Master 2 : Ethologie, parcours Ethologie – Ecologie

Années universitaires : 2021 - 2022

Comparaison des sous-populations d'anguille européenne dans quatre milieux contrastés de Camargue par otolithométrie

Rapport de stage présenté par

Hugo Vey-Payre – 03/01/2022 : 30/06/2022

Responsables de stage

Claire Tétrel

Elsa Amilhat

Delphine Nicolas

Elisabeth Faliex

OFFICE FRANÇAIS DE LA BIODIVERSITE
12 cours Lumière 94300, Vincennes

Tuteur de stage

Florence Nicolè

TOUR DU VALAT
Le Sambuc, 13200, Arles

CENTRE DE FORMATION ET DE RECHERCHE SUR LES ENVIRONNEMENTS MEDITERRANEEN
52 Avenue Paul Alduy, 66860, Perpignan



REMERCIEMENTS

Je tiens tout particulièrement à remercier Elsa Amilhat, Ingénieure de recherche et Elisabeth Faliex, Maître de conférences au Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens. Je tiens à les remercier pour leur accueil chaleureux au sein du laboratoire, pour la formation à l'otolithométrie et pour leur précieux conseils pour le bon déroulé de mon stage et la réalisation de ce rapport.

Merci à Delphine Nicolas, Chargée de Recherche à la Tour du Valat pour m'avoir accordé sa confiance et accueilli à la Tour du Valat pendant les trois premières semaines de mon stage. Je tiens à remercier Claire Tétrel, Conservatrice du domaine des Grandes Cabanes Sud à l'Office français de la biodiversité, d'avoir pris le temps de me présenter le fonctionnement hydrologique du domaine.

Je remercie également Fabien Morat, Ingénieur de Recherche au Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement, pour le temps qu'il m'a accordé pour m'aider dans l'analyse de forme des otolithes et la réalisation du modèle de croissance à partir des longueurs rétrocalculées.

Merci à Amélie Hoste pour m'avoir appris à extraire les otolithes, pour m'avoir fait confiance pour ce travail en lien avec son projet de thèse et pour avoir su répondre à mes questions. Merci également à Klervi et Fany pour m'avoir aidé dans l'extraction des otolithes et merci à elles et à Fabien, Louise, Clémence, Chloé, Pierre et Dilara pour m'avoir si bien accueilli dans la résidence de la Tour du Valat au début de mon stage.

Enfin, je remercie les personnes de l'équipe anguille du CEFREM présents durant mon stage, Raphaël, Gaël, Marie, Sammy, Noémie et Iona pour leurs conseils et l'ambiance de travail agréable au sein du laboratoire.

Avant-propos

Le travail effectué durant ce stage s'inscrit dans un plus large projet de recherche **COLAGANG** (Etude de la **CO**nnectivité écologique intra-**LAG**unaire : suivis des déplacements des **ANG**uilles européennes produites par deux bassins versants de l'étang du Vaccarès) encadré par Delphine Nicolas, Chargée de Recherche en Biologie de la Conservation des Espèces de Poissons à la Tour du Valat et Claire Tétrel, Conservatrice du domaine des Grandes Cabanes Sud à l'OFB (Office Français de la Biodiversité). Il fait également parti du projet de thèse d'Amélie Hoste « Croissance de l'anguille européenne en milieu lagunaire méditerranéen : comparaison inter-habitats de la démographie, des dynamiques migratoires et de la condition des futurs géniteurs » co-encadré par Delphine Nicolas.

Le projet COLAGANG (2021-2025) répond aux actions de conservation préconisées par le Plan de Gestion National pour l'anguille européenne (PGA) et par le plan de gestion des poissons migrateurs Rhône Méditerranée (PLAGEPOMI) 2022-2027. L'objectif est d'améliorer les connaissances sur les voies de migration des anguilles européennes dans deux zones de l'hydrosystème lagunaire du Vaccarès : le bassin du Fumemorte et les marais des Grandes Cabanes du Vaccarès Sud (Grandes Cabanes) pour favoriser à long terme une faune riche et diversifiée, et à court terme le rétablissement de la continuité piscicole entre les marais des Grandes Cabanes et l'étang du Vaccarès (Manceau, 2020).

Le projet de thèse (2021-2024) s'organise en trois axes pour améliorer les connaissances sur la production d'anguilles argentées par type d'habitat à l'intérieur d'un milieu lagunaire et les différences entre ces habitats. Le premier axe s'intéresse aux paramètres démographiques des anguilles entre différents habitats camarguais, le second se concentre sur les comportements migratoires et les dynamiques de dévalaison et le troisième axe étudie la condition des futurs reproducteurs selon le milieu de croissance.

Le travail de mon stage s'inscrit dans le premier axe, et vise particulièrement à étudier les différences de croissance des anguilles entre différents sites lagunaires sur l'hydrosystème du Vaccarès. La détermination de l'âge et du taux de croissance a été réalisé par otolithométrie en partenariat avec Elisabeth Faliex, Maître de conférences et Elsa Amilhat, Ingénieure de Recherches, au CEFREM (Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens) et Fabien Morat, Ingénieur de Recherches du laboratoire CRIOBE (Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement) de l'Université de Perpignan.

Les trois premières semaines de mon stage se sont déroulées à la Tour du Valat et ont été dédiées à l'extraction et au stockage des198 paires d'otolithes à partir de têtes congelées d'anguilles. La suite de mon stage s'est déroulé au laboratoire CEFREM de l'Université de Perpignan, où j'ai traité les otolithes (masse, forme, âge, croissance) et réalisé les analyses statistiques.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

MATERIELS ET METHODES 4

1. **Présentation du delta de Camargue** 4
2. **Description des sites d'échantillonnage** 5
3. **Echantillonnage des anguilles** 7
4. **Analyse de l'âge et de la croissance** 8
5. **Analyse de forme des otolithes** 11
6. **Analyses statistiques** 12

RESULTATS 13

1. **Comparaison inter-sites des caractéristiques biologiques (tailles, âges)** 13
2. **Comparaison inter-sites des courbes de croissance** 14
3. **Analyse de forme des otolithes** 15

DISCUSSION 16

1. **Dimorphisme sexuel** 16
2. **Différence de croissance entre les sites** 16
3. **Comparaison avec d'anciennes études sur la croissance de l'anguille** 18
4. **Variabilité individuelle** 19
5. **Devenir des anguilles dans les sites poldérisés** 20

Conclusion 20

BIBLIOGRAPHIE 21

ANNEXES 29

Résumé 40

INTRODUCTION

L'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, est l'une des 19 espèces du genre *Anguilla* comprenant entre autres l'anguille japonaise, A. *japonica*, et l'anguille américaine, *A. rostrata*. Cette espèce est migratrice amphihaline catadrome : elle effectue sa croissance en milieu continental d'eau douce et/ou saumâtre, et se reproduit dans l'océan Atlantique au niveau de la Mer des Sargasses (Feunteun, 2011 ; Kara & Quignard, 2018) (**Figure 1)**. L'aire de croissance de l'anguille européenne s'étend à travers la majorité des pays littoraux d'Europe et d'Afrique du Nord avec une limite nord à la Mer de Barents (72°N) et une limite sud au Maroc (30°N) ; elle couvre également tout le bassin méditerranéen (**Annexe 1**) (Dekker et al, 2000 ; ICES, 2021). La population est dite panmictique, c'est-à-dire qu'il n'y a une seule population avec des individus provenant d'une seule et même zone de reproduction (Als et al, 2011).

Après éclosion dans la mer des Sargasses, les larves de l'anguille européenne entament leur migration en direction des côtes européennes (Schmidt, 1923). Elles sont appelées leptocéphales et ont un corps en forme de feuille de saule, transparent et comprimé latéralement, mesurant jusqu'à 70 mm (Yamamoto & Yamauchi, 1974 ; Lecomte-Finiger et al, 2004) (**Annexe 2.A**). Durant leur migration, les larves s'alimentent de matière organique particulaire (Desaunay & Guerault, 1997). La durée de cette migration pour rejoindre les côtes méditerranéennes fait débat et l'on retrouve des durées entre 10 mois et 3 ans selon la méthode d'estimation utilisée (Lecomte-Finiger, 1991 ; Bonhommeau et al, 2010). Aux abords du plateau continental, les leptocéphales se métamorphosent en civelles et acquièrent une forme anguilliforme (Elie et al, 1982) (**Annexe 2.B**). Les civelles colonisent les eaux continentales en se sédentarisant dans les estuaires[1], les lagunes[2] ou plus en amont dans les cours d'eau. La remontée des cours d'eau peut être motivée par la disponibilité en nourriture dépendante de la densité des anguilles (Capoccioni et al, 2014), et le comportement migratoire peut varier selon la saison de migration (Geoffroy & Bardonnet, 2012). Le corps des civelles s'accroit et se pigmente rapidement, passant du stade anguillette au stade jaune (**Annexe 2.C**). A ce stade, l'anguille accumule un maximum de réserves lipidiques en se nourrissant d'un large spectre alimentaire se composant de crustacées, mollusques, poissons, etc. (Boucherau et al, 2006). Cette espèce longévive a besoin de plusieurs années de croissance, de 2 à plus de 20 ans selon le sexe et les milieux, pour emmagasiner l'énergie nécessaire à sa migration retour de plus de 5 000 km en direction de sa zone de reproduction (Palstra, 2006 ; Palstra & Van den Thillart, 2010). Au terme de sa croissance, elle mesure entre 30 et 120 cm, le plus grand individu recensé étant de 148,7 cm (Tutman et al, 2007). L'argenture, métamorphose de l'anguille jaune en anguille argentée, est un processus complexe s'accompagnant de nombreuses transformations physiologiques et morphologiques qui préparent l'anguille à sa deuxième migration transatlantique dans les profondeurs marines (entre 200 et 1000m de profondeur). Parmi les modifications morphologiques, il est observé un contraste marqué entre la partie dorsale (foncée) et ventrale (claire), une accentuation de la ligne latérale avec le développement des neuromastes (organes sensoriels permettant de mieux s'orienter dans l'espace), le grossissement des yeux et

[1] Un estuaire est une zone de mélange des eaux douces d'un fleuve avec les eaux marines (OFB, 2022).
[2] Une lagune est une étendue d'eau à salinité variable, séparée de la mer par un cordon littoral (Pole Lagunes, 2018).

une régression de l'appareil digestif en relation avec l'arrêt de son alimentation (Saglio et al, 1988 ; Baan et al, 2020) (**Annexe 2.D**). A ce stade, il est possible de différencier les mâles des femelles en raison d'un dimorphisme sexuel marqué, les femelles étant significativement plus grandes que les mâles (Winn et al, 1975). On peut ainsi réaliser des mesures biométriques (Durif et al, 2005) ou observer les gonades par dissection (Rossi et al, 1980). Les anguilles argentées retournent en mer (la dévalaison), et migrent jusqu'à la mer des Sargasses pour se reproduire (Aarestrup et al, 2008 ; Als et al, 2011). Cette espèce sémelpare ne se reproduit qu'une seule fois dans sa vie. La durée de la migration, la localisation exacte du site de reproduction et les mécanismes permettant aux individus d'arriver en même temps au site de reproduction restent un mystère pour les scientifiques.

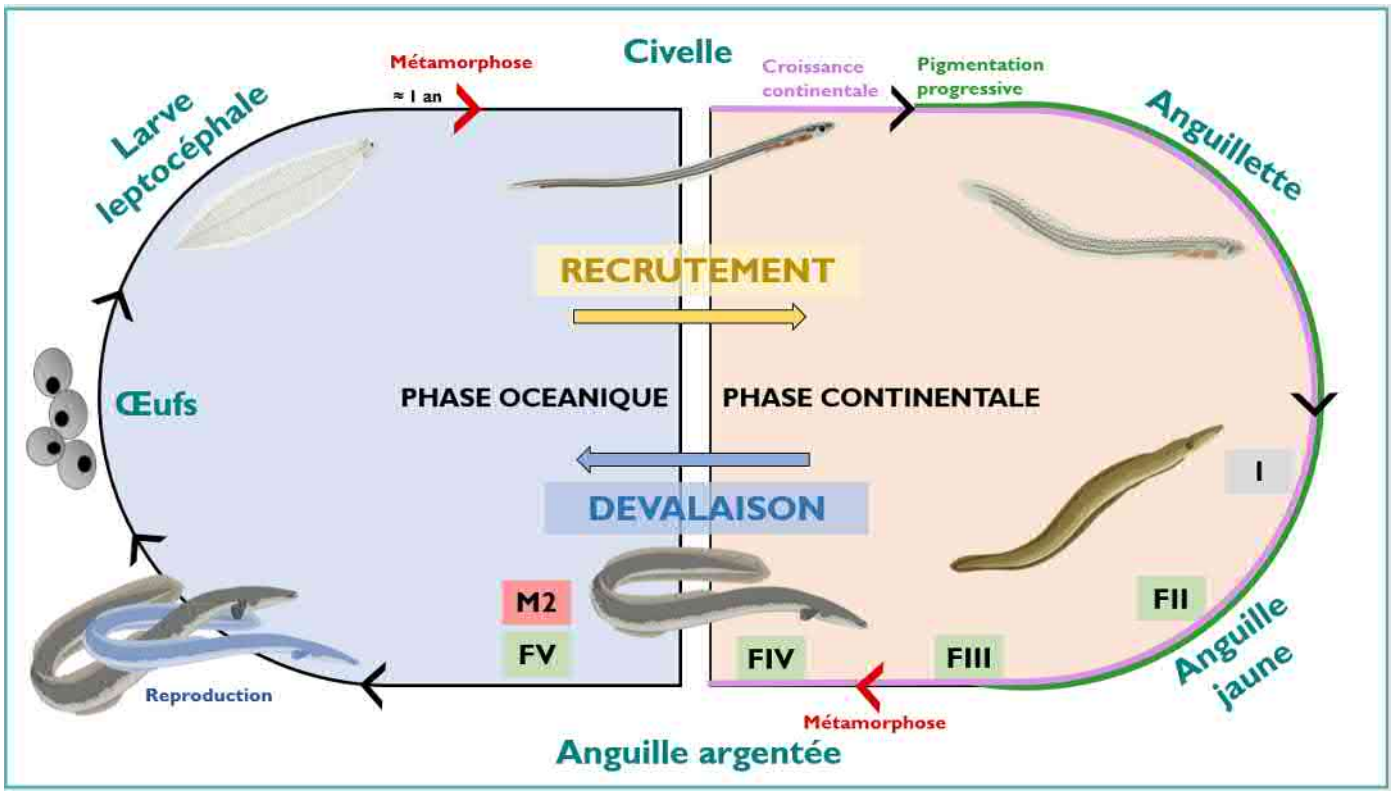


Figure 1 : Cycle de vie de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*. Les indices I, FII, FIII, FIV, FV, M2 permettent de décrire le stade de maturité de l'anguille, selon Durif et al (2005). F: Femelle ; M : Mâle ; I : Indifférencié.

On constate un déclin de la population d'anguilles européennes, avec une diminution drastique des effectifs depuis les années 1970 (**Annexe 4**) (Dekker & Wickström, 2007 ; Billota et al, 2011 ; Aalto et al, 2015 ; ICES, 2021). Les causes sont multiples, d'origines naturelle ou anthropique, pouvant nuire à leur survie, leur condition[3] ou leur migration (Righton et al, 2012 ; 2016). La prédation est une pression naturelle qui s'exerce à tous les stades du cycle de vie (Wahlberg et al, 2014 ; Kara & Quignard, 2018). Les anguilles peuvent aussi être infestées par le parasite nématode hématophage de la vessie natatoire, *Anguillicola crassus* (Schabuss et al, 2005) (**Annexe 3**). Les activités anthropiques ont également un fort impact notamment par la présence de barrages et de turbines hydroélectriques entrainant un blocage des voies de migration, une perte des habitats et de la mortalité directe (Castonguay et al, 1994 ; Dainys et al, 2017 ; Belpaire et al, 2009). La

[3] La condition d'un poisson correspond à l'état physiologique des poissons. Des coefficients de condition peuvent être calculés à partir de la taille et de la masse des individus (Fulton, 1904 ; Le Cren, 1951).

baisse de la qualité de l'eau exerce une influence sur l'état sanitaire des anguilles qui sont sensibles à la pollution chimique ; ces poissons gras bioaccumulant rapidement les polluants organiques persistants et les métaux lourds (Roche et al, 2002 ; Ribeiro et al, 2005). Par ailleurs, *A. anguilla* présente un fort intérêt économique, sa pêche génère beaucoup de revenus en Europe et sur tout le pourtour méditerranéen (Kara & Quignard, 2018), ce qui entraine une exploitation de presque tous ses stades de développement (Dekker, 2003). En France, la pêche de la civelle est soumise à quota sur la côte Atlantique et est interdite sur la façade méditerranéenne mais la pêche illégale peut avoir un impact sur la population.

Anguilla anguilla fait partie de la liste des espèces en danger critique d'extinction selon l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) depuis 2008. Face à son déclin, la Commission européenne a obligé les états membres à mettre en place des plans de gestion pour protéger et conserver l'espèce (règlement CE 1100/2007).

Cependant malgré ces plans de gestion, le stock est toujours au plus bas. Il reste encore de nombreuses lacunes à combler pour comprendre la dynamique de la population et ainsi identifier les mesures les plus adaptées et efficaces pour la conservation de l'espèce. Notamment, un besoin de connaissance a été identifié sur la phase de croissance continentale pour mieux comprendre les différences qui existent entre les divers habitats de son aire de répartition ainsi que les facteurs qui influencent ces processus. La phase de croissance est déterminante pour atteindre le stade argenté avec les meilleures prédispositions pour rejoindre la zone de reproduction et assurer le succès de reproduction (Rose et al, 2001). Cette croissance est très variable et elle peut aller de 30 mm/an à 200 mm/an selon les milieux (Poole & Reynolds, 1998 ; Durif et al, 2020 ; Panfili et al, 2022). Dans le nord de l'Europe les anguilles entament leur métamorphose d'argenture à des âges bien plus avancés (Vøllestad, 1992 ; e.g Irlande jusqu'à 57 ans, Poole & Reynolds, 1998) que dans le sud (e.g Comacchio, Italie, jusqu'à 15 ans, De Leo & Gatto, 1995 ; e.g. Camargue, France, jusqu'à 15 ans, Panfili et al, 2022). Dans les écosystèmes méditerranéens, il a été montré que les mâles s'argentent et dévalent plus tôt que les femelles, entre 2 et 15 ans pour les mâles et entre 3 et 20 ans pour les femelles (De Leo & Gatto, 1995 ; Kara & Quignard, 2018). De nombreux facteurs influencent la croissance des anguilles dans ces habitats méditerranéens. Les différences de croissance entre les milieux peuvent s'expliquer en premier lieu par la température. Généralement, le taux de croissance diminue quand les températures sont basses, notamment en hiver (Vaughan et al, 2021). Plusieurs études illustrent également l'effet de la salinité sur la croissance, les anguilles vivant dans des eaux saumâtres ont en moyenne une croissance plus rapide qu'en eaux douces (Acou et al, 2003 ; Bevacqua, 2006 ; Daverat et al, 2006). D'autres facteurs environnementaux tels que la pollution, la productivité et la disponibilité en nourriture, ou encore la distance à la mer (Lasne et al, 2008) ont été identifiés pour exercer une influence sur la croissance (Berg, 1990 ; Svedäng et al, 1996 ; Meunier, 1994). Il existe un effet densité-dépendant sur le taux de croissance (Boulenger et al, 2016), les anguilles étant en compétition pour la nourriture et pour l'espace (Cucherousset et al, 2011). La densité dépend de la capacité d'accueil du milieu, c'est-à-dire le maximum de biomasse que l'habitat peut contenir, et quand ce maximum est atteint l'habitat est dit saturé (Van Gils et al, 2004). De plus, la croissance pourrait également dépendre de

compétitions interspécifiques avec d'autres espèces de poissons, si moins de nourriture est disponible pour les anguilles (Boulenger et al, 2016).

Ce stage s'inscrit dans un projet plus large visant à améliorer les connaissances sur la population et les voies de migration des anguilles dans l'hydrosystème lagunaire du Vaccarès en Camargue, pour permettre une meilleure gestion et conservation de l'espèce. Le delta de Camargue regroupe plusieurs types de milieux productifs (lagunes, marais, canaux) plus ou moins salés, connus pour leur forte densité en anguilles (Panfili et al, 2012). Cet environnement regroupe différents habitats très variés car ils sont influencés par divers facteurs environnementaux et anthropiques comme les propriétés physico-chimiques de l'eau (salinité, pollution), la productivité du milieu ou encore la poldérisation. Dans ce contexte, un site poldérisé est un site où les eaux de drainage agricole ont été redirigées, empêchant toute connexion gravitaire avec le reste du système (Dervieux, 2005). Cette gestion particulière du milieu pose la problématique de l'accessibilité de l'habitat aux anguilles et de la probable entrave à leur dévalaison vers la mer. La diversité des milieux dans le delta de Camargue offre donc des conditions de vie très différentes aux anguilles, susceptibles d'influencer leur vitesse de croissance et leur âge à l'argenture. Plusieurs études ont été réalisées dans le passé sur des anguilles de Camargue mais ces études étaient focalisées sur un seul ou deux milieux en particulier (Panfili et al, 1994 ; Acou et al, 2003 ; Bevacqua et al, 2006 ; Melia et al, 2006 a ; b ; Panfili et al, 2012). Le projet dans lequel s'inscrit ce stage a permis pour la première fois d'échantillonner sur une même saison de dévalaison des anguilles de stade argenté dans 5 sites majeurs du delta de Camargue : le canal du Fumemorte, l'Etang du Vaccarès[4], le marais des Grandes Cabanes, le canal de la Sigoulette et le canal du Versadou.

