

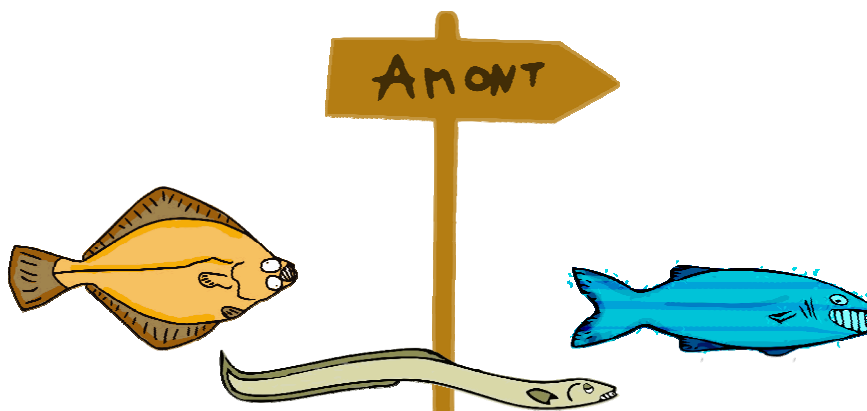
N° ordre 4281

THÈSE
présentée à
L'UNIVERSITÉ de BORDEAUX 1
École Doctorale « SCIENCES ET ENVIRONNEMENT »

Pour l'obtention du grade de DOCTEUR
Spécialité ÉCOLOGIE AQUATIQUE

ANALYSE COMPARATIVE DES TACTIQUES DEPLOYÉES LORS DE LA MIGRATION DE COLONISATION DES BASSINS VERSANTS PAR LES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS THALASSOTOQUES

par Thomas TRANCART



Sous la direction de :

M. Éric ROCHARD

(Directeur de thèse)

Mme Françoise DAVERAT

(Co-encadrant)

M. Patrick LAMBERT

(Co-encadrant)

Après avis de :

Mme Marie-Laure BÉGOUT (Cadre de recherche, Ifremer)

Rapporteur

Mme Valérie BOLLINET (Maitre de Conférences, Université de Pau et des pays de l'Adour)

Rapporteur

Soutenue publiquement le 22/06/11, devant la commission d'examen composé de :

Mme Isabel DOMINGOS (Professeur, Université de Lisbonne)

Examineur

M. Patrick LAMBERT (Ingénieur de recherche, Cemagref)

Co-encadrant

Mme Céline LE PICHON (Ingénieur de recherche, Cemagref)

Examineur

M. Éric ROCHARD (Directeur de recherche, Cemagref)

Directeur de thèse

M. Benoit SAUTOUR (Professeur, Université de Bordeaux 1)

Président

Ce travail de thèse a été co-financé par le Conseil Régional d'Aquitaine

CONSEIL REGIONAL



AQUITAINE

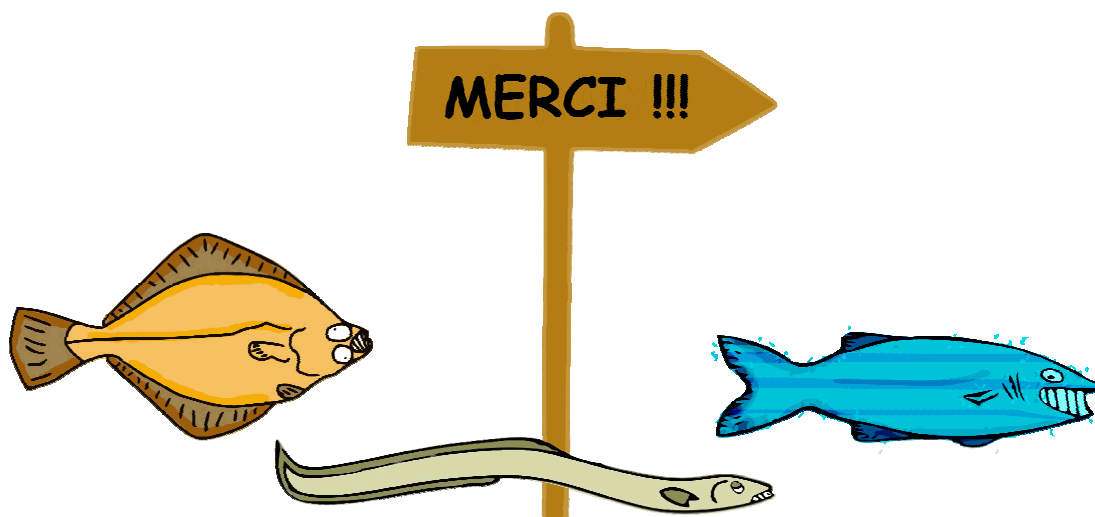
Le projet de recherche "Thalassotoques" dans lequel il s'inscrit a été cofinancé par l'Union Européenne

CE PROJET EST COFINANCÉ PAR L'UNION EUROPÉENNE



L'Europe s'engage en Aquitaine avec le Fonds Européen de Développement Régional (FEDER)

Photos et figures de ce document : © Cemagref



Je tiens à remercier en premier Mme Bégout et Mme Bolliet d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail de thèse, mais aussi pour leurs conseils avisés durant ma thèse, notamment lors de mon comité de thèse.

Je tiens aussi à remercier M. Sautour pour avoir accepté de présider mon jury de thèse et Mme Domingos qui a accepté d'y participer. Merci aussi à Mme Le Pichon pour son aide et ses conseils durant toutes ces années et sa participation au jury de cette thèse.

Après ces trois dernières années, je me rends compte qu'une thèse est avant tout un travail d'équipe, surtout pour une thèse de terrain comme celle-ci. C'est pourquoi je tiens à remercier sincèrement toutes les personnes qui ont contribué à ce travail.

Je tiens à remercier tout d'abord le directeur régional du Cemagref de Bordeaux, M. Hugues Ayphassorho de m'avoir accueilli au sein de son établissement.

Je remercie aussi mon chef d'unité, Paul Gonthier, pour son accueil, sa gentillesse et sa grande compréhension des besoins des thésards.

J'ai toujours trouvé injuste que seul le nom du thésard apparaisse en gros sur la première page du manuscrit de thèse. Pour moi, la qualité d'une thèse dépend autant des directeurs de thèse que du thésard. Pour remercier les personnes suivantes, un chapitre entier de cette thèse ne suffirait pas, et c'est donc avec beaucoup de plaisir que je tiens à remercier mon directeur et mes co-directeurs de thèse. Le rapport entre directeur de thèse et son thésard est un peu bizarre : un étrange mélange de respect et de peur. Le premier jour de ma thèse, Eric avait écrit en gros sur le tableau de son bureau « l'enseignement ça se vole ». J'espère avoir réussi cette mission, j'ai en tout cas l'impression d'avoir énormément appris à ses côtés. Pour tout cela, merci Eric.

Patrick Lambert a ensuite supervisé toute la partie SCOLA. Voir Patrick travailler m'a énormément appris, et ma façon de travailler a aussi beaucoup évolué. Je fais toujours autant de boucles dans tous les sens, mais j'ai arrêté de donner les noms des fonctions aux variables qui en découlaient. Je viens de faire le compte, sur les 3 dernières semaines, je lui ai envoyé 25 mails par semaine. Si on part sur une cinquantaine de semaines de travail par

an, sur les trois ans et demi de ma thèse, je lui ai donc envoyé environ 4000 mails. Et je tiens à préciser que son taux de réponse était d'environ 50 % (ce qui doit être environ 5 fois supérieur à la moyenne nationale...) Merci pour tout Patrick et dépêche-toi de passer ton HDR pour pouvoir persécuter encore plus de thésards !

Françoise Daverat ensuite était ma troisième co-directrice de thèse. Malheureusement, un projet de thèse un peu ambitieux couplé à un thésard qui n'en fait qu'à sa tête a provoqué l'abandon de la partie de ma thèse normalement consacrée à la microchimie et dont Françoise devait s'occuper. Mais malgré ça, elle a toujours été là pour moi et a été particulièrement présente sur la réflexion générale de ce travail de thèse. En plus de son aide professionnelle, j'ai aussi eu la chance de découvrir quelqu'un de particulièrement gentil et attentionné. Je ne suis pas sûr qu'il y ait beaucoup de thésard à qui leur co-directrice de thèse cuisine un gâteau le jour de son anniversaire, offre un lave-vaisselle (si si, elle l'a fait !) ou organise des barbecues et des soirées plage... Merci donc à toi Françoise pour tout cela, et pour m'avoir aidé à surmonter les petits tracas de la thèse. Abandonner la partie microchimie n'a vraiment pas été facile, et je te promets que ce choix n'a pas été facile à faire.

Tous les trois, vous avez pris sous vos nageoires la petite larve que j'étais, attiré par chimiotactisme devant cet estuaire « thésal », zone de mélange entre le monde d'apprentissage universitaire et le monde de la recherche. Vous avez su me guider dans cet estuaire, malgré ses courants contraires, ses conditions particulières et toute la faune des prédateurs. Grâce à vous, la petite larve a pu traverser cet estuaire thésal pour s'installer en amont sans trop de casse. Je ne suis peut-être pas monté aussi haut ni aussi rapidement que vous l'auriez souhaité au départ, mais au final je me suis installé là où je le souhaitais et là où j'espère avoir une bonne phase de croissance. Merci à vous trois ...

J'estime avoir été un thésard extrêmement chanceux, car j'ai eu pendant 3 ans un ingénieur d'étude avec moi. Visiblement, travailler avec moi n'est pas de tout repos et c'est pourquoi je tiens à remercier Bénédicte Durozoi, qui m'a supporté pendant 6 mois avant de migrer vers l'ONEMA. Béné, merci de ton aide, de ta patience et de ta gentillesse. Ensuite j'ai eu la chance de travailler avec un ami, que je connaissais depuis le DEUG. Julien Coustillas m'a donc suivi pendant 2 ans et demi. Il a participé à tout le suivi télémétrique, de jour comme de nuit, sous la pluie de septembre et le cagnard du mois d'août... Il s'est aussi chargé d'une partie du dépouillement de mes analyses SCOLA, comptant inlassablement les civelles et les mulots qui lui passaient devant. Je pense que tu as dû me maudire un bon paquet de fois, surtout quand je m'entêtais à garder des hautes fréquences d'échantillonnage. Merci donc énormément à toi Julien, pour ton aide, ton soutien, mais aussi ton amitié.

Je tiens aussi à remercier Charles Roqueplo, lui aussi inlassablement avec moi pour prélever les jeunes stades sur l'estuaire avec le Dedious, ou les juvéniles sur l'Isle en pêche électrique (mes Wadders étaient trouées et je pataugeais dans l'eau, arrête de raconter aux stagiaires que je suis électro-sensible!). Merci aussi de ton aide sur les structures SCOLA. Merci enfin pour ta simplicité et ta gentillesse.

Pour avoir pas mal travaillé sur les SCOLA, j'ai été amené à passer beaucoup de temps à notre station expérimentale de Saint-Seurin sur l'Isle. Je me rappelle de toutes ces journées

à surveiller que les marées tournent bien, que ces satanées électrovannes veuillent bien s'ouvrir à la bonne heure, que la décroissance de salinité soit bien ajustée. Je me rappelle aussi de ces nuits à dormir dans la salle de contrôle ou dans mon camion garé juste devant les bassins ou à réparer ces électrovannes sous la pluie avec Lionel me tenant une lampe torche. Je tiens donc vraiment à remercier tout le personnel du Cemagref basé là-bas. Je pense bien sûr à Thierry Rouault et Patrick Chèvre, les deux directeurs de la station. Merci de vos conseils à tous les deux et de m'avoir accueilli au sein de votre équipe. J'ai bien sûr une petite pensée amicale pour mon pote Louis Jacobs, toujours prêt à m'aider quand les SCOLA étaient capricieuses (pléonasme ?), même les soirs et les week-ends. Merci de ton amitié, de ton aide et de m'avoir tenu compagnie avec Laure les longues soirées de février où je surveillais mes petits poissons en train de nager. Merci aussi à Daniel Mercier, le chef électricien pour toute son aide, et félicitations pour le câblage des SCOLA, ça m'a toujours impressionné. Merci à Rémy Fraty, son jeune successeur. Merci aussi à Marcel Pelard pour son aide.

J'ai eu la chance d'arriver en thèse et d'avoir devant moi tout une cohorte de thésards et de jeunes docteurs, toujours prêtes à m'aider. J'ai donc une affection toute particulière pour Aude Locht, Géraldine Lassalle (ma chef de stage de master !), Katia Charles (on se voit cet été à Fréhel !), Marie-Laure Acolas (je sais que je vais te manquer, Anaïs m'a tout dit !!!), Hélène Imbert (la spécialiste des petites sucreries du lundi matin), Stéphanie Pasquaud, Mélanie Béguer, Delphine Nicolas et Sarah Bureau du Colombier (un autre Lambertienne !). Merci à vous toutes pour votre gentillesse et votre aide systématique, dans un peu tous les domaines. Je n'oublie pas non plus Laurent Beaulaton, mais je pense pas qu'il aurait apprécié que je le cite dans la partie précédente.

Comment oublier mes supers copains-copines-SIGiste ! Anaïs, merci pour tout, de ta gentillesse et de ton soutien ! Aymeric, tu me dois un embrayage ... ☺

Une petite pensée émue aussi pour les thésards que je laisse derrière moi, Thibaud Rougier (numéro 2, cherche pas je resterai toujours le numéro 1), Jean-Sébastien Neval Pasqual et Valérie Samedy. Bon courage les jeunes, et confiance, je suis la preuve vivante que tout est possible !

J'aimerais bien aussi remercier tous les stagiaires et CDD que j'ai croisé durant ces 4 ans et demi au sein du Cemagref, mais je vais forcément en oublier ... Je pense notamment à Emy (notre raison de soleil québécois), Mélissa (la pro du labo), Adeline, Stéphanie, Rémy (bon ça c'est facile vous êtes encore là), Jeremy (le super bodyboarder), Vince, Cricri, Maylis, John le nordiste, Anne, Maud et j'en oublie forcément ...

Un petit clin d'œil aussi aux inséparables, Jean et Julien. Merci à toi Jean pour les superbes parties de rigolades quand on partageait le même bureau ! Merci mon petit Ju, pour tout ... Des gars comme toi ça court pas les rues !

Merci à tous les autres membres de l'unité EPBX, dont Phillipe Boet, Mario Lepage, Michel Girardin, Jérémy Lobry, Alain Lechêne (c'est toi qui a le bouquin sur les mulets ?), Gérard Castelnaud.

Merci à nos super secrétaires : Laurence, Babeth, Nathalie et Valentine.

Merci aux documentalistes : Chantal (la plus rapide pour trouver n'importe quel ouvrage), Patou et Marie-Pierre.

Merci à Hilaire Drouineau pour les nombreux dépannages en stats, et pour avoir accepté de co-écrire un de mes articles (comprenez : écrire la méthodo !).

Une petite pensée pour la team-Bretonne du Cemagref : Christian Rigaud, Pierre Elie et Phillipe Jatteau (qui arrive à entendre mes chants bretons à travers mon casque et notre mur, je vais peut être essayer de baisser un peu ma musique). Merci à vous trois pour votre gentillesse et votre accessibilité.

Un énorme merci à mon statisticien attitré, ma hot-ligne stat, Sébastien Rochette (pardon, Dr Sébastien Rochette). Comment te remercier pour toutes ces années d'aide, mais aussi d'amitié ! De toute façon on fêtera ça cet été, à Sables, comme chaque année !

Merci aussi à ma famille pour son soutien. Merci à mes deux orthophonistes particulières, ma mère et ma petite sœur pour la relecture à la recherche des fautes d'orthographe. Merci à Thibault et Guillaume, mes frères, pour leur soutien. Merci aussi à ma belle sœur Agnès, celle qui sait le mieux ce que j'ai vécu !

Enfin, pour terminer, le dernier paragraphe pour LA remercier. C'est peut-être pas marrant d'être thésard, mais en tout cas ça doit être 100 fois pire d'être la copine d'un thésard. Elle pourtant elle a tout accepté, sans jamais râler. Accepter de voir son week end annulé et de le passer à Saint-Seurin car une microcoupure du Sofrel avait ré-initialisé les SCOLA... Accepter de dormir seule la nuit quand je traquais les civelles avec Indicang (le seul truc de bien c'était les brownies de Mme Lambert !). T'as commencé à fréquenter un petit jeune en DEUG qui s'amusait à broyer des coques ... T'as continué avec un étudiant de licence qui partait tout un mois l'été étudier le plancton ... T'as enchainé sur un étudiant de master 1 qui ramenait des grenouilles taureau du boulot qui finissaient toujours pas s'échapper et partaient se cacher dans l'appart... En M2 j'ai rien pu ramener du boulot, t'as eu un peu de répit ! Puis t'as enchainé sur 3 longues années de thèse. Et tout ça sans jamais rien dire, sans jamais râler, en me soutenant tout le temps ... Pour toutes ces raisons et pour des millions d'autres, merci ma Printa ...

Un petit merci aux copains. Aux copains de promo tout d'abord. Merci Pierrot, merci Nico, merci Rico ... Merci de toutes ces petites bières au Jolly et de tous ces petits japs qui remontaient le moral et réchauffaient le cœur ... Ca va me manquer ces soirées entre thésards... Merci ensuite aux copains, de fac, de lycée ou d'enfance... Je pense notamment à Rocky, Emile, Bru et Phuc, qui se sont toujours intéressés à mon travail. C'était super important pour moi de vous savoir derrière moi comme ça, merci les gars !

Enfin, comme toujours, ma dernière pensée sera pour mon papa ...

PLAN DU MANUSCRIT

1	PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE DE L'ÉTUDE	1
1.1	LES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS	1
1.2	LES ESPÈCES MIGRATRICES THALASSOTOQUES	4
1.3	VARIABILITÉ DES THALASSOTOQUES ET PROBLÉMATIQUE DE L'ÉTUDE	9
1.4	LA CONSTITUTION DE SOUS-GROUPES ÉCOLOGIQUES OU COMMENT ÉTUDIER L'ENSEMBLE DES THALASSOTOQUES À TRAVERS QUELQUES ESPÈCES REPRÉSENTATIVES	14
1.5	SYNTHÈSE DE LA PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE DE L'ÉTUDE ET SCHEMA CONCEPTUEL DU TRAVAIL DE THESE	15
1.6	PLAN DE L'ÉTUDE	17
2	CONCEPTS GÉNÉRAUX DE L'ÉTUDE.....	21
2.1	LES THALASSOTOQUES DE LA FAÇADE EUROPEENNE.....	21
2.1.1	Présentation des trois espèces	21
2.1.2	Identification des trois espèces.....	26
2.1.3	Les particularités écologiques des thalassotoques.....	27
2.1.4	Etat des lieux des populations de thalassotoques dans l'estuaire de la Gironde	28
2.1.4.1	Méthodologie de suivi des niveaux de populations de thalassotoques	28
2.1.4.1	Evolution récente des trois espèces thalassotoques dans l'estuaire de la Gironde	29
2.2	MIGRATION ET DÉPLACEMENTS	33
2.2.1	Les mouvements en écologie	33
2.2.2	La colonisation des bassins versants par les thalassotoques est-elle une migration ?	35
2.3	LA COLONISATION DES BASSINS VERSANTS.....	36
2.3.1	But et intérêt de cette colonisation	36
2.3.2	Caractéristiques de cette colonisation.....	36
2.3.3	Les stades ontogéniques de la colonisation.....	37
3	LA TRAVERSÉE DE L'ESTUAIRE TIDAL PAR LES JEUNES STADES	43
3.1	INTRODUCTION ET MÉTHODOLOGIE	43
3.1.1	Contexte et problématique	43

3.1.2	Le choix du travail en structure expérimentale pour étudier le TTS	45
3.1.3	Dispositif expérimental	46
3.1.3.1	Description de la structure expérimentale	46
3.1.3.2	Caractéristiques de l'enregistrement vidéo	48
3.1.3.3	Elaboration d'une chaîne de traitement	49
3.1.3.4	L'analyse des vidéos	50
3.1.4	Mise au point méthodologique sur les techniques de recherche de rythme..	51
3.1.4.1	Les techniques de recherche de rythme en écologie	51
3.1.4.2	L'influence des paramètres d'analyse dans la précision des résultats	52
3.1.4.3	Cas particulier : autocorrélations non efficace	55
3.1.4.4	Création d'un nouvel indice pour juger de la qualité d'une synchronisation comportementale	58
3.2	<i>MISE EN ÉVIDENCE DU TTS CHEZ LES JUVÉNILES DE MULET</i>	59
3.2.1	Introduction et problématique	59
3.2.2	Experimental synchronisation between swimming activity and water current reversal in juvenile thinlip mullet <i>Liza ramada</i>	60
3.2.3	L'essentiel de l'article	71
3.3	<i>EFFET DE LA BAISSSE DE SALINITÉ SUR LA SYNCHRONISATION</i>	72
3.3.1	Introduction et problématique	72
3.3.2	Description de l'expérience	73
3.3.3	Résultats	74
3.3.4	Discussion	77
3.3.5	Conclusions	77
3.4	<i>VARIATIONS DANS LES TACTIQUES DE MIGRATIONS UTILISÉES PAR LES TROIS ESPÈCES DE THALASSOTOQUES</i>	78
3.4.1	Introduction et problématique	78
3.4.2	Alternative Flood Tide Transport tactics in catadromous species: <i>Anguilla anguilla</i> , <i>Liza ramada</i> and <i>Platichthys flesus</i>	79
3.4.3	L'essentiel de l'article	97
3.5	<i>LA TRAVERSÉE DE LA ZONE DE LIMITE DE MARÉE DYNAMIQUE</i>	100
3.5.1	Introduction et problématique	101
3.5.2	Crossing the tidal limit area: experimental comparison for two catadromous species, thinlip mullet <i>Liza ramada</i> and European eel <i>Anguilla anguilla</i>	102
INTRODUCTION		103
3.5.3	L'essentiel de l'article	120
3.5.4	Cas particulier des juvéniles de flets européens en zone de limite de marée dynamique	122

3.5.4.1	Prélèvement des individus et protocole expérimental.....	123
3.5.4.2	Comportement des juvéniles de flets européens lors de la traversée expérimentale de la zone de limite tidale.....	124
3.6	<i>SYNTHÈSES DES NOUVELLES CONNAISSANCES ACQUISES ET BILAN SUR LA TRAVERSÉE DE L'ESTUAIRE TIDAL PAR LES JEUNES STADES</i>	<i>127</i>
3.6.1	Avancées	127
3.6.2	Pourquoi une migration de juvéniles au lieu d'une migration d'adultes plus résistants ?	128
3.6.3	Existence d'autres tactiques de remontée des estuaires	129
3.6.4	Critiques et perspectives d'amélioration	129
4	L'UTILISATION DES HABITATS D'EAU DOUCE PAR LES JUVÉNILES DE MOINS DE TROIS ANS	135
4.1	<i>INTRODUCTION</i>	<i>135</i>
4.1.1	Contexte et problématique	135
4.1.2	Habitats, fonctions, écologie fonctionnelle	137
4.1.3	L'expérimentation : Suivi télémétrique sur trois mois d'un groupe de jeunes thalassotoques et ciblage de l'espèce étudiée	138
4.2	<i>MÉTHODOLOGIE UTILISÉ DANS LE CADRE DE CE SUIVI TÉLÉMÉTRIQUE</i>	<i>139</i>
4.2.1	Choix et description du site d'étude	139
4.2.2	Le choix de la télémétrie acoustique	141
4.2.3	Capture des individus	142
4.2.4	Marquage des individus sélectionnés	143
4.2.5	Présentation du matériel utilisé.....	146
4.2.5.1	Émetteurs.....	146
4.2.5.2	Transmission du signal	147
4.2.5.3	Récepteurs.....	147
4.2.5.4	Embarcations et modes de suivi associés	151
4.2.6	Suivi des individus	153
4.2.6.1	Suivi passif	153
4.2.6.2	Suivis actifs	154
4.2.7	Base de données ColoFlets.....	154
4.2.7.1	Composante biologique	154
4.2.7.2	Composante environnementale	154
4.2.8	Détermination de la vitesse de suivi optimale.....	155
4.2.8.1	Pourquoi une vitesse optimale ?.....	155
4.2.8.2	Mise en place de tests de détermination de la vitesse de suivi optimale .	155

4.2.8.3	Calcul de la vitesse optimale de suivi.....	156
4.3	<i>RECHERCHE DE RYTHMES COMPORTEMENTAUX CHEZ LES JUVÉNILES PRÉSENTS EN LIMITE DE ZONE TIDALE</i>	156
4.3.1	Les rythmes comportementaux en milieux aquatiques	157
4.3.2	Rhythmic activity of European flounders <i>Platichthys flesus</i> in an upper tidal freshwater area detected by an original light telemetry protocol	157
4.3.3	L'essentiel de l'article	179
4.4	<i>UTILISATION DES ZONES DULÇAQUICOLES COMME NOURRICERIES PAR LES JUVÉNILES DE FLETS EUROPÉENS.....</i>	181
4.4.1	Introduction et problématique	181
4.4.2	Importance of freshwater habitats as nursery grounds for juvenile European flounder <i>Platichthys flesus</i> determined by acoustic telemetry	182
4.4.3	L'essentiel de l'article	197
4.5	<i>ANGUILLES NON MATURES EN ESTUAIRE DULÇAQUICOLE : COMPARAISON AVEC LES FLETS EUROPÉENS.....</i>	198
4.5.1	Les anguilles en estuaire : les autres études disponibles	198
4.5.2	Analyse bibliographique : comportement des anguilles en milieu estuarien par suivi télémétrique et comparaison avec le comportement des flets	198
4.6	<i>LE PROBLEME DE L'ABSENCE DE DONNEES SUR LES MULETS DANS NOTRE ETUDE ET LA LITTERATURE, OBSERVATIONS REALISEES ET PROPOSITION DE PATRONS.....</i>	199
4.6.1	Les mulets en estuaire : les autres études disponibles.....	199
4.6.2	Observations de terrain sur les mulets	200
4.6.3	Proposition de modèle de migration des juvéniles de mulets porc extrapolés sur nos observations de terrain et les données morphologiques et écologiques de l'espèce	201
4.7	<i>SYNTHÈSES DES NOUVELLES CONNAISSANCES ACQUISES ET BILAN SUR L'UTILISATION DES HABITATS D'EAU DOUCE PAR LES JUVÉNILES DE MOINS DE TROIS ANS</i>	202
4.7.1	Avancées	202
4.7.2	Quand prend fin la migration de colonisation ?	203
4.7.3	Critiques et perspectives d'amélioration	205
5	<i>PATRON GLOBAL DE LA MIGRATION ANADROME DES ESPÈCES THALASSOTOQUES, VARIATIONS INTER ET INTRASPECIFIQUES ET RETOUR SUR LA CATADROMIE EN TANT QUE STRATÉGIE D'HISTOIRE DE VIE</i>	209
5.1	<i>PROPOSITION DE PATRON GLOBAL DE LA MIGRATION ANADROME DES JEUNES THALASSOTOQUES</i>	209
5.2	<i>VARIATIONS INTERSPECIFIQUES.....</i>	215
5.2.1	Proposition d'expérimentation pour la validation du patron.....	219

5.2.2	Extensions aux autres espèces thalassotoques ?.....	220
5.2.3	Comportement non majoritaires	220
5.3	<i>VARIATIONS INTRASPECIFIQUES</i>	221
5.4	<i>CAUSES DE LA CATADROMIE ET INTERET DE L'EXISTENCE D'UNE STRATEGIE ANTAGONISTE</i>	223
5.4.1	Fitness et causes de la catadromie	223
5.4.2	La catadromie est-elle l'expression de la pression de densité sur les deux composantes de la fitness ?	226

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Patrons de migrations entre les deux biomes pour les espèces migratrices amphihalines, selon les trois groupes écologiques : les potamotoques, les thalassotoques et les amphidromes. L'échelle spatiale est présentée en ordonnée, des zones dulçaquicoles vers la mer. L'axe des abscisses représente l'échelle temporelle individuelle ; les stades biologiques y sont précisés. Les épisodes majeurs de l'histoire de vie des individus sont représentés au dessus de chaque figure.	18
Figure 2 : Variations du nombre d'espèces thalassotoques et potamotoques en fonction de la latitude, tiré de Gross et al (1988). Les espèces thalassotoques sont représentées en pointillés en présentant un maximum d'abondance sous les faibles latitudes. Les potamotoques sont représentées en trait plein et présentent un maximum d'abondance vers 45° N de latitude.	4
Figure 3 : Carte factorielle de la diversité des espèces thalassotoques issues d'une analyse des correspondances multiples. Dans les cas d'espèces très semblables se trouvant à la même position sur la carte factorielle, un point noir (•) représente la position des espèces et est relié à chacune des espèces.	12
Figure 4 : Carte factorielle des espèces thalassotoques en fonction des variables sélectionnées.	13
Figure 5 : Classification Ascendante Hiérarchique basée sur les distances calculées par ACM sur le tableau 1	14
Figure 6 : Schéma conceptuel de l'étude. Les parties expérimentales en gris clair correspondent aux parties exclusivement traitées par analyse bibliographique.	16
Figure 7 : Stratégie, tactiques et variants	17
Figure 8 : Cycle vital de l'Anguille européenne <i>Anguilla anguilla</i> , selon une synthèse bibliographique	22
Figure 9 : Cycle vital du mulot porc <i>Liza ramada</i> , librement adapté selon une synthèse bibliographique	24
Figure 10 : Cycle vital du flet Européen <i>Platichthys flesus</i> , librement adapté selon une synthèse bibliographique	26
Figure 11 : Evolution du stock d'anguille européenne (0+ et 1+) dans l'estuaire de la Gironde par année calendaire	30
Figure 12 : Evolution du stock de flet européen (0+ et 1+) dans l'estuaire de la Gironde par année calendaire	31
Figure 13 : Evolution du stock de mulot porc (0+ et 1+) dans l'estuaire de la Gironde par année calendaire	32
Figure 14 : Les mouvements en écologie selon Dingle (1996)	34
Figure 15 : Courbe de croissance des mulots porc pour les mâles (en bleu) et les femelles (en rouge) selon les paramètres de croissance de Farrugio (1975)	38
Figure 16 : Courbe de croissance des flets européens pour les mâles (en bleu) et les femelles (en rouge) selon les paramètres de croissance de Masson (1987)	39
Figure 17 : Courbe de croissance des anguilles européennes	40
Figure 18 : Déterminismes du TTS	44
Figure 19 : Image d'illustration d'un bassin SCOLA	47
Figure 20 : Ensemble du dispositif pour un bassin	48
Figure 21 : Fréquence et durée d'analyse	50

