeng et al. 2002, Limburg et al. 2003, Morrison et al. 2003, Tzeng et al. 2003, Daverat et al. 2005).

Otolith preparation.

For all studies, sagittal otoliths were extracted, cleaned to minimize chemical contamination, and embedded in resin. Otoliths were sectioned either on the sagittal plane or the frontal plane by fine polishing until the core was exposed. The surface of otoliths was smoothed with 1 μm and with 0.05 μm diamond paste.

Otolith X-ray microprobe Sr:Ca analysis.

Most samples were analysed using similar methodology with small variations detailed in Tsukamoto & Arai (2001), Tzeng et al. (2002), Limburg et al. (2003), Morrison et al. (2003), and Daverat et al. (2005). A wavelength dispersive X-ray electron microprobe was used to obtain either maps of Sr and Ca X-ray intensity on the whole otolith surface, or a transect of measures along an axis from the core of the otolith to the edge (so-called 'life history transect').

Otolith microPIXE Sr:Ca analysis.

Some Baltic Sea otoliths were analysed by proton-induced X-ray emission microanalysis (μPIXE), a method described in Limburg et al. (2003). A grid of 128×128 pixels was scanned at a time to map out large areas of the otolith to obtain a picture (2-D map) of Sr:Ca ratios for the whole sample surface. The data sets were then normalized to counts per charge.

Interpretation of measures of Sr:Ca ratios.

The interpretation of Sr:Ca variations along the otolith radius in terms of habitat use pattern and movements between water masses was based on laboratory and field validations (Daverat et al. 2005). Frequency distributions of Sr:Ca values were compared for fish collected in freshwater, brackish and marine sites to verify that the gradient of Sr:Ca values was positively correlated with salinity gradient (Tzeng et al. 2002, Limburg et al. 2003, Morrison et al. 2003). Maps of Sr:Ca measures and line transects of Sr:Ca measures are interpreted as habitat use (freshwater, brackish water or marine water) throughout life, as otoliths grow continually. Only the part of the otolith Sr:Ca measures starting from the glass eel stage mark was interpreted.

Data analysis.

Logistic regression was applied to the proportion of resident eels in the estuaries (number of residents divided by sample size). SAS was used to analyze the relationship between the proportion of residents in brackish water, and latitude as an explanatory variable. This technique is broadly used in ecology (Collett 1991, Oberdorff et al. 2001). The proportion of residents (presence/absence of residents) response curve describes the probability of residents being present, as a function of an environmental variable (latitude). A GLM (McCullagh & Nelder 1989) with a binomial distribution and a logit link function was fitted to the proportion of brackish water residents. A level of $\alpha = 0.05$ was selected prior to conducting statistical testing.

RESULTS

Overall diversity of habitat use

Life history transects and their interpretation are illustrated for *A. rostrata* (Figure 50), *A. anguilla* (Figure 51), and *A. japonica* (**Figure 52**) Sr:Ca otolith values measured across site of capture, and species, remained in a narrow range of values. Freshwater Sr:Ca values varied from 1×10^{-3} for the Gironde estuary, France (*A. anguilla*, Figure 50) up to 3×10^{-3} for the Kaoping River, Taiwan (*A. japonica*,). Sr:Ca values ranged from 2×10^{-3} to 8×10^{-3} for estuaries whereas marine values were above 6×10^{-3} .

There is a considerable variety in patterns of habitat use, with more than six different patterns identified. The patterns consist of either residency in one habitat (fresh/brackish/marine) from glass eel through silver eel stages (or until collection), or what we term “nomadic movements” between habitats (**Table 17**).

The variability of movements is considerable; however, the general suite of movements may be summarized as follows: (1) residence in fresh water, followed by a move back to the estuary or the sea, (2) residence in brackish water, followed by residence in freshwater, (3) marine residence, with subsequent movement into brackish water (4) freshwater residence, movement to estuary/sea then movement to fresh water (two changes of habitat), or (5) seasonal or irregular movements between marine and/or brackish and/or freshwater habitats. To a lesser extent, mixed modes of habitat use patterns were also found.

All patterns of habitat use were observed in the three species at nearly all the sites (Table 17).

Note that Swedish eels reported in this study (Limburg et al. 2003) are unique in that they are

already fingerling yellow eels by the time they recruit to fresh water, with a part of their early life spent in crossing the Baltic Sea. As such, their Sr:Ca pattern starts with a brackish or marine episode before recruitment to the estuary.

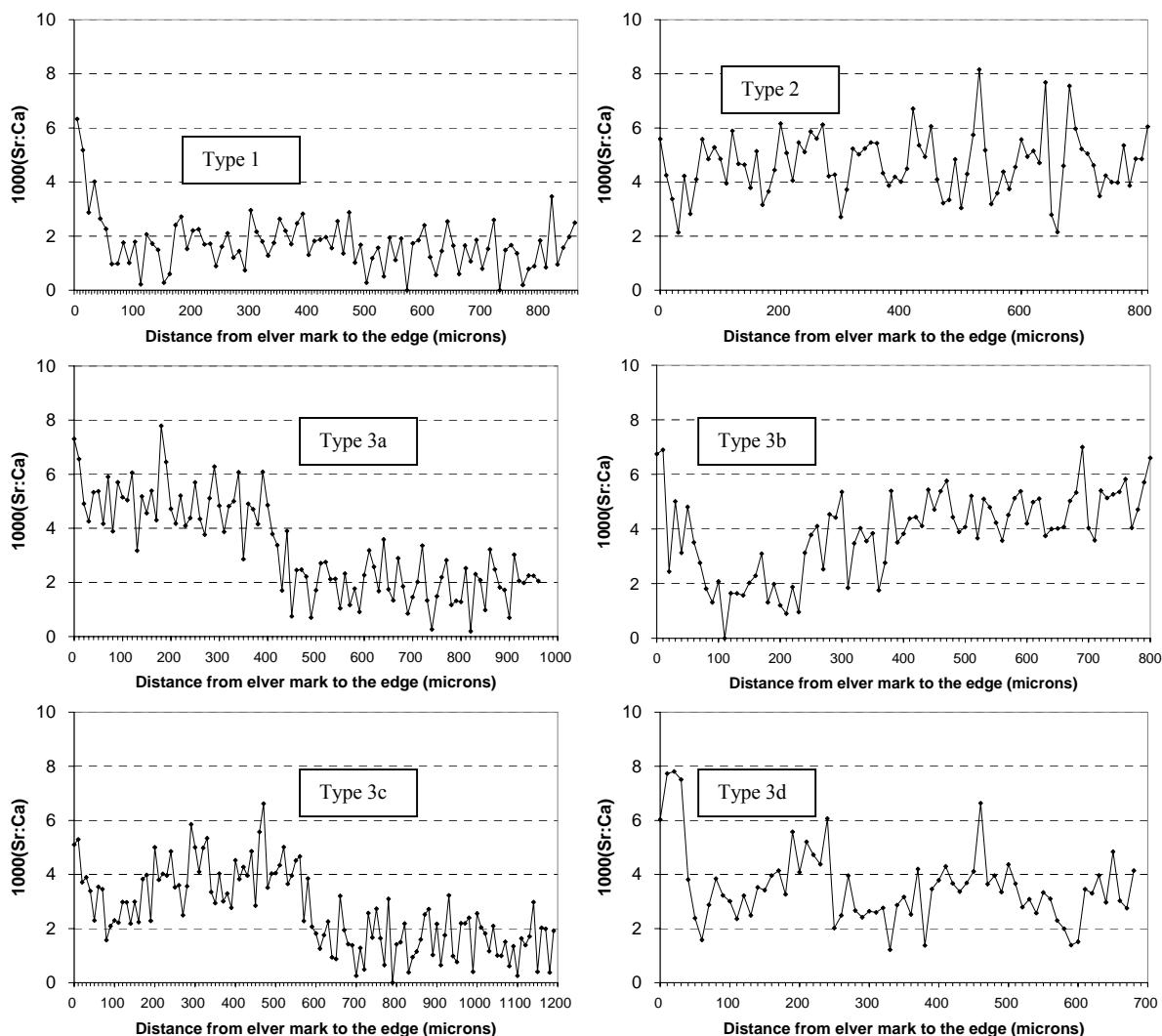


Figure 50 : Sr:Ca variations along transects from first annulus (elver check) to the edge in the otoliths of American eels representative of the six main patterns of habitat use in the St Jean River, St Jean Estuary and Sirois Lake, Gaspé Peninsula, Canada. Type 1: residence in freshwater; Type 2: residence in brackish habitat; Type 3: nomadic movements : 3a: residence in brackish environment more than 2 years then move to freshwater; 3b: residence in freshwater then movement to brackish habitat; 3c: Freshwater residence, movement to estuary then movement to freshwater; 3d: other estuarine behavior with no defined pattern (Thibault et al. unpublished data).