L'objectif de ce stage est de comparer les effets de quatre de ces sites contrastés de Camargue (canal du Fumemorte, étang du Vaccarès, marais des Grandes Cabanes, canal de la Sigoulette) sur la biologie et notamment la croissance de l'anguille européenne, et déterminer si certains sites sont plus propices à sa croissance (et donc potentiellement plus propice à la production de futurs géniteurs). Pour cela, les paramètres analysés ont été la taille des sous-populations, l'âge à l'argenture et le taux de croissance des anguilles (par lecture des otolithes, structures fréquemment utilisés en sclérochronologie[5]), et la forme des otolithes.

MATERIELS ET METHODES

1. Présentation du delta de Camargue

Le delta de Camargue comporte une mosaïque d'habitats (**Figure 2**), parmi lesquels on trouve des salins[6], des lagunes d'eau saumâtre, des marais[7] et des canaux d'eau douce. Situé entre les deux bras du Rhône, le complexe lagunaire du Vaccarès est principalement connecté à la mer par le Pertuis de la Fourcade localisé sur la commune des Saintes-Maries-de-la-Mer. Il est un système endigué peu profond (entre 0,5 et 2 m),

[4] L'étang du Vaccarès est, biologiquement parlant, une lagune, mais est appelé "étang" dans la littérature, nous continuerons donc à le nommer ainsi.
[5] La sclérochronologie est l'étude des pièces calcifiées pour reconstruire l'histoire de vie (âge, croissance, changement de milieux…) des organismes vivants (Panfili, 2002)
[6] Les salins, ou marais salants, sont l'ensemble des bassins et canaux pour la production du sel (Larousse, 2022).
[7] Un marais est une zone humide accueillant des réductisols (= sols à gley, ayant une partie du sol baignant en permanence dans l'eau) envahit par la végétation (Cubizolle, 2020).

l'apport d'eau douce au sein du delta est principalement assuré par les nombreuses stations de pompage localisées le long des deux bras du Rhône. Ce pompage, majoritairement destiné à un usage agricole (riziculture et maraichage), est massivement exploité durant la période d'avril à octobre (Chauvelon, 1998). Les eaux de drainage se déversent gravitairement dans l'étang du Vaccarès mais pour éviter les risques d'inondation du système, ces eaux sont redirigées vers le Rhône *via* des stations de pompage. Une large partie du delta est dit "poldérisé", ces sites ne comprenant pas de connexions avec le reste du système (**Figure 2**).

Les échanges d'eau y sont contrôlés par un ouvrage composé de 13 martellières qui est géré de manière à réguler l'hypersalinisation et l'inondation du système. Pour assurer les échanges hydrobiologiques, 2 à 3 martellières sont ouvertes en permanence. Par ailleurs, les Etangs et Marais des Salins de Camargue (EMSC), anciennement dédiés à l'activité salicole, retrouvent peu à peu un fonctionnement naturel et offrent une nouvelle voie de migration vers la mer à l'anguille depuis les années 2010 et leur rachat par le Conservatoire du littoral. Soumis à un climat méditerranéen, l'hydrosystème du Vaccarès accueille une pluviométrie moyenne interannuelle de 590 mm (Cheiron & Bricault, 2020). En dehors des zones d'hypersalinité, tous ces habitats aquatiques sont propices pour la croissance des anguilles.

Pour coloniser le delta, les civelles peuvent emprunter différentes voies. Le recrutement des civelles s'effectue d'une part *via* les connexions à la mer, au Pertuis de la Fourcade et au travers des EMSC (Nicolas et al, 2021). Les civelles peuvent également remonter les deux bras du Rhône et arriver dans le système *via* les stations de pompage au Rhône (Poizat et al, 1999). Pour repartir en mer, les anguilles qui ont grandi dans les bassins connectés à l'étang du Vaccarès peuvent emprunter le pertuis de la Fourcade ou passer par les EMSC. Par contre, les anguilles qui ont grandi dans les bassins poldérisés (déconnectés de l'hydrosystème du Vaccarès), sont potentiellement bloquées (Poizat et al, 1999 ; Lambremon & Rivoallan, 2021) car elles devraient passer par les stations de pompage. Dans ces conditions, il est possible que certains individus argentés soient capables d'arrêter ou même d'inverser leur processus d'argenture et de poursuivre leur croissance au stade jaune en recommençant à s'alimenter (Svedäng & Wickstrom, 1997 ; Crivelli, 1998).

2. Description des sites d'échantillonnage

Le canal du Fumemorte, l'étang du Vaccarès, le marais des Grandes Cabanes, le canal de la Sigoulette et le canal du Versadou (**Figure 2**) ont été échantillonnés en automne 2021 (du 4 octobre au 10 décembre) par des membres de la Tour du Valat, de l'OFB, de MRM, du laboratoire Mivegec et de la Fédération de Pêche des Bouches du Rhône. Ces sites ont été choisis car ils possèdent des propriétés différentes en termes de fonctionnement hydraulique, de connectivité, de salinité et de contaminations (**Tableau 1**), amenant un intérêt dans la comparaison de l'âge des anguilles argentées qui s'y trouvent. Dans les quatre sites, la température de l'eau varie autour de 7°C en hiver et 22°C en été (Bevacqua et al, 2006 ; Cheiron & Bricault, 2020). En raison du faible effectif (10 anguilles jaunes) capturé dans le canal du Versadou, ce site n'a pas été étudié dans ce rapport.

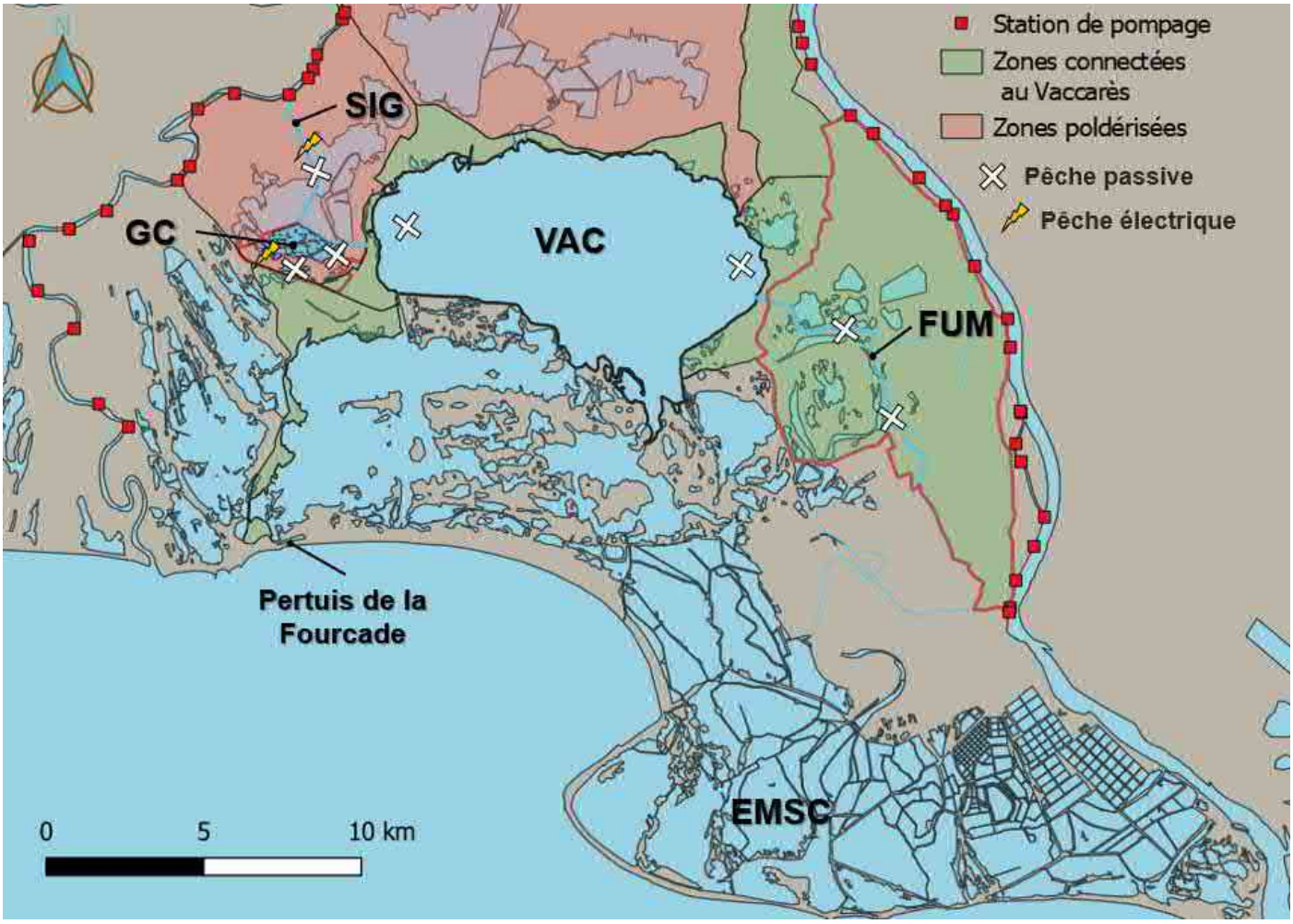


Figure 2. L'hydrosystème lagunaire du Vaccarès qui comprend les principales stations de pompage et les différents sites d'échantillonnages : Marais des Grandes Cabanes Sud (GC) ; Canal de la Sigoulette (SIG) ; Etang du Vaccarès (VAC) ; canal du Fumemorte (FUM). EMSC = Etangs et Marais des Salins de Camargue

L'Etang du Vaccarès (VAC) est la principale lagune du complexe hydrologique du Vaccarès, et constitue la partie non poldérisée du delta. Il est caractérisé par des eaux saumâtres avec une salinité variant de 10 à 30 $g.L^{-1}$ (Cheiron & Bricault, 2020 ; Boutron et al, 2021). Sa profondeur est en moyenne 1,5 m pour une superficie de 65 km^2 (Acou et al, 2003). Dans cette lagune, la pêche commerciale d'anguilles jaunes et argentées est autorisée. Certains polluants sont encore retrouvés alors qu'ils sont interdits d'utilisation car jugés trop dangereux pour l'environnement (utilisation frauduleuse ou rémanence dans l'environnement ?) (Roche et al, 2009).

Le canal du Fumemorte (FUM) constitue l'actuel principal apport d'eau douce de l'Etang du Vaccarès. L'eau provient principalement du pompage agricole du Grand Rhône et s'y déverse gravitairement. Ce site est caractérisé par des eaux douces mais sa salinité peut être influencée par des remontées d'eaux saumâtres du Vaccarès, notamment lors de forts vents de secteur nord/nord-ouest (mistral). En moyenne, la salinité y est inférieure à 1 $g.L^{-1}$ (Boutron et al, 2021). Les eaux du Fumemorte sont particulièrement polluées du fait des pratiques agricoles. On retrouve dans ces eaux la présence d'herbicides interdits et de métaux lourds toxiques dépassant les concentrations limites autorisées (Cheiron & Bricault, 2020) (**Annexe 5 & 6**).

Le site des Grandes Cabanes Sud (GC) est un bassin peu profond déconnecté de l'hydrosystème du Vaccarès depuis plusieurs décennies. Il accueille des marais peu salés et des canaux d'eaux douces. Lors des

sécheresses estivales, la salinité du bassin augmente significativement pouvant atteindre dans certaines zones jusqu'à 10 $g.L^{-1}$ (Suivi OFB, 2021). Ce bassin est alimenté en eau douce par une connexion au Petit Rhône qui est équipée d'une station de pompage mais qui fonctionne de manière gravitaire (sans besoin d'activer le pompage). Les eaux de drainage agricole sont envoyées gravitairement dans **le canal de la Sigoulette** (SIG), puis de nouveau au Petit Rhône grâce à un système de pompage. Le bassin des Grandes Cabanes et le bassin de la Sigoulette constituent ainsi deux sites poldérisés.

Tableau 1. Principales caractéristiques des sites étudiés. Données issues de Chauvelon et al (1996), Cheiron & Bricault (2020), Manceau et al (2020), Boutron et al (2021), et de communications personnelles.

Site	Salinité (g.L-1)	Profondeur (m)	Superficie (ha)	Qualité de l'eau	Activités	Connectivité à la mer
Vaccarès	10 à 30	1,5	6500	Moyenne	Pêche des jaunes et argentées	par le Pertuis de la Fourcade
Grandes Cabanes	1 à 10	0,5 à 1,5	450	Bonne	Chasse	poldérisé
Fumemorte	< 1	0,5 à 2,5	20	Mauvaise	Drainage des eaux agricoles	par l'Etang du Vaccarès
Sigoulette	< 1	1,2	6	Moyenne	Drainage des eaux agricoles	poldérisé

3. Echantillonnage des anguilles

La majorité des anguilles (188 sur 198) a été capturée à l'aide de filets de pêche nommés, verveux simple ou capétchade (composée de plusieurs verveux), de 8mm de maille (**Figure 3.A**), entre le 04 octobre et le 10 décembre 2021. Ces engins passifs, relevés le matin après 24h de pêche, ont été positionnés dans les quatre sites (**Figure 3.B**). De plus, trois journées de pêche électrique ont été organisées, dont une avec l'OFB au site des Grandes Cabanes (22/11/21), et deux (25–26/10/21) avec l'association Migrateurs Rhône Méditerranée (MRM) et la Fédération de Pêche des Bouches du Rhône au canal de la Sigoulette, (**Figure 3.C**). Ainsi, 198 anguilles au total ont été capturées sur l'ensemble des sites (**Tableau 2**).



Figure 3. Méthodes de pêche dans le canal de la Sigoulette : **(A)** schéma d'une capétchade ; **(B)** installation de filets verveux **(C)** pêche électrique réalisée par l'association MRM (Migrateurs Rhône Méditerranée) ©Klervi Verbrugghe

Tableau 2. Compte rendu des échantillonnages d'anguilles européennes, *A. anguilla* réalisés dans l'hydrosystème du Vaccarès en automne 2021.

		Nombre d'anguilles jaunes			Nombre d'anguilles argentées		
Site	**Nombre d'anguilles capturées**	**total**	**femelle**	**indifférencié**	**total**	**mâle**	**femelle**
Marais des Grandes Cabanes	60	33	20	13	27	9	18
Canal de la Sigoulette	35	18	15	3	17	1	16
Etang du Vaccarès	66				66	11	55
Canal du Fumemorte	37				37	10	27

Après avoir été anesthésiés (Benzocaïne, 60 mg/L), les individus capturés ont été mesurés. La longueur totale, la masse, les diamètres horizontaux et verticaux des yeux et la longueur de la nageoire pectorale ont été utilisés pour déterminer le stade de développement des anguilles en appliquant l'indice EELREP (Durif et al, 2005). Les anguilles ont ainsi été classées en jaunes indifférenciées (stade I), jaunes femelles (stades FII ou FIII), argentés mâles (MII) ou argentées femelles (non migrante – FIV ou migrante – FV) (**Figure 1**). La classification des individus étant basée sur un modèle, certains individus peuvent être mal catégorisés (une argentée désignée comme jaune par exemple) c'est pourquoi l'observation visuelle a aussi été prise en compte. Le protocole initial consistait à cibler uniquement les anguilles argentées (n = 60 par site) avec un sex-ratio équilibré. Les effectifs ne pouvant pas toujours être atteints, les anguilles jaunes de plus de 300 mm ont également été échantillonnées dans les sites poldérisés (GC et SIG). Selon les analyses, nous utiliserons seulement les anguilles argentées ou l'ensemble des anguilles jaunes et argentées.

Les anguilles échantillonnées ont été euthanasiées dans un second bain avec un surdosage d'anesthésiant (Benzocaïne, 250 mg/mL) afin d'être disséquées. Les dissections ont permis de vérifier le sexe des individus par observation de leur gonade (Rossi et al, 1980). Les têtes des anguilles ont été conservées au congélateur en prévision de l'extraction des otolithes. D'autres prélèvements ont été effectués en vue d'analyses écotoxicologiques, épidémiologiques et de recherche de cellules cancéreuses.

4. Analyse de l'âge et de la croissance

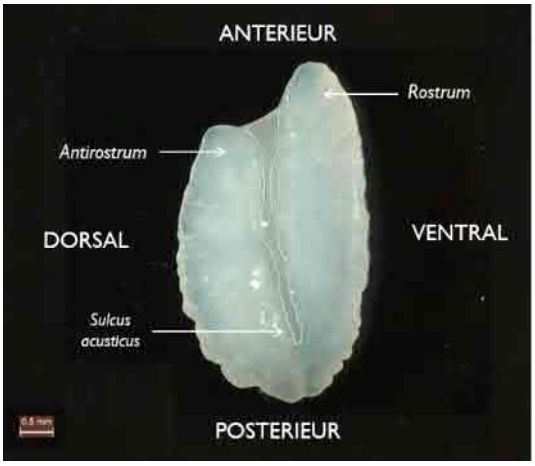


Figure 4. Illustration d'un otolithe de la paire de sagitta d'*A. anguilla*

L'âge des anguilles échantillonnées a été déterminé par otolithométrie. Les otolithes (**Figure 4**), sont des concrétions calcaires localisées dans l'oreille interne des poissons (**Annexe 7.A**) qui jouent un rôle important dans l'équilibration. Chaque individu possède trois paires d'otolithes : la *sagitta*, la *lapillus* et l'*asteriscus* (**Annexe 7.B**) et c'est. la plus grande paire, la sagitta, qui est habituellement utilisée pour la lecture de l'âge. L'otolithe se forme par des dépôts calcaires successifs (cristaux d'aragonite) au sein d'une matrice de protéine fibreuse, l'otoline (Degens, 1969). Ses dépôts sont différents selon les saisons. En été, la formation d'aragonite est accélérée en raison de la plus grande disponibilité en calcium dans le milieu, créant une zone translucide (qui apparait sombre en lumière réfléchie). Tandis qu'en hiver, une zone opaque se forme (qui apparait blanche en lumière réfléchie) (Panfili et al, 2002).

4.1 Extraction des otolithes

L'extraction des otolithes a été réalisée en laboratoire à la Tour du Valat. Les 198 paires d'otolithes ont été extraites à l'aide de pinces fines selon un protocole précis afin de ne pas casser, abîmer, ou contaminer l'otolithe (Panfili, 2002 ; Daverat et al, 2005) (**Annexe 8**). Les échantillons sont stockés à sec dans des tubes Eppendorf référencés. Pour chaque paire, l'un est sélectionné aléatoirement pour l'estimation d'âge tandis que

l'autre sera analysé chimiquement pour identifier les traits d'histoire de vie des individus (dans le cadre d'un futur stage de M2 prévu en 2023) (Benchetrit et al, 2015).

4.2 Lecture des otolithes

Le protocole choisi consiste à faciliter la lecture des stries de croissance de l'otolithe pour estimer l'âge de l'anguille (ICES 2009 ; 2011 ; 2020), cette méthode de lecture des otolithes étant fréquemment décrite et utilisée chez l'anguille européenne (Panfili & Ximénès, 1994 ; Melia et al, 2006a ; Simon et al, 2013 ; Panfili et al, 2014 ; Kanjuh et al, 2018 ; Amhilat et al, 2020 ; Durif et al, 2020). L'otolithe est immergé dans de l'huile à immersion et observé sous la loupe binoculaire en lumière réfléchie sur fond noir, permettant l'observation *in toto* des stries de croissance. Un âge de 0 année est attribué aux civelles car seul l'âge continental est pris en compte ici. Le comptage des stries (blanches ici), qui correspondent aux périodes hivernales, nous permet d'avoir une estimation de l'âge. Un double comptage, par deux expérimentateurs en aveugle, a été réalisé pour confirmer l'estimation (**Figure 5.B**). Les photos sont numérisées grâce à la caméra couplée à la loupe binoculaire (Leica, S9i) en utilisant le logiciel Leica Application Suite (LAS) v4.12 (Leica Microsystems, Switzerland).

