

## MIGRATION DES CIVELLES D'ANGUILLES (*ANGUILLA ANGUILLA* L.) DANS LES ESTUAIRES, MODALITÉS DU PHÉNOMÈNE ET CARACTÉRISTIQUES DES INDIVIDUS.

P. ELIE et E. ROCHARD

CEMAGREF, Groupement de Bordeaux, Division Aquaculture et Pêche,  
Equipe poissons migrateurs et pêche continentale, 50 avenue de Verdun,  
BP 3, 33611 GAZINET Cedex, France.

### RÉSUMÉ

Nous avons réalisé une analyse de la littérature consacrée à la migration estuarienne de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) et nous l'avons confrontée à des chroniques de données originales (abondance, structure en poids et en stades pigmentaires) issues de l'estuaire de la Gironde. Ceci nous a permis de dégager la façon dont se déroule la migration. Il en ressort que les modalités du déroulement de la migration sont bien connues et relativement stables d'une année à l'autre, mais nous en sommes encore réduits à des hypothèses en ce qui concerne l'explication de son allure générale et de sa variabilité interannuelle. L'analyse des caractéristiques des individus montre une haute régularité interannuelle, on peut même parler d'un patron standard de l'évolution des individus en migration. L'action des principaux facteurs environnementaux sur les individus en migration apparaît assez nette, même si nous ne sommes pas en mesure actuellement de hiérarchiser leurs effets sur des flux migrants. Ce travail met en évidence la nécessité, pour appréhender les phénomènes migratoires et à plus forte raison pour établir un prémodèle de migration, de tenir compte de l'ensemble des aspects de la migration (tendance, facteurs modulateurs, épiphénomènes et caractéristiques des individus en migration) et d'utiliser des horloges écologiques adaptées.

**Mots-clés** : anguille, *Anguilla anguilla* L., civelle, migration, estuaire, comportement, écologie, ecophysiologie.

### CIVELLE (*ANGUILLA ANGUILLA* L.) MIGRATION IN ESTUARIES, PROCESS AND SPECIMENS CHARACTERISTICS.

### ABSTRACT

We achieved a book review about the estuarine migration of the eel civelle (*Anguilla anguilla* L.) and we compared the results of this synthesis to unpublished data time series (abundance, weight and pigmentation stages structure) from the Gironde estuary. That enables us to draw the main features of the migration progress, most of them seem to be quite regular even though we can not assume which process induces the shape of the phenomenon and the interyear variability. The analysis of the civelles' characteristics show a high interyear regularity of their evolution from the beginning to the end of the season, that constitutes a standard pattern. We have a good knowledge about the main environmental factors which influence the civelle migration, and even if we can assume the way they play we can not form them into a hierarchy. This paper points out the necessity to get a better understanding of the migration to take into account all the features of the phenomenon and to use a biological clock.

**Key-words** : eel, *Anguilla anguilla* L., civelle, glass-eel, migration, estuary, behavior, ecology, ecophysiology.

## 1. INTRODUCTION

L'anguille européenne *Anguilla anguilla* (L., 1758) est une espèce migratrice amphihaline thalassotoque dont le stock continental est réparti sur l'ouest de l'Europe et le nord de l'Afrique. L'apparente diminution de ce stock, qui fait l'objet d'activités de pêche importantes, est actuellement préoccupante (ANONYME, 1984 ; MORIARTY, 1987 ; BRUSLÉ, 1990 ; ELIE *et al.*, 1994 ; CASTELNAUD *et al.*, 1994).

De nombreuses inconnues subsistent dans la biologie de cette espèce, pourtant beaucoup plus étudiée que les autres Anguillidae (MAC DOWALL, 1988). Parmi celles-ci, la compréhension des migrations demeure un défi d'actualité, en raison des distances parcourues, des mécanismes physiologiques mis en oeuvre pour les réaliser, de la difficulté à les appréhender dans leur ensemble et à les quantifier.

A partir de sa zone de reproduction située dans la mer des Sargasses (SCHMIDT, 1922), la larve leptocéphale d'anguille effectue, grâce au Gulf Stream et en se guidant avec ses capacités de détection de l'eau douce (TESCH, 1977), une migration transocéanique en partie active (MC CLEAVE *et al.*, 1987). Sur le talus continental européen, ces larves se métamorphosent en civelles (SCHMIDT, 1906, 1922) ; ce qui entraîne chez chacun des individus d'importantes modifications physiologiques (FONTAINE et RAFFY, 1932 ; FONTAINE et CALLAMAND, 1941, 1943 ; CALLAMAND, 1943 ; PETIT et VILTER, 1944 ; VILTER, 1944, 1946 ; FRANCIS-BOEUF, 1947), morphologiques (GRASSI et CALANDRUCCIO, 1897 ; SCHMIDT, 1906, 1909 ; ELIE, 1979) et éthologiques (DEAN, 1912 ; OVCHINNIKOV et CLEYZER, 1973).

A partir du talus continental, dans les zones soumises à l'influence de la marée, les civelles (grâce à un comportement particulier) utilisent la marée comme vecteur de migration (DEELDER, 1952, 1958, 1960 ; CREUTZBERG, 1958, 1959, 1961 ; OVCHINNIKOV et CLEYZER, 1973). L'hypothèse la plus probable est qu'elles profitent d'un transport pélagique principalement passif par les courants de marées lors du flot mais par contre nagent activement près du fond lors du jusant (MC CLEAVE et KLECKNER, 1982).

Il nous a semblé intéressant, alors que l'on envisage la réalisation de modèles de migrations (ROCHARD, 1992 ; ELIE *et al.*, 1994 ; LAMBERT, 1994), de faire le point sur les principales modalités migratoires de la civelle en estuaire. Pour cela, nous avons essayé, au-delà d'une apparente complexité des phénomènes et moyennant la prise en compte des bonnes échelles d'observation, de dégager la robustesse dans le temps et dans l'espace des connaissances acquises sur la dynamique de migration et l'écologie de cette espèce.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce travail est basé sur l'analyse de la littérature traitant de la migration de la civelle d'anguille dans différentes disciplines : halieutique, biologie, écophysiologie, ... Cette diversité, qui permet d'appréhender les différentes facettes du phénomène, a pour corollaire une grande variété de protocoles d'acquisition de données.

Afin de préciser la variabilité interannuelle de certains aspects de la migration, nous avons adjoint aux informations issues de la littérature des données originales issues de campagnes de pêches expérimentales faites mensuellement dans l'estuaire de la Gironde entre 1978 et 1993 dans le cadre du suivi de l'impact du Centre de Production Nucléaire du Blayais (CTGREF, 1977 ; CEMAGREF, 1982 ; SERTIER *et al.*, 1992 ; CASTELNAUD et ROCHARD, 1993, 1994).

L'échantillonnage a été réalisé sur 12 stations situées dans la zone mésohaline de l'estuaire de la Gironde. Les prélèvements, d'une durée de 5 mn, sont effectués à l'aide de filets poches, de jour, à contre-courant entre la moitié du flot et l'étale de pleine mer, à la fois en surface et au fond. Le bateau reste au même point géographique de façon dynamique. En surface, nous utilisons 2 cadres rectangulaires (4.0 m \* 1.0 m) portés de part et d'autre à l'avant du bateau et, au fond, un cadre rectangulaire (2.0 m \* 1.2 m) maintenu à 0.2 m du sédiment par des patins. Le maillage des deux filets est de 9 mm (côté de maille) dans la partie principale de l'engin et de 1.4 mm dans la partie terminale. Un débitmètre (General Oceanics) placé à l'ouverture des engins permet de calculer le volume d'eau filtré pendant la durée du trait et de ramener les captures à une unité de volume.

Les stades pigmentaires auxquels nous avons fait référence sont ceux définis par ELIE (1979), ELIE *et al.* (1982) et visualisés photographiquement par GRELLIER *et al.* (1991). Les mensurations longueurs et poids ont pu être effectuées de façons différentes selon les auteurs et ne sont pas *a priori* comparables d'un travail à l'autre. Les estimations d'âge ont été réalisées à partir de la lecture des incréments journaliers sur les otolithes par microscopie électronique à balayage (LECOMTE-FINIGER et YAHYAOUÏ, 1989 ; LECOMTE-FINIGER, 1991). Cette technique n'ayant pas encore été validée pour *A. anguilla*, il convient de rester prudent lors de l'interprétation des résultats. La migration est appréhendée à partir de chroniques de mesures d'abondance dans la tranche d'eau, densité (N/vol.), ou indices d'abondance (CPUE) le plus souvent mensuels, quelquefois journaliers.

Les travaux concernent le plus souvent une saison de migration, seules quelques zones (Loire, Vilaine, Adour, mais surtout Gironde) ont fait l'objet en France d'études sur plusieurs années.

