



**Evaluation du flux annuel d'anguilles argentées produit en Loire fluviale (amont d'Ancenis) pour 6 saisons d'avalaison (de 2001/02 à 2004/05, 2008/09 et 2012/13) et étude du comportement d'avalaison jusqu'à l'estuaire par télémétrie acoustique (saison 2011/12)**

Rapport final

Acou Anthony, Boisneau Catherine, Bodin Mathieu,  
Bultel E., Boury Pauline & Feunteun Eric

Station Marine de Dinard - Muséum National d'Histoire Naturelle

---

**Octobre 2015**



Acou A., Boisneau C., Bodin M., Bultel E., Boury P. & Feunteun E. (2015). Evaluation du flux annuel d'anguilles argentées produit par la Loire fluviale (amont d'Ancenis) pour 6 saisons d'avalaison (de 2001/02 à 2004/05, 2008/09 et 2012/13) et étude du comportement d'avalaison jusqu'à l'estuaire par télémétrie acoustique (saison 2011/12). Rapport MNHN de la Station marine de Dinard, 35 pages + annexes.

Cette étude a été réalisée par le Muséum National d'Histoire Naturelle (UMR 7208 BOREA, Service des Stations Marines, Station Marine Dinard). La direction a été assurée par Eric Feunteun (Professeur MNHN) assisté d'Anthony Acou (Ingénieur de Recherche) avec la collaboration de l'Université François Rabelais de Tours (C. Boisneau) et de l'Association Interdépartementale des Pêcheurs Professionnels du bassin de la Loire AIPPBLB (Philippe Boisneau & Mathieu Bodin).

Cette étude a été co-financée par la Région des Pays de la Loire et l'Agence de l'eau Loire-Bretagne ainsi que le MNHN.

Nous tenons à remercier le SMIDAP pour son aide dans le projet, Mathieu Bodin et Nicolas Bonnet (AAIPPBLB) pour leur aide précieuse sur le terrain, et tous les nombreux collègues du MNHN (C. Boulenger, E. Lasne, J. Guillaudeau, R. Gadais, S. Tétard, A. Carpentier, L. Frotté) qui ont contribué à la réalisation de l'étude CMR et du suivi acoustique. Evidemment, nous remercions chaleureusement l'ensemble des pêcheurs professionnels au guideau de la Loire, sans qui cette étude n'aurait pu voir le jour.

## Sommaire du rapport

1. Introduction.....	5
2. Matériels et méthodes.....	7
2.1. Le bassin versant de la Loire.....	7
2.2. Technique de pêche.....	9
2.3. Suivi des captures.....	9
2.4. Protocole de marquage/recapture.....	10
2.4.1. Sélection des anguilles argentées.....	10
2.4.2. Choix du type de marque.....	11
2.4.3. Les opérations de marquage.....	12
2.4.4. Les opérations de recapture.....	12
2.5. Taux de recapture et estimation du flux d'anguilles argentées.....	13
3. Résultats.....	13
3.1. Captures réalisées par les pêcheries.....	13
3.2. Campagnes de marquage : nombre, site et période.....	19
3.3. Caractéristiques des anguilles marquées.....	20
3.4. Taux de recapture.....	25
3.5. Estimations de flux dévalants.....	28
3.6. Résumé des principaux résultats de l'étude acoustique de Bultel <i>et al.</i> (2014) dans l'estuaire de la Loire.....	29
4. Discussion/Conclusion.....	31
5. Références bibliographiques.....	34

## Liste des Figures

Figure 1 : Localisation des pêcheries impliquées dans l'expérience de capture/marquage/recapture réalisée en 2012/13 sur la Loire fluviale en amont d'Ancenis. ....	8
Figure 2 : Schéma d'un guideau en pêche .....	9
Figure 3 : Boîtes à moustaches des CPUE au cours des 6 saisons de dévalaison. ....	15
Figure 4 : Relation entre les CPUE et les débits sur l'ensemble de la période d'étude (6 saisons de dévalaison).. ....	16
Figure 5 : Variations journalières des CPUE d'anguilles argentées réalisées par les pêcheurs professionnels et de débits observés à Montjean/Loire. ....	18
Figure 6 : Structures de taille des anguilles argentées marquées au cours des 6 saisons de dévalaison. ....	22
Figure 7 : Structures de poids des anguilles argentées marquées au cours des 6 saisons de dévalaison. ....	23
Figure 8 : Répartition des stades d'argenture définis selon la méthode EELREP (Durif <i>et al.</i> , 2005) des anguilles femelles marquées lors de 5 saisons d'avalaison. ....	24
Figure 9 : Taux de recapture des anguilles argentées obtenus pour chacune des sessions de marquage réalisées entre 2001/02 et 2012/13 en fonction du débit de la Loire observé le jour du marquage. ....	27
Figure 10 : Evolution du taux de recapture cumulé en fonction du nombre de jours post-marquage pour les 6 saisons de migration ainsi que sur l'ensemble de la période d'étude.....	27
Figure 11 : Evolution interannuelle de l'indice de dévalaison développé par l'Université de Tours (Boisneau et Boisneau, 2014) et de l'estimation de flux réalisée au cours des 6 saisons de dévalaison. ....	29
Figure 12 : Localisation des hydrophones dans l'estuaire de la Loire (tiré de Bultel <i>et al.</i> , 2014). ....	30
Figure 13 : Déplacements des anguilles argentées le long de l'estuaire comparés au débit de la Loire mesuré à Montjean-sur-Loire (tiré de Bultel <i>et al.</i> , 2014). ....	30

## Liste des Tableaux

Tableau 1 : Description des stades d'argenteure définis selon la méthodologie EELREP (Durif <i>et al.</i> , 2005). .....	11
Tableau 2 : Caractéristiques des captures d'anguilles argentées par les pêcheries sur la Loire pour les six saisons de dévalaison.....	14
Tableau 3 : Description du nombre d'anguilles argentées marquées par saison de dévalaison, campagne et site de marquage. ....	20
Tableau 4 : Variations interannuelles de la taille et du poids moyens $\pm$ écart-type (e.t.), du sex ratio des anguilles marquées au cours des saisons de dévalaison 2001/02 à 2012/13.....	21
Tableau 5 : Statistiques des expériences de marquage/recapture réalisées sur l'ensemble de la période d'étude. ....	26
Tableau 6 : Estimation du flux dévalant pour les 6 saisons de dévalaison. 28	

## 1. Introduction

Depuis son inscription en 2007 à l'annexe II de la « Convention on International Trade in Endangered Species » (CITES), l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.) a désormais le statut d'espèce menacée. Dans ce contexte, l'estimation du nombre d'anguilles argentées quittant un bassin versant est une référence fondamentale pour comprendre le fonctionnement d'une sous-population d'anguilles et relativiser les impacts anthropiques (en particulier la pression de pêche) lors de la dévalaison. Cela permet de juger de la productivité des différents bassins versants et donc de leur contribution au stock de reproducteurs. Dans le cadre du plan de gestion de l'anguille européenne défini par le règlement européen (N° 1100/2007) lors du Conseil du 18 Septembre 2007, elle permet également d'orienter localement, à l'échelle d'un bassin versant, les mesures nécessaires pour assurer les cibles de gestion fixées, à savoir un taux d'échappement d'au moins 40% de la biomasse « pristine » en anguilles argentées (futurs reproducteurs) vers le lieu de reproduction. Cette étude s'inscrit donc directement dans le cadre de la mise en œuvre du plan de gestion Anguilles de la Loire.

La méthodologie utilisée pour estimer les flux d'anguilles argentées a été mise au point à l'occasion d'un programme européen INTERREG 3b « INDICANG » et a fait l'objet d'une publication dans un guide méthodologique (Feunteun *et al.*, 2008). Elle consiste à effectuer des opérations de capture/marquage/recapture (CMR) au cours des principaux pics de dévalaison (en général entre 2 et 5 sur la Loire ; Acou *et al.*, 2009a) observés pendant la saison de pêche d'avalaison. La zone qui s'étend entre Saint Mathurin sur Loire et Ancenis se prête bien à ces expérimentations de CMR puisqu'une pêcherie professionnelle d'anguilles argentées organisée y est présente depuis longtemps. Par ailleurs, le suivi des pêcheries et en particulier les déclarations journalières des captures au guideau rendent possible l'estimation annuelle des flux d'avalaison.

La saison de dévalaison 2012/13 constitue la sixième estimation de flux annuel d'anguilles argentées en Loire. En effet, cinq saisons ont déjà fait l'objet d'estimations, il s'agit des saisons 2001/02 à 2004/05 (opérations réalisées par l'Université de la Rochelle ; Boury et Feunteun, 2005) et de la saison 2008/09 (MNHN ; Acou *et al.*, 2010). Les flux estimés étaient relativement homogènes les 3 premières saisons (entre 350 et 380 000 ind. par an) tandis qu'ils chutaient et se stabilisaient entre 135 000 et 150 000 ind. pour les saisons 2004/05 et 2008/09 respectivement (Acou *et al.*, 2010). Cependant, la méthode utilisée pour réaliser les estimations de flux ne permettait pas de fournir des intervalles de confiance ce qui limite grandement les comparaisons interannuelles (Boury et Feunteun, 2005 ; Acou *et al.*, 2010). Pour pallier à ce problème, les flux annuels ont été ré-estimés en utilisant l'estimateur de Pooled Petersen fourni dans le logiciel SPAS (Stratified Population Analysis System ; Arnason *et al.*, 1996). Cet estimateur qui est basé sur une stratification dans l'espace et dans le temps des données de CMR est particulièrement adapté à l'estimation des flux migratoires (Arnason *et al.*, 1996) et il présente l'avantage de fournir des intervalles de confiance autour des estimations. Cet estimateur a été utilisé avec succès pour l'anguille argentée européenne dans les lagunes méditerranéennes de Bages-Sigean (Amilhat *et al.*, 2009) et de l'Or (Charrier *et al.*, 2012) ou encore pour l'anguille américaine *A. rostrata* dans le Saint Laurent (Caron *et al.*, 2000). Les estimations de flux annuels fournies ici peuvent donc être un peu différentes de celles reportées auparavant dans Boury et Feunteun (2005) ou Acou *et al.* (2010), mais ces différences sont liées uniquement au calcul des estimations, puisque les données de CMR restent elles inchangées.

Entre les saisons 2001/02 et 2012/13, la réglementation relative à la pratique de la pêche d'anguilles d'avalaison a été modifiée. Jusqu'en 2007 (et donc pour les premières 4 saisons d'avalaison), la réglementation autorisait les captures (mais aussi les recaptures) sans discontinuer sur l'ensemble de la période légale de pêche (du 1<sup>er</sup> Octobre au 15 Février de l'année en cours). A partir de 2008 et pour les deux dernières saisons d'estimation de flux (saisons 2008/09 et 2012/13), une relève hebdomadaire, en accord avec le règlement européen qui vise une réduction de 30% des mortalités par pêche, a été instituée. Elle consiste à interdire la pêche au cours des 2 nuits du week end, à partir du samedi 18 heures au lundi 6 heures du matin sur la même période. Pour assurer la continuité de l'indicateur d'abondance d'anguilles argentées (Bodin *et al.*, 2011 ; Boisneau et Boisneau, 2014) et limiter l'influence de cette mesure sur l'estimation des flux (la probabilité qu'un pic de migration ait lieu le week end est importante), un système de pêche scientifique a été mis en place. Il consiste à autoriser les captures des pêcheries situées à l'aval du site de marquage et ce pendant 10 jours (week end inclus) à compter du jour de marquage, et chaque pêcheur concerné peut ainsi comptabiliser l'ensemble des captures (dont les anguilles marquées le cas échéant) avant de les remettre à l'eau. Comme cela sera présenté plus loin dans le rapport, ce délai de 10 jours permet de recapturer en moyenne près  $90 \pm SD 11\%$  des anguilles marquées. Dans ces conditions, nous faisons l'hypothèse que la relève hebdomadaire n'influence qu'à la marge les taux de recapture et par conséquent les estimations de flux réalisées avant (saisons 2001/02 à 2004/05) et après (saisons 2008/09 et 2012/13) la mise en place de cette mesure de gestion.

Ces estimations de flux viendront par ailleurs compléter une étude du comportement de migration des anguilles argentées jusqu'à l'estuaire de la Loire (Saint Nazaire). En effet, un réseau de 31 hydrophones acoustiques déployé entre Montjean sur Loire et Saint Nazaire offre l'opportunité d'étudier finement le comportement de migration des anguilles argentées produites par la Loire fluviale et ainsi d'en améliorer la précision sur l'estimation des flux. Ce réseau d'antennes mis en place au cours de la saison 2011/12 dans le cadre du projet Saumon Loire suivi par le MNHN et l'INRA, permet de compléter la compréhension des anguilles argentées et d'apporter des éléments concrets sur la gestion du stock dévalant.

L'objectif de cette étude est donc de :

- Estimer les flux d'anguilles argentées sortant de la Loire au cours des 6 saisons de migration d'avalaison (2001/02, 2002/03, 2003/04 ; 2004/5 ; 2008/09 et 2012/13) en utilisant l'estimateur de Pooled-Petersen (Arnason *et al.*, 1996)
- Estimer le taux de prélèvement de la pêcherie pendant ces saisons de migration
- Analyser le comportement de migration des anguilles argentées sur la Loire estuarienne grâce à un réseau d'hydrophones acoustiques. Cette dernière étude a fait l'objet d'une publication (Bultel *et al.*, 2014) parue dans la revue *Estuarine and Coastal and Shelf Science* (cf. annexe 3), seul un résumé présentant les principaux résultats sera fourni ici.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Le bassin versant de la Loire

Le bassin versant de la Loire est le plus grand bassin hydrographique français (117054 km<sup>2</sup>) soit 1/5<sup>ème</sup> du territoire français. Il s'étend du sud-est du Massif Central jusqu'à l'océan Atlantique (Figure 1). Le cours principal, la Loire, est le plus long de France (1012 kms) et prend sa source à 1408 m d'altitude au Mont-Gerbier-de-Jonc (Ardèche). Son débit moyen à Montjean sur Loire (au milieu de la zone d'étude ; Figure 1) est de 806 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>. Les principaux affluents de la Loire sont l'Allier, le Cher, l'Indre, la Vienne et la Maine (formée par la confluence de la Sarthe grossie du Loir et de la Mayenne). Plus en aval, à Nantes, la Sèvre Nantaise se jette dans la Loire estuarienne (Figure 1).

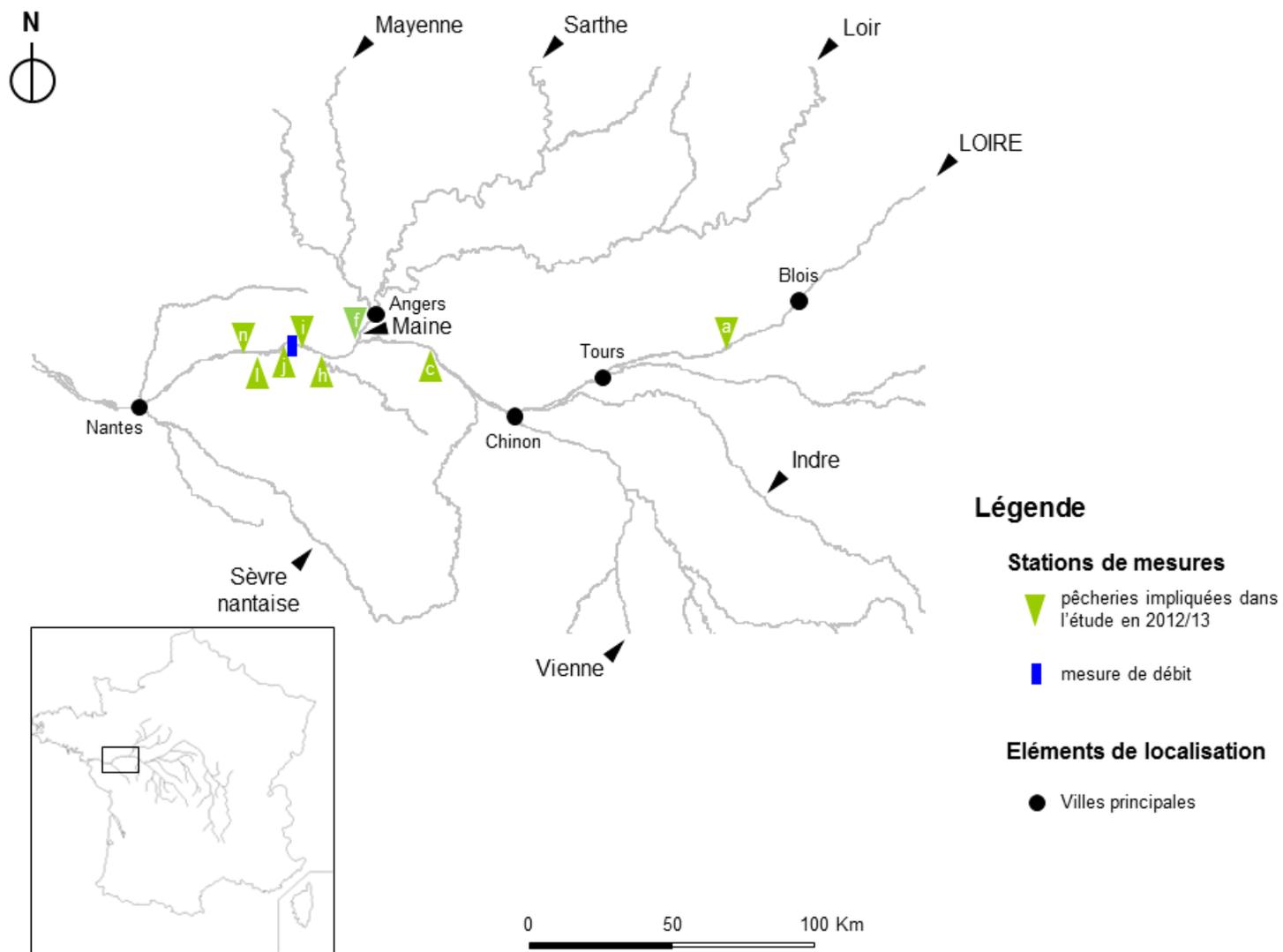


Figure 1 : Localisation des pêcheries impliquées dans l'expérience de capture/marquage/recapture réalisée en 2012/13 sur la Loire fluviale en amont d'Ancenis.

## 2.2. Technique de pêche

L'étude s'appuie sur un réseau de pêcheries unique en Europe qui exploitent l'anguille d'avalaison à l'aide d'un même engin, le guideau. Le guideau s'apparente à un chalut qui mesure 25 m de long sur 10 m de large et 5 m de haut (Figure 2). Ses mailles sont décroissantes entre l'entrée (120 mm) et l'extrémité (20 mm), et est prolongé par une poche amovible (maille 10 mm) dans laquelle les anguilles sont recueillies. Il est amarré à deux poteaux métalliques horizontaux reliés à un treuil, ce qui permet de la manœuvrer depuis le bateau (appelé aussi « toue »). Contrairement au chalut, le bateau reste immobile malgré le courant grâce à un système d'ancrage et de câbles. C'est donc le courant qui ouvre les poches du filet dans lequel s'engouffrent les anguilles argentées. Les caractéristiques techniques ainsi que les dimensions du guideau sont fixes dans le temps, et il y a peu de variation dans la puissance de pêche entre les bateaux et entre les saisons de pêche pour un même bateau. La capturabilité varie seulement en fonction du débit du fleuve, puisqu'une augmentation de débit et par conséquent de la section mouillée du cours d'eau diminue la proportion d'eau filtrée par le guideau.

Les pêcheries utilisant les guideaux sont réparties le long du cours principal de la Loire entre l'amont de Tours (Indre-et-Loire), Angers (Maine-et-Loire) et Varades (Loire-Atlantique). Deux pêcheries sont situées au niveau de la confluence de grands bassins, comme l'Indre en rive gauche et la Maine en rive droite. La principale zone d'expérimentation de capture/marquage/recapture correspond à la répartition de la plupart des pêcheries professionnelles, elle s'étend donc de Saint Mathurin sur Loire (à l'Est d'Angers) à Ancenis, couvrant 75 km de linéaire de cours d'eau. Les pêcheries au guideau participant à l'étude étaient au nombre de 12 en 2001/02, 10 (dont une sur la Mayenne) en 2002/03 et 2003/04, 7 en 2004/05 et 2008/09, et 8 en 2012/13.

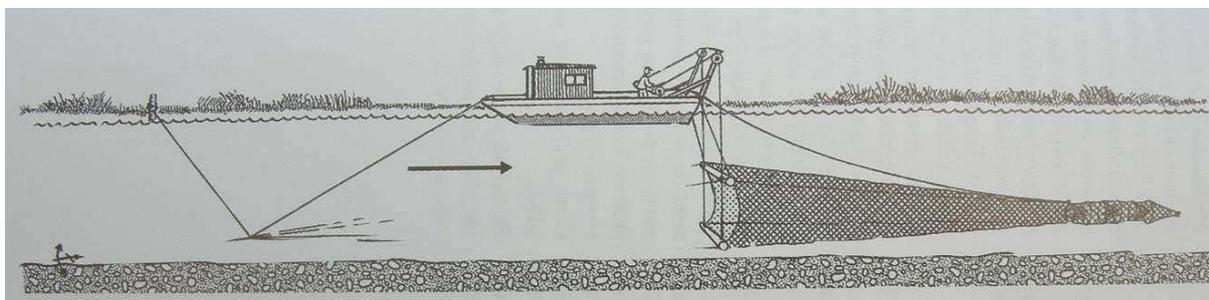


Figure 2 : Schéma d'un guideau en pêche (Source : Guide des engins de pêche fluviale et lacustre, CSP, 2003).

## 2.3. Suivi des captures

La période de pêche débute chaque année le 1<sup>er</sup> Octobre (le 15 septembre pour le département d'Indre-et-Loire situé en amont par rapport au front de colonisation des anguilles) et se termine le 15 février de l'année en cours. Mais en général, elle n'est pratiquée que jusqu'à fin décembre, lorsque début la saison de capture des lamproies. Cette pêche se pratique essentiellement la nuit, lors de crues accompagnées le plus souvent de conditions météorologiques dépressionnaires (Durif et Elie, 2008 ; Acou *et al.*, 2009a). Elle nécessite plusieurs relèves du filet pendant la nuit pour éviter le colmatage du filet par les feuilles, branches ou troncs emportés par le courant.

Tous les pêcheurs participant à l'étude ont recensé tout au long des saisons les captures quotidiennes de chaque guideau, les anguilles argentées étant comptées une à une à l'issue de chaque pêche. Les captures journalières d'anguilles argentées ainsi que l'effort de pêche ont été consignés dans un carnet de pêche, les captures nulles ont donc été différenciées des jours sans pêche. Le nombre de captures a été rapporté à une unité commune d'effort de pêche pour la CPUE (Capture Par Unité d'Effort), permettant ainsi une comparaison des captures dans l'espace (entre les pêcheries) et dans le temps (entre les années). Les CPUE ont été calculées et exprimées en nombre d'anguilles capturées par nuit et par engin de pêche.