Lorsque le comptage *in toto* est trop complexe ou que le nombre de stries est élevé (> 5 suivant les recommandation du WKAREA, ICES 2009), l'otolithe est poncé et coloré. L'otolithe est alors inclus dans une résine d'Aldérite dans le plan sagittal, en évitant au maximum la formation de bulles pouvant gêner la lecture. L'otolithe inclus dans la résine est ensuite fixé sur une lame de verre grâce à une colle thermosensible (Crystalbond). Le ponçage est fait à la main sur différents disques abrasifs dans un ordre croissant selon leur dureté (grain de 1000 à 4000). Après ponçage et polissage, les otolithes sont décalcifiés avec une goutte d'EDTA à 5% durant 3 minutes, rincés abondamment à l'eau puis colorés à l'aide d'une goutte de bleu de toluidine pendant 1 heure et 45 minutes (plusieurs essais ont permis de trouver le temps optimal pour obtenir le meilleur résultat). Après rinçage, la photographie est réalisée sous la loupe binoculaire en lumière réfléchie (**Figure 5.D**). L'âge est parfois compliqué à lire, particulièrement lorsque que les stries sont nombreuses et resserrées. L'estimation peut varier selon le lecteur et reste incertaine sans validation *via* marquage des individus (Panfili & Ximenes, 1994 ; Panfili, 2022), méthodes rarement réalisées dues à leur complexité. C'est pourquoi les résultats doivent être pris avec précaution (Svedäng et al, 1998 ; ICES, 2020).

4.3 Modèle de croissance

La distance entre les stries annuelles de croissance a été mesurée à l'aide du logiciel ImageJ (Scheider et al, 2012) à partir des photographies des otolithes immergés dans l'huile à immersion. Pour les otolithes difficiles à lire, les photographies *in toto* (**Figure 5.B**) et les photographies des otolithes poncés et colorés (**Figure 5.D**) ont été superposées afin de repérer les stries. Pour estimer la taille du poisson aux âges antérieurs, une méthode de rétrocalcul permettant de quantifier les incertitudes au niveau des estimations de taille obtenues (Vigliola & Meekan, 2009 ; Morat et al, 2020) a été utilisée.

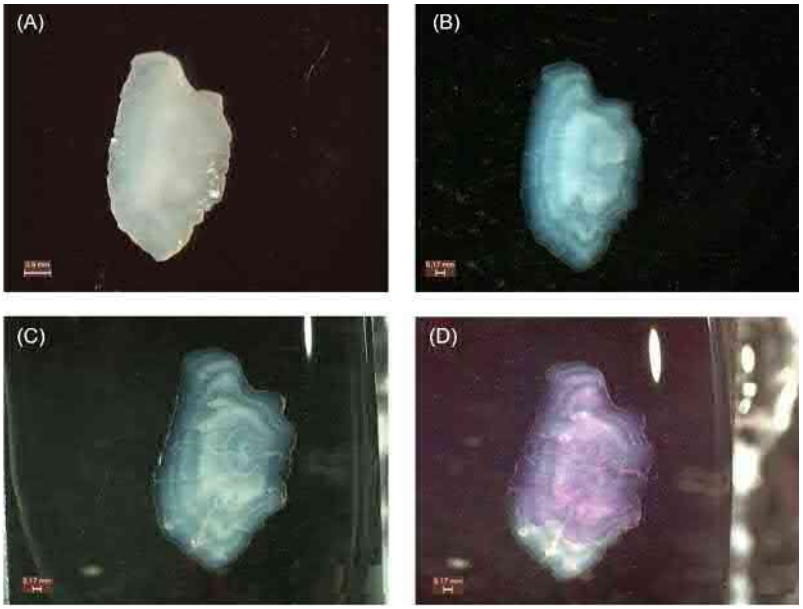


Figure 5. Photographies du même otolithe d'*A. anguilla* d'âge estimé de 5 ans et observé sous la loupe binoculaire en lumière réfléchie (x2) sous différents traitements : **(A)** à sec ; **(B)** dans de l'huile à immersion ; **(C)** poncé ; **(D)** poncé et traité à l'EDTA 5% et au bleu de toluidine.

En premier lieu, la relation entre la longueur à la capture (L_{cpt}) et le rayon de l'otolithe à la capture (R_{cpt}) a été établie sur tous les individus selon l'équation qui suit :

$$L_{cpt} = L_{0p} - bR_{0p}^{c} + bR_{cpt}^{c}$$

où L_{0p} et R_{0p} correspondent respectivement à la longueur des civelles et au rayon de l'otolithe au recrutement. La valeur de L_{0p} de 70 mm a été choisie par défaut (Melia et al, 2006a ; Daverat et al, 2012 ; Panfili et al, 2022). Les paramètres de régression b et c sont estimés à partir de modèles bayésiens. Le paramètre a, combinant les paramètres b et c, a été mesuré pour toutes les itérations.

$$a[i] = L_{0p} - b * R_{0p}[i]^{c}$$

On peut ensuite appliquer le modèle de rétrocalcul Modified Fry, proposé par Vigliola et al (2000), pour quantifier la longueur du poisson à tous les âges pour tous les individus, en utilisant le paramètre a à chaque itérations.

$$L_i = a + \exp\left(\ln(L_{0p} - a) + \frac{\left[\ln(L_{cpt} - a) - \ln(L_{0p} - a)\right]\left[\ln(R_i) - \ln(R_{0p})\right]}{\left[\ln(R_{cpt}) - \ln(R_{0p})\right]}\right)$$

où L_i et R_i correspondent respectivement à la longueur du poisson et au rayon de l'otolithe à l'âge i. L_i a été calculée pour tous les individus.

On applique enfin le modèle de croissance de Von Bertalanffy, qui est le modèle le plus fréquemment utilisé pour décrire la croissance de l'anguille (Panfili 2002 ; Melia et al, 2006a ; Morat et al, 2020 ; Panfili et al, 2022). Il est défini selon l'équation suivante :

$$L_T = L_{inf}(i - e^{-K(t-t_0)})$$

où L_T est la longueur du poisson estimée à l'âge i, L_{inf} est la longueur asymptotique estimée (longueur supposément atteinte si le poisson grandit indéfiniment), K est le coefficient de croissance et t_0 est l'âge quand la longueur estimée est de zéro. Un modèle hiérarchique bayésien permet de prendre en compte l'autocorrélation des données rétrocalculées de longueur en fonction de l'âge, en ajustant les courbes de

croissance individuelle et la courbe de croissance moyenne d'une population. Dû au faible effectif d'individus mâles échantillonnés, seul les modèles réalisés sur les femelles seront présentés ici.

Les analyses sont réalisées avec le logiciel R (v.4.0.5) et les packages tidyverse (Wickham et al, 2019), plyr (Wickham, 2011), rfishbase (Boettiger et al, 2012) et brms (Bürkner, 2017).

5. Analyse de forme des otolithes

De nombreuses études ont montré que la forme des otolithes est sensible aux variations environnementales que peut rencontrer le poisson dans son histoire de vie (Pertusa et al, 2004 ; Mérigot et al, 2007 ; Vignon & Morat, 2010 ; Capoccioni et al, 2011 ; Bano & Serajuddin, 2021) et peut donc mettre en évidence des différences entre les sites. Pour cela les deux otolithes (*sagittae*) de chaque individu ont été photographiés. Les photos ont été numérisées avec une caméra reliée à une loupe binoculaire grâce au logiciel LAS v4.12 (**Figure 6.A**). Chaque image a été surexposée sur fond noir, avec un éclairage optimisé pour éviter la formation de halo, facilitant l'extraction du contour des objets. Deux méthodes ont été utilisées pour obtenir les caractéristiques de la forme des otolithes, (1) l'analyse par les transformées elliptiques de Fourier (Mérigot et al, 2007 ; Morat et al, 2008 ; 2012) et (2) les indices de forme (Tuset et al, 2003 ; Morat et al, 2018). Les otolithes déformés par des zones vatéritiques[8] (**Annexe 9**), n'ont pas été intégrés dans l'analyse de forme.

Le calcul des coefficients de Fourier a été réalisé à l'aide du logiciel SHAPE v1.3 (Iwata & Ukai, 2002) et notamment ses deux modules ChainCoder.exe et CHC2NEF.exe permettant de décrire le contour de l'otolithe avec des composantes appelées harmoniques formées de 4 coefficients de Fourier (A, B, C et D) (**Figure 6. B & C**). Le calcul de la puissance de Fourier (P_f) est nécessaire pour connaître le nombre d'harmoniques nécessaire à la reconstruction du contour des otolithes :

$$P_f = \sum_{i=1}^{n} ({a_n}^2 + b_n^2 + c_n^2 + {d_n}^2)/2$$

où i est le nombre d'harmoniques et a, b, c et d sont les coefficients de Fourier. Ce calcul a été réalisé en utilisant les 30 premières harmoniques des otolithes et a révélé que 24 harmoniques suffisaient pour décrire à 99,99% le contour des otolithes. La première harmonique n'est pas analysée car elle ne décrit qu'une ellipse simple, 92 (4*23) coefficients de Fourier sont donc utilisés pour les analyses.

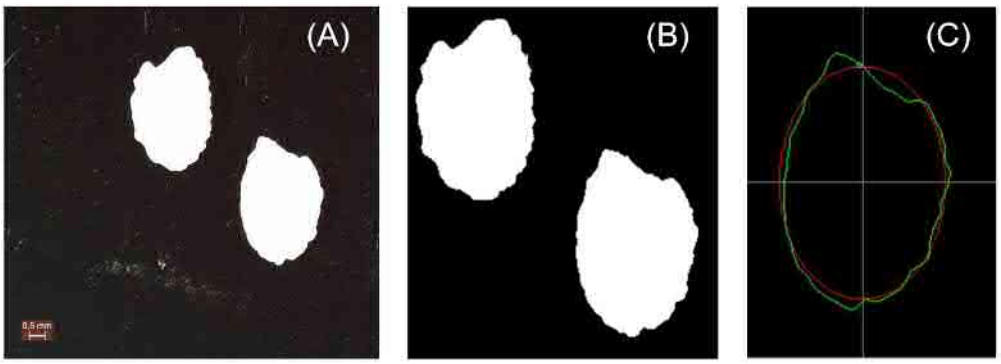


Figure 6. Images digitalisées d'otolithes d'*A anguilla* : **(A)** image surexposée observée sous la loupe binoculaire ; **(B)** image binarisée obtenue avec le module ChainCoder.exe ; **(C)** contour de l'otolithe droit obtenu avec le module CHC2NEF.exe.

[8] Zones vatéritiques : Formations anormales de cristaux de vatérite au lieu d'aragonite entrainant une croissance chaotique de l'otolithe (Gauldie, 1986).

Les indices de forme calculés sont le facteur de forme ($4.\pi.A/P^2$), la rondeur ($4.A/\pi.FL^2$) et la rectangularité (A/FL.FW). Ils ont été calculés à partir des différents paramètres de forme des otolithes : l'aire (A), le périmètre (P), la longueur de Feret (FL) et la largeur de Feret (FW) mesurés avec le logiciel ImageJ v1.53. Le facteur de forme décrit l'irrégularité de la surface, cet indice s'étend de 0 à 1, où 1 correspond à un cercle parfait. La rondeur décrit la ressemblance de plusieurs caractéristiques de l'objet à un cercle parfait, plus on se rapproche de 1. La rectangularité décrit les variations de longueur et de largeur de l'objet selon son aire, il s'étend de 0 à 1, où 1 correspond à un carré parfait.

6. Analyses statistiques

Pour toutes les analyses le seuil de signification des tests statistiques est fixé à 5%. Les différences de structure de populations ont été analysées avec le test de Kolmogorov Smirnov (Kolmogorov, 1933 ; Smirnov, 1939) et des régressions non linéaires ont permis de représenter la relation Taille – Masse des anguilles.

Préalablement à toute analyse, l'homoscédasticité et la normalité des données ont été testées respectivement par le test de Bartlett (Bartlett, 1937 ; Arsham & Lovric, 2011) et le test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965). La normalité de la distribution des paramètres K et L_{inf} a été testée avec le test de normalité d'Anderson-Darling (Anderson & Darling, 1952 ; Agostino & Stephens, 1986).

Lorsque les conditions étaient respectées, les comparaisons des moyennes des longueurs totales (L_T) et des âges entre sexes ont été réalisées par un test t de Student (Student, 1908) et dans le cas contraire, par un test de Wilcoxon-Mann-Whitney (Wilcoxon, 1945 ; Mann & Whitney, 1947).

Les comparaisons des moyennes des L_T , âges, K et Linf entres sites ont été réalisées par une ANOVA de type II (Girden, 1992) suivi d'un test de Tukey (Tukey, 1977), quand les conditions étaient respectées et dans le cas contraire par un test de Kruskall-Wallis (Kruskal & Wallis, 1952) suivi d'un test de Dunn (Dunn, 1964).

Une régression linéaire a montré que l'âge des anguilles et les indices de forme des otolithes étaient fortement corrélés, ce qui est cohérent avec les études démontrant que la forme de l'otolithe se complexifie avec l'âge du poisson (Capoccioni et al, 2011 ; Vignon, 2012). C'est pourquoi les analyses ont été effectuées sur les résidus de ce modèle pour retirer l'effet de l'âge. Une analyse en composante principale (ACP) (Person, 1901) a été réalisée sur les coefficients de Fourier et les résidus de la relation entre l'âge et les indices de forme calculés sur les anguilles femelles (jaunes et argentées) des différents sites. Une analyse de redondance (RDA) (Van den Wollenberg, 1977) et une comparaison multiple entre modalités d'un facteur (Hervé, 2016) ont été effectuées afin de mettre en évidence les différences significatives entre les sites. Pour comparer ces moyennes, un test ANOVA de type II suivi d'un test de Tukey ont été réalisés sur les résidus des indices facteur de forme et rectangularité, et un test de Kruskall-Wallis suivi d'un test de Dunn sur les résidus de l'indice rondeur.

Les analyses et mises en forme des résultats ont été effectuées avec les packages MASS (Venables & Ripley, 2002), ade4 (Dray & Dufour, 2007), RVAideMemoire (Hervé, 2021), vegan (Oksanen et al, 2020), rstatix (Kassambara, 2021), nortest (Gross & Ligges, 2015) du logiciel R (v. 4.0.5).

RESULTATS

1. Comparaison inter-sites des caractéristiques biologiques (tailles, âges)

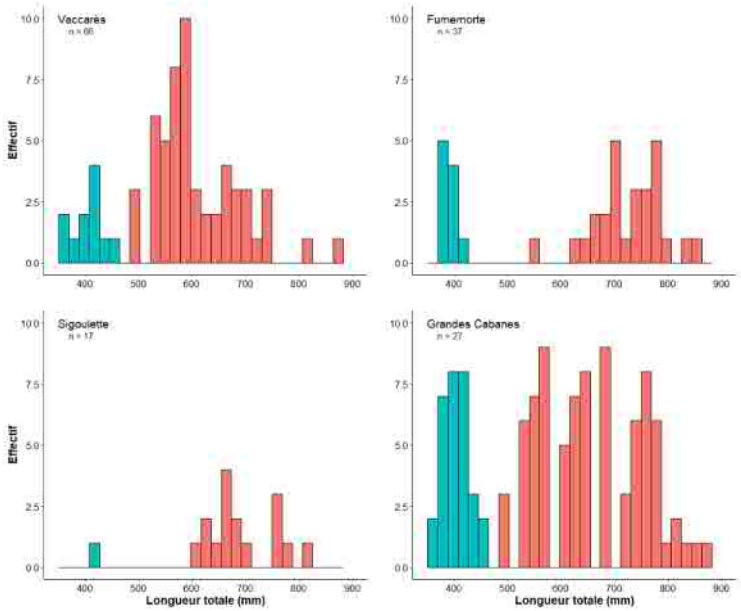


Figure 7 : Distributions des longueurs totales (en mm) d'anguilles argentées capturées dans les 4 sites étudiés (n = nombre d'anguilles dans chaque site). En bleu la répartition des mâles et en rouge les femelles.

Parmi les 198 anguilles échantillonnées, 151 femelles (35 jaunes et 116 argentées), 31 mâles (argentées) et 16 indifférenciées (jaunes), provenant de 4 sites (Etang du Vaccarès (VAC), canal du Fumemorte (FUM), Marais des Grandes Cabanes (GC) et canal de la Sigoulette (SIG)), ont été étudiées. **La longueur totale (L_T)** varie entre 484 et 864 mm et entre 363 et 453 mm chez les femelles et les mâles argentés respectivement. Les relations tailles-masses et le détail des mesures biométriques par site sont présentés respectivement en **Annexes 10** et **11.**

Les structures en tailles des anguilles argentées dans les quatre sites sont illustrées **Figure 7** ; elle est significativement différente chez les femelles argentées de VAC qui montrent un nombre plus important de petits individus que dans les 3 autres sites (Kolmogorov-Smirnov, $D_{VAC \neq FUM} = 0,5$; $p < 0.05$ / $D_{VAC \neq SIG} = 0,6$; $p < 0,01$ / $D_{VAC \neq GC} = 0,5$; $p < 0,01$) et également chez les femelles argentées de FUM qui montrent moins de petits individus que les femelles argentées de GC (Kolmogorov-Smirnov, $D_{FUM \neq GC} = 0,7$; $p < 0,01$). Il existe en effet des différences significatives de taille entre les sites (Anova type II, $F = 18,1$; $dl = 3$; $p < 0.01$). Les anguilles argentées femelles de VAC présentent une taille moyenne significativement inférieure à celles des anguilles des 3 autres sites et les anguilles de GC sont en moyenne plus petites que celles de FUM (Tukey, $p < 0,05$) (**Annexe 12**) (**Figure 8.A**). Par ailleurs, dans tous les sites la L_T des femelles est significativement plus élevée que celle des mâles (Wilcoxon, $W_{VAC} = 605$; $p < 0,01$ / $W_{FUM} = 270$; $p < 0,01$ / Student, $t_{GC} = 13,3$; $p < 0,01$).

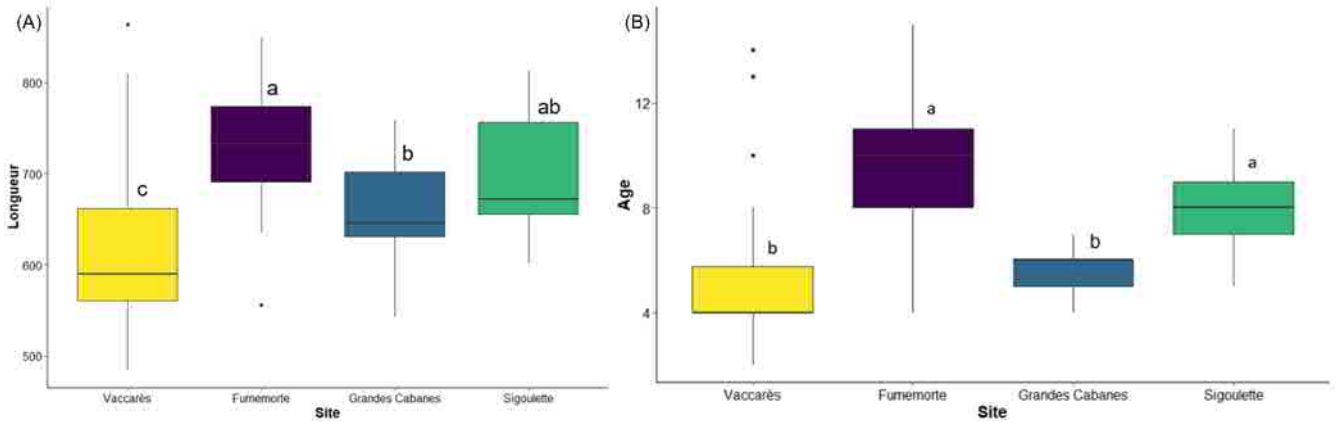


Figure 8 : Boîtes à moustaches des longueurs (mm) (A) et des âges à l'argenture en année (B) des anguilles argentées femelles pour chacun des 4 sites d'échantillonnage. Les lettres représentent les différences significatives entre les groupes.

L'âge à l'argenture varie entre 2 et 15 ans pour les femelles (**Figure 8.B**) et entre 2 et 11 pour les mâles. Les détails par site sont présentés en **Annexe 13** et la relation taille - âge en **Annexe 14**. Les femelles argentées sont significativement plus vieilles que les mâles à FUM et GC (Wilcoxon, $W_{FUM} = 141,5$; $p < 0,01$; $W_{GC} = 141,5$; $p < 0,01$) mais pas à VAC (Wilcoxon, $W_{VAC} = 204,5$; $p = 0,094$).

La médiane des âges des anguilles argentées femelles diffère significativement entre les sites (Kruskal – Wallis, $\chi^2 = 53,5$; $dl = 3$; $p < 0.01$) (**Figure 8.B**). Les anguilles femelles argentées de VAC (5,0 ± 0,4 ans) et de GC (5,67 ± 0,2 ans) sont significativement plus jeunes que celles de FUM (9,4 ± 0,5 ans) et de SIG (8,0 ± 0,5 ans) (Dunn, $p < 0,05$) (**Annexe 15**). On remarque la présence de 4 valeurs aberrantes correspondant à 4 individus bien plus âgés que la moyenne (plus de 10 ans) à VAC (**Figure 8.B**). A FUM, on observe la plus grande variabilité individuelle avec des âges à l'argenture compris entre 4 et 15 ans.