Figure 22 : Typologie des 3 types de comportements rencontrés	51
Figure 23 : Addition de deux sinusoïdales.....	52
Figure 24 : illustration de l'influence de la fréquence d'échantillonnage sur le signal échantillonné. Le signal d'origine est représenté en bleu. Les échantillonnages sont représentés par les points rouges et le signal échantillonné est la courbe rouge qui relie ces points.....	53
Figure 25 : Echantillonnage à la fréquence de Nyquist. Le signal d'origine est représenté en bleu. Les échantillonnages sont représentés par les points rouges et le signal échantillonné est la courbe pointillée rouge qui relie ces points.	54
Figure 26 : Série temporelle produit des deux séries temporelles virtuelles.....	55
Figure 27 : Résultats de l'analyse par autocorrélation sur la série Produit. La durée du décalage entre la série et son double est présentée en abscisse. Le niveau de la corrélation entre ces deux signaux est présenté en ordonnée, de 1 (totalement identique) à 0 (totalement différent). A l'abscisse 0, la corrélation est de 1 par définition. Le signal est quasi parfaitement répété à 24 heures mais aussi significativement à 12.5 heures.....	56
Figure 28 : Résultats de l'analyse par MESA sur la série Produit. La période est représentée en abscisse et la densité spectrale correspondant à chaque période est représentée en ordonnée. La hauteur du pic mais aussi sa forme permettent de qualifier l'importance de ce rythme. Ici le rythme le plus fort correspond à une période de 12.5 heures et un second rythme de moindre importance se situe à 24 heures.....	56
Figure 29 : Résultats de l'analyse par autocorrélation sur la série Produit de type On/Off....	57
Figure 30 : Résultats de l'analyse par MESA sur la série Produit de type On/Off	57
Figure 31 : Actogramme d'activité et indice de synchronisation.....	58
Figure 32 : Résultats des MESA pour les poissons du lot 1 qui ont subi une baisse de salinité	74
Figure 33 : Résultats des MESA pour les poissons du lot 1 qui n'ont pas subi une baisse de salinité	75
Figure 34 : Résultats des MESA pour les poissons du lot 2 qui ont subi une baisse de salinité	76
Figure 35 : Résultats des MESA pour les poissons du lot 2 qui n'ont pas subi une baisse de salinité	76
Figure 36 : Résultats des analyses spectrales concernant le comportement des flets européens durant la première semaine d'expérimentation.	124
Figure 37 : Actogrammes des individus se déplaçant vers l'amont (c) et vers l'aval (d), selon les différentes modalités de marée (a) et de luminosité (b).	125
Figure 38 : Habitats et fonctions	138
Figure 39 : Zone d'étude - Le système Garonne / Isle / Dronne / Lary. Les noms des cours d'eau sont représentés en italique, les principales villes sont indiquées par les croix noires et les barrages sont symbolisés par les traits rouges.....	140
Figure 40 : Marquage d'un flet. Les anguilles creuses dans lesquelles seront introduits les fils de kevlar sont déjà en place dans les muscles de la nageoire dorsale.	144
Figure 41: Flet marqué. L'émetteur acoustique est visible sur la gauche de l'individu, au niveau de sa nageoire dorsale.....	144
Figure 42 : Flet marqué relâché en milieu naturel en train de se dissimuler dans le substrat.	145
Figure 43 : Émetteurs acoustiques utilisés (V9 à gauche, V7 à droite).....	147
Figure 44 : Hydrophone autonome utilisé en poste fixe	148

Figure 45 : Dispositif de réception VR28	148
Figure 46 : Coque rigide (immergée) contenant les 4 hydrophones directionnels reliés au VR28	149
Figure 47 : Dispositif de réception VR100 (boîtier gris) couplé à un hydrophone directionnel (à gauche sur la photo).....	150
Figure 48 : Localisation par triangulation en utilisant les niveaux de réceptions des signaux transmis.....	151
Figure 49 : Dispositif de réception VR28 déployé sur vedette légère	152
Figure 50 : Représentation vectorielle de la zone d'étude et placement des VR2W (en vert sur la carte).....	153
Figure 51 : Différents patrons de migration possibles en amont de la limite de marée dynamique.....	204
Figure 52 : Patron global de migration des thalassotoques en milieu estuarien tidal. Les périodes en pointillés correspondent aux périodes de durées variables. Les périodes en bleu correspondent à des mouvements facultatifs.	210
Figure 53 : Patron global de la migration anadrome des thalassotoques et ses variations interspécifiques	216
Figure 54 : Variations intraspécifiques et influence des durées d'utilisation de chaque tactique	221
Figure 55 : Ideal free Distribution, d'après Fretwell (1972)	227
Figure 56 : Favorabilité des habitats (z) en fonction de la distance à la mer (x) et de la densité de conspécifiques (y).....	228

Chapitre 1

Problématique générale de l'étude



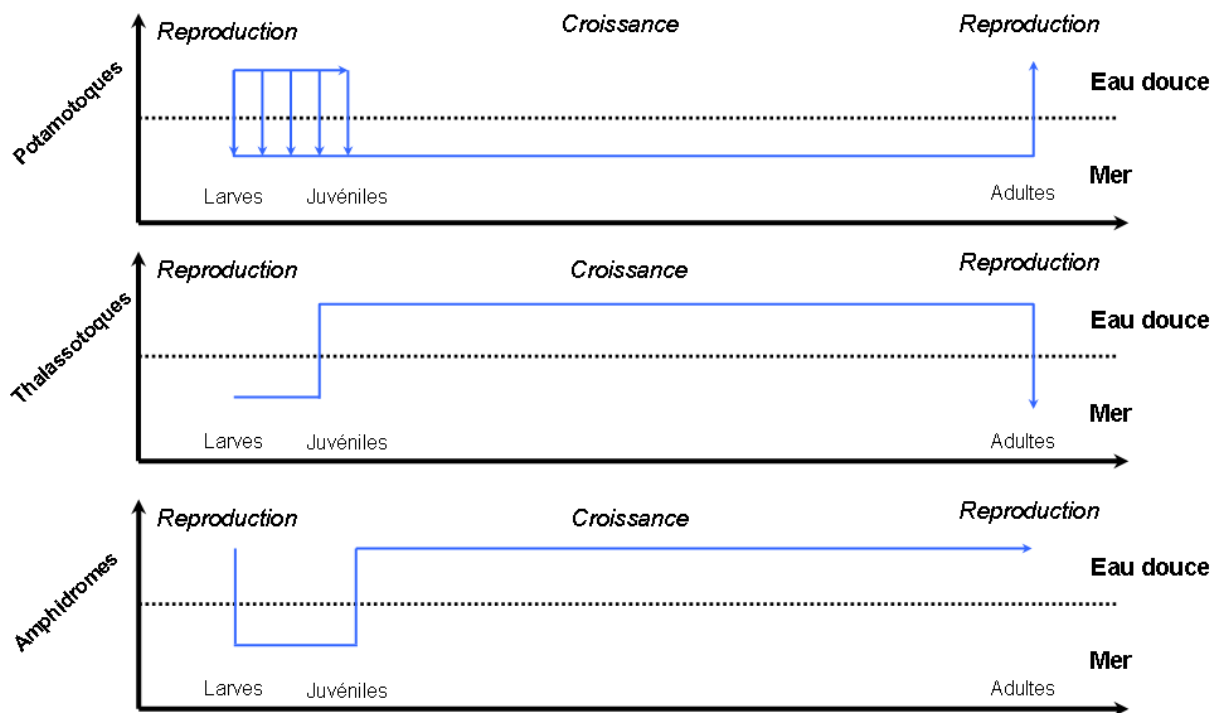


Figure 1 : Patrons de migrations entre les deux biomes pour les espèces migratrices amphihalines, selon les trois groupes écologiques : les potamotoques, les thalassotoques et les amphidromes. L'échelle spatiale est présentée en ordonnée, des zones dulçaquicoles vers la mer. L'axe des abscisses représente l'échelle temporelle individuelle ; les stades biologiques y sont précisés. Les épisodes majeurs de l'histoire de vie des individus sont représentés au dessus de chaque figure.

1 PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE DE L'ÉTUDE

1.1 LES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS

En écologie aquatique, deux grands domaines s'opposent : le domaine marin et le domaine dulçaquicole. Nous pouvons ainsi facilement définir les espèces marines comme les espèces vivant en mer et les espèces dulçaquicoles comme les espèces vivant en eau douce. Le terme de « diadromy » fut introduit par Myers (1949) qui définit les espèces amphihalines (diadromous fishes en anglais) comme des espèces « véritablement migratrices qui migrent entre la mer et l'eau douce ». Parmi les espèces amphihalines, Myers distinguera trois sous-catégories.

- Les espèces potamotoques (anadromous species en anglais) sont des espèces amphihalines qui se nourrissent et grandissent principalement en mer (**Figure 1**). Les individus adultes réalisent ensuite une migration vers les eaux douces, afin de se reproduire. Les juvéniles issus de cette reproduction en eau douce restent en eau douce pendant un laps de temps variable avant de migrer vers le milieu marin. Ce groupe est composé de nombreuses espèces mais dont la liste est très difficile à établir en raison des différences d'interprétations selon les auteurs, notamment compte tenu de la forte variabilité observée à l'intérieur même de certaines espèces. Gross et al. (1988) avancent le chiffre de 87 espèces potamotoques. La famille de potamotoques la plus emblématique et donc la plus étudiée est certainement celle des salmonidés.
- Les espèces thalassotoques (catadromous en anglais) sont définies comme les espèces dont les individus passent la majeure partie de leur vie en eau douce et qui migrent en mer pour se reproduire (**Figure 1**). Les juvéniles issus de cette reproduction réalisent ensuite la migration réciproque vers les eaux douces, mais à des stades assez peu avancés. Les adultes ou pré-adultes migrent ensuite vers la mer afin de se reproduire. Encore une fois, il est difficile d'estimer précisément le nombre total d'espèces thalassotoques. Selon Gross et al. (1988) il y en aurait 41. Certaines études de ces dernières années ont fortement modifié cette estimation. La famille des anguillidés est sans doute la plus connue et la plus emblématique des thalassotoques, avec entre 15 (McDowall, 1987) et 19 espèces du genre *Anguilla* qui seraient migratrices (Fishbase.org).

- Enfin, les espèces amphidromes sont définies comme les espèces dont les individus naissent en eau douce, migrent au stade larvaire vers la mer pour y grandir brièvement, puis retournent vers les eaux douces à des stades allant de post-larves à juvéniles (**Figure 1**). La phase de reproduction s'y déroulera après une longue phase de croissance en eau douce. Ce groupe écologique est donc le seul où la croissance et la reproduction se déroulent dans le même biome. Environ 75 espèces sont considérées comme amphidromes, principalement des gobies, et sont réparties des tropiques jusqu'aux zones tempérées (McDowall, 2007).

McDowall (McDowall, 1988, 1997) a identifié quatre conditions essentielles pour qu'une espèce puisse être considérée comme migratrice amphihaline :

- Ce sont des mouvements réguliers, physiologiquement contrôlés, entre les deux biomes aquatiques ;
- La migration doit être réalisée à une période phénologique précise et à un moment particulier du cycle de vie des individus ;
- Cette migration doit concerner la majorité de la population et doit être essentielle à l'accomplissement du cycle vital de l'espèce ;
- Dans le cycle de vie de l'animal, il doit y avoir une migration réciproque qui permettra un retour dans le biome d'origine.

Il est important de bien distinguer les espèces amphihalines des espèces euryhalines. Ces dernières ont une grande capacité de régulation osmotique qui leur permet de vivre en eau douce comme en milieu marin sous certaines conditions bien particulières (durée du séjour, température...). Mais à la différence des poissons amphihalins, les migrations des poissons euryhalins comme la sole *Solea solea* ou le bar *Dicentrarchus labrax* sont plutôt opportunistes (McDowall, 1988).

En raison de problème de traduction entre l'anglais et le français, il convient de faire le point sur les adjectifs liés à ces définitions. Tout d'abord, les termes complets corrects sont « migrants amphihalins thalassotoques » et « migrants amphihalins potamotoques ». En effet, littéralement, « potamotoques » et « thalassotoques » signifient respectivement « qui enfante en rivière » et « qui enfante en mer ». Au sens littéral du terme, toutes les espèces

marines sont donc thalassotoques et toutes les espèces dulçaquicoles sont donc potamotoques. Pourtant, par abus de langage et par commodité, les termes thalassotoques et potamotoques sont souvent utilisés seuls. Nous adopterons cette convention dans ce travail. En français, les termes anadromes et catadromes ne devraient pas être utilisés non plus comme synonymes de potamotoques et thalassotoques. L'usage de ces termes est réservé au sens des migrations. Ainsi une migration anadrome est une migration dirigée vers l'amont des bassins versants, c'est-à-dire une migration de montaison. Une migration catadrome est une migration dirigée vers l'aval des bassins versants, c'est-à-dire une migration de dévalaison. Les thalassotoques réalisent donc une migration anadrome en début de vie, et catadrome au moment de la reproduction. Enfin, les termes de catadromie et anadromie seront utilisés pour désigner respectivement la stratégie générale utilisée par les thalassotoques et celle utilisée par les potamotoques.

La répartition géographique globale des amphihalins est très particulière avec une très forte variation latitudinale dans le nombre d'espèces thalassotoques et potamotoques (McDowall, 1987). Ainsi, les potamotoques sont très largement majoritaires dans les hautes latitudes et les régions subpolaires, alors qu'à l'inverse les thalassotoques sont majoritaires sous les faibles latitudes (**Figure 2**). Les raisons d'une telle répartition sont pour l'instant assez mal connues. Pendant longtemps, la productivité des milieux aquatiques, variable selon la latitude, a été tenue responsable de cette répartition (Gross et al., 1988) mais cette hypothèse est aujourd'hui remise en cause, et d'autres hypothèses comme les vestiges d'une distribution du Pléistocène (McDowall, 1988) ou bien encore les conséquences d'un climat tropical ancien (Aoyama et al., 2002; McDowall, 2008) sont formulées. Les origines de ces groupes écologiques sont aujourd'hui encore discutées, et plusieurs hypothèses ont été formulées. McDowall suggère que ces groupes proviendraient d'ancêtres communs marins (1993) et Gross (1987) suggère que les espèces amphihalines seraient des espèces de transition évolutive entre espèces marines et espèces dulçaquicoles.

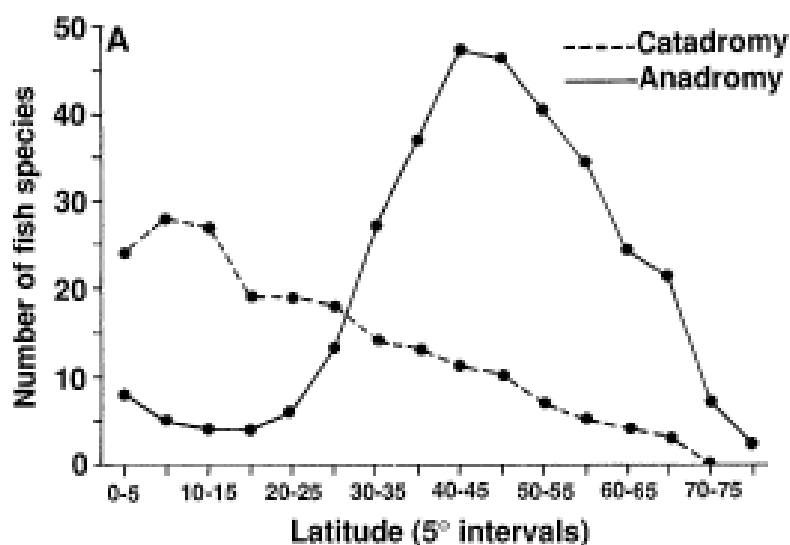


Figure 2 : Variations du nombre d'espèces thalassotoques et potamotoques en fonction de la latitude, tiré de Gross et al (1988). Les espèces thalassotoques sont représentées en pointillés et présentent un maximum d'abondance sous les faibles latitudes. Les potamotoques sont représentées en trait plein et présentent un maximum d'abondance vers 45° N de latitude.

1.2 LES ESPÈCES MIGRATRICES THALASSOTOQUES

McDowall (1988) a recensé toutes les espèces de poissons migrants sur la planète. Selon lui, il y aurait 17 familles de migrants thalassotoques pour 56 espèces thalassotoques. En 2000, Riede (2000) a développé un registre global de toutes les espèces migratrices, intitulé GROMS (Global Register Of Migratory Species), qui recense plus de 70 espèces de thalassotoques. Ces deux travaux présentaient donc une relativement forte divergence dans leurs estimations du nombre d'espèces thalassotoques. Par exemple, Riede considère les espèces de mulets *Liza aurata* et *Mugil cephalus* comme thalassotoques, alors que le passage en eau douce n'a jamais été démontré nécessaire ni de longue durée (Thomson, 1966). Je propose ici une rapide synthèse de toutes les espèces considérées comme thalassotoques selon les différents auteurs, afin d'introduire la diversité écologique qui règne parmi les espèces thalassotoques. La majorité de ces espèces étant absente de France ou d'Europe, il n'existe pas dans la plupart des cas de nom commun ou vernaculaire en français. Les espèces sont donc désignées essentiellement par leurs noms latins.

- Les anguilles d'eau douce : famille des Anguillidae (Tesch, 1977)

Les anguilles d'eau douce sont les espèces de thalassotoques les plus connues et les plus étudiées. Ce sont des espèces plutôt allongées, dépourvues de nageoires ventrales. Selon McDowall (1987), Il existe 15 espèces dans le genre *Anguilla*, toutes considérées comme thalassotoques. En 2000, Riede (2000) en dénombrait 18, auxquels il convient de rajouter *Anguilla luzonensis*, découverte en 2009 et considérée comme thalassotoque (Watanabe et al., 2009). Ces espèces sont principalement lucifuges. Elles présentent un régime alimentaire carnivore et peuvent atteindre 80 cm à l'âge adulte. Ces espèces sont représentées sur l'ensemble de la planète.

- Les mulets : famille des Mugilidae (Cambrony, 1983; Farrugio, 1975; Gautier and Hussenot, 2005)

Cette grande famille comporte 70 espèces fusiformes dans 13 genres souvent décrites comme des espèces estuariennes. Ce sont des espèces fortement euryhalines et certaines sont considérées comme thalassotoques. Riede (2000) estime que 16 espèces de mulets sont thalassotoques. McDowall (1987) estimait quant à lui que 11 espèces de mugilidae pouvaient potentiellement être thalassotoques, mais pour la plupart de ces espèces, la preuve de catadromie n'a jamais été apportée. Parmi ces espèces euryhalines potentiellement thalassotoques, nous pouvons citer *Mugil cephalus* (Europe), *M. robustus* (Madagascar), *Agonostomus monticola*, *A. hancocki* (Galapagos), *A. catalai* et *A. telfairi* (Afrique et Océan Indien), *Liza aurata* et *Chelon labrosus* (Europe), *L. parsia* et *M. cunnesius* (Inde), *L. falcipinnis* et *L. dumerilii* (Sierra Leone), *L. abu* (Inde). Les espèces dont nous disposons d'évidence quant à leur catadromie sont *Myxus petardi* (Australie) et *Liza ramada* (Europe). La longueur maximum de ces espèces thalassotoques est de 90 cm. Toutes ces espèces présentent un comportement grégaire important (formation de bancs) et leur régime alimentaire est composé de débris d'algues, de phytoplancton et de matière organique.

- Les flets et les soles : familles des Pleuronectidae et des Soleidae

Ces familles regroupent des poissons plats, donc asymétriques. De la même manière que chez les mugilidae, il existe parfois des différences d'interprétations. Il existe de forte suspicion sur certaines espèces, comme le flet américain *Pseudopleuronectes americanus* et *Trinectes maculatus*. D'autres espèces sont uniquement considérées comme euryhalines,

comme la plie *Pleuronectes platessa* et *Liopsetta pinnifasciatus*. Enfin, certaines espèces ont clairement été identifiées comme thalassotoques, comme le flet noir *Rhombosolea retiaria* (Nouvelle Zélande), le flet étoilé *Platichthys stellatus* (Pacifique Nord, Asie et Canada), la sole australienne *Aseraggodes klunzingeri* et le flet européen *Platichthys flesus* (McDowall, 1987; Riede, 2000). La taille de ces individus atteint environ 50 cm à l'âge adulte pour le flet européen (Rochard, 2001a) et le flet étoilé, et environ 25 cm pour les deux autres espèces (Fishbase.org). Ce sont des espèces demersales prédatrices.

- Les tarpons : famille des Megalopidae

Les tarpons sont des espèces pélagiques, fusiformes, prédatrices, voraces, et pouvant atteindre jusqu'à 2.50 m pour 180 kg. Le tarpon indo-pacifique *Megalops cyprinoides* et le tarpon atlantique *Megalops atlanticus* sont des espèces amphidromes (McDowall, 1987; Riede, 2000) parfois considérées comme thalassotoques.

- Les galaxiids : famille des Galaxiidae.

Deux espèces de cette famille sont considérées comme thalassotoques, *Galaxias maculatus* et *Galaxias johnstoni* (Riede, 2000). Ces espèces fusiformes de petite taille (8 - 10 cm) se nourrissent d'insectes et de petits crustacés (Allen, 1989).

- Les aloses et harengs : famille des Clupeidae

Alors que certaines espèces de cette famille sont potamotoques, il existe également deux espèces thalassotoques, l'Australian freshwater herring *Potamalosa richmondia* et *Ethmalosa fimbriata* (Afrique de l'Ouest) (Charles-Dominique and Albaret, 2003; Guyonnet et al., 2003). Il s'agit d'espèces fusiformes d'une quinzaine de centimètres, se nourrissant de vers, petits crustacés et d'insectes, se déplaçant principalement en bancs (Allen, 1989).

- Les anchois : famille des Engraulidae

De même, les anchois sont principalement des espèces marines même si quelques espèces ont été décrites comme potamotoques. Une seule espèce est considérée comme thalassotoques, *Thryssa scratchleyi* (nouvelle Guinée) (Riede, 2000). C'est une espèce fusiforme d'une vingtaine de centimètres, se nourrissant de petits crustacés, de poissons, d'insectes et parfois de débris de matériel végétal.

- Famille des Atherinidae

Ces petits poissons, le plus souvent tropicaux, sont surtout des espèces marines mais qui sont reconnues comme fortement euryhalines, comme *Atherinosoma presbyterioides* et *Pranesus ogilbyi*. Au sens strict du terme, elles ne sont cependant pas considérées comme thalassotoques (McDowall, 1987; Riede, 2000).

- Famille des Centropomidae

Cette famille de l'ordre des perciformes, est composée de poissons prédateurs de grande taille, essentiellement marins. Une espèce est considérée comme thalassotoque, le barramundi *Lates calcarifer* (Riede, 2000). C'est un perciforme demersal de grande taille (150 cm), très commun en Australie qui se nourrit de crustacés et de poissons (Allen, 1989).

- les perciformes : famille des Percichthyidae

Deux espèces thalassotoques sont comprises dans cette famille, Le bar australien *Macquaria novemaculeata* et le bar japonais *Lateolabrax japonicus* (Riede, 2000). Ces prédateurs fusiformes de taille moyenne (50 cm) se nourrissent d'insectes, de crustacés et de poissons (Allen, 1989).

- Famille des Kuhliidae

Dans cette famille de l'ordre des perciformes, trois espèces sont aussi considérées comme des thalassotoques : *Kuhlia rupestris* (océans Indien et Pacifique), *K. sandvicensis* (Hawaii) et *K. marginata* (Riede, 2000). Ce sont des espèces de petite taille (15 cm)

- Les thérapons : famille des Terapontidae

Dans cette famille de perciformes, deux espèces sont considérées comme thalassotoques, *Mesopristes kneri* (îles Fidji) et *Terapon jarbua* (Indo-Pacifique) (Riede, 2000). Ce sont des perciformes de petite taille (25 cm), omnivores et se déplaçant en bancs (Allen, 1989).

- Les snappers : famille des Lutjanidae

Toujours dans l'ordre des perciformes, cette famille regroupe quelques espèces thalassotoques, comme *Lutjanus argentimaculatus* (McDowall, 1988) dans le Pacifique

Indien et *Lutjanus goldei* en Nouvelle Guinée (Riede, 2000). Ces espèces d'assez grande taille (80 cm en moyenne, pouvant aller jusqu'à 150 cm) sont des prédateurs (poissons et crustacés) nocturnes (Paxton et al., 1989).

- Les poissons-scorpions : famille des Tetrarogidae

Dans cette famille, *Notesthes robusta* est considérée comme une espèce thalassotoque (McDowall, 1988; Riede, 2000). Cette espèce présente au niveau de la tête de nombreuses épines coupantes et venimeuses. De petite taille (20 cm), cette espèce passe la majeure partie de son temps enfouie dans le sédiment (Paxton et al., 1989).

- Famille des Pseudaphritidae

Une seule espèce de cette famille exclusivement marine est parfois considérée comme thalassotoque : il s'agit de *Pseudaphritis urvillii* (Tasmanie) (McDowall, 1988; Riede, 2000). Cette espèce fusiforme d'Océanie est de moyenne taille (20 cm), se nourrit d'insectes, de crustacés, de mollusques, de vers et de poissons.

- Les chabots : famille des Cottidae

Selon McDowall (1988), la catadromie n'a jamais été clairement identifiée dans cette famille, mais quelques espèces présentent des migrations entre mer et rivières, comme *Cottus asper*, *C. aleuticus* et *Myoxocephalus quadricornis*. Riede (2000) en revanche considère comme thalassotoques *Cottus asper*, *C. aleuticus*, *C. hangiongensis*, *C. kazika* et *Trachidermus fasciatus*. Il s'agit d'espèces de petite taille (7 cm), demersales, se nourrissant d'insectes et d'invertébrés (Page and Burr, 1991). Seul *Myoxocephalus quadricornis* est de plus grande taille (30 cm). Ces espèces sont réparties sur tout le globe.

- Les gobies : famille des Gobiidae

Ces espèces de petite taille (de 4 à 12 cm) sont très répandues sur toute la planète. Cinq espèces sont décrites comme thalassotoques par différents auteurs : *Tasmanogobius lordi*, *Mugilogobius abei*, *Awaous tajasica*, *Cotylopus acutipinnis* et *Redigobius bikolanus* (McDowall, 1988; Riede, 2000)

Récemment, plusieurs familles non décrites comme thalassotoques par McDowall ont été ajoutées à la liste de ces espèces par Riede (2000).

- Famille des Polynemidae

Polydactylus macrochir est un grand prédateur australien (jusqu'à 170 cm) qui se nourrit de crevettes et de poissons en formant de vastes bancs. Selon Riede (Riede, 2000), cette espèce serait thalassotoque.

- Famille des Pimelodidae

Pimelodus blochii est une espèce siluriforme d'Amérique du sud commune dans les fleuves et rivières où elle se nourrit de fruits, de plantes mais aussi d'insectes et de petits poissons. Elle mesure 20 cm et cette espèce est considérée comme thalassotoque (Riede, 2000).

- Famille des Muraanidae

Du même ordre que les anguilles, *Gymnothorax polyuranodon* est une murène d'eau douce originaire de l'océan Indo-Pacifique d'environ 80 cm, surtout présente en lacs et en rivières. Mais sa présence en estuaire et en mer au moment de la reproduction permet de la classer comme thalassotoque (Riede, 2000).

- Famille des Catostomidae

Catostomus commersonii est un cypriniforme d'une quarantaine de centimètres qui se trouve en Amérique du nord et qui est considéré comme thalassotoque par Riede (Riede, 2000).