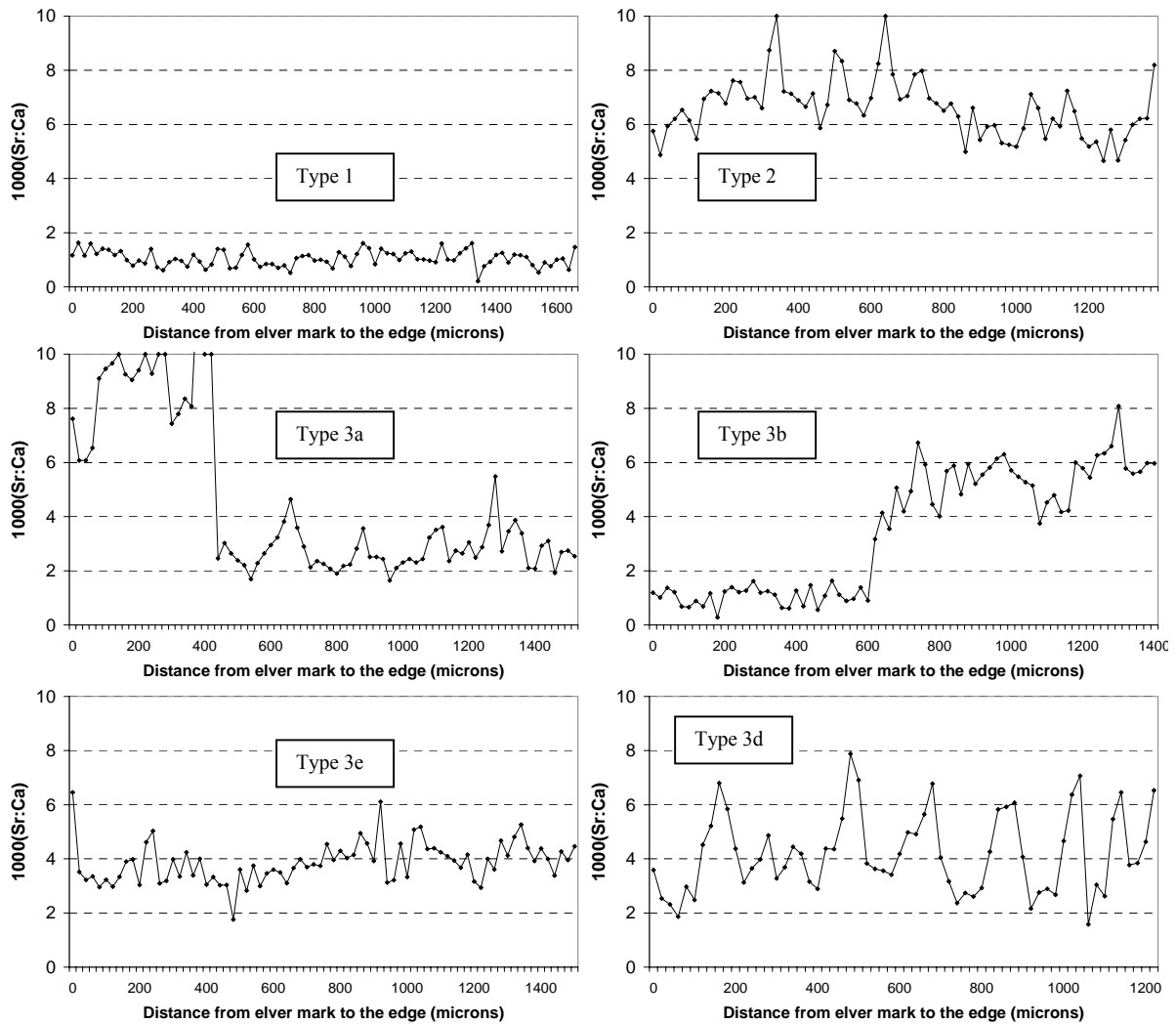


Figure 51 : Sr:Ca variations along transects from first annulus (elver check or glass eel mark) to the edge in the otolith of European eels representative of six different patterns of habitat use in the Gironde Watershed, SW France. Type1: Residence in freshwater; Type 2: Residence in coastal environment; Type 3e: Residence in the estuary, Type 3a-d: nomadic movements; 3a Residence in marine compartment, movement to the estuary; 3b: Residence in freshwater, movement to the estuary; 3d: Seasonal movements between the lower and upper part of the estuary (Daverat et al. 2005).

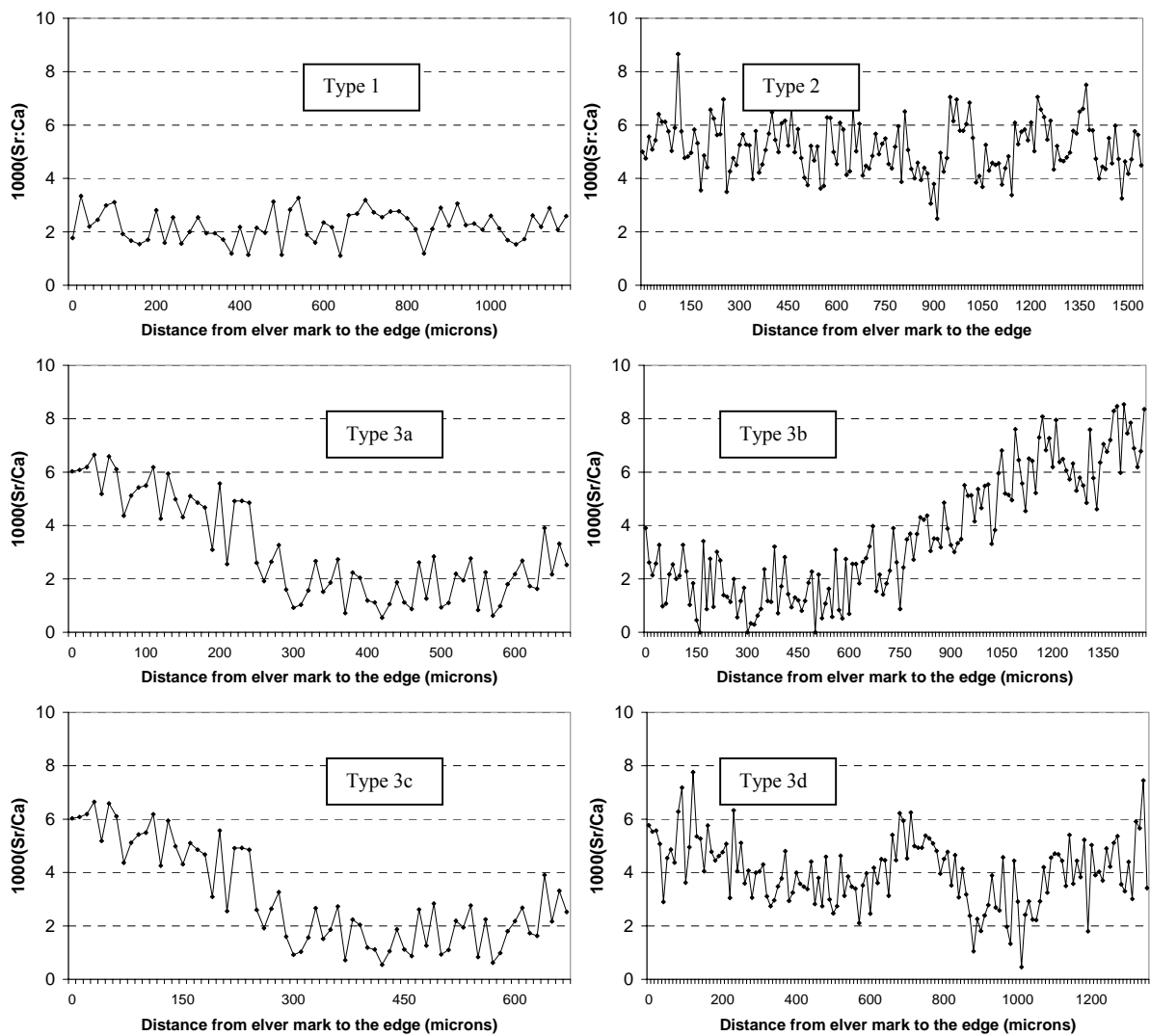


Figure 52 : Sr:Ca variations along transects of Japanese eel otoliths from the first annulus (from glass eel stage) to the edge representative of the main habitat use patterns and collected in the middle and lower reaches of the Kaoping River, SW Taiwan. (a,b) Type 1: residence in freshwater; (c) Type 2: residence in seawater; Type 3 : nomadic movements; 3a: residence in the estuary, movement to freshwater; 3b: Residence in freshwater, movement to the estuary; 3c: freshwater residence, movement to estuary then movement to freshwater; 3d: other estuarine behavior with no defined pattern (Tzeng et al. 2002).

Table 17 : Diversity of habitat use patterns by species and by site, occurrence in the sample (√), or number of individuals.

Habitat use patterns	Site	Anguilla anguilla		Anguilla japonica		Anguilla rostrata		
		SW France (Daverat)	Sweden (Limburg)	Taiwan (Tzeng)	Japan (Tzukamoto)	E Canada (Thibault)	NE United States (Morrison)	NE Canada (Jessop)
Residence in freshwater	River	83	-	6	6	18	14	36
	Estuary	24	-	8	2	0	0	11
	Sea	0	0	-	6	-	-	-
	Lake	-	-	-	-	16	-	-
Residence in brackish water	River	2	-	0	√	32	0	0
	Estuary	80	-	3	√	29	10	2
	Sea	8	9	-	√	-	-	-
	Lake	-	-	-	-	0	-	-
Residence in marine water	River	0	-	0	0	0	0	0
	Estuary	0	-	0	1	0	0	0
	Sea	26	3	-	11	-	-	-
	Lake	-	-	-	-	0	-	-
Nomadic movements	River	0	-	0	√	28	0	6
	Estuary	69	-	√	√	19	19	65
	Sea	9	63	-	√	0	-	-
	Lake	-	-	-	-	20	-	-

Schedules of habitat shift

The age at habitat shift was estimated by several authors for eels displaying single habitat shifts. Comparisons (**Table 18**) showed that eels switched habitat within a narrow range of age classes. For most species and sites, habitat switches occurred before age class 5+ with most individuals switching at age class 3+ (**Table 18**).

Table 18 : Age at habitat change for eels switching habitat once.

Reference	Life history	Year of shift
Thibault et al. unpublished data	Residence in brackish site then shift to freshwater habitat	<6+
	Residence in fresh water then shift to brackish water	<6+
(Tzeng et al. 2002)	Residence in fresh water then shift to brackish water	<5+
	Two years in fresh water, one in brackish and then residence in fresh water	3+
Daverat & Tomas	Residence in fresh water then shift to brackish water	<5+
(Morrison et al. 2003)	Residence in fresh water then shift to brackish water	<5+

Variations in proportions of habitat use patterns

Freshwater habitats

In rivers, the majority of sampled eels were freshwater residents with the exception of *A. rostrata* in the St. Jean River and Sirois Lake (Quebec) (**Table 19**). The proportion of freshwater resident eels typically increased with the distance to the sea: *A. rostrata* freshwater residents in the Hudson River sampled 190 km upstream from the river's mouth accounted for 100% of the sample. The same proportion of freshwater residents (100%) was observed for *A. japonica* in the Pearl River and *A. anguilla* in the Garonne River, in both cases 200 km upstream from the river mouths. Meanwhile, in the St Jean River and Sirois Lake, the proportion of eels that were residents in freshwater (23% and 44% respectively) was lower than the proportion of eels (77% and 56%) that undertook movements between habitats of different salinity.

Table 19: Reference and composition of freshwater habitat samples.

Ref.	Species	Location,	Distance from river mouth	Sample size	Freshwater residents (%)
(Daverat & Tomas 2005)	<i>A. anguilla</i>	Garonne River, France	200 km	23	100%
		Dordogne River, France	80 km	40	95%
(Tzeng et al. 2002)	<i>A. japonica</i>	Kaoping River, Taiwan	40 km	6	100%
(Tzeng et al. 2003)		Pearl River, China	200 km	74	100%
(Tsukamoto & Arai 2001)		Fukui River, Japan	-	2	100%
		Tone River, Japan	-	5	80%
(Morrison et al. 2003)	<i>A. rostrata</i>	Hudson River, United States	190 km	14	100%
Thibault, et al.		St Jean River	4,5km	78	23%
unpublished data		Sirois Lake	80 km	36	44%

Estuaries and coastal sites

A considerable fraction of eels collected in estuaries and coastal sites had experienced fresh water at some point, and in most cases this freshwater episode occurred early in life (**Figure 53**). The proportion of fish sampled in the estuary that experienced fresh water at least once accounted for 95% in the Taiwanese sample, 50% in the Gironde, France, 65% in the Hudson River estuary in the United States, 40% in the St Jean Estuary in Canada, and 17% in the Baltic sample. Residency in estuaries and coastal sites is a less common life history trait than nomadic movements between water masses of different salinity sometimes including freshwater habitats. The proportion of fish that switched habitat at least once varied from 41% for *A. anguilla* in the Gironde estuary to 81% for *A. japonica* in the Kaoping estuary. Meanwhile, the proportion of marine and brackish residents in brackish sites varied from 5% for *A. japonica* in the Kaoping estuary to 60% for *A. rostrata* in the St Jean estuary. Considering the silver eel fraction as shown in two studies either on *A. anguilla* (Limburg et

al. 2003) or on *A. japonica* (Tzeng et al. 2003), the samples were mainly composed of “nomadic” eels. Eels found at higher latitudes exhibited a greater probability of remaining in the lower reaches of watersheds in brackish water (Figure 54, logit model; $p < 0.0001$, $R^2 = 0.3$)

