Aquat. Living Resour. 13 (2000) 411−420
© 2000 Ifremer/CNRS/INRA/IRD/Cemagref/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés
S0990744000010925/FLA

Identification des flux de civelles (*Anguilla anguilla*) à partir des relations d'allométrie en fonction des conditions hydrodynamiques de l'estuaire de l'Adour

Marie-Noëlle de Casamajor[a,b,*], Patrick Prouzet[b], Pascal Lazure[c]

[a] *Université de Pau et des pays de l'Adour, laboratoire d'écologie moléculaire, avenue de l'université, 64000 Pau, France*

[b] *Ifremer, laboratoire halieutique d'Aquitaine, B.P. 3, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France*

[c] *Ifremer, B.P. 70, 29280 Plouzané, France*

Reçu le 22 novembre 1999 ; accepté le 8 septembre 2000

Abstract – Identification of glass eels groups (*Anguilla anguilla*) from variability of allometry relations according to hydrodynamics conditions in the Adour estuary. Biological data on glass eels (*Anguilla anguilla*) were collected during two successive sampling periods from November to March (1996–1997 and 1997–1998) on the Adour estuary. As for other estuaries, decrease in length (mean of 73.5 to 67.4 mm) and weight (mean of 3.5 to 2.6 dg) of glass eels were observed. Weight and length characteristics were used to identify groups of glass eels. These groups were well distinguished during the first sampling period but some overlaps appeared in the second one. Fluctuations of static allometry and similarity coefficients showed successive glass eels arrivals in the lower part of the estuary during the two seasons. We used fluctuations of the index of similarity in the second period to describe arrivals of glass-eels groups. The conjunction of strong floods and weak tide coefficients leads to unfavourable conditions of migration for the glass eels penetrating the estuary. After accumulation of shoals of glass eels in the lower part of the estuary, when hydrological conditions become again favourable, the mixed shoals migrate again by successive 'waves', at the rhythm of tides. © 2000 Ifremer/CNRS/INRA/IRD/Cemagref/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

biometry / hydrodynamic model / migratory flow / glass-eels / Adour estuary

Résumé – Les caractéristiques biologiques des civelles (*Anguilla anguilla*) ont été étudiées entre novembre et mars lors de deux campagnes d'échantillonnage successives (1996–1997 et 1997–1998) dans l'estuaire de l'Adour. Une diminution de la longueur (en moyenne de 73,5 à 67,4 mm) et du poids (en moyenne de 3,5 à 2,6 dg) des civelles durant la saison de migration est observée comme sur les autres estuaires. Différents groupes de civelles peuvent être identifiés au cours de chaque saison étudiée. Les variations du coefficient d'allométrie statique et de l'indice de similarité indiquent l'arrivée successive de différents flux dans le bas estuaire. Ces groupes sont bien différenciés lors de la première campagne alors qu'ils se chevauchent dans le temps lors de la seconde. La conjonction de forts débits fluviaux et de faibles coefficients de marée induit des conditions de migration défavorables pour les civelles qui pénètrent en estuaire. Après accumulation des bancs de civelles dans la partie basse de l'estuaire, quand les conditions hydrologiques redeviennent favorables, les bancs mélangés remontent vers l'amont par « vagues » successives, au rythme des marées. © 2000 Ifremer/CNRS/INRA/IRD/Cemagref/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

biométrie / modèle hydrodynamique / flux migratoires / civelle / estuaire de l'Adour

1. INTRODUCTION

Les variations des caractéristiques morphométriques (poids, longueur et stades pigmentaires) des civelles d'*Anguilla anguilla* (Heldt et Heldt, 1929 ; Boëtius et Boëtius, 1989 ; Desaunay et Guérault, 1997) ou d'*Anguilla rostrata* (Haro et Krueger, 1987 ; Jessop, 1998) au cours de la saison de migration ont été largement décrites. Les auteurs signalent une diminution de la longueur et du poids pour un stade donné ainsi qu'une augmentation du nombre d'individus pigmentés. Ces variations ont été étudiées sur le bassin

*Correspondance et tirés à part.
Adresse e-mail : decasa@st-pee.inra.fr (M.N. de Casamajor).

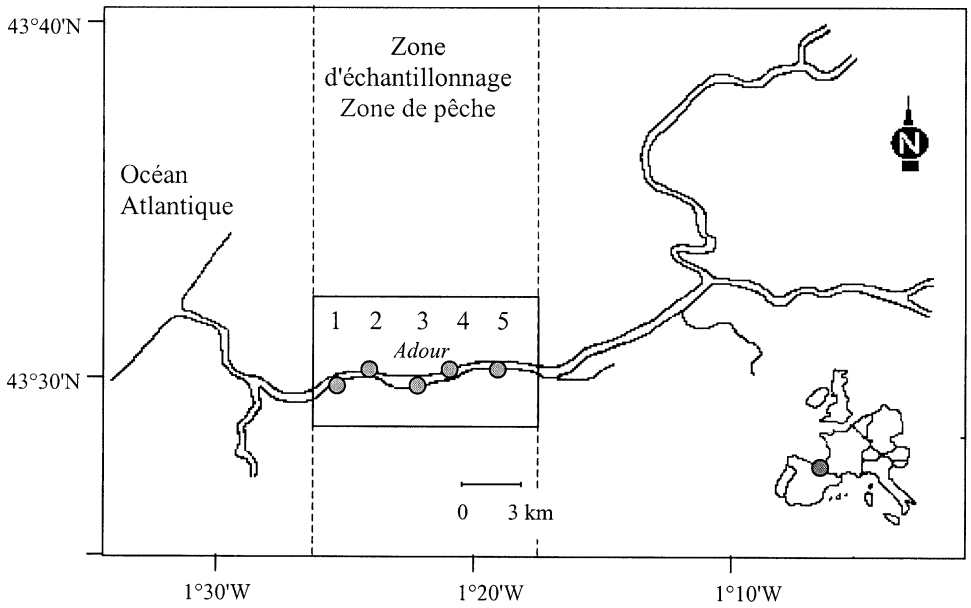

Figure 1. Localisation de la zone de pêche et des 5 stations d'échantillonnage dans l'estuaire de l'Adour. ● Stations d'échantillonnage dans l'estuaire de l'Adour (de 1 à 5).