Par ailleurs dans le site de Sigoulette on observe la présence d'un nombre non négligeable (6 sur 18) d'anguilles jaunes très âgées (9 à 11 ans ; **Annexe 16**).

2. Comparaison inter-sites des courbes de croissance

Les courbes de croissance des anguilles femelles des 4 sites d'échantillonnage sont présentées en **Figure 9** et les paramètres du modèle de von Bertalanffy (VBGFs) dans le **Tableau 2**.

Il existe des différences significatives pour les valeurs de L_{inf} (Kruskal Wallis, $\chi^2 = 20971$; $dl = 3$; $p < 0.01$) et de K (Ruska Wallis, $\chi^2 = 44388$; $dl = 3$; $p < 0.01$) entre les 4 sites. La croissance est la plus rapide à VAC (K=0,17 ± 0,01) et la plus lente à FUM (K=0,12 ± 0.01) (Dunn, $p < 0,01$) (**Annexe 17**). L_{inf} est la plus élevée à VAC (948,8 mm ± 3,45) et la plus faible à SIG (878,9 mm ± 3,77) (Dunn, $p < 0,01$) (**Annexe 18**). On note cependant une forte variabilité entre les individus d'un même site. Certains individus (1 à 4 individus par site) ont une courbe de croissance individuelle qui diverge fortement de la courbe moyenne (**Annexe 19**).

Tableau 2 : Paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy calculés chez les anguilles femelles dans les 4 sites d'échantillonnage. K est le coefficient de taux de croissance, Linf est la longueur asymptotique estimée (en mm) et t0 est l'âge quand la longueur estimée est zéro

	Vaccarès (n = 55)	**Fumemorte** (n = 27)	**Grandes Cabanes** (n = 38)	**Sigoulette** (n = 31)
Parameter	Mean ± S.D.			
k	0.17 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.16 ± 0.01	0.15 ± 0.02
Linf (mm)	949.8 ± 3.45	917.0 ± 4.18	937.0 ± 4.13	878.9 ± 3.77
t0	-0.47 ± 0.03	-0.77 ± 0.06	-0.50 ± 0.04	-0.61 ± 0.08

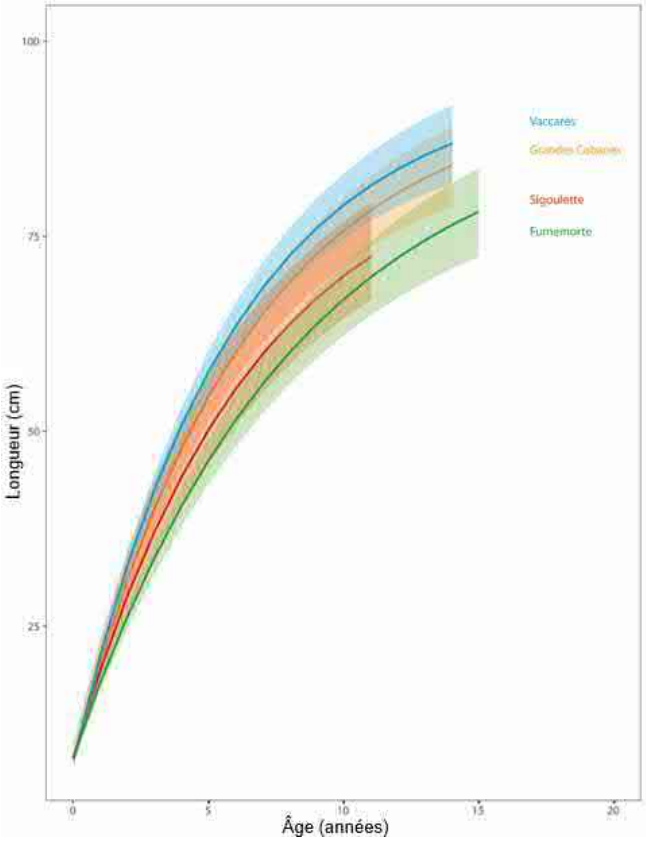


Figure 9 : Courbes de croissance du modèle de croissance de von Bertalanffy appliquées aux longueurs (en cm) rétrocalculées des anguilles femelles dans les 4 sites d'échantillonnage.

3. Analyse de forme des otolithes

L'analyse en composante principale (ACP), réalisée sur les coefficients de Fourier des otolithes sépare sur son axe 1 (20, 4 % de la variabilité expliquée) les anguilles femelles de VAC de celles des autres sites (RDA, F = 3,2 ; dl = 3 ; p < 0.01 ; paiwise.factorfit, p < 0,05) (**Figure 10.A**). Les trois indices de forme étant significativement corrélés à l'âge (R^2 > 0,60 ; p < 0,01 ; **Annexe 20**), l'ACP été réalisée sur les résidus des relations linéaires entre âges et indices de formes. Elle sépare les individus de VAC et FUM des individus de GC et SIG selon l'axe 1 (48, 5 % de la variabilité expliquée), corrélé à la variable rondeur (RDA, F = 14,19 ; dl = 3 ; p < 0,01) (**Figure 10.B**).

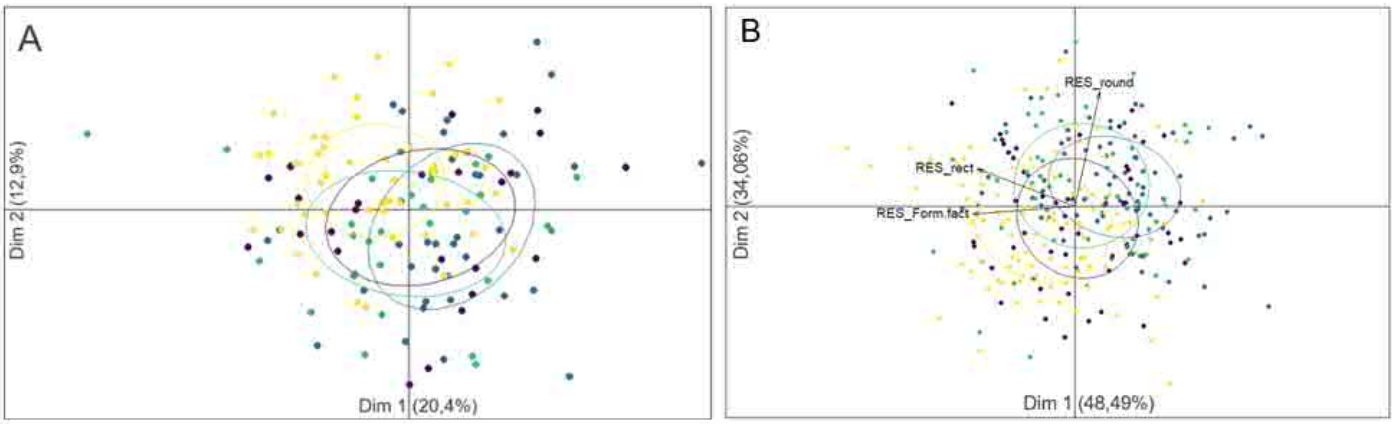


Figure 10 : Analyse en composante principale (ACP) des anguilles femelles provenant de l'Etang du Vaccarès (VAC) (●), du canal du Fumemorte (FUM) (●), du canal de la Sigoulette (SIG) (●) et du marais des Grandes Cabanes (GC) (●) par utilisation (A) des coefficients de Fourier ou (B) des résidus de la relation entre l'âge et les indices de forme (RES_Form.fact, RES_rect et RES_round) des otolithes.

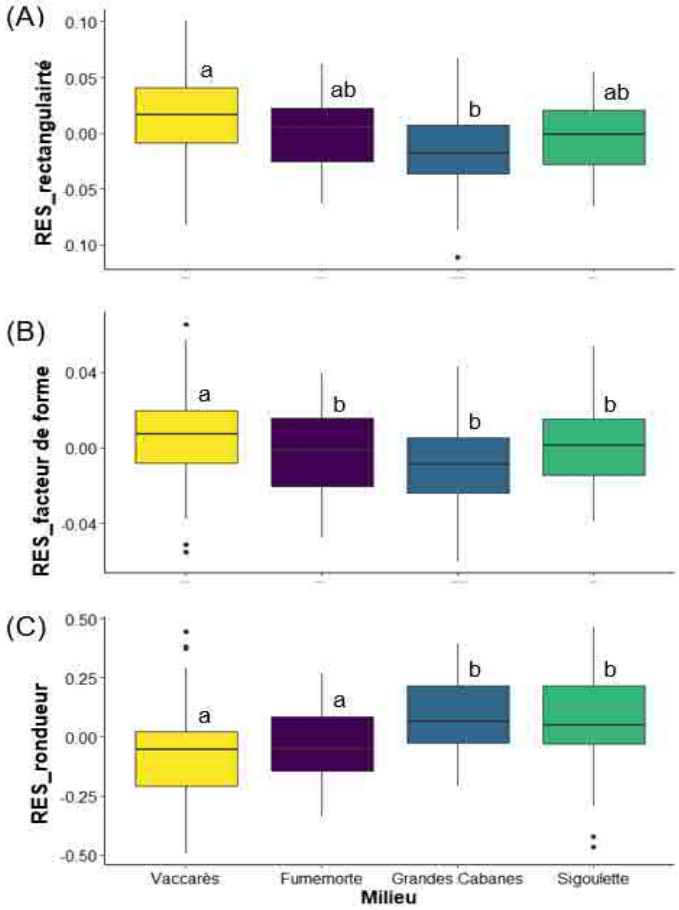


Figure 11 : Boites à moustaches des résidus (RES) de la relation entre l'âge et les indices de formes : (A) facteur de forme, (B) rectangularité et (C) rondeur, calculés sur les otolithes des anguilles femelles entre les différents milieux. Les lettres représentent les différences significatives entre les groupes.

Les otolithes des individus provenant de VAC et FUM sont significativement moins ronds que ceux de GC et SIG (ANOVA type II, $F_{RES_facteur\ de\ forme} = 14,3$; dl = 3 ; $p < 0,01$; Tukey, $p < 0,05$) (**Figure 11.C**).

Les individus de VAC se différencient des trois autres sites selon l'axe 2 (34,1 % de la variabilité), corrélé aux variables rectangularité et facteur de forme (**Figure 10.B**). Le facteur de forme est significativement plus élevé à VAC que dans les trois autres sites (ANOVA type II, $F_{RES_facteur\ de\ forme} = 13,5$; dl = 3 ; $p < 0,01$; Tukey, $p < 0,05$) et la rectangularité significativement plus élevée à VAC qu'à GC (Kruskal Wallis, $\chi^2 = 18,2$; dl = 3 ; $p < 0,01$; Dunn, $p < 0,01$) (**Figure 11. A & B**)

DISCUSSION

1. Dimorphisme sexuel

Comme observé précédemment en Camargue (Acou et al, 2003 ; Melia et al, 2006a ; b ; Panfili et al, 2012 ; 2020), en Méditerranée (De Leo & Gatto, 1995 ; Correia et al, 2021) et en Atlantique (Poole & Reynolds, 1998 ; Durif et al, 2020), on trouve un dimorphisme sexuel très marqué dans les quatre sites étudiés. Les mâles sont plus petits que les femelles et atteignent l'âge à l'argenture plus tôt que celles-ci, qui ont besoin d'atteindre une plus grande taille pour emmagasiner les réserves lipidiques nécessaires pour la migration jusqu'à la mer des Sargasses et la reproduction (Bevacqua et al, 2006 ; Palstra, 2006). Ces différences de tailles sont la conséquence de croissance différente selon le sexe, il est donc essentiel d'étudier les mâles et les femelles séparément.

2. Différence de croissance entre les sites

2.1 Effet des milieux sur la forme des otolithes

L'analyse de forme des otolithes des anguilles femelles a permis de montrer des différences significatives entre les quatre sites. Les conditions environnementales contrastées, observées dans ces quatre sites, pourraient expliquer ces différences de forme. En effet, les facteurs environnementaux jouent un rôle important dans la variation de la forme des otolithes (Morat et al, 2018). Cette forme peut varier selon le

régime alimentaire (disponibilité et diversité des proies) (Gagliano & McCormick, 2004), la salinité (Capoccioni et al, 2011), la température (Gonzales-Salas & Lenfant, 2007) ou encore la productivité du milieu (Vandenbussche et al, 2019).

L'Etang du Vaccarès se démarque des 3 autres sites selon l'analyse des coefficients de Fourier et d'indices de forme de l'otolithe. Ceci pourrait s'expliquer notamment par une salinité significativement plus élevée à Vaccarès, 10-30 $g.L^{-1}$ comparée à celles des autres sites 0-10 $g.L^{-1}$. Ces différences de salinités offrent des milieux de croissance contrastés pour les anguilles (Gross et al, 1988 ; Cairns et al, 2009 ; McCleave & Edeline, 2016). Les densités différentes d'individus, en relation avec la productivité des différents milieux, pourraient aussi expliquer ces résultats. Selon Acou et al (2003) et Melia et al (2006b), une densité d'anguilles plus importante est présente dans l'Etang du Vaccarès comparé au canal du Fumemorte. Les différences de rondeur des otolithes des anguilles de l'Etang du Vaccarès et du canal du Fumemorte par rapport aux autres sites pourraient s'expliquer par des différences biotiques et abiotiques entre sites. En effet, ces deux milieux ont une connexion à la mer contrairement au site des Grandes Cabanes et au canal de la Sigoulette. Enfin, des activités anthropiques, différentes selon les milieux, peuvent induire une source de stress pour le développement des otolithes : drainage des eaux agricoles pour Fumemorte et Sigoulette et activités de pêche dans le Vaccarès.

2.2 Effet des milieux sur l'âge, la taille à l'argenture et la croissance

Des différences significatives de longueur et d'âge à l'argenture ainsi que de croissance (paramètres K et L_{inf} du modèle de croissance de Von Bertalanffy) ont été observées entre les quatre sites. Des facteurs écologiques comme la disponibilité en nourriture, la température, la salinité (Panfili & Ximenes, 1994) mais aussi les facteurs démographiques comme la taille de la population (Moriarty & Dekker, 1974 ; Boulenger et al, 2016), connus pour avoir une influence la croissance des poissons pourraient expliquer ce résultat.

Les femelles argentées de l'Etang du Vaccarès se distinguent des autres sites. Elles sont plus petites, plus jeunes, avec une croissance plus rapide et une longueur asymptotique plus élevée que les femelles argentées du canal de la Sigoulette et du canal du Fumemorte. En Camargue, des études précédentes comparant la croissance des anguilles de l'Etang du Vaccarès et du canal du Fumemorte ont montré des résultats similaires (Acou et al, 2003 ; Bevacqua et al, 2006 ; Melia et al, 2006a ; b ; Panfili et al, 2012). Les eaux saumâtres peu profondes de la lagune du Vaccarès offrent un milieu plus favorable pour la croissance que les eaux douces des canaux (Panfili & Ximenes, 1994). De plus, en eau saumâtre, les anguilles allouent moins d'énergie pour leur osmorégulation, laissant plus d'énergie disponible pour leur croissance (Tzeng et al, 2003 ; Correia et al, 2021). Dans les milieux productifs comme les lagunes, où la croissance est rapide, les individus ont donc un âge à l'argenture significativement plus faible que dans les milieux d'eau douce où l'argenture est plus tardive (Bevacqua et al, 2006). L'argenture est taille-dépendante plutôt que âge-dépendant et les individus à croissance rapide s'argentent plus tôt que les individus à croissance lente (Vollestad, 1992 ; Daverat et al, 2012). Le site du Vaccarès serait donc propice à la production rapide/accélérée d'anguilles argentées (futurs géniteurs) par rapport aux autres sites d'eau douce.

Les femelles argentées du marais des Grandes Cabanes sont les plus proches (longueur et âge à l'argenture) des individus de l'Etang du Vaccarès. La croissance est significativement plus faible que dans le Vaccarès mais significativement plus élevée que dans les habitats d'eau douce FUM et SIG. Les marais sont des milieux productifs (Costanza et al, 1997 ; 2007 ; Levin et al, 2001 ; Gedan et al, 2009), la salinité variable du marais des Grandes Cabanes, ses eaux peu profondes et la faible pollution de l'environnement en font un milieu propice pour les anguilles. Les individus qui grandissent dans ce milieu atteignent l'argenture en moins de 7 ans pour les femelles et 4 ans pour les mâles, bien plus tôt que dans les milieux d'eau douce, comme Fumemorte (15 ans et 10 ans respectivement).

Le canal de la Sigoulette et le canal du Fumemorte sont des habitats d'eau douce où la croissance des anguilles est lente, et donc l'âge et la longueur à l'argenture élevés. Les anguilles vivant dans ces milieux restent plus de temps dans les eaux continentales. Ces résultats sont cohérents avec les études démontrant que l'âge à la maturité sexuelle est atteint plus tardivement dans les milieux d'eau douce (Melia et al, 2006b), et peut être lié à la disponibilité en nourriture (Jonsson & Sandlund, 1994). Par ailleurs, ces deux milieux sont pollués par des pesticides agricole (Bentazone, Oxadiazon, Diméthénamide) et sont plus exposés à la prédation (les zones d'herbier faisant office de refuge sont moins importantes), pouvant induire un stress dans la croissance des poissons (Slos & Stoks, 2008 ; Munaron et al, 2020).

Même si le nombre non négligeable de lectures effectuées nous conforte dans la robustesse des résultats obtenus pour les femelles argentées, des erreurs d'estimations restent possibles dans la lecture des otolithes. Il a été récemment montré dans une étude de validation (âges connus à priori) que les âges déterminés après lecture des otolithes étaient sous-estimés dans 16% des cas et inexacts dans 5% des cas (Panfili et al, 2022).

3. Comparaison avec d'anciennes études sur la croissance de l'anguille

A l'échelle du delta de Camargue, des études avaient déjà été réalisées sur la croissance de l'anguille européenne dans l'Etang du Vaccarès et le canal du Fumemorte (**Annexe 21**). Dans l'Etang du Vaccarès, Melia et al (2006b), avaient obtenu pour des femelles des valeurs plus faibles pour la longueur asymptotique L_{inf} (579,7 ± 50,35) et plus élevées pour le facteur de croissance K (0,63 ± 0,18) que celles obtenues dans ce travail. Des différences semblables avaient été obtenues à Fumemorte pour la L_{inf} (515,91 ± 17,84) et le K (0,39 ± 0,05) des femelles. En 15 ans, il est possible que les conditions de croissance aient changé (Dannewitz et al, 2015) mais il est difficile de comparer directement ces résultats car les méthodes diffèrent (méthodes de rétrocalcul, et modèles de croissance).

L'âge et la croissance des anguilles dans les autres sites méditerranéens sont relativement proches des résultats obtenus en Camargue. Dans la lagune de Comacchio en Italie, les anguilles argentées femelles étudiées ont des âges allant jusqu'à 11 ans (De Leo & Gatto, 1995 ; Castaldelli et al, 2014), et jusqu'à 9 ans dans la lagune de Santo André en Italie (Correia et al, 2021). Dans les milieux d'eaux douces, on observe des femelles argentées jusqu'à 7 ans dans la lagune de Guadalquivir en Espagne (Fernandez-Delgado et al, 1988) et jusqu'à 18 ans dans la rivière Asi en Turquie (Ozdilek et al, 2006). Dans ces études, les valeurs de K et de L_{inf} varient entre 0,23 et 0,52 et entre 547 et 762 mm respectivement.

La croissance des anguilles en Méditerranée est beaucoup plus rapide que dans le nord de l'Europe (Vollestad, 1992). En effet, les anguilles argentées y sont plus âgées, jusqu'à 29 ans en Suède (Svedäng et al, 1996), 39 ans en Norvège (Durif et al, 2020) et 57 ans en Irlande (Poole & Reynolds, 1998). Au Royaume-Uni, Apramahian et al (2007) observent un facteur de croissance K de 0,057, bien plus faible que les valeurs obtenues en Méditerranée. La préservation des milieux méditerranéens, habitats de croissance accélérée pour les anguilles, est donc primordiale pour la préservation de l'espèce.

4. Variabilité individuelle

Nous observons une variabilité de croissance importante non seulement entre sites mais aussi au sein d'un même site (âge à l'argenture entre 2 et 14 ans, K entre 0,14 et 0,20 pour le site de Vaccarès). Par ailleurs, certains individus des quatre sites ont des courbes de croissance très différentes de la courbe moyenne du site correspondant. Ces différences peuvent s'expliquer par la forte variabilité individuelle. Cette plasticité de croissance a déjà été observée dans de nombreux autres sites (Daverat et al, 2012 ; Panfili et al, 2022). Pour exemple, Panfili et al (2022) montrent que dans un site fermé (étang de Vigueirat situé à quelques km de l'étang du Vaccarès), des anguilles d'âge préalablement connu et d'une même longueur totale de 700 mm pouvaient être âgées de 2 à 12 ans.

Par ailleurs, des valeurs aberrantes en termes d'âge ou de taille ont été observés pour des individus provenant de Fumemorte et Vaccarès. Ces résultats pourraient s'expliquer par des migrations inter-sites. Il est possible que certains individus échantillonnés dans le canal du Fumemorte aient passé une bonne partie de leur vie dans l'Etang du Vaccarès et inversement. En effet, bien que les anguilles aient pour la plupart un comportement sédentaire pendant leur vie continentale (stade jaune), Panfili (2012) montre des comportements migratoires inter-sites. De plus, les anguilles au stade argenté étant en migration vers la mer, elles peuvent alors provenir d'autres sites que ceux étudiés.