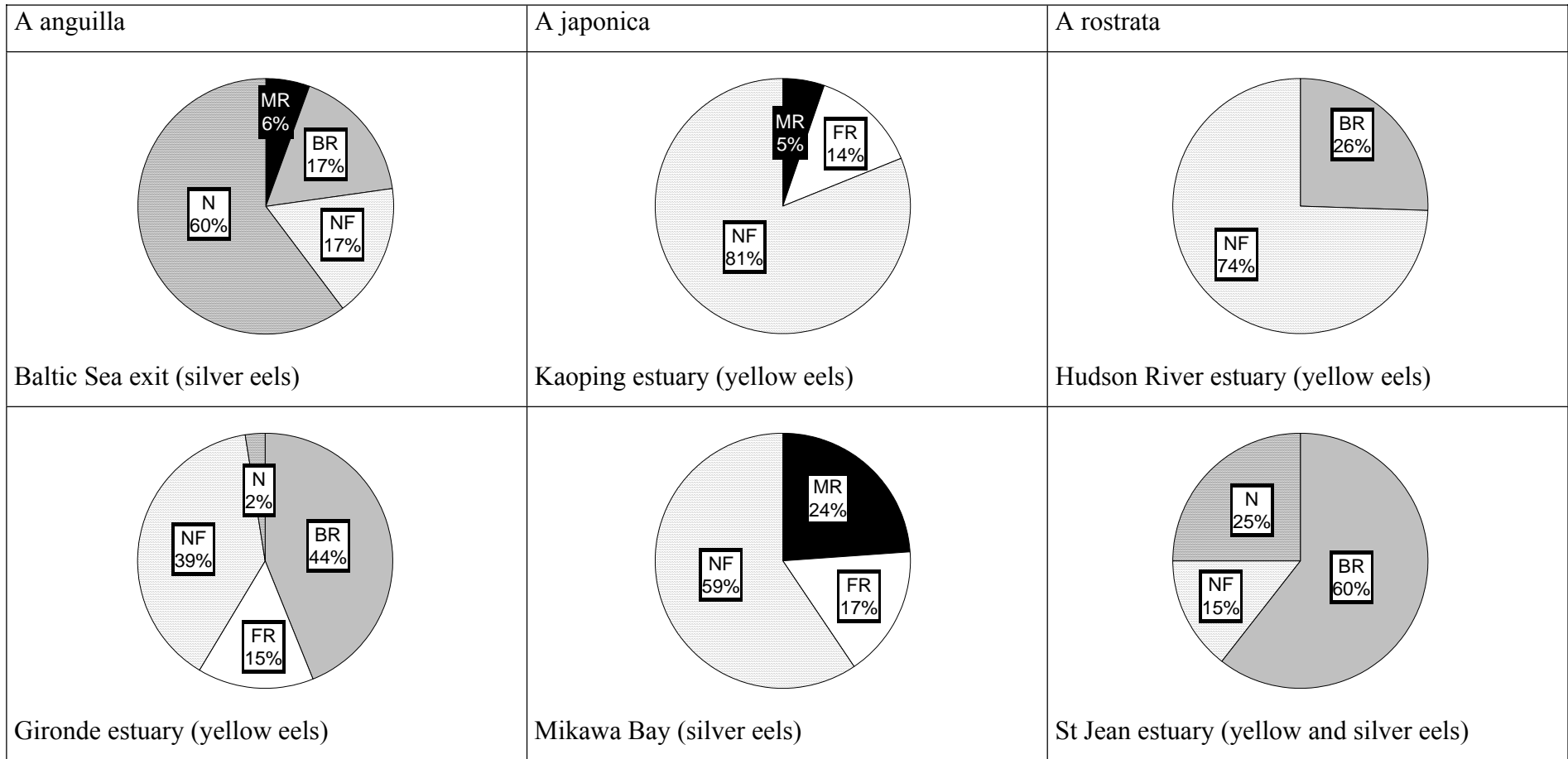


Figure 53 : Proportions of habitat use patterns in brackish and marine sites; freshwater residents (FR) in white, brackish residents (BR) in grey, marine residents (MR) in black, eels that enter in freshwater as elver before switching habitat once or several times (NF) in light stipple, and all other nomadic eels that stay in brackish or marine environment as elver and then experienced movements between brackish and marine habitats (N) in heavy stipple.

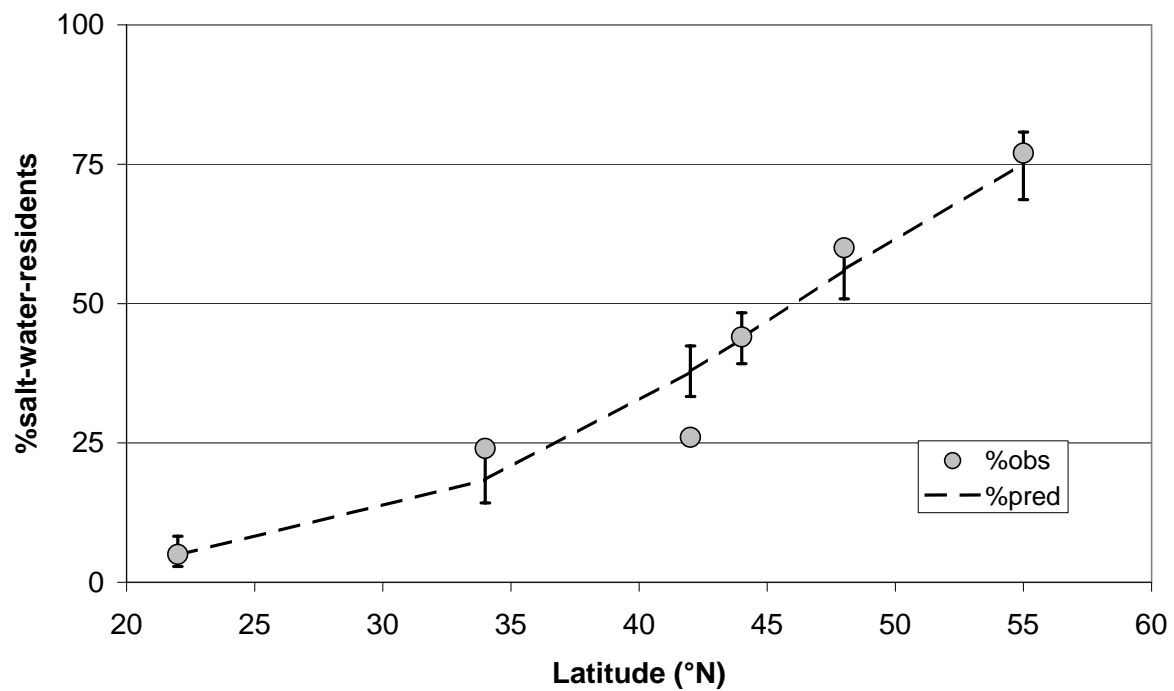


Figure 54 : Relation between percentage of salt water residents and latitude in the different estuaries presented in this study (%obs), and associated break-point regression fit (model %pred, error bars: \pm SD, $R^2=0.3$).

DISCUSSION

Diversity and relative proportions of habitat use

Regardless of species or site, *A. anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata* displayed a wide repertoire of habitat use patterns, with up to six main types identified for each site as well as a number of less common, intermediate patterns. Moreover, the main patterns of habitat use were the same for the three species collected in different sites, with either residence in freshwater/brackish/marine habitat or “nomadic movement” among habitats. In addition, the patterns of movements found for the “nomadic eels” were also very consistent. Either a single shift of habitat following a downstream or an upstream movement, or seasonal movements, were found in most of the cases described in our comparisons. Regularity in life history was also observed for eels undertaking a single habitat shift, with the change occurring around age 3+ for the three species. This suggests that an individual eel’s ability to change habitat is related to a favourable window for movement, probably driven by size rather than age. The influence of hormones on individual migration ability deserves investigation, as growing evidence suggest that glass eels first habitat selection is partly under the control of thyroid hormones (Edeline et al. 2004). In addition, freshwater habitats might not be very attractive for 3+ yellow eels as, except for Sirois Lake, most of our freshwater samples do not have “nomads” that migrate from the estuary to the river. Differences in productivity between freshwater and brackish (estuarine) habitats, and the resulting lower growth of eels in temperate freshwater sites (Helfman et al. 1984, Helfman et al. 1987, Fernandez-Delgado 1989, Lobon-Cervia et al. 1995, Morrison & Secor 2003), might explain this phenomenon. The similarity of habitat use patterns in *A. rostrata*, *A. anguilla*, and *A. japonica* strongly suggests that plasticity in temperate eels is a common life history trait across anguillid species and sites. This observation is also supported by studies on southern temperate eels, such as *A. dieffenbachii* and *A. australis* (Arai et al. 2004).

What seems more variable than the diversity of habitat use patterns is their relative proportion among the different species and geographic regions. For example, in the St. Jean Estuary (Lat. 48°N), 60% of the eels sampled in the estuary remained in the estuary compared to 35% estuarine residency in the Hudson River estuary (Lat. 42°N). A predominance of brackish dwelling eels was observed in the Baltic Sea (Lat. 55-60°N) while only 44% of eels were residents in the Gironde estuary (44°N). In the same manner, in the Kaoping River of Taiwan (Lat. 22°N), only 5% of eels were marine residents compared to the 24% of marine residents

in Mikawa Bay, Japan (Lat. 34°N). Hence, at the northernmost edge of species' range, eels tend to be confined in brackish water, as shown by (Arai et al. 2003, Kotake et al. 2004). Natural and artificial obstacles present on the watercourse also constrain habitat use patterns, as in an impounded watercourse in Canada, where *A. rostrata* displayed only three different behaviours (Cairns et al. 2004). This evidence of geographical variability suggests that habitat use pattern expression is under environmental control.

Strategies of nursery and feeding habitat use.

Regardless of habitat use patterns, all eels share similar marine migrations from and to their spawning grounds and display varying levels of catadromy. We emphasize that the plasticity of habitat use patterns at the individual level is a process by which eels occupy their nursery and feeding grounds. Within these areas, the plasticity in habitat use patterns is a strategy that allows eels to colonise a wide variety of ecosystems at the scale of the species' geographical ranges. Unlike other fish species, the niche of eels appears not to be specialised during their growing phase. In accordance with the higher prevalence of anadromy in higher latitudes among salmonids (Gross et al. 1988), eels tend to preferentially occupy brackish and marine habitats for feeding at the northern extremes of their distributional ranges.

Diadromy of eels and colonisation processes

Although individual authors have reported on the wide variety of habitat uses by individual species, this interspecies comparison demonstrates the breadth of the behavioural repertoire at the genus level, a new insight into eel ecology. It now appears that the genus *Anguilla* is facultatively (rather than obligate) catadromous, and also that many individuals captured in estuaries are marine amphidromous (Gross, 1988). The combined data sets show a greater proportion of eels that entered fresh water even for a short period of their life span than that of eels classified as marine or brackish habitat residents.

Although catadromy is not obligatory, it nevertheless remains a major life history trait for anguillid eels. Compared to marine ecosystems, freshwater stream/river habitats are generally less risky in terms of predation (Jonsson & Jonsson 1993), and also carry a lower density of eels than brackish sites, as a result of population diffusion processes (Ibbotson et al. 2002). These features permit the survival of a larger diversity of phenotypes and genotypes than in brackish sites characterized by high densities and mortality rates.

The evolution of the high degree of habitat use plasticity documented in this review suggests a remarkable “bet hedging” strategy for anguillids as a group. Whether such plasticity represents an ancestral state that is retained among anguillids would require investigation of

habitat use patterns of tropical species, hypothesised as ancestral within anguillids. Studies of *A. marmorata* (Resh et al. 1999) and as well on *A. bicolor bicolor* and *A. bicolor pacifica* (Shiao, pers. comm.) demonstrated that these tropical eel species can use both freshwater, estuarine and marine habitats.