Figure 1. Sampling area and location of the 5 sampling stations on the Adour Estuary. ● Sampling stations at the Adour estuary (1 to 5).

versant de l'Adour, mais aussi dans la zone littorale proche de son embouchure (Charlon et Blanc, 1982) à partir d'échantillons expérimentaux prélevés à l'aide de tamis professionnels. Ces travaux intègrent des variations morphométriques qui résultent de la traversée du milieu océanique jusqu'au plateau continental et de la traversée de l'estuaire.

L'originalité de ce travail est d'analyser les caractéristiques des civelles selon un plan d'échantillonnage adapté à la dynamique des masses d'eau et sur l'ensemble de la tranche d'eau (de Casamajor, 1998) dans la partie inférieure de l'estuaire maritime. La précision du plan d'échantillonnage nous a permis d'étudier les modifications métriques et pondérales que subissent les civelles au cours de leur passage dans la partie basse du fleuve. Elle s'avère complémentaire des travaux déjà effectués sur ce bassin, permettant de caractériser les migrants soit sur le littoral, soit lors de leur passage en zone fluviale, en amont de l'estuaire maritime (Charlon et Blanc, 1982).

L'objectif de ce travail est d'étudier la fragmentation des flux de civelles au cours de deux saisons, à partir des fluctuations de longueur et de poids suivant leur date d'arrivée dans la zone de propagation de la marée dans l'estuaire. Ce travail s'inscrit dans un cadre de recherche qui vise à quantifier l'abondance des individus qui transitent dans l'estuaire au cours de la saison de migration (Bru et al., 1996). Cette évaluation est indispensable pour déterminer le taux d'exploitation de la civelle sur ce bassin et dans une optique plus large de gestion de l'espèce au niveau européen.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Conditions hydrodynamiques

L'estuaire de l'Adour est situé dans le Sud-Ouest de la France (43°30' N et 1°32' W) avec un bassin versant de 16 733 km^2 (*figure 1*). L'influence de l'océan Atlantique et de la chaîne des Pyrénées sur son hydrologie est très forte. Elle provoque une augmentation des précipitations du nord au sud et d'ouest en est. Ces apports d'eau douce permettent à l'Adour de garder un débit moyen soutenu toute l'année (> 300 m^3·s^{-1}).

Un modèle de simulation de propagation de la marée a été mis au point et adapté à l'Adour (Lazure, 1998). En intégrant l'intensité du courant fluvial et la variabilité du cycle des marées, il permet de calculer la vitesse de propagation de la marée vers l'amont. Bien que ne considérant que la composante horizontale de la propagation de la marée et négligeant les effets rives et les variations du profil bathymétrique en assimilant l'Adour à un canal, il donne, sous cette forme des résultats proches des conditions observées sur le terrain (Sanchez et al., 1999).

En fonction de l'intensité du débit fluvial et du courant de marée, ce modèle permet de définir les jours de blocage hydrologique qui correspondent à une absence de propagation de la marée vers l'amont durant la période du flot.

2.2. Protocole de prélèvement des individus dans l'estuaire

Les campagnes d'échantillonnage se déroulent pendant la saison principale de migration des civelles, de novembre à mars. Deux sorties sont effectuées la nuit chaque semaine. Cinq stations sont échantillonnées de l'aval vers l'amont en suivant le flot. Trois traits de tamis d'une durée de 5 min sont effectués par station en surface et au fond pour la collecte des individus. Le cap et la vitesse sont constants, parallèle à l'axe du fleuve à une vitesse de l'ordre de 1 nœud. Les prélèvements sont réalisés au moyen d'un tamis dont le maillage carré est de 1 mm, l'ouverture est de 0,6 m^2 en surface et 1,13 m^2 en profondeur et la profondeur de 3,6 m.

2.3. Protocole de collecte des données biologiques

Les civelles sont conservées vivantes jusqu'au laboratoire, puis tuées à la nicotine avant d'être mesurées (± 0,1 mm) et pesées (± 0,01 g). La détermination du stade pigmentaire est effectuée selon la classification usuellement employée (Elie et al., 1982 ; Grellier et al., 1991). Le stade 5_B étant le plus fréquent et celui qui correspond à l'arrivée de civelles en estuaire (Lecomte-Finiger et Razouls, 1981), seule l'évolution conjointe de la longueur et du poids pour les individus à ce stade au cours des différentes sorties est étudiée. On élimine ainsi la variabilité liée au temps de résidence des civelles dans l'estuaire (Pyper et Peterman, 1998).

2.4. Traitement statistique

2.4.1. Caractéristiques biométriques des civelles au cours de la saison

Les données de longueur et poids moyens sont traitées par l'analyse de variance à un facteur (date de sortie). L'homoscédasticité des variances résiduelles des modalités du facteur « sortie » est contrôlée par le test de Bartlett (Dagnelie, 1984). Lorsque l'analyse de la variance conduit à refuser l'hypothèse nulle d'absence d'effet de la date de sortie, le test de Tukey (Scherrer, 1984) est utilisé pour déterminer les groupes de moyennes homogènes.

2.4.2. Études des allométries

Afin de caractériser de façon concise les liens existant entre le poids Y_t et la longueur X_t des individus échantillonnés à un moment donné (t), et les modifications relatives entre ces 2 caractéristiques biologiques, une relation d'allométrie de type ($Y = bX^k$), définie après transformation logarithmique des variables est $\text{Log}\, Y = k\, \text{Log}\, X + \text{Log}\, b$ (Teissier, 1960). Cette transformation présente, selon Jolicœur (1963) et Jolicœur et Heusner (1971) les propriétés optimales pour l'étude des croissances relatives et permet, dans de nombreux cas, de ne pas trop s'éloigner des conditions de multinormalité des variables. Dans le cas du poids et de la longueur, on parle d'isométrie, c'est-à-dire de proportionnalité des croissances relatives des parties d'un individu ou de densité invariante d'un organisme, lorsque k est non significativement différent de 3. Huxley (1932), établit que la constante k représente le rapport des taux de croissance relatifs instantanés de Y et de X soit $1 / Y\, \mathrm{d}Y / \mathrm{d}t$ et $1 / X\, \mathrm{d}X / \mathrm{d}t$.