Nous avons montré que la croissance des anguilles de Grandes Cabanes est significativement supérieure à celle des anguilles de Sigoulette probablement en relation avec la productivité élevée du marais de Grandes Cabanes. Cependant, des individus aberrant de ces deux sites (1 à GC et 2 à SIG) montrent une croissance beaucoup plus lente que la moyenne. Ici, les migrations inter-sites ne peuvent expliquer en totalité cette variabilité individuelle. En effet, deux ouvrages permettent la circulation de l'eau entre le marais de Grandes Cabanes et le canal de Sigoulette: (1) la martellière des ivrognes, équipée d'un clapet anti-retour empêchant la migration des poissons du canal de la Sigoulette vers Grandes Cabanes mais permettant la migration des anguilles dans l'autre sens car souvent ouverte et, (2) la martellière de la pompe, n'ayant pas de clapet anti-retour mais étant très rarement ouverte. Ainsi, les anguilles de Grandes Cabanes sont capables d'aller vers le canal de la Sigoulette, mais également d'effectuer le chemin inverse beaucoup plus rarement, ce qui pourrait expliquer la présence de l'individu atypiques à Grandes Cabanes.

Enfin, la difficulté de lecture des otolithes présentant de nombreuses stries (comme cela est le cas pour les individus atypiques, avec des anguilles âgées de plus de 10 ans) pourrait entrainer des erreurs de lecture (Panfili et al, 2022) conduisant à un biais dans nos résultats et interprétations. Les études futures de

microchimie de l'otolithe permettront de mieux comprendre l'histoire de vie de ces individus et de confirmer ou non nos hypothèses.

5. Devenir des anguilles dans les sites poldérisés

Les anguilles jaunes qui ont recrutées dans le marais des Grandes Cabanes n'ont pour seule voie de sortie le canal de la Sigoulette. En théorie, les anguilles présentes dans le canal de la Sigoulette sont incapables de passer dans les pompes et sont donc dans l'incapacité d'atteindre la mer de rejoindre le stock de reproducteurs. La présence d'anguilles jaunes âgées (entre 9 et 11 ans) dans le canal de la Sigoulette soutient cette hypothèse. En effet, certaines études montrent que si des anguilles sont incapables de rejoindre la mer, elles peuvent redevenir jaunes et s'alimenter de nouveau (Svedäng & Wickstrom, 1997). Il est donc possible que ces anguilles ne rejoignent jamais la mer des Sargasses pour se reproduire et finissent leur vie dans ces sites poldérisés et ne rejoignent pas la mer des Sargasses pour se reproduire.

Conclusion

Le travail réalisé durant ce stage a permis de mettre en évidence des différences significatives de croissance, d'âge moyen à l'argenture et de forme des otolithes chez des anguilles européennes collectées dans quatre sites de l'hydrosystème du Vaccarès en Camargue. Les anguilles ont une croissance plus lente dans les environnements d'eaux douces (canaux du Fumemorte et de la Sigoulette) et une croissance plus rapide dans les lagunes (Etang du Vaccarès) et les marais (marais des Grandes Cabanes), conséquence de l'impact significatif des facteurs abiotiques et biotiques qui caractérisent ces milieux comme la salinité et la productivité de l'habitat. L'Etang du Vaccarès et le marais des Grandes Cabanes paraissent donc être des milieux intéressants pour la préservation de l'anguille européenne. En effet, l'âge à l'argenture y est précoce ce qui conduit à la production rapide de futurs reproducteurs (turnover rapide). Cependant, la seule voie de sortie pour les anguilles argentées de Grandes Cabanes étant le canal de drainage d'eaux agricoles de la Sigoulette, ces anguilles sont très probablement dans l'incapacité de sortir du site car piégées dans ce canal. Grandes Cabanes et Sigoulette constituent alors des sites poldérisés dans lesquels les anguilles qui y croissent ne peuvent probablement pas contribuer au stock de reproducteurs et finissent leur vie dans ces milieux. Une connexion entre le marais des Grandes Cabanes et l'Etang du Vaccarès, prévue pour 2022, pourrait offrir une voie de migration prometteuse pour ces anguilles à fort potentiel.

Ce stage est un travail préliminaire pour évaluer les conditions de croissance de l'anguille européenne à l'intérieur de l'hydrosystème de Camargue. De nouvelles données comme l'analyse microchimique du rapport Sr:Ca des otolithes et les données de télémétries (stations RFID) permettront de mieux comprendre l'histoire de vie des anguilles et les migrations inter-sites. Un travail (prévu dans le cadre de la thèse d'Amélie Hoste et du projet COLAGANG) est aussi en cours sur la quantification de la présence de parasites notamment *Anguillicola crassus*, dans la vessie natatoire de l'anguille et des contaminations chimiques en lien avec la condition et l'état de santé des individus entre les sites. Ces travaux permettront d'acquérir de précieuses données pour entreprendre des actions adaptés à la conservation et la gestion de cette espèce.

BIBLIOGRAPHIE

Aalto, E., Capoccioni, F., Mas, J. T., Schiavina, M., Leone, C., Leo, G. De, Ciccotti, E., Vergata, T., Scientifica, R., & Biologia, D. (2015). Quantifying 60 years of declining European eel (Anguilla anguilla L.,1758) fishery yields in Mediterranean coastal lagoons. *ICES Journal of Marine Science*, *73*, 101–110. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv084

Aarestrup, K., Thorstad, E. B., Koed, A., Jepsen, N., Svendsen, J. C., Pedersen, M. I., Skov, C., & Økland, F. (2008). Survival and behaviour of European silver eel in late freshwater and early marine phase during spring migration. *Fisheries Management and Ecology*, *15*(5–6), 435–440. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2008.00639.x

Acou, A., Lefebvre, F., Contournet, P., Poizat, G., Panfili, J., & Crivelli, A. J. (2003). Silvering of female eels (Anguilla anguilla) in two sub-populations of the rhône delta. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, 55–68. https://doi.org/10.1051/kmae:2003036

Agostino, R. B., & Stephens, M. A. (1987). Goodness-of-fit Techniques. *Journal of Educational Statistics*, *12*(3), 308–313. https://doi.org/10.2307/1165059

Als, T. D., Hansen, M. M., Maes, G. E., Castonguay, M., Riemann, L., Aarestrup, K., Munk, P., Sparholt, H., Hanel, R., & Bernatchez, L. (2011). All roads lead to home: Panmixia of European eel in the Sargasso Sea. *Molecular Ecology*, *20*(7), 1333–1346. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05011.x

Amilhat, E., Aarestrup, K., Faliex, E., Simon, G., Westerberg, H., & Righton, D. (2016). First evidence of European eels exiting the Mediterranean Sea during their spawning migration. *Scientific Reports*, *6*(October 2015), 1–9. https://doi.org/10.1038/srep21817

Anderson, T. ., & Darling, D. . (1930). Asymptotic theory of certain "goodness of fit" criteria based on stochastic process. *The Annals of Mathematical Statistics*, *1*(1), 1–2. https://doi.org/10.1214/aoms/1177733256

Aprahamian, M. W. (1988). Age structure of eel, Anguilla anguilla (L.), populations in the River Severn, England, and the River Dee, Wales. *Aquaculture Research*, *19*(4), 365–376. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1988.tb00586.x

Aprahamian, M. W., Walker, A. M., Williams, B., Bark, A., & Knights, B. (2007). On the application of models of European eel (Anguilla anguilla) production and escapement to the development of Eel Management Plans: The River Severn. *ICES Journal of Marine Science*, *64*(7), 1472–1482. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm131

Arai, T., Kotake, A., & McCarthy, T. K. (2006). Habitat use by the European eel Anguilla anguilla in Irish waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *67*(4), 569–578. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.01.001

Arnold L. van Den Wollenberg. (1977). Method Is Presented. *Psychometrika*, *42*(2), 207–219.

Arsham, H., & Lovric, M. (2011). Bartlett's Test. *International Encyclopedia of Statistical Science*, 136–138. https://doi.org/10.1007/978-3-642-04898-2_140

Baan, J., De Meyer, J., De Kegel, B., & Adriaens, D. (2020). From yellow to silver: Transforming cranial morphology in European eel (Anguilla anguilla). *Journal of Anatomy*, *237*(5), 979–987. https://doi.org/10.1111/joa.13259

Barcala, E., Romero, D., Bulto, C., Boza, C., Peñalver, J., María-Dolores, E., & Muñoz, P. (2022). An endangered species living in an endangered ecosystem: Population structure and growth of European eel Anguilla anguilla in a Mediterranean coastal lagoon. *Regional Studies in Marine Science*, *50*, 102163. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102163

Bartlett, M. S. (1937). The Statistical Conception of Mental Factors. *British Journal of Psychology. General Section*, *28*(1), 97–104. https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1937.tb00863.x

Belpaire, C. G. J., Goemans, G., Geeraerts, C., Quataert, P., Parmentier, K., Hagel, P., & De Boer, J. (2009). Decreasing eel stocks: Survival of the fattest? *Ecology of Freshwater Fish*, *18*(2), 197–214. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00337.x

Benchetrit, J., Béguer-Pon, M., Sirois, P., Castonguay, M., Fitzsimons, J., & Dodson, J. J. (2015). Using otolith microchemistry to reconstruct habitat use of American eels Anguilla rostrata in the St . Lawrence River – Lake Ontario system. *Ecology of Freshwater Fish*, 1–15. https://doi.org/10.1111/eff.12246

Berg, R. (1990). The Growth of Eels: A Critical Assessment of Data from Open Waters. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, *75*(6), 755–762. https://doi.org/10.1002/iroh.19900750609

Bevacqua, D. (2006). Timing and rate of sexual maturation of European eel in brackish and freshwater environments. *Journal of Fish Biology*, *69*, 200–208. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01265.x

Bilotta, G. S., Sibley, P., Hateley, J., & Don, A. (2011). The decline of the European eel Anguilla anguilla: Quantifying and managing escapement to support conservation. *Journal of Fish Biology*, *78*(1), 23–38. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02830.x

Boettiger, C., Lang, D. T., & Wainwright, P. C. (2012). Rfishbase: Exploring, manipulating and visualizing FishBase data from R. *Journal of Fish Biology*, *81*(6), 2030–2039. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03464.x

Bonhommeau, S., Castonguay, M., Rivot, E., Sabatié, R., & Le Pape, O. (2010). The duration of migration of Atlantic Anguilla larvae. *Fish and Fisheries*, *11*(3), 289–306. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2010.00362.x

Boulenger, C., Crivelli, A. J., Charrier, F., Roussel, J., Feunteun, E., & Acou, A. (2016). *Difference in factors explaining growth rate variability in European eel subpopulations: the possible role of habitat carrying capacity*. 281–294. https://doi.org/10.1111/eff.12209

Boutron, O., Paugam, C., Luna-laurent, E., Chauvelon, P., Sous, D., Rey, V., Meul, S., Ch, Y., Cheiron, A., & Migne, E. (2021). *Hydro-Saline Dynamics of a Shallow Mediterranean Coastal Lagoon: Complementary Information from Short- and Long-Term Monitoring*.

Bulletin, B. (2012). *Individual Comparisons by Ranking Methods Author (s): Frank Wilcoxon Reviewed work (s): Published by : International Biometric Society Stable URL : http://www.jstor.org/stable/3001968 . 1*(6), 80–83.

Bürkner, P. C. (2017). brms: An R package for Bayesian multilevel models using Stan. *Journal of Statistical Software*, *80*(Plummer 2013). https://doi.org/10.18637/jss.v080.i01

Cairns, D. K., Secor, D. A., Morrison, W. E., & Hallett, J. A. (2009). Salinity-linked growth in anguillid eels and the paradox of temperate-zone catadromy. Journal of Fish Biology, 74(9), 2094–2114. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02290.x

Campana, S. E. (1990). How reliable are Growth Back-Ca ations Based on Oto for personal use only. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *47*(11), 2219–2227. https://doi.org/Campana, Steven E. (1990). How Reliable are Growth Back-Calculations Based on Otoliths? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 47(11), 2219–2227. doi:10.1139/f90-246

Capoccioni, F., Costa, C., Aguzzi, J., Menesatti, P., Lombarte, A., & Ciccotti, E. (2011). Ontogenetic and environmental effects on otolith shape variability in three Mediterranean European eel (*Anguilla anguilla* , L .) local stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *397*(1), 1–7. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.11.011

Capoccioni, F., Costa, C., Canali, E., Aguzzi, J., Antonucci, F., Ragonese, S., & Bianchini, M. L. (2007). The potential reproductive contribution of Mediterranean migrating eels to the Anguilla anguilla stock. *Scientific Reports*, *4*(November). https://doi.org/10.1038/srep07188

Castaldelli, G., Aschonitis, V., Lanzoni, M., Gelli, F., Rossi, R., & Fano, E. A. (2014). An update of the length-weight and length-age relationships of the European eel (Anguilla anguilla, Linnaeus 1758) in the Comacchio Lagoon, northeast Adriatic Sea, Italy. *Journal of Applied Ichthyology*, *30*(3), 558–559. https://doi.org/10.1111/jai.12392

CASTONGUAY, M., HODSON, P. V., MORIARTY, C., DRINKWATER, K. F., & JESSOP, B. M. (1994). Is there a role of ocean environment in American and European eel decline? *Fisheries Oceanography*, *3*(3), 197–203. https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.1994.tb00097.x

Chauvelon, P., Sandoz, A., Poizat, G., & Crivelli, A. J. (1996). Hydro-agricultural management in the Rhone River delta, France: consequences on dissolved and solid fluxes, potential impact on fish populations. Proceedings of the 2nd International Symposium on Habitat Hydraulics, Québec, June 1996, Vol. A: 167–176

Chauvelon, P. (1998). A wetland managed for agriculture as an interface between the Rhone River and the Vaccares Lagoon (Camargue, France): Transfers of water and nutrients. *Hydrobiologia*, *373–374*, 181–191. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5266-2_15

Cheiron, A., & Bricault, B. (2020). *Rapport d'activité 2019 de la Réserve naturelle nationale de Camargue. Société nationale de protection de la nature – Réserve naturelle nationale de Camargue*.

Correia, M. J., Domingos, I., De Leo, G. A., & Costa, J. L. (2021). A comparative analysis of European eel's somatic growth in the coastal lagoon Santo André (Portugal) with growth in other estuaries and freshwater habitats. *Environmental Biology of Fishes*, *104*(7), 837–850. https://doi.org/10.1007/s10641-021-01123-6

Costanza, R., D'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. LK - https://royalroads.on.worldcat.org/oclc/4592801201. *Nature TA - TT -*, *387*(6630), 253–260. https://www-nature-com.ezproxy.royalroads.ca/articles/387253a0.pdf

Crivelli, A. J. (1998). *L ' Anguille Dans Le Bassin Rhone-Mediterranée-Corse : Une synthèse bibliographique*. 1–87.

Cucherousset, J., Acou, A., Blanchet, S., Britton, J. R., Beaumont, W. R. C., & Gozlan, R. E. (2011). Fitness consequences of individual specialisation in resource use and trophic morphology in European eels. *Oecologia*, *167*(1), 75–84. https://doi.org/10.1007/s00442-011-1974-4

Dainys, J., Stakėnas, S., Gorfine, H., & Ložys, L. (2017). Mortality of silver eels migrating through different types of hydropower turbines in Lithuania. *River Research and Applications*, *34*(1), 52–59. https://doi.org/10.1002/rra.3224

Dannewitz, J., Maes, G. E., Johansson, L., Wickström, H., Volckaert, F. A. M., & Järvi, T. (2005). Panmixia in the European eel: A matter of time... *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1568), 1129–1137. https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3064

Daverat, F., Limburg, K. E., Thibault, I., Shiao, J. C., Dodson, J. J., Caron, F., Tzeng, W. N., Iizuka, Y., & Wickström, H. (2006). Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species, Anguilla anguilla, A. japonica and A. rostrata. *Marine Ecology Progress Series*, *308*(February), 231–241. https://doi.org/10.3354/meps308231

De Leo, G. A., & Gatto, M. (1995). A size and age-structured model of the European eel (Anguilla anguilla L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *52*(7), 1351–1367. https://doi.org/10.1139/f95-131

Degens, E. T., Deuser, W. G., & Haedrich, R. L. (1969). Molecular structure and composition of fish otoliths. *Marine Biology*, *2*(2), 105–113. https://doi.org/10.1007/BF00347005

Dekker, W. (2003). On the distribution of the European eel (Anguilla anguilla) and its fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *60*(7), 787–799. https://doi.org/10.1139/f03-066

Dekker, W. (2000). The fractal geometry of the European eel stock. *ICES Journal of Marine Science*, 109–121. https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0562

Dervieux, A. (2005). La difficile gestion globale de l'eau en Camargue (France) : le Contrat de delta. *VertigO*, *6*(Volume 6 Numéro 3), 1–11. https://doi.org/10.4000/vertigo.2411

Desaunay, Y., & Guerault, D. (1997). Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: A possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. *Journal of Fish Biology*, *51*(SUPPL. A), 317–339. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb06106.x

Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, *22*(4), 1–20. https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04

Dunn, O. J. (1965). Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics*, *7*(2), 255–256. https://doi.org/10.1080/00401706.1965.10490253

Durif, C. M. F., Diserud, O. H., Sandlund, O. T., Thorstad, E. B., Poole, R., Bergesen, K., Escobar-Lux, R. H., Shema, S., & Vøllestad, L. A. (2020). Age of European silver eels during a period of declining abundance in Norway. *Ecology and Evolution*, *10*(11), 4801–4815. https://doi.org/10.1002/ece3.6234

Durif, C., Dufour, S., & Elie, P. (2005). The silvering process of the eel: a new classification from the yellow resident stage to the silver migrating stage The silvering process of Anguilla anguilla : a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *Journal of Fish Biology*, *April*. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00662.x

Elie, P., Cantrelle, I., Charlon, N., Elie, P., Cantrelle, I., Définition, N. C., Limites, D. E. S., Différents, D. E. S., Pigmentaires, S., La, D., & Civelle, P. (1982). STADES PIGMENTAIRES DURANT LA PHASE CIVELLE D ' ANGUILLA ANGUILLA L . (Poisson téléostéen anguilliforme) To cite this version : HAL Id : hal-03012493 DURANT LA PHASE CIVELLE D ' ANGUILLA ANGUILLA L . *Vie et Milieu / Life & Environment*, 149–157. https://doi.org/hal-03012493

Elsdon, T. S., Wells, B. K., Campana, S. E., Gillanders, B. M., Jones, C. M., Limburg, K. E., Secor, D. H., Thorrold, S. R., & Walther, B. D. (2008). Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: Hypotheses, assumptions, limitations, and inferences. *Oceanography and Marine Biology*, *46*(January), 297–330. https://doi.org/10.1201/9781420065756-9

Fernandez-Delgado, C., Hernando, J. ., Herrera, M., & Bellido, M. (1996). Age and growth of yellow eels, Anguilla anguilla, in the estuary of the Guadalquivir River (south-west Spain). *Journal of Fish Biology*, 86–95.

Feunteun, É. (2012). Le rêve de l'anguille : une sentinelle en danger. Buchet-Chastel.

Fulton, T.. (1904). *The rate of growth of fishes*.

Gagliano, M., & McCormick, M. I. (2004). Feeding history influences otolith shape in tropical fish. *Marine Ecology Progress Series*, *278*(September), 291–296. https://doi.org/10.3354/meps278291

Gedan, K. B., Silliman, B. R., & Bertness, M. D. (2009). Centuries of human-driven change in salt marsh ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, *1*, 117–141. https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163930

Geffroy, B., & Bardonnet, A. (2012). Differential effects of behaviour, propensity to migrate and recruitment season on glass eels and elvers' growing performance. *Ecology of Freshwater Fish*, *21*(3), 469–482. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2012.00566.x

Girden, E. R. (1992). ANOVA. *SAGE*. https://doi.org/10.4135/9781412983419

Gonzalez-Salas, C., & Lenfant, P. (2007). Interannual variability and interannual stability of the otolith shape in European anchovy Engraulis encrasicolus (L.) in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, *70*(1), 35–49. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01243.x

Gotceitas, V., Fraser, S., & Brown, J. A. (1997). Use of eelgrass beds (Zostera marina) by juvenile Atlantic cod (Gadus morhua). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *54*(6), 1306–1319. https://doi.org/10.1139/f97-033

Gross, J., & Ligges, U. (2015). *Package ' nortest .'* 1–10.

Gross, M. R., Coleman, R. M., & McDowall, R. M. (1988). Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. Science, 239(4846), 1291–1293. https://doi.org/10.1126/science.239.4845.1291

Hervé, M. (2016). *Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie - Construire son étude et analyser les résultats à l'aide du logiciel R*. 203 p.

ICES. (2011). *ICES WKAREA REPORT 2011 Report of the Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA2)*. *March* 22–24.