In conclusion, we have shown that three species of anguillid eels display remarkable flexibility in habitat use. These can be classified into several “eco-types,” whose frequencies appear to vary at least with latitude. More studies of this sort, in more regions, would further elaborate the patterns we have seen. Strategic sampling along latitudinal, productivity, or other gradients would allow testing of alternate hypotheses concerning what structures local populations into the different eco-types. Diadromy in eels is more complex than a simple separation into catadromous and non-catadromous individuals. The variants we show, which include marine amphidromy, might be more appropriate to qualify eel life cycles.

Acknowledgments: P. Camoin from Cemagref prepared Fig. 1. We thank J. Tomas for his careful analysis of European eel movements in the Gironde estuary (Daverat). Partial support for this work (Limburg) was through a grant from the National Science Foundation (DEB-0238121). Partial financial support for this work (Thibault et al.) comes from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ) and Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNFQ). We thank D. Fournier, V. Cauchon, L-A Julyan, V. Lavoie, F. Dubé and J-N Bujold for the eel captures in the St. Jean River watershed (Thibault, Dodson, Caron). The manuscript was substantially improved by comments from D. Secor, D. Cairns and 2 anonymous reviewers.

LITERATURE CITED

- Arai T, Kotake A, Ohji M, Miller MJ, Tsukamoto K, Miyazaki N (2003) Occurrence of sea eels of *Anguilla japonica* along the Sanriku Coast of Japan. *Ichthyol. Res.* 50:78-81
- Bertin L (1951) Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses. Payot, Paris
- Cairns DK, Shiao JC, Iizuka Y, Tzeng WN, MacPherson CD (2004) Movement patterns of American eels in an impounded watercourse, as indicated by otolith microchemistry. *N. Am. J. Fish. Man.* 24:452-458
- Collett D (1991) Modelling Binary Data. Chapman and Hall, London
- Daverat F, Tomas J (2005) Tactics and demographic attributes of the European eel (*Anguilla anguilla*): the case study of the Gironde watershed (Southwest France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* accepted
- Daverat F, Tomas J, Lahaye M, Palmer M, Elie P (2005) Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios: validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. *Mar. Freshwater Res.* 56:619-627
- Edeline E, Dufour S, Briand C, Fatin D, Elie P (2004) Thyroid status related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 282:261-270
- Fernandez-Delgado CH, J.A., Herrera, M., Bellido, M. (1989) Age and growth of yellow eels, *Anguilla anguilla*, in the estuary of the Guadalquivir river (south-west Spain). *J. Fish Biol.* 34:561-570
- Fontaine YA (1996) Scénario évolutifs pour la mise en place de transitions écologiques: exemple du cycle vital de l'anguille Européenne (*Anguilla anguilla* L.). *Bull. Soc. Zool. Fr.* 12:213-222
- Gross MR, Coleman RM, McDowall RM (1988) Aquatic productivity and the evolution of Diadromous Fish migration. *Science* 239:1291-1293
- Helfman GS, Bozeman EL, Brothers EB (1984) Size, age, and sex of American eels in a Georgia River. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113:132-141
- Helfman GS, Facey DE, Hales LS (1987) Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium* 1:42-56
- Ibbotson A, Smith J, Scarlett P, Aprahamian MW (2002) Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshw. Biol.* 47:1696-1706

- Jessop BM, Shiao J-C, Iizuka Y, Tzeng W-N (2002) Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 233:217-229
- Jonsson B, Jonsson N (1993) Partial migration : niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. Fish Biol. Fisheries* 3:348-365
- Kawakami Y, Mochioka N, Morishita K, Tajima T, Nakagawa H, Toh H, Nakazono A (1998) Factors influencing otolith strontium/calcium ratios in *Anguilla japonica* elvers. *Environ. Biol. Fish.* 52:299-303
- Kotake A, Arai T, Ohji M, Yamane S, Miyazaki N, Tsukamoto K (2004) Application of otolith microchemistry to estimate the migratory history of Japanese eel *Anguilla japonica* on the Sanriku Coast of Japan. *J. appl. Ichthyol.* 20:150-153
- Limburg KE, Svedang H, Elfman M, Kristiansson P (2003) Do stocked freshwater eels migrate ? Evidence from the Baltic suggests "yes". In: Dixon DA (ed) *Biology, management and protection of catadromous eels*. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 275-284
- Lobon-Cervia J, Utrilla CG, Rincon PA (1995) Variations in the population dynamics of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) along the course of a Cantabrian river. *Ecol. Freshw. Fish* 4:17-27
- Marui M, Arai T, Miller MJ, Jellyman DJ, Tsukamoto K (2001) Comparison of early life history between New Zealand temperate eels and Pacific tropical eels revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 213:273-284
- McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized linear models*. Chapman and Hall, Londres
- Morrison WE, Secor DH (2003) Demographic attributes of yellow-phase American eels (*Anguilla rostrata*) in the Hudson River estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60:1487-1501
- Morrison WE, Secor DH, Piccoli PM (2003) Estuarine habitat use by Hudson river American eels as determined by otolith Strontium:Calcium ratios. In: Dixon DA (ed) *Biology, management and protection of catadromous eels*. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 87-100
- Oberdorff T, Pont D, Hugueny B, Chessel D (2001) A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshw. Biol.* 46:399-415
- Resh VH, Moser M, Poole M (1999) Feeding habits of some freshwater fishes in streams of Moorea, French Polynesia. *Journal of Limnology* 35:205-210

- Tesch F-W (2003) *The eel*. Blackwell Publishing, Oxford, UK
- Tsukamoto K, Arai T (2001) Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 220:265-276
- Tsukamoto K, Nakai I, Tesch WV (1998) Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396:635
- Tzeng WN (1996) Effects of salinity and ontogenetic movements on strontium:calcium ratios in the otoliths of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 199:111-122
- Tzeng WN, Iizuka Y, Shiao JC, Yamada Y, Oka H (2003) Identification and growth rates comparison of divergent migratory contingents of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture* 216:77-86
- Tzeng WN, Severin KP, Wickstrom H (1997) Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 149:73-81
- Tzeng WN, Shiao JC, Iizuka Y (2002) Use of otolith Sr:Ca ratios to study the riverine migratory behaviors of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245:213-221
- Tzeng WN, Wang CH, Wickstrom H, Reizenstein M (2000) Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Mar. Biol.* 137:93-98
- Van den Thillart GV, Van Ginneken F, Körner R, Heijmans R, Van der Linden R, Gluvers A (2004) Endurance swimming of European eel. *J. Fish Biol.* 65:312–318

CHAPITRE 8 : CONCLUSION ET PERSPECTIVES

VALIDITE DES METHODES UTILISEES

Suivi des déplacements.

L'utilisation des otolithes permet de reconstruire rétrospectivement les chronologies de salinité, et de croissance d'un individu (Campana & Thorrold 2001). La continuité de l'information obtenue, ainsi que la durée de l'enregistrement de cette information, à l'échelle de la vie du poisson, constituent les avantages principaux de ces méthodes. Néanmoins, deux principaux biais peuvent compromettre l'utilisation des données provenant d'otolithes. Le premier biais tient à la nature rétrospective des données recueillies. Le deuxième biais est lié au recueil d'une information indirecte de l'état du poisson à un instant donné. L'utilisation des données collectées à partir d'otolithes nécessitent donc des validations pour étudier en temps réel le lien entre l'information recueillie sur l'otolithe et l'interprétation de l'état du poisson qui en découle (Elsdon & Gillanders 2003). Dans ce travail, la validation réalisée, a permis de confirmer le lien entre la composition chimique de l'otolithe et le milieu de vie du poisson. Cependant, cette validation a aussi démontré les limites de la méthode, montrant qu'au stade civelle, le Sr :Ca dépend plus de la physiologie de du poisson que de la concentration en Sr :Ca de l'eau.

De plus, le choix de la mesure du ratio Sr :Ca qui donne une indication indirecte de la salinité vécue par le poisson, n'a pas permis d'étudier les mouvements des poissons à l'intérieur d'habitats différents d'eau douce, puisque dans le bassin versant de la Gironde, les ratios Sr :Ca de l'eau douce ne sont pas significativement différents.

La relation entre concentration en Sr :Ca de l'eau et concentration en Sr :Ca de l'otolithe, obtenue dans le cadre de cette étude, s'applique donc exclusivement aux anguilles à partir du stade anguillette et a permis d'analyser les mouvements des anguilles entre de grands compartiments aval du bassin versant de la Gironde, le compartiment côtier, l'estuaire aval, l'estuaire amont, et les compartiments d'eau douce, à l'échelle temporelle du mois.

Croissance, âge.

Malgré l'absence d'une validation directe de la relation entre la longueur du poisson et le rayon de l'otolithe pour cette étude, une corrélation forte entre ces deux mesures a été trouvée. Cette corrélation entre la taille du poisson et la taille de l'otolithe se retrouve pour la même espèce (Panfili et al. 1994) et pour les anguilles de Nouvelle Zélande *A. renardhittii* et *A. australis* (Graynoth 1999). L'étude de la croissance somatique, vue par la croissance de

l'otolithe a été utilisée chez l'anguille (Holmgren & Mosegaard 1996, Poole & Reynolds 1996, Holmgren et al. 1997). A l'inverse, un découplage entre croissance somatique et croissance de l'otolithe a été observé chez *Salvelinus alpinus*, (Mosegaard et al. 1988), pour des conditions de températures inhabituelles pour cette espèce.

L'estimation de l'âge à partir des lignes d'arrêt de croissance, validée en examinant les marques présentes dans des otolithes d'anguilles d'âge connu, pour *A. anguilla* (Berg 1985, Svedang et al. 1998) et *A. australis* (Pease et al. 2003), met en évidence le dépôt d'une marque d'arrêt de croissance par année. Cependant, des marques supplémentaires, causées par un stress important peuvent apparaître (Mounaix & Fontenelle 1994) et biaiser l'estimation de l'âge. Ce biais est cependant moins important dans les écosystèmes estuariens et fluviaux que dans les petits affluents et tributaires. On peut donc conclure que le nombre de marques d'arrêt de croissance est dans le cas de la présente étude, une bonne approximation de l'âge.

Habitats échantillonnés.

La nature des habitats de l'estuaire de la Gironde, très variés, de la zone de berge peu profond, comportant des abris, jusqu'au chenal profond et dépourvu d'abris, rend leur échantillonnage très complexe, puisque la même méthode ne peut être employée partout. C'est pourquoi, l'analyse de la présence des anguilles dans l'estuaire, au travers des séries de capture par chalut ne donne qu'une image partielle de cette population. Néanmoins, les grandes tendances dégagées lors de cette analyse, en particulier, les variations saisonnières de l'abondance peuvent être extrapolées à toute la population.

DIVERSITE DES TACTIQUES INDIVIDUELLES D'UTILISATION DE L'HABITAT CHEZ L'ANGUILLE.

L'étude de l'utilisation des habitats par les anguilles occupant la partie aval du bassin versant de la Gironde a révélé que les individus peuvent adopter deux tactiques différentes, soit une tactique qui consiste à la même zone de salinité toute leur phase de croissance dite tactique « sédentaire », soit une tactique dite « nomade » qui consiste à changer de compartiment salin une ou plusieurs fois au cours de leur vie continentale.