1.3 VARIABILITÉ DES THALASSOTOQUES ET PROBLÉMATIQUE DE L'ÉTUDE

A l'énumération des toutes les espèces de migrateurs thalassotoques, il apparaît une très grande variabilité chez ces espèces. Cette variabilité s'exprime tant au niveau de la morphologie que de l'écologie générale. Dans les études précédentes, il a déjà été démontré que le comportement d'une certaine espèce thalassotoque (l'anguille européenne *Anguilla anguilla*) était lié à des variables physiologiques (Imbert et al., 2008) et métaboliques (Bureau du Colombier et al., 2009; Bureau du Colombier et al., 2007). Il est

donc intéressant d'essayer de voir s'il est possible de mettre en évidence une nouvelle fois une variabilité comportementale, mais cette fois-ci liée à des critères morphologiques et écologiques. Selon une synthèse des connaissances actuelles et des travaux de McDowall (1988) et Riede (2000), nous avons retenu 56 espèces pouvant être considérées comme migratrices thalassotoques selon les critères de McDowall (McDowall, 1988) (**Tableau 1**). Comme il a été expliqué dans le **chapitre 1.1**, la première étape dans l'histoire de vie des thalassotoques est une migration de colonisation des bassins-versants par les larves et juvéniles de thalassotoques. La variabilité comportementale des thalassotoques sera étudiée lors de cette première phase de colonisation. Sept traits portant sur l'écologie, la morphologie et la distribution de ces espèces à l'âge adulte ont été choisis pour représenter au mieux la diversité des espèces. En revanche, les traits relatifs à la reproduction ont été volontairement évités. Les informations sont tirées du site fishbase.org et principalement des travaux encyclopédiques de Allen (1989), Page et Burr (1991), Paxton et Eschmeyer (1998) et Paxton et al. (1989). La variable « Guilde trophique » reprend les classes définies par Elliott et Dewailly (1995) et repris par la suite dans de nombreuses études trophiques (Pasquaud, 2006). La variable « Formation sociale » renseigne sur le type de comportements sociaux que peuvent avoir les individus de l'espèce. Deux modalités sont possibles : « grégaire » pour les individus recherchant la présence de conspécifiques et « solitaire » pour ceux au contraire la fuyant. La variable « Morphologie » comporte quatre modalités utilisées dans les fiches d'identification des espèces de la FAO : allongée (longueur >> hauteur, plat (largeur >> hauteur), fusiforme (longueur > hauteur) et Corps haut (longueur ≈ hauteur). La variable « Taille » comporte trois modalités : petite (< 20 cm), moyenne (> 20 cm et < 60 cm) et grande (> 60 cm) et concerne la longueur moyenne de l'espèce au stade adulte. La variable « Métamorphose » renseigne sur la présence d'une métamorphose entre stade larvaire et stade juvénile. La distribution verticale reprend les guildes utilisés par Elliot et Dewailly (1995) avec les modalités « Pélagique » pour les espèces vivant dans la colonne d'eau, « Démersale » pour les espèces vivant dans la couche d'eau juste au dessus du substrat et « Benthique » pour les espèces vivant sur ou dans le substrat. La variable « Répartition » indique les zones géographiques principales de présence de l'espèce concernée. La position systématique est aussi précisée avec l'infra-classe, l'ordre et la famille de chaque espèce de thalassotoques.

Tableau 1 : Récapitulatif des caractéristiques des espèces considérées actuellement comme thalassotoques selon une synthèse des travaux de McDowall et Riede.

Espèce	Ordre	Famille	Guilde trophique	Formation	Morphologie	Taille	Métamorphose	Distribution	Répartition
<i>Anquilla angilla</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Atlantique ; Maroc à la Baltique ; Méditerranée ;	
<i>Anquilla australis</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Pacifique sud ; Australie	
<i>Anquilla bengalensis</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Grande	Oui	Démersale	Asie
<i>Anquilla bicolor</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Grande	Oui	Démersale	Indo-Pacifique
<i>Anquilla celebesensis</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Grande	Oui	Démersale	Pacifique Ouest
<i>Anquilla dieffenbachii</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Grande	Oui	Démersale	Pacifique Sud
<i>Anquilla interioris</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Océanie
<i>Anquilla japonica</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Asie
<i>Anquilla marmorata</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Indo-Pacifique
<i>Anquilla marmorata</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Polynésie
<i>Anquilla marmorata</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Grande	Oui	Démersale	Océan Indien
<i>Anquilla massambica</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Grande	Oui	Démersale	Océan Pacifique
<i>Anquilla nebulosa</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Grande	Oui	Démersale	Océan Pacifique
<i>Anquilla obscura</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Grande	Oui	Démersale	Asie et Océanie
<i>Anquilla reinhardtii</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Amérique du Nord et Centrale
<i>Anquilla rostrata</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Myxus petardi</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Europe ; Afrique du Nord
<i>Rhinoboa retiana</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Nouvelle Zélande
<i>Platichthys stellatus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Pacifique Nord ; Asie ; Canada
<i>Aseraggodes künzingeri</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Pacifique Nord ; Asie ; Canada
<i>Platichthys flesus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Europe
<i>Megalops cyprinoides</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Indo-Pacifique
<i>Megalops atlanticus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Océan Atlantique
<i>Galaxias maculatus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie ; Tasmanie
<i>Galaxias johnstoni</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie ; Tasmanie
<i>Potamorhina richmondi</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Thysso scratchleyi</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Lates calcarifer</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Macquaria novemaculeata</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Lateolabrax japonicus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Kuhlia rupestris</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Kuhlia sandvicensis</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Kuhlia marginata</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Mesopristes kieri</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Terapon jarrovi</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Lutjanus robustus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Pseudophris urvilli</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Cottus asper</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Myoxocephalus quadricornis</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Cottus haringensis</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Cottus bairdii</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Trachidermus fasciatus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Thymallus nigricans</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Mugilopus tatei</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Amia naja</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Coryphaena hippurus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Redigobius bikolanus</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Polydactylus major</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Gymnothorax polyuranodon</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Pinnelodus bleekeri</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie
<i>Catostomus commersonii</i>	Anquilliformes	Anquillidae	Carnivore	Solaire	Allongée	Moyenne	Oui	Démersale	Australie

Le **Tableau 1** est ensuite analysé par une méthode d'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) sur les deux premiers plans factoriels. Pour cette analyse, une sélection sur les variables a été effectuée. Les variables avec trop de modalités différentes ont été écartées, comme la distribution. Les variables redondantes ont aussi été supprimées, comme l'ordre

qui se rapprochait trop de la morphologie. Au final, seules 6 variables ont été retenues pour l'analyse par l'ACM : la guildes trophique, la formation sociale, la morphologie, la taille, la métamorphose et la distribution verticale. La carte factorielle présentée en **Figure 3** fait ressortir une grande variabilité dans les espèces thalassotoques.

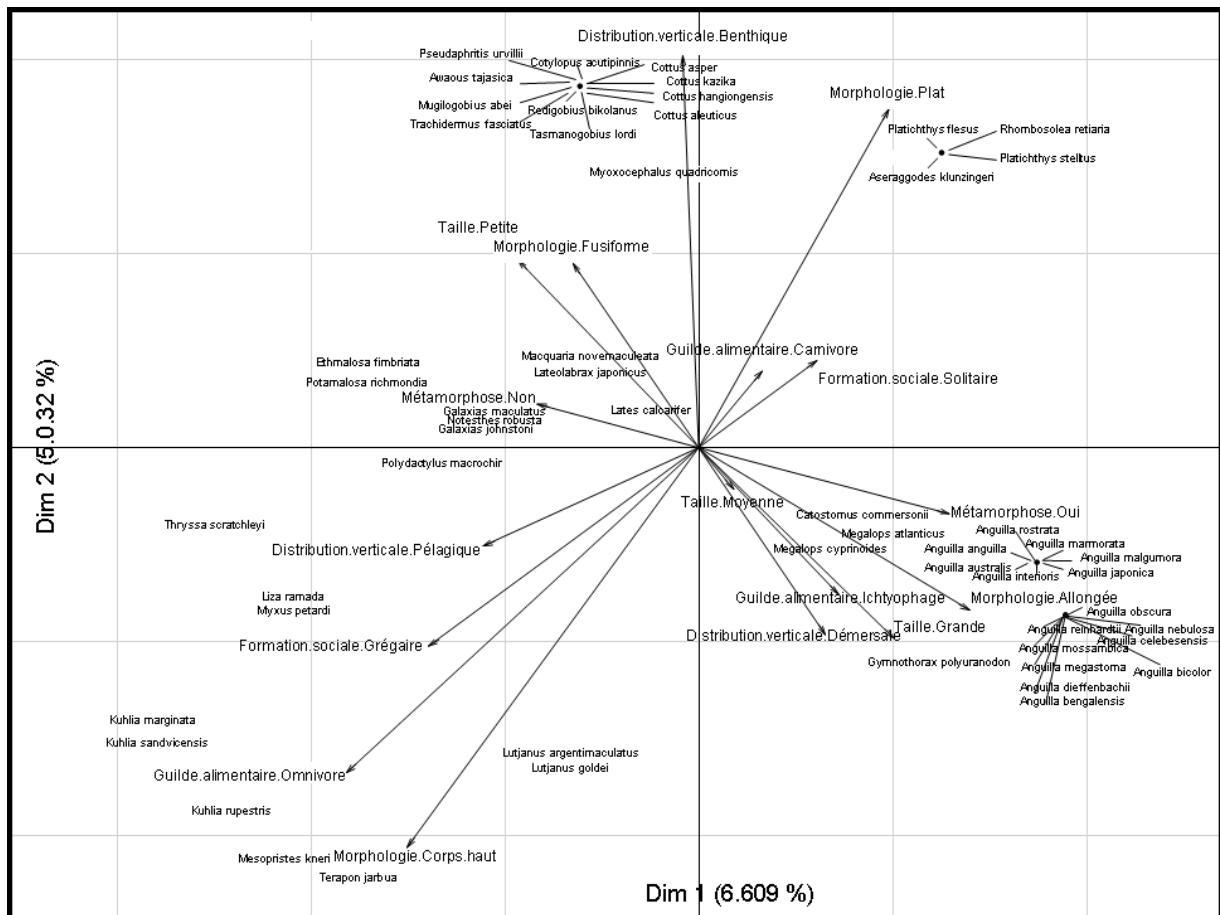


Figure 3 : Carte factorielle de la diversité des espèces thalassotoques issues d'une analyse des correspondances multiples. Dans les cas d'espèces très semblables se trouvant à la même position sur la carte factorielle, un point noir (•) représente la position des espèces et est relié à chacune des espèces.

En représentant les modalités de chaque variable séparément (**Figure 4**), il apparaît que la plupart de ces variables sont une source de variabilité au sein de ce groupe écologique.

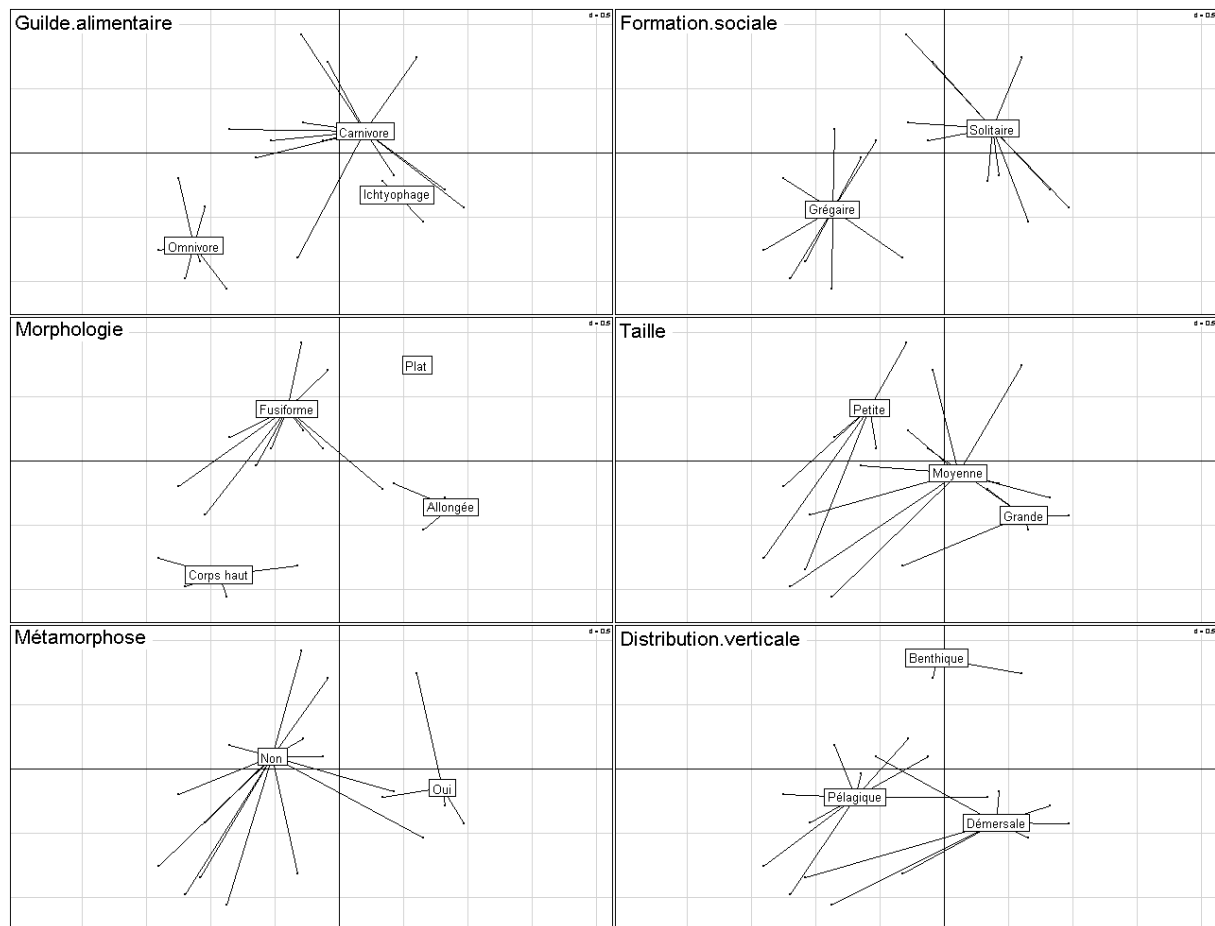


Figure 4 : Carte factorielle des espèces thalassotoques en fonction des variables sélectionnées

De très nombreuses familles écologiques sont concernées, réfutant le caractère phylogénétique de cette stratégie de migration, même si il apparaît que seule l'infra-classe des téléostéens est concernée par ce phénomène.

La catadromie apparaît comme une stratégie d'adaptation à des contraintes environnementales particulières. Paradoxalement, ce groupe écologique formé par définition par des espèces ayant une stratégie commune (la catadromie) présente une très forte variabilité. En détaillant cette stratégie d'histoire de vie, nous postulons pouvoir mettre en évidence l'effet de cette variabilité interspécifique dans l'expression de la catadromie. La catadromie se résume à deux migrations réciproques, l'une à l'état de juvénile et l'autre au stade pré-adulte. Comme ce travail est le premier du genre, nous avons choisi de nous focaliser sur la migration initiale des thalassotoques. Un travail identique est évidemment aussi possible sur la phase de migration catadrome des adultes. La problématique générale de ce travail de thèse est donc de décomposer les étapes de la colonisation initiale et

d'analyser comparativement cette stratégie d'histoire de vie commune afin d'en faire ressortir la variabilité.

1.4 LA CONSTITUTION DE SOUS-GROUPES ÉCOLOGIQUES OU COMMENT ÉTUDIER L'ENSEMBLE DES THALASSOTOQUES À TRAVERS QUELQUES ESPÈCES REPRÉSENTATIVES

Dans l'absolu, pour tenter de mettre en évidence cette variabilité dans l'expression de la catadromie au sein du groupe écologique des thalassotoques, il faudrait analyser comparativement l'ensemble des 56 espèces. Dans une tentative de constitutions de sous-groupes écologiques, les données issues de l'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) ont été représentées dans une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) (Figure 5). Les distances entre espèces ont été calculées par la méthode euclidienne. Compte tenu des agrégations présentes dans la CAH, la partition a été réalisée à une distance de 1.5.

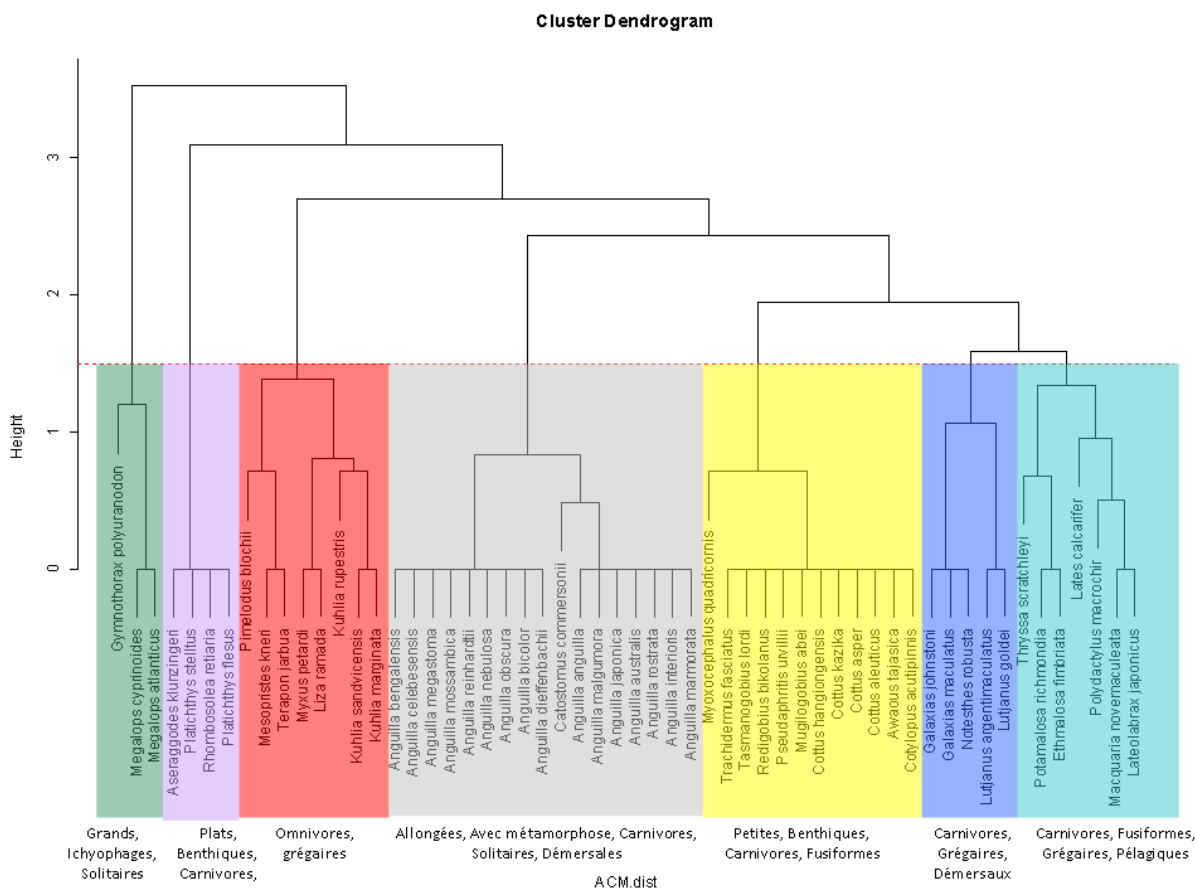


Figure 5 : Classification Ascendante Hiérarchique basée sur les distances calculées par ACM sur le tableau 1

Cette classification fait ressortir 7 sous-groupes. Tout d'abord, les grands ichtyophages solitaires, comme les tarpons, se détachent très fortement du reste des thalassotoques. Le second groupe comprend les poissons plats, prédateurs carnivores, solitaires, benthiques et avec métamorphose. Le troisième groupe est composé des omnivores grégaires, dont font partie les mullets. Le quatrième groupe comprend principalement les anguilles mais aussi une espèce de murène thalassotoque. Un cinquième groupe est constitué des petites espèces carnivores et benthiques, comme les gobies et les chabots. Un sixième groupe comprend les carnivores grégaires et démersaux, comme les galaxiids et les snappers. Enfin, le dernier groupe est composé des carnivores fusiformes, grégaires et pélagiques comme le bar japonais.

Il est intéressant de voir que même dans un contexte d'extrême variabilité, il est possible de trouver des rapprochements entre espèces thalassotoques en utilisant des critères morphologiques et écologiques. Des espèces représentatives issues de chacun de ces groupes peuvent donc être utilisées afin d'étudier plus aisément les thalassotoques en conservant la variabilité intrinsèque. Les trois thalassotoques européens, l'anguille européenne *Anguilla anguilla*, le flet européen *Platichthys flesus* et le mullet porc *Liza ramada*, sont présents dans trois groupes différents de grande importance. Leur utilisation comme modèles écologiques pour leurs groupes respectifs permet ainsi de représenter plus de 50 % des espèces thalassotoques mondiales et de couvrir une grande surface de la carte factorielle.

1.5 SYNTHÈSE DE LA PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE DE L'ÉTUDE ET SCHEMA CONCEPTUEL DU TRAVAIL DE THÈSE

Pour tenter de synthétiser les objectifs, problématique et le déroulement de ce travail de thèse, un schéma conceptuel général est proposé (Figure 6).

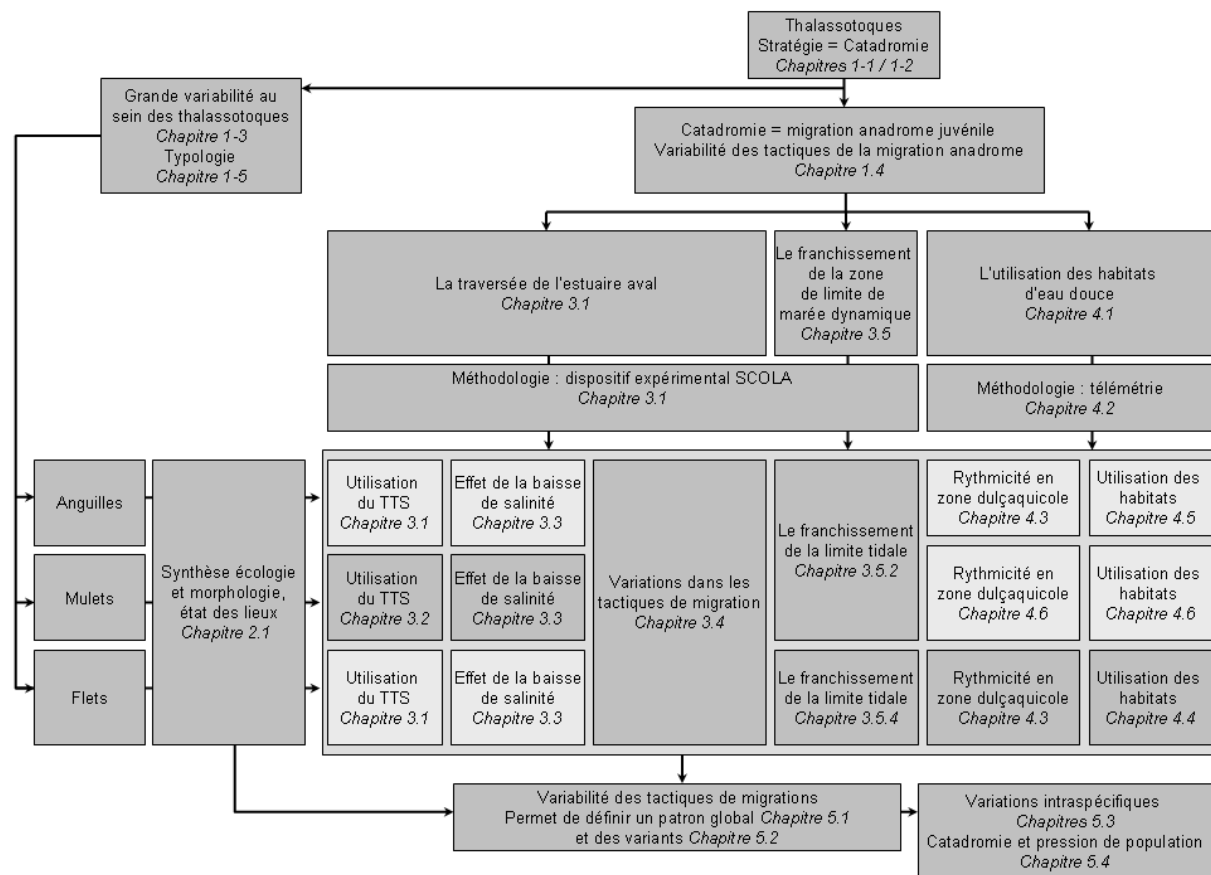


Figure 6 : Schéma conceptuel de l'étude. Les parties expérimentales en gris clair correspondent aux parties exclusivement traitées par analyse bibliographique.

Il peut paraître surprenant que des espèces partageant la même stratégie d'histoire de vie globale puissent présenter autant de différences entre elles. Une variabilité cachée, sous-jacente à cette stratégie, est alors attendue et mérite d'être recherchée.

En résumant la catadromie à deux migrations réciproques, il apparaît judicieux de se concentrer sur la phase de migration initiale qui semble la plus adaptée à faire ressortir la variabilité de la catadromie. Cette migration anadrome initiale est alors décomposée en trois phases temporelles successives : la traversée de l'estuaire tidal, le franchissement de la zone de limite de marée dynamique et la vie en eau douce.

La variabilité est alors recherchée en analysant comparativement chacune de ces phases. Afin de simplifier la démarche, des sous-groupes écologiques sont formés à l'intérieur du groupe des thalassotoques. Les trois thalassotoques européens ont été choisis pour représenter chacun leur groupe respectif.

1.6 PLAN DE L'ÉTUDE

L'écologie comportementale, et plus particulièrement les notions de stratégie et tactique seront donc au cœur de ce travail. Nous utiliserons les définitions de Gross (1996), qui définit la stratégie comme un programme sur base génétique (règle de décision) qui résulte dans l'allocation d'énergie (effort somatique et reproductif) parmi différents phénotypes alternatifs (tactiques). La tactique est donc un phénotype qui résulte d'une stratégie. Nous considérons alors la stratégie comme un ensemble successif de tactiques, choisies dans un pool de tactiques alternatives en fonction de paramètres biotiques et abiotiques. Dans le cas des espèces de poissons thalassotoques, nous considérons donc que la stratégie globale d'histoire de vie est la catadromie, c'est-à-dire le fait de migrer grandir en eau douce puis de migrer en mer pour se reproduire. Nous considérons donc tous les moyens mis en œuvre pour arriver à cette stratégie comme des tactiques. Nous appellerons variants les légères variations à l'intérieur d'une même tactique (variants ζ_{ia} , ζ_{ib} , ..., ζ_{iz} sur la **Figure 7**).

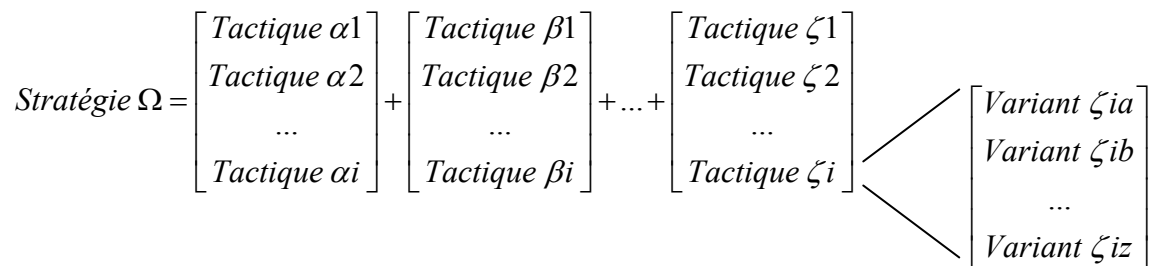


Figure 7 : Stratégie, tactiques et variants

Le but de ce travail de thèse est donc de comparer les tactiques déployées lors de migration de colonisation des bassins versants par les trois espèces de thalassotoques européens. Cette colonisation se déroule par phases successives et concerne différents stades évolutifs successifs. Cette étude suivra donc l'ordre chronologique des événements se déroulant lors de la phase de colonisation.

Dans la première partie de ce travail (**chapitre 2**), nous allons présenter les espèces et les concepts écologiques évoqués dans ce manuscrit.

La seconde partie de ce travail (**chapitre 3**) traitera de la première phase de la colonisation des bassins versants : la traversée de l'estuaire tidal. Cette phase concerne principalement les écophases les plus jeunes. Dans cette partie sera aussi abordée la traversée de la zone de limite de marée.