De 1987 à 2007, la réglementation relative à la pratique de la pêche d'anguilles de dévalaison autorisait les captures sans discontinuer du 1<sup>er</sup> Octobre au 15 Février de l'année en cours. L'application d'une nouvelle réglementation, en lien avec le règlement européen, visant à réduire la pêche de 30%, a conduit à instituer une relève hebdomadaire du samedi 18h jusqu'au lundi 6h (soit 2 nuits de pêche) sur la même période. Ceci risquait d'entraîner un changement dans les pratiques et dans l'estimation de l'indice d'abondance (Bodin *et al.*, 2011 ; Boisneau et Boisneau, 2014) ou de flux annuels d'anguilles argentées puisque 28% des jours de la saison de pêche ne pouvait théoriquement plus être échantillonnés. En 2009, le recalcul de l'indice d'abondance pour la période 1987-2007 en enlevant les périodes de relève hebdomadaire a montré la constance de la pêcherie au guideau dans son activité globale. Une réduction de la période de pêche de 28% en durée a entraîné une réduction globale des efforts de 27% et des captures de 26% (Bodin *et al.*, 2011). Pour assurer la continuité des données et permettre l'estimation de flux, un système de pêche scientifique a été mis en place. Il consiste à autoriser les captures (mais aussi les recaptures le cas échéant) des pêcheries situées à l'aval du site de marquage et ce pendant 10 jours (week end inclus) à compter du jour de marquage, et chaque pêcheur concerné peut ainsi comptabiliser l'ensemble des captures (dont les anguilles marquées le cas échéant) avant de les remettre à l'eau.

#### 2.4. Protocole de marquage/recapture

Pour relier les captures d'anguilles argentées (issues de l'analyse des carnets de pêche) qui ne donnent qu'une indication relative de leur évolution temporelle à une quantité globale d'anguilles argentées (c'est-à-dire le flux en valeur absolue), une opération de marquage/recapture a été réalisée sur les anguilles argentées.

##### 2.4.1. Sélection des anguilles argentées

Seules les anguilles argentées caractérisées par une hypertrophie oculaire, un contraste clair entre le dos (noir) et le ventre (blanc) et une différenciation nette de la ligne latérale ont été sélectionnées pour le marquage (Acou *et al.*, 2005). Ces anguilles ont été prélevées au hasard dans les bateaux viviers des différentes pêcheries puis anesthésiées grâce à un mélange composé de 10% d'huile essentielle de clou de girofle (Eugénol) et d'éthanol à 70°. Toutes les anguilles marquées ont été mesurées (Lt au millimètre près) et pesées (Wt au gramme près).

Pour confirmer l'état d'avancement dans l'argenture des individus, la méthode EELREP (Durif *et al.*, 2005) a également été appliquée. Pour cela, des mesures complémentaires ont été réalisées sur un

échantillon représentatif d'individus à chaque session de marquage. Ces mesures complémentaires sont la longueur de la nageoire pectorale (FL en mm) et le diamètre oculaire moyen (MD en mm). Ces mesures ont permis d'assigner les individus à un stade d'argenture parmi les 6 définis dans la méthode EELREP (Durif *et al.*, 2005 ; Tableau 1). A noter que la méthode EELREP n'a pu être appliquée en 2008/09, cependant plus de 98% des individus marqués cette année-là étaient des anguilles argentées selon la méthode de Acou *et al.* (2005).

Tableau 1 : Description des stades d'argenture définis selon la méthodologie EELREP (Durif *et al.*, 2005). RGS : Rapport gonado-somatique.

stades d'argenture		Description
Résidentes	<b>I</b> (taille moyenne de 40 cm)	Les gonades sont peu développées. Les gonades ♂ ne sont pas visibles ; les ovaires sont translucides et le RGS < 0,5%
	<b>FII</b> (taille moyenne de 53 cm)	Les ovaires sont visibles et plus opaques. RGS moyen = 0,5%
Pré-migrantes	<b>FIII</b> (taille moyenne > 50 cm)	Niveaux élevés d'hormone de croissance (GH), et début de la synthèse d'hormone gonadotrope RGS moyen = 0,8%
Migrantes	<b>FIV</b> (taille moyenne > 50 cm)	Arrêt de l'alimentation, premiers mouvements d'avalaison RGS moyen = 1,5%
	<b>FV</b> (taille moyenne > 50 cm)	anguille en migration active RGS moyen = 1,7%
Migrants	<b>MII</b> (taille moyenne = 39 cm)	Les testicules sont visibles bien qu'encore peu développés. Arrêt de l'alimentation et mouvements migratoires. RGS moyen = 0.16%

Le sexe a été déterminé par dissection sur un échantillon de 682 anguilles argentées (Taille min/max : 351/1100 mm) échantillonnées lors des saisons 2001-02 à 2008-09. Les résultats ont révélé que les individus < 460 mm étaient des mâles, et les individus ≥ 470 mm étaient des femelles (cf. Acou *et al.*, 2010 pour plus de détails). La proportion des sexes a été estimée ici en se basant sur cette relation, en assumant 100% de mâles pour les individus < 460 mm, 50% de femelles entre 460 et 469 mm, et 100% de femelles au-delà de 470 mm.

#### 2.4.2. Choix du type de marque

Dans le cadre d'une étude capture/marquage/recapture, le choix du type de marque est fondamental. En effet, la marque doit être (i) visible pour assurer un repérage aisé par les pêcheurs professionnels, (ii) pérenne dans le temps pour une période minimum de 3 mois correspondant à la durée de la saison de dévalaison, (iii) 'inoffensive' pour l'individu marqué dans ce sens qu'elle ne doit pas modifier son comportement migratoire voire sa survie, et si possible (iv) d'un coût raisonnable.

En préalable à cette étude, quatre types de marques, certaines déclinées en plusieurs couleurs, ont été testés (Boury, 2001):

- l'injection de bleu alcian par Dermojet sur la face ventrale
- les implants en Elastomer dans la nageoire dorsale

- les peintures acryliques dans la nageoire dorsale
- les encres acryliques dans la nageoire dorsale

Après 150 jours de test en bassin, les encres jaune et verte ont été rejetées de manière définitive car elles semblaient augmenter les taux de mortalité des individus marqués, ainsi que l'encre blanche et la peinture jaune qui avaient tendance à provoquer des lésions ou nécroses au niveau de l'injection. Les implants en elastomer ont eux aussi été écartés car les procédures d'application étaient plus complexes que les autres et impliquaient donc un allongement du temps de marquage. Les anguilles argentées marquées à l'encre rouge (Process Magenta, Magic Color, MC620), à la peinture verte (Peinture acrylique Van Gogh, vert permanent clair 618) et au dermojet (AKRA) n'ont été affectées par aucune mortalité ou lésion au cours des 150 jours de stabulation, ce sont donc ces pigments qui ont été utilisés pour procéder au marquage.

#### 2.4.3. Les opérations de marquage

Plusieurs sessions de marquage ont été réalisées au cours d'une même saison de dévalaison de manière à tester la variabilité temporelle et spatiale des taux de recapture. Une session (ou campagne) de marquage est définie comme un lot distinct d'anguilles marquées dans une pêcherie et à une date donnée (matin ou après-midi). En fonction des années, entre 3 et 7 sessions de marquage ont été réalisées (Tableau 3).

L'opération consiste à réaliser des sessions de marquage à l'amont de la zone d'étude (pêcherie c) puis d'opérer des recaptures au sein des pêcheries situées à l'aval (Figure 1). Quand cela n'était pas possible (pêcherie non opérationnelle, colmatage, crue trop importante, etc.), les marquages ont eu lieu au sein de pêcheries plus en aval. Pour la dernière saison 2012/13, ce sont 4 sessions de marquage qui ont été réalisées correspondant aux vagues migratoires successives observées pendant cette saison au sein de 3 pêcheries (c, f et h ; Figure 1). Les marquages ont eu lieu les 23/10/12 matin (site f) et après midi (site h), le 7/11/12 (site h) et 7/12/12 (site c) (Figure 1). Un total de 675 anguilles argentées (soit 731 kg) a été marqué pour cette saison 2012/13 (Tableau 3).

Les anguilles argentées candidates au marquage ont été sélectionnées aléatoirement. Le marquage a consisté à injecter de la couleur rouge et/ou verte à différents niveaux (aplomb, milieu et bas) de la nageoire dorsale grâce à une seringue stérile, et pour les 5 premières saisons d'appliquer 1 ou plusieurs points à l'encre noire sur le ventre à l'aide d'un Dermojet (Akra). Chaque code couleur est unique, et les différentes combinaisons utilisées ont permis de différencier chacune des sessions de marquage. Sauf cas exceptionnel, les anguilles argentées marquées ont été relâchées le plus souvent sur le lieu de capture.

#### 2.4.4. Les opérations de recapture

Les anguilles marquées ont été recapturées dans les pêcheries situées à l'aval des sites de marquage. La recherche des individus marqués a été réalisée par les pêcheurs eux-mêmes au cours de chaque relève de filet. Afin d'augmenter les chances de recapture, tous les pêcheurs impliqués étaient informés en temps réel des lieux et dates des différentes séances de marquage (cf. messages

d'information en annexe 1). Les anguilles marquées recapturées étaient immédiatement stockées et annotées sur les carnets de pêche, avec les informations qui concernent les dates et heures de pêche, ainsi que les combinaisons de code couleur utilisée. Elles ont ensuite été récupérées par l'équipe scientifique du MNHN de manière à confirmer les marques et réaliser les dissections (résultats non présentés ici).

## 2.5. Taux de recapture et estimation du flux d'anguilles argentées

Pour chaque saison de dévalaison, les données de marquage/recapture ont été scindées  $x$  et  $y$  strates de marquage et recapture respectivement. Les  $x$  strates de marquage correspondent aux différentes campagnes de marquage menées chaque saison, tandis que les strates de recapture correspondent aux différents pics de migration observés au cours de l'année dont le nombre varie en fonction de l'intensité de la dévalaison. En fonction des années, entre 2 et 7 strates de marquage ont été définies, tandis que les strates de recapture varient entre 3 et 6 (Annexe 2). Pour la saison 2012/13, 4 strates de marquage et 3 strates de recapture correspondant aux 3 pics principaux de dévalaison observés, ont été définies (Annexe 2 ; Figure 5).

Le flux dévalant annuel a été estimé en utilisant l'estimateur de Pooled-Petersen (Seber, 1982) communément utilisé pour ce type d'analyse comme cela a été le cas dans le Saint Laurent pour l'anguille américaine (Caron *et al.*, 2000) ou les lagunes méditerranéennes de Bages-Sigean (Amilhat *et al.*, 2009) et de l'Or (Charrier *et al.*, 2012). L'estimation est basée sur le nombre d'anguilles argentées recapturées parmi le nombre total d'anguilles capturées pour chaque strate. L'estimateur de Pooled-Petersen permet une estimation robuste mais peut être biaisé si les probabilités de marquage ou de recapture sont hétérogènes (Arnason *et al.*, 1996). L'estimateur de Pooled-Petersen est basé sur la théorie du maximum de vraisemblance et les formules associées sont données dans Seber (1982 ; Chapitre 11). Les estimations ont été réalisées à l'aide du logiciel SPAS (Stratified Population Analysis System ; téléchargeable sur le lien <http://www.cs.umanitoba.ca/~popan/>) développé par Arnason *et al.* (1996). Les intervalles de confiance (IC) ont été calculés pour  $\alpha = 0.05$ . Nos données respectent les hypothèses de travail de la méthode (Arnason *et al.*, 1996) : (1) population fermée : les anguilles argentées marquées ont une probabilité non-nulle d'être recapturées, (2) pas de perte de marque ou mortalité : les anguilles ne perdent pas leur marque et les individus marqués et non-marqués peuvent être correctement identifiés par les pêcheurs (cf. Boury, 2011 pour plus de détails), (3) probabilité de capture équivalente : toutes les anguilles (marquées et non marquées) ont la même probabilité d'être capturées, (4) toutes les anguilles marquées remises à l'eau dans un site donné possèdent la même probabilité d'atteindre et d'être capturée dans la strate finale.

## 3. Résultats

### 3.1. Captures réalisées par les pêcheries

Au cours de l'étude, le nombre de pêcheries impliquées dans l'étude est passé de 12 en 2001-02 à 7 et 8 pour les saisons 2008/09 et 2012/13 respectivement (Tableau 2). Logiquement, l'effort de pêche

total annuel a régulièrement diminué entre les saisons 2001/02 (647 nuits de pêche) et 2008-09 (231 nuits de pêche), alors qu'il est remonté en 2012/13 (440 nuits de pêche). Le nombre total d'anguilles argentées capturées étaient relativement stables pour les 3 premières saisons : il variait entre 48642 (45.3 tonnes) et 44223 (36.4 tonnes) anguilles argentées. Pour les saisons 2004/05 et 2008/09, ce chiffre diminua de manière importante puisque ce sont seulement 19290 (16.0 tonnes) et 17371 (18.2 tonnes) anguilles argentées qui ont été capturées. Une augmentation des captures totales est observée pour la dernière saison ( $N_{ag} = 27193$  ind. ;  $W_{ag} = 29.4$  t).

Les CPUE observées sur l'ensemble de période d'étude, qui correspond à tous les jours effectifs de pêche où des captures nulles et non nulles ont été réalisées entre le 1<sup>er</sup> Octobre et le 15 Février de chaque saison, variaient significativement au cours des saisons (Anova sur les CPUE log-transformées :  $F = 3.89$  ;  $n = 555$  ;  $P < 0.01$ ). Plus précisément, les CPUE moyennes de la saison 2002/03 étaient significativement plus élevées que celles observées pour les saisons 2004/05 et 2012/13 (test de Tukey :  $P < 0.05$  ; Figure 3).

Tableau 2 : Caractéristiques des captures d'anguilles argentées par les pêcheries sur la Loire pour les six saisons de dévalaison.  $N_{pêche}$  : nombre de pêcheries opérationnelles pendant la saison ;  $EP_{tot}$  : effort de pêche total exprimé en nombre de nuits de pêche ;  $N_{ag}$  : nombre total d'anguilles argentées capturées pendant la saison ;  $P_{ag}$  : poids total d'anguilles argentées capturées pendant la saison (en tonnes) ;  $CPUE_{med}$  : CPUE médiane journalière ;  $CPUE_{\mu\pm et}$  : CPUE moyenne journalière  $\pm$  écart-type exprimée en nombre d'anguilles argentées.pêche<sup>-1</sup>.nuit<sup>-1</sup> ;  $CPUE_{max}$  et  $CPUE_{min}$  : CPUE maximale et minimale observées.

Saisons	2001/02	2002/03	2003/04	2004/05	2008/09	2012/13
$N_{pêche}$	12	10	10	7	7	8
$EP_{tot}$	647	402	409	323	231	440
$N_{ag}$	48642	40583	44223	19290	17371	27193
$P_{ag}$	45.3	38.1	36.4	16.0	18.2	29.4
$CPUE_{med}$	19.1	23.0	20.0	13.1	14.5	9.5
$CPUE_{\mu\pm et}$	83.9 $\pm 196.3$	79.7 $\pm 99.2$	87.1 $\pm 148.5$	42.8 $\pm 103.2$	59.4 $\pm 91.8$	39.5 $\pm 73.88$
$CPUE_{max}$	1360.3	342.4	730.5	673.0	579.4	402.6
$CPUE_{min}$	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

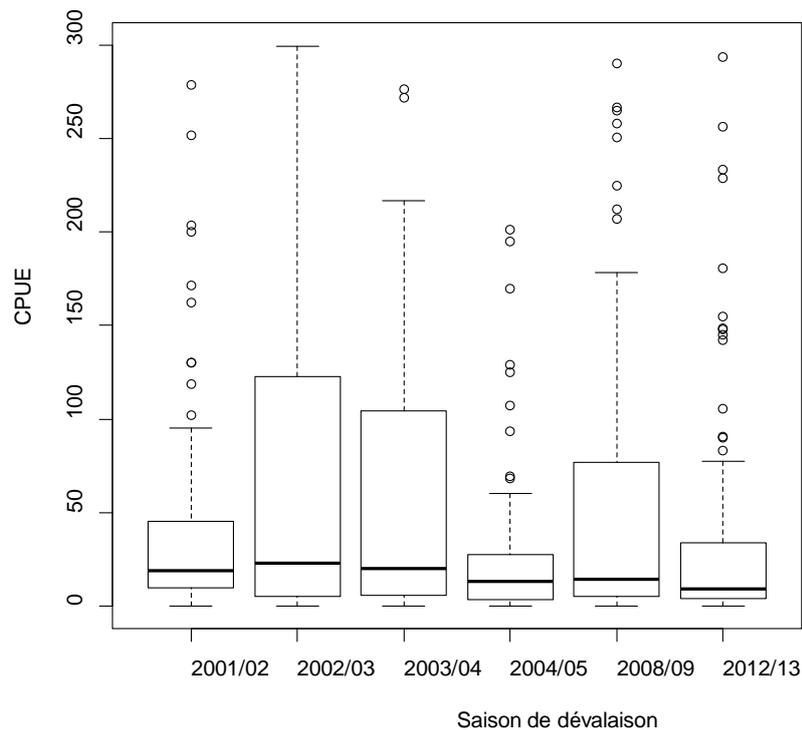


Figure 3 : Boîtes à moustaches des CPUE (nombre d'anguilles argentées capturées par nuit et engin de pêche) au cours des 6 saisons de dévalaison. L'intervalle a été réduit à des valeurs maximales de CPUE de 300 anguilles.nuit<sup>-1</sup>.engin<sup>-1</sup> pour faciliter la lecture du graphique. 22 valeurs de CPUE « outliers » (valeurs min/max : 332/1360 anguilles.nuit<sup>-1</sup>.engin<sup>-1</sup>) ne sont pas figurées (6 CPUE ≥ 300 en 2001/02 ; 2 en 2002/03 ; 7 en 2003/04 ; 4 en 2004/05 ; 1 en 2008/09 et 2 en 2012/13).

Au sein des saisons, une grande variabilité des CPUE était observée (Figure 5). Le nombre de pics de migration variait entre 3 (saisons 2002/03 et 2012/13) et 7 (saison 2008/09), même si des captures pouvaient être réalisées tout au long de la saison (Figure 5). Les pics de capture intervenaient généralement lors des épisodes de crues, cependant, certains pics semblaient assez indépendants des variations de débit (e.g., 3<sup>ème</sup> pic de la saison 2001/02 et 4<sup>ème</sup> pic de la saison 2008/09 ; Figure 5) comme cela a été montré par ailleurs (Acou *et al.*, 2009a). Une relation significative ( $P < 0.001$ ) entre les CPUE et les débits étaient observés quand un GAM (Generalized Additive Model) était ajusté sur l'ensemble du jeu de données (555 valeurs de CPUE nulles et non-nulles ; Figure 4). Les valeurs de CPUE étaient maximales pour des valeurs de débit comprises entre 750 et 1500 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>. Des CPUE plus faibles et avec une plus grande variabilité étaient plus fréquemment observées quand les débits étaient inférieurs et supérieurs à ces valeurs de débit (Figure 4). Finalement, les variations de débit n'expliquaient que 10% de la variabilité des CPUE. Ce résultat confirme que le débit n'explique qu'une part de la variabilité des captures et que d'autres facteurs environnementaux (e.g. turbidité, phase lunaire, etc.) sont à prendre en compte (Acou *et al.*, 2009a).

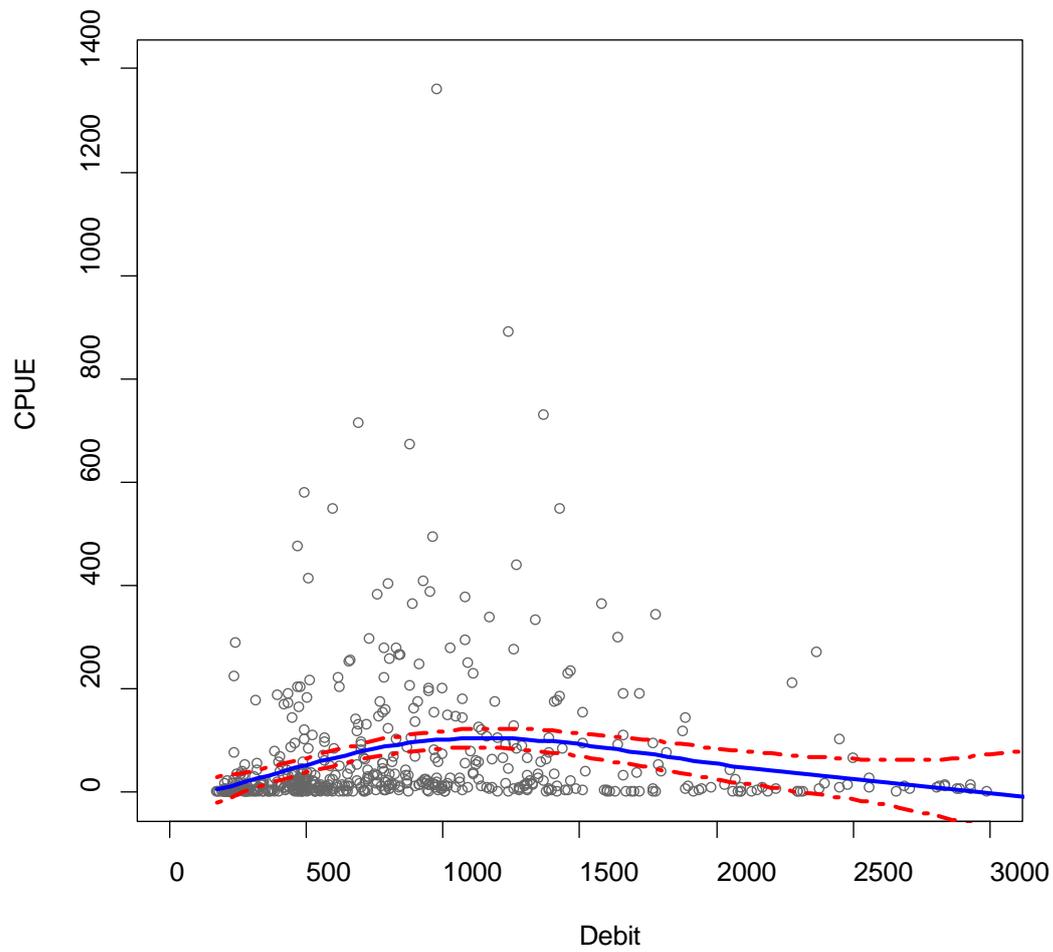


Figure 4 : Relation entre les CPUE (nombre d'anguilles argentées capturées.nuit<sup>-1</sup>.engin<sup>-1</sup>) et les débits (m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>) sur l'ensemble de la période d'étude (6 saisons de dévalaison). Un modèle GAM est ajusté sur l'ensemble du jeu de données.