De nombreuses espèces définies comme anadromes et en particulier les salmonidés, ont des sous-populations migrantes entre la mer et le site de reproduction en eau douce et des sous-populations résidentes près du site de reproduction (Gross 1985, Babaluk et al. 1997, Katayama et al. 2000, Secor et al. 2001, Thieriault & Dodson 2003). C'est l'observation de

ces formes résidentes et migrantes qui a conduit au concept de contingents, qui sont des sous-populations ou sous-stocks, avec des traits d'histoires de vie différents (Secor 1999). Ainsi, la truite *salmo trutta* de la mer Baltique a des contingents pouvant se reproduire en eau saumâtre et des contingents dont la reproduction a lieu en eau douce (Limburg et al. 2001). Chez ces espèces anadromes, les tactiques résidentes et migrantes sont donc liées à des stratégies de reproduction (Gross 1985). Pour l'anguille, les tactiques nomades et sédentaires représentent plutôt une stratégie de croissance. En effet, les mouvements des anguilles étudiés dans cette étude sont mineurs au regard des deux grandes migrations transocéaniques au stade leptocéphale et au stade pré-pubère argenté. En ce sens, le concept de contingent ne peut réellement s'appliquer aux anguilles sédentaires et nomades de notre étude. Le choix du terme « nomade » plutôt que « migrant » pour qualifier les anguilles qui changent d'habitat au cours de leur croissance prétend souligner cette différence.

Les principales histoires d'utilisation des grands compartiments salés par les anguilles de la zone aval du bassin de la Gironde sont une résidence en eau saumâtre ou en eau douce (sédentaires) ou bien une résidence en eau douce suivie par une résidence en estuaire (nomades). Bien qu'il n'ait pas été possible d'observer des mouvements d'anguilles à l'intérieur de l'eau douce, la présence très marginale d'anguilles vivant en estuaire salé et changeant d'habitat en faveur de l'eau douce semble montrer qu'après le stade civelle, très peu d'individus se déplacent vers l'amont de l'estuaire marin. Cette tendance peut être expliquée soit par une orientation préférentielle (tactisme ?) des mouvements des anguilles vers l'estuaire ou bien par une meilleure survie des anguilles « nomades » changeant d'habitat en faveur de l'estuaire. La ségrégation des tactiques est apparemment liée au statut individuel des poissons. Ainsi, les anguilles « nomades », au moment de leur changement de milieu, ont une taille plus grande que les anguilles sédentaires d'eau douce ou d'estuaire. Cet avantage en taille des anguilles « nomades » sur les anguilles résidentes en estuaire est ensuite perdu au bout d'une année, et au final, la vitesse de croissance des résidents d'estuaire et des nomades est la même. Contrairement aux différences de taille observées entre mâles migrants et sédentaires chez certains salmonidés (Jonsson 1985, Bottom et al. 2005), il n'y a donc *a priori* aucune différence de stratégie de croissance entre anguilles nomades et sédentaires à l'intérieur de l'estuaire. La même conclusion a été tirée de l'étude des anguilles de l'estuaire de l'Hudson (Morrison et al. 2003). Cet argument est renforcé par la taille moyenne des femelles argentées, qui n'est pas différente selon les tactiques d'utilisation de l'habitat à l'intérieur de l'estuaire. Une taille identique des femelles argentées, quelle que soit la tactique d'utilisation de l'habitat, est aussi observée chez *A. japonica* (Kotake et al. 2005). Seules les

anguilles sédentaires d'eau douce ont une croissance significativement plus lente que toutes les autres anguilles. Là encore, il apparaît que les différentes tactiques d'utilisation de l'habitat par l'anguille ne sont pas des stratégies de reproduction.

On peut s'interroger sur les stimuli induisant le changement d'habitat des anguilles. Une errance des individus, c'est à dire le hasard, pourrait l'expliquer. Pourtant, le changement d'habitat ne semble pas entièrement aléatoire puisqu'il se produit en dessous d'une taille et d'un âge seuils respectivement 300 mm environ et <3 ans de vie continentale. Cette gamme de taille permet d'exclure la dévalaison des argentées comme explication du changement d'habitat (Durif 2003). La distribution des tailles des anguilles piégées en franchissement de barrage à 220 km de la mer conforte cette hypothèse en révélant que la plupart ont une taille inférieure à 300 mm (moyenne de 250 mm, MIGADO et Imbert comm. Pers.), alors que les anguilles pêchées par les nasses juste en amont du barrage ont une taille moyenne de 425 mm. Il est possible que cette taille seuil soit liée aux capacités d'osmorégulation, ou à des régulations du comportement par les hormones en fonction de la taille. Une régulation des comportements migratoires de la civelle d'anguille, stade plus jeune, par les hormones thyroïdiennes a été démontrée (Edeline et al. 2005). Cependant, dans ce genre d'analyse, il est difficile de lier cause et conséquence, un comportement peut être induit par une hormone ou au contraire induire la synthèse d'une hormone. Des travaux sur les déplacements des anguilles occupant les marais endigués de la côte atlantique ont montré qu'il existe une taille seuil de 300 mm pour laquelle s'opère une bascule comportementale (Laffaille et al. 2004). A partir de cette taille seuil, le régime alimentaire devient piscivore et le comportement exploratoire des anguilles augmente (recherche d'habitats plus profonds). Les paramètres de l'environnement (débit, température ?) peuvent aussi favoriser les déplacements qui, comme il a été montré dans l'analyse spatio-temporelle, sont plus nombreux au printemps et à l'automne. Une activité plus grande des anguilles au printemps et en automne a aussi été trouvée pour les anguilles jaunes du lac de Grand Lieu (Adam 1997). L'hypothèse trophique semble la plus robuste. Vraisemblablement, les habitats d'eau douce sont moins riches en ressources trophiques que l'estuaire (Gross et al. 1988, Jonsson & Jonsson 1993), et à partir d'une taille seuil, le milieu doit devenir limitatif en terme de capacité d'accueil. Les anguilles revenant en zone salée au cours de leur croissance pourraient être des individus à fort potentiel de croissance, qui pour tirer partie de meilleures disponibilités trophiques, fuient les habitats d'eau douce et se déplacent vers l'estuaire. Enfin, les anguilles nomades qui se déplacent d'un habitat à un autre au rythme des saisons, cependant moins nombreuses que les

anguilles qui changent d'habitat une seule fois, réalisent ces mouvements tout le long de leur vie sans que cette tactique apparaisse liée à un statut individuel particulier.

Il est remarquable de constater que les trois espèces d'anguilles tempérées *A. anguilla*, *A. japonica* et *A. rostrata* ont le même répertoire de modes d'utilisation de l'habitat avec des anguilles sédentaires d'eau saumâtre et d'eau douce et des anguilles « nomades » changeant d'habitat une ou plusieurs fois. En ce sens, l'étude de l'écologie des anguilles tropicales supposées espèces ancêtres des anguilles des zones tempérées permettrait de vérifier si cette plasticité comportementale est aussi présente chez de telles espèces. Des travaux sur le régime alimentaire de *A. marmorata* en Polynésie, révèle que cette espèce tropicale peut exploiter des habitats d'eau saumâtre et d'eau douce (Resh et al. 1999). En compétition avec *A. japonica*, *A. marmorata* a cependant tendance à préférer les habitats d'eau douce (Arai et al. 2002, Shiao et al. 2003).

A L'ECHELLE DE LA POPULATION D'UN BASSIN VERSANT.

La présence d'anguilles sédentaires dans les habitats côtiers, estuariens et d'eau douce dans les bassins versants peut s'expliquer en utilisant l'hypothèse d'une colonisation par les civelles par advection vers la zone de limite de marée dynamique en utilisant le transport tidal sélectif (Elie 1979, Elie 1994), puis par diffusion à partir de cette même zone à différentes tailles (Ibbotson et al. 2002, Lambert 2005). L'augmentation de la taille moyenne des anguilles en allant vers l'amont du bassin versant conforte l'hypothèse de la diffusion dans le bassin de la Gironde et dans d'autres sites (Lobon-Cervia et al. 1995). La forte proportion d'anguilles « nomades » (54%) dans l'estuaire de la Gironde, montre que la colonisation des habitats par les anguilles n'est pas exclusivement réalisée au stade civelle. Dans le bassin versant de la Gironde, la proportion d'anguilles résidentes de leur habitat de capture diminue en allant vers l'aval. Parallèlement, dans l'estuaire de l'Hudson, les anguilles nomades venant de la rivière représentent les deux tiers de la population échantillonnée à tous les stades (Morrison & Secor 2003, Morrison et al. 2003). De la même manière, dans la baie côtière de Mikawa au Japon, les nomades provenant de l'eau douce représentent seulement 44% des anguilles argentées interceptées (Tzeng et al. 2003). Cela implique que la colonisation des habitats d'eau douce par les anguillettes installées en estuaire au stade civelle est marginale. D'autre part, la proportion plus grande de nomades par rapport aux résidents dans l'estuaire et l'écosystème côtier des Pertuis suggère qu'il reste des niches vides pour les anguilles qui viennent de l'amont. Comment expliquer qu'il existe encore des places disponibles pour les

anguilles venant de l'amont dans des milieux réputés pour porter de grandes densités d'individus ? Une explication possible serait que la mortalité apparente (mortalité et émigration des argentées) étant forte dans l'estuaire et l'écosystème côtier des Pertuis, laisserait des places disponibles pour les anguilles : cela correspond à l'hypothèse de la mosaïque fluide (Feunteun et al. 2003). Dans les milieux estuariens et côtiers, la croissance forte implique que la taille à l'argenture est atteinte plus rapidement qu'en eau douce (Rossi 1976, Svedäng 1996) ; Le nombre d'anguilles s'argentant et émigrant par an, y est donc plus important que dans les habitats d'eau douce. En conséquence, ce « turn over » plus rapide, libérerait des niches estuariennes pour les anguilles nomades en provenance de l'eau douce. Cependant, cette hypothèse n'est pas entièrement satisfaisante, car, en estuaire, les individus sédentaires plus jeunes devraient en théorie suffire à occuper les niches des anguilles argentées ayant émigré.

Pour tenter de comprendre pourquoi on trouve tant de nomades en provenance de l'eau douce dans l'estuaire, on peut aussi émettre des hypothèses sur le processus de colonisation du bassin versant par les civelles et sur la densité de civelles dans chaque grand compartiment en découle de cette première colonisation. Les hypothèses retenues sont en premier lieu que les civelles, portées par le transport tidal sélectif (Elie 1979, McCleave & Kleckner 1982, McCleave & Wippelhauser 1987), vont migrer vers l'amont, et en conséquence, la densité de civelles se retrouvera plus importante dans la zone d'eau douce sous influence de la marée dynamique que dans l'estuaire salé. En deuxième lieu, on suppose que les mouvements des anguilles jaunes sont assimilables à une diffusion des zones de forte densité d'anguilles vers les zones de faible densité d'anguilles. A l'aide de ces hypothèses, on peut concevoir le scénario le plus probable d'occupation des habitats du bassin versant de la Gironde par les anguilles, au stade civelle puis au stade jaune (Fig. 1).