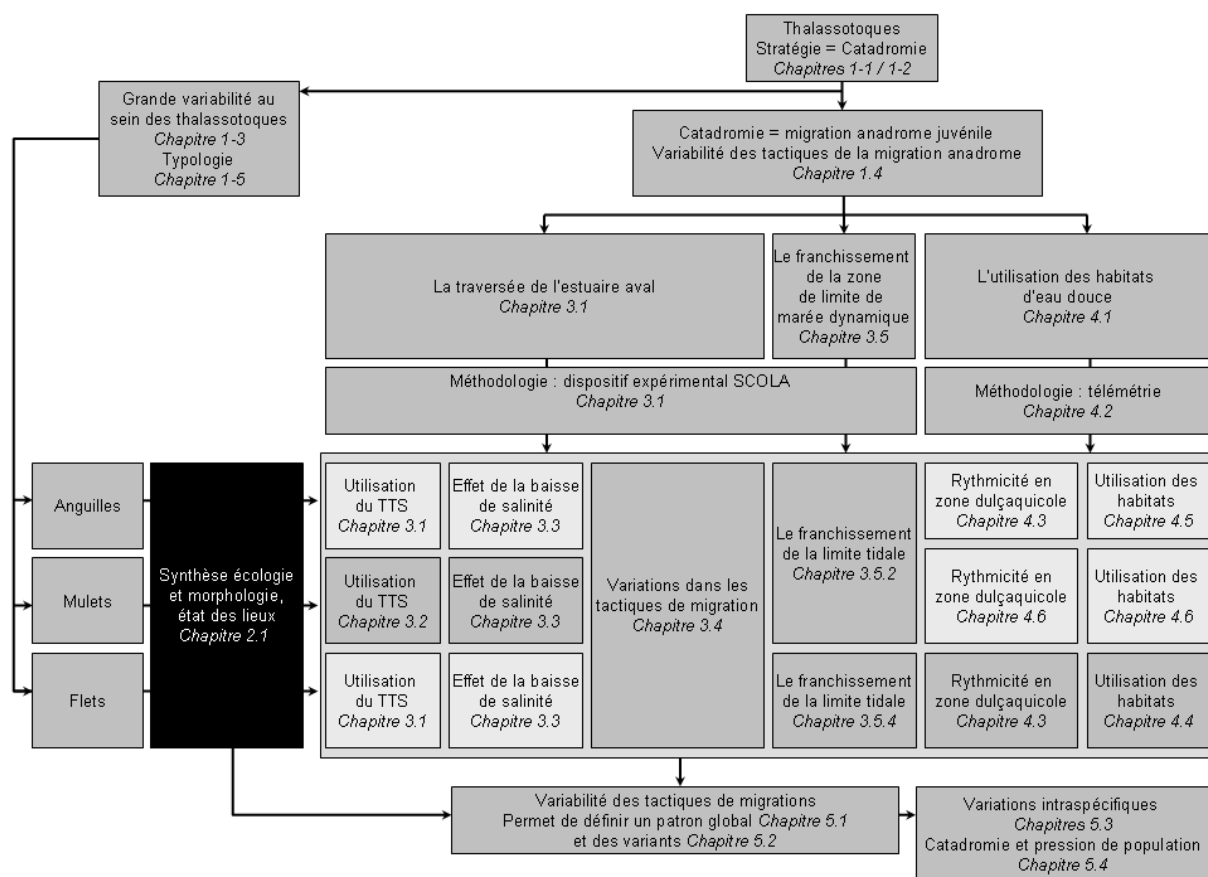
La troisième partie sera consacrée au comportement des individus en amont de la limite de marée dynamique (**chapitre 4**). Cette phase concerne des stades biologiques un peu plus âgés.

Enfin, dans la dernière partie (**chapitre 5**), nous essaierons de faire un bilan de ce travail de thèse et de conclure sur l'hypothèse initiale.

Chapitre 2

Concepts généraux de l'étude





2 CONCEPTS GÉNÉRAUX DE L'ÉTUDE

Ce travail s'inscrit dans une démarche comparative visant à analyser les tactiques déployées lors de la phase de migration de colonisation des bassins versants par les trois thalassotoques européens. Il paraît important de commencer ce travail en présentant plus précisément les trois espèces thalassotoques, sujets de cette étude, et en définissant précisément les concepts-clés qui ont été mobilisés.

2.1 LES THALASSOTOQUES DE LA FAÇADE EUROPEENNE

2.1.1 Présentation des trois espèces

L'anguille européenne *Anguilla anguilla* est une espèce de téléostéens (poissons à squelette entièrement ossifié) qui fait partie du super-ordre des élopomorphes, caractérisé par une phase larvaire appelée leptocéphale (Hulet and Robins, 1989; Pfeiler, 1999) et de l'ordre des anguilliformes, caractérisé par une absence de nageoire ventrale et de ceinture pelvienne (Tesch, 1977). Dans l'ordre des anguilliformes, le genre *Anguilla* comporte 15 espèces, réparties sur l'ensemble de la planète (Ege, 1939; Tsukamoto and Aoyama, 1998). La reproduction des anguilles européennes et l'émergence de leurs larves leptocéphales se déroulent dans la mer des Sargasses et traversent l'océan Atlantique en utilisant les courants marins du Gulf Stream (Schmidt, 1923). Arrivées sur le talus continental européen, les larves leptocéphales se métamorphosent en civelles et migrent alors vers les estuaires (Schmidt, 1909). Les civelles se pigmentent alors pour devenir anguillettes, puis anguilles jaunes qui correspondent à la forme de croissance. Cette phase de croissance va leur permettre d'acquérir les réserves énergétiques suffisantes pour la migration de reproduction et la maturation des gonades (van den Thillart et al., 2004; van Ginneken and van den Thillart, 2000; van Ginneken et al., 2005). Durant cette phase de croissance, l'anguille est un prédateur ichtyophage actif essentiellement nocturne (Baras et al., 1998). Le début de la maturation sexuelle est marqué par une métamorphose, appelée argenture, qui conduit au stade d'anguille argentée. Cette argenture prépare l'anguille à une migration océanique à grande profondeur (Fontaine, 1994). Les anguilles argentées effectuent alors une dévalaison des bassins versants puis une nouvelle migration transocéanique vers les sites de reproduction. L'existence d'une fraction de population résidente en estuaire ou en mer a été

montrée chez l'anguille américaine *Anguilla rostrata* (Thibault et al., 2007b; Tsukamoto and Arai, 2001) ainsi que chez l'anguille européenne (Daverat et al., 2006; Daverat et al., 2011; Tsukamoto et al., 1998). Une nouvelle représentation du cycle de vie est présentée en **Figure 8**. Les 4 domaines aquatiques sont représentés. Pour chaque stade ontogénique, la longueur des barres les représentant indique les domaines utilisés. Le processus biologique entre deux stades successifs est indiqué en caractère gras.

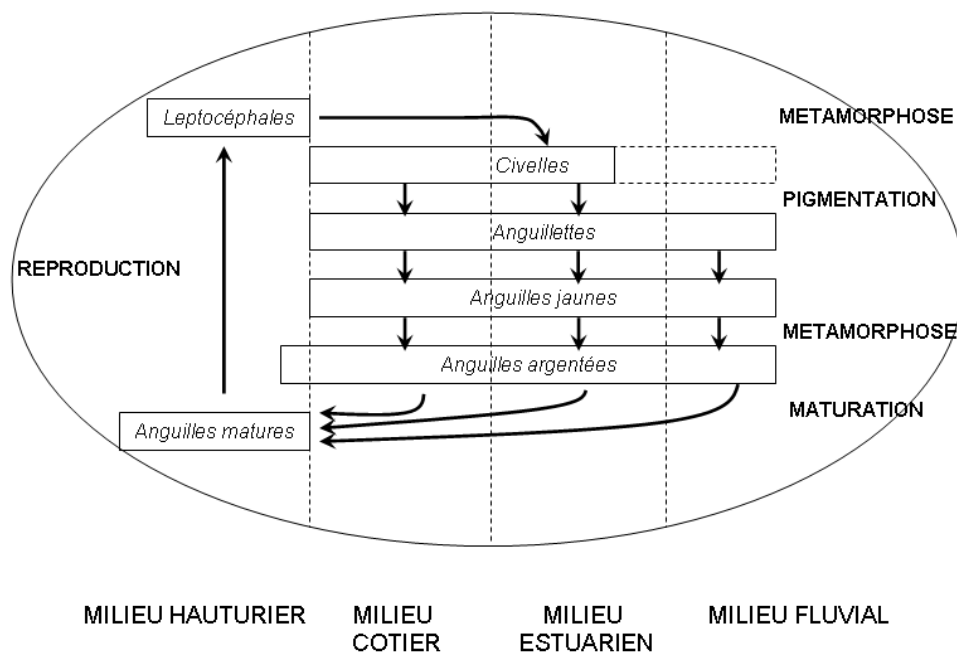


Figure 8 : Cycle vital de l'Anguille européenne *Anguilla anguilla*, selon une synthèse bibliographique

Les mulets tirent leur nom de leur aspect évoquant la lourdeur des formes de l'équidé du même nom (Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales), et semblent exister dans la langue française depuis la fin du XIIe siècle. Les mulets sont des téléostéens de l'ordre des mugiliformes. Les mugiliformes comprennent trois familles dont les Mugilidae (première dorsale à 4 rayons) qui sont l'une des familles de téléostéens les plus importantes en termes de nombre d'espèces. Thomson (1966) a recensé 64 espèces de Mugilidae parmi 14 genres différents. Seulement cinq espèces de mulets sont répertoriées sur les côtes européennes : *Chelon labrosus* (mulet lippu), *Liza aurata* (mulet doré), *Liza ramada* (mulet porc), *Liza*

saliens (mulet sauteur) et *Mugil cephalus* (mulet cabot) (Cambrony, 1983; Farrugio, 1975; Gautier and Hussenot, 2005). Une sixième espèce, *Oedalechilus labeo*, est parfois citée mais semble extrêmement rare (Cambrony, 1983; Farrugio, 1975; Gautier and Hussenot, 2005). Le mulet porc *Liza ramada* est l'un des poissons téléostéens les plus communs sur les estuaires de la façade atlantique. La très large implantation de cette espèce repose notamment sur sa grande capacité d'adaptation alimentaire (herbivore, détritivore, mais aussi prédateur de micro-proies) et sa grande tolérance thermique qui lui permet de s'adapter et de s'accommoder à différents milieux estuariens (Chícharo et al., 2006; Lassalle et al., 2009). Le cycle de vie du mulet porc a été relativement peu étudié par rapport à celui de l'anguille européenne. Les pontes de *Liza ramada* se déroulent en mer, de septembre à décembre en Gironde (Cassifour, 1975; Le Dantec, 1955). Les jeunes alevins migrent vers les entrées des estuaires à partir de janvier et jusqu'au mois de juillet. Cette migration semble essentiellement trophique (Bruslé, 1981). Ces jeunes de moins d'un an (entre 3 et 10 cm) sont observés en estuaire fluvial dulçaquicole jusqu'à la limite de marée dynamique. Il n'existe aucune mention de présence de juvéniles de moins d'un an en amont de cette limite dans la littérature, ni dans nos nombreuses pêches électriques pratiquées dans cette zone. Certains adultes sont parfois rencontrés dans les parties amont des bassins versants, comme à Agen sur la Garonne ou à Vichy sur la Loire. Aucune étude ne semble avoir été menée sur la dévalaison et la migration de reproduction des mulets. L'âge à la maturité varie entre 4 à 6 ans selon les auteurs, et il est admis que la maturation ne peut survenir en eau douce (Cambrony, 1983). Les adultes migrent vers les estuaires et la mer pour finir leur maturation et se reproduire. Récemment, Daverat et al (2011) ont démontré l'existence de mulets adultes sans trace de vie en milieu dulçaquicole, confirmant l'existence d'une fraction de population marine ou estuarienne. Le cycle de vie est représenté en **Figure 9**, selon le même principe que la Figure 7.

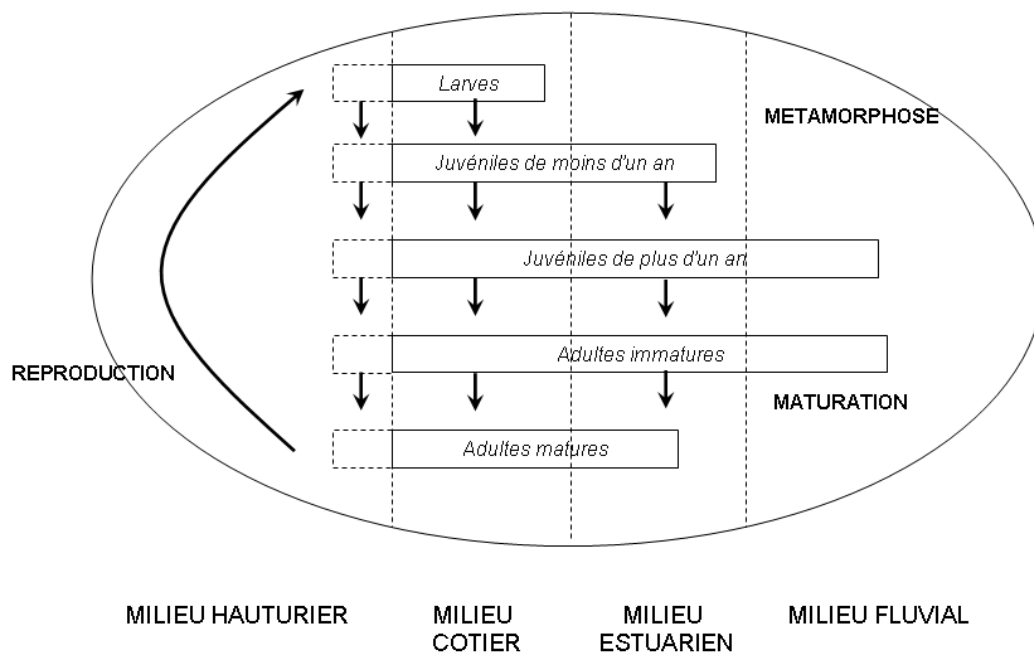


Figure 9 : Cycle vital du mulot porc *Liza ramada*, librement adapté selon une synthèse bibliographique

Le flet européen *Platichthys flesus* est un poisson plat de la famille des Pleuronectidae. Sa position systématique est actuellement encore discutée. En raison de nombreuses observations d'hybridation entre flet et plie (*Pleuronectes platessa* L.) (Harlay, 2001), le flet européen est parfois placé dans le genre *Pleuronectes* (Wheeler, 1992). En 1998, une étude phylogénétique très complète a décrit l'ensemble des Pleuronectidae (Cooper and Chapleau, 1998). Conformément à ces travaux, le genre *Platichthys* sera utilisé dans cette étude. Cette espèce est distribuée sur toutes les côtes Ouest de l'Europe, de la Méditerranée à la Mer Noire et au sud de la mer Baltique (Whitehead et al., 1986). Le cycle vital est globalement identique aux deux autres espèces précédemment décrites. Les flets se reproduisent en milieu marin, et les œufs se développent en pleine eau (Grioche et al., 1997; Russel, 1976; Van der Land, 1991). Après 5 à 7 jours de développement (Hutchinson and Hawkins, 2004; Russel, 1976) les larves émergent dans des zones de nourricerie près des côtes. Les larves traversent ensuite les milieux estuariens, notamment grâce au transport tidal sélectif (Bos, 1999a, b; Jager, 1999, 2001, 2002; Jager and Mulder, 1999). Les larves de flets présentent

une symétrie bilatérale (Masson, 1987). L'ontogénèse ne devient donc définitive qu'à l'issue d'une métamorphose en juvéniles se déroulant en estuaire. L'âge à la métamorphose est variable (entre 30 et 100 jours en fonction de la température, 60 jours en moyenne) (Hutchinson and Hawkins, 2004). Les juvéniles gagnent ensuite les rivières pour y grandir (Masson, 1987; Vianet, 1985). Masson (1987) fait état de deux très jeunes flets (39 et 55 mm) de moins d'un an dans une zone située à un kilomètre en amont de la limite de marée dynamique. Toutefois, lors de nos campagnes de prélèvements, aucun flet de cette taille n'a été vu en amont de la limite de marée dynamique. Cette phase de colonisation des bassins versants à contre-courant est donc sans doute pratiquée majoritairement par des individus un peu plus âgés. Le régime alimentaire du flet en eau douce est composé de proies benthiques, essentiellement des gastéropodes et des larves de chironomes. L'acquisition de la maturité sexuelle pourrait se faire en eau douce (Masson, 1987). Cependant, sur une espèce proche, Sampaio et al (2007) ont démontré que même si le flet brésilien *Paralichthys orbignyanus* pouvait pondre en eau douce, les taux de mortalité des juvéniles dans ce milieu étaient très élevés. Une autre étude a mesuré la fécondité des flets européens en eau douce (Nissling et al., 2002) et a mis en évidence que l'activation de la motilité des spermatozoïdes se fait entre 6 et 12 PSU. En dessous, les spermatozoïdes sont non-mobiles. De même, en laboratoire, la fertilisation des œufs s'est révélée impossible dans des salinités inférieures à 6. Vianet (1985) a ainsi pu échantillonner des géniteurs en pré-ponte, en post-ponte et même en phase d'hydratation (phase ultime de la maturation sexuelle) dans des étangs côtiers méditerranéens, donc en milieu polyhalin. L'auteur suppose ainsi une ponte assez proche du lieu de capture (étangs et estuaires). En dépit de cette possibilité, la majorité des flets vont se reproduire à l'aval des estuaires ou en mer. Récemment, Daverat et al (Daverat et al., 2011) ont démontré l'existence de quelques flets adultes sans trace de vie en milieu dulçaquicole, confirmant l'existence d'une fraction de population marine ou estuarienne. Le cycle de vie est représenté en **Figure 10**, selon le même principe que la Figure 7.

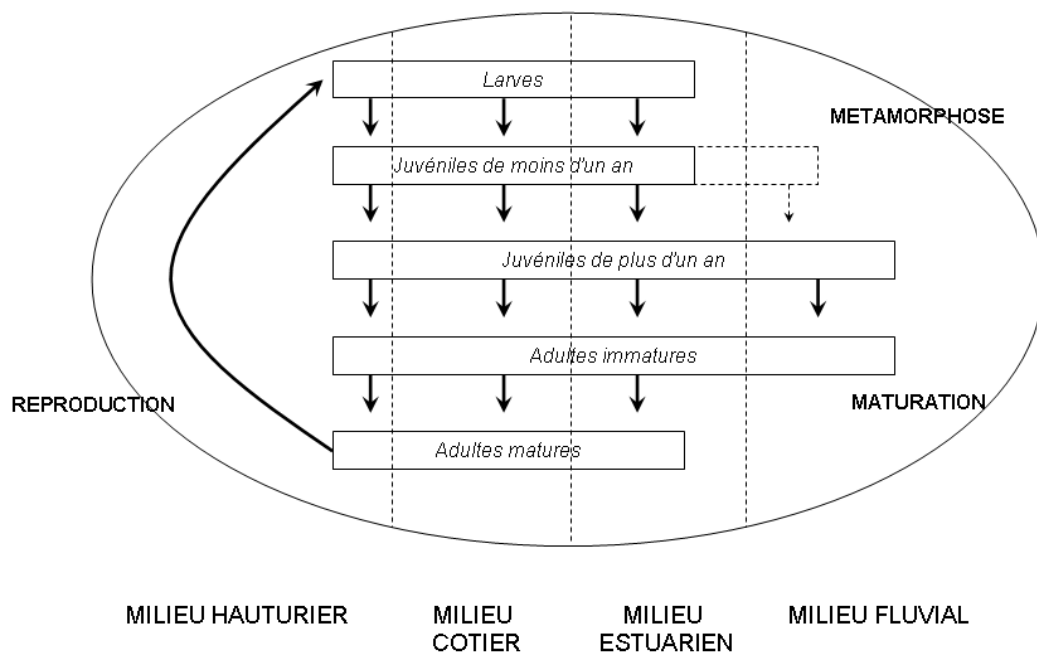


Figure 10 : Cycle vital du flet Européen *Platichthys flesus*, librement adapté selon une synthèse bibliographique

2.1.2 Identification des trois espèces

La question de l'identification des espèces se pose très rapidement dans le cadre d'étude expérimentale sur des juvéniles. Notre étude nécessitait des juvéniles en parfaite condition pour l'expérimentation. Si les juvéniles d'anguilles sont particulièrement résistants, les juvéniles de flets et de mulets sont au contraire très fragiles. Les mulets tout particulièrement ne tolèrent aucune exondation ni contact manuel. La différence de température entre le corps humain et l'eau de l'estuaire à 5°C peut même entraîner un choc thermique. De plus, leur mucus peut être enlevé par simple contact, entraînant un écaillage qui laissera pénétrer l'eau à l'intérieur du corps et sera donc mortel très rapidement.

La détermination des espèces d'anguilles n'a posé aucun problème car seule l'espèce *Anguilla anguilla* est présente dans toute l'Europe. Il n'a jamais été fait mention d'autres espèces en France métropolitaine. Toutes les civelles capturées dans notre étude ont donc été considérées comme anguille européenne.

Le flet est une espèce commune en Atlantique qui se confond très facilement avec une autre espèce très commune : la plie *Pleuronectes platessa*. La distinction entre les deux peut se faire avec le nombre moyen de rayons des nageoires anales et dorsales, largement plus élevé chez la plie. La ligne latérale est aussi ponctuée de petits tubercules épineux chez la plie, ainsi qu'à la base de la nageoire dorsale. Ces tubercules apparaissent assez tôt et sont déjà visibles sur les petits individus de moins de 10 cm. Aucun pédoncule osseux de ce genre n'est visible chez le flet. De plus, la plie n'est pas une espèce très euryhaline et ne s'aventure pas en eau douce. Un site de prélèvement situé en zone dulçaquicole ainsi qu'une observation des pédoncules osseux permet de sélectionner uniquement des flets.

L'identification a été la plus problématique pour les mulets. En effet, les clés de détermination des alevins de mulets (Cambrony, 1983; Farrugio, 1975) reposent sur le nombre de caeca pyloriques, après une première analyse de la morphologie et de la pigmentation des alevins. Cette analyse nécessite le sacrifice du poisson et est incompatible avec une étude comportementale. Plusieurs précautions ont donc été prises pour ne sélectionner que des mulets porcs. Seules trois espèces sont présentes couramment sur nos côtes. Il s'agit de *Liza ramada*, *Liza aurata* et *Chelon labrosus*. Sur ces trois espèces, seule *Liza ramada* supporte les salinités très faibles. En pêchant dans des zones situées dans l'estuaire amont, nous réduisons donc la probabilité de présence des deux autres espèces. De plus, les périodes de recrutement des alevins sur nos côtes sont différentes. *Liza ramada* apparaît dès le mois de février, alors que *Liza aurata* et *Chelon labrosus* n'apparaissent qu'au mois d'avril. En concentrant nos prélèvements sur la période de février à avril, nous avons aussi limité le risque de capturer des larves autre que de mulot porc. Une vérification classique basée sur des paramètres anatomiques a été réalisée en fin d'expérimentation et a confirmé l'utilisation exclusive de juvéniles de mulot porc.

2.1.3 Les particularités écologiques des thalassotoques

L'intérêt d'étudier ces trois espèces réside tout d'abord dans leurs particularités spécifiques. L'anguille européenne est un très bon modèle biologique, car son mode de vie et son écologie ont été étudiés de nombreuses fois. En effet, en raison de son importance économique (pêche des civelles au pibalour et pêche des adultes à la nasse dans le Sud-Ouest de la France), l'anguille européenne a été le sujet de nombreuses études. Le flet est

aussi une espèce intéressante à étudier car il est considéré depuis quelques années comme une espèce sentinelle, notamment en écotoxicologie (Marchand et al., 2003). Enfin, les connaissances actuelles sur le mulot porc ne sont pas du tout au niveau des deux autres espèces thalassotoques. Compte tenu de son intérêt commercial limité, seuls quelques auteurs ont étudié cette espèce. Pourtant, en raison d'une grande plasticité phénotypique, les modèles de répartition de l'espèce en fonction du changement climatique global prévoient une augmentation de l'aire de distribution du mulot porc lors du siècle prochain (Lassalle et al., 2009). Cette tendance est déjà visible depuis quelques années dans l'estuaire de la Gironde, où le mulot porc devient l'une des espèces les plus abondantes.

2.1.4 Etat des lieux des populations de thalassotoques dans l'estuaire de la Gironde

Sur les trois espèces de poissons thalassotoques dans les estuaires européens, seule l'anguille européenne est la cible d'une pêche ciblée. Le flet dans une moindre mesure est aussi pêché en Méditerranée (Vianet, 1985), dans la péninsule ibérique (Freitas et al., 2009) et dans la Baltique (Munroe, 2009). Ainsi, seul le stock d'anguilles européennes peut être analysé via la pêche. Dekker et al (2003) ont mis en évidence une chute drastique des effectifs de juvéniles d'anguille européenne dans le monde depuis le début des années 1980. Dans la mesure où le mulot porc et le flet européen ne sont pas pour l'instant des espèces commerciales exploitées par des pêcheries professionnelles en Gironde, l'état des stocks de ces espèces est donc difficilement accessible. Heureusement, le Cemagref dispose d'une autre source de données permettant le suivi des niveaux des populations de thalassotoques de la Gironde.

2.1.4.1 Méthodologie de suivi des niveaux de populations de thalassotoques

Dans le cadre de la surveillance du Centre de Production Nucléaire du Blayais (CPNB), des suivis de la faune circulante sont organisés par le Cemagref depuis le début des années 1980 (Castelnaud et al., 2000). En raison de variabilité dans l'échantillonnage, les données ont été analysées à partir de 1991, date à laquelle l'échantillonnage est resté constant. Cet échantillonnage a lieu tous les mois, sur 4 transects transversaux constitués de 3 stations par transect (Rive droite, milieu, rive gauche), réparties le long de l'estuaire de la Gironde (PK 50,

57, 63 et 70). Chaque station est échantillonnée en surface et au fond de la colonne d'eau. Les prélèvements sont réalisés à l'aide de filets à petit maillage de type pibalour (vide de maille étiré de 2.8 mm), permettant la capture de jeunes individus. Pour les trois espèces, les individus capturés appartiennent tous aux cohortes 0+ et 1+. Ces données ont déjà été utilisées sur de nombreuses espèces afin de suivre les niveaux de population (Lambert et al., 1997). Les données de ce suivi ont été analysées pour les trois espèces entre 1981 et 2009. Afin de mettre en évidence des éventuelles évolutions dans les stocks de juvéniles, les tendances ont été calculées sur des pas de temps de trois années successives, puis testées (Mann-Kendall).

2.1.4.1 Evolution récente des trois espèces thalassotoques dans l'estuaire de la Gironde

Le stock de civelles et d'anguillettes dans l'estuaire de la Gironde a significativement chuté ($p > 0.99$) ces 20 dernières années (**Figure 11**). Le nombre d'individus capturés lors de ces échantillonnages a été divisé par plus de 6 sur cette période. Un lissage sur 3 ans fait apparaître un épisode de baisse continue depuis 1994. L'actuel période de très faible abondance dure depuis déjà 10 ans, et il n'y a presque aucune variabilité inter-annuelle. Le nombre de juvéniles d'anguille européenne dans l'estuaire de la Gironde a donc suivi la tendance européenne qui a conduit à une forte chute depuis les années 1980 (Dekker et al., 2003).

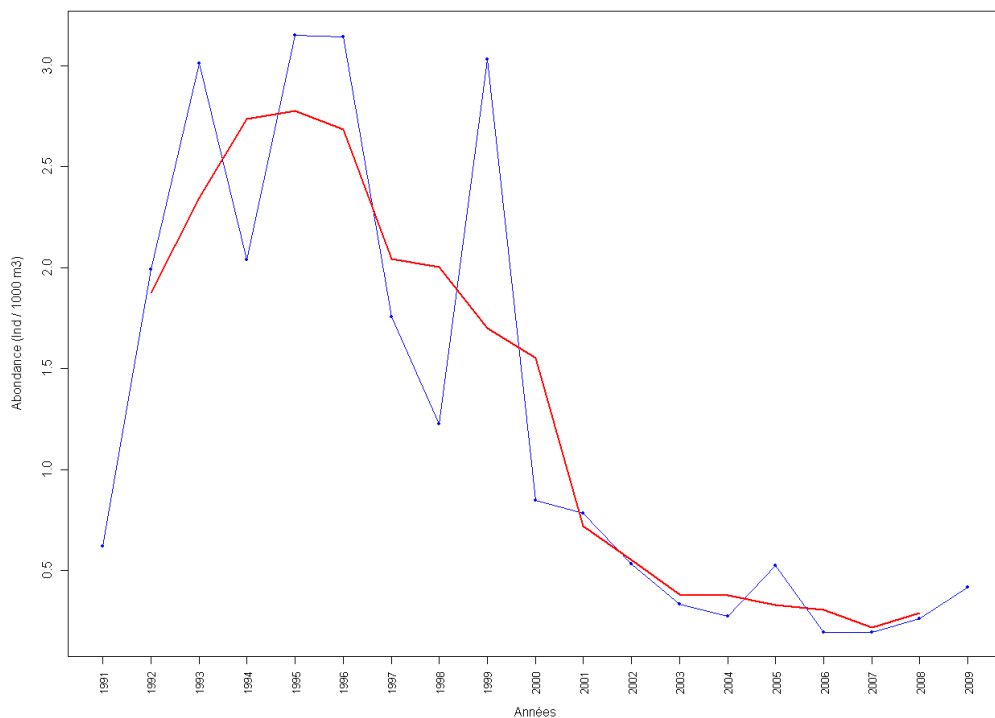


Figure 11 : Evolution du stock d'anguille européenne (0+ et 1+) dans l'estuaire de la Gironde par année calendaire

De la même manière, les stocks de juvéniles de flet européen ont aussi subi une baisse significative (**Figure 12**), même si celle-ci est moins visible en raison d'effectifs de moindre importance. En effet, les jeunes stades de flets sont difficilement accessibles avec les engins de pêche utilisés lors de ces campagnes. En revanche, même si l'engin est peu efficace, on peut estimer que son efficacité est constante durant les années et donc que la comparaison inter-annuelle est valable. Après une chute très forte en 1994 suivie d'une légère hausse, la tendance à la baisse est actuellement constante mais modérée.