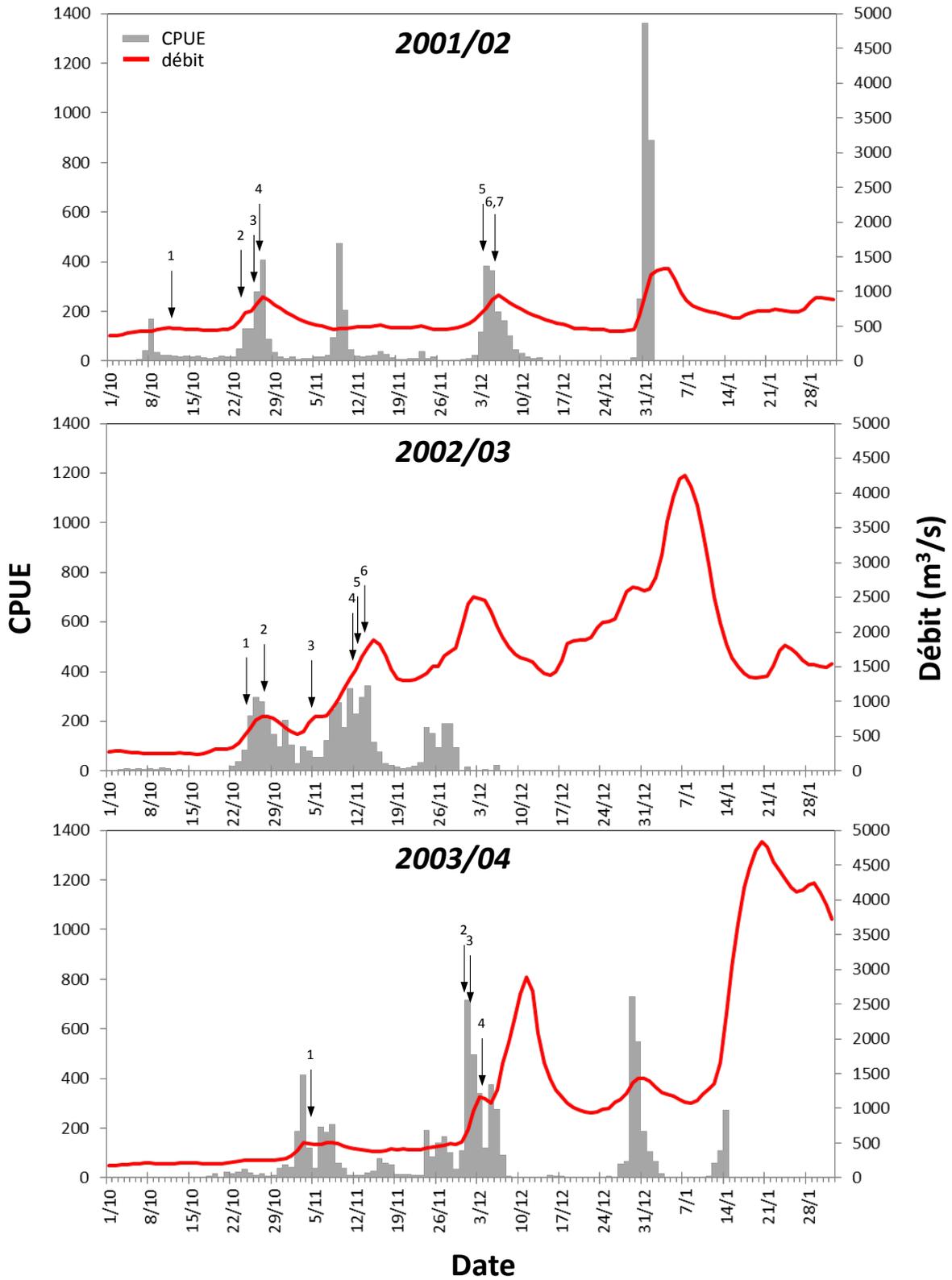


Figure 5 continue à la page suivante.

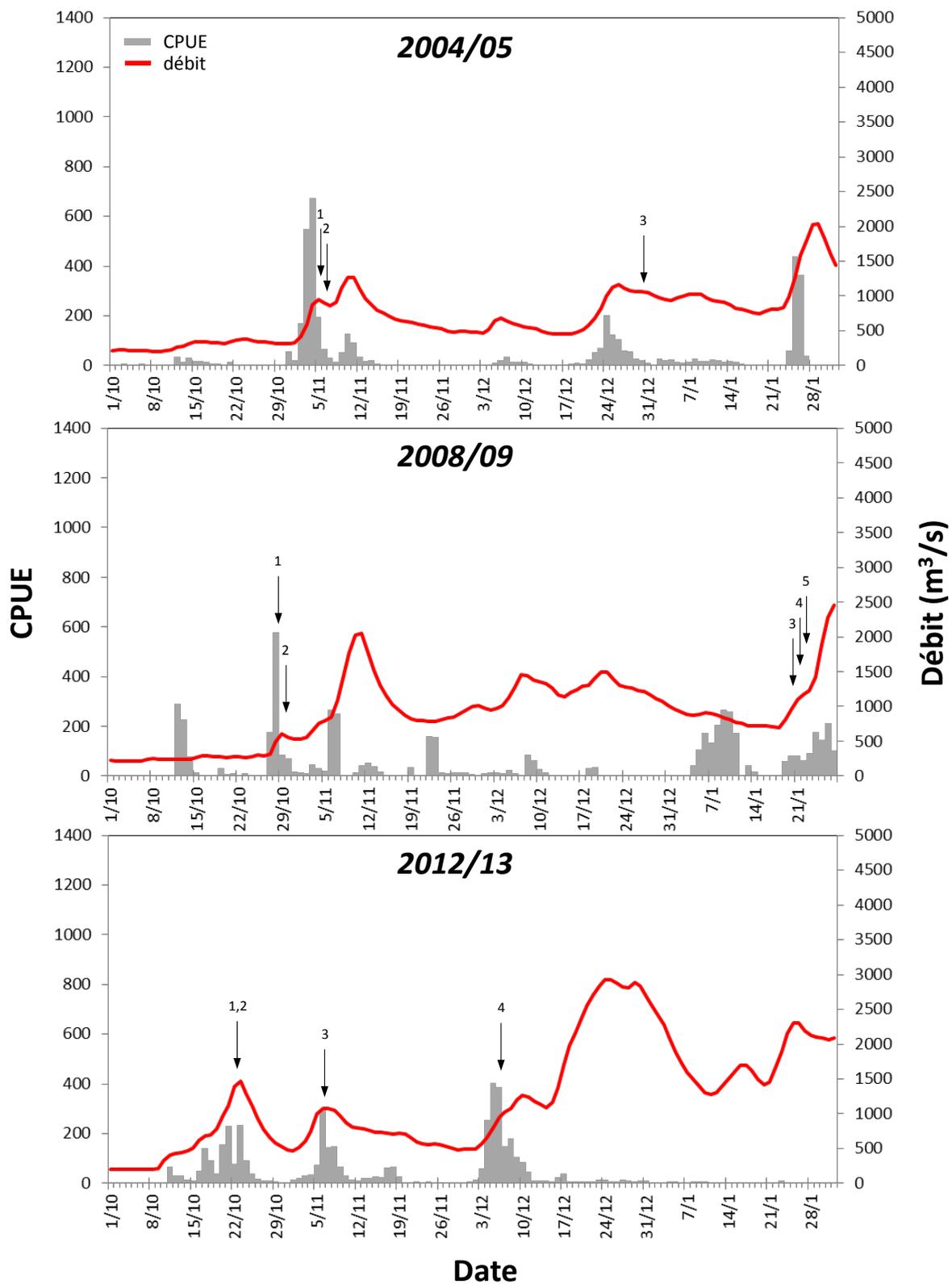


Figure 5: Variations journalières des CPUE d’anguilles argentées réalisées par les pêcheurs professionnels et de débits observés à Montjean/Loire. Les CPUE sont exprimées en nombre d’anguilles argentées capturées par pêcheur et par nuit. Les différentes sessions de marquage (entre 3 et 7 par saison) sont figurées par une flèche noire.

### 3.2. Campagnes de marquage : nombre, site et période

Au cours des 30 campagnes de marquage menées entre les saisons 2001/02 et 2012/13, ce sont 6344 individus, soit environ 6 tonnes, qui ont été marquées (Tableau 3). Le nombre annuel de sessions de marquage annuel variait entre 3 et 7 en fonction des années, correspondant à différents pics de crue de la Loire ou de ses affluents (Figure 5). En fonction des captures réalisées dans les pêcheries et du nombre de pics de migration, le nombre d'anguilles marquées variait entre un minimum de 675 individus pour la saison 2012/13 et un maximum de 1649 individus pour la saison 2001/02. A noter que des sessions de marquage ont été annulées au dernier moment en raison de crues cévenoles (crues très rapides), de problèmes de colmatage de filet par des algues filamenteuses, etc. La campagne de marquage 3 menée au cours de la saison 2004/05 a été exclue des analyses. En effet, aucune recapture n'a été effectuée (Tableau 3) et les causes de ce résultats restent inconnues.

Tableau 3 : Description du nombre d'anguilles argentées marquées par saison de dévalaison, campagne et site de marquage. Les codes couleurs font référence aux différentes combinaisons utilisées pour différencier chaque session de marquage. En 2008/09, les sites de relâchés mentionnés entre parenthèses sont distingués des sites de capture.

Saisons de dévalaison	numéro de session de marquage	Code couleur	Site de capture et relâcher	Date de marquage	Nb anguilles argentées marquées	Poids des anguilles argentées marquées (kg)
2001/02	1	01V	c	12/10/01	141	133
	2	01V+1	c	24/10/01	159	157
	3	01R	f	26/10/01	341	308
	4	01VR	g	27/10/01	341	261
	5	01V+5	c	04/12/01	254	297
	6	01VR+5	g	05/12/01	205	193
	7	01R+5	f	05/12/01	208	186
<b>sous-total 2001/02</b>					<b>1649</b>	<b>1535</b>
2002/03	1	02RV	e	25/10/02	151	132
	2	02R	f	28/10/02	200	208
	3	02VR	g	05/11/02	200	163
	4	02V	c	12/11/02	250	242
	5	02R+5	f	13/11/02	200	193
	6	02VR+5	g	14/11/02	200	189
<b>sous-total 2002/03</b>					<b>1201</b>	<b>1127</b>
2003/04	1	03V	c	05/11/2003	255	206
	2	03R	f	01/12/2003	300	273
	3	03VR	g	02/12/2003	299	225
	4	03RV	e	04/12/2003	217	178
<b>sous-total 2003/04</b>					<b>1071</b>	<b>882</b>
2004/05	1	04V	c	06/11/2004	358	323
	2	04VR	g	07/11/2004	145	98
	3 <sup>1</sup>	04RV	e	31/12/2004	278	227
<b>sous-total 2004/05</b>					<b>781</b>	<b>648</b>
2008/09	1	V-	c	29/10/2008	222	258
	2	R-	c	30/10/2008	204	229
	3	R-R	ijk(f)	21/01/2009	187	197
	4	-R	ijk(f)	22/01/2009	161	114
	5	R-V	h(f)	23/01/2009	193	216
<b>sous-total 2008/09</b>					<b>967</b>	<b>1014</b>
2012/13	1	V--	f	23/10/2012	99	96
	2	-VV	h	23/10/2012	176	167
	3	R--	h	07/11/2012	200	223
	4	-RR	c	07/12/2012	200	245
<b>sous-total 2012/13</b>					<b>675</b>	<b>731</b>
<b>total des 6 saisons de dévalaison</b>					<b>6344</b>	<b>5937</b>

<sup>1</sup> Pour des raisons inconnues, cette session de marquage n'a donné lieu à aucune recapture, elle a donc été exclue des analyses.

### 3.3. Caractéristiques des anguilles marquées

Les tailles et poids moyens des anguilles argentées marquées étaient respectivement  $407.4 \pm 25.3$  mm et  $109.8 \pm 23.3$  g pour les mâles,  $785.1 \pm 96.6$  mm et  $950.9 \pm 360.3$  g pour les femelles (Tableau 4 ; Figure 6). Les tailles moyennes variaient significativement au cours des saisons (Anova :  $F = 60,8$  ;  $ddl = 6338$  ;  $P < 0.001$ ), avec globalement une chute significative des tailles moyennes entre les deux

premières saisons (saisons 2001-02 et 2002-03) et les deux suivantes (2003-04 et 2004-05), et enfin une augmentation significative pour les deux dernières (2008-09 et 2012-13). Concernant le poids moyen, la même tendance significative ( $P < 0.001$ ) a été observée au cours des saisons (Tableau 4 ; Figure 7).

Le sexe ratio variait significativement au cours des saisons (test du  $\chi^2$ ,  $P < 0,001$ ) mais restait très largement dominé par les femelles, puisque la proportion de femelles variait entre 95.5% et 99.8% pour les saisons 2004-05 et 2002-03 respectivement. Globalement, 98.2% des anguilles argentées marquées au cours de l'étude étaient des femelles (Tableau 4).

Sur la base de l'indice d'argenteure EELREP (Durif *et al.*, 2005), 83% des anguilles femelles marquées étaient classées 'migrantes' (44,8% de stade FIV et 38,0% de stade FV), et 16,8% étaient classées en stade 'prémigrant' (stade FIII) (Tableau 1 ;Figure 8). Seul 0,3% des femelles marquées présentait un stade 'résident' et ne semblait donc pas avoir les caractéristiques requises pour continuer leur migration d'avalaison (0,3% au stade FII). Enfin, tous les mâles marqués étaient également des anguilles argentées en phase de migration active (stade MII, 100%).

Tableau 4 : Variations interannuelles de la taille et du poids moyens  $\pm$  écart-type (e.t.), du sexe ratio des anguilles marquées au cours des saisons de dévalaison 2001/02 à 2012/13.

		2001/02	2002/03	2003/04	2004/05	2008/09	2012/13	Total
♀	<b>Nb</b>	<b>1597</b>	<b>1183</b>	<b>1069</b>	<b>746</b>	<b>961</b>	<b>673</b>	<b>6229</b>
	lt moy. (mm)	787.7	784.9	754.3	760.6	815.2	812.4	785.1
	lt e.t.	93.6	97.0	92.4	97.5	90.2	95.6	96.6
	wt moy. (g)	957.7	950.9	824.6	863.9	1053.7	1085.4	950.9
	wt e.t.	337.4	354.5	327.7	350.9	357.5	392.0	360.3
	♂	<b>Nb</b>	<b>52</b>	<b>18</b>	<b>2</b>	<b>35</b>	<b>6</b>	<b>2</b>
lt moy. (mm)		407.2	405.1	427.5	409.9	402.8	385.5	407.4
lt e.t.		23.7	29.0	50.2	26.5	16.9	13.4	25.3
wt moy. (g)		112.8	115.0	137.0	101.5	114.0	89.0	109.8
wt e.t.		22.5	23.5	32.0	21.2	17.5	17.0	23.3
<b>Sex ratio (% de ♀)</b>		<b>96.8</b>	<b>98.5</b>	<b>99.8</b>	<b>95.5</b>	<b>99.4</b>	<b>99.7</b>	<b>98.2</b>

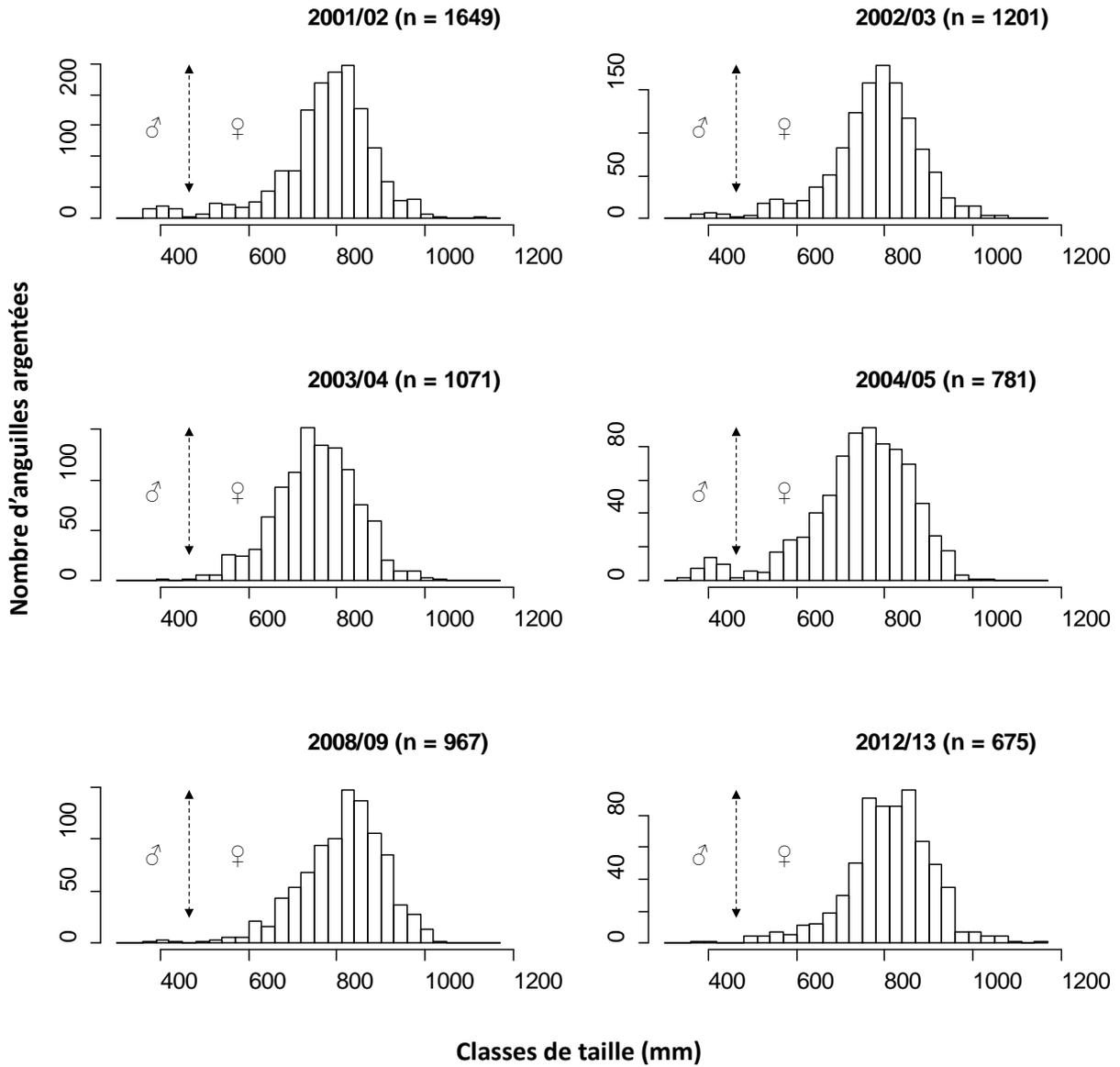


Figure 6 : Structures de taille des anguilles argentées marquées au cours des 6 saisons de dévalaison. Le nombre total d'anguilles marquées par saison est figurée entre parenthèses. La taille seuil de 470 mm qui permet de discriminer les deux sexes est mentionnée.

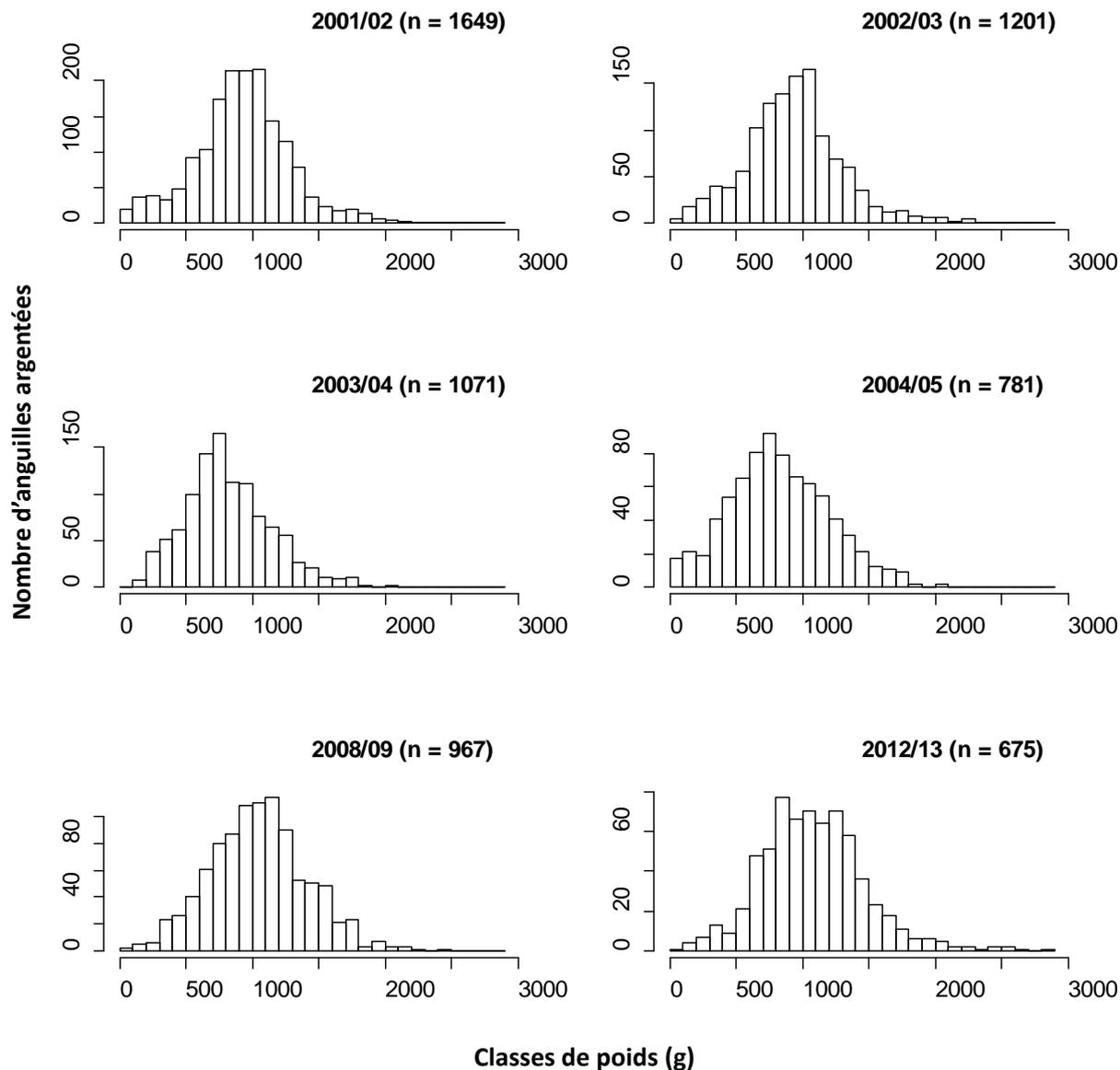


Figure 7 : Structures de poids des anguilles argentées marquées au cours des 6 saisons de dévalaison. Le nombre total d'anguilles marquées par saison est figurée entre parenthèses.

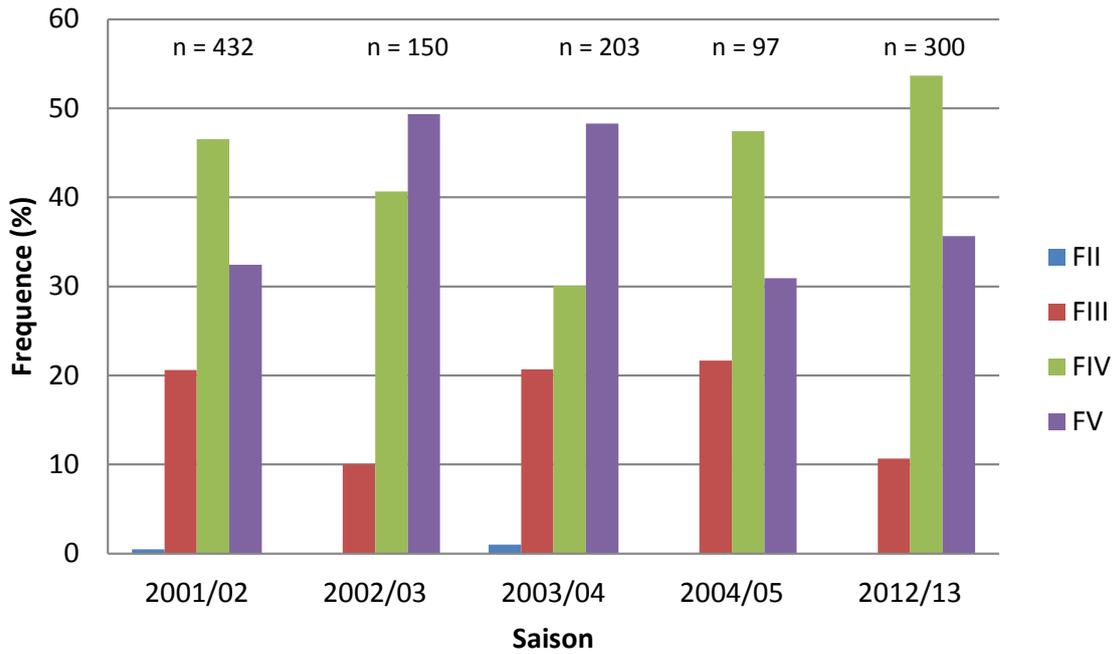


Figure 8 : Répartition (en %) des stades d'argenteure définis selon la méthode EELREP (Durif *et al.*, 2005) des anguilles femelles marquées lors de 5 saisons d'avalaison. Le stade FII fait référence au stade 'résident', le stade FIII au stade 'pré-migrant' et les stades FIV et FV aux stades 'migrants' (cf Tableau 1 pour plus de détails). Les effectifs totaux par saison sont mentionnés.