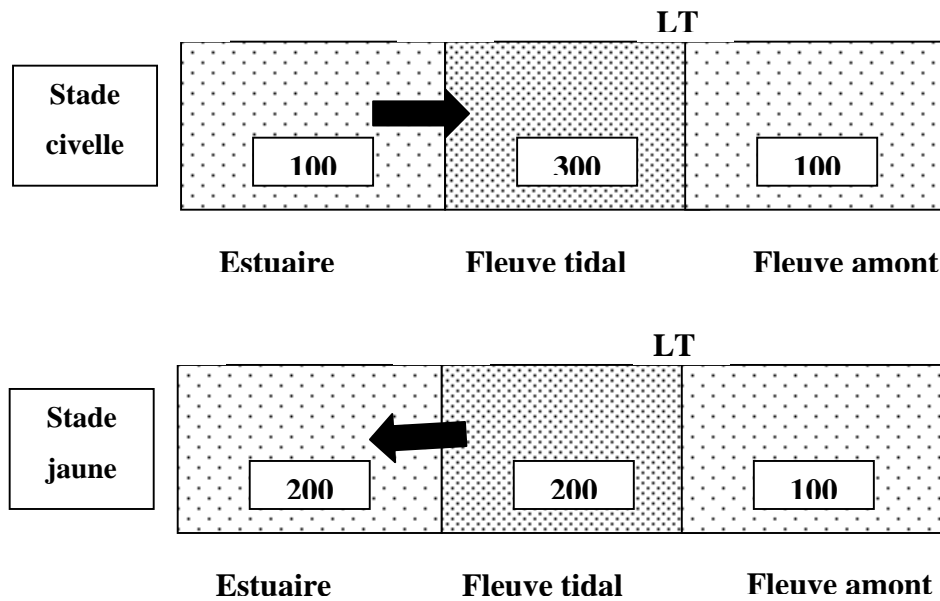


Fig. 1: scénario d'occupation des habitats de la zone aval du bassin versant de la Gironde, LM limite de la mer, LS limite de salure des eaux, LT limite tidale.

Soit un nombre théorique, choisi arbitrairement, de 500 civelles qui se présentent à l'embouchure du bassin versant de la Gironde. On imagine que suite au transport tidal sélectif, 300 civelles atteignent la zone fluviale sous influence de la marée alors que 100 civelles se sont arrêtées en estuaire, possiblement à cause d'un stress physiologique (Edeline et al. 2004). Par la suite, au stade jaune (à une taille d'environ 300 mm), les individus présents dans la zone fluviale soumise à marée, se déplacent vers l'estuaire, en diffusant d'une zone à forte densité, vers une zone à plus faible densité, l'estuaire marin. Se retrouvent donc dans l'estuaire, 50% d'individus sédentaires dans l'estuaire depuis le stade civelle et 50% de nomades en provenance de l'amont. Dans les petits tributaires se jetant dans l'estuaire, le même phénomène peut aussi se produire, avec des anguilles montées au stade civelle dans ces petits tributaires revenant en estuaire après quelques années. Le très faible nombre d'individus nomades se déplaçant de l'estuaire vers la zone fluviale en amont peut être expliqué par le même processus (déplacement des zones de fortes densités vers les zones de faibles densités). Notre interprétation se limite à la zone aval du bassin versant de la Gironde, non pas uniquement à cause de l'outil microchimie de l'otolithe (en réalité sur l'axe Garonne, les ratios Sr :Ca de l'amont sont significativement plus faibles que pour la zone fluviale soumise à marée) mais surtout à cause de la faiblesse de l'échantillonnage. Ce scénario est cohérent

avec les densités de civelles données indirectement par les observations des pêcheries commerciales (Beaulaton & Castelnaud soumis), et avec l'observation d'une accumulation des civelles dans la zone de limite de marée dynamique (Edeline 2005).

PERSPECTIVES : PLASTICITE COMPORTEMENTALE, FACTEUR DE RESILIENCE ?

Le climat influence fortement la colonisation des bassins versants par les anguilles. La latitude, est un intégrateur approximatif des paramètres climatiques (régime thermique, pluvial...) qui détermine l'utilisation des habitats par les espèces d'anguilles tempérées. En mer Baltique (Limburg et al. 2003) et au Canada (Jessop et al. 2002, Cairns et al. 2004), les populations d'anguilles capturées en estuaire salé comportent peu d'anguilles nomades provenant des habitats d'eau douce. Cela suggère que les habitats d'eau douce sont peu exploités par les anguilles à ces hautes latitudes. Ce résultat s'inscrit dans la théorie d'une exploitation des milieux les plus productifs par les poissons migrateurs diadromes au cours de leur croissance (Gross et al. 1988, McDowall 1988). Ce concept s'appuie sur le constat selon lequel les espèces anadromes dominent aux hautes latitudes, alors les espèces catadromes dominent vers les tropiques, pour lesquels la productivité en eau douce est supérieure à celle des milieux marins (Gross et al. 1988).

La question du processus d'occupation des habitats d'un bassin versant par les anguilles et de son contrôle environnemental reste cependant ouverte. Dans cette présente étude, on entrevoit la nécessité de travailler à la fois à l'échelle de l'individu et à l'échelle de la population du bassin versant dans son ensemble. En particulier, le scénario proposé dans ce travail, devrait pouvoir être infirmé ou confirmé par la recherche des densités de civelles pour tous les compartiments du bassin versant ainsi que l'étude approfondie du comportement des civelles lors de leur migration. Dans ce contexte des données comparatives de mortalité de civelles en estuaire et en zone fluviale seraient aussi très utiles pour tenter comprendre l'avantage de migrer en eau douce pour une civelle. De plus, il reste à vérifier si les déplacements des anguilles jaunes nomades se fait réellement des milieux à forte densité (ou faible capacité d'accueil) vers les milieux à faible densité et forte disponibilité trophique. Des informations sur la productivité de chaque compartiment est donc aussi nécessaire à l'analyse des déplacements des individus. Le scénario proposé n'a pas non plus, permis d'aborder les échanges au travers de la limite de marée dynamique.

Enfin, dans un contexte de forte réduction des stocks, on pourra se demander, si l'hypothèse d'advection des civelles dans la zone fluviale soumise à marée se confirme, en quoi ce processus peut être un facteur de résilience de la population ou bien un facteur augmentant les risques de disparition de l'anguille. En effet, on peut se demander en quoi avoir une forte densité de juvéniles dans cette zone d'eau douce constitue un avantage évolutif pour l'espèce. Est ce que la capacité à migrer en eau douce pour les civelles est un caractère ancestral hérité par des ancêtres vivants sous les tropiques, ou cela est un avantage, induisant une mortalité plus faible des civelles en eau douce qu'en eau saumâtre ? Il serait intéressant d'examiner si, le contexte de forte réduction de la population des trois principales espèces d'anguilles (*A. anguilla*, *A. japonica* et *A. rostrata*) en zones tempérées qui se met en place depuis plusieurs décennies va entraîner un maintien des anguilles en estuaire au détriment des habitats d'eau douce comme ce qui est observé en limite nord de l'aire de répartition. En conséquence, la nécessité de porter les efforts de gestion à l'échelle du bassin versant, au moins pour la partie de l'estuaire marin et fluvial apparaît urgente.

LITTERATURE

- 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
- Arai T, Marui M, Otake T, Tsukamoto K (2002) Inshore migration of a tropical eel, *Anguilla marmorata*, from Taiwanese and Japanese coasts. *Fish. Sci.* 68:152-157
- Babaluk JA, Halden NM, Reist JD, Kristofferson AH, Campbell JL, Teesdale WJ (1997) Evidence for non-anadromous behaviour of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Lake Hazen, Ellesmere Island, Northwest Territories, Canada, based on scanning proton microprobe analysis of otolith strontium distribution. *Antarctic Sci.* 50:224-233
- Beaulaton L, Castelnaud G (soumis) The speed and efficiency of the migration of glass eels (*Anguilla anguilla*) from fishery data of the Gironde basin (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*
- Berg R (1985) Age determination of eels, *Anguilla anguilla* (L.): comparison of field data with otolith ring patterns. *J. Fish Biol.* 26 .537-554
- Bottom DL, Jones KK, Cornwell TJ, Gray A, Simenstad CA (2005) Patterns of Chinook salmon migration and residency in the Salmon River estuary (Oregon). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64:79-93
- Cairns DK, Shiao JC, Iizuka Y, Tzeng WN, MacPherson CD (2004) Movement patterns of American eels in an impounded watercourse, as indicated by otolith microchemistry. *N. Am. J. Fish. Man.* 24:452-458
- Campana SE, Thorrold SR (2001) Otoliths, increments, and elements: Keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58:30-38
- Durif C (2003) La migration d'avalaison de l'anguille européenne *Anguilla anguilla* : Caractérisation des fractions dévalantes, phénomène de migration et franchissement d'obstacles. Doctorat de l'université en Ecologie Aquatique, Université Paul Sabatier, Toulouse III:359
- Edeline E (2005) Facteurs contrôlant la dispersion continentale de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*. Ph D Thesis, Cemagref/Université Paul Sabatier, Toulouse III
- Edeline E, Bardonnnet A, Bolliet V, Dufour S, Elie P (2005) Endocrine control of *Anguilla anguilla* glass eel dispersal : Effet of thyroid hormones on locomotor activity and rheotactic behavior. *Hormones and behavior.* 48:43-53

- Edeline E, Dufour S, Briand C, Fatin D, Elie P (2004) Thyroid status related to migratory behavior in *Anguilla anguilla* glass eels. Mar. Ecol. Prog. Ser. 282:261-270
- Elie P (1979) Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* Linné (Poisson, Téléostéen, Anguilliforme), dans l'estuaire de la Loire: Pêche, Ecologie, Ecophysiologie et élevage. Thèse de l'Université de Rennes 1.
- Elie P (1994) Migration des civelles d'anguille dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristique des individus. Bulletin Français de Pêche et Pisciculture 335:81-98
- Elsdon TS, Gillanders BM (2003) Relationship between water and otolith elemental concentrations in juvenile black bream *Acanthopagrus butcheri*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 260:263-272.
- Feunteun E, Laffaille P, Robinet T, Briand C, Baisez A, Olivier JM, Acou A (2003) A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels. Towards a general theory. In: Aida K, Tsukamoto K, Yamauchi K (eds) Eel Biology. Springer-Verlag, Tokyo, p 191-213
- Graynoth E (1999) Improved otolith preparation, ageing and back-calculation techniques for New Zealand freshwater eels. Fish. Res. 42:137-146
- Gross MR (1985) Disruptive selection for alternative life histories in salmon. Nature 313:47-48
- Gross MR, Coleman RM, McDowall RM (1988) Aquatic productivity and the evolution of Diadromous Fish migration. Science 239:1291-1293
- Holmgren K, Mosegaard H (1996) Implications of individual growth status on the future sex of European eel. J. Fish Biol. 49:910-925
- Holmgren K, Wickstrom H, Clevestam P (1997) Sex-related growth of European eel, *Anguilla anguilla*, with focus on median silver eel age. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54:2775-2781
- Ibbotson A, Smith J, Scarlett P, Aprahamian MW (2002) Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. Freshw. Biol. 47:1696-1706
- Jessop BM, Shiao J-C, Iizuka Y, Tzeng W-N (2002) Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. Mar. Ecol. Prog. Ser. 233:217-229
- Jonsson B (1985) Life history patterns of freshwater and sea-run migrant brown trout in Norway. Trans. Am. Fish. Soc. 114:182-194
- Jonsson B, Jonsson N (1993) Partial migration : niche shift versus sexual maturation in fishes. Rev. Fish Biol. Fisheries 3:348-365