ICES. (2009). Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA). *ICES*, *April* 20–24.

ICES. (2020). *Stock Annex for the European Eel October 2015*. *2017*(October 2015), 1–63.

ICES. (2021). *JOINT EIFAAC / ICES / GFCM WORKING GROUP ON EELS (WGEEL)*. *3*(85).

Iwata, H., & Ukai, Y. (2002). SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *The Journal of Heredity*, *93*(5), 384–385. https://doi.org/10.1093/jhered/93.5.384

Jonsson, B., & Sandlund, O. T. (1979). Environmental factors and life histories of isolated river stocks of brown trout (Salmo trutta m. fario) in Søre Osa river system, Norway. *Environmental Biology of Fishes*, *4*(1), 43–54. https://doi.org/10.1007/BF00005927

Jordan, F., Bartolini, M., Nelson, C., Patterson, P. E., & Soulen, H. L. (1997). Risk of predation affects habitat selection by the pinfish Lagodon rhomboides (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *208*(1–2), 45–56. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02656-1

Kanjuh, T., Mrdak, D., Piria, M., Tomljanović, T., Joksimović, A., Talevski, T., & Milošević, D. (2018). Relationships of otolith dimension with body length of European eel Anguilla Anguilla (Linnaeus, 1758) from Adriatic catchment of Montenegro. *Acta Adriatica*, *59*(1), 91–96. https://doi.org/10.32582/aa.59.1.7

Kara, M. H., & Quignard, J.-P. (2018). *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 3B: Les poissons migrateurs* (ISTE).

Kassambara. (2021). *Package ' rstatix ' R topics documented :* https://rpkgs.datanovia.com/rstatix/

Kerr, L. A., & Campana, S. E. (2014). Chemical Composition of Fish Hard Parts as a Natural Marker of Fish Stocks. In *Stock Identification Methods: Applications in Fishery Science: Second Edition* (Issue December). https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397003-9.00011-4

Kolmogorov, A. (1933). Sulla determinazione empirica di una legge di distribuzione. *Giornale Dell'Instituto Italiano Degli Attuari*, *4*, 83–91.

Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, *47*(260), 583–621. https://doi.org/10.2307/2280779

Lagardère, F., Chaumillon, G., Amara, R., Heineman, G., & Lago, J. M. (1995). Examination of otolith morphology and microstructure using Laser Scanning Microscopy. *Recent Developments in Fish Otolith Research*, *January*, 7–26.

Lambremon, J., & Rivoallan, D. (2021). Influence des stations de pompage du Rhône aval sur les anguilles en migration. *Association Migrateurs Rhône-Méditerranée.*

Lasne, E., Acou, A., Vila-Gispert, A., & Laffaille, P. (2008). European eel distribution and body condition in a river floodplain: Effect of longitudinal and lateral connectivity. *Ecology of Freshwater Fish*, *17*(4), 567–576. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00307.x

Le Cren, E. D. (1951). The Length-Weight Relationship and Seasonal Cycle in Gonad Weight and Condition in the Perch (Perca fluviatilis). *British Ecological Society*, *20*(2), 201–219. https://doi.org/10.2307/1540

Levin, L. A., Boesch, D. F., Covich, A., Dahm, C., Erséus, C., Ewel, K. C., Kneib, R. T., Moldenke, A., Palmer, M. A., Snelgrove, P., Strayer, D., & Weslawski, J. M. (2001). The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems*, *4*(5), 430–451. https://doi.org/10.1007/s10021-001-0021-4

Lochet, A. (2006). Dévalaison des juvéniles et tactiques gagnantes chez la grande alose (Alosa alosa) et l'alose feinte (Alosa fallax) : Apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes.

Manceau, N. (2020). Elaboration d ' un plan de gestion multi -sites sur la commune des Saintes-Maries-de-la-Mer en Camargue Etat des lieux et diagnostic.

Mann, H. B., & Whitney, D. R. (1947). On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *The Annals of Mathematical Statistics*, *18*(1), 50–60. https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491

Melia, P., Bevacqua, D., Crivelli, A., & Giulio A De, L. (2006a). Age and growth of the European eel Anguilla anguilla in the Camargue lagoons Age and growth of Anguilla anguilla in the Camargue lagoons. *Journal of Fish Biology*, *March*. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00975.x

McCleave, J. D., & Edeline, E. (2016). Diadromy as a conditional strategy: patterns and drivers of eel movements in continental habitats. American Fisheries Society Symposium, August 2009.

Melia, P., Bevacqua, D., Crivelli, A. J., Panfili, J., De Leo, G. A., & Gatto, M. (2006b). Sex differentiation of the European eel in brackish and freshwater environments: a comparative analysis. *Journal of Fish Biology*, 1228–1235. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01170.x

Mérigot, B., Letourneur, Y., & Lecomte-Finiger, R. (2007). Characterization of local populations of the common sole Solea solea (Pisces, Soleidae) in the NW Mediterranean through otolith morphometrics and shape analysis. *Marine Biology*, *151*(3), 997–1008. https://doi.org/10.1007/s00227-006-0549-0

Meunier, F. J. (1994). Données sur la croissance de l'anguille (Anguilla anguilla L.) dans le cours moyen du Rhin, région alsacienne. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, *335*, 133–144. https://doi.org/10.1051/kmae:1994010

Morat, F., Gibert, P., Reynaud, N., Testi, B., Favriou, P., Raymond, V., Carrel, G., & Maire, A. (2018). *Spatial distribution, total length frequencies and otolith morphometry as tools to analyse the effects of a flash flood on populations of roach (Rutilus rutilus). March*, 421–432. https://doi.org/10.1111/eff.12357

Morat, F., Wicquart, J., Schiettekatte, N. M. D., de Sinéty, G., Bienvenu, J., Casey, J. M., Brandl, S. J., Vii, J., Carlot, J., Degregori, S., Mercière, A., Fey, P., Galzin, R., Letourneur, Y., Sasal, P., & Parravicini, V. (2020). Individual back-calculated size-at-age based on otoliths from Pacific coral reef fish species. *Scientific Data*, *7*(1), 1–9. https://doi.org/10.1038/s41597-020-00711-y

Moriarty, C., & Dekker, W. (1997). Management of the European eel. *Fisheries Bulletin*, *15*, 110. http://oar.marine.ie/handle/10793/197

Ozdilek, S., Gümüs, A., & Dekker, W. (2005). Growth of european eel in a turkish river at the south-eastern limit of its distribution. *Electronic Journal of Ichthyolog*, *6*(Berg 1949), 42–53.

Package, T., & Testing, T. (2022). *Package ' RVAideMemoire .'*

Palstra, A. P. (2006). Energetic requirements and environmental constraints of reproductive migration and maturation of European silver eel (Anguilla anguilla L.). *An Automated Irrigation System Using Arduino Microcontroller*, *1908*(January), 2–6.

Palstra, A. P., & van den Thillart, G. E. E. J. M. (2010). Swimming physiology of European silver eels (Anguilla anguilla L.): Energetic costs and effects on sexual maturation and reproduction. *Fish Physiology and Biochemistry*, *36*(3), 297–322. https://doi.org/10.1007/s10695-010-9397-4

Panfili, J., Ximenes, M. C., & Crivelli, A. J. (1994). Sources of variation in growth of the European eel (Anguilla anguilla) estimated from otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *51*(3), 506–515. https://doi.org/10.1139/f94-053

Panfili, J., Boulenger, C., Musseau, C., & Crivelli, A. J. (2022). Extreme variability in European eel growth revealed by an extended mark and recapture experiment in southern France and implications for management. *Canadian Science Publishing*, *11*(February), 1–11.

Panfili, J., Darnaude, A. M., Chevalley, M., Iizuka, Y., Tzeng, W. ., & Crivelli, A. J. (2012). Habitat residence during continental life of the European eel Anguilla anguilla investigated using linear discriminant analysis applied to otolith Sr : Ca ratios. *Aquatic Biology*, *May*. https://doi.org/10.3354/ab00414

Panfili, J., & Ximenes, M. C. (1994). Evaluation de l'âge et de la croissance de l'anguille européenne (Anguilla anguila) en milieu continental : Méthodologies, Validation, Application en méditerranée et comparaison en Europe. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, 43–66.

Pearson, K. (1901). On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *1*, 559–572. https://doi.org/10.1080/14786440109462720

Poizat, G., Chauvelon, P., Rosecchi, E., & Crivelli, A. J. (1999). Passage de poissons du rhône par les pompes d'irrigation de camargue : Premiers résultats. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, *October 1997*, 31–43.

Roche, H., Vollaire, Y., Persic, A., Buet, A., Oliveira-Ribeiro, C., Coulet, E., Banas, D., & Ramade, F. (2009). Organochlorines in the Vaccarès Lagoon trophic web (Biosphere Reserve of Camargue, France). *Environmental Pollution*, *157*(8–9), 2493–2506. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.03.016

Roche, H., Buet, A., & Ramade, F. (2002). Accumulation of lipophilic microcontaminants and biochemical responses in eels from the Camargue biosphere reserve. *Ecotoxicology*, *11*(3), 155–164. https://doi.org/10.1023/A:1015418714492

Rossi, R., & Villani, P. (1980). A biological analysis of eel catches, Anguilla anguilla L., from the lagoons of Lesina and Varano, Italy. *Journal of Fish Biology*, *16*(4), 413–423. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb03719.x

Russell Poole, W., & Reynolds, J. D. (1998). Variability in growth rate in European eel Anguilla anguilla (L.) in a western Irish catchment. *Biology and Environment*, *98*(3), 141–145.

Saglio, P., Escaffre, A. M., & Blanc, J. M. (1988). Structural characteristics of the epidermal mucosa in yellow and silver European eel, Anguilla anguilla (L.). *Journal of Fish Biology*, *32*(4), 505–514. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05390.x

Schabuss, M., Kennedy, C. R., Konecny, R., Grillitsch, B., Reckendorfer, W., Schiemer, F., & Herzig, A. (2005). Dynamics and predicted decline of Anguillicola crassus infection in European eels, Anguilla anguilla , in Neusiedler See, Austria . *Journal of Helminthology*, *79*(2), 159–167. https://doi.org/10.1079/joh2005281

Schmidt. (1923). The Breeding Places of the Eel. *The Lancet*, *203*(5244), 458. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(01)16090-3

Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, *9*(7), 671–675. https://doi.org/10.1038/nmeth.2089

Shapiro, S. S., & Wilk, M. B. (1965). An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*, *52*(3/4), 591. https://doi.org/10.2307/2333709

Simon, J. (2007). Age, growth, and condition of European eel (Anguilla anguilla) from six lakes in the River Havel system (Germany). *ICES Journal of Marine Science*, *64*(7), 1414–1422. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm093

Simon, J., Ubl, C., & Dorow, M. (2013). Growth of European eel Anguilla anguilla along the southern Baltic coast of Germany and implication for the eel management. *Environmental Biology of Fishes*, *96*(9), 1073–1086. https://doi.org/10.1007/s10641-012-0104-4

Slos, S., & Stoks, R. (2008). Predation risk induces stress proteins and reduces antioxidant defense. Functional Ecology, 22(4), 637–642. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01424.x

Smirnov, N. . (1939). Estimate of deviation between empirical distribution functions in two independent samples. *Bull. Moscow Univ*, *2*, 3–16.

Student. (1908). The probable error of a mean. *Biometrika*, *6*, 1–25. https://doi.org/10.1093/biomet/6.1.1

Svedadang, H., & Wickstrom, H. (1997). Low fat contents in female silver eels: Indications of insufficient energetic stores for migration and gonadal development. *Journal of Fish Biology*, *50*(3), 475–486. https://doi.org/10.1006/jfbi.1996.0313

Svedäng, H., Neuman, E., & Wickström, H. (1996). Maturation patterns in female European eel: Age and size at the silver eel stage. *Journal of Fish Biology*, *48*(3), 342–351. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01432.x

Tukey, J. W. (1977). *Exploratory Data Analysis* (Pearson (ed.)).

Tuset, V. M., Lozano, I. J., Gonzalez, J. ., Pertusa, J. F., & Garcia-Diaz, M. M. (2003). Shape indices to identify regional differences in otolith morphology of comber, Serranus cabrilla (L ., 1758). *Journal of Applied Ichthyology*, *19*, 88–93. https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00344.x

Tutman, P., Glamuzina, B., Bartulović, V., & Dulčić, J. (2007). A new maximum length for Anguilla anguilla (Anguillidae). *Cybium*, *31*(4), 485–486. https://doi.org/10.26028/cybium/2007-314-013

Tzeng, W. N., Iizuka, Y., Shiao, J. C., Yamada, Y., & Oka, H. P. (2003). Identification and growth rates comparison of divergent migratory contingents of Japanese eel (Anguilla japonica). *Aquaculture*, *216*(1–4), 77–86. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00053-4

Van Gils, J. A., Edelaar, P., Escudero, G., Piersma, T., Box, P. O., Burg, N.-A. B. Den, Ecological, C., & Studies, E. (1988). Carrying capacity models should not use fixed prey density thresholds: a plea for using more tools of behavioural ecology. *Oikos*, 197–204. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2003.12214.x

Vandenbussche, P. S. P., Spennato, G., & Pierson, P. M. (2019). Juvenile Oblada melanura (L. 1758) otolith shape variation as an early environmental indicator. *Ecological Indicators*, *104*(November 2018), 289–295. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.011

Vaughan, L., Brophy, D., O'Toole, C., Graham, C., Maoiléidigh, N. O., & Poole, R. (2021). Growth rates in a European eel Anguilla anguilla (L., 1758) population show a complex relationship with temperature over a seven-decade otolith biochronology. *ICES Journal of Marine Science*, *78*(3), 994–1009. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa253

Venables, W. N., & Ripley, B. D. (1997). *Tree-based Methods*. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2719-7_14

Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M., & Meekan, M. G. (2000). Comparison of techniques of back-calculation of growth and settlement marks from the otoliths of three species of Diplodus from the Mediterranean Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *57*(6), 1291–1299. https://doi.org/10.1139/f00-055

Vigliola, L., & Meekan, M. G. (2009). Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology. In *Tropical fish otoliths: Information for assessment, management and ecology* (Vol. 11, Issue Geffen 1992). https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5775-5

Vignon, M. (2012). Ontogenetic trajectories of otolith shape during shift in habitat use: Interaction between otolith growth and environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *420–421*, 26–32. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.03.021

Vignon, M., & Morat, F. (2010). Environmental and genetic determinant of otolith shape revealed by a non-indigenous tropical fish. *Marine Ecology Progress Series*, *411*, 231–241. https://doi.org/10.3354/meps08651

Vollestad, L. A. (1992). Geographic Variation in Age and Length at Metamorphosis of Maturing European Eel: Environmental Effects and Phenotypic Plasticity. *The Journal of Animal Ecology*, *61*(1), 41. https://doi.org/10.2307/5507

Wahlberg, M., Westerberg, H., Aarestrup, K., Feunteun, E., Gargan, P., & Righton, D. (2014). Deep-Sea Research I Evidence of marine mammal predation of the European eel (Anguilla anguilla L .) on its marine migration. *Deep-Sea Research Part I*, *86*, 32–38. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.01.003

Westerberg, H., Lagenfelt, I., & Svedäng, H. (2007). Silver eel migration behaviour in the Baltic. *ICES Journal of Marine Science*, *64*(7), 1457–1462. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm079

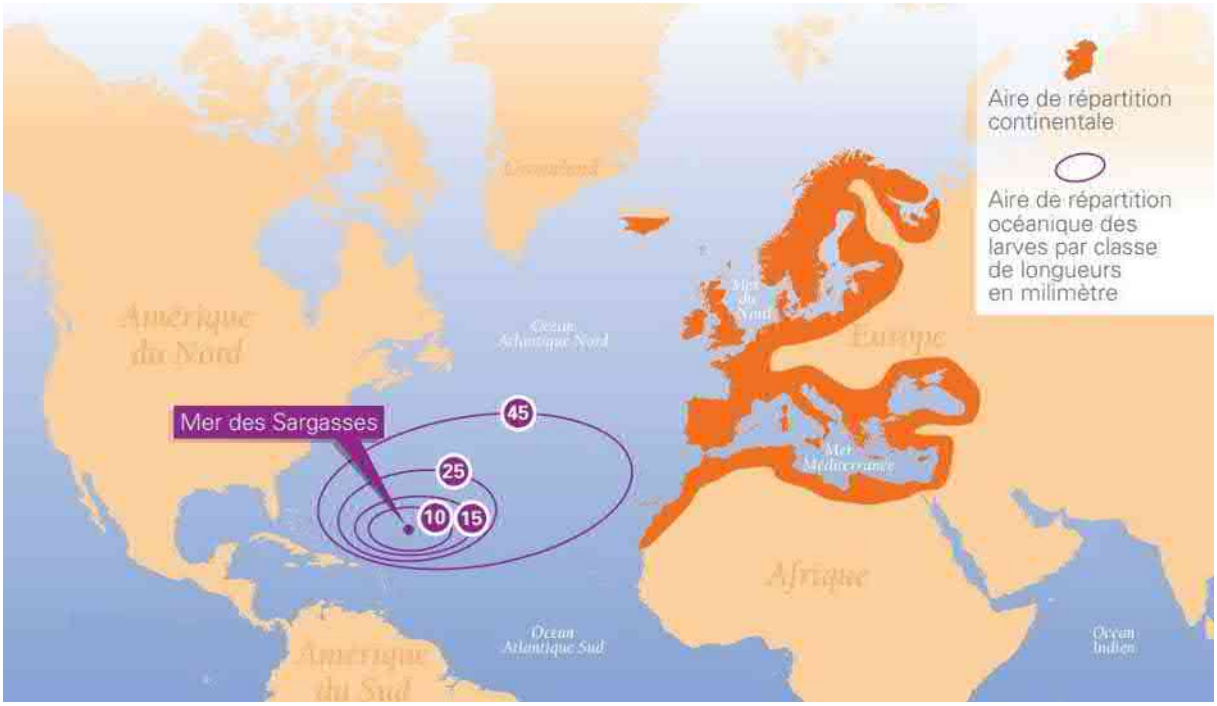
Wickham, H. (2011). The split-apply-combine strategy for data analysis. *Journal of Statistical Software*, *40*(1), 1–29. https://doi.org/10.18637/jss.v040.i01

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., … Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open-Source Software*, *4*(43), 1686. https://doi.org/10.21105/joss.01686

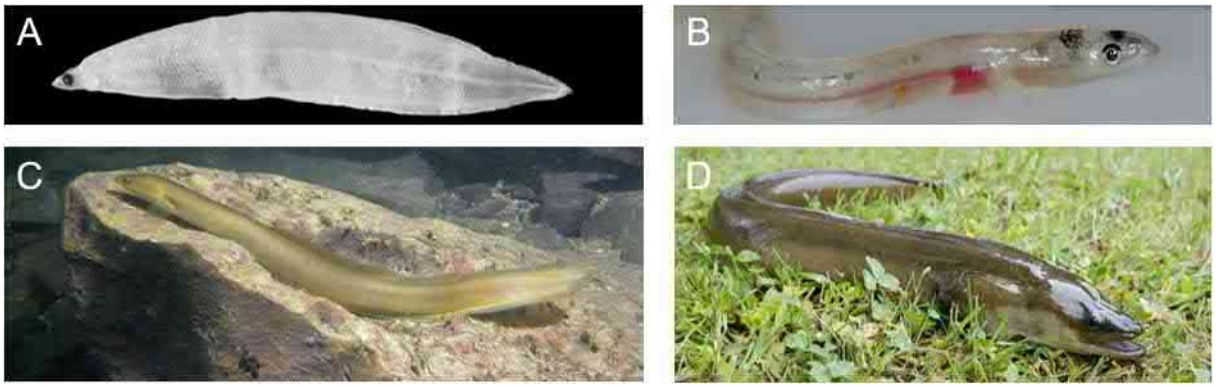
Winn, H. E., Richkus, W. A., & Winn, K. L. (1975). American eel (Anguilla rostrata) in Rhode Island streams and estuaries. Brand, 166, 156–166. https://doi.org/10.1007/BF01611803

Yamauchi, K, Yamamoto, K. (1974). Sexual maturation of Japanese eel and production of eel larvae in the aquarium. Nature, 251, 220–222. https://doi.org/10.1038/251220a0