### 3.4. Taux de recapture

Le taux de recapture moyen global observé était 13.9% (Tableau 5). A l'échelle des saisons, il variait entre un minimum de 10.5% et un maximum de 19.7% pour les saisons 2008/09 et 2012/13 respectivement. A l'échelle des sessions de marquage, les taux variaient entre un minimum de 1.9% (session 4 de la saison 2008/09) et un maximum de 25.5% (session 4 de la saison 2012/13). Pour autant, les taux de recapture observés ne variaient pas significativement entre les saisons (GLM binomial avec lien logit ;  $\text{Pr}(\chi) = 0.16$ ) ni entre les sessions de marquage (GLM binomial avec lien logit ;  $\text{Pr}(\chi) = 0.30$ ). Ainsi, les probabilités de recapture des anguilles argentées étaient indépendantes des saisons et des sessions de marquage. Ce résultat confirme que les conditions d'application pour réaliser des estimations de flux avec l'estimateur de Pooled-Petersen étaient remplies. Enfin, les taux de recapture semblait diminuer quand le débit au marquage augmentait, mais une nouvelle fois cette tendance n'était pas significative (modèle linéaire : F-statistic : 1.43 ; ddl = 26 ; P = 0.24 ; Figure 9).

Sur les 845 anguilles recapturées, seules 10 étaient des anguilles argentées mâles, ce qui correspond à environ 1.2% des recaptures. Toutes les anguilles ont été recapturées à l'aval des sites de relâcher. Enfin, sur l'ensemble de la période d'étude, 80% des recaptures totales annuelles étaient réalisées deux jours après la session de marquage (Figure 10). 9 jours étaient nécessaires pour réaliser un peu moins de 90% des recaptures (Figure 10).

Tableau 5 : Statistiques des expériences de marquage/recapture réalisées sur l'ensemble de la période d'étude. Site<sub>m</sub> : site où les anguilles marquées ont été relâchées ; N<sub>m</sub> et N<sub>r</sub> : nombre d'anguilles argentées marquées et recapturées respectivement ; T<sub>r</sub> : taux de recapture.

Saison	numéro de session de marquage	Site <sub>m</sub>	N <sub>m</sub>	N <sub>r</sub>	T <sub>r</sub> (%)	N <sub>m</sub> total	N <sub>r</sub> total	Taux recapture moyen (%) ± et
2001/02	1	c	141	22	15.6	1649	251	14.5±3.5
	2	c	159	20	12.6			
	3	f	341	70	20.5			
	4	g	341	58	17.0			
	5	c	254	36	14.2			
	6	g	205	24	11.7			
	7	f	208	21	10.1			
2002/03	1	e	151	22	14.6	1201	152	12.9±6.4
	2	f	200	46	23.0			
	3	g	200	34	17.0			
	4	c	250	20	8.0			
	5	f	200	16	8.0			
	6	g	200	14	7.0			
2003/04	1	c	255	33	12.9	1071	128	12.2±3.5
	2	f	300	42	14.0			
	3	g	299	21	7.0			
	4	e	217	32	14.7			
2004/05	1	c	358	48	13.4	503	70	14.3±1.3
	2	g	145	22	15.2			
2008/09	1	c	222	21	9.5	967	104	10.5±6.6
	2	c	204	29	14.2			
	3	f	187	36	19.3			
	4	f	161	3	1.9			
	5	f	193	15	7.8			
2012/13	1	f	99	11	11.1	675	140	19.7±6.9
	2	h	176	44	25.0			
	3	h	200	34	17.0			
	4	c	200	51	25.5			
<b><i>Totaux et taux de recapture global</i></b>						<b>6066</b>	<b>845</b>	<b>13.9%</b>

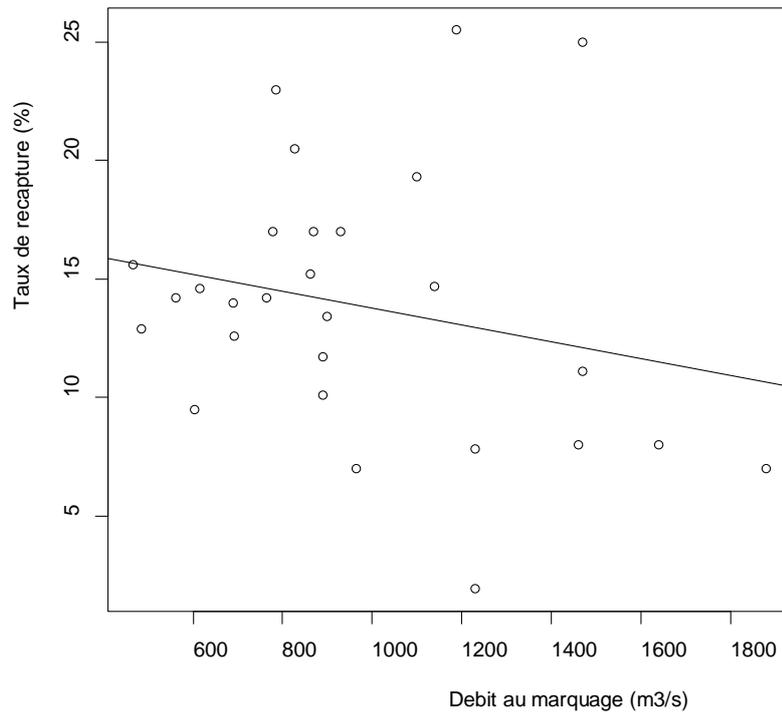


Figure 9 : Taux de recapture (en %) des anguilles argentées obtenus pour chacune des sessions de marquage (n = 28) réalisées entre 2001/02 et 2012/13 en fonction du débit de la Loire observé le jour du marquage. La tendance linéaire négative (non significative,  $P > 0.05$ ) est figurée en trait plein.

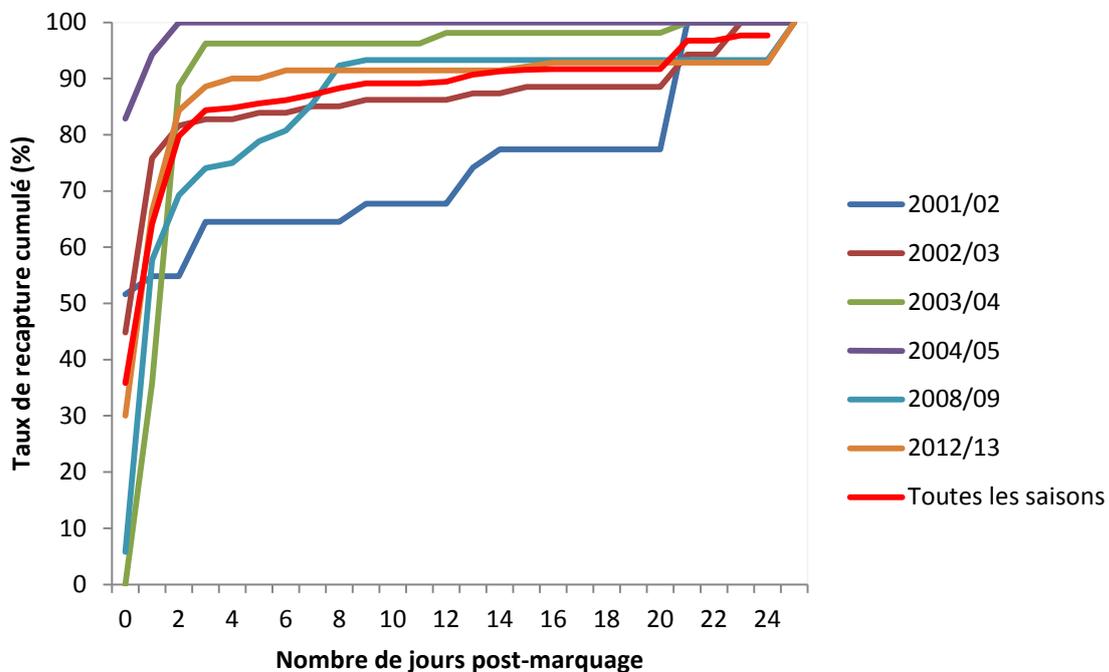


Figure 10 : Evolution du taux de recapture cumulé (en %) en fonction du nombre de jours post-marquage pour les 6 saisons de migration ainsi que sur l'ensemble de la période d'étude.

### 3.5. Estimations de flux dévalants

Les estimations de flux annuel variaient entre un minimum d'environ  $130000 \pm 10000$  anguilles argentées pour la saison 2012/13 et un maximum de  $365000 \pm 30000$  pour la saison 2003/04. Globalement une chute importante du flux dévalant est observée entre les 3 premières saisons de dévalaison (de 320000 à 365000 ind.) et les 3 dernières ( $< 160000$  ind.). Cette tendance interannuelle est cohérente avec l'indice de dévalaison développé par l'Université de Tours (Boisneau et Boisneau, 2014 ; Bodin *et al.*, 2011 ; Figure 11). Pour autant, il n'est pas possible de relier les deux indicateurs de manière statistique, en raison du trop faible nombre d'estimation de flux ( $n = 6$ ).

Tableau 6 : Estimation du flux dévalant pour les 6 saisons de dévalaison. Le flux est exprimé en nombre total d'anguilles argentées.  $N_m$  et  $N_r$  : nombre d'anguilles argentées marquées et recapturées respectivement ;  $T_r$  : taux de recapture.

Saisons de dévalaison	Nb de jours de pêche	$N_m$	$N_r$	Nb d'anguilles contrôlées	Taux de recapture moyen (%)	Nombre total $\pm$ erreur standard d'anguilles argentées estimées
2001/02	647	1649	251	48642	14.5	$318494 \pm 18383$
2002/03	402	1201	152	40450	12.9	$317790 \pm 23877$
2003/04	409	1071	128	43956	12.2	$365285 \pm 30004$
2004/05	323	503	70	19097	14.3	$135567 \pm 14781$
2008/09	231	967	104	17345	10.5	$159912 \pm 14621$
2012/13	440	675	140	27060	19.7	$129738 \pm 9660$

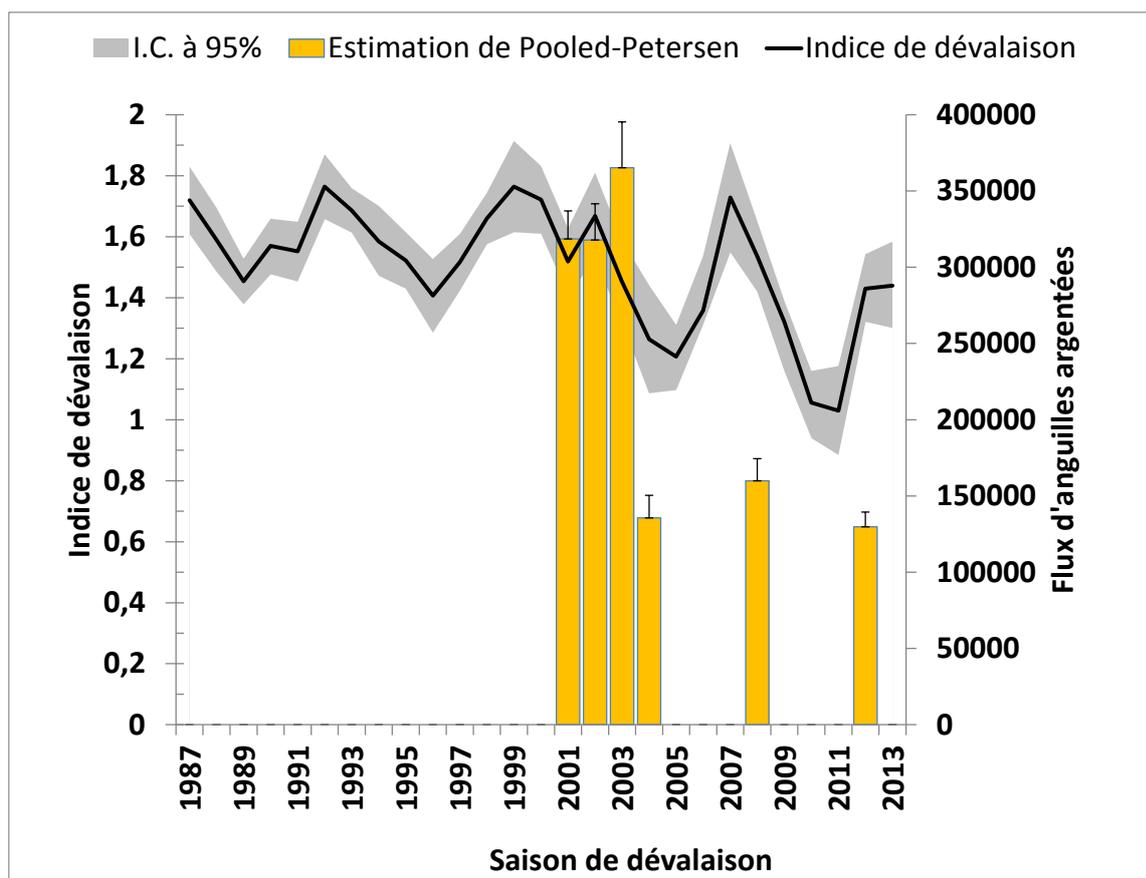


Figure 11 : Evolution interannuelle de l'indice de dévalaison développé par l'Université de Tours (Boisneau et Boisneau, 2014) et de l'estimation de flux réalisée au cours des 6 saisons de dévalaison. L'indice de dévalaison est calculé avec la relève hebdomadaire, les intervalles de confiance à 95% sont représentés.

### 3.6. Résumé des principaux résultats de l'étude acoustique de Bultel *et al.* (2014) dans l'estuaire de la Loire

L'étude menée par le MNHN avait pour objectif d'identifier l'échappement des anguilles argentées produites en amont d'Ancenis et de mieux comprendre leurs trajectoires de migration dans l'estuaire de la Loire jusqu'à Saint Nazaire. Pour suivre les migrantes dans ce milieu vaste, très ouvert, soumis aux balancements des marées et à l'interface entre eaux douce et marine, la télémétrie acoustique a été utilisée. Cet outil permet de suivre les déplacements des individus dans leur environnement. La méthode consiste à équiper l'estuaire d'un réseau de récepteurs acoustiques (hydrophones) qui détectent dans un rayon de 100 à 350 m en fonction des conditions locales (courant, substrat, etc.) des anguilles argentées migrantes préalablement équipées d'émetteurs.

Au cours de la saison 2011/12, un réseau de 31 hydrophones acoustiques (VR2W, VEMCO®, Vemco Ltd, Shad Bay, Canada) a été déployé dans l'estuaire de la Loire entre Champocé et Saint Nazaire sur un linéaire d'environ 80 km (Figure 12). Les hydrophones ont été installés sur les balises, phares et bouées présents dans l'estuaire. 51 anguilles argentées femelles capturées par un pêcheur professionnel à Saint-Florent-Le-Viel ont été équipées d'émetteurs acoustiques (MP13, ThelmaBiotel®, Trondheim, Norway) les 23 et 24/11/11. Ces anguilles ont été remises à l'eau à

l'endroit de la capture, soit environ 20 km en amont de la limite tidale (et de la première ligne de détection) et 100 km de Saint Nazaire.

Les résultats montrent que 94% des individus (48/51) ont franchi avec succès l'estuaire et atteint Saint-Nazaire pour probablement démarrer leur longue migration marine de reproduction. Le parcours des 3 individus restant n'est pas connu, pour autant ils n'ont pas été capturés par les pêcheurs professionnels situés dans l'estuaire de la Loire qui avait été informés de l'étude et qui ne ciblent pas l'anguille argentée particulièrement. Dans l'estuaire, la progression des anguilles dévalantes était principalement liée aux variations de débits de la Loire et la majorité des anguilles marquées a traversé l'estuaire en quelques jours de crues (Figure 13) pour des vitesses observées de l'ordre de 48.6 km/jour (0.5 m/s) ce qui est cohérent avec ce qui a été observé lors de précédentes études en Europe.

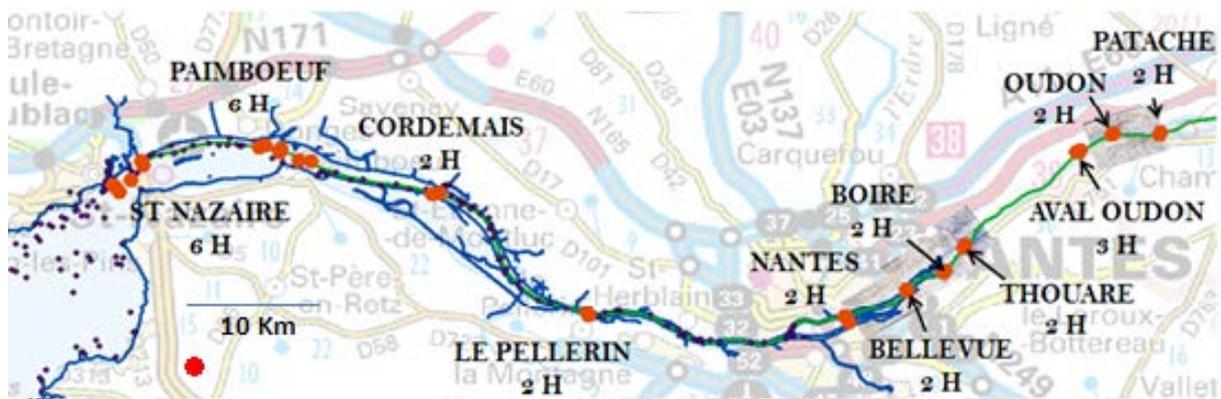


Figure 12 : Localisation des hydrophones dans l'estuaire de la Loire (tiré de Bultel *et al.*, 2014).

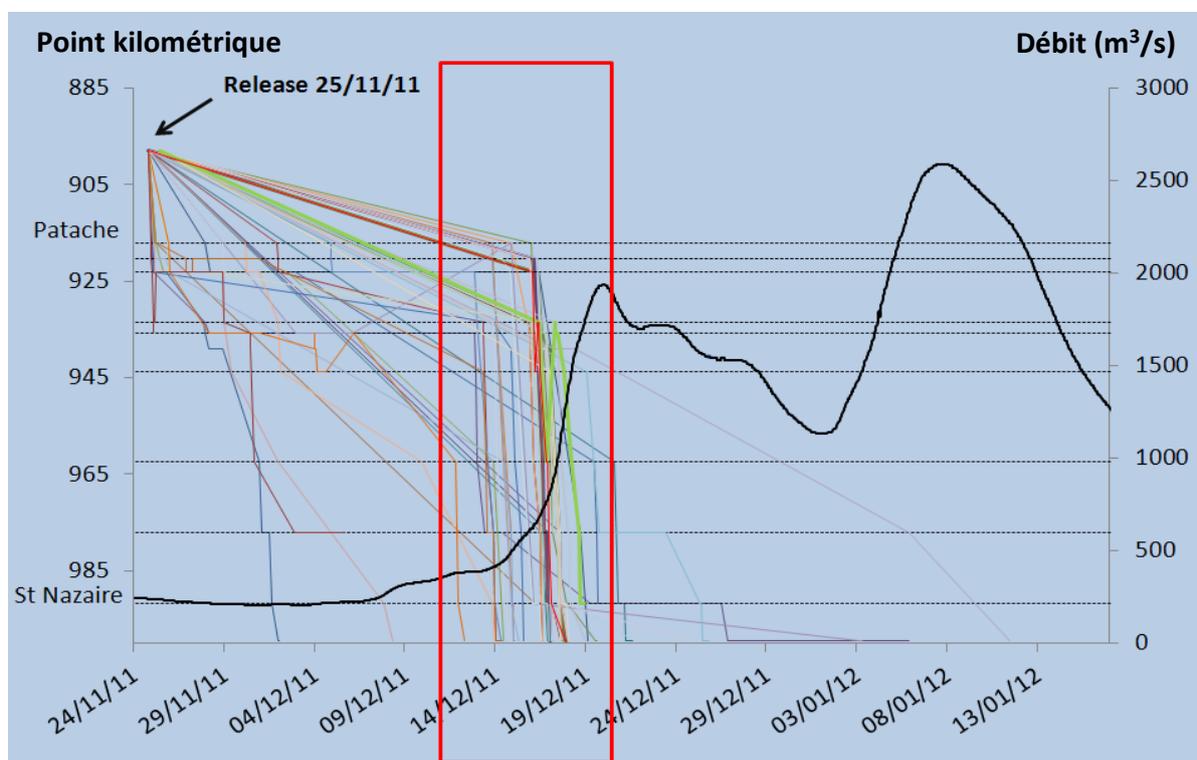


Figure 13 : Déplacements des anguilles argentées le long de l'estuaire (distance à la mer en ordonnée) comparés au débit de la Loire mesuré à Montjean-sur-Loire (tiré de Bultel *et al.*, 2014).

#### 4. Discussion/Conclusion

##### ***Caractéristiques des anguilles argentées***

Sur l'ensemble de la période d'étude (de 2001/02 à 2005/05, 2008/09 et 2012/13), les tailles et poids des 6344 anguilles marquées étaient en moyenne  $778 \pm \text{SD } 108$  mm et  $936 \pm 374$  g respectivement. Les distributions de ces deux variables étaient bimodales (Figure 6 ; Figure 7). Elles reflétaient le dimorphisme sexuel entre les anguilles argentées mâles ( $< 460$  mm) et femelles ( $\geq 470$  mm) qui a été confirmé par l'examen macroscopique des gonades (Acou *et al.*, 2010). Comme cela a déjà été montré dans la littérature (Vollestad et Jonsson, 1988 ; Acou *et al.*, 2003), les mâles s'argentent en moyenne à des tailles beaucoup plus faibles ( $407.4 \pm 25.3$  mm ; min-max : 348-463 mm) que les femelles ( $785.1 \pm 96.6$  mm ; min-max : 470-1150 mm). Le sexe ratio observé était très largement dominé par les femelles (98.2% en moyenne ; Tableau 4). Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où les femelles sont dominantes dans les sous-populations d'anguilles des grands hydrosystèmes (Acou *et al.*, 2003 ; Feunteun *et al.*, 2003). Cependant, la proportion de mâles observée dans cette étude est probablement sous-estimée pour deux raisons essentielles. Premièrement, parce que la migration d'avalaison des mâles est généralement plus précoce (Haraldstad *et al.*, 1985) et peut donc intervenir avant l'ouverture légale de la pêche professionnelle (1<sup>er</sup> Octobre). Ensuite, parce que les mâles sont plutôt localisés dans les zones aval des grands fleuves comme les estuaires (Feunteun *et al.*, 2003), c'est-à-dire à l'aval de notre zone d'étude (aval d'Ancenis). Ainsi, les résultats (structure de population, CPUE et estimation de flux) présentés dans cette étude sont représentatifs de la production de la Loire fluviale en amont d'Ancenis qui marque la limite de la marée dynamique du bassin.