- Katayama S, Radtke RL, Omori M, Shafer DJ (2000) Coexistence of anadromous and resident life history styles of pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in lake Ogawara, Japan, as determined by analyses of otolith structure and strontium:calcium ratios. *Environ. Biol. Fish.* 58:195-201
- Kotake A, Okamura A, Yamada Y, Utoh T, Arai T, Miller MJ, Oka H, Tsukamoto K (2005) Seasonal variation in the migratory history of the Japanese eel *Anguilla japonica* in Mikawa Bay, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293:213-225
- Laffaille P, Baizez A, Rigaud C, Feunteun E (2004) Habitat preferences of different eel size classes in a reclaimed marsh : a contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands* 24:642-665
- Lambert P (2005) Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1
- Limburg KE, Landergren P, Westin L, Elfman M, Kristiansson P (2001) Flexible modes of anadromy in Baltic sea trout : making the most of marginal spawning streams. *J. Fish Biol.* 59:682-695
- Limburg KE, Svedang H, Elfman M, Kristiansson P (2003) Do stocked freshwater eels migrate ? Evidence from the Baltic suggests "yes". In: Dixon DA (ed) *Biology, management and protection of catadromous eels*. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 275-284
- Lobon-Cervia J, Utrilla CG, Rincon PA (1995) Variations in the population dynamics of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) along the course of a Cantabrian river. *Ecol. Freshw. Fish* 4:17-27
- McCleave JD, Kleckner RC (1982) Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). *J. Cons. int. Explor. Mer* 40:262-271
- McCleave JD, Wippelhauser GS (1987) Behavioural aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1:138-150
- McDowall RM (1988) *Diadromy in fishes : migrations between freshwater and marine environments*. University Press, Cambridge
- Morrison WE, Secor DH (2003) Demographic attributes of yellow-phase American eels (*Anguilla rostrata*) in the Hudson River estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60:1487-1501

- Morrison WE, Secor DH, Piccoli PM (2003) Estuarine habitat use by Hudson river American eels as determined by otolith Strontium:Calcium ratios. In: Dixon DA (ed) Biology, management and protection of catadromous eels. American Fisheries Society, Symposium 33, Bethesda, p 87-100
- Mosegaard H, Svedang H, Taberman K (1988) Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45:1514-1524
- Mounaix B, Fontenelle G (1994) Anguilles estuariennes et fluviales: apports de l'otolithométrie. Bull. Fr. Peche Piscic. 335:67-80
- Panfili J, Ximenes MC, Crivelli AJ (1994) Sources of variation in growth of the european eel (*Anguilla anguilla*) estimated from otoliths. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51:506-515
- Pease BC, Reynolds JD, Walsh CT (2003) Validation of otolith age determination in Australian longfinned river eels, *Anguilla reinhardtii*. Mar. Freshwater Res. 54:995-1004
- Poole WR, Reynolds TD (1996) Growth rate and age at migration of *Anguilla anguilla*. J. Fish Biol. 48:633-642
- Resh VH, Moser M, Poole M (1999) Feeding habits of some freshwater fishes in streams of Moorea, French Polynesia. Journal of Limnology 35:205-210
- 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
- Secor DH (1999) Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. Fish. Res. 43:13-34
- Secor DH, Rooker JR, Zlokovitz E, Zdanowicz VS (2001) Identification of riverine, estuarine, and coastal contingents of Hudson River striped bass based upon otolith elemental fingerprints. Mar. Ecol. Prog. Ser. 211:245-253
- Shiao JC, Izuka Y, Chang CW, Tzeng WN (2003) Disparities in habitat use and migratory behavior between tropical eel *Anguilla marmorata* and temperate eel *A. japonica* in four Taiwanese rivers. Mar. Ecol. Prog. Ser. 261:233-242
- Svedäng H, Neuman, E., Wickström, H. (1996) Maturation patterns in female European eel: age and size at the silver eel stage. J. Fish Biol. 48:342-351
- Svedang H, Wickstrom H, Reizenstein M, Holmgren K, Florenius P (1998) Accuracy and precision in eel age estimation, using otoliths of known and unknown age. J. Fish Biol. 53:456-464

Thieriault V, Dodson JJ (2003) Body size and the adoption of a migratory tactic in brook char. *J. Fish Biol.* 63:1144-1159

Tzeng W-N, Shiao JC, Yamada Y, Oka H (2003) Life history patterns of japanese eel *Anguilla japonica* in Mikawa bay, Japan. *American Fisheries Society Symposium* 33:285-293

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : cycle vital de l'anguille européenne.....	11
Figure 2 : baisse drastique des indices de recrutement pour les trois espèces d'anguilles tempérées de l'hémisphère nord : l'anguille européenne <i>A. anguilla</i> , l'anguille américaine <i>A. rostrata</i> et l'anguille japonaise <i>A. japonica</i> (Dekker 2003).....	14
Figure 3 :Schéma conceptuel de l'étude.	16
Figure 4 : exemples de séries de mesures du ratio Sr/Ca le long d'un axe de croissance de l'otolithe : changements temporels dans les ratios de Sr:Ca des otolithes d'anguilles japonaises montrant différents types d'utilisation de l'habitat et collectées dans les zones aval du bassin de la rivière Kaoping, SO Taiwan. (a,b) Type 1 (eau douce); (c) Type 2 (marin); (d to i) Type 3 (estuarien). M: métamorphose de leptocephale à civelle; E: marque civelle, d'après (Tzeng et al. 2002).	19
Figure 5 : distribution des fréquences d'âge et des fréquences de taille des anguilles jaunes dans différents sites du bassin versant de l'Hudson selon un gradient amont aval, d'après Morrison et Secor, 2003.....	24
Figure 6 : carte générale des différents sites échantillonnés dans le cadre de l'étude.....	38
Figure 7 : <i>Carte biologique et sédimentologique du bassin d'Arcachon obtenue à partir des données acquises en 1989 par JM. BOUCHET pour la zone subtidale et par I. AUBY pour l'intertidal (source IFREMER station Arcachon).</i>	39
Figure 8 : l'estuaire de la Gironde et début de la zone fluviale sous influence de la marée dynamique.	40
Figure 9 : Variations saisonnières de la salinité dans l'estuaire : moyennes des salinités mensuelles de 1997 à 2003 pour trois stations de l'estuaire de la Gironde situés au niveau	

du PK 30 zone oligohaline, PK 52 zone mésohaline et du PK 86 zone polyhaline (données CEMAGREF).	41
Figure 10 : codes numérique des stations de l'estuaire de la Gironde.....	44
Figure 11 : image d'otolithe droit d'anguille (sagitta), poncé et coloré afin de révéler les marques d'arrêts de croissance annuels (grossissement 64 fois) collection personnelle..	50
Figure 12 : distribution des valeurs du ratio Sr/Ca des eaux de surface de différents bassins versants des états côtiers des Etats Unis d'Amérique. La flèche indique le niveau approximatif de la valeur du ratio Sr/Ca de l'eau de mer. Les données proviennent du U. S. Department of interior, U. S. Geology survey d'après Kraus et Secor 2004.	51
Figure 13: coupe de microsonde X montrant les différentes parties de l'instrument.	54
Figure 14 : Loi de BRAGG	55
Figure 15 : évolution du rapport Sr/Ca lors d'analyses successives au même point, pour un diamètre de faisceau de 8 microns, 1 ^{er} graphe et pour un diamètre de faisceau de 3 microns, 2 ^{ème} graphe.....	58
Figure 16 : évolution du rapport Sr/Ca lors d'analyses successives au même point, pour un diamètre de faisceau de 3 microns.	59
Figure 17 : protocole d'extraction des otolithes d'anguilles.	60
Figure 18 :Map showing the four locations selected to collect water for the experiment in the Gironde-Garonne-Dordogne watershed and Bassin d'Arcachon, Gironde, France: Arcachon, Royan, Blaye and the River Isle (Map by Ph. Camoin).	71
Figure 19. Salinity experienced by <i>A. anguilla</i> in Treatment 1 (downstream migration, IS) and Treatment 2 (upstream migration, DS) during the experiment.	75
Figure 20 :Variations of Sr/Ca ratios in the water of the aquaria for the four periods of the experiment in the two treatments.	76

Figure 21. Otolith Sr/Ca ratios of the four periods of the experiment in Treatment 1 *A. anguilla* (downstream migration, increasing salinity IS) and Treatment 2 fish (upstream migration, decreasing salinity DS). Each point represents the mean Sr/Ca ratio for all individuals at the time they experienced the salinity of each site (mean salinities are provided with the site)..... 77

Figure 22 : Otolith Sr/Ca ratios of the three periods of the experiment for the marine and the freshwater control fish. Each point represents the mean Sr/Ca ratio for all individuals for each period P1, P2 and P3..... 78

Figure 23 : Sr/Ca variations along line transects from the first annulus to the edge in the otolith of five eels collected in the Gironde watershed (coast, estuary and river) with different life history types. The triangular marks represent the position of age annuli on the transect..... 80

Figure 24 : distribution of Sr:Ca values and associated fitted Gaussian modes. 96

Figure 25 : Principle of the reconstruction of the time habitat sequence from the acquired Sr:Ca measures spatially sampled along a growth axis of the otolith..... 96

Figure 26 :- Graphical representation of the Gaussian hidden Markov models: the arrows indicate the conditional dependencies $x_t|x_{t-1}$ for the temporal dynamics and $y_t|x_t$ characterizing the likelihood of measure y_t given state x_t 98

Figure 27 : Illustration of the characteristics of the transition matrix which specifies the temporal dynamics of the state variable for a model involving four states A, B, C and D: graphical representation of this transition matrix (the arrows illustrate the conditional dependencies between these states with associated likelihood with the associated transition probabilities). As illustrated, the probability to leave each state is 1. Some transitions may be forbidden, i.e. associated with a null probability: for instance,

transitions from B to A. A particular case of transitions is the one corresponding to staying in the current state (for instance, transitions A to A or C to C).....	99
Figure 28 : habitat use pattern issued from one individual Sr:Ca series as obtained with Gaussian mixture model (GMM) (left panel) or hidden Markov model (HMM) (right panel).....	103
Figure 29 : Examples of estimated patterns of habitat for four individual eels consistent with a residency in the estuary (upper left panel), or with a residency in a freshwater habitat (upper right panel), or a shift of habitat from the river to the estuary (bottom left panel) or multiple movements between the river and the estuary (bottom right panel) X axis, estimated age (years), plain line, Sr:Ca values, dash line, Hidden Markov Model estimation.	104
Figure 30 : Analysis of the movement patterns: frequencies of the movement patterns extracted from the estimated habitat sequences.	106
Figure 31 : proportions (Y axis) of transitions between the estuary and the three habitats (river dots, estuary plain, marine dash) in function of age or month.	107
Figure 32 : distribution of ages at transition from the river to the estuary and distribution of the river habitat use duration anterior to the transition.	107
Figure 33 : distribution of ages at transition from the estuary to the river (plain line) or to the marine habitat (dots) (left panel) and distribution of the estuary habitat use duration anterior to the transition (right panel).	108
Figure 34 : Map of the study site showing the Gironde Garonne Dordogne watershed, the Pertuis coastal area and the bay of Arcachon.....	124
Figure 35 : Sr:Ca profile of variation along the growth axis of an otolith.....	125