Gould, en 1971, propose un indice de similarité s dont la définition mathématique est la suivante et que nous utiliserons dans la mesure où les pentes k sont non significativement différentes pour les divers échantillons récoltés : $s = \left(b_{t+1} / b_t \right)^{1/(1-k)}$. La variation de longueur dépend donc du rapport des valeurs relatives de b dans les équations $Y_t = b_t X_t^k$ et $Y_{t+1} = b_{t+1} X_{t+1}^k$. Pour la relation entre le poids et la longueur, le poids évoluant isométriquement comme le cube de la longueur, la relation utilisée pour obtenir s sera la suivante : $s = \left(b_{t+1} / b_t \right)^{1/(3-k)}$. Il s'agit ici, d'une allométrie dite « statique » (Gould, 1966 ; 1971) en référence à un stade de développement déterminé.

L'analyse des relations allométriques sera effectuée par le biais de l'analyse de covariance (Quenouille, 1950 ; Mayrat, 1959 ; Draper et Smith, 1966 ; Cox et McCullagh, 1982).

Schématiquement et d'après Cochran (1957) cette analyse, dans ce cas d'étude, peut être définie mathématiquement comme une analyse de variance à 2 facteurs pour laquelle les traitements (τ) sont les sorties de pêche et les répliquats (ρ) sont les nombres d'individus par sortie.

Cette analyse programmée sous l'environnement Mathcad© se fait en 2 temps : test global de l'égalité des n pentes des relations telle que H_0 : $k_1 = k_2, ... = k_n$, puis comparaison des positions des droites de régression dans la mesure où H_0 est acceptée et calcul de l'indice de similarité. Le test des positions n'est pas effectué dans la mesure où l'hypothèse H_0 est rejetée ($k_1 \neq k_2, ... \neq k_n$). L'hypothèse de base de l'analyse de covariance est l'égalité des variances résiduelles qui peut être testée par un test de Bartlett, cependant très sensible à la transformation logarithmique qui conduit généralement à rejeter l'hypothèse d'équivariance (Saporta, 1996).

Nous admettrons ainsi pour la comparaison des droites de régression, l'hypothèse d'homogénéité des variances résiduelles et de normalité des distributions des variables étudiées (utilisation du théorème de la limite centrale), en prenant des groupes d'individus dont l'effectif est supérieur à 100. Bien qu'aucune des 2 variables ne soient contrôlées, la comparaison se fera sur les droites prédictives de Y (poids) en X (longueur). En effet, la longueur de la civelle est une variable moins fluctuante sur une courte période (de l'ordre de la semaine) que le poids. La civelle ne s'alimentant pas en estuaire, son poids a tendance à diminuer et ce,

d'autant plus que les conditions hydrologiques sont contraignantes pour leur migration.

3. RÉSULTATS

3.1. Conditions hydrologiques dans l'estuaire

Les simulations, faites à partir du modèle unidimensionnel, montrent la propagation du front de marée dans la zone d'étude. Les vitesses du courant résultant de la confrontation des deux masses d'eau sont calculées sur les cinq stations prospectées, au maximum de propagation du flot, au cours de la saison de migration.

3.1.1. Campagne 1996–1997

Une période de blocage hydrologique dans l'estuaire (*figure 2a*) quelques jours avant le début de la campagne de prélèvement est observée. Par la suite, durant la totalité de la période d'échantillonnage, le flot se propage vers l'amont sauf à un seul moment, entre le 15 et le 19 février où l'on note un courant de flot sur les stations de prélèvements proches de 0 m·s^{-1}.

3.1.2. Campagne 1997–1998

Au cours de cette période de prélèvement nous observons des situations beaucoup plus contrastées avec des blocages de la propagation de la marée très nets (*figure 2b*). Quand la marée dynamique se propage dans l'estuaire, les gammes de vitesses calculées par le modèle varient entre + 0,6 et 0 m·s^{-1}.

En décembre, une première crue arrive progressivement avec une diminution de la vitesse du flot et dure plus de dix jours. La décrue est également progressive. Le second blocage se produit du 20 au 26 janvier. Cette crue se différencie de la première : elle est brutale et de courte durée. La décrue est également rapide. Pendant ces épisodes, les vitesses du courant résultant varient entre 0 à –0,6 m·s^{-1}, le courant est dirigé vers l'aval pendant tout le cycle de marée.

3.2. Fluctuations de la longueur et du poids des civelles

On constate de manière générale, au cours des deux saisons de migration, une diminution de la longueur et du poids moyens des civelles au stade 5_B capturées par sortie au cours des deux saisons de migration. Les écarts-standards des moyennes sont plus importants pendant la première campagne que pendant la seconde (*figure 3*).

3.2.1. Campagne 1996–1997

Les variances ne sont différentes ni pour la longueur (Bartlett $\chi^2_{5ddl} = 4{,}703$; $P = 0{,}453$) ni pour le poids (Bartlett $\chi^2_{5ddl} = 0{,}800$; $P = 0{,}977$) des civelles. L'écart-type (longueur = 1,17 mm et poids = 0,14 dg) représente une faible part de la valeur moyenne (longueur = 69,6 mm ; poids = 2,95 dg). Le test *F* montre que les différences entre les sorties sont très hautement significatives. La variabilité expliquée par le facteur « sortie » représente 68% pour la longueur, et 86% pour le poids, de la variabilité totale. La variabilité résiduelle est faible dans les deux cas. Le facteur « sortie » explique pour une large part les fluctuations métriques et pondérales des civelles observées d'une sortie à l'autre (*tableau I*).