Après une analyse des connaissances concernant les modalités générales de la migration en zone estuarienne et les caractéristiques des individus migrants, nous avons listé les facteurs supposés avoir une action sur la migration de la civelle. A partir des résultats acquis sur l'écologie de la civelle sur le terrain et grâce à des expérimentations en laboratoire de type facteur-effets, nous avons dégagé et caractérisé l'action des facteurs environnementaux efficaces ; les travaux menés sur le terrain nous permettant de hiérarchiser l'action des différents paramètres et de valider leur pertinence.

### 3. RÉSULTATS

#### 3.1. Modalités générales de la migration

On considère actuellement, en se basant sur les estimations de l'âge, qu'il faut entre 7 et 11 mois aux leptocéphales puis aux civelles pour arriver près des embouchures européennes (LECOMTE-FINIGER et YAHYAOUÏ, 1989 ; LECOMTE-FINIGER, 1991, 1994 ; DESAUNAY *et al.*, 1993 a). Ainsi les premières civelles arrivent en septembre près de nos côtes (ELIE et RIGAUD, 1984, 1985 ; DESAUNAY *et al.*, 1993). Bien qu'on puisse en rencontrer en estuaire quasiment toute l'année (LECOMTE-FINIGER, 1983 ; GUERAULT *et al.*, 1991), la migration principale a lieu en hiver (ELIE, 1979 ; LINDQUIST, 1979 ; CANTRELLE, 1981). On peut dégager pour chaque zone géographique une tendance migratoire générale selon une courbe en cloche (ELIE, 1979 ; ELIE *et al.*, 1994 ; CANTRELLE, 1981 ; BEN ABDALLAH, 1991 ; ROCHARD, 1992), avec un mode (M) qui a lieu à un moment légèrement variable selon les saisons (Tableau I). Les arrivées les plus précoces surviennent dans le Golfe de Gascogne alors que les plus tardives ont lieu en Méditerranée (SCHMIDT, 1924 ; YAHYAOUÏ, 1983) et dans le nord de l'Europe. La répartition des civelles sur le continent européen n'est pas liée à une seule voie d'arrivée du Gulf stream. En effet, DESAUNAY *et al.* (1993 b) ont mis en évidence l'existence de plusieurs voies d'arrivée le long de la façade atlantique la plus rapide, amenant les civelles près de l'estuaire de la Vilaine.

L'analyse des données issues de l'estuaire de la Gironde (Figure 1) permet de préciser la variabilité interannuelle du phénomène sur une même zone. Le maximum d'abondance se situe en moyenne en janvier ; sur les 8 années retenues, il a lieu 4 fois en janvier, 2 fois en décembre et 2 fois en février. A cette échelle de visualisation (1 mesure par mois), le phénomène apparaît unimodal. A des échelles plus fines, certains auteurs observent parfois deux (PAGET, 1923 ; GANDOLFI *et al.*, 1984), voire trois modes successifs (GASCUEL, 1987 ; ROCHARD, 1992) qui pourraient correspondre à autant de «vagues de pénétrations» estuariennes. ROCHARD (1992) a montré qu'une partie importante de ce qui apparaît comme une variabilité interannuelle dans la forme de la migration, disparaît si on effectue la comparaison après un calage des séries d'abondance sur le premier mode rencontré. Après cette transformation, le processus apparaît avec une plus faible variabilité (Figure 1) et montre une légère dissymétrie.

S'il suit une tendance bien établie, le déroulement de la migration est modulé par des facteurs cycliques et est perturbé par des variations ponctuelles et rapides de facteurs environnementaux que l'on a nommés épiphénomènes (ELIE, 1979, 1980), mais qui agissent sur le déroulement du phénomène bien au-delà des périodes où nous arrivons à visualiser leur action.

**Tableau I : Moments lors desquels on observe habituellement les maxima d'abondance en civelle, dans différents sites (complété d'après CANTRELLE, 1981).**

**Table I : Times when we usually observe the highest civelle abundance, in different locations (completed after CANTRELLE, 1981).**

Zones	Périodes de maximum d'abondance	Auteurs
Gibraltar	Octobre	Schmidt, 1922
Palma de Mallorca	Septembre-Avril	Gandolfi-Hornyold, 1934
Ligurie	Octobre-Mai	Gandolfi-Hornyold, 1934
Languedoc	Octobre-Février	Lecomte-Finiger, 1978
Arno	Février-Mai	Gandolfi et al., 1984
Lac de Tunis	Janvier-Juillet	Heldt et Heldt, 1929
Egypte	Octobre-Juillet	Ezzat et El Serafy, 1977
Adour	Janvier-Février	Desaunay et al., 1993 (b)
Gironde	Décembre-Février	(Résultats du présent travail)
Loire	Janvier-Mars	Elie, 1979
Vilaine	Janvier-Avril	Elie et Rigaud, 1984, 1985 Desaunay et al., 1993 (a et b)
Somme	Mars-Avril	Desaunay et al., 1993 (b)
Mer du nord	Avril-Mai	Bowman, 1913
Manche	Novembre-Décembre	Tesch, 1979
Danemark	Janvier-mars Avril-Mai	Lindquist, 1979 Boetius and Boetius, 1989

### 3.2. Actions des facteurs écologiques

Un facteur environnemental peut agir sur un poisson amphihalien en migration et le préparer physiologiquement de trois manières principales :

- en augmentant ou diminuant l'attrait d'une zone (on les nommera attracteurs-modulateurs) ;
- en favorisant plus ou moins ses déplacements vers cette zone (on les nommera moteurs conditionnels) ;
- en bloquant ou inhibant plus ou moins les déplacements (on les nommera bloqueurs-modulateurs).

Ceci entraîne l'existence de fenêtres environnementales favorables qui, en présence de civelles, permettent une migration plus ou moins importante. La variabilité interannuelle (position dans le temps et durée) de ces fenêtres peut expliquer les écarts observés dans la position des modes.

De nombreux paramètres environnementaux ont été indiqués comme pouvant agir sur la migration des civelles (Tableau II). Ces facteurs étant parfois intégrateurs d'autres facteurs, leur action doit être finement analysée pour apparaître dans toutes ses dimensions. C'est le cas, par exemple, du débit fluvial ou du vent. Pour certains paramètres, les auteurs semblent unanimes sur le rôle qu'ils jouent (cycle nyctéméral, rythme tidal, coefficient de marée, vent). Lorsqu'il y a divergence de vue, la plupart des travaux récents en écophysiologie permettent au moins de se faire une opinion «valable» sur le mode d'action du facteur (salinité, débit fluvial, odeur de l'eau douce, température). Pour d'autres, les travaux sont rares et/ou ne permettent pas de dégager une unanimité (cycle lunaire, pression atmosphérique, champ magnétique). Les divergences proviennent de la difficulté de mise en évidence de l'action de facteurs dans le cadre d'observations

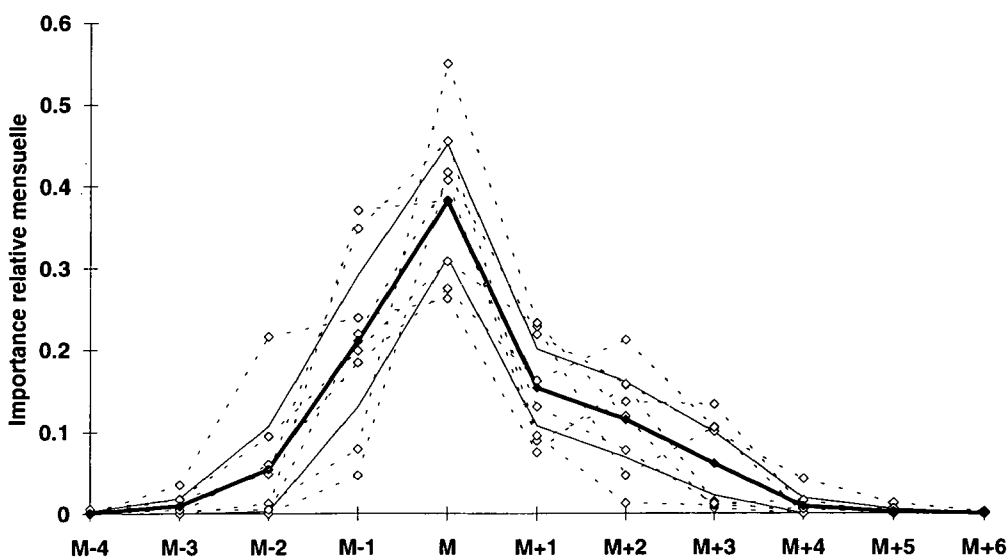
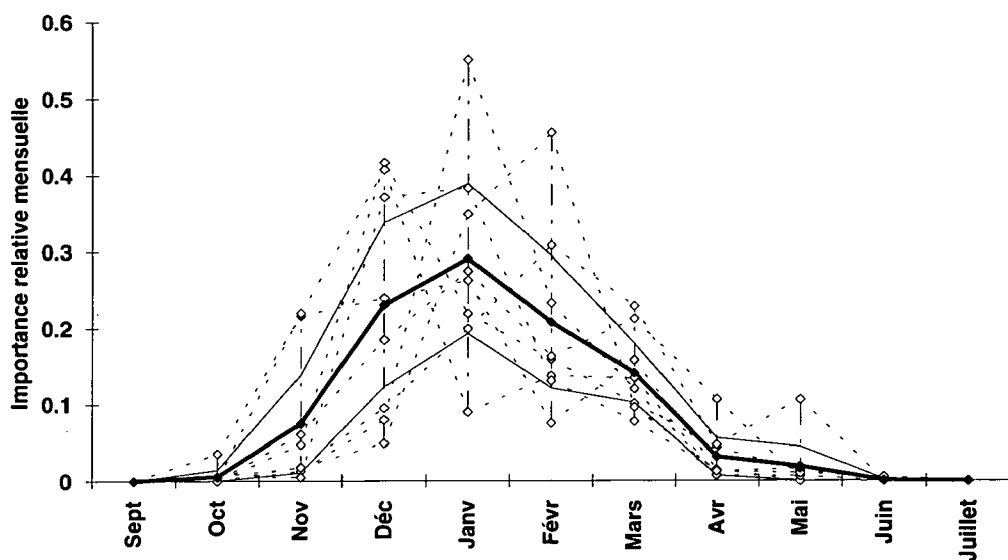