Figure 36 : Sr:Ca variations along line transects from the first annulus to the otolith edge of six eels collected in the Gironde watershed (coast, estuary and river) with different life history types. Triangular marks in the x-axis represent the position of age annuli.....	127
Figure 37 : Frequency distribution of total length of eels for each compartment.....	130
Figure 38 : Proportions of habitat use patterns in the different compartments. The distance to the river mouth is specified in km.....	133
Figure 39: Differences in fish growth rates for different habitat use patterns, “B” is for fish with a brackish habitat experience (estuarine and marine residents and nomads) and “F” is for freshwater residents.	134
Figure 40 : Age class at habitat shift for eels that moved from freshwater habitat to the estuary (downstream nomads Type 4).	136
Figure 41 : Frequency distribution of back calculated total lengths at habitat shift for downstream mode nomads.	136
Figure 42 : Back calculated sizes-at-age at habitat shift for downstream nomads and residents (Riverine or Estuarine). White dots represent the downstream nomads, black triangle the estuarine residents and black diamonds the riverine residents. Significant differences ($p < 0.005$) between river residents and downstream nomads are marked with *** and significant differences between estuary residents and downstream nomads with +++..	137
Figure 43 : stations chalutables échantillonnées dans l'estuaire de la Gironde (zones 1 à 12).	149
Figure 44 : distribution des fréquences de tailles des anguilles échantillonnées au chalut dans l'estuaire de la Gironde soit avec des mailles de 70 mm (M70), soit avec des mailles de 10 mm (M10).	155
Figure 45 : distribution des fréquences de taille des anguilles pêchées à la nasse dans l'estuaire de la Gironde.	155

Figure 46 : effet du mois et du site d'échantillonnage sur la présence des anguilles de l'estuaire de la Gironde pour la série de données 2003-2004, (GAM).....	156
Figure 47 : effet du mois et du site d'échantillonnage sur la présence des anguilles de l'estuaire de la Gironde pour la série de données 2003-2004, (GAM), classes de taille inférieure à 500 mm.....	157
Figure 48 : effet du mois et du site d'échantillonnage sur la présence des anguilles de l'estuaire de la Gironde pour la série de données 2003-2004, (GAM), classes de taille supérieure à 500 mm.....	158
Figure 49 : Location of main study sites included in the present study in relation with each species geographical range: 1) Gaspé Peninsula, Quebec, Canada, 2) Nova Scotia, Canada 3) Hudson River, United States, 4) Gironde River, France, 5) Baltic Sea exit, Sweden, 6) Kaoping River, Taiwan and 7) Japan.....	172
Figure 50 : Sr:Ca variations along transects from first annulus (elver check) to the edge in the otoliths of American eels representative of the six main patterns of habitat use in the St Jean River, St Jean Estuary and Sirois Lake, Gaspé Peninsula, Canada. Type 1: residence in freshwater; Type 2: residence in brackish habitat; Type 3: nomadic movements : 3a: residence in brackish environment more than 2 years then move to freshwater; 3b: residence in freshwater then movement to brackish habitat; 3c: Freshwater residence, movement to estuary then movement to freshwater; 3d: other estuarine behavior with no defined pattern (Thibault et al. unpublished data).....	175
Figure 51 : Sr:Ca variations along transects from first annulus (elver check or glass eel mark) to the edge in the otolith of European eels representative of six different patterns of habitat use in the Gironde Watershed, SW France. Type1: Residence in freshwater; Type 2: Residence in coastal environment; Type 3e: Residence in the estuary, Type 3a-d: nomadic movements; 3a Residence in marine compartment, movement to the estuary;	

3b: Residence in freshwater, movement to the estuary; 3d: Seasonal movements between the lower and upper part of the estuary (Daverat et al. 2005).....	176
Figure 52 : Sr:Ca variations along transects of Japanese eel otoliths from the first annulus (from glass eel stage) to the edge representative of the main habitat use patterns and collected in the middle and lower reaches of the Kaoping River, SW Taiwan. (a,b) Type 1: residence in freshwater; (c) Type 2: residence in seawater; Type 3 : nomadic movements; 3a: residence in the estuary, movement to freshwater; 3b: Residence in freshwater, movement to the estuary; 3c: freshwater residence, movement to estuary then movement to freshwater; 3d: other estuarine behavior with no defined pattern (Tzeng et al. 2002).....	177
Figure 53 : Proportions of habitat use patterns in brackish and marine sites; freshwater residents (FR) in white, brackish residents (BR) in grey, marine residents (MR) in black, eels that enter in freshwater as elver before switching habitat once or several times (NF) in light stipple, and all other nomadic eels that stay in brackish or marine environment as elver and then experienced movements between brackish and marine habitats (N) in heavy stipple.....	182
Figure 54 : Relation between percentage of salt water residents and latitude in the different estuaries presented in this study (%obs), and associated break-point regression fit (model %pred, error bars: \pm SD, $R^2=0.3$).	183

Liste des tableaux

Table 1: Distribution des captures d'anguilles jaunes et argentées en Europe (d'après Moriarty, 1996).....	12
Table 2: Nombre d'anguille par lot pour le traitement 1 (augmentation de salinité AS), traitement 2 (baisse de salinité BS) et les lots témoins (Marine et Eau Douce). Les répliqués des aquariums sont nommés a et b. Les nombres en gras sont représentent les poissons utilisés pour l'analyse de microchimie.	43
Table 3 : Compartiments, sites et engins de pêche échantillonnés dans le cadre de la thèse, les codes numériques des stations de l'estuaire correspondent à un gradient amont aval présenté dans le chapitre « occupation des habitats estuariens par les anguilles ».	45
Table 4 : échantillonnage des anguilles du chapitre « tactiques individuelles et caractéristiques démographiques de la population ».....	46
Table 5 : anguilles utilisées dans le chapitre "interprétation des séries de mesures Sr:Ca en chronologies d'utilisation de l'habitat".	47
Table 6 : effectif d'anguilles mesurées pour la série 2003-2004.....	48
Table 7 : valeurs des ratios Sr/Ca mesurés en trois points différents pour deux métallisations différentes et deux valeurs de courant différentes.....	57
Table 8 Number of eels per batch for Treatment 1 (downstream migration, increasing salinity IS), Treatment 2 (upstream migration, decreasing salinity DS) and Control fish (Marine and Freshwater). Replicates of tanks were named a and b. Numbers in bold refer to the number of fish used in the WDS analyses.....	73
Table 9. Characteristics of selected wild eels <i>A. anguilla</i> collected in the study site. All fish were females.....	78
Table 10: Anova table for the linear model.....	102

Table 11 : Distribution of sex ratios (%) for each type of habitat use pattern.	131
Table 12 : GLM estimates for the fish length otolith length relationship	135
Table 13 : récapitulatif des traits pour lesquels des anguilles ont été pêchées accessoirement lors des campagnes ciblées esturgeon, par année, par mois et par station de pêche.....	151
Table 14 : Traits de la campagne de pêche 2003-2004, pour lesquels des anguilles ont été capturées (1) ou aucune anguille n'a été capturée (0).....	153
Table 15 : nombre d'anguilles par stade et par mois d'échantillonnage.	159
Table 16: Relevant characteristics of the major study sites included in this synthesis.....	171
Table 17 : Diversity of habitat use patterns by species and by site, occurrence in the sample (√), or number of individuals.	178
Table 18 : Age at habitat change for eels switching habitat once.	179
Table 19: Reference and composition of freshwater habitat samples.....	180

Résumé

Dans cette étude, les tactiques d'utilisation de l'habitat par les anguilles *Anguilla anguilla* ainsi que les proportions respectives de ces tactiques ont été étudiées en échantillonnant les poissons dans les fleuves, l'estuaire et la partie côtière du bassin versant de la Gironde, en mesurant les ratios strontium:calcium (Sr/Ca) dans leurs otolithes. De façon à interpréter correctement les variations du Sr/Ca en terme de changement d'habitat des anguilles, la relation entre salinité et Sr/Ca de l'otolithe a été validée. Des migrations amont-aval et aval-amont de petites anguilles ont été reproduites au laboratoire en transférant tous les deux mois, des lots de poissons dans des aquariums remplis avec de l'eau provenant des fleuves, de l'estuaire ou de la partie côtière du bassin versant de la Gironde. L'influence de l'ontogénie sur l'incorporation du Sr/Ca dans l'otolithe a été testée pour des poissons maintenus toute l'expérience dans de l'eau douce du fleuve ou de l'eau marine de la côte. Les analyses de microchimie des ratios Sr/Ca dans les otolithes ont montré que les transferts d'aquarium ont été enregistrés comme un accroissement des valeurs de Sr/Ca (migration amont-aval) ou une décroissance de ces valeurs. Aucun effet ontogénique n'a été détecté au-delà de la marque civelle. Les valeurs Sr/Ca discriminent donc l'utilisation des principaux compartiments du bassin versant de la Gironde par les anguilles. Des méthodes issues du traitement du signal ont été utilisées pour analyser séries de mesures de Sr/Ca pris sur un axe de croissance d'otolithes de 270 anguilles pêchées dans les fleuves, l'estuaire et la partie côtière de l'estuaire de la Gironde. Cette analyse a montré que certaines anguilles résident dans le même habitat toute leur vie (en eau douce, en estuaire ou en mer) alors que d'autres ont changé d'habitat au cours de leur vie, selon trois principales tactiques d'utilisation de l'habitat : une résidence en eau douce suivie par une résidence en estuaire, des mouvements saisonniers à l'intérieur de l'estuaire et une résidence en estuaire suivie par une résidence en eau douce. Pour l'échantillon des 270 poissons, les résultats montrent un gradient de résidence dans le bassin versant avec 100% de résidents dans les fleuves, 44% en estuaire et 24% en mer. La tactique la plus abondante (30%) après la résidence en estuaire et dans la partie côtière est la résidence en eau douce suivie d'une résidence en estuaire. En tout, 50 % de l'échantillon total a résidé en eau douce au moins une partie de la vie. La vitesse de croissance en eau douce est plus faible que partout ailleurs dans le bassin versant. Le rétrocalcul de la tailles a montré que parmi tous les poissons résidant en eau douce, les poissons qui y résident toute leur vie ont une croissance plus faible que ceux qui partent en estuaire par la suite. Ces derniers migrent vers l'estuaire à un âge (2+ ou 3+) pour lequel leur taille au même âge est supérieure à celle des poissons résidant dans l'estuaire. Les analyses de séries de captures d'anguilles dans l'estuaire montrent que les anguilles préfèrent les habitats de la partie amont de l'estuaire. La comparaison des tactiques d'utilisation de l'habitat avec les tactiques d'autres espèces tempérées de l'hémisphère nord (*A. japonica* et *A. rostrata*) révèle une grande similitude dans la diversité des tactiques. De plus, les anguilles changeant d'habitat d'eau douce pour l'estuaire dominant en nombre les anguilles résidant en estuaire, pour les latitudes tempérées alors que les anguilles résidentes en estuaire sont majoritaires aux hautes latitudes. Ceci suggère que dans les hautes latitudes, les anguilles colonisent moins les habitats d'eau douce au stade civelle. D'autre part, il semblerait qu'aux latitudes tempérées, la majorité des civelles colonisent les habitats d'eau douce, puis pour certaines d'entre elles, reviennent en estuaire au bout de quelques années.

MOTS CLE: *Anguilla anguilla* Catadromie Otolithe Sr:Ca histoire de vie, tactique.