ANNEXES



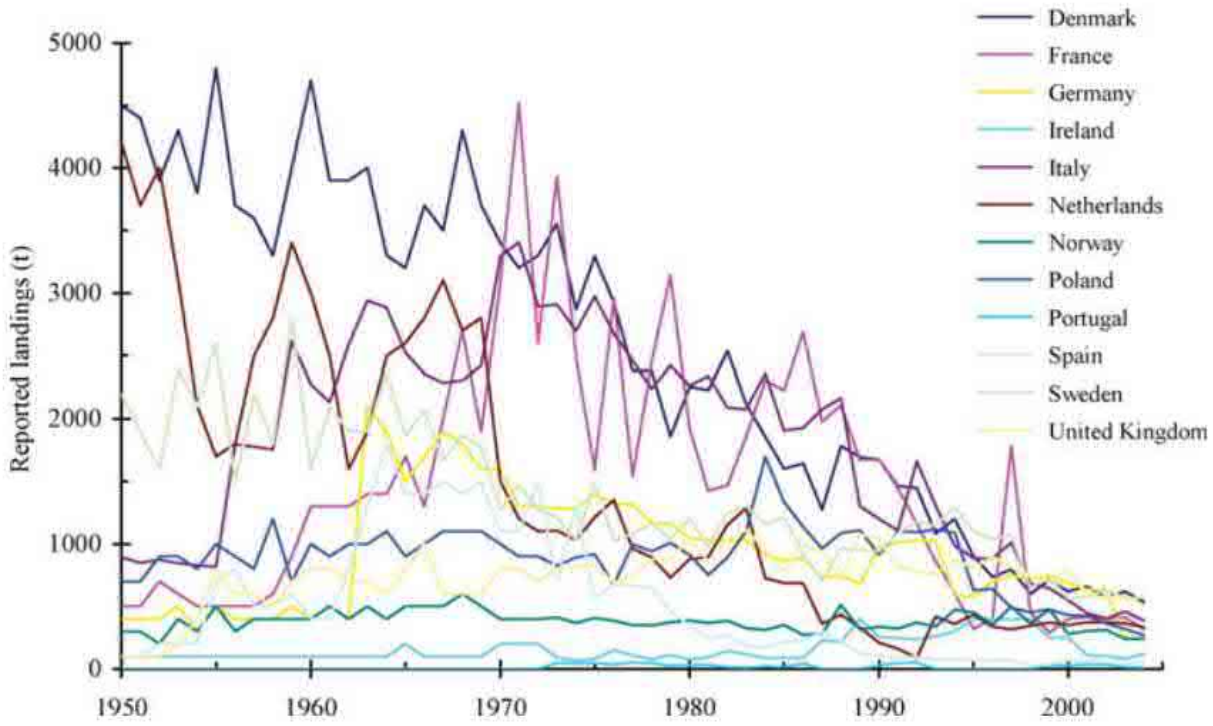
Annexe 1 : Aire de répartition de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla* (d'après Adam, 1997)



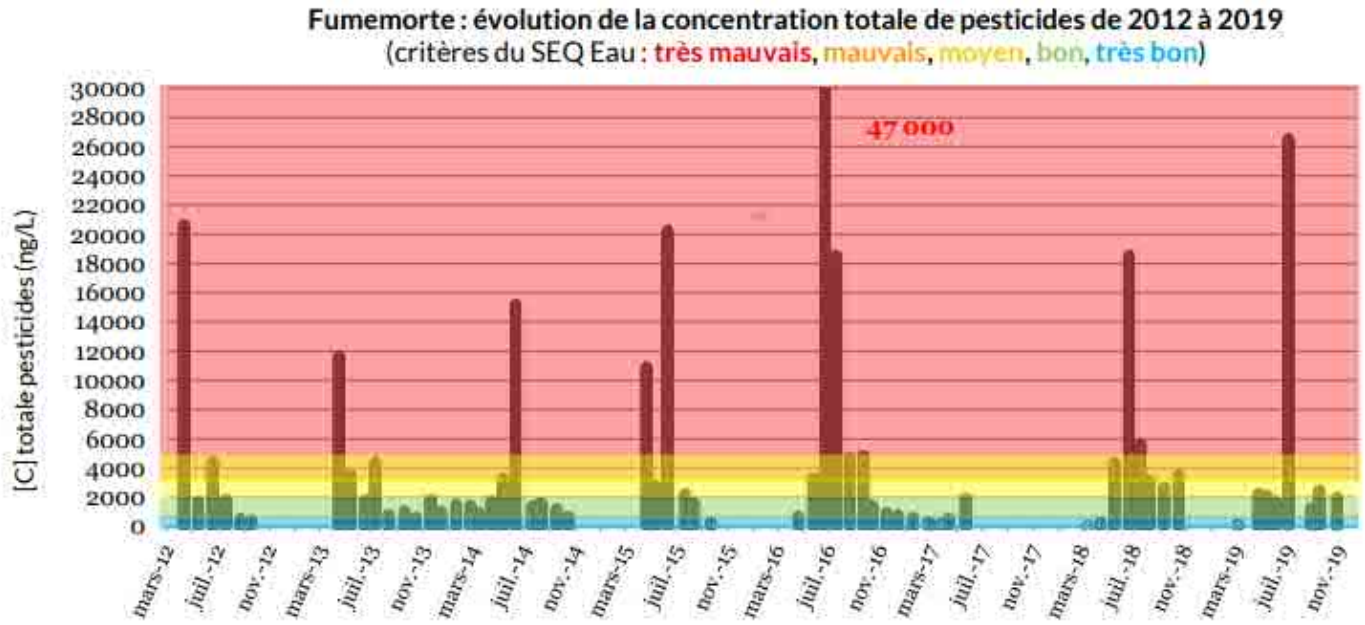
Annexe 2 : Photographies des différents stades de l'anguille européenne, *Anguille anguilla*. (A) Larve leptocéphale, ©Lecomte-Finiger et al, 2004 ; (B) civelle, ©F.Leborne ; (C) anguille jaune, ©D. Poracchia ; (D) anguille argentée, ©FNPF – L. Madelon.



Annexe 3 : Photographie de plusieurs *Anguillicoloides crassus* retrouvés dans la vessie natatoire d'une anguille européenne, *Anguilla anguilla*. ©Fish Health



Annexe 4 : Tendance de recrutement de l'anguille européenne depuis 1950. (Dekker & Wickström, 2007)



Annexe 5 : Evolution de la concentration totale de pesticides de 2012 à 2019 sur le canal du Fumemorte. (Cheiron & Bricault, 2020)

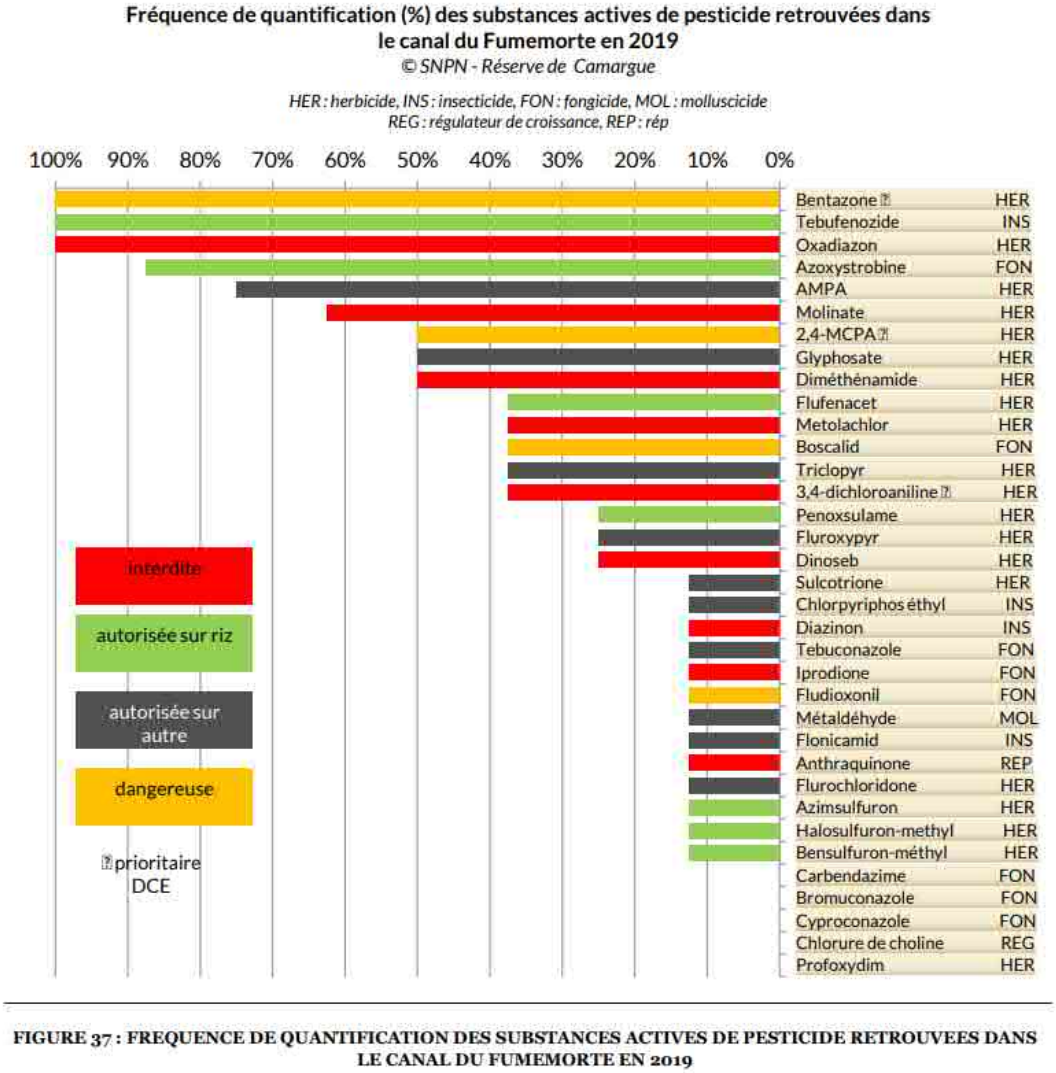
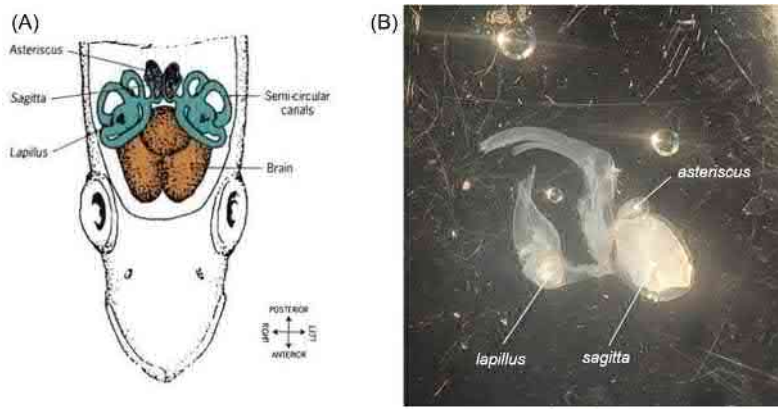
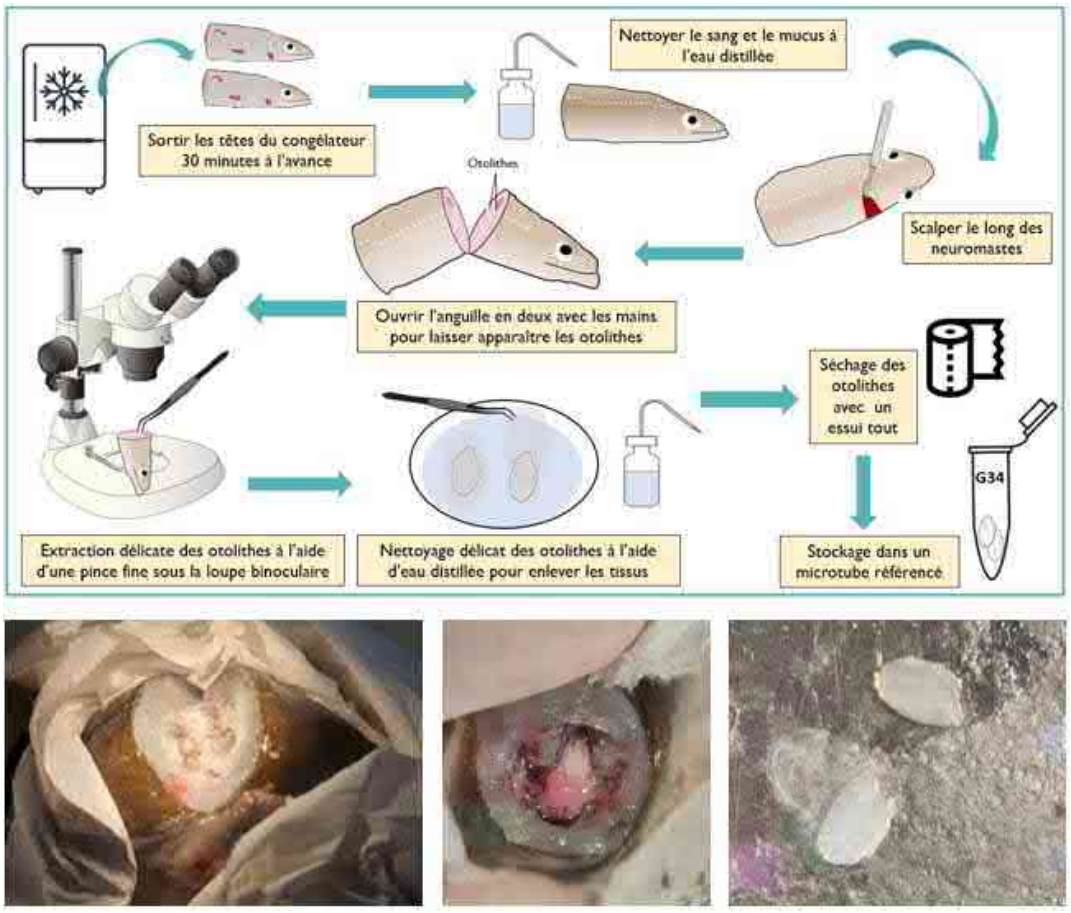


FIGURE 37 : FREQUENCE DE QUANTIFICATION DES SUBSTANCES ACTIVES DE PESTICIDE RETROUVEES DANS LE CANAL DU FUMEMORTE EN 2019

Annexe 6 : Fréquence de quantification de substances actives de pesticide retrouvées dans le canal du Fumemorte en 2019. (Cheiron & Bricault, 2020)



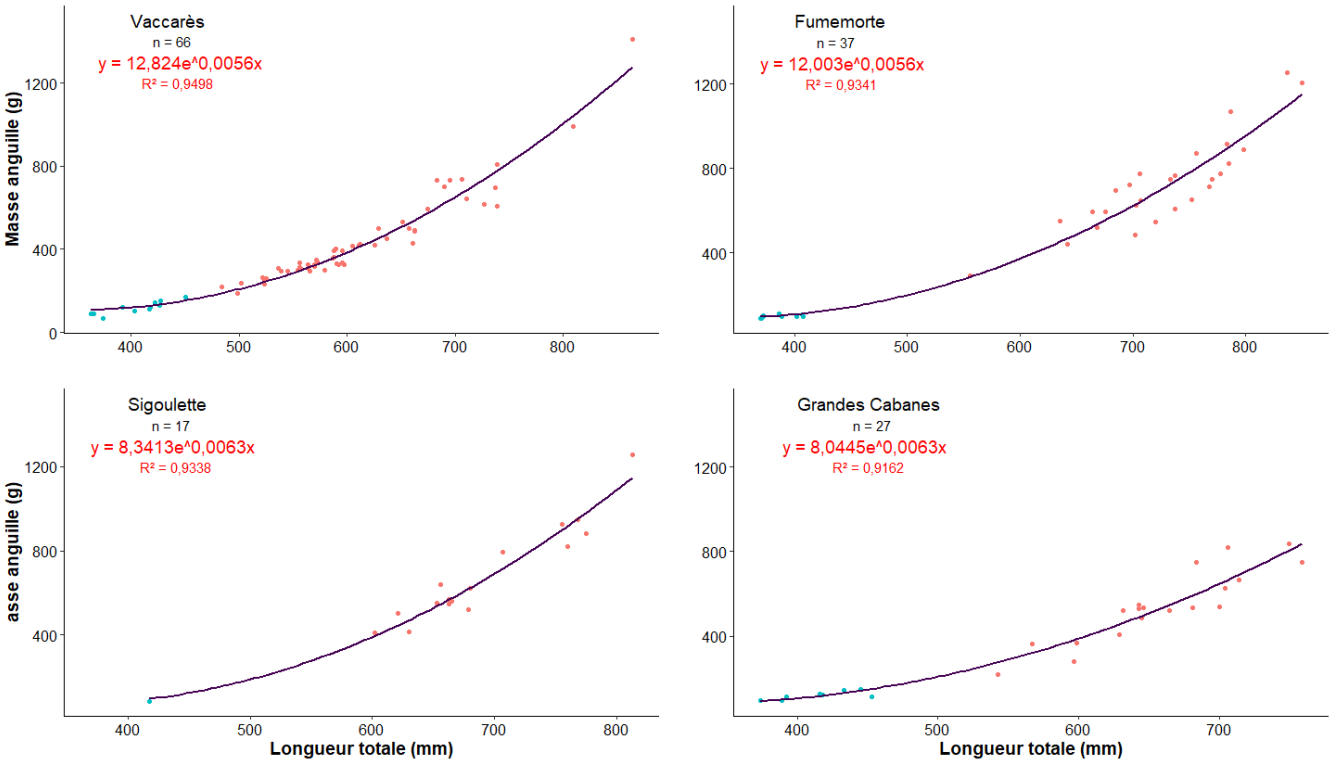
Annexe 7 : (A) Localisation des paires d'otolithes dans l'oreille interne des poissons, (Panfili, 2002). (B) Photographies des trois paires d'otolithes de l'anguille européenne, extraite avec des pinces fines.

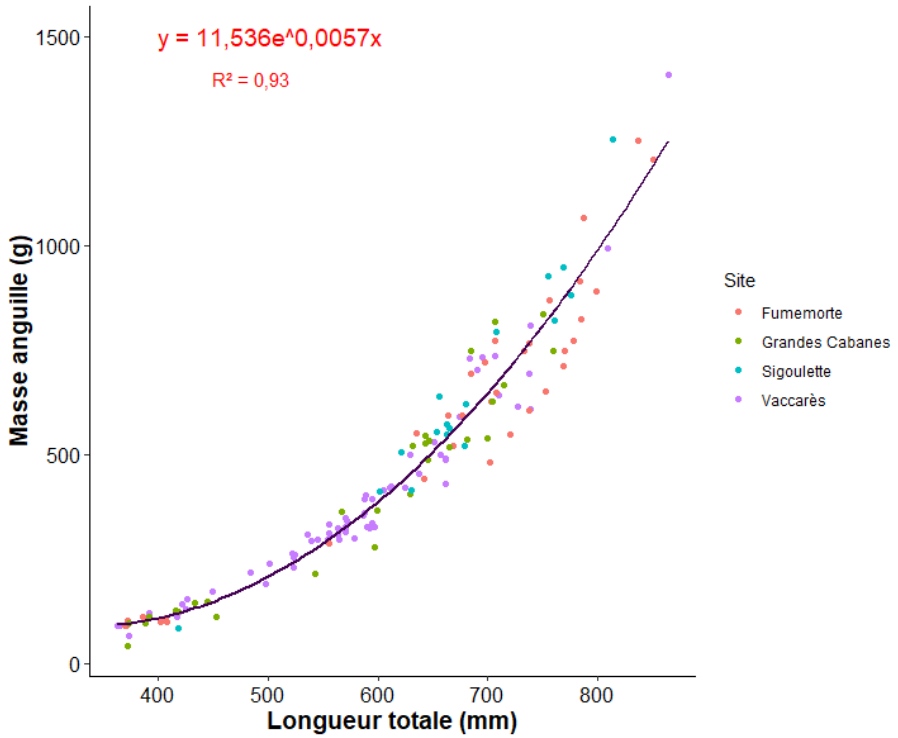


Annexe 8 : Protocole d'extraction des otolithes chez l'anguille européenne et photographies des manipulations.



Annexe 9 : Photographies d'otolithes vatérités observés à la loupe binoculaire.





Annexe 10 : Relation de la Masse en fonction de la longueur totale des anguilles argentées (A) dans chaque différents sites échantillonnés ; (B) dans l'ensemble des sites. L'équation de la courbe exponentielle et le R^2 sont représentés.

Annexe 11 : Données de longueur totale (L_T) et Masse des anguilles des différents sites échantillonnés.