Figure 1 : Importance relative mensuelle (en %) de la civelle dans l'estuaire de la Gironde. Données issues de notre échantillonnage des saisons de migration : 83-84, 84-85, 85-86, 86-87, 89-90, 90-91 et 92-93. En trait gras : la moyenne mensuelle, en trait plein : les limites supérieures et inférieures de son intervalle de confiance à 5 % ( $m \pm 2 s/\sqrt{n}$ ). En haut, les séries sans recalage par rapport aux modes d'abondance. En bas, les séries recalées par rapport aux modes d'abondance.

Figure 1 : Monthly relative importance of the civelle in the Gironde estuary (in %). Data from our experimental sampling on the migrating seasons : 83-84, 84-85, 85-86, 86-87, 89-90, 90-91, 92-93. Monthly interyear average in bold line, the full line representing the up and down limits of the 5 % confident interval ( $m \pm 2 s/\sqrt{n}$ ). Above, the series without any modification. At the bottom, the series adjusted according to the modal abundance.

réalisées en milieu naturel (donc soumises à l'influence de l'ensemble des facteurs environnementaux). La plupart des modes d'actions ne peuvent, le plus souvent, être mis en évidence correctement que dans le cadre de travaux menés en laboratoire ; ceux-ci ne permettent cependant pas de rendre compte de l'importance relative des différents facteurs dans le déroulement de la migration.

En classant en fonction de leur(s) mode(s) d'action ceux qui semblent effectivement agir au niveau de la migration, on identifie 3 facteurs attracteurs-modulateurs, 4 moteurs-conditionnels et 2 bloqueurs-modulateurs.

**3.2.1. Débit fluvial.** Il semble entraîner des actions chimique et physique antagonistes. Depuis les travaux de FONTAINE et CALLAMAND (1941, 1943) nous savons que les civelles en période de remontée présentent une hyperactivité thyroïdienne. Ceci leur permet, par rhéotropisme, en s'ajoutant à l'halophobie consécutive de la métamorphose, une nage active en direction des eaux les moins salées (FONTAINE et CALLAMAND, 1941 ; VILTER, 1946 ; SYLVEST, 1931 in BERTIN, 1951 ; TOSI *et al.*, 1989). Ce comportement pourrait être amplifié par l'existence d'une " odeur " de l'eau douce (CREUTZBERG, 1961), qu'elle soit due à la présence d'anguille (MILES, 1968 in YAHYAOUÏ, 1983) ou de géosmine (TOSI et SOLA, 1993) dans les eaux continentales.

Le débit fluvial se traduit automatiquement par un flux d'eau douce en mer et par conséquent les variations de débit modulent l'attrait exercé par le bassin versant sur le stock marin de civelles. Cet attrait, qui pourrait influencer sur la répartition du stock marin de civelles vers les différents bassins versants, ne se fait sentir qu'avec un certain retard (BEN ABDALLAH, 1991), ce qui explique l'importance pour certains auteurs (ELIE, 1979 ; MORIARTY, 1987) des conditions météorologiques automnales sur la migration hivernale.

Un léger courant contraire facilite la migration des civelles vers l'amont, c'est ce qu'on nomme une réponse rhéotactique positive (DEELDER, 1958). En zone estuarienne, elles ont ce type de comportement mais ce n'est pas la base de leur migration (ce le sera en zone fluviale) ; par contre un fort débit, en diminuant les vitesses de courant lors du flot et en augmentant les vitesses lors du jusant, peut ralentir la progression des civelles à l'intérieur des estuaires, voire les bloquer si les vitesses persistent au-delà de la valeur seuil de progression des civelles  $0.30 - 0.50 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  (CLÉMENT, 1976), voire  $0.80 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  (ELIE, 1980).

**3.2.2. Vent.** Dans les zones estuariennes avec de faibles amplitudes de marées ou à l'entrée des lagunes méditerranéennes, le vent joue un rôle moteur prédominant dans la migration (LECOMTE-FINIGER, 1983 ; LECOMTE-FINIGER et RAZOULS, 1981). Dans ce cas-là, tout comme le débit fluvial, il détermine vis-à-vis de la migration de la civelle des actions motrices et attractives antagonistes. Lorsqu'il souffle vers l'aval, il induit un courant de sortie d'eau douce, attracteur vis-à-vis des civelles, qui se traduit jusqu'à un certain niveau par une nage rhéotrope donc une progression vers l'amont.

**3.2.3. Rythme tidal.** Qualitativement, le phénomène est bien connu : dans toute la zone sous influence de la marée dynamique, les civelles progressent en adoptant une stratégie de migration verticale en phase avec les marées (CREUTZBERG, 1958 ; MAC CLEAVE et WIPPELHAUSER, 1987 ; WIPPELHAUSER et MAC CLEAVE, 1987 ; MAC CLEAVE *et al.*, 1987). Elles nagent dans les couches d'eau superficielles durant le flot (DEELDER, 1960 ; SHELDON et MAC CLEAVE, 1985), au début du jusant elles continuent à se déplacer à contre-courant (BERTIN, 1951 ; DEELDER, 1958) tant qu'il demeure inférieur à la valeur seuil (CREUTZBERG, 1958 ; TESCH, 1971 ; CLÉMENT, 1976 ; ELIE, 1979 ; CANTRELLE, 1981). Au-delà de cette valeur, les conditions leur sont trop défavorables, elles redescendent sur le fond et s'enfouissent plus ou moins complètement dans le sédiment (ELIE, 1979 ; GASCUEL, 1985, 1986 ; MAC CLEAVE *et al.*, 1987).

Au niveau du cycle de marée, que l'on peut considérer comme l'unité de dynamique migratoire, le pic de densité en civelles dans la masse d'eau est observé le plus souvent avant la pleine mer. Selon les sites et le coefficient de marée, cela peut toutefois se produire au moment de la pleine mer (par fort coefficient) (ELIE, 1979, 1980 ; GASCUEL, 1987) voire durant le 1er tiers du jusant (par faible coefficient) (YAHYAOUÏ, 1983). Cette action motrice de la marée est modulée par les coefficients de marée. On constate unanimement une corrélation positive avec retard entre ceux-ci et les captures totales (MENZIES, 1936 ; ELIE, 1979 ; DAVOUST *et al.*, 1981 ; BEN ABDALLAH, 1991) ou les



CPUE (CANTRELLE, 1981 ; ROCHARD, 1992 ; ELIE *et al.*, 1994). Cette liaison d'une intensité variable selon les saisons et les zones a fait l'objet d'un début d'analyse et de quantification (BEN ABDALLAH, 1991 ; DAVOUST, 1981 ; ROCHARD, 1992).

**3.2.4. Température.** Elle semble jouer le rôle d'un bloqueur de migration, selon les auteurs et/ou les sites elle agirait à une valeur comprise entre 4.0 - 4.5 °C (DEELDER, 1952 ; BEN ABDALLAH, 1991) et 9 °C (MEYER et KUHL, 1952-53 ; TESCH 1977). Ces écarts permettent d'envisager que l'action soit plutôt due au différentiel de température entre la mer et les eaux douces. Pour GANDOLFI *et al.* (1984), la migration est maximale lorsque l'écart n'excède pas 3-4 °C. Ce mode d'action de type seuil peut influencer l'intensité globale de la migration, voire limiter dans certains cas la pénétration du stock en zone continentale (ELIE, 1979 ; CANTRELLE, 1981). Pour d'autres auteurs (DEELDER, 1973 ; HUTCHINSON, 1981 *in* LEGAULT, 1984), la température de l'eau douce jouerait également un rôle dans l'orientation des civelles en mer en facilitant le repérage des estuaires.