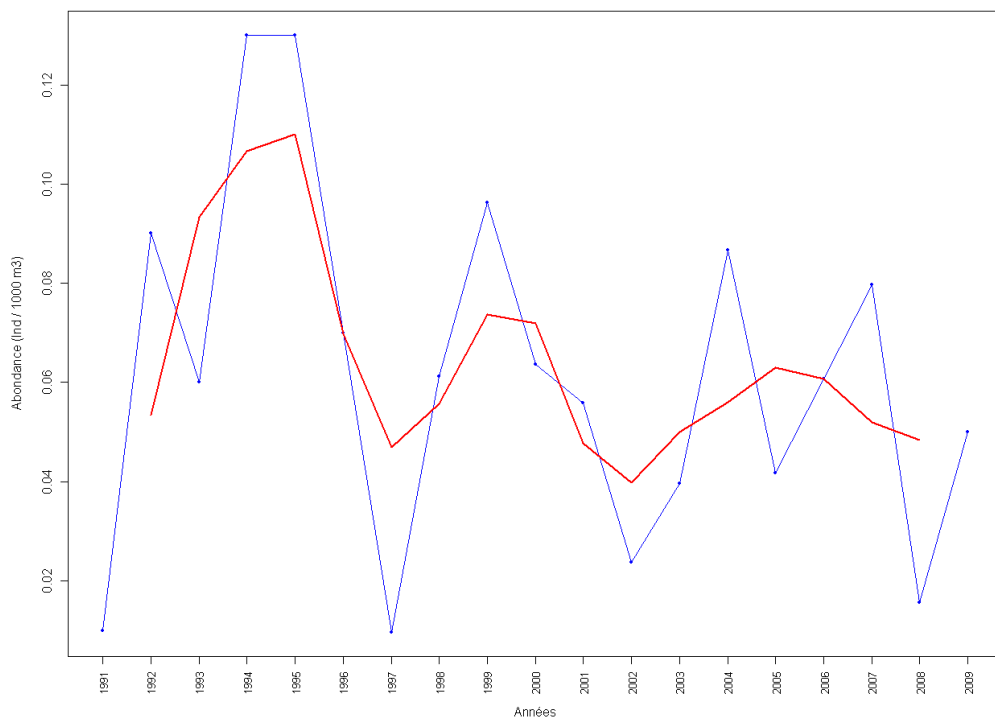


Figure 12 : Evolution du stock de flet européen (0+ et 1+) dans l'estuaire de la Gironde par année calendaire

Enfin, seul le stock de jeunes mulets a progressé ces 20 dernières années sur l'estuaire de la Gironde (**Figure 13**). La variabilité inter-annuelle est très importante, mais une tendance significative à la hausse est visible ($p > 0.99$).

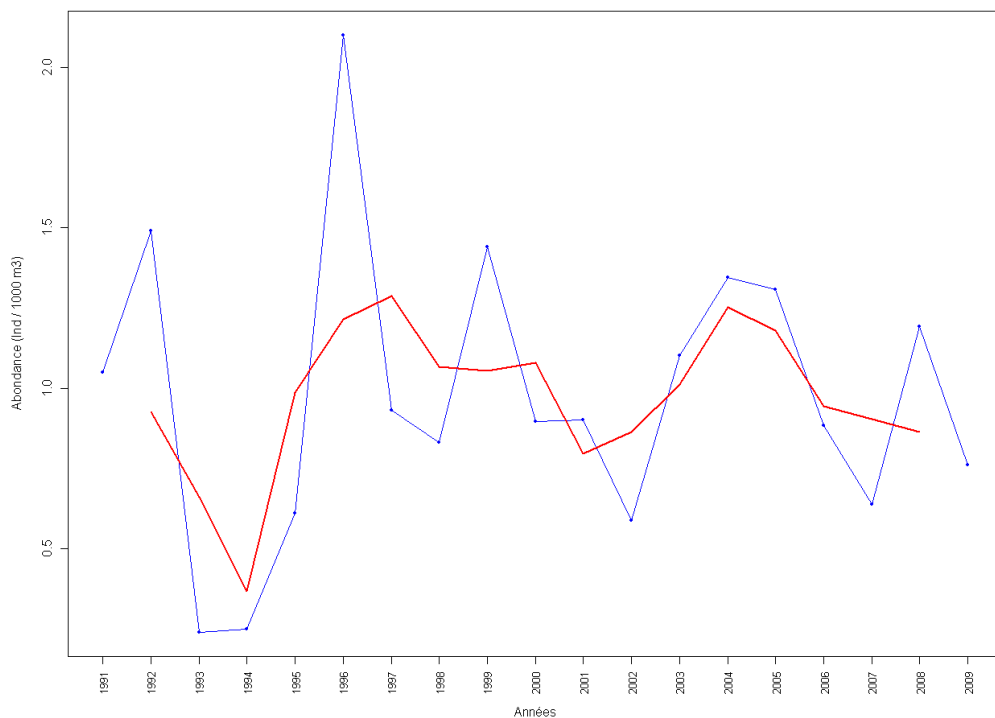


Figure 13 : Evolution du stock de mulet porc (0+ et 1+) dans l'estuaire de la Gironde par année calendaire

Plusieurs causes responsables de la baisse d'effectifs de l'anguille européenne ont été identifiées, en milieu marin comme en milieu continental mais leur part de responsabilité relative n'a pas encore été clairement identifiée.

Les causes d'origine continentale précédemment identifiées (Bruslé, 1994; Feunteun, 2002; Moriarty, 1987) sont :

- Les prélèvements anthropiques, légaux ou non, sur tous les stades biologiques ;
- L'augmentation de polluants métalliques ou organiques ;
- La construction d'ouvrages empêchant l'accès aux sites de croissance et gênant les dévalaisons de reproduction ;
- La destruction d'habitats favorables ;
- La baisse du nombre de proies disponibles.

Au niveau des causes marines, les conditions environnementales lors de la phase larvaire influent fortement la survie des leptocéphales (Bonhommeau, 2008; Castonguay et al., 1994). Le niveau de recrutement serait aussi lié directement à la production primaire sur le lieu de reproduction (Bonhommeau, 2008).

Toutes ces causes sont aggravées par un cycle biologique très long et un mode de reproduction très contraignant (semelpare et très éloigné des habitats de croissance).

Peu d'études ont été réalisées sur les causes de la raréfaction des stocks de flets européens, mais compte tenu de son régime alimentaire carnivore, il est possible que la hausse du nombre de polluants organiques, inorganiques et métalliques soit une cause indirecte de sa disparition, par appauvrissement de ses ressources trophiques. De même, il existe un lien très fort entre la croissance des flets et la qualité des habitats, poussant plusieurs auteurs à utiliser la croissance des flets comme indicateurs de qualité des habitats estuariens (Amara et al., 2009) ou côtiers (Meng et al., 2000; Meng et al., 2001; Tarpgaard et al., 2005). Une détérioration de la qualité des habitats aura donc de graves conséquences sur la croissance, ce qui pourrait entraîner des conséquences au niveau de la population des flets.

Le mulot est la seule espèce thalassotoque dont les abondances dans l'estuaire de la Gironde sont en hausse ces vingt dernières années. Son régime alimentaire détritivore et ses grandes capacités d'osmorégulation (Almeida et al., 1993; Bruslé, 1981; Lasserre and Gallis, 1975) lui permettent sans doute de s'adapter à l'enrichissement en matière organique de l'estuaire de la Gironde. De plus, étant la seule espèce à répondre positivement au réchauffement climatique (Lassalle et al., 2009) et n'étant pas une espèce exploitée intensivement, il est réaliste d'imaginer que cette hausse d'abondance puisse se poursuivre dans les années à venir.

2.2 MIGRATION ET DÉPLACEMENTS

2.2.1 Les mouvements en écologie

Dingle (1996) a établi une terminologie très détaillée des mouvements comportementaux participant à l'histoire de vie des individus. Le domaine vital d'un individu se définit comme l'ensemble de la zone dans laquelle l'individu va trouver toutes les ressources nécessaires pour se cacher et se nourrir.

A l'intérieur du domaine vital, Dingle définit plusieurs types de mouvements qu'il regroupe sous le terme de station keeping (**Figure 14**) :

- Foraging : recherche de ressources, alimentaire ou géographique, qui s'arrête quand la ressource est trouvée. Ce sont typiquement les mouvements de recherche alimentaire de l'anguille par exemple ;
- Commuting : foraging régulier, souvent journalier. L'exemple le plus classique est la migration verticale nyctémérale de zooplancton ;
- Comportement territorial : défense du territoire contre un intrus.

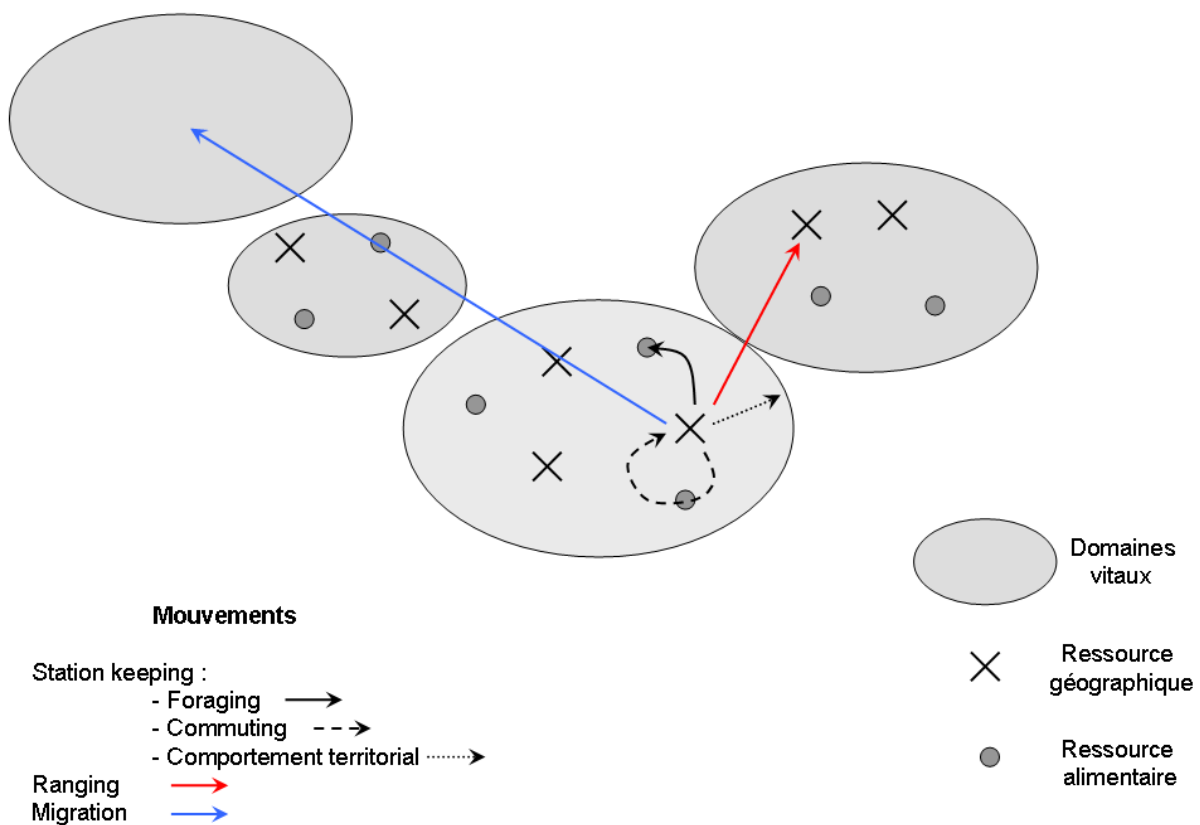


Figure 14 : Les mouvements en écologie selon Dingle (1996)

Au-delà du domaine vital, Dingle définit le ranging, qui correspond à une phase de recherche d'habitats favorables. L'individu va quitter son domaine vital pour en trouver un autre. C'est par exemple le cas des juvéniles de grenouille taureau, qui se dispersent afin de quitter le territoire de leurs parents (potentiels prédateurs et compétiteurs) et de coloniser des habitats plus favorables (moins de compétiteurs, donc plus de ressources) (Figure 14).

Enfin, la migration est définie comme un mouvement dont le but n'est pas directement l'accès à la ressource ou au domaine vital (Figure 14). Il s'agit d'un déplacement entre deux

habitats différents. Selon Dingle, une migration repose sur cinq principes fondamentaux qui la différencient des autres mouvements :

- La persistance du mouvement. La migration continuera jusqu'à son but même si le trajet comporte des habitats tout aussi favorables.
- Le déplacement est le plus direct possible. Ce trait nous renvoie à un système de navigation et d'orientation utilisant des repères environnementaux précis (champ magnétique, position du soleil dans le ciel).
- La migration ne s'arrête pas quand l'individu rencontre un stimulus (alimentaire, habitat, social) qui arrêterait pourtant un autre type de mouvement.
- Il existe des comportements bien précis pré et post-migratoire. C'est le cas bien sûr des individus qui font des réserves alimentaires avant une grande migration (oiseaux migrateurs par exemple). Une fois la migration achevée, le comportement change aussi. Les migrations à but reproductif sont suivies par une phase de reproduction (saumon atlantique), les migrations à but trophique sont suivies par une phase d'alimentation.
- Enfin, une partie de l'énergie d'un migrant est allouée à son mouvement.

2.2.2 La colonisation des bassins versants par les thalassotoques est-elle une migration ?

Les cinq principes de Dingle sont repris afin de vérifier leur pertinence dans le cas des thalassotoques. Au stade larvaire, les thalassotoques se déplacent sur des distances très importantes (leptocéphales = transocéanique) à moyenne (mulet, flet, du talus continental à l'estuaire). Les trois premiers points sont pertinents avec les connaissances actuelles sur l'écologie de ces espèces : la migration est directe, non distraite par la ressource et ne s'arrête pas lors de la traversée d'habitats favorables (estuaire aval par exemple pour les anguilles). Les comportements pré-migratoires sont bien sûr inexistant car s'agissant de larve, il est impossible d'avoir une préparation préalable. La phase de croissance peut être considérée comme un comportement post-migratoire. Pour toutes ces raisons, le comportement de colonisation chez les thalassotoques peut être considéré comme une migration au sens écologique du terme. Conformément à la description de Dingle, nous considérons donc comme migration tous les mouvements réalisés par les jeunes

thalassotoques jusqu'au changement comportemental indiquant que la zone cible de migration (zone de croissance) a bien été atteinte.

2.3 LA COLONISATION DES BASSINS VERSANTS

2.3.1 But et intérêt de cette colonisation

De par leur mode de vie, les thalassotoques sont amenés à pénétrer dans les bassins versants à des stades précoces, allant du stade larvaire au stade juvénile. Le caractère obligatoire de ce phénomène est actuellement discuté et sera abordé plus tard dans ce travail de thèse. Il est néanmoins admis qu'une majorité de la population des espèces thalassotoques réalise une migration continentale, et donc une colonisation des bassins versants.

2.3.2 Caractéristiques de cette colonisation

Le terme de colonisation en écologie signifie habituellement l'arrivée d'une espèce dans une zone où elle n'était pas présente auparavant (Ramade, 2008). Dans le cas de notre étude, cette définition est légèrement modifiée et ne s'applique pas à l'espèce mais à l'individu. La colonisation d'un bassin versant est donc définie comme une phase se déroulant entre l'arrivée dans ce bassin d'individus y pénétrant pour la première fois et leur sédentarisation. Cette colonisation est donc réalisée par de jeunes individus, le plus souvent de très petite taille, de 2 à 10 cm environ pour les trois espèces. Les espèces de poissons les plus adaptées à la nage comme les Salmonidés ou les Scombridés peuvent seulement atteindre 10 longueurs de corps par seconde en vitesse de pointe et environ 2 à 3 longueurs de corps par seconde en vitesse de croisière (Blaxter, 1969). Les jeunes thalassotoques sont donc totalement incapables de lutter contre les courants résiduels ou de marées présents dans les estuaires (jusqu'à 2 m/s). Les individus doivent donc mettre en place des tactiques particulières afin de parvenir à progresser dans les estuaires malgré ces conditions hydrographiques.

Il est généralement admis que cette migration est sous contrôle environnemental et liée au stade de développement. Des stimuli exogènes sont donc en partie responsable du déclenchement de la migration. Le seuil de sensibilité à ces stimuli peut varier selon les

individus, mais globalement les périodes de migrations sont regroupées selon l'espèce en fonction des événements d'éclosion. Pour les espèces avec peu d'événements d'éclosion car peu d'individus (comme le flet européen), la période de migration vers les bassins versants est assez limitée dans le temps. La période de migration des mulets porc est un peu plus étalée, en raison d'un grand nombre d'individus et donc de multiples épisodes de reproduction. Enfin, la période de migration de l'anguille européenne est très large, en raison de l'arrivée de larves leptocéphales sur nos côtes de novembre à mai (Elie, 1979).

Par définition, cette migration correspond au passage d'un milieu marin à un milieu saumâtre, voire dulçaquicole. Pour un poisson marin, le passage vers un milieu de salinité inférieure est extrêmement contraignant et entraîne de profondes modifications physiologiques afin de compenser l'afflux d'eau par osmose à l'intérieur de l'individu. Pour ces espèces amphihalines, même si la transition est possible, elle n'en reste pas moins extrêmement difficile et coûteuse en terme d'énergie, et des mortalités peuvent survenir en cas de transition trop rapide.

Enfin, au point de vue comportemental, cette migration va entraîner les individus d'une zone soumise à de nombreux courants marins, vers une zone soumise à marée puis enfin vers une zone avec un seul courant.

2.3.3 Les stades ontogéniques de la colonisation

La phase de colonisation est donc réalisée par des individus appartenant à des stades ontogéniques précoces. Tout d'abord, elle sera entreprise par des larves qui sont définies comme des formes juvéniles à vie indépendante que développent certains animaux entre l'œuf et le stade adulte. Ce mode de développement, dit « indirect », implique de notables transformations morphologiques, anatomiques, physiologiques, biochimiques ou éthologiques réalisées au cours d'une métamorphose (Morère and Pujol, 2003). Après cette métamorphose, les individus passent au stade juvénile, ils sont alors définis comme des individus immatures présentant tous les caractères anatomiques, physiologiques et comportementaux en opposition aux individus adultes sexuellement matures (Morère and Pujol, 2003). Selon cette définition, le stade juvénile s'étend donc du stade larvaire au stade adulte mature. Comme notre étude est ciblée sur la colonisation des bassins versants, et donc sur les premières années de vie des thalassotoques, il n'était pas pertinent d'utiliser

uniquement le terme de juvénile. Une distinction sera donc faite entre les juvéniles de moins d'un an (Young of the year ou YOY) et les juvéniles de plus d'un an et de moins de trois ans (jeunes juvéniles). Cette distinction a été faite sur des critères morphologiques, en utilisant principalement les tailles des individus.

Les courbes de croissance de Von Bertalanffy ont été utilisées pour déterminer les tailles aux âges de un et trois ans, tel que :

$$\text{Longueur}_{(t)} = \text{Longueur}_{(\infty)} \times [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

Longueur_(∞) représente la taille asymptotique en millimètres, assimilable à la taille maximale de l'espèce. Longueur_(t) représente la taille en millimètres au temps t et t_0 le temps théorique en années où Longueur_(t) = 0.

Pour les mulets porcs, nous utilisons les paramètres de Von Bertalanffy calculés par Farrugio (1975) : Longueur_(∞) = 316 mm (mâles) et 405 mm (femelles), $k = 0.45$ et 0.31 (mâles et femelles) et $t_0 = -0.40$ et -0.23 (mâles et femelles). La courbe de croissance utilisée est illustrée en **Figure 15**. Comme les données utilisées proviennent d'individus de Méditerranée, une marge de sécurité a été appliquée. La taille limite a donc été fixée à 100 mm pour les juvéniles de moins d'un an et 250 mm pour ceux de moins de trois ans.

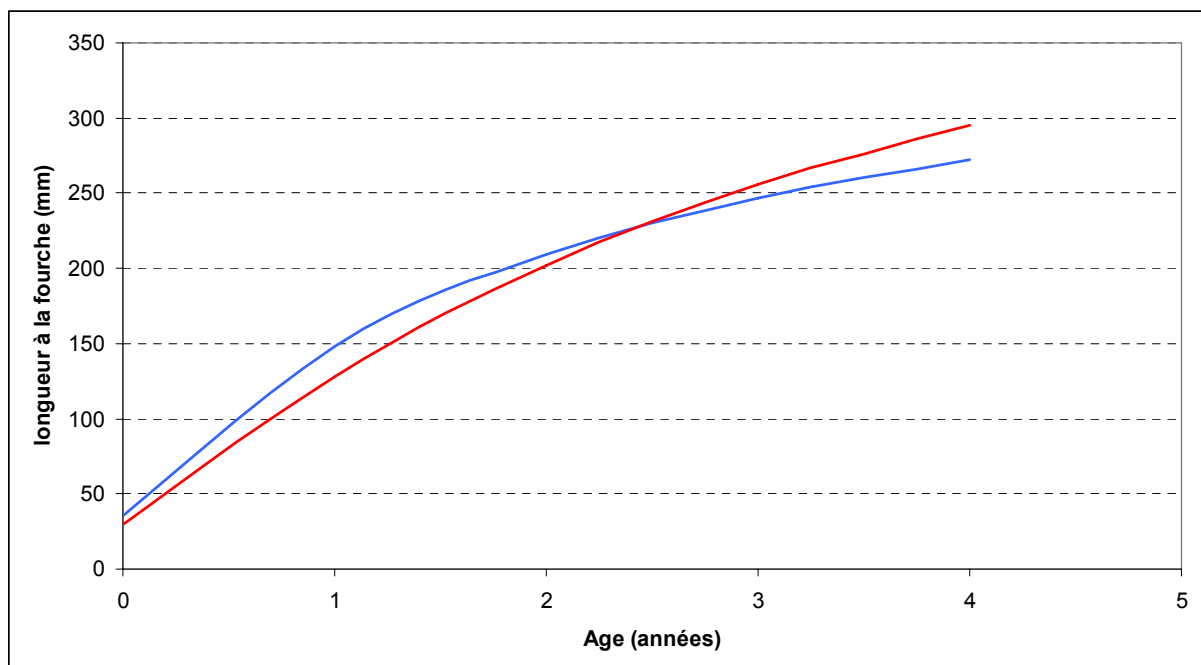


Figure 15 : Courbe de croissance des mulets porc pour les mâles (en bleu) et les femelles (en rouge) selon les paramètres de croissance de Farrugio (1975)

Pour les flets européens, les paramètres de croissance utilisés étaient ceux de Masson (1987). La courbe de croissance utilisée est illustrée en **Figure 16**. Ainsi, pour les flets, les tailles limites utilisées ont été les mêmes que celles des mullets (100 et 250 mm respectivement pour les individus de moins d'un an et de moins de trois ans).

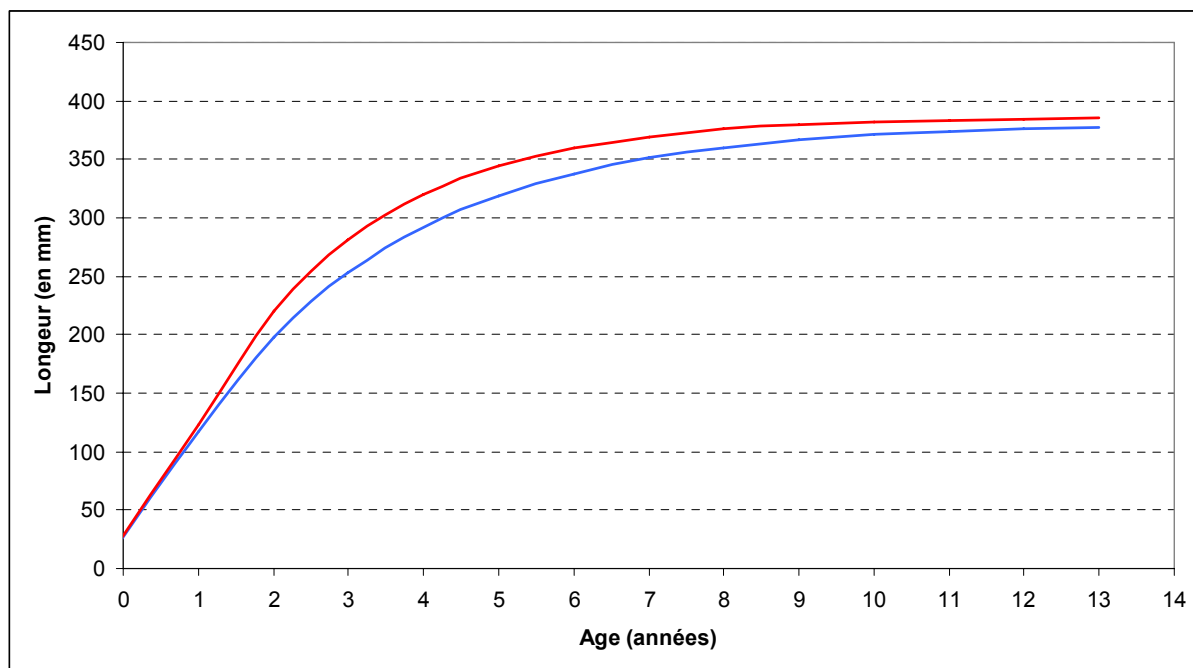


Figure 16 : Courbe de croissance des flets européens pour les mâles (en bleu) et les femelles (en rouge) selon les paramètres de croissance de Masson (1987)

La courbe de croissance utilisée pour les anguilles provient de Vollestad and Jonsson (1988) (**Figure 17**). Cette courbe donne une taille inférieure à 100 mm pour les individus de moins d'un an et inférieure à 300 mm pour ceux de moins de trois ans.