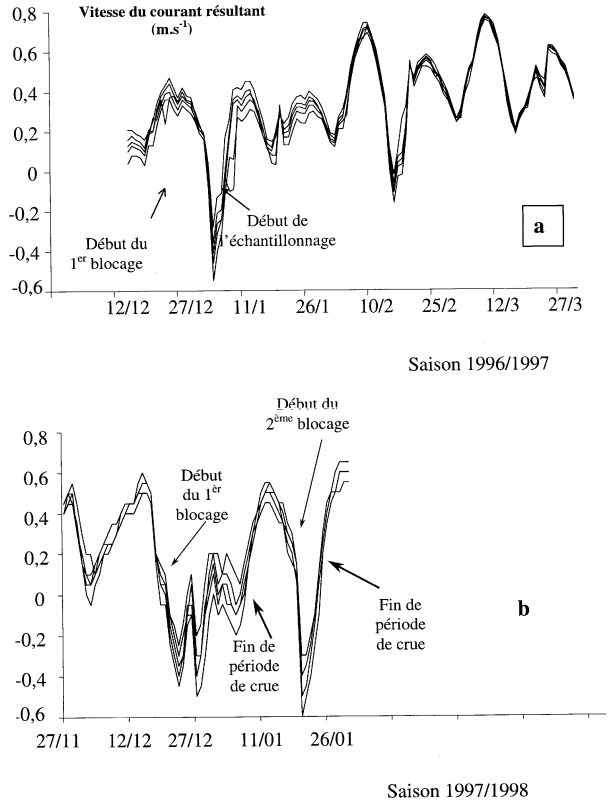

Figure 2. Vitesse maximale du flot sur chacune des stations échantillonnées.

Figure 2. Maximal current speed during flood tide on each sampling station.

3.2.2. Campagne 1997–1998

Les résultats sont identiques à la campagne précédente, les variances ne sont pas différentes ($\chi^2 = 7{,}46$; $P = 0{,}681$ longueur et $\chi^2 = 14{,}45$; $P = 0{,}153$ poids). L'écart-type (longueur = 1,14 mm ; poids = 0,17 dg) représente une faible part de la valeur moyenne (longueur = 70,06 mm ; poids = 3,2 dg). Les résultats de l'analyse de variance montrent que le facteur « sortie », explique une large part de la variabilité totale, respectivement 71 et 74% pour la longueur et le poids.

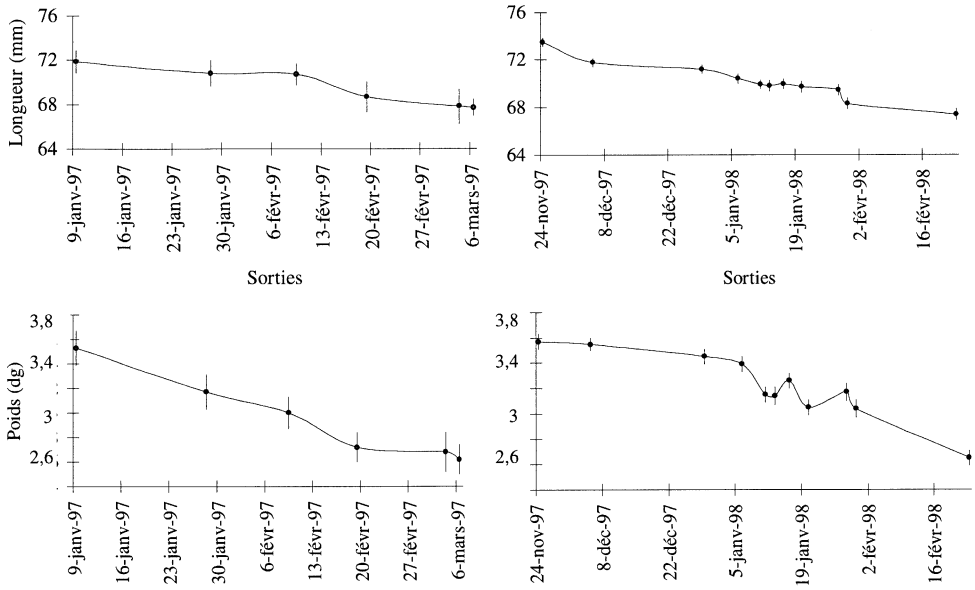

Figure 3. Fluctuations de la taille et du poids moyen, et leurs écarts, des civelles au stade 5_B, au cours des deux campagnes de pêche.

Figure 3. Variations of mean glass eels length and weight during the two sampling seasons.

Tableau I. Résultats de l'analyse de variance du facteur sortie sur les variables taille et poids.
Table I. Results of variance analysis on length and weight data.

Variances	SCE*	ddl	CM**	Test F	CV
Saison 1996–1997					
Longueur (mm)					
Totale	181,24	47	3,86		
Sortie	123,39	5	24,68	17,92	
Résiduelle	57,85	42	1,38		1,69 %
Poids (dg)					
Totale	5,77	47	0,12		
Sortie	4,98	5	1	53,26	
Résiduelle	0,79	42	0,02		4,63 %
Saison 1997–1998					
Longueur (mm)					
Totale	295,25	76	3,88		
Sortie	209,67	10	20,97	16,17	
Résiduelle	85,57	66	1,3		1,63 %
Poids (dg)					
Totale	7,28	76	0,1		
Sortie	5,38	10	0,54	18,65	
Résiduelle	1,9	66	0,03		5,3 %

* Somme des carrés des écarts ; ** carré moyen.

3.3. Recherche de groupes homogènes (*tableau II*)

Pour la campagne 1996–1997, le test de comparaison des moyennes fait apparaître 2 groupes homogènes de sorties pour les longueurs et 4 groupes pour les poids. Le poids présente une plus forte variabilité que la longueur. De ce fait, on considérera la présence de deux groupes de migration sur la période étudiée :

– premier groupe : du 9 janvier au 9 février, qui présente une variabilité du poids,

Tableau II. Résultats du test de Newman–Keuls et identification des groupes homogènes au seuil $\alpha = 0{,}05$.
Table II. Results of Newman–Keuls test and identification of homogeneous groups.