**3.2.5. Cycle nycthéral.** La migration a principalement lieu de nuit (MEYER et KUHL, 1952-53 ; DEELDER, 1960 ; GANDOLFI *et al.*, 1984 ; GASCUEL, 1986) durant la journée une plus forte proportion d'individus demeure près du fond. Ce phénomène s'amplifie au fur et à mesure du déroulement de la migration. En effet, les civelles les plus pigmentées semblent montrer un comportement plus lucifuge que les civelles des stades plus jeunes (GANDOLFI *et al.*, 1984). Sous certaines contraintes naturelles (turbidité) ou artificielles (obstacles), le phénomène de migration peut cependant se réaliser en plein jour, voire même à l'air libre.

### 3.3. Caractéristiques des individus

Bien qu'il semble qu'on soit en présence d'une seule cohorte (LECOMTE-FINIGER et YAHYAOUÏ, 1989 ; DESAUNAY *et al.*, 1993 b) on observe, à tout moment de la migration estuarienne, une hétérogénéité des caractéristiques pigmentaires, morphométriques et comportementales des individus (SCHMIDT, 1909 ; ELIE, 1979). Ceci montre l'existence concomitante d'au moins deux phénomènes (ELIE, 1979 ; ELIE et RIGAUD, 1984) :

- stagnation systématique en zone estuarienne des individus dont une partie va se sédentariser en zone sous influence marine et une autre va subir une préparation physiologique avant son passage en eau douce (DEELDER, 1960) ;
- stagnation supplémentaire, due à l'action des différents facteurs environnementaux sur le phénomène de migration (cf. ci-dessus).

**3.3.1. Stades pigmentaires.** La pénétration en zone estuarienne est réalisée principalement par des stades jeunes (stade V A et V B) issus de la reproduction de l'année (n), du mois de septembre (n) jusqu'à la fin du mois de mai (n+1) (ELIE, 1979 ; CANTRELLE, 1981 ; ELIE et RIGAUD, 1984 ; GASCUEL, 1987 ; DESAUNAY *et al.*, 1993 a).

La structure en stade pigmentaire de la population, telle qu'elle apparaît en Gironde sur plusieurs saisons de migration (Figure 2), montre globalement un très faible pourcentage d'individus au stade V A (< 5 %) avec pour ce stade un mode survenant au moment du maximum d'abondance, mais une distribution très plate et une quasi disparition à partir de mars. En Vilaine, on constate une distribution assez similaire (ELIE et RIGAUD, 1984). Par contre en Loire (ELIE, 1979), le pourcentage de VA, notablement plus élevé en début de saison (20-30 % en novembre-décembre), diminue progressivement. Cette plus forte présence de ce stade précoce en Loire qu'en Vilaine ou en Gironde s'explique vraisemblablement par la position relativement plus à l'aval du site d'échantillonnage. Le stade V B est le stade de migration le plus important en zone mésohaline, entre 80 et 90 % des individus au maximum. En Gironde, il diminue à partir de février pour arriver à 20-25 % en fin de saison. En Loire et en Vilaine, l'évolution est globalement similaire, la fréquence de ce stade diminue à partir du début de la migration mais représente encore près de 40 % des individus en fin de saison (ELIE, 1979 ; ELIE et RIGAUD, 1984 ; DESAUNAY *et al.*, 1993 a).

Sur un site donné, les stades ultérieurs apparaissent progressivement au fur et à mesure de l'avancée dans la saison, ils correspondent en partie au vieillissement sur place d'une fraction de la population et éventuellement à l'arrivée d'individus ayant vieilli dans



des zones situées plus à l'aval. Le stade VI A0 semble montrer deux vagues en Gironde, une première très précoce en novembre, décembre et une seconde de février à avril. Les stades VI A1 et VI A2 se situent aux alentours de 20-40 %, on les trouve en avril et mai. Le stade VI A3 ne se rencontre qu'en faible quantité ( $\approx$  5-20 %) et à partir d'un moment relativement variable d'une année sur l'autre (février-avril) pour un même estuaire (ELIE, 1979 ; ELIE et RIGAUD, 1984 ; DESAUNAY *et al.*, 1993 a).

**3.3.2. Evolution longueur-poids.** L'évolution de la longueur et du poids des civelles entre le début et la fin de la période de migration résulte de la conjonction de deux phénomènes.

A l'intérieur d'un stade pigmentaire donné, la longueur et le poids des civelles diminuent progressivement entre le début et la fin de la montaison (HELDT et HELDT, 1930 ; MENZIES, 1936 ; BOETIUS, 1976 ; LECOMTE-FINIGER, 1978 ; ELIE, 1979 ; CANTRELLE, 1981 ; YAHYAOU, 1983 ; GANDOLFI *et al.*, 1984 ; GASCUEL, 1987 ; DESAUNAY *et al.*, 1993 a).

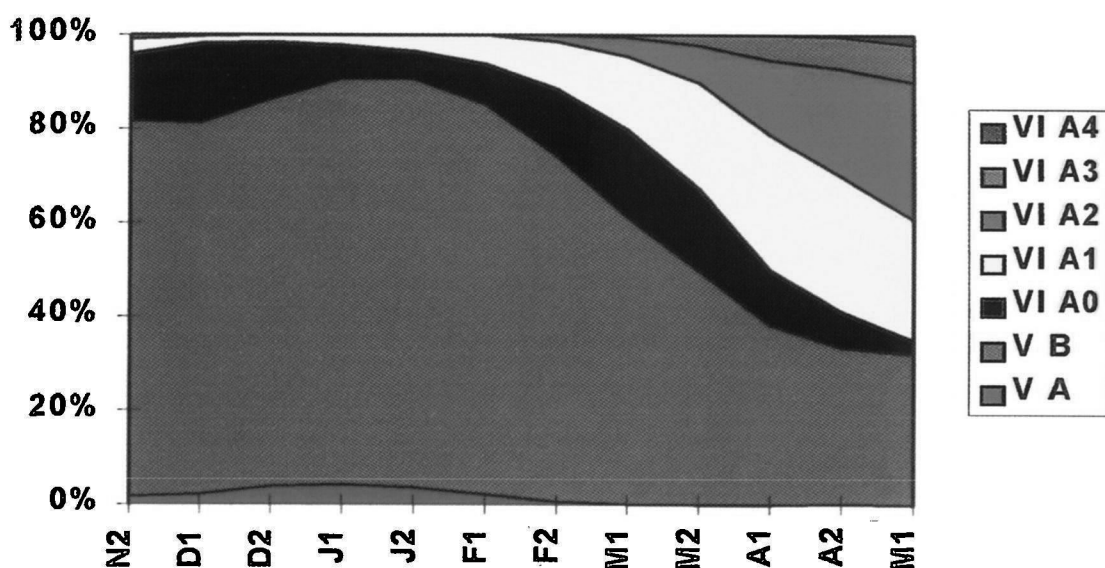


Figure 2 : Moyenne mobile pondérée sur 3 saisons, du pourcentage mensuel des différents stades. D'après les données de CANTRELLE (1981) : saisons 79-80 et 80-81, et DEBENAY et ELIE (1989) : saison 88-89.

Figure 2 : Weighted average on 3 seasons of the monthly percentage of different stages. After CANTRELLE data (1981) : seasons 79-80 and 80-81, and after ELIE et DEBENAY (1990) : season 88-89.

Au niveau individuel, on constate une évolution similaire au cours du temps (ELIE et DAGUZAN, 1976 ; CICCOTTI *et al.*, 1993). Ceci correspond dans ce cas à l'arrêt de l'alimentation lors du début de la métamorphose leptocéphale-civelle, elle ne reprendra qu'à partir du stade VI A3.

Ces deux phénomènes entraînent pour un instant donné une structure en taille relativement homogène, malgré une hétérogénéité de la structure en stades pigmentaires, mais avec une longueur ou un poids moyen notablement plus faible en fin de migration qu'en début. Ainsi en Gironde sur 14 saisons de migration (Figure 3) (79-80 à 80-81 et 82-83 à 93-94), on note une différence significative (test U de Mann et Whitney  $p < 0.05$ ) entre les poids moyens mensuels mesurés durant la première partie de la migration (de septembre à janvier et de M-4 à M-1) et durant la seconde partie (de février à juin et de M+1 à M+5). La longueur

en fin de migration est en moyenne de 31.5 % inférieure à celle mesurée en début de migration (min. 13 %, max. 48 %). Le recalage temporel des mesures par rapport au mode de migration (Figure 3 bas) ne permet cependant pas de dégager un phénomène plus net.