La taille moyenne des femelles à l'argenture augmente généralement avec la taille du bassin versant. Par exemple, elle avoisine 600 mm dans les petits bassins versants ( $< 100$  km<sup>2</sup>) comme le Frémur ( $590 \pm 97$  mm ; Acou *et al.*, 2008) ou l'Oir ( $591.1 \pm 68.5$  mm ; Acou *et al.*, 2009b). Dans les lacs ou lagunes, la taille des femelles varie entre 600 et 700 mm (Feunteun *et al.*, 2003), tandis que dans les grands systèmes comme la Loire elle dépasse très largement 700 mm (cette étude :  $785.1 \pm 96.6$  mm). Vollestad (1992), en comparant les tailles des anguilles argentées échantillonnées dans 38 sites répartis sur l'ensemble de l'aire de distribution de l'espèce, a estimé que la taille moyenne des femelles argentées en Europe était 632.3 mm (min-max : 450-863). Ailleurs dans le monde, l'anguille femelle japonaise *A. japonica* mesure à maturité  $614 \pm 40.5$  mm (Tzeng *et al.*, 2003), tandis que les tailles les plus élevées sont observées dans le Saint-Laurent pour l'espèce américaine *A. rostrata* (853 mm ; Verreault *et al.*, 2003) ou en Tasmanie avec *A. australis* (945 mm ; Sloane, 1984). Parce que la fécondité augmente avec la taille des individus, la Loire est donc un hydrosystème qui produit des anguilles qui sont parmi les plus fécondes en Europe, et elles s'apparentent de ce point de vue à la mer Baltique. A titre d'exemple, la plus grande anguille argentée ligérienne capturée au cours de l'étude mesurait 1150 mm pour 1920 g, tandis que la plus lourde (2898 g) mesurait « seulement » 1138 mm. La taille maximale d'anguille européenne relevée dans la littérature est une femelle échantillonnée dans un lac hollandais qui mesurait 1330 mm (Dekker *et al.*, 1998).

### **Effort de pêche et CPUE**

Au cours des 6 saisons étudiées, l'effort de pêche a presque été divisé par un facteur 3 entre les saisons 2001/02 (647 nuits de pêche) et 2008/09 (232 nuits), pour finalement revenir à des niveaux plus élevés en 2012/13 (440 nuits de pêche ; Tableau 2). Ce résultat est lié à une diminution du nombre de pêcheries en activité au cours du temps, 12 pêcheries étaient comptabilisées en 2001/02 et seulement 7 en 2008/09. La relève hebdomadaire du week end qui est un dispositif réglementaire mis en place à partir de 2007 et visant à réduire la mortalité a probablement joué un rôle également et des analyses complémentaires sont nécessaires pour l'étudier précisément. De même, il est probable que les crues « sévères » et rapides rencontrées en 2004/05 et 2008/09 (par exemple la crue cévenole du 15 novembre 2008), qui rendaient l'activité trop dangereuse, ont également contribué à ce résultat.

Les CPUE, exprimées en nombre d'anguilles argentées capturées par pêcherie et par nuit, variaient significativement au cours des saisons (Figure 3). Les CPUE de la saison 2002/03 ( $79.7 \pm 99.2$ ) étaient significativement plus élevées que celles observées pour les saisons 2004/05 ( $42.8 \pm 103.2$ ) et 2012/13 ( $39.5 \pm 73.88$  ; Figure 3). La saison qui montre les plus faibles niveaux de CPUE est la saison 2012/13, alors qu'elle compte parmi les saisons (avec 2001/02) où l'effort de pêche déployé était le plus élevé (Tableau 2). Ces résultats suggèrent un déclin de l'abondance d'anguilles argentées de la Loire amont sur l'ensemble de la période d'étude. De même, les augmentations significatives de taille et poids moyens enregistrés récemment (saisons 2008/09 et 2012/13 ; Tableau 4) reflètent une baisse significative du nombre d'individus plus jeunes au profit de spécimens plus âgés, et va également dans le sens d'une chute de l'abondance. Ces résultats sont cohérents avec les tendances observées à l'échelle européenne depuis les années 2000 (ICES, 2011). Cependant, il est probable que la récente augmentation de recrutement de civelles observée en Europe (hors Mer du Nord) sur la période 2010/2013 (ICES, 2011) conduise à partir de 2020 (l'âge moyen des anguilles argentées de la Loire observé est 10 ans ; Acou *et al.*, 2012) à une augmentation de l'abondance des anguilles argentées en Loire amont.

### **Prélèvement de la pêcherie**

Sur le territoire français, Castelnaud (2001) estime que le prélèvement en anguilles jaunes et argentées s'élève à 302 tonnes. Il existe peu de pêcheries professionnelles qui ciblent l'anguille argentée. Par exemple, les grands hydrosystèmes comme la Seine, le Rhin, l'Adour, la Gironde, la Garonne et la Dordogne en sont dépourvus (Prouzet, 2005). Il n'y qu'en Loire et en Somme qu'on trouve des pêcheries aux guideaux. Les 9 pêcheries de la Somme capturent entre 11 et 21 tonnes d'anguilles argentées par an pour un linéaire de 192 km (ICES, 2003). Sur la Loire, les pêcheries ligériennes ont débarqué en moyenne  $30.5 \pm 11.6$  tonnes (min : 16.0 tonnes en 2004-05 ; max : 45.3 tonnes en 2001-02 ; Tableau 2) pour un linéaire de 1020 km.

En Europe, il existe 3 estimations de taux d'échappement. En Irlande, l'échappement est en moyenne supérieur à 60% sur l'Erne (Matthews *et al.*, 2001) et aussi sur la rivière Shannon (McCarthy & Cullen, 2000). En mer Baltique, Moriarty & Dekker (1997) estiment également à 60% le taux d'échappement en anguilles argentées. Sur l'ensemble de la période d'étude, le prélèvement total annuel des pêcheries, qui correspond aux taux de recapture des anguilles argentées marquées, variait entre

12.2% (saison 2003-04) et 19.7% (saison 2012-13) pour une moyenne annuelle de  $14.0 \pm 3.1$  % (Tableau 5). Cela signifie que la pêcherie ligérienne permet un échappement en anguilles argentées compris entre 80.3 et 87.8%. La pression de pêche exercée sur la fraction de population dévalante de la Loire est donc la plus faible connue à ce jour en Europe. De plus, cette valeur surestime la pression de pêche car la pêcherie commence après le début de la dévalaison (mâles plus précoces) et s'arrête avant la fin de la période. En effet, les pêcheurs désarment leurs bateaux vers la fin décembre car ils se concentrent ensuite sur la pêche aux lamproies puis aux aloses. De plus, la zone d'étude s'arrête au niveau d'Ancenis (limite de marée dynamique) et toute la zone de production estuarienne probablement très importante et qui reste inconnue à ce jour n'est pas prise en compte. Une étude qui vise à caractériser l'échappement en anguilles argentées dans le Lac de Grand Lieu a débuté en Septembre 2015. Les résultats de cette étude, portée par le bureau d'études Fish Pass, le MNHN, le SMIDAP et avec la collaboration des pêcheurs professionnels, permettront de préciser les niveaux de production et d'échappement en anguilles argentées dans l'une des principales zones aval de production d'anguilles du bassin versant de la Loire.

### **Estimation des flux de migrantes**

Le nombre total d'anguilles argentées estimé par marquage/recapture était relativement homogène les 3 premières saisons, puisqu'il variait entre environ 318 000 (saisons 2001/02 et 2002/03) et  $365000 \pm 30000$  anguilles argentées (saison 2003-04) (Tableau 6). Ce nombre chuta considérablement pour les 3 dernières saisons puisqu'il se situe entre  $130000 \pm 9500$  en 2012/13 et  $135500 \pm 15000$  en 2004/05 (Tableau 6). Cette tendance interannuelle est cohérente avec l'indice de dévalaison développé par l'Université de Tours (Boisneau et Boisneau, 2014 ; Bodin *et al.*, 2011 ; Figure 11). Pour autant, il n'est pas possible de relier les deux indicateurs de manière statistique, en raison du trop faible nombre d'estimation de flux ( $n = 6$ ). Comme cela a été dit auparavant, ces estimations de flux doivent être considérées comme des estimations minimales parce que la période de pêche ne couvre pas totalement les périodes complètes de migration d'avalaison. Mais également parce que l'estimation ne prend en compte tous les individus qui ont grandi dans les affluents (Sèvre Nantaise, Erdre) ou marais (Brière, Grand Lieu) situés en aval de la zone d'étude. Malgré cela, la Loire contribue de manière considérable au renouvellement du stock européen. En effet, le Frémur ( $60 \text{ km}^2$ , Bretagne) produit environ 700 individus par an, dont une majorité de mâles (Acou *et al.*, 2008), tandis qu'une moyenne de 400 anguilles argentées (majoritairement des femelles) quittent l'Oir ( $87 \text{ km}^2$ , Normandie) chaque année (Acou *et al.*, 2009b). Une seule estimation de flux d'anguilles argentées dans les grands hydrosystèmes est disponible dans la littérature : c'est l'étude de Caron *et al.* (2000) menée en 1996/97 sur le Saint-Laurent (Québec). Le flux d'*A. rostrata* moyen a été estimé à environ 475 000 individus. Ramenée à la taille du bassin versant, la production de la Loire (entre 1.2 et 3.3 reproducteurs par  $\text{km}^2$ ) est bien supérieure à celle du Saint-Laurent (0.3 reproducteur par  $\text{km}^2$ ), ce qui suggère que le rendement en anguilles argentées de la Loire amont est important.

**L'étude télémétrique a montré que 94% des anguilles produites en amont d'Ancenis étaient détectées à Saint Nazaire (Bultel *et al.*, 2014). Ce résultat permet de conclure que l'immense majorité (94%) des anguilles argentées produites en amont d'Ancenis et qui échappent à la pêcherie professionnelle aux guideaux (86% par saison en moyenne) traversent avec succès l'estuaire de la Loire et entament très probablement leur migration marine de reproduction.**

## 5. Références bibliographiques

- 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 Rhone Delta. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 368: 55-68.
- Acou A., Boury P., Laffaille P., Crivelli A.J. & Feunteun E. (2005). Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Archiv für Hydrobiologie*, 164: 237-255.
- Acou A., Laffaille P., Legault A. & Feunteun E. (2008). Migration pattern of silver eel (*Anguilla anguilla*, L.) in an obstructed river system. *Ecology of Freshwater Fish*, 17: 432-442.
- Acou A., Boisneau C. & Feunteun E. (2009a). Prédiction des pics de dévalaison des anguilles argentées à partir des données environnementales : état des connaissances et développement d'un modèle opérationnel sur la Loire pour la gestion du turbinage. Rapport du Muséum National d'Histoire Naturelle, CRESCO, Station Marine de Dinard, 96 p. + annexes.
- Acou A., Gabriel G., Laffaille P. & Feunteun E. (2009b). Differential production and condition indices of premigrant eels (*Anguilla anguilla*) in two small Atlantic coastal catchments of France. In *Eels at the Edge: Science, Status, and Conservation Concerns* (Casselman, J.M. & Cairns, D. K., eds), pp 157-174. *American Fisheries Society Symposium* 58.
- Acou A., Boury P., Boisneau C., Bodin M. & Feunteun E. (2010). Estimation du potentiel reproducteur en anguilles argentées de la Loire amont : saisons de migration 2001-05 à 2008-09. Rapport du Muséum National d'Histoire Naturelle, CRESCO, Station Marine de Dinard, 40 pp.
- Acou A., Virag L., Reveillac E., Wickström H., Poole R., Becerra-Jurado G., Righton D., Aarestrup K., Belpaire C., Boisneau C., Walker A., Amilhat E., Lobon-Cervia J. & Feunteun E. (2012). How to age silver eels without excluding others analyses ? Poster session of the '6th World Fisheries Congress : Sustainable fisheries in a changing world', 7-11th May 2012, Edinburgh, Scotland.
- Amilhat E., Farrugio H., Lecomte-Finiger R., Simon G. & Sasal P. (2009). Silver eel population size and escapement in a Mediterranean lagoon: Bages-Sigean, France. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 390-391 : 1-11.
- Arnason A.N., Kirby C.W., Schwarz C.J. & Irvine J.R. (1996). Computer analysis of data from stratified mark-recovery experiments from estimation of salmon escapements and other populations. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2106, 37 p.
- Bodin M., Bonnet N., Boisneau P. & Boisneau C. (2011). Echantillonnage 2010-2011 des anguilles argentées du bassin de la Loire capturées au guideau à l'amont d'Ancenis, mesures biométriques, contamination par *Anguillicoloides crassus* et indice d'abondance. Rapport d'exécution de l'AAIPPBLB et de l'Université de Tours, 29 pp. + annexes.
- Boisneau C. & Boisneau P. (2014). Long-term evolution of silver European eel indicator of abundance in the Loire watershed (1987-2013), a unique data set for Europe. Oral communication of the 144<sup>th</sup> American Fisheries Society (AFS) Annual Meeting "International Eel Symposium: Are eels climbing back up the slippery slope ?", August 17-21, Quebec City, Canada.
- Boury P. (2001). Tests de différents systèmes de marquage de masse sur des anguilles européennes (*Anguilla anguilla* L.) en milieu contrôlé. *Laboratoire d'Ecologie du Paysage, Université de Rennes 1*, 23 pages.
- Boury P. & Feunteun E. (2005). Estimation du potentiel reproducteur de la population d'anguilles argentées du bassin versant de la Loire. Colloque Rencontres scientifiques « l'anguille en Loire », Orléans, 9 mars 2005.
- Bultel E., Lasne E., Acou A., Guillaudeau J., Berthier C. & Feunteun E. (2014). Migration behaviour of silver eels (*Anguilla anguilla*) in a large estuary of Western Europe inferred from acoustic telemetry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*: 137: 23-31.
- Castelnaud G. (2001). Localisation de la pêche, effectifs de pêcheurs et production des espèces amphihalines dans les fleuves français. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 357 : 439-460.

- Caron F., Verreault G. & Rochard E. (2000). Estimation du nombre d'anguilles d'Amérique (*Anguilla rostrata*) quittant le bassin versant du Saint-Laurent et de son taux d'exploitation. Société de la faune et des parcs du Québec, 45 p.
- Charrier F., Mazel V., Caraguel J.M., Abdallah Y., Le Gurun L., Legault A. & Laffaille P. (2012). Escapement of silver phase European eels, *Anguilla anguilla*, determined from fishing activities in a Mediterranean lagoon (Or, France). ICES Journal of Marine Science, 69: 30-33.
- Dekker W., Van Os B. & Van Willigen J. (1998). Minimal and maximal size of eel. Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 349 : 195-197.
- Durif C., Dufour S. & Elie P. (2005). The silvering process of *Anguilla anguilla*: a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. Journal of Fish Biology, 66: 1025-1043.
- Durif C. & Elie P. (2008). Predicting downstream migration of silver eels in a large river catchment based on commercial fishery data. Fisheries Management and Ecology, 15: 127-137.
- Feunteun E., P. Laffaille, T. Robinet, C. Briand, A. Baisez, J.M. Olivier & A. Acou. (2003). A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels. Towards a general theory. In: Aida K, K. Tsukamoto, K. Yamauchi (eds) Eel Biology. Springer-Verlag, Tokyo, pp. 191-213.
- Feunteun E., Robinet T., Lobon-Cervia J., Boury P., Boisneau P. & Acou A. (2008). Indicateurs d'échappement des géniteurs potentiels. L'anguille européenne: Indicateurs d'abondance et de colonisation. Savoir Faire, QUAE, pp. 331-355. Adam, G. *et al.* (Ed.), Versailles.
- Haraldstad O., L.A. Vollestad & B. Jonsson. (1985). Descent of European silver eels, *Anguilla anguilla* L., in a Norwegian watercourse. Journal of Fish Biology, 26 : 37-41.
- ICES (2003). Report of the ICES/EIFAC working group on eels. Sukarrieta, Spain, Advisory Committee on Fishery Management: 207 pages.
- ICES (2011). SGIPEE. Report of the Study Group on International Post-Evaluation on Eels (SGI-PEE). ICES CM 2011/SSGEF:13. 42 p.
- Matthews, M. A., Evans D. and *al.* (2001). Erne Eel Enhancement Programme. EU Programme for Peace & Reconciliation Project N°EU15, Northern Regional Fisheries Board, Donegal: 348 pages.
- Moriarty C. & Dekker W. (Eds.) (1997). Management of the European eel. Fisheries Bulletin 15, 110 pp.
- Prouzet P. (2005). Approche Ecosystémique de la gestion de l'anguille Européenne (*Anguilla anguilla*) à l'échelle européenne. Colloque Ifremer 2005.
- Seber G.A.F. (1982). The estimation of animal abundance and related parameters, 2<sup>nd</sup> edition, Charles Griffen, London, UK, 653 p.
- Sloane R.D. (1984). Preliminary observations of migrating adult freshwater eels (*Anguilla australis australis* Richardson) in Tasmania. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 35 : 471-476.
- Tzeng W.-N., Iizuka Y. *et al.* (2003). Identification and growth rates comparison of divergent migratory contingents of Japanese eel (*Anguilla japonica*). Aquaculture, 216 : 77-86.
- Verreault G., Pettigrew P. *et al.* (2003). The exploitation of the migrating silver American eel in the St. Lawrence River estuary, Québec, Canada. American Fisheries Society Symposium, 33 : 225-234.
- Vollestad L.A. & B. Jonsson. (1988). A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in Norwegian river: Evidence for density dependent mortality and development of a model for predicting yield. Journal of Animal Ecology, 57 : 983-997.
- Vollestad L.A. (1992). Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel: environmental effects and phenotypic plasticity. Journal of Animal Ecology, 61 : 41-48.

**Annexe 1 : Courriels d'information précisant les dates de marquage et récapitulatif du nombre de pêches scientifiques réalisées au cours de la saison 2012/13**

- Campagnes de marquage 1 (23/10/12 matin) et 2 (23/10/12 après midi)

**Sujet:** marquage ang. argentée Loire mardi 23/10/2012  
**De :** Anthony ACOU <acou@mnhn.fr>  
**Date :** 22/10/2012 16:10  
**Pour :** laurent.maillard@maine-et-loire.gouv.fr,  
pascal.normant@maine-et-loire.gouv.fr, pierrick.le-bards@loire-atlantique.gouv.fr, jany.larcher@loire-atlantique.gouv.fr, ONEMA Maine et Loire <sd49@onema.fr>, sd44@onema.fr, Laurent VIENNE <laurent.vienne@eau-loire-bretagne.fr>, Roland Matrat <roland.matrat@ecologie.gouv.fr>  
**Copie à :** "A.A.I.P.P.B.L.B" <aaippblb@laposte.net>, "FEUNTEUN Eric, MNHN" <feunteun@mnhn.fr>, ACOU Anthony <acou@mnhn.fr>

Madame, Monsieur,

En raison d'une crue significative du bassin de la Maine (Mayenne, Sarthe, Loir) et plus à l'amont de la Vienne, nous vous informons que nous allons procéder demain mardi 23/10/2012 à deux campagnes de marquage d'anguilles argentées. La première aura lieu le matin à Bouchemaine (A Baillet/ S Rochet), la seconde l'après-midi à Chalonnnes (J Monfray/ A Fagat).

Les captures réalisées vendredi soir dernier (**NDA : nuit du vendredi 19 au samedi 20/10/15**), et celles de la nuit à venir (**NDA : nuit du lundi 22 au mardi 23/10/15**) devraient être suffisantes pour assurer au minimum le marquage de de 2 lots de 150-200 individus.

Conformément à l'article 8 des arrêtés préfectoraux (37, 49 et 44), nous vous informerons dans un prochain message jusqu'à quand les pêches scientifiques seront programmées (10 jours suivant le lâcher des anguilles marquées). Elles permettront d'assurer y compris pendant le week end prochain, la recapture d'anguilles argentées marquées (ces anguilles devront être conservées car elles seront disséquées par nos soins à la Station marine de Dinard pour examiner les charges parasitaires, traits de vie internes (RGS, RHS, etc.), etc.).

N'hésitez pas à nous contacter pour de plus amples renseignements

Sincères salutations,

Anthony Acou & Eric Feunteun

**Sujet:** leres campagnes marquage ang. ag Loire et pêche scientifique WE prochain

**De :** acou@mnhn.fr

**Date :** 24/10/2012 16:20

**Pour :** laurent.maillard@maine-et-loire.gouv.fr, olivier.morillon@onema.fr, jany.larcher@loire-atlantique.gouv.fr, pierrick.le-bards@loire-atlantique.gouv.fr, pascal.normant@maine-et-loire.gouv.fr, laurent.vienne@eau-loire-bretagne.fr, sd49@onema.fr, sd44@onema.fr, roland.matrat@developpement-durable.gouv.fr

**Copie à :** "aaippblb@laposte.net" <aaippblb@laposte.net>, feunteun@mnhn.fr, acou@mnhn.fr

Bonjour,

Comme annoncé la semaine dernière, nous avons réalisé deux sessions de marquage d'anguilles argentées, hier mardi 23 octobre. Le matin nous avons marqué 99 anguilles argentées à Bouchemaine (A. Baillet/S. Rochet) et 176 anguilles l'après midi à Chalonnes (J. Monfray). Les anguilles sont identifiables par un jeu de code couleur verte.

Pour que la réussite des estimations de flux soit totale, une période de pêche de 10 jours consécutifs est nécessaire, ce qui inclut les deux nuits de pêche du week end prochain (**NDA : la nuit du samedi 27/10/12 au dimanche 28/10/12 ainsi que celle du dimanche 28/10/12 au lundi 29/10/12**). Le protocole ci-joint prévoit en effet les pêches scientifiques du WE et la récupération des poissons marqués durant la semaine et donc sortis de l'eau hors période de relève.

Les pêcheurs concernés par les deux nuits de pêche du week end prochain, sont ceux situés à l'aval des sites de marquage, c'est-à-dire : Jérôme Monfray (1 guideau), Eric Lassale et Lionel Rezé (2 guideaux), Yannick Perraud (1 ou 2 guideaux) et Tony Troussard (1 guideau).

N'hésitez pas à nous contacter pour de plus amples renseignements  
Comptant sur votre appui, nous vous remercions de votre compréhension.

Anthony Acou & Eric Feunteun

**Pièces jointes :** Protocole CMR dévalaison Anguilles Argentées Loire.docx (541 Ko)

- Campagne de marquage 3 (7/11/12)

**Sujet:** marquage ag Loire le 7/11/12

**De :** acou@mnhn.fr

**Date :** 06/11/2012

**Pour :** laurent.maillard@maine-et-loire.gouv.fr, olivier.morillon@onema.fr, jany.larcher@loire-atlantique.gouv.fr, pierrick.le-bards@loire-atlantique.gouv.fr, pascal.normant@maine-et-loire.gouv.fr, laurent.vienne@eau-loire-bretagne.fr, sd49@onema.fr, sd44@onema.fr, roland.matrat@developpement-durable.gouv.fr

**Copie à :** philippe.boisneau@wanadoo.fr, colin.rochet@hotmail.fr, abpecheriedeloire@wanadoo.fr, jerome.monfray@bbox.fr, lionelreze@orange.fr, lassalleeric@neuf.fr, perraud.yannick@neuf.fr, melanietony@cegetel.net, aaippblb@laposte.net

Bonjour à tous,

En raison de crues significatives du bassin de la Maine, de la Vienne et de l'Indre, nous vous informons que nous allons procéder demain mercredi 7/11/2012 au marquage de 200 anguilles argentées à Chalonnes/Loire (J Monfray/ A Fagat).