Date	Groupe de longueur					Groupe de poids				
Saison 1996–1997										
9 janvier 1997	A					A				
28 janvier 1997	A						B			
9 février 1997	A							C		
19 février 1997		B							D	
4 mars 1997		B							D	
6 mars 1997		B							D	
Saison 1997–1998										
24 novembre 1997	A					A				
5 décembre 1997		B				A	B			
29 décembre 1997		B	C			A	B			
6 janvier 1998		B	C	D		A	B	C		
11 décembre 1997		B	C	D			B	C	D	
13 janvier 1998		B	C	D			B	C	D	
16 janvier 1998		B	C	D				C	D	
20 janvier 1998			C	D					D	
28 janvier 1998				D					D	
30 janvier 1998				D					D	
23 février 1998					E					E

– second groupe : du 19 février au 6 mars, homogène en longueur comme en poids.

Pour la campagne 1997–1998, 6 groupes de longueur et 4 de poids moyens différents sont identifiés au cours des sorties de pêche. On constate, pour la longueur un chevauchement important sur une période qui se situe entre décembre et fin janvier (groupe C, D, et E en particulier). Ils se différencient peu les uns des autres surtout pour la variable longueur. Ces chevauchements n'avaient pas été observés lors de la campagne précédente et coïncident à de nombreux blocages hydrologiques (*figure 2b*).

3.4. Allométrie et similarité

3.4.1. Campagne 1996–1997

Le *tableau III* donne les paramètres des droites de régression du poids en fonction de la longueur ainsi que la valeur du test de Student pour la différence de *k* avec la valeur 3 pour les sorties où au moins 100 civelles ont été échantillonnées. La valeur *F* pour la comparaison entre les pentes est de 2,4 pour 10 et 2 263 degrés de libertés (ddl). Elle est supérieure à la valeur critique ($F_{10,\infty} = 1{,}83$ au seuil de 5%). Cela indique que les coefficients de la droite de régression sont significativement différents d'une sortie à l'autre (*tableau III* ; *figure 4*).

Au cours de la campagne 1996–1997, une partie seulement de la saison de migration est étudiée. Elle est caractérisée par l'absence de blocages hydrologiques dans le bas estuaire (*figure 2*). Trois groupes de civelles peuvent être définis à partir du coefficient d'allométrie *k* (*figure 4*). Le premier est détecté à partir du 25 décembre compte-tenu d'un accroissement du coefficient *k*. Ce coefficient se stabilise puis baisse rapidement après la mi-janvier. Ensuite, un deuxième groupe semble pénétrer dans l'estuaire ainsi qu'en témoigne l'accroissement rapide de *k* puis sa stabilisation jusqu'à la mi-février. Après cette date, une nouvelle augmentation du coefficient d'allométrie témoigne d'une nouvelle arrivée de civelles dans l'estuaire (*figure 4*).

3.4.2. Campagne 1997–1998

L'échantillonnage se déroule sur une plus longue période marquée par des événements hydroclimatiques en décembre et janvier (*figure 2*). La valeur *F* est de 0,812 pour 14 et 3 053 ddl. Elle est inférieure à la valeur du *F* théorique ($F_{14,\infty} = 2{,}13$ au seuil de 5%) et on ne peut, de ce fait, rejeter l'hypothèse H_0 d'égalité des pentes.

La valeur *F* sur les positions (*b*) est de 35,04 pour 14 et 3 067 ddl. Elle est supérieure au *F* théorique ($F_{14,\infty} = 2{,}13$). Les positions des droites sont donc significativement différentes. Dans ce cas, le calcul de l'indice de similarité peut-être fait en prenant comme valeur moyenne de *k*, la pente de la régression du poids en fonction de la longueur.

$$\text{Log } Y = 2{,}9184 \times \text{Log } X - 6{,}818 \; ;$$
$$(\sigma_y = 0{,}0289 \; ; \; \sigma_b = 0{,}0561)$$

Les variations de l'indice de similarité entre deux sorties (*figure 5*) permettent de confirmer l'existence de groupes ayant des relations d'allométrie identiques, mais des poids à longueur égale très différents (quand $s > 1$, le poids relatif des civelles pour la sortie suivante est supérieur à celui de la sortie précédente).

En novembre, l'échantillonnage débute en présence d'un stock de civelles dans l'estuaire. On observe

Tableau III. Paramètres des droites de régression du poids en fonction de la taille.
Table III. Statistic parameters for regression of the weight according to the length.