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Modalités générales du phénomène de migration

Compte tenu des faibles capacités de nage de la civelle, les variations observées dans la chronologie d'arrivée sur les différentes zones sont bien évidemment liées à leur situation respective vis-à-vis des voies de migration océaniques. Cependant, les différences de latitude et de largeur du plateau continental ne sont pas suffisantes pour expliquer les écarts. Il semble exister des voies d'arrivée plus rapides que d'autres (DESAUNAY *et al.*, 1993 a). Par contre, le franchissement du détroit de Gibraltar retarde effectivement les arrivées en Méditerranée. Nous avons vu qu'il est possible de rencontrer des civelles en zone estuarienne quasiment à tout moment de l'année, partant de là il est assez délicat de discourir sur les dates d'arrivée dans les différents estuaires. Il est tout aussi difficile de fixer un niveau d'abondance permettant de déterminer le début du processus, la morphologie des estuaires entraînant une plus ou moins forte concentration des individus. En fait, les seuls critères objectifs sont le moment du maximum annuel d'abondance et le moment auquel on observe les premiers individus d'un stade pigmentaire donné. A notre avis, toute analyse visant à comprendre les mécanismes de la migration en zone estuarienne nécessite de «synchroniser» les séries de données par rapport à une horloge écologique. Parmi les paramètres à notre disposition, nous avons utilisé le mode d'abondance pour recalibrer nos séries, ce choix permet *a priori* d'améliorer la compréhension du déroulement de la migration. Il serait également très intéressant de pouvoir recalibrer les séries par rapport à d'autres horloges écologiques (âge des animaux, ou temps écoulé depuis le début de la métamorphose) de façon à mieux pouvoir analyser les phénomènes de blocage ou de stabulation.

Dans la mesure où nous ne disposons pas d'éléments objectifs sur la forme du processus de transformation des leptocéphales en civelles, nous sommes contraints de supposer que ce phénomène se déroule selon une loi normale. On peut alors penser que les trois composantes de la tendance identifiée par ROCHARD (1992) correspondent en fait à un seul phénomène qui serait lié à la cinétique de la métamorphose, mais qui serait modulé lors du passage des civelles dans l'estuaire en fonction des paramètres environnementaux du moment (ELIE, 1979 ; ROCHARD, 1992). A un pas de temps mensuel, le déroulement de la migration (Figure 1 bas) montre une dissymétrie pouvant provenir de la forme de la courbe d'arrivée à l'embouchure (issue de la métamorphose ?) et/ou de l'accumulation d'individus en zone estuarienne, notamment en fin de période de migration.

### 4.2. Actions des facteurs écologiques

Il est bien entendu que les facteurs écologiques jouent simultanément et peuvent amplifier l'importance de la migration, la réduire, la retarder, voire l'annuler selon leur intensité et le sens des uns par rapport à celui des autres. Expérimentalement, la réponse des civelles aux paramètres abiotiques est le plus souvent assez facile à établir et bien nette. Par contre l'intégration de ces réactions individuelles de civelles, dont les propriétés se modifient selon une séquence chronologique déclenchée par le début de leur métamorphose est plus complexe. Pour certains facteurs (salinité, débit fluvial, température), il semble que l'action soit indépendante du moment au sein de la migration et de l'âge post-métamorphique des individus, pour d'autres (cycle nyctéméral) nous pouvons supposer que l'action varie en fonction du moment et du stade pigmentaire.

Ces interactions compliquent la visualisation du phénomène sur le terrain. De plus, les expérimentations ont le plus souvent été menées sur des lots d'individus, ni forcément homogènes en terme de temps écoulé depuis la métamorphose, ni forcément représentatifs de la structure rencontrée dans le milieu naturel à un moment donné. Pour obtenir une connaissance efficace de ces processus, il serait nécessaire de tenir compte dans l'élaboration des protocoles de l'ensemble des modifications biologiques au sein du flux de migrants tout au long de la migration.

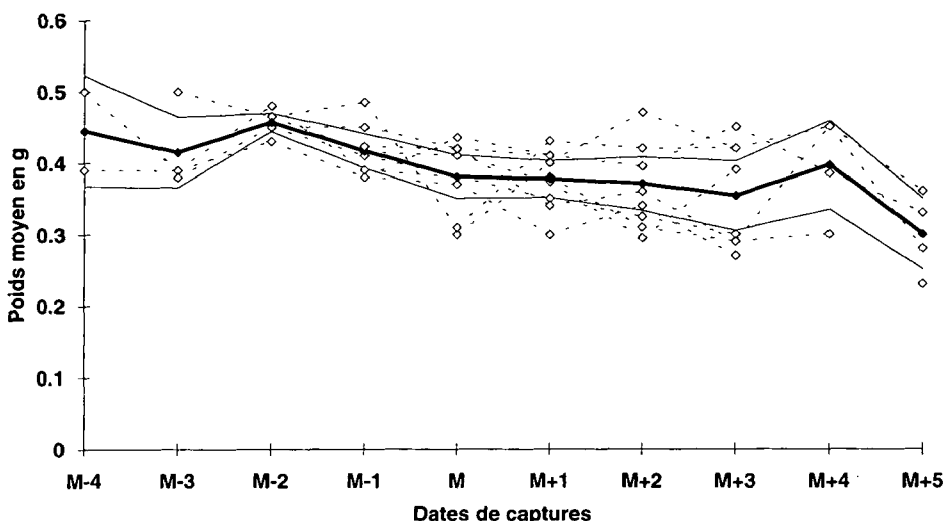
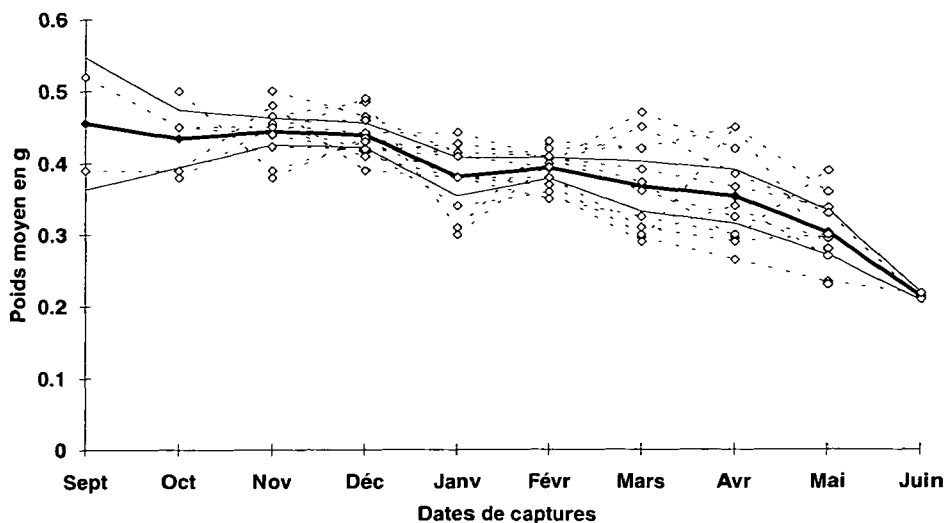


Figure 3 : Evolution mensuelle du poids moyen des civelles dans l'estuaire de la Gironde, d'après nos données d'échantillonnage. En trait gras : la moyenne interannuelle des mesures, en trait plein : les limites supérieures et inférieures de son intervalle de confiance à 5% ( $m \pm 2 s\sqrt{n}$ )  
 En haut, les séries sans recalage par rapport aux modes d'abondance pour les saisons : 79-80 à 80-81 et 82-83 à 93-94.  
 En bas, les séries recalées par rapport aux modes d'abondances M pour les saisons : 82-83 à 87-88 et 89-90 à 92-93.

Figure 3 : Monthly civelle average weight evolution in the Gironde estuary. Data from our experimental sampling on the migrating seasons : 79-80 to 80-81 and 82-83 to 93-94. In bold line : the interyear average of the measures, the full line representing the up and down limits of the 5 % confidence interval ( $m \pm 2 s\sqrt{n}$ ).  
 Above, the series without any modification for the seasons : 79-80 to 80-81 and 82-83 to 93-94.  
 At the bottom, the series adjusted according to the modal abundance for the seasons : 82-83 to 87-88 and 89-90 to 92-93.