Le code couleur qui sera utilisé demain est le suivant :

1 marque rouge à l'amont de la dorsale (le code est : R-- )



Conformément à l'article 8 des arrêtés préfectoraux (37, 49 et 44), nous vous informerons dans un prochain message jusqu'à quand les pêches scientifiques seront programmées (10 jours suivant le lâcher des anguilles marquées). Elles permettront d'assurer y compris pendant le week end prochain, la recapture d'anguilles argentées marquées

N'hésitez pas à nous contacter pour de plus amples renseignements

Sincères salutations,

Anthony Acou

**Sujet:** 3ème campagne marquage ag Loire et pêche scientifique

**De :** acou@mnhn.fr

**Date :** 07/11/2012 23:48

**Pour :** laurent.maillard@maine-et-loire.gouv.fr, olivier.morillon@onema.fr, jany.larcher@loire-atlantique.gouv.fr, pierrick.le-bards@loire-atlantique.gouv.fr, pascal.normant@maine-et-loire.gouv.fr, laurent.vienne@eau-loire-bretagne.fr, sd49@onema.fr, sd44@onema.fr, roland.matrat@developpement-durable.gouv.fr

**Copie à :** philippe.boisneau@wanadoo.fr, colin.rochet@hotmail.fr, abpecheriedeloire@wanadoo.fr, jerome.monfray@bbox.fr, lionelreze@orange.fr, lassalleeric@neuf.fr, perraud.yannick@neuf.fr, melanietony@cegetel.net, aaippblb@laposte.net

Bonjour,

Comme annoncé lundi, 200 anguilles argentées ont été marquées (couleur rouge à l'aplomb de la dorsale: code R--) aujourd'hui même (7/11/2012) à Chalonnes/loire (Pêcherie de J. Monfray). Pour que la réussite des estimations de flux soit totale, une période de pêche de 10 jours consécutifs est nécessaire, ce qui inclut les deux nuits de pêche du week end prochain (**NDA : la nuit du samedi 10/11/12 au**

**dimanche 11/11/12 ainsi que celle du dimanche 11/11/12 au lundi 12/11/12).**

Les pêcheurs concernés par ces pêches scientifiques sont ceux situés à l'aval des sites de marquage, c'est-à-dire : Eric Lassale et Lionel Rezé (2 guideaux), Yannick Perraud (1 ou 2 guideaux) et Tony Troussard (1 guideau).

N'hésitez pas à nous contacter pour de plus amples renseignements  
Comptant sur votre appui, nous vous remercions de votre compréhension.

Anthony Acou & Eric Feunteun

- Campagne de marquage 4 (7/12/12)

**Sujet:** campagne marquage n°4 anguilles argentées Loire

**De :** acou@mnhn.fr

**Date :** 06/12/2012 11:57

**Pour :** philippe.boisneau@wanadoo.fr, colin.rochet@hotmail.fr, abpecheriedeloire@wanadoo.fr, jerome.monfray@bbox.fr, lionelreze@orange.fr, lassalleeric@neuf.fr, perraud.yannick@neuf.fr, melanietony@cegetel.net, aaippblb@laposte.net

**Copie à :** feunteun@mnhn.fr, "aaippblb@laposte.net"

<aaippblb@laposte.net>, acou@mnhn.fr

Bonjour à tous,

En raison de crues significatives de la Loire amont et de la Vienne, nous vous informons que nous allons procéder demain vendredi 7/12/2012 au marquage de 200 anguilles argentées à La Ménitré (Marc Maurand).

Le code couleur qui sera utilisé demain est le suivant : 2 marques rouge de la partie médiane à l'aval la dorsale (le code est : -RR)

Conformément à l'article 8 des arrêtés préfectoraux, nous vous informerons dans un prochain message jusqu'à quand les pêches scientifiques seront programmées (10 jours suivant le lâcher des anguilles marquées). Elles permettront d'assurer y compris pendant le week end prochain, la recapture d'anguilles argentées marquées

N'hésitez pas à nous contacter pour de plus amples renseignements

Sincères salutations,

Anthony Acou

**Sujet:** 4ème campagne marquage ag Loire et peche scientifique

**De :** acou@mnhn.fr

**Date :** 07/12/2012 17:52

**Pour :** laurent.maillard@maine-et-loire.gouv.fr, olivier.morillon@onema.fr, jany.larcher@loire-atlantique.gouv.fr, pierrick.le-bards@loire-atlantique.gouv.fr, pascal.normant@maine-et-

loire.gouv.fr, laurent.vienne@eau-loire-bretagne.fr, sd49@onema.fr, sd44@onema.fr, roland.matrat@developpement-durable.gouv.fr  
**Copie à :** "aaippblb@laposte.net" <aaippblb@laposte.net>, feunteun@mnhn.fr, acou@mnhn.fr

Bonsoir

Comme annoncé hier, 200 anguilles argentées ont été marquées (code couleur: '-RR') aujourd'hui (**NDA : le vendredi 7/12/12**) à la Ménitré (pêcherie M Maurand).

Conformément au protocole (10 jours post-marquage), les pêches scientifiques interviendront **ce week end (nuits du 8 au 9/12 et 9 au 10/12), ainsi que le week end prochain (nuits du 15 au 16/12 et 16 au 17/12).**

N'hésitez pas à nous contacter pour de plus amples renseignements  
Comptant sur votre appui, nous vous remercions de votre compréhension.

Anthony Acou

- Récapitulatif des pêches scientifiques (subvention AELB) réalisées au cours de la saison d'avalaison 2012/13

Date	Monfray/Fagat L3	Lassalle/Rezé L3bis	Lassalle/Rezé L5	Perraud 7	Troussard 10	<b>Total</b>
mardi 23/10/12	<b>Campagnes de marquage 1 et 2</b>					
dimanche 28/10/12	1	1	1	1	1	<b>5</b>
lundi 29/10/12	1	1	1	1	1	<b>5</b>
mercredi 7/11/12	<b>Campagnes de marquage 3</b>					
dimanche 11/11/12	0	1	1	0	1	<b>3</b>
lundi 12/11/12	0	1	1	0	1	<b>3</b>
vendredi 7/12/12	<b>Campagnes de marquage 4</b>					
dimanche 9/12/12	1	1	1	0	0	<b>3</b>
lundi 10/12/12	1	1	1	0	0	<b>3</b>
dimanche 16/12/12	0	0	0	1	0	<b>1</b>
lundi 17/12/12	0	0	0	1	0	<b>1</b>
<b>Total</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>24</b>

**Annexe 2 : Résumés des données de marquage recapture utilisées pour estimer les flux annuels de dévalantes.**

**Loire R. saison 2001-02**

7 rows x 5 columns

	Marks	Col 1	Col 2	Col 3	Col 4	Col 5	Unseen
Row 1	141.00	8.00	8.00	6.00	0.00	0.00	119.00
Row 2	159.00	0.00	12.00	8.00	0.00	0.00	139.00
Row 3	341.00	0.00	19.00	51.00	0.00	0.00	271.00
Row 4	341.00	0.00	22.00	36.00	0.00	0.00	283.00
Row 5	254.00	0.00	0.00	0.00	30.00	6.00	218.00
Row 6	205.00	0.00	0.00	0.00	19.00	5.00	181.00
Row 7	208.00	0.00	0.00	0.00	17.00	4.00	187.00
Unmarked		4782.00	11804.00	9168.00	16660.00	5977.00	
Recovered		4790.00	11865.00	9269.00	16726.00	5992.00	

**Loire R. saison 2002/3**

6 rows x 4 columns

	Marks	Col 1	Col 2	Col 3	Col 4	Unseen
Row 1	151.00	7.00	2.00	9.00	4.00	129.00
Row 2	200.00	25.00	4.00	13.00	4.00	154.00
Row 3	200.00	0.00	0.00	30.00	4.00	166.00
Row 4	250.00	0.00	0.00	15.00	5.00	230.00
Row 5	200.00	0.00	0.00	14.00	2.00	184.00
Row 6	200.00	0.00	0.00	13.00	1.00	186.00
Unmarked		17587.00	2435.00	16612.00	3664.00	
Recovered		17619.00	2441.00	16706.00	3684.00	

**Loire R. saison 2003/04**

4 rows x 5 columns

	Marks	Col 1	Col 2	Col 3	Col 4	Col 5	Unseen
Row 1	255.00	17.00	2.00	14.00	0.00	0.00	222.00
Row 2	300.00	0.00	0.00	41.00	1.00	0.00	258.00
Row 3	299.00	0.00	0.00	19.00	2.00	0.00	278.00
Row 4	217.00	0.00	0.00	0.00	32.00	0.00	185.00
Unmarked		13620.00	1803.00	22038.00	5918.00	449.00	
Recovered		13637.00	1805.00	22112.00	5953.00	449.00	

**Loire R. saison 2004/05**

2 rows x 6 columns

	Marks	Col 1	Col 2	Col 3	Col 4	Col 5	Col 6	Unseen
Row 1	358.00	0.00	30.00	18.00	0.00	0.00	0.00	310.00
Row 2	145.00	0.00	10.00	11.00	1.00	0.00	0.00	123.00
Unmarked		936.00	9229.00	1096.00	369.00	4082.00	3315.00	
Recovered		936.00	9269.00	1125.00	370.00	4082.00	3315.00	

### Loire R. saison 2008/09

5 rows x 4 columns

	Marks	Col 1	Col 2	Col 3	Col 4	Unseen
Row 1	222.00	15.00	6.00	0.00	0.00	201.00
Row 2	204.00	28.00	1.00	0.00	0.00	175.00
Row 3	187.00	0.00	0.00	0.00	36.00	151.00
Row 4	161.00	0.00	0.00	0.00	3.00	158.00
Row 5	193.00	0.00	0.00	0.00	15.00	178.00
Unmarked		10470.00	1655.00	1430.00	3686.00	
Recovered		10513.00	1662.00	1430.00	3740.00	

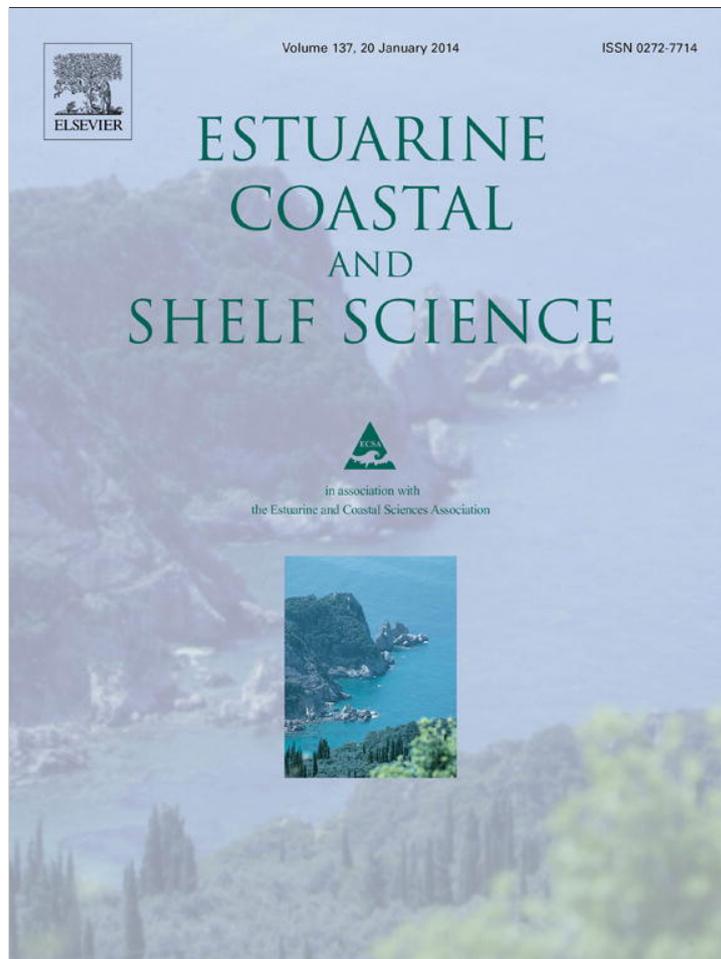
### Loire R. saison 2012/13

4 rows x 3 columns

	Marks	Col 1	Col 2	Col 3	Unseen
Row 1	99.00	9.00	2.00	0.00	88.00
Row 2	176.00	43.00	1.00	0.00	132.00
Row 3	200.00	27.00	7.00	0.00	166.00
Row 4	200.00	0.00	51.00	0.00	149.00
Unmarked		15305.00	11699.00	196.00	
Recovered		15226.00	11638.00	196.00	

**Annexe 3 : Article de Bultel et al. (2014) sur le suivi acoustique des anguilles argentées mené dans l'estuaire de la Loire en 2011/12.**

Provided for non-commercial research and education use.  
Not for reproduction, distribution or commercial use.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

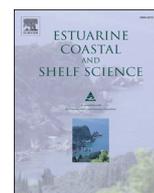
In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/authorsrights>



Contents lists available at ScienceDirect

## Estuarine, Coastal and Shelf Science

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/ecss](http://www.elsevier.com/locate/ecss)

# Migration behaviour of silver eels (*Anguilla anguilla*) in a large estuary of Western Europe inferred from acoustic telemetry



Elise Bultel<sup>a,\*</sup>, Emilien Lasne<sup>a,b</sup>, Anthony Acou<sup>a</sup>, Julien Guillaudeau<sup>a</sup>, Christine Bertier<sup>c</sup>, Eric Feunteun<sup>a</sup>

<sup>a</sup> UMR BOREA 7208, Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, IRD, UPMC – Service des stations marines du MNHN, CRESCO, 38 rue du Port Blanc 35800 Dinard, France

<sup>b</sup> UMR CARRTEL, INRA, 75 avenue de Corzent BP 511 74203 Thonon-les-Bains cedex, France

<sup>c</sup> GIP Loire Estuaire, 22 rue de la Tour d'Auvergne 44200 Nantes, France

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 16 May 2013

Accepted 24 November 2013

Available online 3 December 2013

### Keywords:

silver eel  
spawning migration  
escapement  
biological traits  
conservation  
European Eel Management Plan  
Europe  
France  
Loire estuary

## ABSTRACT

Despite intensive research on eels, the behaviour of silver eels in estuaries during their migration remains poorly documented which creates serious gaps in planning the restoration of the European eel population. Estuaries are complex environments that can be exposed to large human pressures which could impede, delay migration or impact fish reproductive potential. This study investigated the estuarine migration of female silver eels in the Loire River using an acoustic telemetry system. An array of 31 hydrophones was deployed in the Loire estuary and 51 female seaward migrants were tagged with acoustic transmitters and released 20 km upstream of the estuary, at 100 km from the river mouth. 94% of the silver eels could be followed down to the river mouth. Mean global estuarine speed was 4.5 km days<sup>-1</sup>, i.e., 0.05 m s<sup>-1</sup> and residence times varied significantly between upstream and lower compartments. Mean directional migration speed was found to be 48.6 km days<sup>-1</sup>, i.e., 0.56 m s<sup>-1</sup>, and appeared correlated with total length and body weight. Also, daily escapement rate was highly influenced by river flow.

© 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

## 1. Introduction

The European eel (*Anguilla anguilla*, L.) is a catadromous fish species with a complex life history that includes two migrations across the Atlantic Ocean to and from the presumed Sargasso Sea spawning grounds (Tesch, 2003; Aarestrup et al., 2009). The hatched larvae migrate along the Gulf Stream and North Atlantic Drift. When they reach Europe, some of these juvenile eels ascend into rivers, lagoons and lakes, while others remain in coastal waters throughout their entire lifetime or move between freshwater and the sea. The next developmental stage is the yellow eel stage during which eel grow and store lipids to provide sufficient energy to support the journey across the Atlantic Ocean and to produce fully develop gonads and gametes. When fat reserves exceed typically 20% of total body weight, after 3–30 years according to local growth conditions, the yellow eels metamorphose into silver eels through the silvering, which is a physiological and morphological adaptation to the last trans-Atlantic journey (Fontaine, 1994). Silver

eel then migrate downstream towards marine waters and eventually return to the spawning grounds in the Sargasso Sea to reproduce and presumably die.

In the last 30 years, recruitment has decreased by about 95%, and current population levels are outside safe biological limits in many parts of the distribution range (ICES, 2009). The reasons for the decline are poorly understood as the species range is so vast, the life cycle so complex and is subjected to such a range of pressures. A variety of marine and continental changes such as habitat fragmentation, habitat loss for growth, parasitism bioaccumulation, overfishing, and changing climate with associated effects on oceanic conditions have been suggested to explain this decline (Feunteun, 2002; Geeraerts and Belpaire, 2010). Subsequently the European Commission (EC) has established legislation (Regulation No. 1100/2007) that enforces all member states with *Anguilla anguilla* habitats to implement an Eel Management Plan (EMP). The objective of each EMP “shall be to reduce anthropogenic mortalities so as to permit with high probability the escapement to the sea of at least 40% of the silver eel biomass relative to the best estimate of escapement that would have existed if no anthropogenic influences had impacted the stock”.

\* Corresponding author.

E-mail address: [elise.bultel@gmail.com](mailto:elise.bultel@gmail.com) (E. Bultel).

Therefore, a quantitative assessment of silver eel production at a catchment scale is required to evaluate this objective and the efficiency of management action to reach it. Some studies document the *Anguilla anguilla* silver eel migration downriver (Vollestad et al., 1986; Feunteun et al., 2000; Acou et al., 2008), the riverine or estuarine mortalities associated with hydropower station and fishing (Behrmann-Godel and Eckmann, 2003; Winter et al., 2006; Aarestrup et al., 2010; Verbiest et al., 2012), or open ocean migration (Aarestrup et al., 2009). However, only limited information is available on the migratory behaviour and performance of silver eels in macrotidal estuaries (Davidsen et al., 2011). Macrotidal estuaries may be subject to numerous anthropogenic pressures (e.g., fisheries, harbour activities, habitat loss or degradation, maximum turbidity zone that promote hypoxic or even anoxic conditions), which are likely to influence physical and chemical connectivity and thus *Anguilla anguilla* migratory routes and behaviour.

The Loire River, which has such a macrotidal estuary, is one of the largest rivers in Western Europe and its privileged situation with regard to the Gulf Stream leads to high levels of recruitment by glass eels (Baisez and Laffaille, 2005) and subsequently to produce each year among the highest levels of silver eel biomass in Europe (Feunteun et al., 2008). However, spawner escapement assessment is based on fishery-related surveys that occurred in the upstream part of the estuary (upstream C1, Fig. 1), and to date, the basic migrating behaviour of silver eels reaching the macrotidal estuary is still not known. In this study, we used an important acoustic telemetry array to assess migrating descriptors (speed, estuary compartments residence time, escapement success) of female silver eels in the macrotidal Loire estuary. In particular, we analysed the behavioural traits of silver eels in estuaries during their downstream migration from the river to the sea. Our research aims to depict the functional role played by estuaries for silver eel migrants (e.g., stop, schooling, or transit). In turn, we tested the influence of biological traits (size, body condition and maturity stage) and environmental factors (river flow, temperature, dissolved oxygen etc.) on the behaviour of migrant silver eels. As no dams or other infrastructure obstruct the migrating corridor and that professional fishery mainly occurs upstream the study area, we finally hypothesized that escapement success and migration speed should be high compared with other impacted estuaries (Winter et al., 2006; Aarestrup et al., 2010; Verbiest et al., 2012).

## 2. Material and methods

### 2.1. Study area

The Loire River is the longest French river, reaching 1013 km from its source in the centre of France to its mouth in Saint-Nazaire (Fig. 1). The river basin represents a catchment area of 110,000 km<sup>2</sup>, which covers 1/5 of the total surface in France, and the average fluvial flow is 850 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> for the last century (Staebler, 2006; Dauvin et al., 2009). The tidal influence upper limit is located 100 km away from river mouth near Ancenis and the tidal vs. river flow inversion occurs between Thouaré and Oudon, depending on the flow and the tidal coefficient (Bertier, personal communication) (Fig. 1). The estuary exhibits a very high spatiotemporal heterogeneity. Salinity, temperature, suspended matter, dissolved oxygen and flow are constantly fluctuating: in space, according to the position along the longitudinal gradient, but also in time, at a tide scale to a year scale. Typical of macrotidal estuaries, some physicochemical phenomena of potential importance for fish occur in the lower part of the Loire River. Indeed, the maximum turbidity zone (MTZ) is characterised by high concentration of suspended matter, reaching above 1 g L<sup>-1</sup> (Etcheber et al., 2007), and hypoxic conditions as revealed by measurement of dissolved oxygen concentration, being lower than 5 mg L<sup>-1</sup> and down to 1 mg L<sup>-1</sup> (Thouvenin et al., 1994; Abril et al., 1999; Lanoux et al., 2013). Occurring mainly in summer low flow conditions, the MTZ tends to occur earlier and develop in location and time but also intensity with thermal and hydrological modifications related to climate change (Moatar et al., 2010). However, considering the values recorded during the migration period, we hypothesized that MTZ did not affect the migratory behaviour of silver eels (Fig. 1).

### 2.2. Environmental data

Since 2007, a number of physical factors have been monitored by the Groupement d'Intérêt Public Loire Estuaire (GIPLE; <http://www.loire-estuaire.org>) in the estuary: dissolved oxygen (DO, mg L<sup>-1</sup>), salinity (S, measured using Practical Salinity Scale), suspended matter (SM, g L<sup>-1</sup>) and temperature (T, °C). Five sampling stations, located at sites 2 (2 stations), 3 (1), 4 (1) and 5 (1), perform automatic measurements. However, environmental data used in

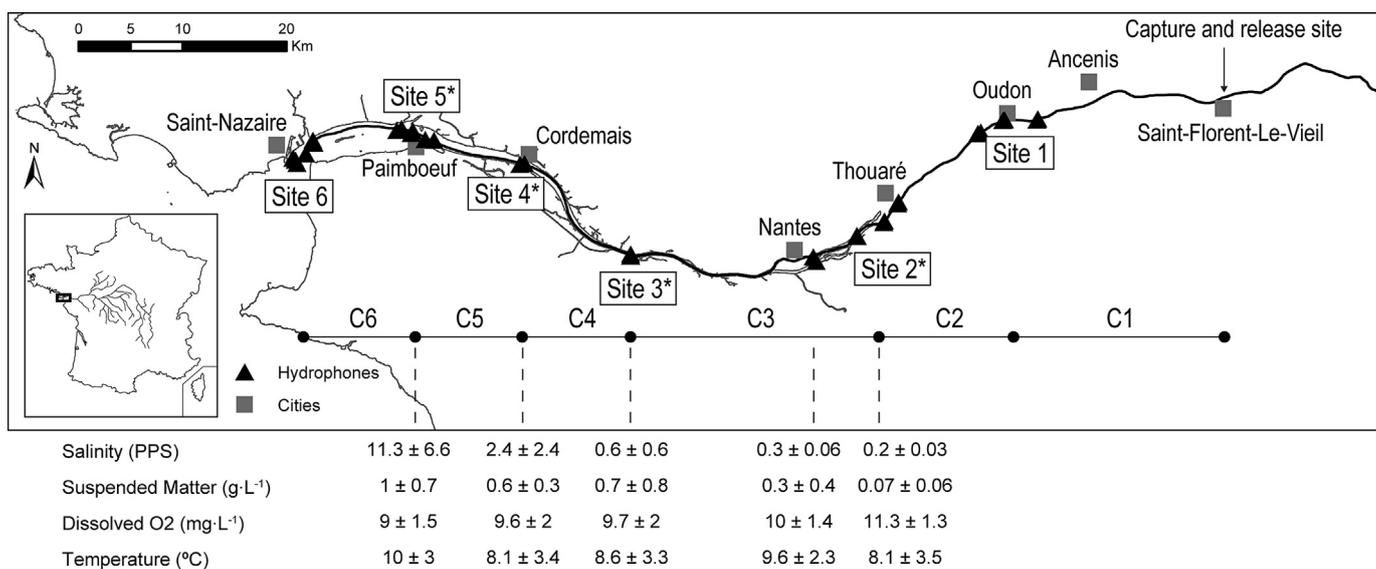


Fig. 1. Acoustic system deployment in the Loire estuary. Acoustic sites and compartment numbers (C1–C6) are displayed. Mean and standard deviation of the environmental variables recorded at the sampling stations (\*) during migration period, i.e., from 01/11/2011 to 29/02/2012, are shown below.

subsequent analyses only come from the most upstream station located in site 2, recording every 30 min, in order to focus on the early phase of the estuarine migration. Mean daily flow (DF,  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ ) was available at a measurement station owned by the Directions Régionales de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL), 30 km upstream of site 1, and daily tidal ranges (DTR) were obtained from the Saint-Nazaire harbour (Fig. 1).