Date	Nombre de couples	Pentes (k)	Écart-type (k)	Origine log(b)	r	*t student* $k \neq 3$
Saison 1996–1997						
19 décembre 1996	39					
24 décembre 1996	23					
07 janvier 1997	158	2.62566	0.14737	–6.2133	0.81883	2.54008
09 janvier 1997	326	2.60424	0.09351	–6.183	0.83986	4.23242
14 janvier 1997	39					
16 janvier 1996	64					
21 janvier 1997	129	2.50404	0.15250	–5.9952	0.82449	3.25206
24 janvier 1997	200	2.91037	0.1012	–6.8205	0.89825	0.88573
28 janvier 1997	141	2.63974	0.1243	–6.3191	0.87427	2.89787
29 janvier 1997	123	2.92993	0.15421	–6.9011	0.86542	0.45436
04 février1997	331	2.78025	0.09406	–6.6074	0.85230	2.33615
09 février 1997	203	2.77312	0.10322	–6.6333	0.88441	2.198
11 février 1997	75					
19 février 1997	151	2.96387	0.12130	–7.0297	0.89458	0.2979
25 février 1997	65					
04 mars 1997	183	2.75192	0.13094	–6.6172	0.84221	1.89451
06 mars 1997	340	2.40419	0.10872	–5.9193	0.76895	5.48008
Saison 1997–1998						
21 novembre 1997	54					
24 novembre 1997	200	2.83082	0.14341	–6.6868	0.81428	1.17968
27 novembre 1997	182	2.87177	0.13379	–6.6402	0.84799	0.95844
05 décembre 1997	195	2.60088	0.13004	–6.168	0.82130	3.06911
09 décembre 1997	80					
11 décembre 1997	132	2.83129	0.13359	–6.5709	0.88065	1.26289
16 décembre 1997	63					
19 décembre 1997	116	2.95219	0.14779	–6.8474	0.88192	0.32352
29 décembre 1997	176	2.75459	0.12431	–6.4988	0.85928	1.97417
06 janvier 1998	119	2.85903	0.15105	–6.7414	0.86822	0.93323
08 janvier 1998	109	3.11539	0.18259	–7.2094	0.85513	0.63201
13 janvier 1998	280	2.98430	0.10360	–6.97	0.86547	0.15151
16 janvier 1998	481	2.83326	0.06500	–6.6439	0.89366	2.56498
20 janvier 1998	133	2.92259	0.12565	–6.8714	0.89725	0.61602
22 janvier 1998	50					
28 janvier 1998	349	2.78084	0.08573	–6.555	0.86717	2.55631
30 janvier 1998	377	2.82734	0.07619	–6.6414	0.88653	2.26597
03 février 1998	112	2.80874	0.14674	–6.6027	0.87698	1.30342
05 février 1998	65					
09 février 1998	30					
13 février 1998	32					
23 février 1998	122	2.96941	0.12189	–7.0111	0.91204	0.25093
13 mars 1998	19					
27 mars 1998	27					

ensuite des variations très marquées de l'indice de similarité qui permettent de détecter l'arrivée de 4 groupes différents de civelles dans l'estuaire au cours de la saison (*figure 5*). C'est entre le 5 et le 11 décembre 1997 que des individus de poids plus élevés arrivent dans l'estuaire. Ce groupe se distingue bien de celui identifié dans l'estuaire à partir de début janvier et coïncide avec le premier blocage hydrologique observé à cette période (*figure 2*). Un troisième groupe se distingue du second, mais aucun blocage hydrologique n'est observé entre sa détection (entre le 16 et 20 janvier 1998) et celle du précédent groupe d'individus. La fluctuation rapide de l'indice de similarité entre la troisième et la quatrième arrivée de civelles pourrait être liée au second blocage hydrologique qui provoque un retard de migration des civelles dans le bas estuaire (*figure 5*).

4. DISCUSSION

Schmidt (1922) est un des premiers à étudier la migration transocéanique et estuarienne des larves d'anguilles, elle se déroulerait pratiquement tout au long de l'année, avec un renouvellement de la cohorte qui se produirait au mois de septembre sur les côtes

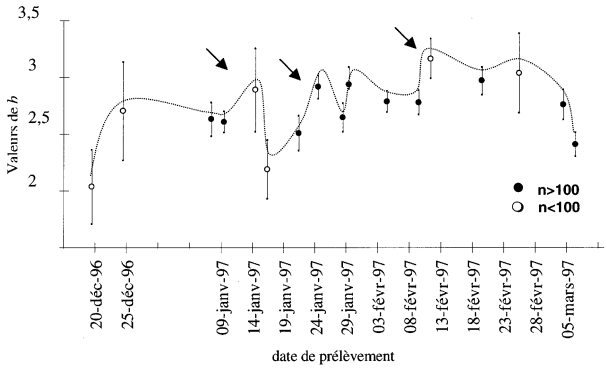

Figure 4. Évolution du coefficient d'allométrie (*b*) et de son écart-type au cours de la campagne 1996–1997. L'arrivée d'un nouveau groupe de civelles dans l'estuaire est indiqué par une flèche.

Figure 4. Variation of allometry coefficient (*b*) and standard error during the 1996–1997 sampling season. Arrow: glass eels schools arrivals in estuary.

françaises (Guérault et al., 1992). Cette étude qui se déroule, entre les mois de novembre et de mars, dans la partie aval de l'estuaire de l'Adour, s'intéresse au comportement migratoire d'une seule cohorte, avec une fréquence d'observation à deux sorties par semaine. Le pas d'observation a été limité par des considérations à la fois logistique (lourdeur des moyens humains et matériels) et environnementales (fortes crues en particulier) qui peuvent masquer une part de la variabilité des phénomènes migratoires. Nous pensons, cependant, que les principaux phénomènes comportementaux intéressant la succession des groupes de civelles en migration dans l'estuaire ont été, avec ce protocole, pris en compte.

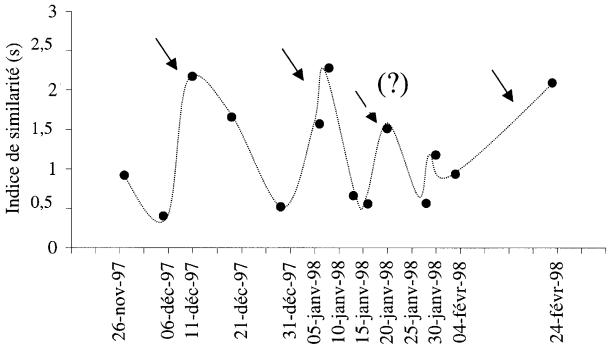

Figure 5. Évolution de l'indice de similarité au cours de la campagne 1997–1998. L'arrivée d'un nouveau groupe de civelles dans l'estuaire est indiqué par une flèche, le point d'interrogation indique un flux mal identifié.

Figure 5. Variation of similarity index during the 1997–1998 sampling season. Arrow: glass eels schools arrivals in estuary; question mark: arrival not well identified.