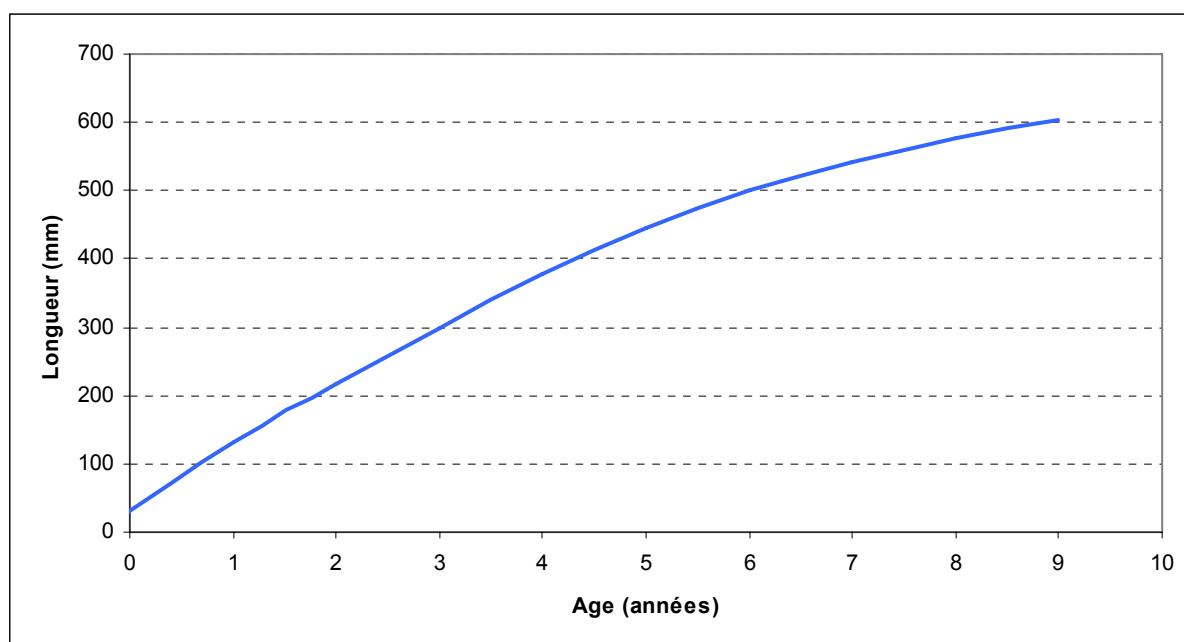
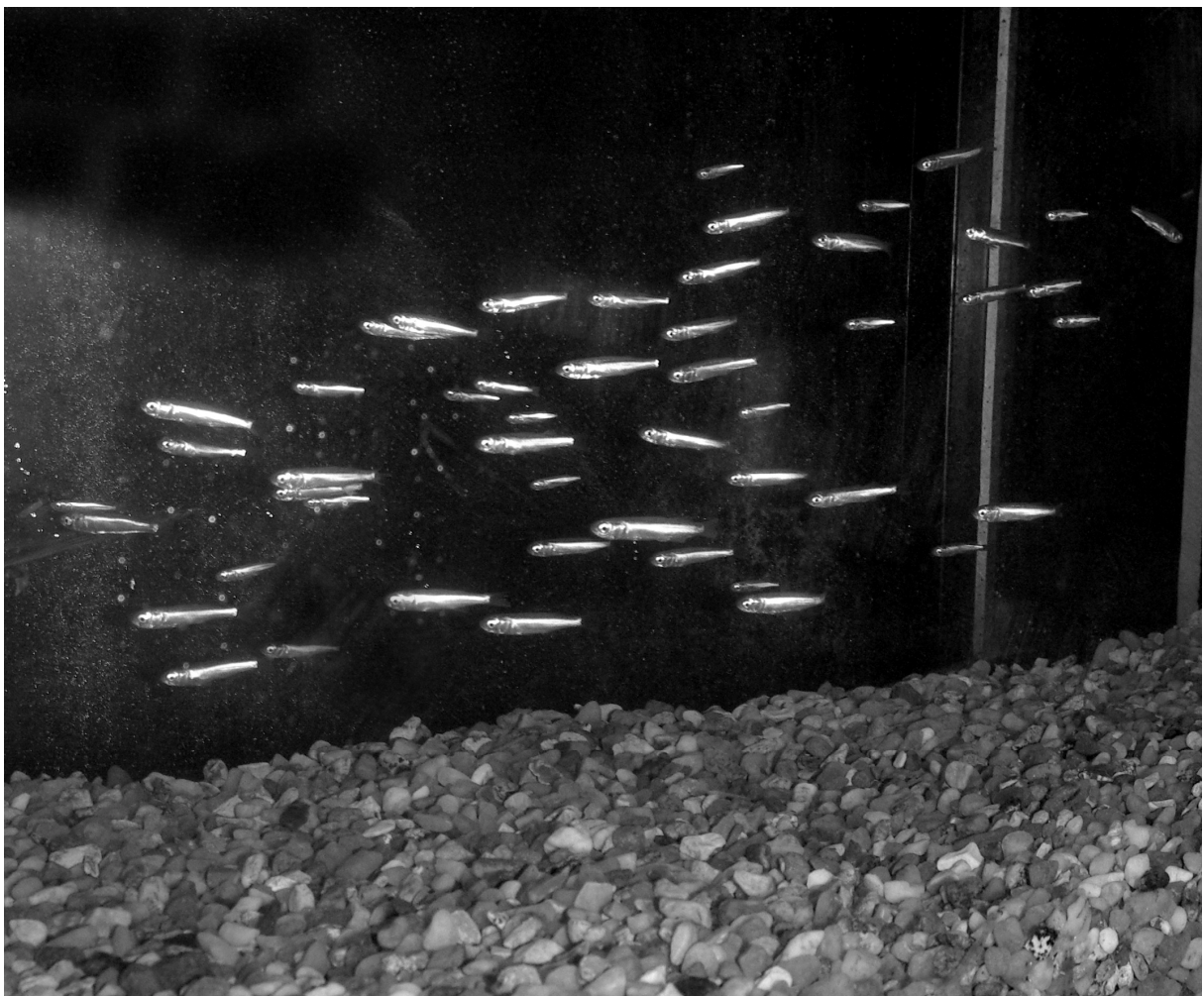


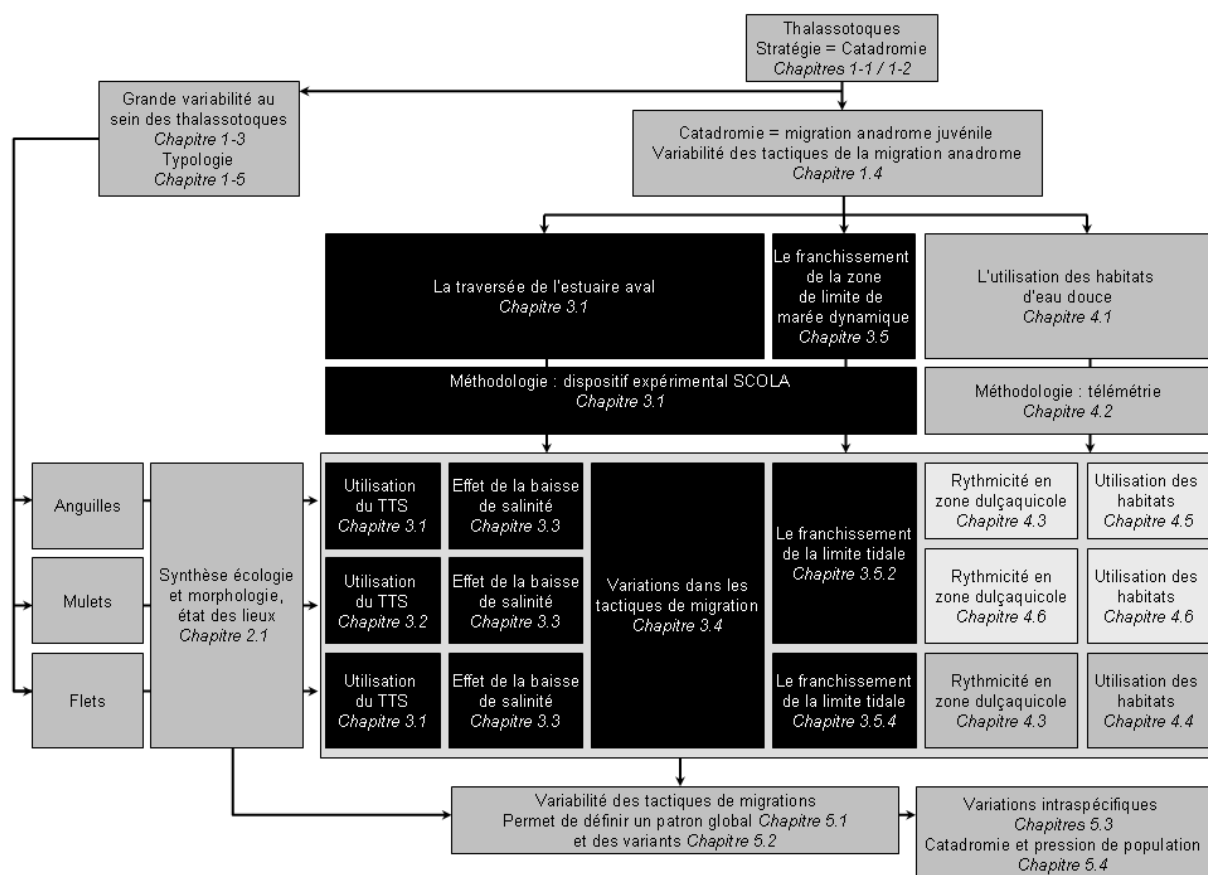
Figure 17 : Courbe de croissance des anguilles européennes



Chapitre 3

La traversée de l'estuaire tidal par les jeunes stades





3 LA TRAVERSÉE DE L'ESTUAIRE TIDAL PAR LES JEUNES STADES

Nous venons de voir que les larves de thalassotoques émergent toutes en milieu marin, plus ou moins loin de leur futur habitat de croissance. Le regroupement des larves et post-larves sur le talus continental s'effectue grâce aux courants marins pour les anguilles (Elie, 1979; Tesch, 1977) et les flets (Harlay, 2001). Les mulets sont attirés vers ces zones par rhéotaxie et chémotaxie (Gautier and Hussenot, 2005). Nous considérons cet événement comme le moment 0 de la migration de colonisation. L'analyse comparative des tactiques de colonisation à partir de ce moment 0 commence donc par l'étude de la première phase de cette colonisation : la traversée de l'estuaire tidal.

3.1 INTRODUCTION ET MÉTHODOLOGIE

3.1.1 Contexte et problématique

Ce sont donc ces stades sensibles qui doivent entreprendre la remontée des estuaires. Pour remonter dans les estuaires, les civelles utilisent les courants de marée, en migrant dans la colonne d'eau pendant les flots et en redescendant dans le substrat pendant les jusants. Ce type de déplacement est appelé transport tidal sélectif (TTS) (Forward and Tankersley, 2001; Gibson, 2003). Il existe plusieurs types de TTS. Le transport d'un individu de l'aval vers l'amont en utilisant les courants de marée montante est appelé « transport par flots » (flood-tide transport en anglais). A l'inverse, le transport de l'amont vers l'aval en utilisant les courants de marée descendante est appelé « transport par jusants » (ebb-tide transport en anglais). Le transport par flots chez la civelle d'anguille a été mis en évidence depuis les années 1960 (Creutzberg, 1959, 1961; Jellyman, 1977; McCleave and Kleckner, 1982; McCleave and Wippelhauser, 1987; Wippelhauser and McCleave, 1987).

Chez le flet européen, un tel transport a aussi été mis en évidence, mais uniquement pour les stades larvaires (Bos, 1999a, b; Jager, 1998, 1999, 2002; Jager and Mulder, 1999). Aucune mention de TTS n'a été faite pour les stades plus avancés.

Chez le mulot porc en revanche, l'utilisation du TTS n'a jamais été démontrée jusqu'à présent, que ce soit pour les larves ou bien encore pour les juvéniles.

L'état des connaissances concernant le comportement des thalassotoques en milieu estuarien et pendant leur phase de colonisation est donc limitée uniquement à l'anguille

européenne. Sur cette espèce, plusieurs études indiquent la présence ou l'absence dans l'eau provenant des rivières de plusieurs substances qui permettent aux civelles de différencier les masses d'eaux continentales des masses d'eaux marines et pouvant donc être utilisées comme orientateurs. Parmi ces substances, nous pouvons citer la salinité, les géosmines (amino-acides provenant de champignons terrestres) ou bien plus généralement toutes les molécules qui font partie du groupe appelé « odeur de l'eau » (Edeline et al., 2005; Sola and Tongiorgi, 1996; Sorensen, 1986; Tosi and Sola, 1993; Tosi et al., 1990). Le gradient de température orienté vers le haut des bassins versants semble aussi pouvoir orienter les migrations de colonisation des anguilles (Tosi et al., 1988). Pour les deux autres espèces thalassotoques, les études sont beaucoup plus rares et nous ignorons encore les mécanismes et les comportements qui guident les larves depuis leur lieu d'émergence jusqu'aux milieux dulçaquicoles, même si un attrait des larves de flets vers les eaux à faible salinité a été mise en évidence (Bos and Thiel, 2006).

Les mécanismes du transport tidal sélectif sont aussi pour l'instant assez mal connus (**Figure 18**).

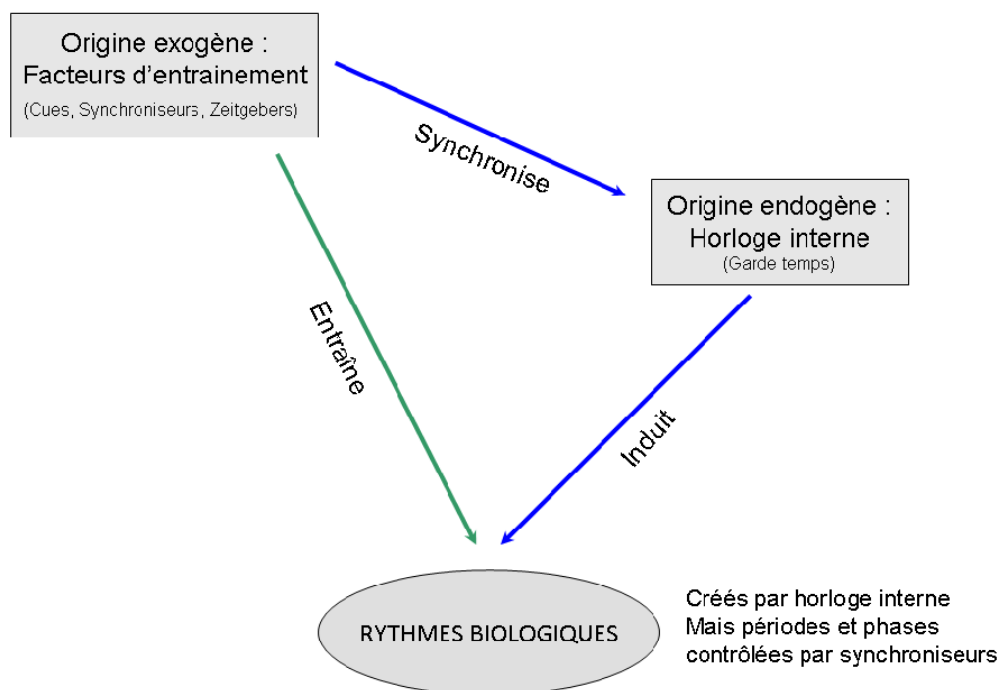


Figure 18 : Déterminismes du TTS

Comme pour la plupart des rythmes biologique, l'une des hypothèses principales repose sur une origine endogène, gouverné par l'horloge interne de l'individu (Boehlert and Mundy, 1988). Ainsi, de manière régulière, l'individu remonterait dans la colonne d'eau. Ce rythme étant synchronisé avec les flots (marée montante), il en résulterait une progression vers l'amont dans l'estuaire. De plus, la synchronisation avec les facteurs exogènes appelés « cues » (dans notre cas : le changement de sens du courant lors d'un cycle de marées) permet l'utilisation du TTS tout au long de l'estuaire, même quand le rythme tidal se déforme. Cette voie est représentée en bleu sur la **Figure 18**. La seconde hypothèse repose sur une réponse directe aux facteurs environnementaux. Le TTS serait alors une réponse comportementale à certains facteurs environnementaux comme le gradient de salinité décroissant orienté des rivières vers la mer. Quelques exemples de migrations intertidales répondant principalement à des cues exogènes existent dans la littérature (Gibson, 2003) (En vert sur la **Figure 18**). L'hypothèse de l'existence de cette voie est renforcée car le pouvoir attractant de certaines molécules présentes dans l'eau douce et même de l'absence de salinité sur les civelles d'anguilles européennes a déjà été démontré (Edeline et al., 2005; Sola and Tongiorgi, 1996; Tosi et al., 1990). Dans l'état des connaissances scientifiques actuelles, les deux modes de déterminisme semblent coexister (Forward and Tankersley, 2001).

Dans ce contexte, nous allons donc essayer de répondre à la problématique générale de cette partie :

Comment la diversité écologique et morphologique des thalassotoques se traduit-elle lors de la traversée de l'estuaire tidal par les jeunes stades ?

3.1.2 Le choix du travail en structure expérimentale pour étudier le TTS

Classiquement en écologie, deux approches majeures sont utilisées pour étudier des comportements en milieu estuarien et mettre en évidence d'éventuels transports tidaux sélectifs (Gibson, 2003). La première consiste à réaliser des échantillonnages à différentes étapes de la marée sur une même zone. Ainsi en comparant les données de captures entre le flot et le jusant, il est possible de démontrer l'utilisation préférentielle de l'un des courants. Une seconde approche consiste à suivre des individus par télémétrie, et à étudier

leur comportement durant les deux phases d'un cycle de marée. Cette technique est cependant réservée aux individus de grande taille, capable de supporter l'implantation d'un émetteur de signal (Lepage et al., 2005). Pour étudier le comportement de jeunes stades comme des larves ou des post-larves, seule la méthode par échantillonnages séquentiels est possible. Cependant, les larves évoluant en milieu naturel sont soumises à l'ensemble des facteurs environnementaux présents sur le site. Il est donc difficile d'évaluer la part des différents facteurs dans le comportement observé. Une approche expérimentale permet au contraire d'isoler chacun des facteurs afin de les étudier séparément. De plus, lors d'un prélèvement, le comportement du poisson ne peut pas être clairement identifié. Un poisson prélevé durant un courant de marée pouvait soit nager dans la direction de ce courant, soit au contraire résister et lutter contre ce courant. Ces deux comportements totalement différents ne sont donc pas différenciables, et les individus pratiquant ces deux comportements seront analysés de la même manière. Une observation directe en structure expérimentale permet de palier à ce biais et c'est donc cette méthode qui a été retenue. L'utilisation de structures expérimentales présente de nombreux avantages, comme la possibilité d'analyser à haute fréquence des comportements, la possibilité de contrôler les facteurs environnementaux et la possibilité de suivre les paramètres d'études en continue. En revanche, il est néanmoins nécessaire de nuancer ces propos et de garder à l'esprit qu'une expérimentation en milieu expérimental reste une simulation des conditions environnementales, aussi fidèle soit-elle. L'interprétation de données issues de structures expérimentales nécessite donc une certaine prudence et peut donner lieu à des surinterprétations. Nous nous sommes efforcés de prendre en compte cet aspect dans l'ensemble de ce travail.

3.1.3 Dispositif expérimental

3.1.3.1 Description de la structure expérimentale

La structure d'étude du comportement larvaire (SCOLA) est une structure originale, élaborée par le Cemagref sur sa station expérimentale de Saint-Seurin sur l'Isle. Elle est composée de trois bassins ellipsoïdes identiques et indépendants (SCOLA A, B et C) fonctionnant en circuit fermé (**Figure 19**).

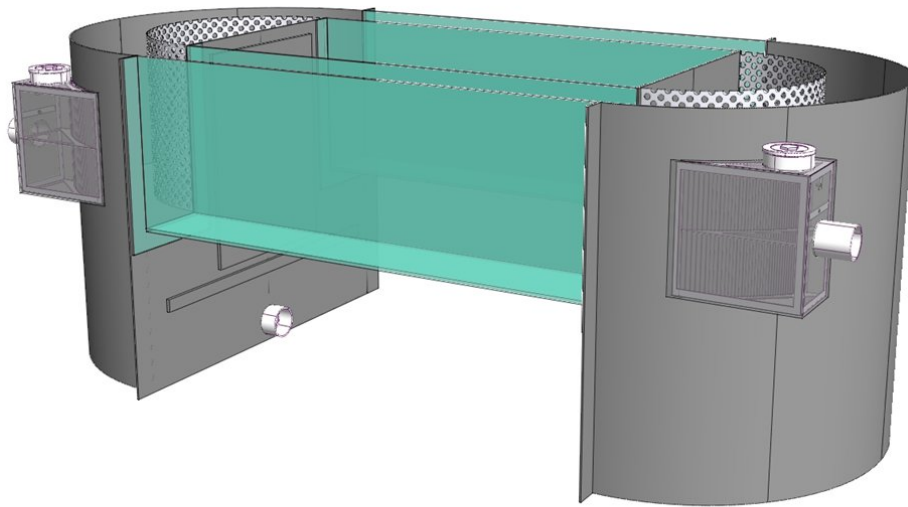


Figure 19 : Image d'illustration d'un bassin SCOLA

Les chenaux de nage dans ces bassins mesurent 30 cm de large et 55 cm de haut. La longueur totale au centre des chenaux est de 8 m. Le volume d'eau dans chaque structure est d'environ 4m³. Une pompe hydraulique de circulation associée à deux injecteurs positionnés en sens opposé permet la création d'un courant d'eau dans les structures. La vitesse et le sens de ce courant sont contrôlables. Un circuit de conditionnement de l'eau est composé d'une pompe hydraulique, d'une série de filtres de porosité décroissante, d'un module de stérilisation par lumière UV et d'un système de régulation de température. Ce système a été conçu pour maintenir la température de l'eau dans les structures entre 5 et 25°C quelles que soient les conditions extérieures. Le dispositif complet est détaillé dans la **Figure 20**.

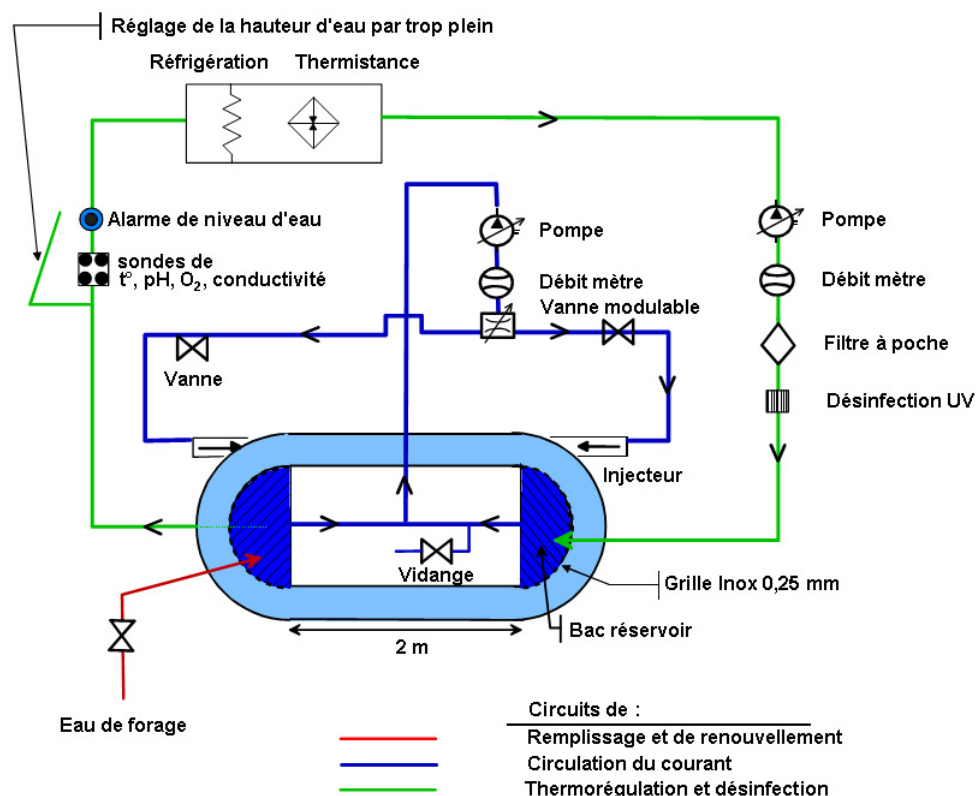


Figure 20 : Ensemble du dispositif pour un bassin

L'enregistrement des paramètres de l'eau (température, pH, oxygène, conductivité) se fait en continu à l'entrée de ce circuit. Un système de gestion de la salinité permet de baisser la salinité dans les structures par ajout d'eau douce. Enfin, l'ensemble des organes des trois structures est relié à une centrale de gestion automatisée. Des programmes commandent en permanence l'ensemble des organes de la structure, et assurent aussi la surveillance du bon déroulement des expérimentations.

3.1.3.2 Caractéristiques de l'enregistrement vidéo

Un système d'enregistrement vidéo permet l'enregistrement du déplacement des individus dans les trois structures. Ce dispositif est composé d'une caméra infrarouge par bassin, positionnée de façon à filmer le canal de nage sur 70 cm de large. Des spots à lumière infrarouge sont positionnés au dessus des bassins. Ils permettent de filmer les poissons même dans l'obscurité. Les poissons ayant à peu près la même gamme de sensibilité à la lumière que l'œil humain (380 - 780 nm, (Blaxter, 1970)), nous supposons que le

comportement des poissons n'est pas modifié par la présence de lumière infrarouge dans les structures.

En théorie, il est possible d'enregistrer le comportement des poissons dans les structures en continu. En pratique, un tel enregistrement nécessiterait des capacités de stockage assez importantes (60 To pour trois structures enregistrées 24h / 24 durant 21 jours) et plusieurs manipulations assez délicates, comme le changement de disques durs. Au moment de la conception du protocole, une fréquence et une durée d'analyse sont donc fixées. La durée d'analyse correspond à la durée pendant laquelle le comportement des poissons sera analysé. Dans notre cas, pour l'étude des comportements migratoires, la durée d'analyse a été fixée au temps moyen nécessaire pour un mulot de faire le tour de la structure. La présence de bancs de mulots a été utilisée afin de déterminer cette durée. Pour les deux autres espèces, comme aucun comportement grégaire n'a été observé, la même durée a été utilisée. Ainsi, lors de l'analyse d'une vidéo, l'ensemble des individus en train de nager sera comptabilisé. Cette durée permet aussi de s'assurer de ne pas recompter deux fois le même individu. Même s'il n'est pas possible d'affirmer l'exactitude de cette méthode de dénombrement, nous pouvons cependant considérer que le dénombrement est homogène durant toute la durée de l'expérience, ce qui est le plus important pour la recherche de rythme. La fréquence d'analyse correspond au nombre de vidéos analysées par unité de temps. Cette fréquence doit être la plus haute possible afin d'obtenir la meilleure précision possible lors de l'analyse, mais doit rester aussi techniquement abordable dans le cas d'un dépouillement manuel. Dans notre cas, la durée d'analyse était de 60 secondes et la fréquence était fixée à 1 vidéo analysée toutes les 15 minutes, soit 4 vidéos par heure.

3.1.3.3 Elaboration d'une chaîne de traitement

Par sécurité, lors de l'expérimentation, une durée d'enregistrement supérieure à la durée d'analyse était programmée afin de pouvoir à posteriori revenir sur un comportement particulier. Cette durée d'enregistrement était égale à 3 fois la durée d'analyse, et permettait donc de disposer d'une minute avant et après le segment analysé afin de revenir sur une action particulière (**Figure 21**).

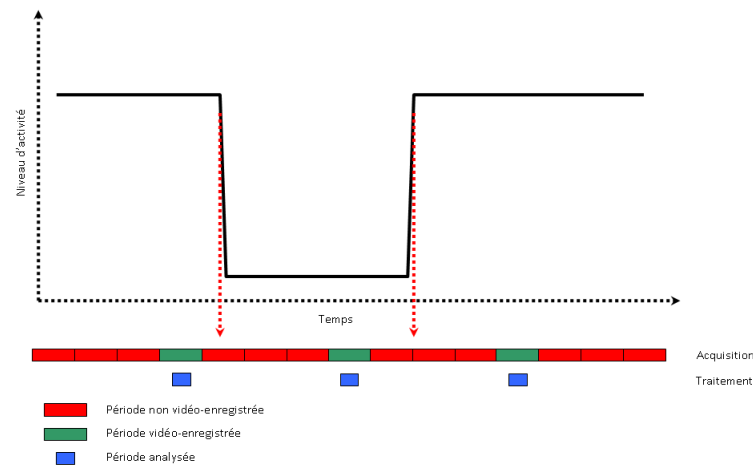


Figure 21 : Fréquence et durée d'analyse

La première étape de la chaîne de traitement était donc d'extraire le segment de vidéo à analyser dans les segments de vidéo enregistrés. Une macro a été réalisée à l'aide du logiciel libre « SuperMacro ». Ce logiciel permet la création et l'exécution de macros dites « universelles », non liées à un programme mais à l'ensemble du système d'exploitation. Une macro a donc été créée afin de réaliser automatiquement la recherche, l'extraction et le renommage des segments vidéos à analyser. Une fois terminés, les segments vidéos à analyser sont découpés au bon endroit, renommés et rangés afin d'être analysés par un opérateur. Pour une expérimentation de 21 jours, avec une fréquence d'analyse de 4 séquences vidéos par heure, ce sont donc 2016 vidéos par structure qui sont préparées pour l'analyse.

3.1.3.4 L'analyse des vidéos

La totalité des vidéos ainsi préparées a ensuite été analysée et les poissons ont été dénombrés manuellement par un opérateur. Le comportement des individus était associé à leur dénombrement. Ainsi, dans notre cas, trois comportements étaient relevés.

Le comportement des poissons nageant dans le sens du courant a été qualifié de R-- (pour rhéotaxie négative, et position décroissante par rapport au substrat). Le comportement des poissons remontant le courant a été qualifié de R++ (pour rhéotaxie positive et position croissante par rapport au substrat). Enfin, le troisième comportement correspondant à une

position stationnaire était qualifié de R+ (pour rhéotaxie positive mais sans déplacement de position) (**Figure 22**).

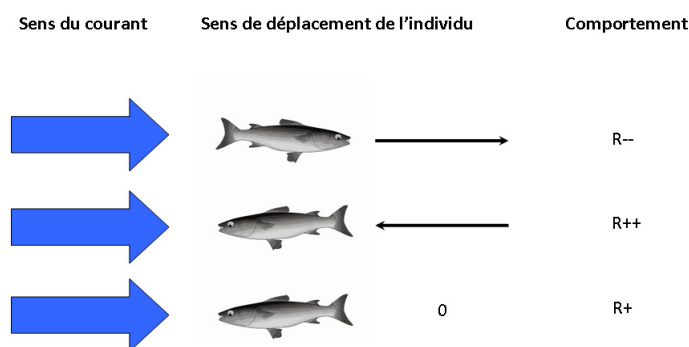


Figure 22 : Typologie des 3 types de comportements rencontrés

Pour chaque vidéo analysée, un opérateur a dénombré l'ensemble des poissons traversant la fenêtre d'observation et a noté les comportements associés. Une base de données pour chaque espèce et pour chaque structure a ainsi été créée, reprenant pour chaque unité de temps d'analyse le dénombrement des individus pratiquant chacun des trois différents comportements.

Une automatisation de l'analyse est toujours en cours de développement mais n'a pu être utilisée dans cette étude par manque de temps.

3.1.4 Mise au point méthodologique sur les techniques de recherche de rythme

3.1.4.1 Les techniques de recherche de rythme en écologie

En écologie, la recherche de rythmes (comme le TTS) dans des séries biologiques se fait classiquement à l'aide de deux outils statistiques : les autocorrélations et les méthodes basées sur le principe de maximum d'entropie (Dowse, 2007; Dowse and Ringo, 1989).

L'autocorrélation est une corrélation croisée d'un signal par lui-même. Cet outil va rechercher dans un signal des profils se répétant à intervalles réguliers, c'est-à-dire des profils corrélés avec des versions d'eux-mêmes décalées dans le temps. Le test mathématique consiste donc à dupliquer la série temporelle $X_i, i=1, \dots, N$ afin de former une seconde série temporelle $Y_i, i=1, \dots, N$. La corrélation entre ces deux séries est ensuite calculée de manière classique en calculant les coefficients de corrélation de chaque paire de données (X_i, Y_i) (Dowse and Ringo, 1989).

Les méthodes basées sur le principe de maximum d'entropie (Maximum Entropy Methods) reposent sur la transformation de Fourier. Cette opération permet de transformer toute fonction intégrable dans $\mathbb{R}$ en une somme infinie de fonctions trigonométriques :

$$F_n(x) = a_0 + (a_1 \cos(x) + b_1 \sin(x) + \dots + (a_n \cos(nx) + b_n \sin(nx)))$$

La **Figure 23** représente une illustration de l'utilisation du principe de Fourier en représentant le résultat d'une addition de deux sinusoïdes.