Si pour certains facteurs on observe une unanimité d'opinion, ce n'est pas pour autant que l'action du facteur supposé a été démontrée, ni que l'on sache précisément quels sont les phénomènes physiologiques mis en jeu. Ainsi, concernant le moteur principal du phénomène, on ne sait pas précisément comment s'effectue la discrimination flot-jusant par les civelles. Cela pourrait se faire par la perception des turbulences, la modification des champs électriques ou des horloges circa-tidales (MAC CLEAVE et KLECKNER, 1982). Il existe en effet des récepteurs sensibles au courant dans la peau et sur la ligne latérale de la civelle qui pourraient être à la base de ce comportement (OVCHINNIKOV et CLEYZER 1973 ; FONTAINE, 1976). On peut également concevoir que la civelle se maintient en permanence «orientée» vers l'amont, ceci en intégrant les différents facteurs liés à la qualité de l'eau, et qu'elle progresse alors de façon à simplement minimiser ses dépenses d'énergie.

Au vu de ces résultats, nous pouvons donc retenir comme base du comportement de la civelle en zone estuarienne la façon dont elle se comporte vis-à-vis du débit fluvial, de la marée, du vent et de la température (Figure 4). L'intégration de ces facteurs avec leurs spécificités d'action au sein d'un premier modèle de migration devrait permettre de pouvoir les hiérarchiser, par confrontation avec des séries chronologiques d'abondance et de paramètres du milieu.

### 4.3. Caractéristiques des individus

GUERALT (IFREMER, com. pers.) a montré la grande variation des caractéristiques biométriques et morphométriques selon les protocoles de mesures utilisés. L'hétérogénéité de ces protocoles contribue à compliquer l'interprétation des données. Une standardisation de la façon de prendre les mesures permettrait une bien meilleure valorisation des connaissances.

Le stade pigmentaire est une donnée essentielle pour appréhender le déroulement de la migration estuarienne de la civelle, il permet de visualiser le déroulement du phénomène dans toute sa complexité. De son côté, le suivi de l'évolution des stades pigmentaires du stock estuarien en migration montre que la sédentarisation concerne plutôt les individus migrant en fin de saison (ELIE et RIGAUD, 1984 ; GASCUEL, 1987).

En s'étalant dans le temps, la métamorphose peut induire une hétérogénéité au sein de la population avec des individus ayant un «âge depuis le début de la métamorphose» plus ou moins important. La structure en taille et en poids polymodale du flux de migration lors de son arrivée en zone estuarienne peut provenir de la grande étendue de la saison de reproduction (TESCH, 1977) ou de l'existence de plusieurs voies de migration transocéaniques plus ou moins favorables (DESAUNAY *et al.*, 1993). L'hypothèse la plus fréquemment avancée est que les animaux se métamorphosent au fur et à mesure de leur arrivée sur le talus continental mais y arrivent de plus en plus petits. Les civelles de début de saison proviendraient de leptocéphales de plus grande longueur ayant rencontré en mer de meilleures conditions de développement et parvenant plus rapidement en zone estuarienne. Si on ignore encore précisément le pourquoi de cette structure, on constate par contre qu'il s'agit d'une constante pour le phénomène quel que soit l'estuaire ou la saison de migration (Figure 3).

## CONCLUSION

Les très nombreux travaux réalisés, bien que souvent redondants, permettent de dégager les caractéristiques principales de la migration de la civelle d'anguille en zone estuarienne, en terme de déroulement du phénomène mais surtout de facteurs écologiques susceptibles de l'influencer. Des aspects importants de la dynamique de la migration n'ont pas du tout ou très superficiellement été abordés. Pour établir des modèles de migration reposant sur des variables ayant une signification biologique, il serait nécessaire de progresser sur ces questions, jusqu'ici sans réponse.

L'allure générale du phénomène apparaît souvent comme éminemment variable et peu prévisible, ceci semble fortement lié à une variabilité interannuelle apparente du phénomène dépendant de la façon dont on mesure le déroulement temporel du phénomène. Il semble essentiel de réfléchir à la notion d'horloge écologique permettant, en

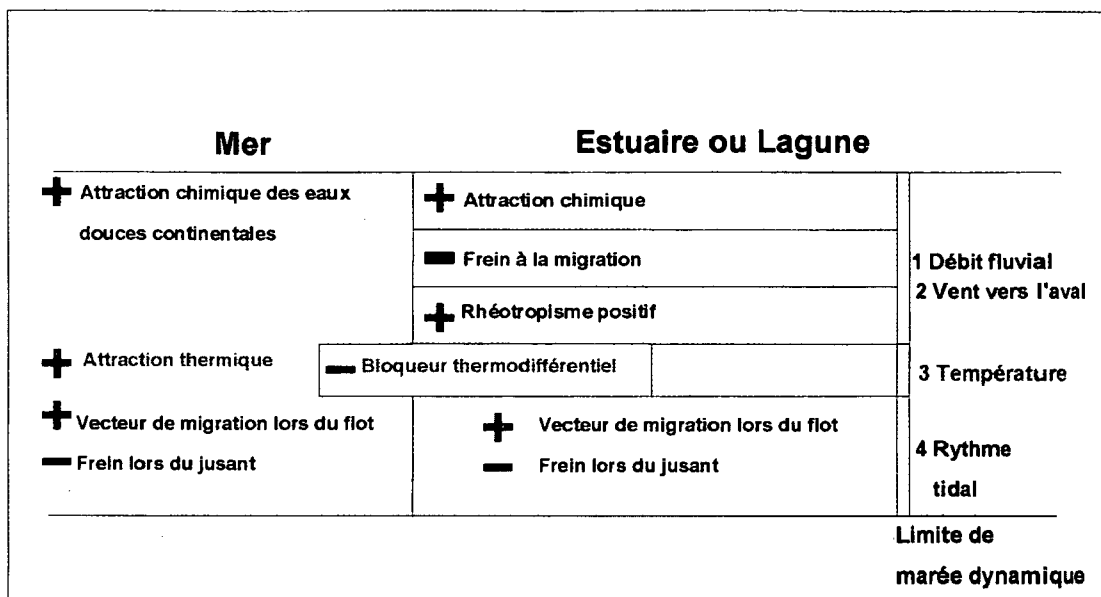


Figure 4 : Mode d'action supposé du débit fluvial, du vent, de la température et de la marée sur le déroulement de la migration d'une civelle.

Figure 4 : Assumed influence of the river discharge, the wind, the temperature and of the tide on the civelle migration progress.

utilisant un axe des temps plus adapté, d'être mieux à même de comprendre le déroulement de la migration. On constate que la forme générale de la migration suit une courbe en cloche modulée par les coefficients de marée. Les interrogations que nous avons sur la forme de ce phénomène et sa variabilité ont probablement leur réponse en mer, lors du début de la métamorphose ou lors du passage mer-estuaire. La poursuite des investigations concernant l'écologie de la civelle en zone marine devrait permettre de lever certaines de ces interrogations.

Les travaux menés sur la compréhension des phénomènes migratoires devront s'attacher à répondre à certaines questions existantes, notamment : quelle est la part du flux de migration qui demeure en zone estuarienne, et quels sont les facteurs qui participent à cette discrimination ? Il conviendrait de tester à l'échelle d'un grand estuaire et sur une saison de migration, l'hypothèse émise par FONTAINE (1976) selon laquelle les premiers individus qui arrivent en estuaire, de grande taille avec de forts taux d'activité thyroïdienne (thyroxine : hormone féminisante) et qui présentent de ce fait une forte réponse rhéotropique positive, sont destinés à coloniser plutôt les têtes de bassin versant et ceux qui arrivent les derniers et qui sont de plus petite taille avec de faibles taux d'activité thyroïdienne, sont destinés à se sédentariser dans la partie basse des bassins versants. Si cela se confirmait, cela constituerait une avancée majeure dans la compréhension de l'écologie et de la dynamique de cette espèce.

CANTRELLE (1981) et GASCUEL (1987) ont, par marquage et recapture, évalué le déplacement de civelles en zone estuarienne. Ces expérimentations mériteraient d'être reprises à une plus grande ampleur de façon à pouvoir établir la vitesse du flux de migration au cours de la saison et à dégager les éventuels facteurs (biotiques et abiotiques) qui influenceraient cette vitesse. Ce paramètre est actuellement un des facteurs les plus bloquants pour bien appréhender la quantification de la migration.