Les observations effectuées confirment la diminution de la longueur et du poids des civelles mentionnée antérieurement sur l'Adour et d'autres estuaires (Heldt et Heldt, 1929 ; Charlon et Blanc, 1982 ; Boëtius et Boëtius, 1989). La variabilité de la longueur et du poids, ainsi que les relations qui les lient, est générée par différentes causes agissant à différentes échelles de temps. Tout d'abord, le cycle reproducteur de l'espèce produit diverses vagues de larves leptocéphales, puis de civelles qui arrivent sur les côtes Atlantique après un périple dont la durée est encore mal définie : de 220 à 270 jours d'après Lecomte-Finiger (1994) et Tsukamoto et al. (1991), et autour de 560 jours pour Antunes et Tesch (1997). L'existence d'une nage active ou passive au gré des courants est encore mal définie et selon McCleave et al. (1998) l'âge calculé à partir des otolithes ne semble pas réaliste compte tenu des conditions océanographiques. Ces différentes vagues de leptocéphales sont de plus en plus petites et de moins en moins lourdes (Desaunay et al., 1996). Ces fluctuations morphologiques seraient liées à des modifications saisonnières des conditions de migration transocéaniques. Les individus qui arrivent sur le plateau continental en début de saison bénéficieraient de conditions océaniques plus favorables que celles le traversant en fin de saison (novembre à mars pour l'Adour). Les disponibilités trophiques, la vitesse et la direction des courants marins sont les causes généralement évoquées pour expliquer les observations (Haro et Krueger, 1987 ; Lecomte-Finiger, 1994). Ceci expliquerait la diminution progressive des longueurs des civelles observée au cours de la période de remontée principale (Charlon et Blanc, 1982 ; Boëtius et Boëtius, 1989 ; Jorge et al., 1990 ; McGovern et McCarthy, 1992).

Parallèlement à cette diminution des tailles et des poids qui se manifestent sur une période longue, (phénomène de basse fréquence) les travaux menés sur l'Adour mettent également en évidence une variabilité de longueur et de poids intra saisonnière (phénomène de haute fréquence) qui peut-être due à différentes causes.

La première source est constituée par la durée, avant et pendant la période de métamorphose et de transit des civelles sur le plateau continental. Cette première source de variation des paramètres biométriques des civelles est à l'heure actuelle soumise à controverse en raison de divergences liées à l'interprétation des microstries d'accroissement des otolithes (Lecomte-Finiger et Yahyaoui, 1989 ; Tesch, 1998). La largeur du plateau continental pourrait être un paramètre important à prendre en compte (Lecomte-Finiger et Razouls, 1981) dans le sens où elle conditionne la durée de la traversée et de ce fait la quantité de réserves énergétiques que les civelles vont mobiliser pour rejoindre l'embouchure de l'estuaire.

La deuxième source pourrait, par contre, beaucoup plus bruiter la succession originelle des bancs et en particulier les relations allométriques entre le poids et la longueur des divers groupes de migrants. Lors de la

traversée de l'estuaire, les conditions environnementales sont très fluctuantes. Les individus en migration subissent ces conditions sur une période très courte (de l'ordre de la semaine). Ces phénomènes hydrologiques brutaux peuvent être une source probable de variations pondérales à court terme non reliées à une fluctuation proportionnelle des longueurs (phénomène de plus basse fréquence).

L'utilisation d'un modèle hydrologique permet de montrer, en effet, l'existence d'épisodes de blocages hydrologiques provoquant la « retenue des civelles » en aval. Ceux-ci sont caractérisés par des courants dirigés durant tout le cycle de marée vers l'aval, allant en moyenne jusqu'à 0,6 $m \cdot s^{-1}$. Les capacités natatoires des civelles étant réduites, elles ne peuvent lutter contre des courants contraires supérieurs à 0,2–0,25 $m \cdot s^{-1}$ (McCleave, 1980 ; Roget, 1998). Elles utilisent ainsi, préférentiellement, les courants de flot favorables pour remonter l'estuaire (McCleave et Kleckner, 1982). Ces épisodes coïncident avec de forts débits fluviaux et de faibles coefficients de marée. Dans ces conditions, les densités des individus dans la colonne d'eau sont faibles voir nulles (de Casamajor, 1998) et le flux de civelles reste bloqué dans la partie aval de l'estuaire. Ces conditions provoquent un retard de la migration accompagné d'un fractionnement du flux de civelles venant de la mer et d'une augmentation des dépenses énergétiques (Lara, 1994). Ainsi, les conditions hydroclimatiques pourraient expliquer principalement la formation dans l'estuaire de vagues successives issues des bancs de civelles qui sont attirées vers l'embouchure.

La surimposition de l'action de ces deux différentes sources rend bien évidemment plus difficile, à partir des seules relations allométriques, l'allocation des individus composant le flux migrateur à des bancs différents ou à des vagues successives issues du fractionnement, dans l'estuaire, d'un même banc.

Cependant, l'utilisation de ce modèle hydrodynamique a permis de modéliser les conditions de la formation de « murs hydrologiques » et de les mettre en relation avec la variabilité des caractéristiques des différents groupes de civelles identifiés. On peut constater, en particulier, que lorsque ces conditions de blocage apparaissent, il y a un chevauchement important des groupes d'individus aux caractéristiques homogènes (cf. *tableau II*) ou une variation plus rapide de l'indice de similarité.

Si l'on se base sur l'analyse des longueurs, la confrontation des résultats obtenus lors des 2 campagnes d'études permet de proposer, après l'arrivée d'un banc de civelles en novembre, le passage d'au moins deux unités distinctes (environ une par mois) lors de la première campagne. Lors de la seconde campagne, quatre bancs sont identifiés mais sur une période plus longue. Pour les deux campagnes on observe autour de la mi-janvier et au début du mois de février, un pic qui correspondrait au fractionnement en « vagues » du banc de civelles de janvier lié à l'apparition d'événements hydroclimatiques très brutaux (crues).

Remerciements. Ce travail a été effectué dans le cadre du pôle DRAES (Dynamique des ressources aquatiques en environnement sensible) sur des crédits européens, de la région Aquitaine, du ministère de l'environnement et des conseils généraux des Landes et des Pyrénées Atlantiques. Nous remercions l'ensemble des personnes qui ont collaboré aux échantillonnages biologiques. Nous pensons plus particulièrement à J.-P. Martinet de l'INRA et à N. Bru du laboratoire de mathématiques LABSAD de l'université de Grenoble II.