### 2.3. Acoustic telemetry array

31 hydrophones VR2W (VEMCO®, Vemco Ltd, Shad Bay, Canada) were anchored on navigation buoys, facing towards the bed of the estuary, 1 or 1.5 m away from the water surface, depending on the type of buoys available. The acoustic receivers were deployed from the upper part of the Loire estuary to the mouth of the river, covering over 80 km (Fig. 1). A total of 6 detection sites, composed of 2–8 receivers, were set along the estuary which divided the macrotidal estuary into 6 compartments (Fig. 1). The sequence of compartments reflects the distance to the sea and also determines the main habitat characteristics of the corridor that migrant silver eels will experience (Table 1).

### 2.4. Tagging protocol

Eels were caught with a stow net of 20-mm mesh size by a local professional fisherman during a downstream migration peak (the night of the 11<sup>th</sup> to the 12<sup>th</sup> of November 2011). The capture location was in Saint-Florent-Le-Vieil, 10 km upstream of the tidal limit and almost 20 km upstream site 1 (Fig. 1). Eels were stored by the fisherman in tanks supplied with river water until the tagging session that took place on the 23<sup>rd</sup> and 24<sup>th</sup> of November 2011. The delay (from 11 to 13 days) between the capture and release of the silver eels was in the lower range of others values in similar studies (e.g., from 0 to 5 days, up to 4 months, Aarestrup et al., 2008; 2010; Davidsen et al., 2011; Verbiest et al., 2012). Although they had been caught during a flood, eels were thus released during a low flow period (Fig. 4). This allowed us to separate intrinsic and environmental cues targeting migration, based on the assumption that if high flow levels are major cues, eels would not re-start migrating before the next flood. Only silver eels or eels intermediate between silver and yellow, evidenced by external characteristics (large eyes, silvery body and differentiation of lateral line, Acou et al. (2005) were used for the study ( $n = 51$ )).

Prior to measuring and tagging, fish were anaesthetised using a 40 mg  $\text{L}^{-1}$  solution of Metomidate. The total length (TL, to the nearest mm) of each eel and the associated body weight (BW, to the nearest g) were recorded, together with the averaged eye diameter (ED, to the nearest mm) and length of the pectoral fin length (FL, to the nearest mm) to determine their maturation stage according to Durif et al. (2005) (Table 2). For four eels, head and fin measurements could not be made because of their early awakening and, for two of them, these data were assessed from the pictures taken. On this basis, 49 eels were classified as potential migrants (FIII;  $n = 16$ ),

migrants (FIV and FV;  $n = 32$ ), and yellow eel (FII,  $n = 1$ ) (Table 2). The mean TL was 806 mm  $\pm$  85 (SD) (range: 581–1030 mm) and the mean BW was 971 g  $\pm$  347 (SD) (range: 355–2170 g). Based on the length and sexual dimorphism (Tesch, 2003), all the tagged eels were assumed to be females.

Considering the importance of energy reserves during the transoceanic migration and reproduction of *Anguilla anguilla* (Boetius and Boetius, 1980), the Fulton's condition factor (K) was considered to assess the silver eel breeding potential. Fulton's condition factor (K) was calculated as  $K = 100 \times \text{BW}/\text{TL}^3$  with BW in grams and TL in centimetres (Cone, 1989).

Acoustic transmitters were then surgically implanted through a 30 mm long mid-ventral incision. MP13 and MP9L acoustic transmitters (ThelmaBiotel®, Trondheim, Norway) were used and weighted respectively 11.4 g in air (7.3 g in water) and 5.2 g in air (3.3 g in water). Transmitters were programmed to emit a coded acoustic signal at a frequency of 69 kHz, individually recognizable, every 10–30 s. MP13 transmitters (153 dB output power) were used on 48 individuals and MP9L transmitters (147 dB output power) were reserved for 3 lighter individuals in order to minimize behavioural and physiological response to implantation (Adams et al., 1998).

Transmitter weight in air represented a maximum of 2.3% of the body weight. Power output being lower for MP9L tags, detection probability was lower than MP13s, but from our data, the number of sites where both types were detected was equal. External spaghetti tags with individual identification numbers were inserted at the base of the dorsal fin to inform fishermen of the eel special status and allow the identification of the individuals caught.

Once the eels had regained an active swimming behaviour, they were placed in a 1000 L tank with the other tagged individuals. All females recovered from the tagging procedure within a few minutes and were released within the following 10 h at Saint-Florent-Le-Vieil, depending on their recovery state, where previously caught (Fig. 1). Finally, most females ( $n = 42$ ) were released at night and the remaining ( $n = 9$ ), in the morning. No difference in migratory behaviour was observed between the two groups.

### 2.5. Data analysis

#### 2.5.1. Migration descriptors

Different migration behaviour variables derived from detection data were estimated. First, the duration and the speed of the global estuarine migration (GMD in days and GMS in  $\text{km days}^{-1}$ ) were calculated using the number of days after release necessary for an eel to reach the lower part of the estuary (at least one detection at the downstream sites 5 or 6) later divided by the distance (in km) observed between the releasing point and the downstream hydrophone concerned.

Secondly, as individual migration trajectories can be complex and not continuously downstream oriented (some individuals may settle for a while in a particular area and/or adopt upstream movement), an individual residence time (IRT) was assessed in

**Table 1**  
Main habitat characteristics of the estuarine compartments delimited by the acoustic array.

Compartments	Main granulometry	Morphological characteristics	Mudflats/Tidal range surface
C1	Medium to fine sand	Multiple branches, strong hydraulic slope, no tidal range during the migration period	-
C2	Medium to fine sand in winter	Multiple branches, strong hydraulic slope, limited tidal range, mean depth >5 m (for a 830 $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ flow)	-
C3	Muddy	Unique branch, low hydraulic slope, tidal range, mean depth 12 m	~270 ha
C4	Muddy	Unique branch, low hydraulic slope, tidal range, mean depth 10 m	~240 ha
C5	Muddy	Unique branch, low hydraulic slope, tidal range, mean depth 9 m	~290 ha
C6	Sandy mud	Two branches, low hydraulic slope, tidal range, mean depth 16 m	>1500 ha

**Table 2**  
Distribution of maturation stages (following Durif et al., 2005) with number of individuals (*n*) in the eels equipped with transmitters and associated morphological variables available: total length (TL), body weight (BW), horizontal and vertical eye diameters (ED), pectoral fin length (FL) and Fulton condition's factor (K). Means and standard deviations are indicated.

Stage	Degree of silvering	<i>n</i>	TL (mm)	BW (g)	ED (mm)	FL (mm)	K
Yellow	FII	1	581	355	6.5	20	1.81E-04
Premigrant	FIII	16	769 ± 56	793 ± 190	8.7 ± 0.9	35 ± 4.8	1.7E-04 ± 1.8E-05
Migrant	FIV	19	870 ± 53	1310 ± 267	9.9 ± 0.8	41 ± 3	2E-04 ± 1.6E-05
	FV	13	795 ± 78	795 ± 184	10 ± 1.1	41 ± 5	1.6E-04 ± 2.1E-05
Total		49	806 ± 85	971 ± 347	9.5 ± 1.1	38.6 ± 5.7	1.79E-4 ± 2.4E-5

each compartment which represented the duration (number of days) between the two following detection events: the last detection event observed at the first acoustic site of the compartment (for the first compartment, the release time was used) and the last detection event at the lowest acoustic site of the compartment. It was then divided by the corresponding number of kilometres in order to compare residence times with equivalent distances (days km<sup>-1</sup>).

Thirdly, by taking account of the individual residence times, directional migration speeds (DMS in km days<sup>-1</sup>) were also calculated and estimated using last detections at site 2 and first detections at site 6. Indeed, individual residence times showed that directional migration started just after site 2. When detection data were not available at site 6, data from site 5 were used for calculations.

Escapement rate (ER) was quantified by calculating the daily percentage of escaped individuals i.e., individuals detected at sites 5 or 6.

### 2.5.2. Diel activity patterns

Diel activity patterns were examined at two spatial scales: within and between sites. Within-site activity was estimated by calculating the number of receiver changes. For each individuals, two consecutive detections within a site by a same acoustic receiver was associated to an absence of movement, whereas receiver change in two consecutive detections was associated to a small-scale movement i.e., local exploration. The maximum number of movement in a given hour of the day for a given date and site was set at '1' for each individual to avoid over contributions to the total detections.

Between-site activity was estimated by calculating the number of site changes. For each individual, two consecutive detections at a same site were supposed to reveal an absence of large-scale movement. Conversely, two consecutive detections in two different sites were considered to be due to large-scale movement i.e., active migration.

### 2.5.3. Statistical analyses

All the statistical analyses were made with the R-Cran project free software (R Development Core Team, 2013). Differences were considered statistically significant at  $P < 0.05$ . Mean values of data are reported as means ± standard deviations (SD). The data were log-transformed to meet the assumptions of normality and homogeneity of variance when needed.

One-way analyse of variance (ANOVA) was used to test for differences in IRT according to compartments. Multiple pairwise comparisons were made using the Post-hoc Tukey test. To assess differences in progression rate between maturity stages, ANCOVAs were realized using respectively the nine migration descriptors (GMD, GMS, DMS and IRT1-6) as dependant variables, TL as covariate and maturity stage as the main factor. ANCOVAs were selected in order to control the size effect observed within the different maturity stages (ANOVA,  $P < 0.001$ ). Linear regressions were fitted to examine the relationship between the nine migration

descriptors (GMD, GMS, DMS and IRT1-6) and silver eel traits (TL, BW and K).

Environmental factors daily means (DO, S, SM, T) were calculated and used, as well as daily flow (DF) and daily tidal range (DTR), to be tested against daily escapement percentage in order to detect threshold effects of these variables on seaward migration. Slope effects of these environmental factors were also tested using daily slope coefficients calculated with the five previous days' data. Spearman correlation tests were applied in both approaches since data were not normal.

Diel patterns were tested against a null hypothesis, i.e., no relationship between time of the day and movement activity, by using Pearson Chi-square test. Distributions of within-site and between-site movements were compared using Kolmogorov–Smirnov tests.

## 3. Results

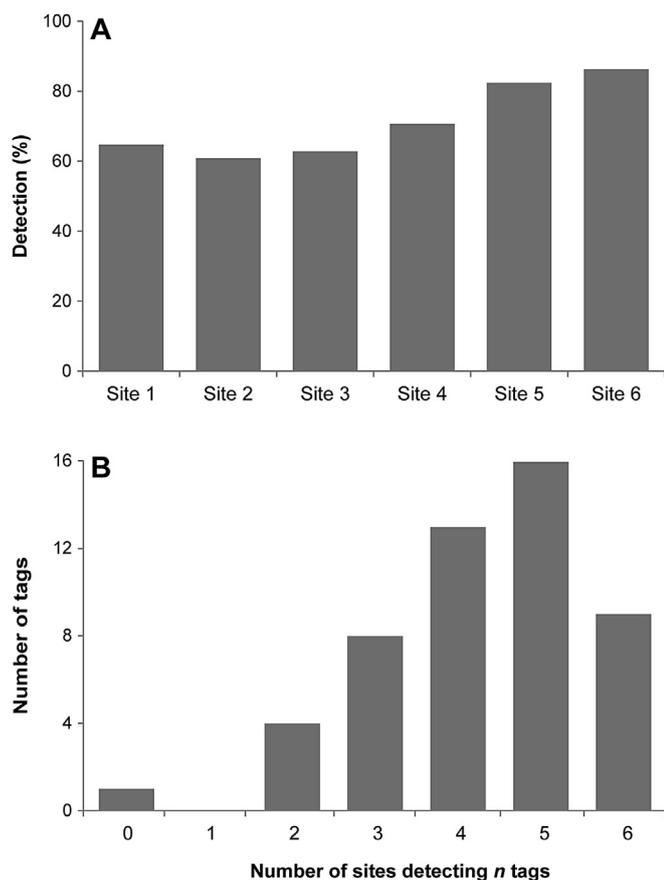
### 3.1. Detection efficiency and estuarine survival estimates

50 out of 51 silver transmitters were detected at least once by the whole estuary acoustic array. Various percentages of detection were obtained among the acoustic sites with higher percentages occurring downstream, but 75% of the transmitters were heard in at least four different sites (Fig. 2, B). Overall, 86% ( $n = 44$ ) of the tagged eels were detected at site 6, located in the outlet of the Loire estuary, and 94% were heard at the two furthest downstream sites of the estuary: site 5 and 6 combined ( $n = 48$ ) (Fig. 2, A). Thus, considering detections at these sites, we estimated trans-estuarine migration rate at 94%. There was no data retrieved by the two professional fishermen operating downstream the release point, although they were aware of the protocol. Hence we estimated that, in this part of the estuary, the fishery was unlikely to have impacted the migration.

### 3.2. Progression rates and modalities

The mean duration of the global migration, from the release site to the most downstream part of the estuary, was 24.4 days (±11.5, range: from 7.2 to 91.4,  $n = 48$ ) and the average global migration speed was 4.5 km days<sup>-1</sup> (±1.7), i.e., 0.05 m s<sup>-1</sup> (±0.02). However, individual residence time varied significantly between compartments (ANOVA;  $df = 156$ ,  $F = 25.99$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 3). It was on average significantly longer and far much variable in the upstream compartments C1 and C2 than in the intermediate and downstream compartments, suggesting the existence of two behaviours: a possible waiting behaviour in the upstream estuary, and a directional migratory behaviour from C3 to C6. In these latter cases, the speed in the upstream estuary was on average 2.9 km days<sup>-1</sup> (±2.2), i.e., 0.033 m s<sup>-1</sup> (±0.025), whereas the directional migration speed was on average 48.6 km days<sup>-1</sup> (±33.5), i.e., 0.56 m s<sup>-1</sup> (±0.39).

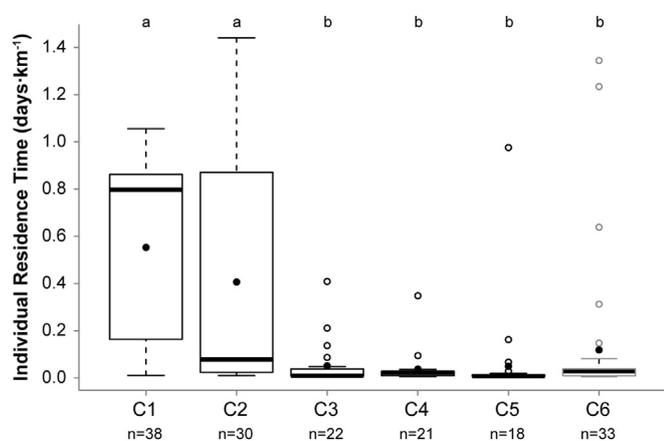
The migration descriptors (GMD, GMS, DMS and IRT1-6) did not vary significantly according to maturity stages (ANCOVA, all  $P > 0.05$ ). However, directional migration speed increased with increasing total length ( $R^2 = 0.20$ ,  $P < 0.05$ ) and body weight



**Fig. 2.** Transmitters detection percentage at each acoustic site (A) and number of tags not detected or detected at one or more acoustic sites (B). In panel A, sites 5 and 6 have detected more than 80% of the tagged eels each, while sites 1 to 4 have detected approximately 60% each. In panel B, only one tagged eel has not been detected by the acoustic array and a maximum of 16 tagged eels has been detected by 5 different acoustic sites.

( $R^2 = 0.16$ ,  $P < 0.05$ ), but not with Fulton's condition factor ( $R^2 = -0.03$ ,  $P = 0.80$ ), indicating that larger individuals swim faster than small ones.

The individual labelled as non-migrant using the Durif et al. (2005) classification actually migrated and reached the lowest



**Fig. 3.** Box-plots showing medians (—), means (●) and range of the tagged eels residence times (nb of days per km) according to compartments (C1–C6). Different letters denote factor categories that were different ( $P < 0.05$ ) using Tukey's multiple comparisons tests. Individual residence time in compartments C1 and C2 were significantly higher than those obtained in compartments C3, C4, C5 and C6.

parts of the estuary in 20 days at a global speed of  $4.3 \text{ km days}^{-1}$ , i.e.,  $0.05 \text{ m s}^{-1}$ .

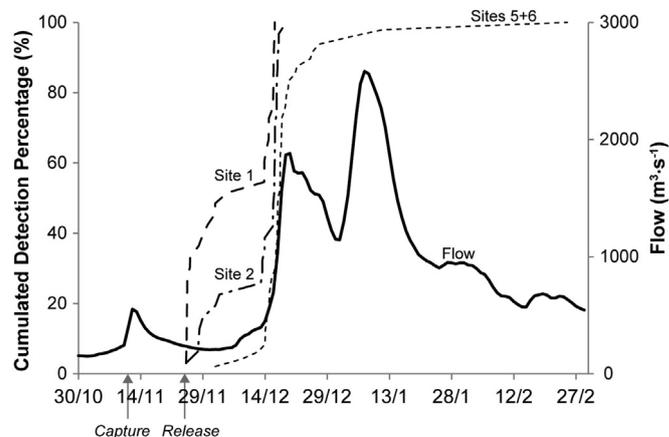
The temporal variation of the estuary escapement rate followed a sigmoid pattern with a very steep slope and detections in upstream sites enabled to identify two types of patterns (Fig. 4). About 50% of the eels shifted from compartment C1 (some of them even shifted from C2) immediately after release, and the remaining 50% stayed in this first compartment until the next flood. Detections in the downstream sites 5 and 6 showed extremely variable migration durations that ranged from 175 h to 92 days. However, 83% of the detected eels left the estuary within a few days (between the 12<sup>th</sup> and the 21<sup>st</sup> of December 2011;  $n = 40$ ) when river flow increased from  $380 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  to nearly  $1900 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ . The remaining eels left the estuary before the flow increased (4%) or waited from three days to three months to reach the mouth of the estuary (13%).

Percentage of escaped individuals was significantly related to environmental factors. For instance, escapement rate was positively influenced by daily flow ( $\text{cor} = 0.91$ ,  $P < 0.0001$ ) and dissolved oxygen values ( $\text{cor} = 0.81$ ,  $P < 0.0001$ ), whereas it was significantly and negatively related to salinity and temperature values (respectively  $\text{cor} = -0.81$ ,  $P < 0.0001$ ;  $\text{cor} = -0.77$ ,  $P < 0.0001$ ). Neither daily tidal range nor suspended matter showed any effect on the escapement rate. Only salinity coefficient slope was correlated with escapement rate ( $\text{cor} = -0.47$ ,  $P < 0.001$ ), which means that only salinity variation, compared to other factor variation, would be linked to an actual migration. However, these environmental variables are highly correlated. Indeed, daily flow is correlated with temperature ( $\text{cor} = -0.58$ ,  $P < 0.0001$ ), salinity ( $\text{cor} = -0.86$ ,  $P < 0.0001$ ) and dissolved oxygen ( $\text{cor} = 0.47$ ,  $P < 0.0001$ ).

Six individuals (i.e., 12%) exhibited upstream movements that disrupted their seaward migration. This mainly occurred upstream within compartment C2 ( $n = 4$ ) but it also happened once in C1 and C3. Such behaviour was not observed in downstream compartments. In this case, the mean travelled distance was 13 km and the maximum 29 km. The upstream movement lasted from 4 h and 35 min to 8 days, 18 h and 39 min. All individuals finally reached downstream sites and only one eel was not detected past site 4.

### 3.3. Diel patterns

Small-scale movements were much more numerous than large-scale movements ( $n = 423$  vs. 172, respectively). Both large and small-scale movements occurred at any time of the day, but with



**Fig. 4.** Upstream and downstream cumulated detection percentages of tagged eels and flow conditions ( $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) in function of days. Upstream detection percentages (Site 1 and 2) show that two main events of entrance in the estuary occurred, whereas downstream detection percentage (Site 5 + 6) shows that only one main event of exit from the estuary took place and was synchronized with the flow peak.

unequal intensity (Fig. 5). Diel patterns were significantly different between the two kinds of movements ( $D = 0.1472$ ,  $P < 0.01$ ): small-scale movements mainly occurred in the first part of the night ( $\chi^2 = 59.8936$ ,  $df = 23$ ,  $P < 0.0001$ ), whereas large-scale movements occurred slightly later in the night, but also during the second half of daytime ( $\chi^2 = 51.5349$ ,  $df = 23$ ,  $P < 0.001$ ).

#### 4. Discussion

##### 4.1. Detection efficiency and trans-estuarine survival estimates

The Loire macrotidal estuary is wide and turbid, it has a strong hydrodynamism and shows a very large spatio-temporal heterogeneity and consequently it is very challenging to carry out acoustic telemetry systems in such an environment (Heupel et al., 2006). Despite this, our array was successful and provided original information about the estuarine life of silver eels. Among the 51 tagged female eels, 48 were detected downstream the estuary (sites 5 and 6), providing a minimum estimate of trans-estuarine survival of 94%. Nevertheless, the listening array appeared to be porous since all escaped individuals were not detected in upstream sites. It was nonetheless quite efficient since 75% of eels were heard at a minimum of 4 sites. Detection range tests showed that efficiency at a given site was not related to the number of receivers used in that site, but probably rather to local and fluctuating conditions that create noise (i.e., turbulence, particle transport). Two eels have been detected upstream or in the intermediate part of the estuary but not downstream. It is possible that they escaped without being detected or that they died. Finally, only one was never heard. It seems unlikely that it escaped without being detected at all. Instead, this individual probably died or settled upstream the detection array or in the upstream part of the estuary. Of course, transmitter dysfunction remains theoretically possible.