Il s'avère qu'on connaît assez bien les mécanismes de base influençant le déplacement des individus, mais par contre nous avons des difficultés à interpréter les réalisations de ces processus telles qu'on les visualise sur le terrain, ceci nécessite un travail de hiérarchisation de l'action de ces facteurs. A partir de cela, il semble cependant possible de progresser fortement dans la compréhension de la migration en utilisant des simulateurs et des chroniques de captures ou de CPUE, pour tester les hypothèses concernant le mode d'action des facteurs du milieu. Un modèle de migration réalisé grâce à une programmation tenant compte des caractéristiques des individus et de leurs modifications au cours du vieillissement devrait permettre de simuler de façon plus réaliste la complexité du phénomène en intégrant l'ensemble des réactions individuelles. Ultérieurement, il conviendra évidemment de coupler les modèles de migration réalisés pour la partie marine et pour la partie estuarienne, voire fluvio-estuarienne.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1984. Rapport de synthèse et programme quinquennal. Groupe national Anguille, 60 p.
- BEN ABDALLAH L., 1991. Influence de quelques facteurs abiotiques sur l'abondance de civelles d'*Anguilla anguilla* dans l'estuaire de la Loire (France.) EIFAC Working party on eel, Dublin, 20-25 May 1991, 12 p.
- BERTIN L., 1951. Les anguilles, variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme, juvénile, sexualité, migrations, métamorphoses. Payot Ed. Paris, 188 p.
- BOETIUS J., 1976. Elvers, *Anguilla anguilla* and *Anguilla rostrata*, from two Danish localities. Size, body weight, developmental stage and number of vertebrae related to time of ascent. Meddr. Danm. Fisk., Og Havunders., 7, 199-200.
- BOETIUS I., BOETIUS J., 1989. Ascending elvers, *Anguilla anguilla*, from five localities. analyses of pigmentation stages, condition, chemical composition and energy reserves. *Dana*, Vol. 7, 1-12
- BOWMAN A., 1913. The distribution of the larvae of the eel in Scottish waters. *Scient. Invest. Fishery Bd Scott.*, 2, 1-11.
- BRUSLÉ J., 1990. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), une espèce jugée commune jusqu'à la dernière décennie, mérite-t-elle d'acquérir aujourd'hui le statut d'espèce menacée ? *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 114 (3), 61-73
- CALLAMAND O., 1943. L'anguille européenne. Les bases physiologiques de sa migration. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 21 (6), 361-440.
- CANTRELLE I., 1981. Etude de la migration et de la pêche des civelles *Anguilla anguilla* L. 1758 dans l'estuaire de la Gironde, Thèse de doctorat de 3ème cycle. CEMAGREF de Bordeaux, Div. A.L.A./ Université de Paris VI, 237 p.
- CASTELNAUD G., ROCHARD E., 1993. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde. Suivi statistique 1991, étude de la faune circulante 1992. CEMAGREF de Bordeaux/EDF, 156 p.
- CASTELNAUD G., ROCHARD E., 1994. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde. Suivi statistique 1992, étude de la faune circulante 1993. CEMAGREF de Bordeaux/EDF, 155 p.
- CASTELNAUD G., GUEREAULT D., DESAUNAY Y. et ELIE P., 1994. Production et abondance de la civelle en France au début des années 90. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 335.
- CEMAGREF, 1982. Etude de surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde. 1979-1980. CEMAGREF Div. ALA/EDF, 91 p.
- CICCOTTI E., MACCHI E., ROSSI A., CATALDI E., et CATAUDELLA S., 1993. Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimation to freshwater and seawater : morphological changes of the digestive tract. *J. Appl. Ichthyol.* 9, 74-81.

- CLEMENT O., 1976. Comportement des civelles dans l'estuaire de la Gironde. résistance des civelles à un courant de vitesse variable. Journées de la thermo-écologie, E.D.F. /C.O.B. Brest, 267-278.
- CREUTZBERG F., 1958. Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). *Nature*, London, 181, 857-858.
- CREUTZBERG F., 1959. Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulg.* Turt.). *Nature*, London, 184, 1961-1962.
- CREUTZBERG F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulg.* Turt.) in a tidal area. *Neth. J. of Sea. Res.*, 1 (3), 257-338.
- CTGREF, 1977. Premières observations sur les ressources halieutiques de l'estuaire de la Gironde. rapport annuel n°1. CTGREF de Bordeaux, Div. ALA/EDF. 85 p.
- DAVOUST O., 1981. Essai d'une méthode d'analyse sur les captures de civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires de la Loire et de la Vilaine. D.A.A. ENSA Rennes, 117 p.
- DAVOUST O., ELIE P., FONTENELLE G., 1981. Mise au point d'une méthode d'analyse des captures de civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans les estuaires de la Loire et de la Vilaine. CIEM, CM 1981 / M : 34, 9 p.
- DEAN B., 1912. Changes in the behavior of the eel during transformation. *Ann. N.Y. Acad. sci.*, 22, 321-326.
- DEBENAY B., ELIE P., 1989. Essai de mise en évidence de mortalités anormales de civelles d'*Anguilla anguilla* L., dans l'estuaire de la Gironde (saison de migration 1988-1989). Cemagref de Bordeaux, Div. ALA/EDF. 36 p.
- DEELDER C. L., 1952. On the migration of the elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.) at sea. *J. Cons. Int. expl. Mer*, 18, 187-218.
- DEELDER C. L., 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.) migrating from the sea into fresh water. *J. Cons. Int. expl. Mer*, 24 (1) 135-146.
- DEELDER C. L., 1960. The Atlantic eel problem. *Nature*, London. 185, 589-590.
- DEELDER C.L., 1973. Exposé synoptique des données biologiques sur l'anguille *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758). Synopsis FAO sur les pêches n° 80, Firi/S80.
- DESAUNAY Y., GUERALT D., LECOMTE-FINIGER R., 1993 (a). Variation of the oceanic larval migration of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels from a two years study in the vilaine estuary (France). 8th session of the EIFAC Working party on eel, 7 p.
- DESAUNAY Y., LECOMTE-FINIGER R., GUERALT D., 1993 (b). Mean age and migration patterns of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels from three French estuaries (Somme, Vilaine and Adour rivers). 8th session of the EIFAC Working party on eel, 7 p.
- ELIE P., 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L., dans l'estuaire de la Loire : Pêche, écophysiologie et élevage. Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Université de Rennes I, 383 p.
- ELIE P., 1980. A propos des études concernant l'impact des centrales sur les civelles dans l'estuaire de la Loire : proposition d'un cadre de recherches préalables à un aménagement d'estuaires. Rapport 18/78, CREBS Rennes/ Min. Environnement, 16 p.
- ELIE P., DAGUZAN J., 1976. Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* L. (poisson téléostéen anguilliforme) élevées expérimentalement à diverses températures au laboratoire. *Ann. Nut. Alim.*, 30, 95-114.
- ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I., CHARLON N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. (Poisson téléostéen anguilliforme). *Vie Milieu*, 32 (3), 149-157.

- ELIE P., RIGAUD C., 1984. Etude de la population d'anguille de l'estuaire et du bassin versant de la Vilaine (Pêche-biologie-écologie) examen particulier de l'impact du barrage d'Arzal sur la migration anadrome. Université de Rennes I/CEMAGREF de Bordeaux. Tome 1, 2 - 3. 174 p ; 162 p.
- ELIE P., RIGAUD C., 1985. Les connaissances françaises sur l'espèce *Anguilla anguilla* L. 1758. Rapport par thème, Groupe National de réflexion sur l'anguille. Rapport interministériel (Agriculture, Mer, Environnement) 216 p.
- ELIE P., ROCHARD E., BABIN D., 1994. Acquisition de données par pêche en vue de la gestion de populations de poissons - contraintes et méthodes en fonction des objectifs : exemple de l'anguille. 29-42. In. F. COTTON, S. ASSELIN, G. SCHOONER, L. BERNATCHEZ et P. BÉRUBÉ (Ed.). Colloque Franco-Québécois sur l'intégration des technologies modernes à la gestion des poissons dulcicoles et amphihalins. Québec, juin 1992. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Service de la Faune Aquatique, 210 p.
- EZZAT A., EL SERAFY S., 1977. The migration of elvers of *Anguilla anguilla* L., in the mer canal, Alexandria Egypt. *J. Fish. Biol.*, 11 (3), 249-256.
- FONTAINE M., 1976. Les mécanismes physiologiques des migrations des poissons. *Oceanis*, 2 (8), 343-363.
- FONTAINE M., RAFFY A., 1932. Recherches physiologiques et biologiques sur les civelles. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 603, 1-18.
- FONTAINE M., CALLAMAND O., 1941. Sur l'hydrotropisme des civelles. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 811, 1-6.
- FONTAINE M., CALLAMAND O., 1943. Les aspects physiologiques d'une " vie cyclique de l'anguille d'Europe " *Anguilla anguilla* L., *Bull. Mus. Hist. Nat.* (2e série), 15, 373-378.
- FRANCIS-BOEUF C., 1947. Les facteurs physico-chimiques des eaux d'estuaires et l'interprétation des tropismes au cours des migrations de l'anguille. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 915, 1-7.
- GANDOLFI-HORNYOLD A., 1934. Différence de taille et de poids entre la civelle de la Méditerranée et celle de l'Atlantique en Janvier et Février 1934. *Verh. int. Verein. teor. angew. Limnol.*, 7, 645-652.
- GANDOLFI G., PESARO M., TONGIORGI P., 1984. Environmental factors affecting the ascent of elvers, *Anguilla anguilla* (L.), into the Arno river. *Oebalia*, Vol X, 17-35.
- GASCUEL D., 1985. Captures, CPUE, abondance et dynamiques de migration des civelles dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise : 1961-1983. Communication Working Group on Eel CECPI/FAO, Bristol, 12 p.
- GASCUEL D., 1986. Flow carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgolander Meeresunters*, 40, 321-326.
- GASCUEL D., 1987. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise, biologie, écologie, exploitation. ENSA Rennes. 4 (1), 353 p.
- GRASSI B., CALANDRUCCIO S., 1897. Riproduzione e metamorfosi delle anguille. *Gior. ital. Pesca e Acq.*, 7, 139-208.
- GRELLIER P., HUET J., DESAUNAY Y., 1991. Pigmentation stages of *Anguilla anguilla* (L.) glass eels from the estuaries of Loire and Vilaine. IFREMER RIDRV-91.14-RH/Nantes.
- GUERULT D., DESAUNAY Y., MARCHAND J., GAY C., ELIE P., 1984. Variation de l'abondance de la civelle (secteurs Loire et Vilaine) 1976-1984. Rapport préliminaire. IFREMER/Université de Nantes, 84/3226/, 6 p.
- GUERULT D., LECOMTE-FINIGER R., DESAUNAY Y., BIAGIANTI S., BEILLOIS P., GRELLIER P., 1991. The glass eels arrivals in the Vilaine estuary (Northern Bay of Biscay) through the year 1990 : demographic features and early life history. EIFAC Working Party on Eel, Dublin, Ireland, 28 p.