Références

Antunes, C., Tesch, F.W., 1997. A critical consideration of the metamorphosis zone when identifying daily rings in otoliths of European eel, *Anguilla anguilla* (L.). Ecol. Freshwater Fishes 6, 102–107.

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

Bru, N., Dossou-Gbété S., Truong-Van, B., 1996. Analyse exploratoire des captures de civelles d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour. Laboratoire de mathématiques appliquées, université de Pau et des Pays de l'Adour, Pau.

de Casamajor, M.N., 1998. Comportement migratoire de la civelle d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de l'Adour en fonction de la variabilité des conditions environnementales. Thèse de doctorat, université de Pau et des Pays de l'Adour, Pau.

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

Cox, D.R., McCullagh, P., 1982. Biometrics 38, 541–562.

Cochran, W.G., 1957. Analysis of covariance: its nature and uses. Biometrics 1262, 261–281.

Dagnelie, P., 1984. Théorie et méthodes statistiques, Applications agronomiques (vol. II). Presses Agronomiques, Gembloux.

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. J. Fish Biol. 51, 317–339.

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

Draper, N.R., Smith, H., 1966. Applied Regression Analysis. John Wiley & Sons, Inc., New York.

Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I., Charlon, N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. (Poisson Téléostéen Anguilliforme). Vie Milieu 32, 149–157.

Gould, S.J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 41, 587–640.

Gould, S.J., 1971. Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. Am. Nat. 105, 113–136.

Grellier, P., Huet, J., Desaunay, Y., 1991. Stades pigmentaires de la civelle *Anguilla anguilla* (L.) dans les estuaires de la Loire et de la Vilaine. Rapp. Ifremer, RIDRV - 91.14-RH/Nantes.

Guérault, D., Lecomte-Finiger, R., Desaunay, Y., Biagianti-Risbourg, S., Beillois, P., Grellier, P., 1992. Glass eel arrivals in the Vilaine estuary (Northern Bay of Biscay) in1990: Demographic features and early life history. Ir. Fish. Inv. (Ser. A) 36, 5–14.

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

Heldt, H., 1929. Études sur les civelles de Sidi-Daoud. Bull. Stn. Océano. Salammbô 14, 1–40.

Huxley, J.S., 1932. Problems of relative growth. Methuen & Co. Ltd., Londres.

Jessop, B.M., 1998. Geographic and seasonal variation in biological characteristics of American eel elvers in the Bay of Fundy are on the Atlantic coast of Nova Scotia. Can. J. Zool. 76, 2172–2185.

Jolicoeur, P., 1963. The degree of generality of robustness in *Martes americana*. Growth 27, 1–27.

Jolicoeur, P., Heusner, A., 1971. The allometry equation in the analysis of the standard oxygen consumption and body weight of the white rat. Biometrics 27, 841–855.

Jorge, I.M., Sobral, M.C., Bela, J.D., 1990. On the efficiency and by-catch of the main glass-eel (*Anguilla anguilla* L.) fishing gears used in Portugal. Int. Revue Ges. Hydrobiol. 75, 841.

Lara, M.J., 1994. Catch statistics, capture methods size and development stages of glass eels in Asturias (Northwestern Spain). Bull. Sea Fish. Inst. 131, 31–39.

Lazure, P., 1998. Mise en œuvre du modèle hydrodynamique 1D, Rapport interne, Ifremer, Brest.

Lecomte-Finiger, R., 1994. Contribution de l'otolithométrie à l'étude de la dynamique de la migration larvaire de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*. Bull. Fr. Pêche Piscic. 335, 17–31.

Lecomte-Finiger, R., Razouls, C., 1981. Influence des facteurs hydrologiques et météorologiques sur la migration anadrome des civelles dans le Golfe du Lion. Cah. Lab. Montereau 12, 13–16.

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

Mayrat, A., 1959. Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons. Application à la carapace de *Penaeus kerathurus* (Forskal). Bull. Inst. Fr. Afr. Noire 21, 21–59 & erratum 3, 1145.

McCleave, J.D., 1980. Swimming performance of European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) elvers. J. Fish. Biol. 16, 445–452.

McCleave, J.D., Kleckner, R.C., 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). J. Cons. int. Explor. Mer 40, 261–271.

McCleave, J.D., Brickley, P.J., O'Brien, K.M., Kistner, D.A., Wong, M.W., Gallagher, M., Watson, S.M., 1998. Do leptocephali of the European eel swim to reach continental waters? Status of the question. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 78, 285–306.

McGovern, P., McCarthy, T.K., 1992. Elvers migration in the River Corrib system, western Ireland. Ir. Fish. Inv. 36, 25–32.

Pyper, B.J., Peterman, R.M., 1998. Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, 2127–2140.

Quenouille, M.H., 1950. Introductory Statistics. Pergamon Press Ltd., Londres.

Roget, C., 1998. Observations préliminaires sur l'activité de nage des civelles d'Anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) en ruisseau artificiel. Mémoire de maîtrise, INRA-UPPA.

Sanchez, F., Malvezin, S., Bru, N., Lazure, P., 1999. Modèle hydrodynamique à une dimension de l'estuaire de l'Adour. Rapport interne Ifremer.

Saporta, G., 1996. Probabilités, analyse des données et statistique. Édition Technique, Paris.

Scherrer, B., 1984. Biostatistiques. Éditions Gaëtan Morin, Québec.

Schmidt, J., 1922. The breeding places of the eel. Phil. Trans. R. Soc. 211, 137–274.

Teissier, G., 1960. Relative growth. In: Waterman, T.H. (Ed.), The Physiology of Crustacea, Metabolism and Growth. Academic Press, New York.

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

Tsukamoto K., Otake T., Umezawa A., Tateno S., Akimoto Y., 1991. Age and growth of Atlantic eels as revealed by otolith microstructure. Rep. Hakuho Maru Cruise K-H-89-2, Ocean Research Institute, University of Tokyo, Tokyo.