Our study firstly confirms the 11-week experimental study (Winter et al., 2005) with *in situ* data that eels tagged with acoustic transmitters suffer very low mortality rates (6% maximum in our case), at least during the study period which lasted 14 weeks. The results also suggest that trans-estuarine survival of silver eels in the Loire estuary is very high (94%), despite the presence of two stow nets located downstream of the release point. Of course, this survey should be replicated to verify the observations of the current study which contrast with those of two consecutive studies conducted in a Danish Fjord. Indeed, Aarestrup et al. (2008, 2010) found very low

survival rates between downstream river and entrance to the sea (17% at spring and 38% at autumn, respectively) as a result of an important fishing pressure.

However, silver eel survival can be impacted by others factors such as dams and turbines passages (Winter et al., 2006; Jansen et al., 2007) or predators (Davidsen et al., 2011; Beguer-Pon et al., 2012). Indeed, in a “pristine” Norwegian fjord, Davidsen et al. (2011) found a survival of 50% with possible impact of predators (e.g., cormorants). In the Loire River, two silver eel fisheries (stow nets) operated in the upstream reaches of the study area and our study did not detect fishing mortality, suggesting that the fishery had low to no impact on silver eel escapement during this period. In the estuary, fishermen target glass eels during upstream migration and the rest of the year, they use trammel nets or conical fishing baskets to target other diadromous species such as Sea lamprey (*Petromyzon marinus*), shads (mainly Allis shad *Alosa alosa*), mullets (mainly *Liza ramada*) but also Sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Although silver eels by-catch are possible and may have occurred, fishermen activity was severely reduced by high-flow conditions that impede trammel nets use due to the flow itself or to the drifting debris, which happened when the migration peak occurred. Finally, our results suggest that when physical connectivity (limited fishery activity, no dams and no chemical obstruction) is preserved in a macrotidal estuary, silver eel escapement can be very high.

##### 4.2. Migration behaviour

The environmental factors which appeared to stimulate silver eels migration (daily flow, dissolved oxygen, salinity and temperature) were highly correlated. However, the estuary inner processes occurring at this time of the year can explain most of these links. Indeed, during winter, river flow is colder than seawater and, throughout the year, estuarine waters result from a mixing of river and seawaters, which explained the negative correlations of daily flow with temperature and salinity. As for daily flow and dissolved oxygen, higher flows occurring in winter allow a continuous replacement of water and hence of oxygen. Moreover, because of the increased water movements, reoxygenation is higher as these colder waters had more oxygen. Therefore, given the connexion between these implicated factors and the high level of synchronisation between migration and the flood, our results suggest that river discharge was the main driver of downstream migration, although tidal currents could also have had an influence at a lower temporal scale. Dissolved oxygen, salinity and temperature variations were not limiting and did not act as migration drivers. They were only brought out because of their interaction with daily flow at this particular wintry period. Suspended matter concentration was lower than  $1 \text{ g L}^{-1}$  in most of the estuary during the migration period and values recorded upstream showed no impact on migration variables. Also, dissolved oxygen was higher than  $5 \text{ mg L}^{-1}$  throughout this period in the whole estuary, therefore, the environmental conditions did not coincide to create a maximum turbidity zone and impact eel migration.

It is well known that hydrological conditions, and especially flow, are major cues to stimulate migration in rivers (Vollestad et al., 1986; Feunteun et al., 2000) although other factors may also be involved, such as lunar cycle or atmospheric pressures (Behrmann-Godel and Eckmann, 2003; Cullen and McCarthy, 2003; Acou et al., 2008; Bruijs and Durif, 2009). However, river discharge being found as the main driver of the migration in this study contrasts with those of Aarestrup et al. (2010) or Barbin et al. (1998) who dealt with American eel *Anguilla rostrata* in a US estuary. Indeed, these authors found no relationship between migration and river discharge in the lower part of the estuary. Instead, Barbin

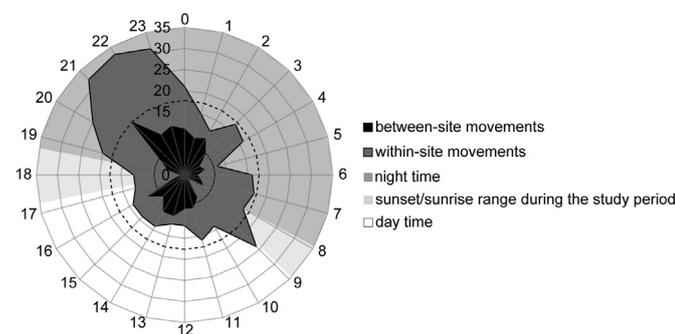


Fig. 5. Silver eel movements temporal distribution (number of movements per 24 h) for both within and between sites. Dashed line and dotted line show the null hypothesis (e.g., no diel pattern) for within and between sites movements, respectively. The daytime (white), night time (dark grey) and range (light grey) over the study period (from 01/11/2011 to 29/02/2012) is indicated. Both large and small-scale movements occurred at any time of the day but were significantly different ( $D = 0.1472$ ,  $P < 0.01$ ): small-scale movements mainly occurred in the first part of the night ( $\chi^2 = 59.8936$ ,  $df = 23$ ,  $P < 0.0001$ ), whereas large-scale movements occurred a bit later, but also during the second half of daytime ( $\chi^2 = 51.5349$ ,  $df = 23$ ,  $P < 0.001$ ).

et al. (1998) and Parker and McCleave (1997) found a strong effect of tide, with eels using ebb tidal currents to migrate downstream.

It is of note that some individuals showed upstream movements during their downstream migration and it is likely that this results from orientation problems being induced by flood tide (Barbin et al., 1998). Other individuals may have had similar behaviours at a smaller scale without being detected (because of the distance between detection lines), meaning that the phenomenon could be underestimated.

Although expected to be otherwise, global migration speed was quite slow (mean: 4.5 km days<sup>-1</sup>) and directional migration speed was not much higher than migration speeds observed in other estuarine studies. Directional migration speed was on average 0.56 m s<sup>-1</sup> (range: 0.03–1.14), which is all the same among the highest recorded speeds: 0.7 m s<sup>-1</sup> (Tesch, 1974), 0.35–0.58 m s<sup>-1</sup> (McCleave and Arnold, 1999), 0.62 m s<sup>-1</sup> (Verbiest et al., 2012) or 0.22 m s<sup>-1</sup> (Aarestrup et al., 2010). However, females were released during a low flow period whereas they had been caught when migrating during a small and brief flood some days before. After release, most tagged eels spent several days in the upper estuary (i.e., upstream site 2) exhibiting relatively small progression rates downstream (0.6 days km<sup>-1</sup>). Then, seaward active migration with higher progression rates started with increasing flow nine days later. Although it is possible that the stress induced by tagging alters the migratory behaviour (Winter et al., 2005), it is very likely that this pattern resulted from environmental conditions, especially hydrological, i.e., that the slow progression rates observed after release were due to low flow levels. It is also possible that estuarine conditions that eels experienced when entering the estuary provoked these slow progression rates. In a similar study, Aarestrup et al. (2010) found an analogous pattern, with progression rates being lower upstream (i.e., in river and upper estuary reaches) than downstream. There are strong upstream–downstream environmental gradients in estuaries, especially the Loire estuary, e.g., salinity, suspended matter and turbidity, but above all, eels entering the estuary face strong tide and current reversals. Such a new hydrological context may contribute to reduce the orientation ability of individuals as suggested by Barbin et al. (1998) and induce lowered progression rates even if silver eels showed good acclimation to this abrupt transfer in Rankin (2009).

Based on the degree of silvering, following the methodology of Durif et al. (2005), one tagged eel identified in the resident stage (FII) and 16 pre-migrant eels (FIII) successfully reached the Loire estuary. Moreover, migration variables (GMD, GMS, DMS, IRT1–6) were not significantly different between maturity stages. These results suggest that eels migrate at different stages of the maturation process, as also described by Durif et al. (2005), and external features cannot be used to predict migration readiness. Our results showed that the directional migration speed increased significantly with increasing total length and body weight but not Fulton condition's factor. This result confirms, as found in a previous study (Verbiest et al., 2012), that larger individuals swim faster than small ones. At the estuary scale, the global migration speed and the individual residence time were not determined by the biometric factors measured in this study. As suggested by Verbiest et al. (2012), at this scale, such effects may have been erased by environmental factors.

#### 4.3. Diel patterns

Most studies dealing with diel movement patterns of yellow or silver eels show nycthemeral rhythms, with activity being higher at night in river and freshwater habitats (Durif and Elie, 2008; Bradford et al., 2009; Aarestrup et al., 2010; Hedger et al., 2010; Riley et al., 2011) but also in estuaries (Walker et al., 2013). In

yellow eels, daily activity rhythms at a spatial small-scale are related to foraging activity i.e., movements between shelter and trophic habitats (Feunteun et al., 2003). Conversely, silver eels are thought to stop feeding at the onset of migration (Tesch, 2003), and we therefore expected such a kind of movements to cease during the trans-estuarine migration. We hypothesise that small-scale movements described in this study allow silver eels to detect favourable environmental windows to start migrating again. During resting time, silver eels probably shelter in roots, blocks or any kind of refuge when available, but they have to explore, for instance, the flow conditions. In our study, such small-scale movements occurred at both day and night time, but were predominant in the first part of the night. This result agrees with previous studies (Baras and Jeandrain, 1998; Jellyman and Sykes, 2003).

Larger scale movements, i.e., shifts from one site to another, could be considered as effective migration as, except in very few cases, tagged eels exhibited downstream movements. Durif and Elie (2008) showed that silver eel migration was negatively related to luminosity, as lower levels are supposed to reduce predation risk. We found that migration occurred at both day and night time, with night movement being only slightly more important than in daytime. This untypical pattern could be explained by the high turbidity in the Loire estuary, in contrast to other studied estuaries and fjords (Aarestrup et al., 2010; Davidsen et al., 2011) and also in contrast to the Loire river upstream. Turbidity probably buffers the effect of light level and allows eels to move outside night time (Brujns and Durif, 2009). In addition, it is likely that the time of detection does not exactly reflect the light condition of the onset of the migration as there might be a lag between migration onset and detection at a given site downstream. Also, no tidal effect seemed to appear in the daily patterns. In addition, according to the migration speed, our results suggest that once they started to swim actively downstream compartment C2, they exhibited a continuous progression and did not stop migrating according to lightness or darkness, probably to benefit from the flood transport.

#### 4.4. Perspectives

The EU Eel Management Plans aim at recovering sustainable eels stocks (EU 1100/2007). One of the major points of these plans “shall be to reduce anthropogenic mortalities so as to permit with high probability the escapement to the sea of at least 40% of the silver eel biomass relative to the best estimate of escapement that would have existed if no anthropogenic influences had impacted the stock”. The Loire estuary escapement success, from upstream estuary to river mouth, was estimated ≥94% in this study. Of course, this conclusion is not applicable to the whole catchment. Indeed, the unimpacted abundance of the silver eel population was not estimated by our study, and anthropogenic mortality remains poorly documented in the Loire River catchment. Nevertheless, our results notably contrast with those obtained in other estuaries either because of the fishery (Aarestrup et al., 2008, 2010) or predators (Davidsen et al., 2011). Although our study provided original information on female silver eel migration, there is the need to carry out such a work over a variety of environmental conditions and also include male silver eels to provide a broader picture. In addition, in the future, global change could impact spawning migration by inducing thermal and hydrological modifications that could delay or bring forward silver (Verreault et al., 2012) but also glass eels migrations (Moore and Jarvis, 2008; Han, 2011) and favour the development of anoxic conditions earlier at spring or later in autumn (Lanoux et al., 2013). Migratory phenology and habitat changes should therefore be a major concern in the coming years and decades.

## Acknowledgements

We would like to thank all people related to this study, in particular La Chapelle-Basse-Mer DDTM team, Saint-Nazaire Phares et Balises Subdivision, DREAL, Saint-Nazaire harbour, Stéphane Tétard, Thomas Trancart, Alexandre Carpentier, Lou Frotté, Yannick Perraud and Mickaël Vallée. The research leading to these results was funded by Grant Agreement GOCE-2008212133 (EELIAD) of the European Union FP7 research program on Environment (including climate change). The acoustic arrays were funded by the French Ministry of Environment. The institutional and national guides for the care and use of laboratory animals were followed.

## References

- Aarestrup, K., Okland, F., Hansen, M.M., Righton, D., Gargan, P., Castonguay, M., Bernatchez, L., Howey, P., Sparholt, H., Pedersen, M.I., McKinley, R.S., 2009. Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Science* 325, 1660.
- Aarestrup, K., Thorstad, E.B., Koed, A., Jepsen, N., Svendsen, J.C., Pedersen, M.I., Skov, C., Okland, F., 2008. Survival and behaviour of European silver eel in late freshwater and early marine phase during spring migration. *Fish. Manage. Ecol.* 15, 435–440.
- Aarestrup, K., Thorstad, E.B., Koed, A., Svendsen, J.C., Jepsen, N., Pedersen, M.I., Okland, F., 2010. Survival and progression rates of large European silver eel *Anguilla anguilla* in late freshwater and early marine phases. *Aqua. Biol.* 9, 263–270.
- Abril, G., Etcheber, H., Le Hir, P., Bassoullet, P., Boutier, B., Frankignoulle, M., 1999. Oxic/anoxic oscillations and organic carbon mineralization in an estuarine maximum turbidity zone (The Gironde, France). *Limnol. Oceanogr.* 44, 1304–1315.
- Acou, A., Boury, P., Laffaille, P., Crivelli, A.J., Feunteun, E., 2005. Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Archiv. Fur Hydrobiol.* 164, 237–255.
- Acou, A., Laffaille, P., Legault, A., Feunteun, E., 2008. Migration pattern of silver eel (*Anguilla anguilla*, L.) in an obstructed river system. *Ecol. Freshw. Fish* 17, 432–442.
- Adams, N.S., Rondorf, D.W., Evans, S.D., Kelly, J.E., Perry, R.W., 1998. Effects of surgically and gastrically implanted radio transmitters on swimming performance and predator avoidance of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 55, 781–787.
- Baisez, A., Laffaille, P., 2005. The eel report card of the Loire catchments. *Bull. Franc. Peche Piscicult.* 378–79, 115–130.
- Baras, E., Jeandrain, D., 1998. Evaluation of surgery procedures for tagging eel *Anguilla anguilla* (L.) with biotelemetry transmitters. *Hydrobiologia* 371–372, 107–111.
- Barbin, G.P., Parker, S.J., McCleave, J.D., 1998. Olfactory clues play a critical role in the estuarine migration of silver-phase American eels. *Environ. Biol. Fishes* 53, 283–291.
- Beguer-Pon, M., Benchetrit, J., Castonguay, M., Aarestrup, K., Campana, S.E., Stokesbury, M.J.W., Dodson, J.J., 2012. Shark predation on migrating adult American eels (*Anguilla rostrata*) in the Gulf of St. Lawrence. *Plos One* 7, e46830.
- Behrmann-Godel, J., Eckmann, R., 2003. A preliminary telemetry study of the migration of silver European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the River Mosel, Germany. *Ecol. Freshw. Fish* 12, 196–202.
- Boetius, I., Boetius, J., 1980. Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana* 1, 1–28.
- Bradford, R.G., Carr, J.W., Page, F.H., Whoriskey, F., 2009. Migration of silver American eels through a macrotidal estuary and bay. In: Haro, A., Smith, K.L., Rulifson, R.A., Moffitt, C.M., Klauda, R.J., Dadswell, M.J., Cunjak, R.A., Cooper, J.E., Beal, K.L., Avery, T.S. (Eds.), *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment*. American Fisheries Society, Bethesda, Md, pp. 275–292.
- Brujns, M.M., Durif, C.F., 2009. Silver eel migration and behaviour. In: Thillart, G., Dufour, S., Rankin, J.C. (Eds.), *Spawning Migration of the European Eel*. Springer, Netherlands, pp. 65–95.
- Cone, R.S., 1989. The need to reconsider the use of condition indexes in fishery science. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118, 510–514.
- Cullen, P., McCarthy, T.K., 2003. Hydrometric and meteorological factors affecting the seaward migration of silver eels (*Anguilla anguilla*, L.) in the lower River Shannon. *Environ. Biol. Fishes* 67, 349–357.
- Dauvin, J.C., Bachelet, G., Barille, A.L., Blanchet, H., de Montaudouin, X., Lavesque, N., Ruellet, T., 2009. Benthic indicators and index approaches in the three main estuaries along the French Atlantic coast (Seine, Loire and Gironde). *Mar. Ecol.-Evolut. Perspect.* 30, 228–240.
- Davidson, J.G., Finstad, B., Okland, F., Thorstad, E.B., Mo, T.A., Rikardsen, A.H., 2011. Early marine migration of European silver eel *Anguilla anguilla* in northern Norway. *J. Fish. Biol.* 78, 1390–1404.
- Durif, C., Dufour, S., Elie, P., 2005. The silvering process of *Anguilla anguilla*: a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *J. Fish. Biol.* 66, 1025–1043.
- Durif, C., Elie, P., 2008. Predicting downstream migration of silver eels in a large river catchment based on commercial fishery data. *Fish. Manage. Ecol.* 15, 127–137.
- Etcheber, H., Taillez, A., Abril, G., Garnier, J., Servais, P., Moatar, F., Commarieu, M.V., 2007. Particulate organic carbon in the estuarine turbidity maxima of the Gironde, Loire and Seine estuaries: origin and lability. *Hydrobiologia* 588, 245–259.
- Feunteun, E., 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): an impossible bargain. *Ecol. Eng.* 18, 575–591.
- Feunteun, E., Acou, A., Laffaille, P., Legault, A., 2000. European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 57, 1627–1635.
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J.M., Acou, A., 2003. A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels: toward a general theory. In: Aida, K., Tsukamoto, K., Yamauchi, K. (Eds.), *Eel Biology*. Springer, Tokyo, Japan, pp. 191–213.
- Feunteun, E., Robinet, T., Lobon-Cervia, J., Boury, P., Boisneau, P., Acou, A., 2008. Indicateurs d'échappement des géniteurs d'anguilles européennes. In: Adam, G., Feunteun, E., Prouzet, P., Rigaud, C. (Eds.), *L'anguille Européenne. Indicateurs d'Abondance et de Colonisation*. QUAE, Collection Savoir Faire, pp. 331–355.
- Fontaine, Y.A., 1994. Eel silvering: metamorphosis, anticipation, adaptation. *Bull. Franc. Peche Piscicult.* 67, 171–185.
- Geeraerts, C., Belpaire, C., 2010. The effects of contaminants in European eel: a review. *Ecotoxicology* 19, 239–266.
- Han, Y.S., 2011. Temperature-dependent recruitment delay of the Japanese glass eel *Anguilla japonica* in East Asia. *Mar. Biol.* 158, 2349–2358.
- Hedger, R.D., Dodson, J.J., Hatin, D., Caron, F., Fournier, D., 2010. River and estuary movements of yellow-stage American eels *Anguilla rostrata*, using a hydrophone array. *J. Fish. Biol.* 76, 1294–1311.
- Heupel, M.R., Semmens, J.M., Hobday, A.J., 2006. Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Mar. Freshw. Res.* 57, 1–13.
- ICES, 2009. In: Report of the 2009 Session of the Joint EIFAC/ICES Working Group on Eels (WGEEL), 7–12 September 2009, Göteborg, Sweden, p. 137.
- Jansen, H.M., Winter, H.V., Brujns, M.C.M., Polman, H.J.G., 2007. Just go with the flow? Route selection and mortality during downstream migration of silver eels in relation to river discharge. *ICES J. Mar. Sci.* 64, 1437–1443.
- Jellyman, D.J., Sykes, J.R.E., 2003. Diel and seasonal movements of radio-tagged freshwater eels, *Anguilla* spp., in two New Zealand streams. *Environ. Biol. Fishes* 66, 143–154.
- Lanoux, A., Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., Chabaud, G., Richard, M., Abril, G., 2013. Factors contributing to hypoxia in a highly turbid, macrotidal estuary (the Gironde, France). *Environ. Sci.-Process. Impacts* 15, 585–595.
- McCleave, J.D., Arnold, G.P., 1999. Movements of yellow- and silver-phase European eels (*Anguilla anguilla* L.) tracked in the western North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 56, 510–536.
- Moatar, F., Ducharme, A., Thiéry, D., Bustillo, V., Sauquet, E., Vidal, J.-P., 2010. La Loire à l'épreuve du changement climatique. *Geosciences* 12, 78–87.
- Moore, K.A., Jarvis, J.C., 2008. Environmental factors affecting recent summertime eelgrass diebacks in the lower Chesapeake Bay: implications for long-term persistence. *J. Coast. Res. Spl. Issue* 55, 135–147.
- Parker, S.J., McCleave, J.D., 1997. Selective tidal stream transport by American eels during homing movements and estuarine migration. *J. Mar. Biol. Asso. UK* 77, 871–889.
- R Development Core Team, 2013. *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- Rankin, J.C., 2009. Acclimation to seawater in the European eel *Anguilla anguilla*: effects of silvering. In: Thillart, G., Dufour, S., Rankin, J.C. (Eds.), *Spawning Migration of the European Eel*. Springer, Netherlands, pp. 129–145.
- Riley, W.D., Walker, A.M., Bendall, B., Ives, M.J., 2011. Movements of the European eel (*Anguilla anguilla*) in a chalk stream. *Ecol. Freshw. Fish* 20, 628–635.
- Staebler, M., 2006. The Loire Estuary. GIP, Rouen, pp. 19–26. Seine-Aval Special Issue.
- Tesch, F.W., 1974. Speed and direction of silver and yellow eels, *Anguilla anguilla*, released and tracked in the open North Sea. *Ber. Deut. Wiss. Komm. Meeresforsch.* 23, 181–197.
- Tesch, F.W., 2003. *The Eel*. Blackwell Science, Oxford, England, p. 408.
- Thouvenin, B., Le Hir, P., Romana, L.A., 1994. Dissolved oxygen model in the Loire Estuary. In: Dyer, K., Orth, R. (Eds.), *Changes in Fluxes in Estuaries: Implications from Science to Management*, pp. 169–178. Fredensborg, Denmark.
- Verbiest, H., Breukelaar, A., Ovidio, M., Philippart, J.C., Belpaire, C., 2012. Escapement success and patterns of downstream migration of female silver eel *Anguilla anguilla* in the River Meuse. *Ecol. Freshw. Fish* 21, 395–403.
- Verreault, G., Mingelbier, M., Dumont, P., 2012. Spawning migration of American eel *Anguilla rostrata* from pristine (1843–1872) to contemporary (1963–1990) periods in the St Lawrence Estuary, Canada. *J. Fish. Biol.* 81, 387–407.
- Vollestad, L.A., Jonsson, B., Hvidsten, N.A., Naesje, T.F., Haraldstad, O., Ruudhansen, J., 1986. Environmental factors regulating the seaward migration of European silver eels (*Anguilla anguilla*). *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 43, 1909–1916.

- Walker, A.M., Godard, M.J., Davison, P., 2013. The home range and behaviour of yellow-stage European eel *Anguilla anguilla* in an estuarine environment. *Aqua. Conserv. Mar. Freshw. Ecosys.* <http://dx.doi.org/10.1002/aqc.2380>.
- Winter, H.V., Jansen, H.M., Adam, B., Schwevers, U., 2005. Behavioural effects of surgically implanting transponders in European eel, *Anguilla anguilla*. In: *Proceedings of the Fifth Conference on Fish Telemetry, 9–13 June, 2003, Ustica, Italy*. FAO, Rome, p. 295.
- Winter, H.V., Jansen, H.M., Bruijs, M.C.M., 2006. Assessing the impact of hydropower and fisheries on downstream migrating silver eel, *Anguilla anguilla*, by telemetry in the River Meuse. *Ecol. Freshw. Fish* 15, 221–228.