- HELDT H., HELDT H., 1929. Les civelles du lac de Tunis. Considérations sur les époques de présence, la taille et le poids. *Bull. Stn. Océanogr. Salammbô.*, 14, 1-40.
- HELDT H., HELDT H., 1930. Sur les modalités de l'empoissonnement en anguilles du lac de Tunis. *Notes, Stn. Océanogr. Salammbô.*, 13, 5-12.
- JELLYMAN D.J., RYAN C.M., 1983. Seasonal migration of elvers (*Anguilla spp.*) into lake Ponui, New Zealand, 1974-1978. *New Zealand Journal of marine and Freshwater research*, 17, 1-15.
- LAMBERT P., 1994. Synthèse des concepts de modélisation du phénomène de migration des civelles d'*Anguilla anguilla* (L., 1758) en estuaire. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 335.
- LECOMTE-FINIGER R., 1978. Contribution à l'étude biologique et écologique des civelles entrant dans un étang méditerranéen. Thèse de Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle, Univ. P. et M. Curie, Paris, 66 p.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille, *Anguilla anguilla* L. 1758 des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion : Narbonnais et Roussillon. Thèse Doct. Etat, Université de Perpignan, 203 p.
- LECOMTE-FINIGER R., 1991. Situation actuelle des méthodes d'évaluation de l'âge de l'anguille, *Anguilla anguilla*. in Coll. ORSTOM INRA, Tissus durs et âge individuel des vertébrés, Bondy, France. 103-108.
- LECOMTE-FINIGER R., 1994. The early life of the European eel. *Nature*, 370, p. 424.
- LECOMTE-FINIGER R., RAZOULS C., 1981. Influence des facteurs hydrologiques et météorologiques sur la migration anadrome des civelles dans le golfe du Lion. *Cahiers Labo. Hydrob. Montereaux n° 12*, 13-16.
- LECOMTE-FINIGER R., YAHYAOU A., 1989. La microstructure de l'otolithe au service de la connaissance du développement larvaire de l'anguille européenne. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 308, 1-7.
- LEGAULT A., 1984. Etude préliminaire de la migration anadrome de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans les zones de l'aval du bassin fluvial de la Sèvre Niortaise. DEA ecologie Université de Rennes. 30 p.
- LINDQUIST A., 1979. Observations of glass eels in the Skagerrak and Kattegat. *Rapp. P.V. Cons. Int. Expl. Mer.*, 174, 45-50.
- LOWE R.H., 1951. Factors influencing the run of elvers in the river Bann, Northern Ireland. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 17, 299-315.
- MAC CLEAVE J.D., KLECKNER R.C., 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eel of the American eel (*Anguilla rostrata*). *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 40, 262-271.
- MAC CLEAVE J.D., WIPPELHAUSER G.S., 1987. Behavioral aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. *American Fisheries Society Symposium* 1, 138-150.
- MAC CLEAVE J.D., BEDAUX J.J.M., DOUCET P.G., JAGER J.C., JONG J.T.L., VAN DER STEEN W.J., VOORZANGER B., 1987. Statistical methods for analysis of plankton and nekton distribution, with application to selective tidal stream transport of juvenile American eels (*Anguilla rostrata*). *J. Cons. Int. Explor. mer.*, 44, 90-103.
- MAC DOWALL R.M., 1988. Diadromy in fishes, migrations between freshwater and marine environments. Croom Helm Publ., London, 308 p.
- MENZIES W.J.M., 1936. The run of elvers in the river Bann, northern Ireland. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 11, 249-259.
- MEYER P.F., KUHLE H., 1952-1953. Welche milieu-faktoren spielen beim glassaalaufstieg eine rolle ? *Arch. Fish Wiss.*, 4, 87-94.
- MORIARTY C., 1987. Factors influencing recruitment of the Atlantic species of anguillid eels. *American Fisheries Society Symposium* 1, 483-491.

- OVCHINNIKOV U.V., CLEYZER S.I., 1973. Features of orientation of the European eel (*Anguilla anguilla* L.) at some stages of migration. *Journal of Ichthyology*, 13, 1, 455-463.
- PAGET G.W., 1923. The ascent of elvers in Egyptian waters. *Nature*, London, 111, 290.
- PETIT G., VILTER V., 1944. Stabulation des civelles à l'embouchure d'un fleuve du golfe de Marseille. *C.R. Soc. Biol.*, 138, 660-662
- ROCHARD E., 1992. Mise au point d'une méthode de suivi de l'abondance des amphihalins dans le système fluvio-estuarien de la Gironde, application à l'étude écobioécologique de l'esturgeon *Acipenser sturio*. Thèse de doctorat, Université de Rennes I/CEMAGREF, 315 p.
- SCHMIDT J., 1906. Contribution to the life history of the eel (*Anguilla vulgaris*, Flem.) *Rapp. P.V., Réun. Cons. perm. Int. Explor. Mer*, 5, 137-264.
- SCHMIDT J., 1909. Remarks on the metamorphosis and the distribution of the larvae of the eel. (*Anguilla vulgaris* Turt.). *Meddr. Kommn. Havunders, Ser. Fisk.*, 3, 1-17.
- SCHMIDT J., 1922. The breeding place of the eel. *Phil. Trans. R. Soc.*, 211, 179-208.
- SCHMIDT J., 1924. L'immigration des larves d'anguilles par le détroit de Gibraltar. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 179, 729-732.
- SERTIER M., CASTELNAUD G., ROCHARD E., ELIE P., 1992. Etude de suivi halieutique de l'estuaire de la Gironde 1991. CEMAGREF de Bordeaux, Div. AP/EDF. 162 p.
- SHELDON M.R., MAC CLEAVE J.D., 1985. Abundance of glass eels of the American eel *Anguilla rostrata*, in mid-channel and near shore during estuarine migration. *Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 112, 425-430.
- TESCH F.W., 1971. Aufenthalt der glasaale (*Anguilla anguilla*) an der südlichen nordseeküste vor dem eindringen in das süßwasser. *Vie et Milieu, sup.* 22, 381-395.
- TESCH F.W., 1977. The eel. Biology and management of anguillids eels. Chapman and Hall Ed., London, 434 p.
- TOSI L., SOLA C., SPAMPANATO A., TONGIORGI P., 1989. The behaviour of glass eels of *Anguilla anguilla* (L.) towards salinity : discrimination and preferences. *Riv. Ital. Acquacola*, 24, 219-223.
- TOSI L., SOLA C., 1993. Role of geosmin, a typical inland water odour, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L.) migration. *Ethology*, 95, 177-185.
- VILTER V., 1944. Rhéotropisme de civelle et activité thyroïdienne. *C.R. séanc. Soc. Biol.* 138, 668-669.
- VILTER V., 1946. L'évolution pigmentaire des larves d'anguilles dans ses relations avec la tolérance vis-à-vis de l'eau de mer. *C.R. Soc. Biol.*, 140, 275-277.
- WIPPELHAUSER G.S., MAC CLEAVE J.D. 1987. Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) utilizing selective tidal stream transport. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 44, 80-89.
- YAHYAOUI A., 1983. Etude comparée (recrutement, croissance et polymorphisme enzymatique) des populations atlantiques et méditerranéennes (Maroc-France) de civelles d'*Anguilla anguilla* L., 1758. Thèse de Doctorat de 3e cycle, Université de Perpignan, 177 p.