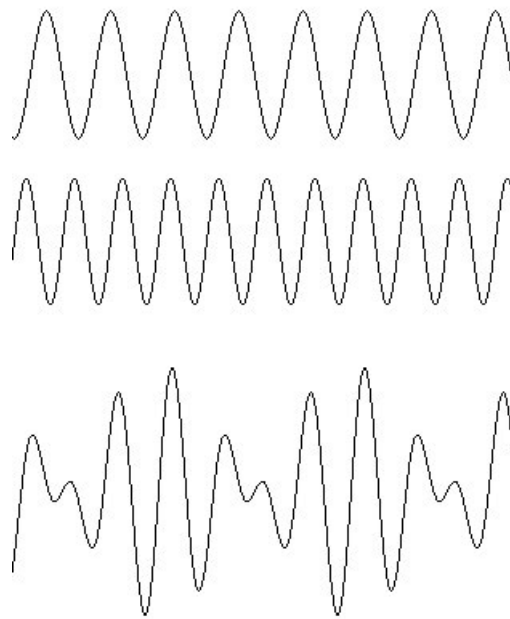


Figure 23 : Addition de deux sinusoïdales

La technique du MESA (Maximum Entropy Spectral Analysis) consiste donc à tenter de décomposer un signal quelconque en modélisant plusieurs fonctions trigonométriques, puis à comparer l'ajustement du modèle ainsi obtenu avec les données de la série initiale. Ainsi, en retrouvant les fonctions trigonométriques à la base du modèle, cet outil permet d'extraire tous les rythmes présents dans une série de données.

Dans la littérature, les deux techniques sont utilisées conjointement et un résultat est validé uniquement lorsque les résultats provenant des deux méthodes sont concordants.

3.1.4.2 L'influence des paramètres d'analyse dans la précision des résultats

La qualité d'une analyse par autocorrélation ou par MESA dépend des paramètres de l'analyse. Ainsi, la fréquence d'analyse est le critère le plus important d'une analyse. Soit $S(t)$ une série biologique donnée. Dans le cas d'une observation en continu, la série biologique et

donc toutes ses variations sont parfaitement connues. En revanche, lors de l'utilisation d'un signal échantillonné, il faut s'assurer que celui-ci contienne bien toute l'information du signal analogique d'origine. Une fréquence d'échantillonnage trop faible par rapport aux fréquences recherchées entraîne forcément une perte d'information. Cette perte a lieu pour une fréquence d'échantillonnage supérieure ou égale à la fréquence du signal, mais aussi pour les fréquences légèrement inférieures (**Figure 24**).

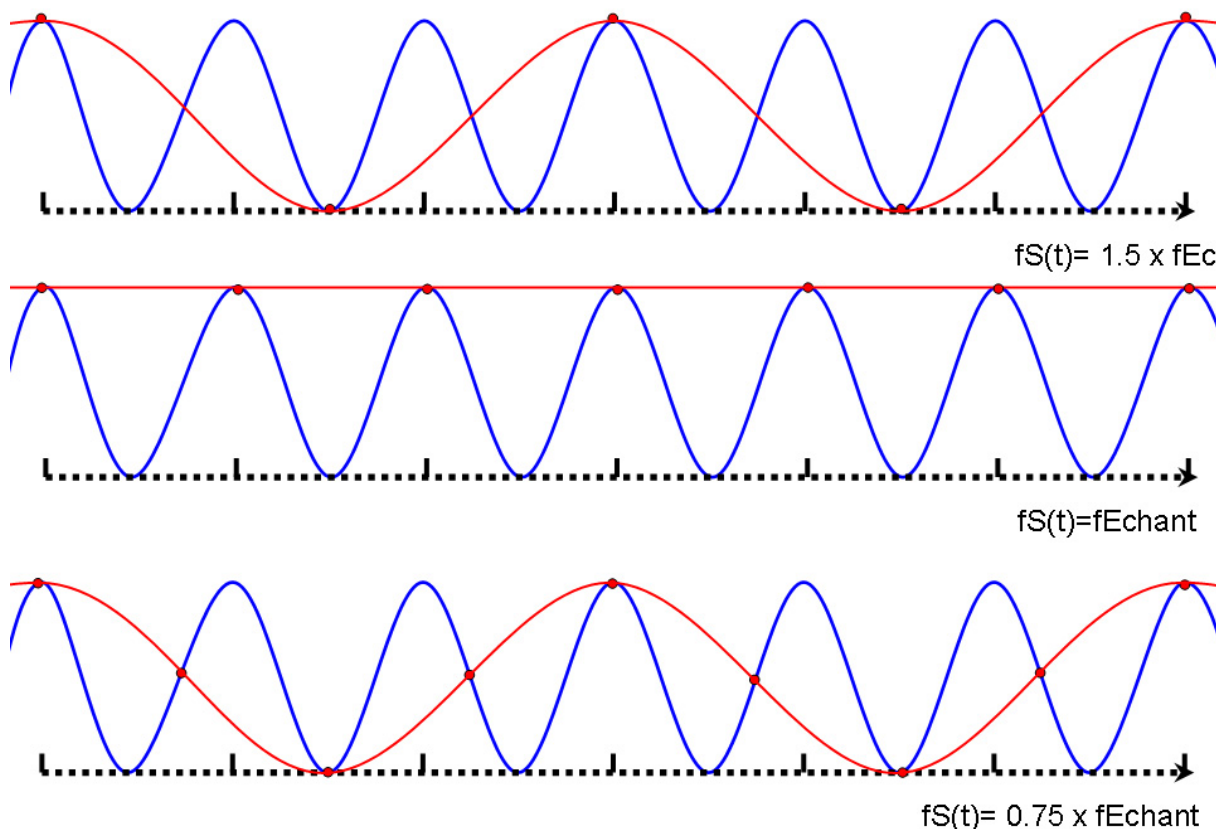


Figure 24 : illustration de l'influence de la fréquence d'échantillonnage sur le signal échantillonné. Le signal d'origine est représenté en bleu. Les échantillonnages sont représentés par les points rouges et le signal échantillonné est la courbe rouge qui relie ces points.

Pour choisir la bonne fréquence d'échantillonnage, le théorème de Nyquist-Shannon, écrit en 1928 et republié sous forme d'article classique en 2002, est utilisé. Ce théorème indique que pour qu'un signal ne soit pas perturbé par l'échantillonnage, la fréquence de l'échantillonnage doit être supérieure au double de la plus haute fréquence contenue dans le signal (Nyquist, 1928, 2002). Cette fréquence d'échantillonnage est appelée fréquence de Nyquist. La **Figure 25** illustre l'effet d'un échantillonnage à la fréquence de Nyquist sur une

série temporelle. La série échantillonnée correspond parfaitement à la série initiale : il n'y a aucune perte de données

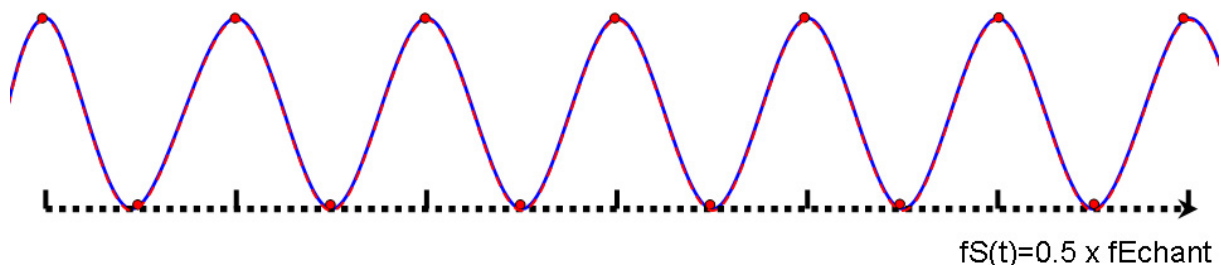


Figure 25 : Echantillonnage à la fréquence de Nyquist. Le signal d'origine est représenté en bleu. Les échantillonnages sont représentés par les points rouges et le signal échantillonné est la courbe pointillée rouge qui relie ces points.

L'utilisation de ce théorème nécessite cependant de connaître a priori le rythme recherché dans la série temporelle étudiée. Dans notre cas, le principe est de soumettre les jeunes thalassotoques aux conditions estuariennes afin de provoquer une réaction pouvant être assimilée à du transport tidal sélectif. Sur la façade Atlantique, le rythme des marées est de 12.4 heures de période, ce qui correspond au passage d'un état 1 (Pleine mer par exemple) à un état 2 (Basse mer dans notre exemple) et à un retour à l'état 1 (Pleine mer). Ainsi, selon le théorème de Nyquist, une fréquence d'échantillonnage égale au double de la fréquence du signal initial ($2 \times 1/12.4 = 0.1613$) serait suffisante pour mettre en évidence un rythme tidal. Ramenée en période, cette fréquence correspond à un échantillonnage toutes les 6.2 heures. Il a été décidé de baisser très fortement cette période pour notre échantillonnage pour plusieurs raisons. Tout d'abord, le théorème de Nyquist-Shannon a été énoncé dans le domaine des télécommunications et concerne donc idéalement des séries non perturbées. Dans le cadre d'étude écologique sur des organismes vivants, il est évident que le signal sera perturbé. De plus, même si le principe des expérimentations repose sur l'initiation d'un rythme tidal, nous allons rechercher tous les rythmes qui pourraient être contenus dans ce comportement, comme par exemple des phénomènes de fatigue ou au contraire d'entraînement. En choisissant une période d'analyse de 6.2 heures, il aurait été impossible de conclure à la présence ou l'absence de rythmes comportementaux inférieurs à une

période de 12.4 heures. Nous avons donc décidé d'utiliser une période d'échantillonnage de 0.25 heure, nous permettant théoriquement de mettre en évidence des comportements réguliers de période allant jusqu'à 0.5 heure.

3.1.4.3 Cas particulier : autocorrélations non efficace

Dans le cadre de notre étude, nous nous sommes rendus compte très rapidement de l'inefficacité des autocorrélations pour mettre en évidence des rythmes dans nos séries de données. Pour essayer de comprendre ce phénomène, des simulations mathématiques ont été réalisées. Une série temporelle virtuelle a été créée en associant deux séries temporelles virtuelles de périodicités 12.4 et 24.0 heures (**Figure 26**) permettant de simuler un rythme activité selon un cycle tidal et un cycle nycthéméral.

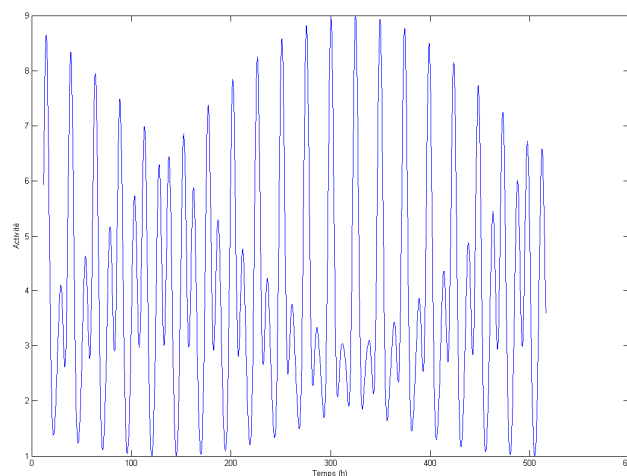


Figure 26 : Série temporelle produit des deux séries temporelles virtuelles.

Dans le cadre d'une association de type multiplicative avec amplitude équivalente, les résultats étaient concluants pour les deux types d'analyses (**Figure 27 et Figure 28**) car les deux cycles d'activité étaient visibles avec les deux méthodes, démontrant la capacité pour ces deux analyses à faire ressortir des rythmes cachés dans des séries de données.

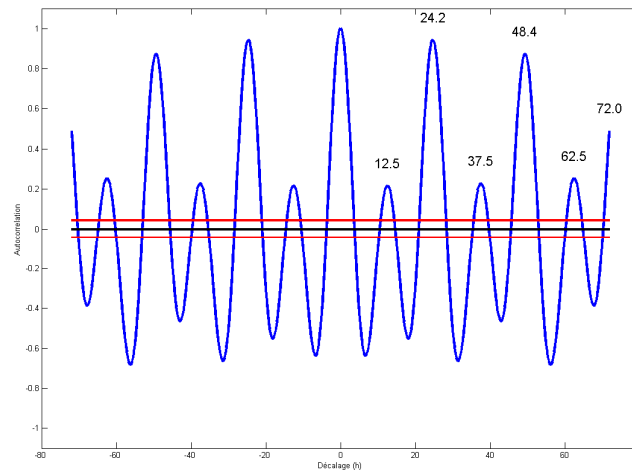


Figure 27 : Résultats de l'analyse par autocorrélation sur la série Produit. La durée du décalage entre la série et son double est présentée en abscisse. Le niveau de la corrélation entre ces deux signaux est présenté en ordonnée, de 1 (totalement identique) à 0 (totalement différent). A l'abscisse 0, la corrélation est de 1 par définition. Le signal est quasi parfaitement répété à 24 heures mais aussi significativement à 12.5 heures.

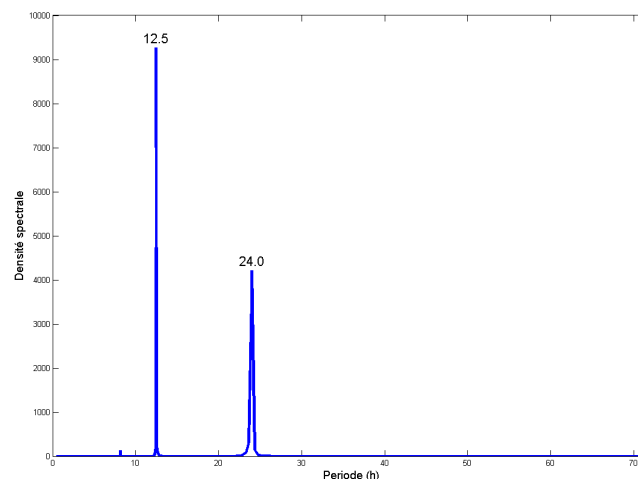


Figure 28 : Résultats de l'analyse par MESA sur la série Produit. La période est représentée en abscisse et la densité spectrale correspondant à chaque période est représentée en ordonnée. La hauteur du pic mais aussi sa forme permettent de qualifier l'importance de ce rythme. Ici le rythme le plus fort correspond à une période de 12.5 heures et un second rythme de moindre importance se situe à 24 heures.

En revanche, nous avons constaté que dans un cas particulier bien précis, les analyses n'étaient pas concluantes. En effet, la présence d'un rythme de type « tout ou rien » dans une des séries virtuelles d'origine (ici celle de 24.0 heures pour l'exemple) perturbe totalement l'analyse par autocorrélation (**Figure 29**).

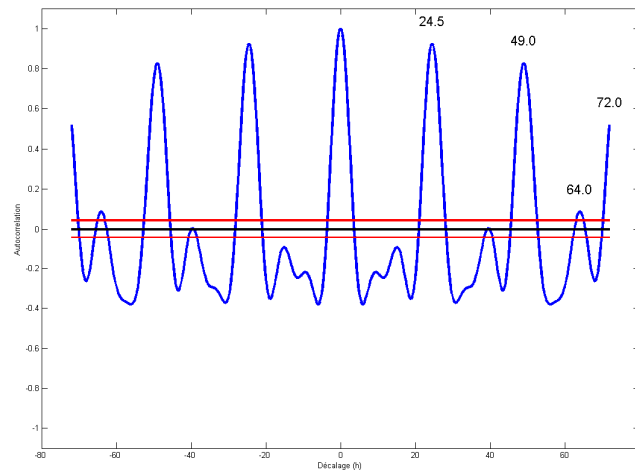


Figure 29 : Résultats de l'analyse par autocorrélation sur la série Produit de type On/Off

En revanche, l'analyse par MESA s'est montrée très efficace sur ce genre de rythme (**Figure 30**).

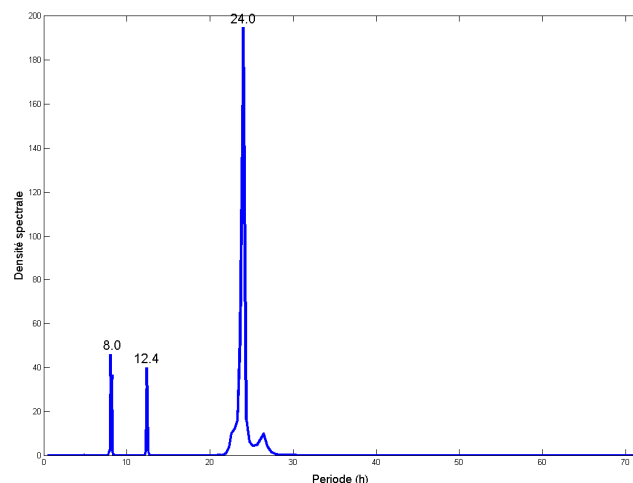


Figure 30 : Résultats de l'analyse par MESA sur la série Produit de type On/Off

Nous remarquerons ici que la série virtuelle à laquelle nous avons imposé un rythme de type « tout ou rien » (ici 24.0 h) a pris un important avantage sur la seconde série.

Ce type de rythme n'est pas rare en écologie, il correspond par exemple à une activité uniquement diurne de certains poissons. Ainsi durant la journée, l'ensemble des individus est actif, mais retourne immédiatement dans des zones refuges durant la nuit.

3.1.4.4 Création d'un nouvel indice pour juger de la qualité d'une synchronisation comportementale

Pour pallier ce problème, nous avons développé un nouvel indice visant à tester le niveau de la synchronisation entre l'activité de nage des individus et les rythmes environnementaux imposés (lumière et marée). Cet indice est basé sur une loi binomiale et utilise les diagrammes d'activité de nage (actogrammes) pour tester le pourcentage de probabilité qu'un événement se déroule pendant une période donnée. Les événements recherchés dans notre cas étaient les pics d'activité des actogrammes que nous avons définis comme événements majeurs dépassant 20 % de l'activité moyenne. Les périodes étaient les différentes modalités de courant (flot ou jusant) et de luminosité (jour ou nuit). La **Figure 31** illustre un actogramme dans lequel sont entourés en rouge les pics d'activité.

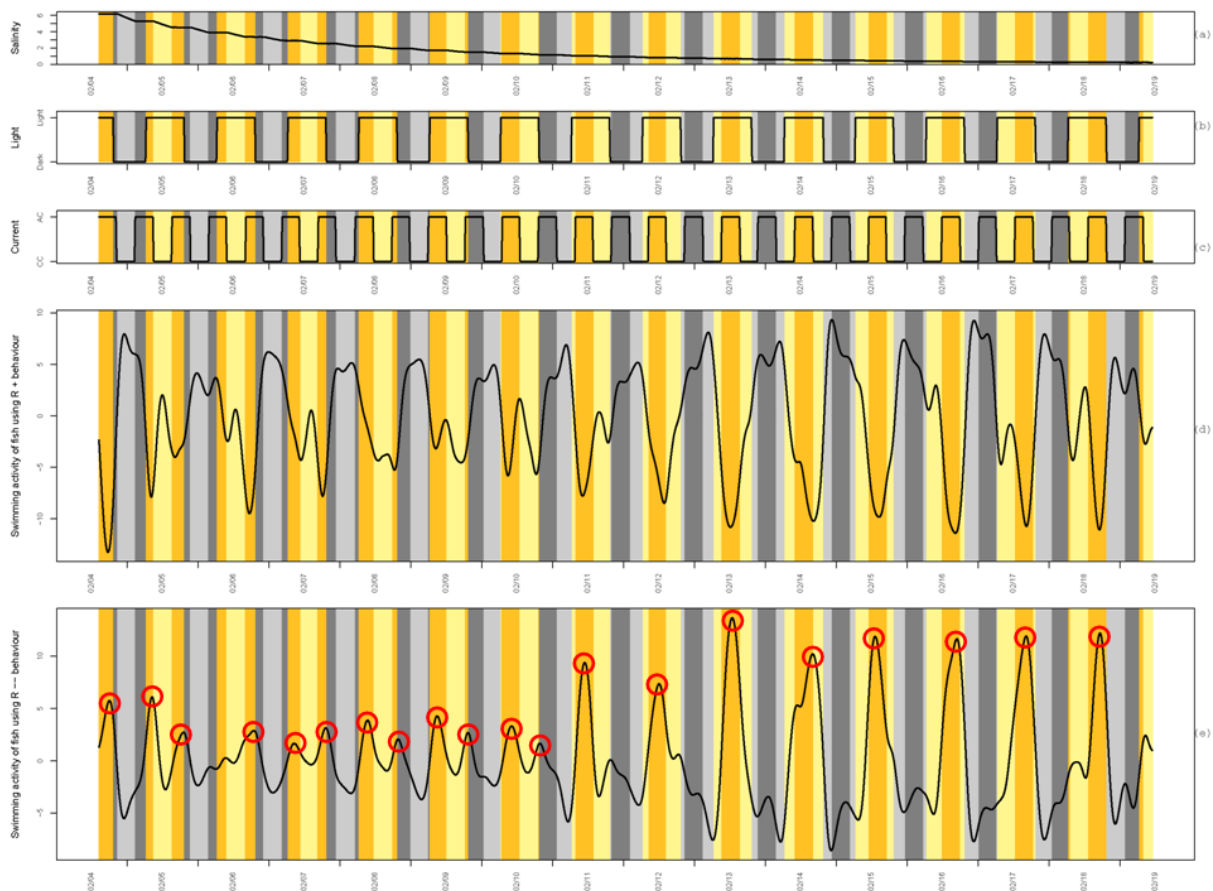


Figure 31 : Actogramme d'activité et indice de synchronisation

Deux indices ont donc été utilisés : un pour tester la présence de rythmes tidaux et un pour tester la présence de rythmes nycthéméraux. Le test réalisé permet de voir statistiquement

si les pics sont distribués de manière aléatoire ou bien alors s'ils sont regroupés pendant une modalité préférée. L'indice de synchronisation avec le rythme Jour / Nuit est défini comme :

$$I_{sync}(JN) = \frac{(\text{Nombre de pics se déroulant durant le jour} / \text{nombre total de pics}) - 0.5}{0.5}$$

L'indice de synchronisation avec le rythme tidal est défini comme :

$$I_{sync}(FJ) = \frac{(\text{Nombre de pics se déroulant durant le flot} / \text{nombre total de pics}) - 0.5}{0.5}$$

Un test binomial de significativité est ensuite effectué sur ces indices, et la synchronisation est considérée comme significative uniquement si le test de significativité dépasse le seuil de 0.95.

Dans la suite de nos expériences, nous avons donc décidé de ne pas utiliser les autocorrélations mais de les remplacer par une validation avec les indices de synchronisation. Ces indices présentent en plus l'énorme avantage d'être des indices numériques, permettant une comparaison de la synchronisation entre deux expériences ou deux espèces par exemple. Pour les MESA, aucune technique simple pour comparer la synchronisation entre deux séries rythmiques n'a pour l'instant été mise au point.

3.2 MISE EN ÉVIDENCE DU TTS CHEZ LES JUVÉNILES DE MULET

3.2.1 Introduction et problématique

Avant de pouvoir comparer les différentes tactiques utilisées par les thalassotoques lors de leurs migrations de colonisation, il a fallu confirmer l'utilisation pour les trois espèces du même type de transport. Pour l'anguille européenne, l'utilisation préférentielle des courants de marées a été démontrée depuis les années 1960, pour les stades post-larves (civelles) comme pour les stades juvénile et adulte (Creutzberg, 1958, 1959, 1961). De récentes études en milieu expérimental ont même permis la mise en évidence de phénomènes de synchronisation entre marée et activité de nage pour la civelle d'anguille européenne (Bolliet et al., 2007). De même pour le flet européen, le TTS a déjà été mis en évidence pour les stades larvaires (Bos, 1999a, b; Jager, 1998, 1999, 2002; Jager and Mulder, 1999). Même

si plusieurs auteurs ont démontré une persistance dans la capacité à utiliser ce mode de transport tout au long de la vie de l'animal (Forward and Tankersley, 2001) et qu'il est donc légitime de penser que les autres stades plus avancés de flet utilisent aussi préférentiellement les courants de marées pour se déplacer dans les zones tidales, aucune étude visant à valider ce point n'a jamais été réalisée. Pour le mulot porc, aucune étude n'a jamais démontré l'utilisation d'un tel mode de transport, quel que soit le stade ontogénique. En comparant le mode de reproduction de cette espèce avec les deux autres thalassotoques, il est légitime de soupçonner l'utilisation préférentielle des courants de marées pour les mulots porc. Mais les fortes différences écologiques entre les trois espèces pourraient entraîner de fortes différences dans le TTS, notamment au niveau du stade ontogénique concerné. Avant d'aller plus loin dans cette étude, il est donc nécessaire de tester l'existence d'un transport tidal sélectif chez les jeunes juvéniles de *Liza ramada*.

3.2.2 Experimental synchronisation between swimming activity and water current reversal in juvenile thinlip mullet *Liza ramada*



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jembe



Swimming activity responses to water current reversal support selective tidal-stream transport hypothesis in juvenile thinlip mullet *Liza ramada*

Thomas Trancart^{*}, Patrick Lambert, Eric Rochard, Françoise Daverat, Charles Roqueplo, Julien Coustillas

Cemagref, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 6 July 2010

Received in revised form 28 January 2011

Accepted 2 February 2011

Keywords:

Juvenile

Migration

Selective tidal-stream transport

Synchronisation

Thinlip mullet

Water current reversal

ABSTRACT

Swimming activity of thinlip mullet *Liza ramada* in response to water current reversal was investigated experimentally. A total of 130 young of the year thinlip mullet ranging in size from 22 to 36 mm were entered in trials with four different conditions over three weeks. The fish were subjected to current reversal (6.2/6.2 h) and a Light–Dark cycle (12/12 h). Swimming direction (with or against the current) was video-recorded throughout the experiments. The mullet showed an effective synchronisation of their swimming activity to water current reversal and Light–Dark cycle. This synchronisation could demonstrate the existence of a diurnal selective tidal-stream transport in the natural environment as observed in the two other European catadromous species.

© 2011 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The thinlip mullet *Liza ramada* (Risso) is a species widely spread in the Atlantic Ocean, Mediterranean Sea and Black Sea (Gautier and Hussenot, 2005). It is a catadromous species that uses both marine and freshwater environments, developing in fresh water and reproducing at sea (McDowall, 1988). On the East Atlantic coast, adults migrate towards the sea to spawn during autumn and early winter (Cassifour, 1975; Le Dantec, 1955). Juveniles arrive on the continental shelf from January to June (Gautier and Hussenot, 2005), then gradually colonise the watersheds from the estuary mouth to the upstream parts of the rivers. Thinlip mullet are often observed in the upper part of the rivers, sometimes very far from the sea (e.g. in 2008, a school of thinlip mullet were observed swimming through a dam on the Loire river, 660 km from the sea (<http://www.logrami.fr/node/27>)).

During the estuarine migration, the two other European catadromous species (European eel *Anguilla anguilla* and European flounder *Platichthys flesus*) use selective tidal-stream transport (STST) (Bos, 1999a,b; Creutzberg, 1958, 1959; Jager, 1999, 2001; Jager and Mulder, 1999; Jellyman, 1977; McCleave and Kleckner, 1982; McCleave and

Wippelhauser, 1987; Wippelhauser and McCleave, 1987). STST consists of horizontal transport with the fish entering the water column during one phase of the tide and descending to the bottom during the other (Forward and Tankersley, 2001; Gibson, 1978, 2003). During STST, vertical movements in the water column are cued by an internal circatidal clock controlled by environmental cues from river waters (Boehlert and Mundy, 1988), such as geosmin (Tosi and Sola, 1993), temperature (Tosi et al., 1990), and salinity (Sorensen, 1986).

In the water column, directional orientation to water currents is common among fish (Arnold, 1974, 1981). Fish can either swim with the current (negative rheotaxis) or against the current (positive rheotaxis). The behavioural response is elicited by visual and tactile stimuli (Arnold, 1974).

Most studies relating to STST consist of a comparison of experimental sampling under different tidal conditions. In the present work, we choose an experimental method that would record fish swimming behaviour under controlled conditions in order to analyse the underlying mechanism governing the STST and the cues that are timing and directing swimming activity. The video analysis of swimming behaviour was used to precisely discriminate the fish that were voluntarily swimming with the current and the fish that were swept away by the current. Such discrimination was impossible using traditional fishing methods.

This experiments goal was to experimentally investigate the synchronisation between the swimming activity of young of the year (YOY) thinlip mullet and changes in water current direction every 6.2 h combined with variation in salinity, under a 12 h Light/12 h Dark (L/D) cycle.

Abbreviations: STST, Selective Tidal-Stream Transport; MESA, Maximum Entropy Spectral Analysis; L/D cycle, Light–Dark cycle; YOY, Young Of the Year.

^{*} Corresponding author. Tel.: +33 5 57 89 08 00; fax: +33 5 57 89 08 01.

E-mail addresses: thomas.trancart@cemagref.fr (T. Trancart),

patrick.lambert@cemagref.fr (P. Lambert), eric.rochard@cemagref.fr (E. Rochard),

francoise.daverat@cemagref.fr (F. Daverat), charles.roqueplo@cemagref.fr

(C. Roqueplo), julien.coustillas@cemagref.fr (J. Coustillas).

2. Materials and methods

2.1. Fish collection

YOY thinlip mullet were caught with plankton nets (110 cm diameter) in the lower part of the Gironde estuary (southwest France, 45.5256° lat, -1.0426° long) in January (trial 1) and February 2008 (trial 2). The fishing gear was chosen to select fish smaller than 4 or 5 cm in length. YOY thinlip mullet length ranged from 22 to 36 mm (mean = 28.3 ± 5.4 mm) in January and from 19 to 37 mm (mean = 30.1 ± 6.7 mm) in February. Salinity was about 15 and water temperature about 11 °C during fish collection. Fish determination was performed using morphological criteria during sampling (Farrugio (1975) and Cambrony (1983) identification keys) and was verified at the end of the experiments using anatomical criteria. The boat speed during catch and the fish handling were carried out in order to avoid hurting the fish. After collection, the mullet were brought to the facility in an isotherm holding tank with an air pump. Transport by car lasted less than 1 h. Then fish were placed in an acclimation tank located in the experimental flume with the water temperature and salinity that were recorded during the catch. Because of careful procedures, the mortality rate from fishing to the end of acclimation was below 10%.