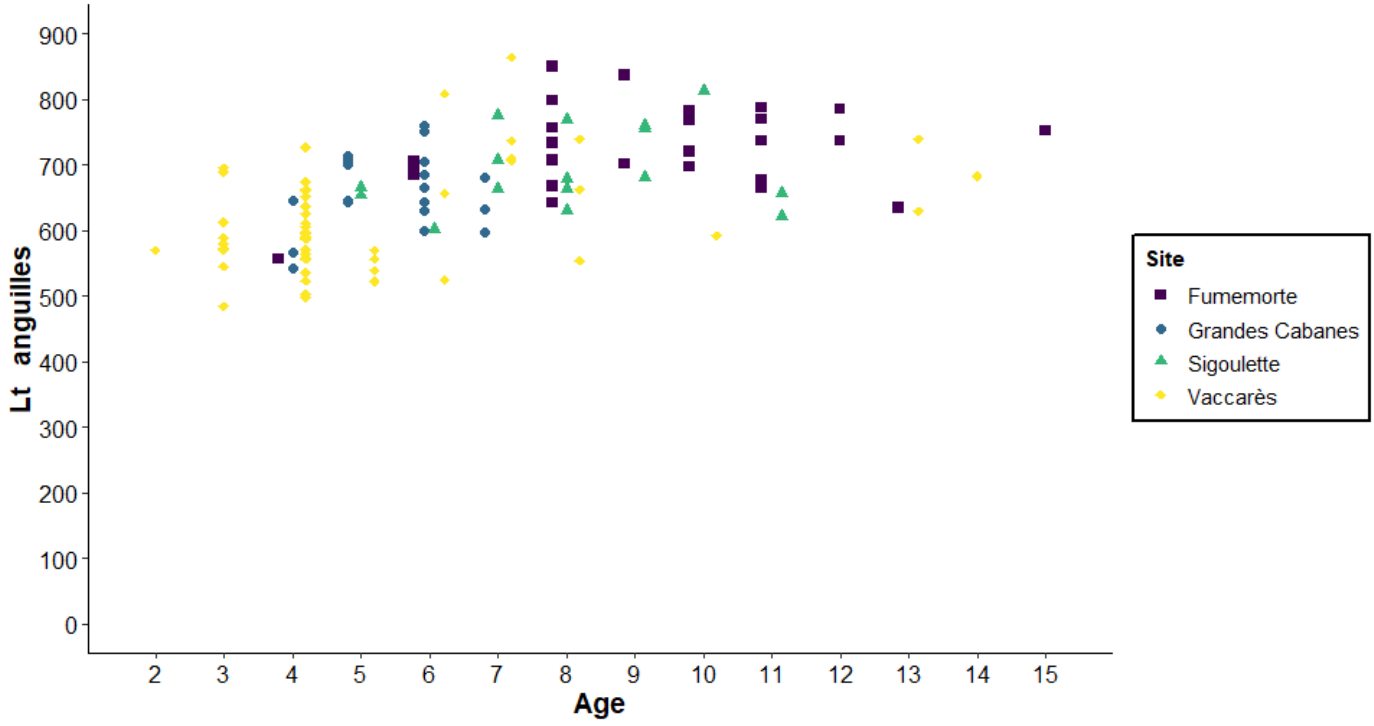
			LT			Masse		
Site	**Stade et sexe**	**n**	Mean (± S.D)	min	max	Mean ± S.D	min	max
Vaccarès	**A. argentées**							
	Mâles	11	405.2 (± 8.5)	363.0	450.0	118.1 (± 9.1)	67.5	171.4
	Femelles	55	611.8 (± 10.7)	484.0	864.0	440.7 (± 29.2)	189.5	1410.0
Fumemorte	**A. argentées**							
	Mâles	10	387.9 (± 5.0)	370.0	408.0	99.31 (± 2.2)	89.10	110.50
	Femelles	27	727.1 (± 12.5)	556.0	850.0	722.5 (± 41.8)	288.7	1251.4
Grandes Cabanes	**A. jaune**							
	Femelles	20	607.7 (± 20.3)	446.0	798.0	410.8 (± 40.5)	129.6	750.7
	Indifférenciées	13	414.9 (± 10.7)	341.0	469.0	98.29 (± 11.4)	38.80	161.00
	A. argentées							
	Mâles	9	402.5 (± 4.7)	363.0	453.0	111.2 (± 4.2)	67.5	171.4
	Femelles	18	658.3 (± 13.3)	543.0	759.0	555.5 (± 22.5)	189.5	1410.0
Sigoulette	**A. jaune**							
	Femelles	15	613 (± 23.2)	452	763	460.9 (± 61.1)	151.3	1011.0
	Indifférenciées	3	341.7 (± 14.8)	324.0	371.0	56.23 (± 6.2)	47.90	68.30
	A. argentées							
	Mâles	1	418	418	418	84.7	84.7	84.7
	Femelles	16	693.1 (± 15.6)	602.0	813.0	685.7 (± 57.7)	411.9	1255.6

	Vaccarès	Fumemorte	Grandes Cabanes
Fumemorte	**0.0000***		
Grandes Cabanes	**0.0403***	**0.0139***	
Sigoulette	**0.0003***	0.5017	0.4952

Annexe 12 : Résultats du test de Tukey post hoc sur la comparaison de moyenne de longueur totale des anguilles femelles argentées entre les sites échantillonnés

Annexe 13 : Données d'âges des anguilles des différents sites échantillonnés.

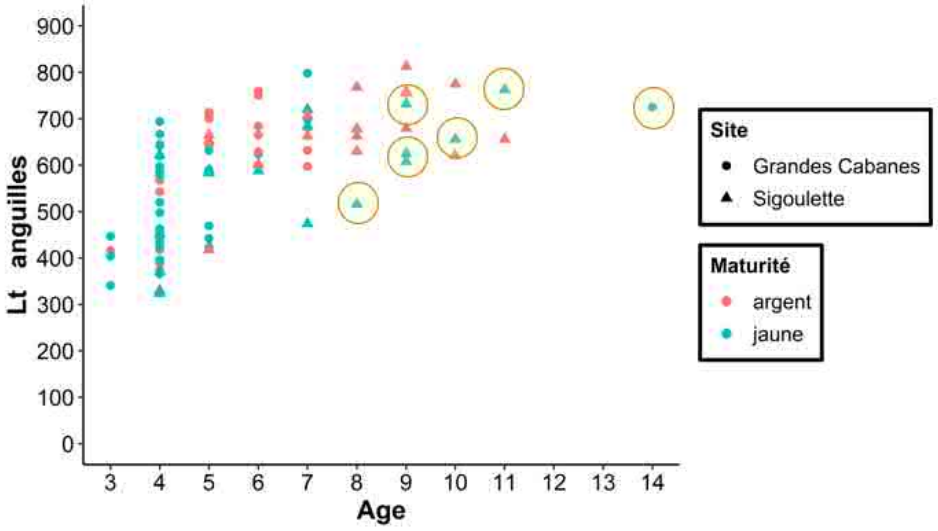
			Age		
Site	**Stade et sexe**	**n**	Mean (± S.D)	min	max
Vaccarès	**A. argentées**				
	Mâles	11	6.27 (± 0.87)	2	11
	Femelles	55	5.05 (± 0.35)	2	14
Fumemorte	**A. argentées**				
	Mâles	10	6.0 (± 0.42)	6	10
	Femelles	27	9.37 (± 0.46)	4	15
Grandes Cabanes	**A. jaune**				
	Femelles	20	5.26 (± 0.59)	4	15
	Indifférenciées	13	4.23 (± 0.20)	3	5
	A. argentées				
	Mâles	9	3.87 (± 0.12)	3	4
	Femelles	18	5.57 (± 0.22)	4	7
Sigoulette	**A. jaune**				
	Femelles	15	7.33 (± 0.58)	4	11
	Indifférenciées	3	4.23 (± 0.33)	3	5
	A. argentées				
	Mâles	1	5	5	5
	Femelles	16	8 (± 0.46)	5	11



Annexe 14 : Relation entre la longueur totale (L_T) et l'âge des anguilles argentées femelles dans les sites échantillonnés.

Annexe 15 : Résultast du test de Dunn post hoc sur la comparaison de moyenne de l'âge des anguilles femelles argentées entre les sites échantillonnés

	Vaccarès	Fumemorte	Grandes Cabanes
Fumemorte	**1.87e-11***		
Grandes Cabanes	0.655	**0.0139***	
Sigoulette	**0.0004***	0.337	**0.0419***



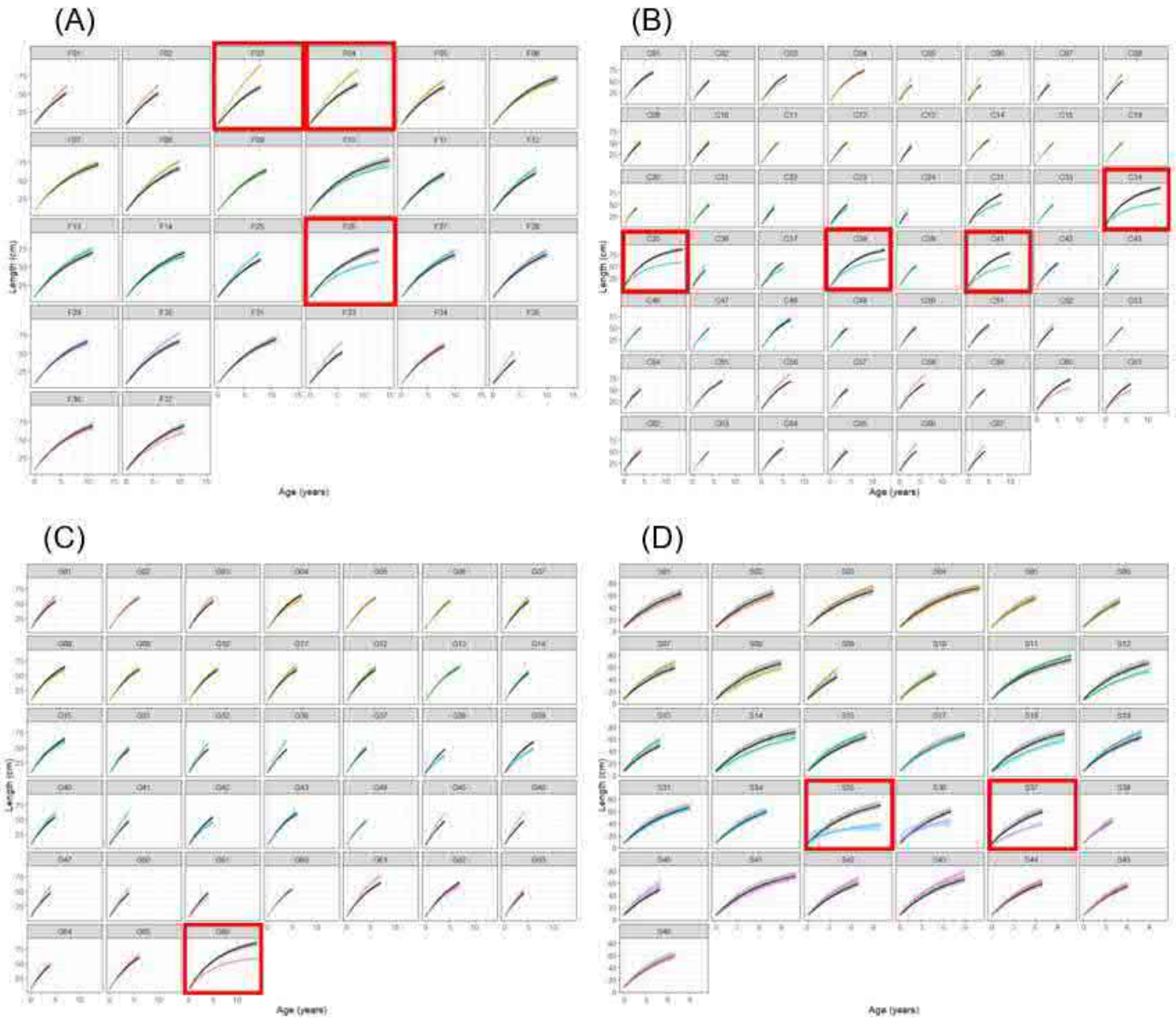
Annexe 16 : Répartition de la longueur totale (L_T) en fonction de l'âge des anguilles jaunes et argentées dans le marais des Grandes Cabanes et le canal de la Sigoulette.

Annexe 17 : Résultats du test de Dunn post hoc sur la comparaison de moyenne du facteur de croissance K des anguilles femelles entre les sites échantillonnés

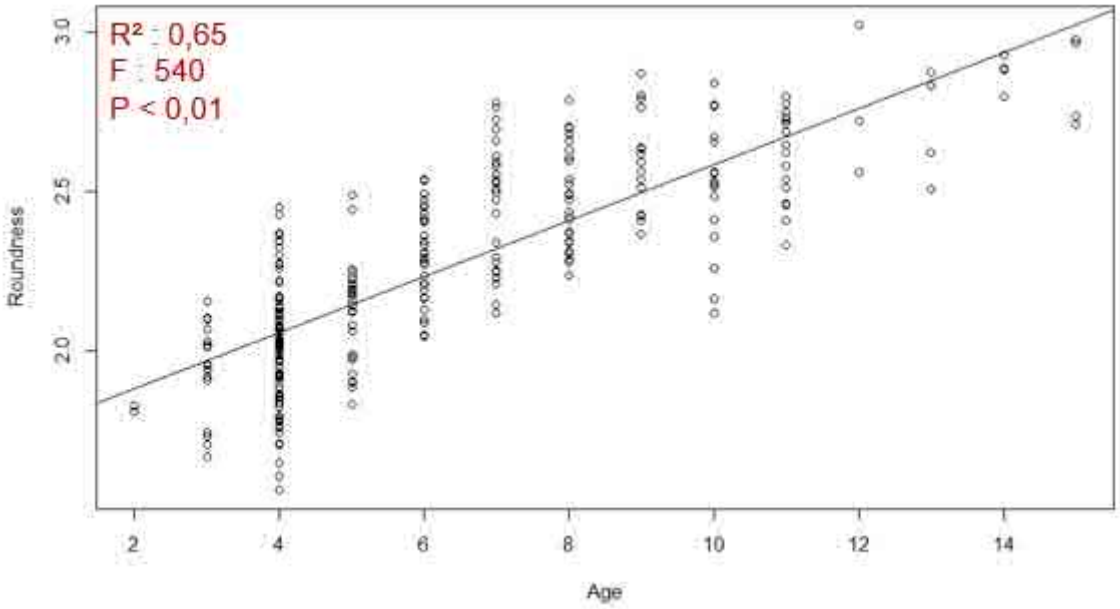
	Vaccarès	Fumemorte	Grandes Cabanes
Fumemorte	**0.000***		
Grandes Cabanes	**0.000***	**0.000***	
Sigoulette	**0.000***	**0.000***	**1.25e-232**

Annexe 18 : Résultats du test de Dunn post hoc sur la comparaison de moyenne de la longueur asymptotique L_{inf} des anguilles femelles entre les sites échantillonnés

	Vaccarès	Fumemorte	Grandes Cabanes
Fumemorte	**0.000***		
Grandes Cabanes	**0.000***	**0.000***	
Sigoulette	**0.000***	**0.000***	**2.11e-160**



Annexe 19 : Courbes de croissance individuelle en comparaison à la courbe de croissance moyenne des anguilles femelles pour (A) le canal du Fumemorte ; (B) l'Etang du Vaccarès ; (C) le marais des Grandes Cabanes et (D) le canal de la Sigoulette. Un encadré rouge correspond aux individus qui divergent significativement de la courbe moyenne



Annexe 20 : Relation linéaire entre la rondeur de l'otolithe et l'âge de l'anguille

Annexe 21 : Comparaison de l'âge, de la longueur totale (L_T) des anguilles femelles argentées et des paramètres de croissance L_{inf} et K des anguilles femelles dans différents pays. FR : France ; IT : Italie ; PT : Portugal ; SP ; Espagne ; TK : Turquie ; UK : Royaume-Unis ; SW : Suède ; NW : Norvège ; IR : Irlande. Dans différents habitats. BW : Eaux saumâtres ; FW : Eaux douces ; S : Marais ; M : Eau de mer. Données trouvées dans la littérature. (a, nos résultats ; b, Melia et al, 2006b ; c, Acou et al, 2003 ; d, De Leo & Gatto, 1995 ; e, Castaldelli et al, 2014 ; f, Correia et al, 2021 ; g, Fernandez-Delgado et al, 1988 ; h, Barcala et al, 2022 ; i, Ozdilek et al, 2006 ; j, Apramahian et al, 2007 ; k, Apramahian, 1988 ; l, Svedäng et al, 1996 ; m, Durif et al, 2020 ; n, Arai et al, 2006) ;

ref	Système	Habitat	Age			L_T (mm)			L_{inf} (mm)	K
			mean ± S.D	min	max	mean ± S.D	min	max	mean ± S.D	mean ± S.D
a	Vaccarès (FR)	BW	5.05 ± 0.35	2	14	611.8 ± 10	484	864	948.8 ± 3.45	0.17 ± 0.01
b	Vaccarès-Impériaux (FR)	BW	5	NA	NA	423 ± 95	300	722	579.7 ± 50.35	0.63 ± 0.18
c	Vaccarès (FR)	BW	4.17 ± 0.73	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
a	Fumemorte (FR)	FW	9.37 ± 0.46	4	15	727.1 ± 12.5	556	850	917 ± 4.18	0.12 ± 0.01
b	Fumemorte (FR)	FW	NA	NA	NA	NA	NA	NA	515.91 ± 17.84	0.39 ± 0.05
c	Fumemorte (FR)	FW	7.75 ± 0.82	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
a	Sigoulette (FR)	FW	8 ± 0.46	5	11	693.1 ± 15.6	602	813	878.9 ± 3.77	0.15 ± 0.02
a	Grandes Cabanes (FR)	S + FW	5.57 ± 0.22	4	7	658.3 ± 13.3	543	759	937 ± 4.13	0.16 ± 0.01
b	Comacchio (IT)	BW	NA	NA	NA	NA	NA	NA	547.61 ± 4.28	0.52 ± 0.05
d	Comacchio (IT)	BW	NA	NA	NA	NA	NA	NA	762 ± 14	0.23 ± 0.01
e	Comacchio (IT)	BW	NA	4.5	10.5	NA	405	1050	1559.4	0.087
f	Santo André (PT)	BW	NA	NA	NA	NA	NA	NA	712.0	0.42
f	Tagus (PT)	BW	NA	NA	NA	NA	NA	NA	786	0.15
g	Guadalquivir (SP)	BW	NA	NA	7	NA	NA	541	NA	NA
h	Mar menor (SP)	BW	NA	NA	10	569,9 ± 55	NA	836	NA	NA
i	Rivière Asi (TK)	FW	NA	NA	18	537 ± 119	NA	920	737.3	0.384
j	Rivière Severn (UK)	FW	NA	NA	NA	NA	NA	NA	895	0.057
k	Rivière Severn (UK)	FW	17.8 ± 0.8	NA	NA	642.8 ± 23.2	350	841	NA	NA
l	Forsmark (SW)	BW	13 ± 2.5	10	17	782 ± 71	648	916	NA	NA
l	Väddö (SW)	BW	19 ± 2.9	11	29	868 ± 64	647	1007	NA	NA
l	Kvädöfjärden (SW)	BW	18 ± 4.1	11	27	833 ± 61	665	957	NA	NA
l	Simpevarp (SW)	BW	12 ± 4.0	7	19	797 ± 84	639	1013	NA	NA
l	Vendelsöfjorden (SW)	M	13 ± 1.9	8	15	645 ± 59	533	744	NA	NA
l	Viskan (SW)	FW	17 ± 4.7	9	28	602 ± 67	464	742	NA	NA
m	Hjälmaren (SW)	FW	15 ± 2.2	12	19	811 ± 77	579	1012	NA	NA
n	Isma (NW)	FW	19 ± 4	8	39	600 ± 70	400	1300	NA	NA
o	Irish waters (IR)	FW	17 ± 3.8	9	24	604 ± 127.7	344	805	NA	NA

Résumé

La forme des otolithes, l'âge et la croissance de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) provenant de quatre sites hétérogènes de l'hydrosystème du Vaccarès en Camargue ont été analysés sur un échantillon de 198 individus, capturés entre octobre et décembre 2021. La forme des otolithes a été décrite en utilisant les coefficients de Fourier et les indices de forme. L'âge a été déterminé par la lecture des stries de la paire sagittale des otolithes, concrétions calcaires dans l'oreille interne des poissons. Les longueurs aux âges antérieurs ont été calculées par des méthodes de rétrocalcul à partir des mesures des stries de croissance des otolithes. Le modèle de croissance de Von Bertalanffy appliqué aux longueurs rétrocalculées a permis de comparer le facteur de croissance K et la longueur asymptotique L_{inf} entre les sites.

Nous avons montré que les quatre sites semblent avoir des conditions environnementales assez contrastées pour induire des différences dans la forme des otolithes, offrant des conditions de vie différentes pour les individus. Les anguilles sont plus petites, plus jeunes et avec une croissance plus rapide dans l'Etang du Vaccarès et le Marais des Grandes Cabanes que dans le canal du Fumemorte et le canal de la Sigoulette. Ces différences proviennent probablement des caractéristiques spécifiques des milieux. La croissance est accélérée dans les milieux où la salinité est la plus élevée. Le site de Vaccarès (lagune) et le site des Grandes Cabanes (marais) sont des milieux productifs permettant une production accélérée de futurs géniteurs par rapport aux deux autres sites en eau douce. Si les anguilles provenant du Vaccarès sont capables de dévaler pour rejoindre la mer, celles provenant de Grandes Cabanes n'ont pour seule voie de sortie que le canal de la Sigoulette. Ces sites, dits poldérisés, n'ont pas de connexion à la mer, empêchant les anguilles de rejoindre le stock de reproducteurs. Les futures analyses de microchimie et les données de télémétrie permettront de connaître l'histoire de vie des individus et mieux comprendre les migrations inter-sites.