2.2. Experimental design and protocol

The thinlip mullet were observed in an annular flume (8 m long, 0.3 m wide, 0.6 m deep, 2 m³, Fig. 1). Environmental conditions (water temperature, salinity, photoperiod, luminosity, velocity current and current reversal) recorded during the fishing were recreated in this flume.

The substratum was made up of a 5 cm layer of gravel (1 cm mean diameter). A pump generated a water current of 10 cm/s, far below the maximum swimming performance of fish of that size (Blaxter, 1969).

Two antagonist floodgates were used to mimic a water current reversal every 6.2 h, which corresponds with the tidal reversal in the fishing area and in the sea. The two antagonist currents were called Clockwise Current (CC) and Anti-clockwise Current (AC). The water was kept at 11 ± 0.2 °C and was sterilised by UV light. A decrease in salinity was produced by a controlled freshwater addition to the flume every CC in order to mimic the salinity decrease occurring in natural environment during the ebb-tides. The salinity decreased from 15 to about 0 over a three week period. The salinity decrease was initially settled to 2 PSU every CC but was slow down when salinity reached low level. The water surplus was removed so that the water level remained constant.

All trials were conducted under a 12 h Light/12 h Dark photoperiod (L/D). The light intensity was set at 1.5 µW/cm² during light phases (Philips fluorescent lights, cool day-light quality, 6500 K) and 0 µW/cm² during dark phases.

The water temperature, conductivity and pH were continuously recorded by 3 sensors in the flume. All the equipment was controlled and automated from a remote terminal unit (S500, Sofrel).

We ended the acclimation period when the fish started to feed again, 2 days after collection. Thereafter, 65 YOY mullet were released into the annular flume, where they remained for 21 days. The number of fish studied was determined by preliminary tests for an optimal analysis. The fish were fed with artificial food (® Tyca pellets, 1.1 mm mean diameter) randomly every two or three days in order to prevent the apparition of behavioural rhythms. An automatic feeder controlled by the remote terminal unit dispersed the food in order to prevent human disturbance during the food distribution. The feed weighed 5% of the total weight of fish in the flume and was determined by preliminary test in order to keep fish in good condition.

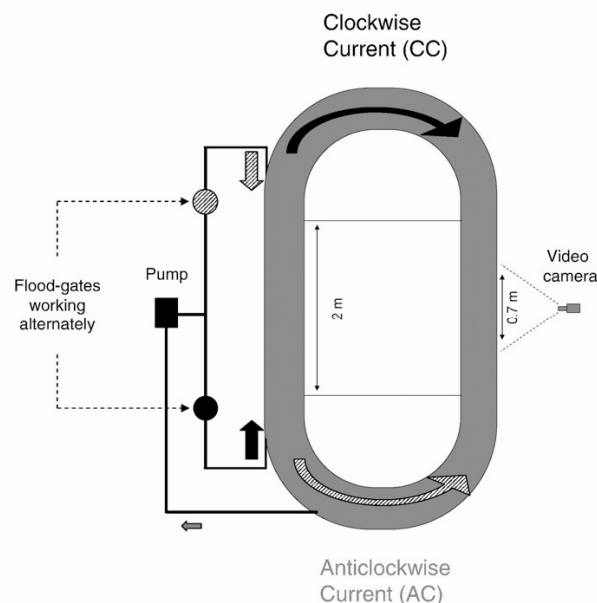


Fig. 1. Diagrammatic aerial view of the annular flume.

Prior to the experiments, another 10 mullets of the same batch were anaesthetised and sacrificed for biometric analysis by immersion in a solution of 0.5 ml/l Eugenol.

Two trials, in February and March, were carried out with the same experimental parameters.

2.3. Video recording

One Sony video infra-red camera was placed on the side of the tank to record a window of observation in the middle of the flume (Fig. 1). An infra-red light (850 nm) enabled us to record the fish during light and dark phases. The recording window was 60 cm wide and 70 cm high, so that the whole water column was recorded.

The duration of the video recordings was calculated according to the mean swimming speed of the fish. This duration enabled us to count all the fish swimming with the current around the flume.

In both trials, 1 min was recorded every 15 min. This frequency of recording was chosen using mathematic models with two cycles of 12.4 and 24.0 h. This frequency, used in similar experimental studies (Bolliet et al., 2007) permits to highlight the two cycles and was coherent with a manual analysis.

Due to serious errors in video storage in trial 1, we were unable to analyse the first 3 days and the last 3 days. These were exclusively recording errors, so fish behaviour was not impacted.

2.4. Database of measured variables

The swimming activity of the fish was analysed in the recorded video observations (i.e. 1 min every 20 min for the 2 trials). Swimming activity was categorized using the number of thinlip mullet swimming through the camera's field of view with the current (negative rheotaxis) or against the current (positive rheotaxis). The fish were counted in accordance with the nature of their rheotaxis. "R — behaviour" was defined as the behaviour of the fish swimming with the current. "R ++ behaviour" was defined as the behaviour of the fish advancing against the current. The ground speed of fish exhibiting the two different behaviours (R — and R ++) was measured during the last day using a ruler placed on the bottom of the flume. We esteemed that the swimming speed was constant over the three weeks period. Because the speed of progress against the current was low compared with the speed of the fish swimming with the current, a correction factor was used in order to include all the fish exhibiting the R ++ behaviour. The correction factor was the ratio between the two ground speeds:

$$\text{Correction Factor} = \frac{\text{ground speed of R — fish}}{\text{ground speed of R ++ fish}}$$

The number of fish exhibiting the R ++ behaviour was rectified by multiplying number of fish by correction factor. We assumed that fish not exhibiting one of these behaviours were maintaining a stationary position using active swimming against the current. This third behaviour was called "R +" (positive rheotaxis but stationary position).

For each video recording, the number of fish exhibiting R — and R ++ behaviour was counted. The number of fish with R + behaviour was deducted from the other two. Three data sets were obtained from each trial corresponding to the three categories: one with R — behaviour, one with R ++ behaviour and one with R + behaviour.

When schools of fish were observed, the number of fish and the number of schools were recorded.

Variables used in the database construction are summarised in the Table 1.

2.5. Data analysis

In the present study involving two cues, photoperiod and water current reversal, we had to adapt a traditional analysis method to take into account two simultaneous periodicities.

The periodicity of swimming activity of fish exhibiting R — and R ++ behaviours according to water current direction and photoperiod was estimated using Maximum Entropy Spectral Analysis (MESA) (Dowse and Ringo, 1989). MESA is a spectral analysis based on a Fourier transform that permits to extract reliable information on period, phase, and signal robustness from biological rhythm data (Dowse, 2007). Linear least-squares trends were removed beforehand. High-frequency noise and non-linear trends were removed using a pass band (1–6–30–72 h) Butterworth filter.

In similar study, swimming activity was considered significantly rhythmic only if dominant peaks in the MESA were obvious on visual inspection of the actogram (McCleave and Wippelhauser, 1987). Because visual inspection was only a qualitative test, two indexes were created

Table 1

Variables used in the analysis. Database variables used in the analysis and calculation methods. Correction factor is the ratio between the two ground speeds (R — /R ++).

Variables name	Type	Methods
Number of fish in the flume	Number	Initial number
Current	Bimodal: AC or CC	Programmed
Luminosity	Bimodal: L or D	Programmed
Number of fish exhibiting R — behaviour	Number	Manual counting
Number of fish exhibiting R ++ behaviour	Number	Manual counting × correction factor
Number of fish exhibiting R + behaviour	Number	(Number of fish exhibiting R — behaviour) — (Number of fish exhibiting R ++ behaviour)
Number of fish in a school	Number	Manual counting

to characterise the periodicities highlighted by MESA. These indexes were supported by the study of the levels of activity. Data conditioning process showed the position of the highest levels of activity, which corresponded to peaks in actograms. The position of each peak in actogram was characterised according to the four modalities: light period, dark period, AC current or CC current. The synchronisation index for L/D cycles was defined as:

$$I_{\text{sync}}(\text{LD}) = \frac{(\text{Number of peaks occurring during the light periods} / \text{total number of peaks}) - 0.5}{0.5}$$

The synchronisation index for tidal cycles was defined as:

$$I_{\text{sync}}(\text{Tide}) = \frac{(\text{Number of peaks occurring during AC} / \text{total number of peaks}) - 0.5}{0.5}$$

The synchronisation index ranged from 1 (100% of peaks occurred during the light periods or during AC) to -1 (100% of peaks occurred during the opposite periods). The null hypothesis (peaks in actogram were randomly distributed throughout the experiments) was tested by binomial test of significance. The indexes were considered significant when the binomial test result was higher than 0.95 and one could reject the hypothesis of unpredictable position of the peaks in actogram.

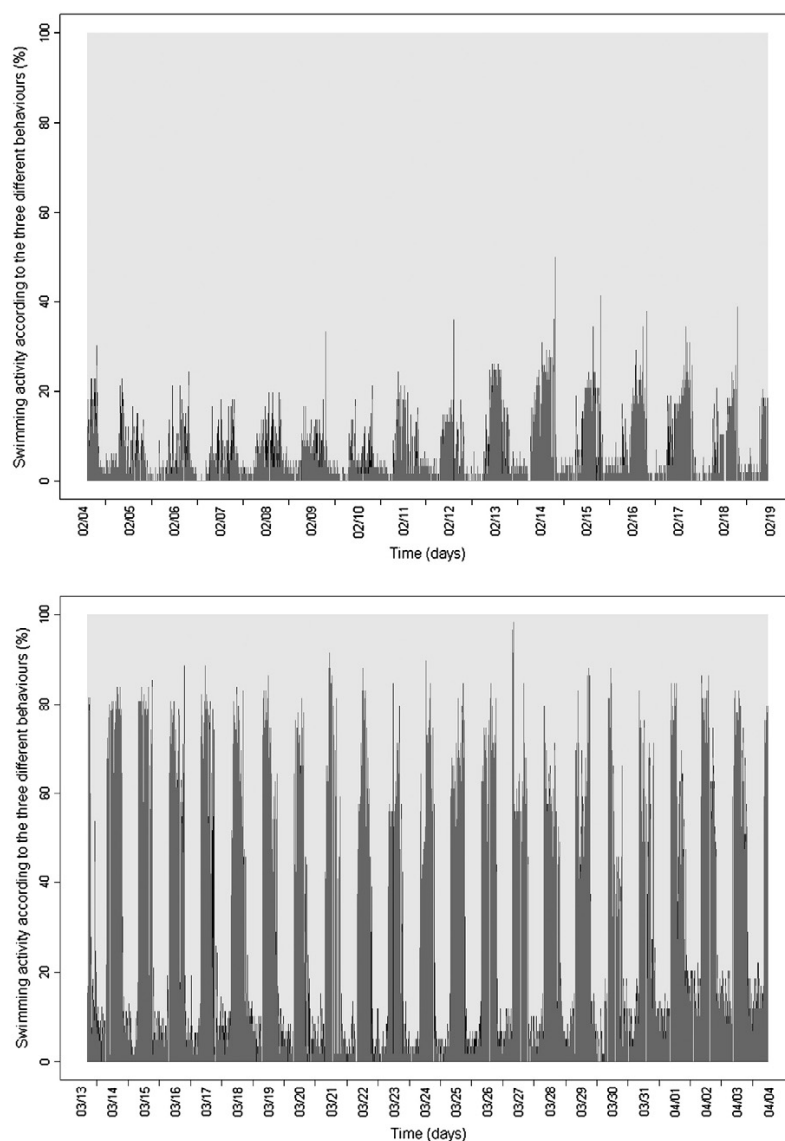


Fig. 2. Evolution of the proportion (%) of fish exhibiting the three different behaviours in trial 1 (top) and in trial 2 (bottom) in relation with time (X-axis: month/day). R— behaviour: dark grey bars; R+ behaviour: light grey bars; R++ behaviour: black bars.

The evolution in time of the proportion of the fish swimming in a fish school was analysed by actograms.

General Linear Models (McCullagh and Nelder, 1989) (GLM) with a logit-link function and binomial distribution were used to assess the difference in the proportion of R -- and R ++ behaviours between trials. In order to remove temporal correlation in the data series, a sub-sampling following a binomial law ($p=0.1$) was carried out preliminary to GLM. The removal of temporal correlation was controlled by autocorrelation analysis.

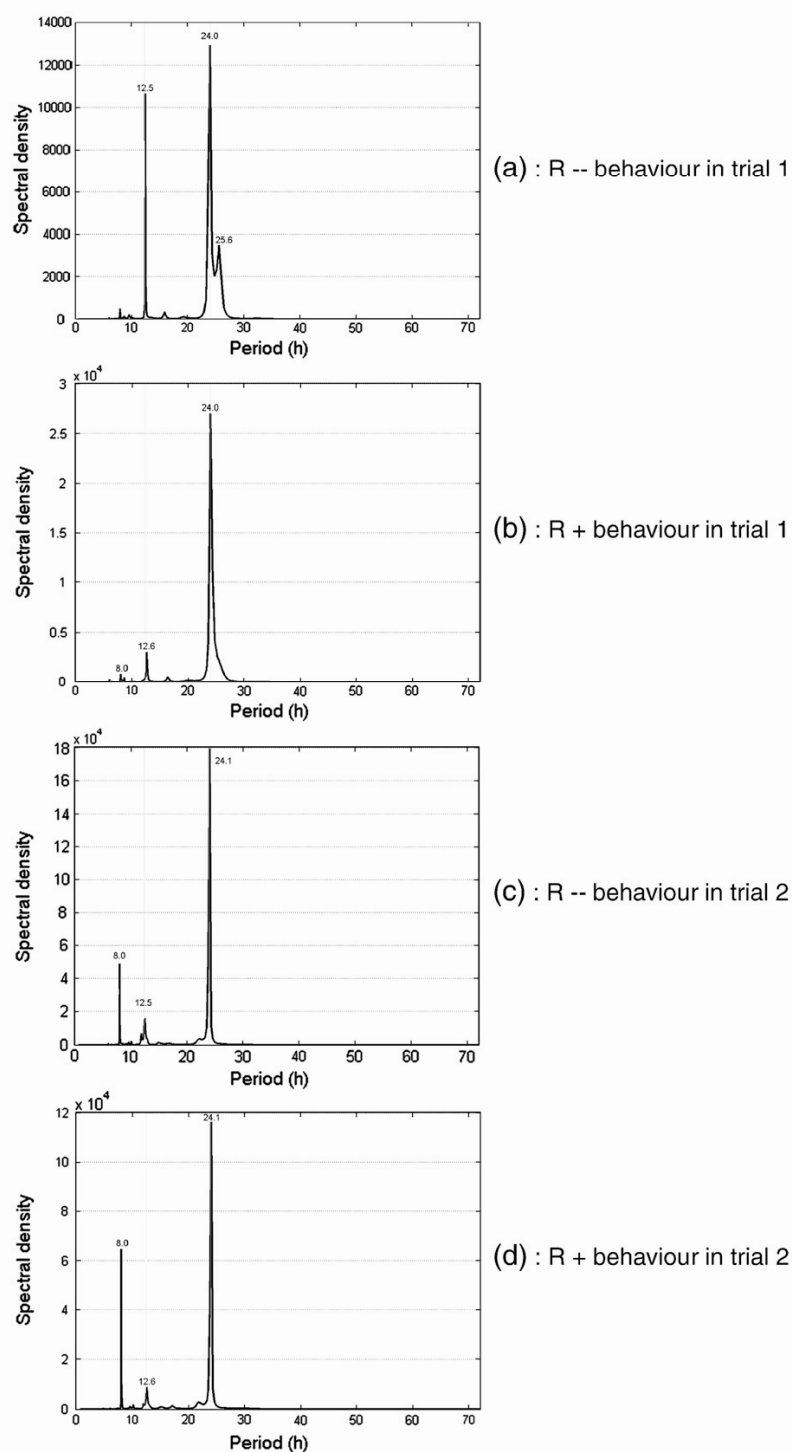


Fig. 3. Rhythmic activity in thinlip mullet submitted to a water current reversal and L/D cycle presented with MESA spectrum (without unit). (a) R -- behaviour in trial 1; (b) R + behaviour in trial 1; (c) R -- behaviour in trial 2; (d) R + behaviour in trial 2.

Table 2
Indexes of synchronisation and results of significance tests (H_0 = peaks randomly distributed).

Modalities	Isync		Current	Current P -value H_0
	L/D	L/D P -value H_0		
Trial 1 R —	1	<0.05	0.90	<0.05
Trial 1 R +	−0.65	<0.05	−0.65	<0.05
Trial 2 R —	1	<0.05	0.56	<0.05
Trial 2 R +	−1	<0.05	−0.26	<0.05

3. Results

3.1. Main behaviour

In the two trials, only R — and R + behaviours were present for the most part (6 and 91.6% respectively for trial 1, 31.6 and 65.2% respectively for trial 2). The third behaviour (R++) was rare (2.4 and 3.2% respectively in the two trials, Fig. 2). Then the further analyses were focused only on the fish exhibiting R — and R + behaviours.

3.2. Periodicities of swimming activity

In both trials, the MESA results showed a main peak at 24.0 and 24.1 h and a second peak at 12.5 h for the R — behaviour (Fig. 3). A third peak at 8.0 h was observed in all the trials. Synchronisation indexes highlighted a preference for the diurnal phase and AC

modality for this R — behaviour (Table 2). The concordance between the 2 analyses confirmed the synchronisation between the fish exhibiting an R — behaviour and both the L/D cycle and the water current reversal, with a very strong preference for diurnal period and AC (Figs. 4e & 5e).

For fish exhibiting the R+ behaviour, the MESA showed similar peaks at 24.0, 12.5 and 8.0 h in both trials (Fig. 3). Synchronisation indexes highlighted a preference for the nocturnal phase and CC modality for this R+ behaviour (Table 2). The concordance between the two analyses confirmed the synchronisation between the fish exhibiting the R+ behaviour and both the L/D cycle and the water current reversal, with a very strong preference for nocturnal period and CC (Figs. 4d & 5d).

3.3. Comparison of swimming activity in the two trials

The GLM results showed that the swimming activity of the fish swimming with the current differed significantly ($p < 0.001$) between the 2 trials, with a greater proportion of R — migrants in trial 2. This result is strengthened by the higher synchronisation indexes in trial 2 than in trial 1.

3.4. Schools of fish

The first occurrence of schools of fish in trial 1 was very late (8th day) in comparison to trial 2 (1st day) (Fig. 6). For fish swimming with the current (R —), after the first occurrence the proportion of fish

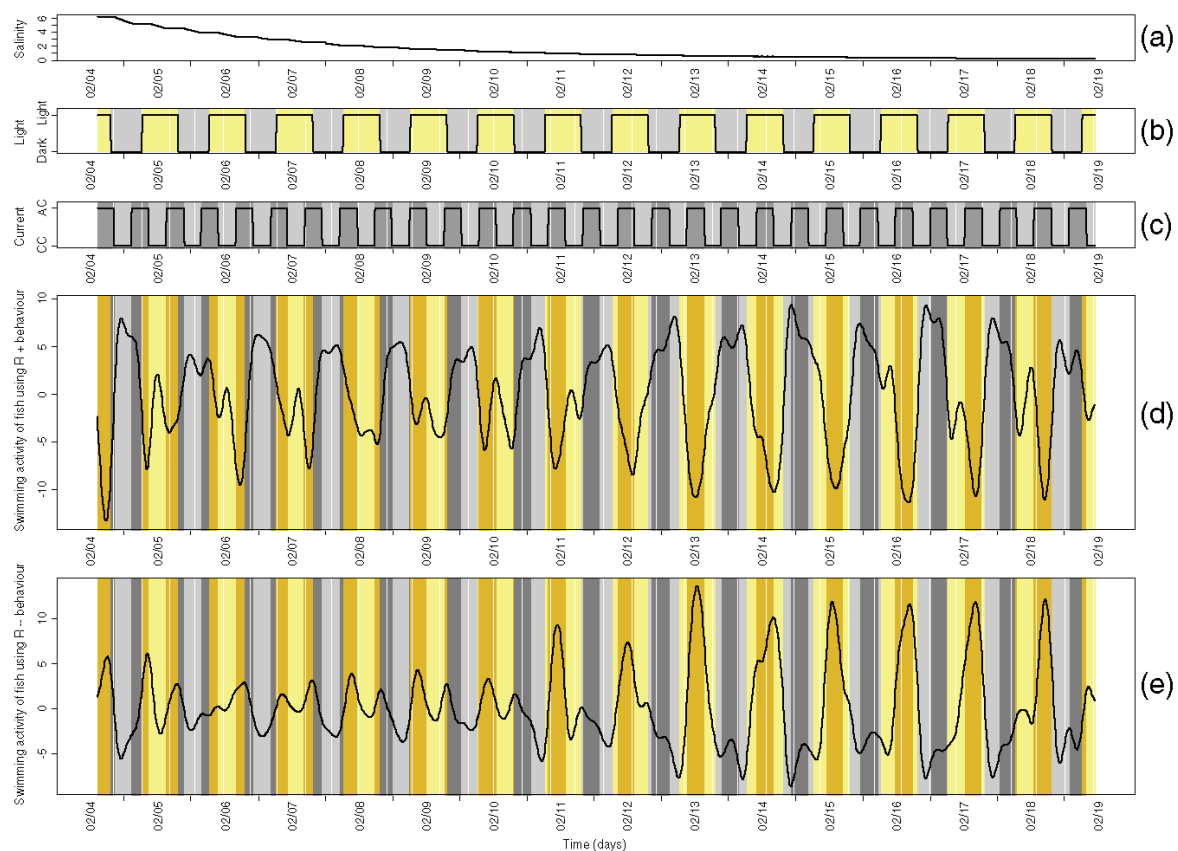


Fig. 4. Actogram of YOY thinlip mullet in trial 1. (a) Salinity (PSU); (b) Light (binomial factor: light – in yellow – or dark – in grey –); (c) Current (binomial factor: AC – in dark – or CC – in light –); (d) Swimming activity of fish using R+ behaviour (conditioned signal: detrended + pass band filter, without unit). Dark grey bars: AC + dark phase, light grey bars: CC + dark phase, dark yellow bars: AC + light phase, light yellow phase: CC + light phase; (e) Swimming activity of fish using R- behaviour (conditioned signal: detrended + pass band filter, without unit). Dark grey bars: AC + dark phase, light grey bars: CC + dark phase, dark yellow bars: AC + light phase, light yellow phase: CC + light phase.

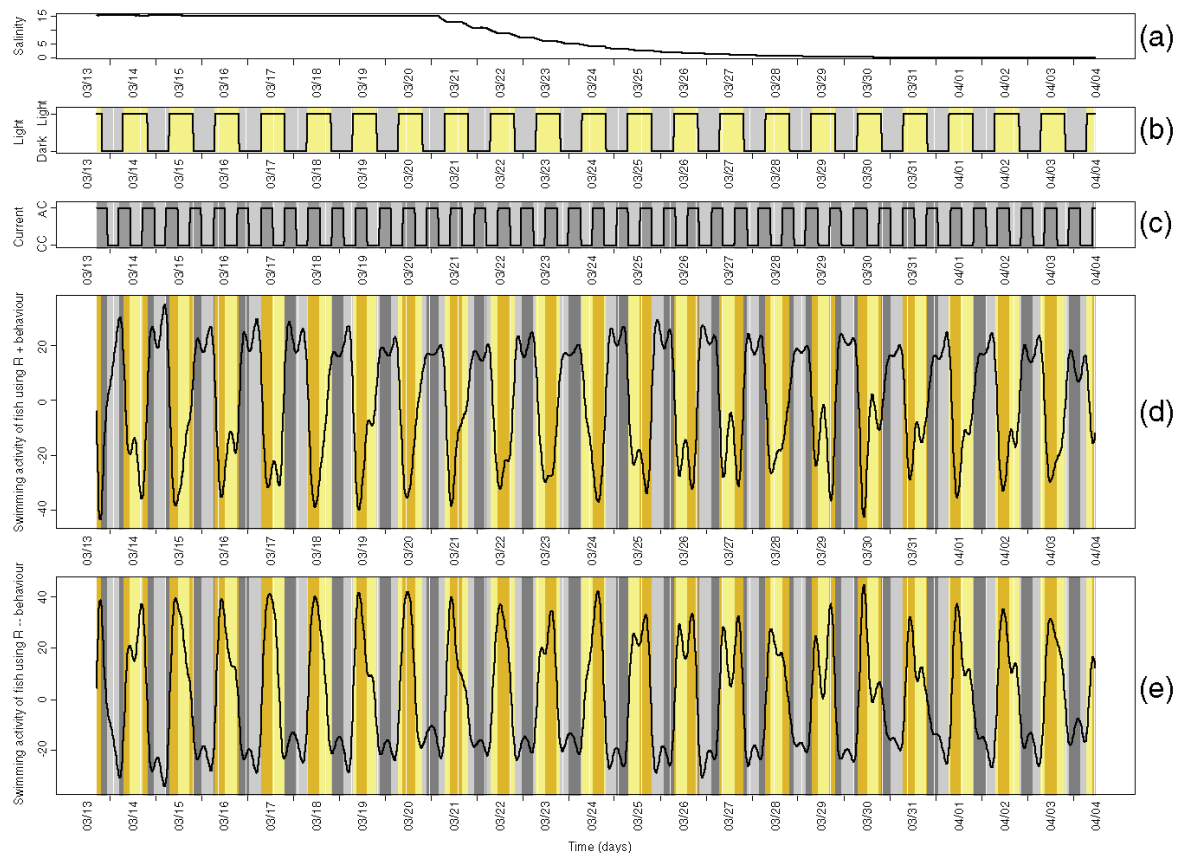


Fig. 5. Actogram of YOY thinlip mullet in trial 2. (a) Salinity (PSU); (b) Light (binomial factor: light – in yellow – or dark – in grey –); (c) Current (binomial factor: AC – in dark – or CC – in light –); (d) Swimming activity of fish using R+ behaviour (conditioned signal: detrended + pass band filter, without unit). Dark grey bars: AC + dark phase, light grey bars: CC + dark phase, dark yellow bars: AC + light phase, light yellow phase: CC + light phase; (e) Swimming activity of fish using R- behaviour (conditioned signal: detrended + pass band filter, without unit). Dark grey bars: AC + dark phase, light grey bars: CC + dark phase, dark yellow bars: AC + light phase, light yellow phase: CC + light phase.

swimming in a fish school was between 60 and 100% of fish swimming in both trials, and it occurred only during light periods.

4. Discussion

4.1. Validation of the results

In our experiments, MESA showed peaks at 24.1 and 12.5 h while periodicities of 24.0 and 12.4 h would have corresponded to L/D and water current reversal periodicities respectively. We could interpret the time-lag between the periodicities in the experimental setup and the MESA results as the effect of the frequency of analysis (*i.e.* 1 min every 15 min). In MESA results, we considered the position of the highest spectral density (*i.e.* the peak abscissa), which provided the periodicity and the positions of the two spectral densities nearby (before and after the peak), which gave a precision interval. We considered that MESA exhibited a nyctemeral rhythm when the precision interval included the 24.0 h value and a tidal rhythm when the precision interval included the 12.4 h value.

An 8.0 h cycle appeared in all trials, for R — (swimming with the current) and R+ (stationary position) categories. A further investigation was carried out using Matlab software (7.5.0). An association of two virtual cyclic data series of 24.0 and 12.4 h was created. The first cycle (L/D cycle) was defined as: $L/D_t = \sin(2 \times \pi \times \frac{t}{24})$. The second cycle (Tidal cycle) was defined as: $Tide_t = \sin(2 \times \pi \times \frac{t}{12.4})$. The virtual series was the product of the two previous cycles: Virtual series_t = $L/D_t \times Tide_t$. This association resulted in a virtual

8.0 h rhythm using a Maximum Entropy Spectral Analysis. When the 2 initial periodicities were multiplied by a factor *f*, MESA results showed a peak at $(8 \times f)$ h. Because this periodicity is correlated with the two initial virtual series, we assumed that this 8.0 h rhythm was an artefact of the combination and we did not interpret these 8.0 h rhythms. In the MESA results of trial 2, the 8.0 h period had a much higher amplitude than the 12.4 h period. However, the indexes of synchronisation results indicated that the synchronisation with current reversal and luminosity periods were higher during trial 2 than during trial 1. The quality of the synchronisation cannot be evaluated only by the height of the peak in the MESA results, but also by the width.

4.2. Swimming activity from the 2 trials

The first batch was fished in January and the second was collected one month later, from the same area. The water temperature and salinity were similar during the 2 fish collections (11 °C and salinity 15). However, the ratio between fish exhibiting R — behaviour and R+ behaviour differed significantly, with a greater proportion of R — migrants in trial 2 (6 and 31.6% respectively in trial 1 and 2). Moreover, the formation of schools of fish occurred later during trial 1 than during trial 2 suggesting migration was enhanced by environmental cues during trial 2. Leggett (1985) has described changes in responsiveness in American shad (*Alosa sapidissima*) entering rivers on their spawning migrations. These fish enter the rivers only when outflow reaches 15 °C. During migration periods, European eel glass-eels stop swimming when the water temperature falls below 5 °C

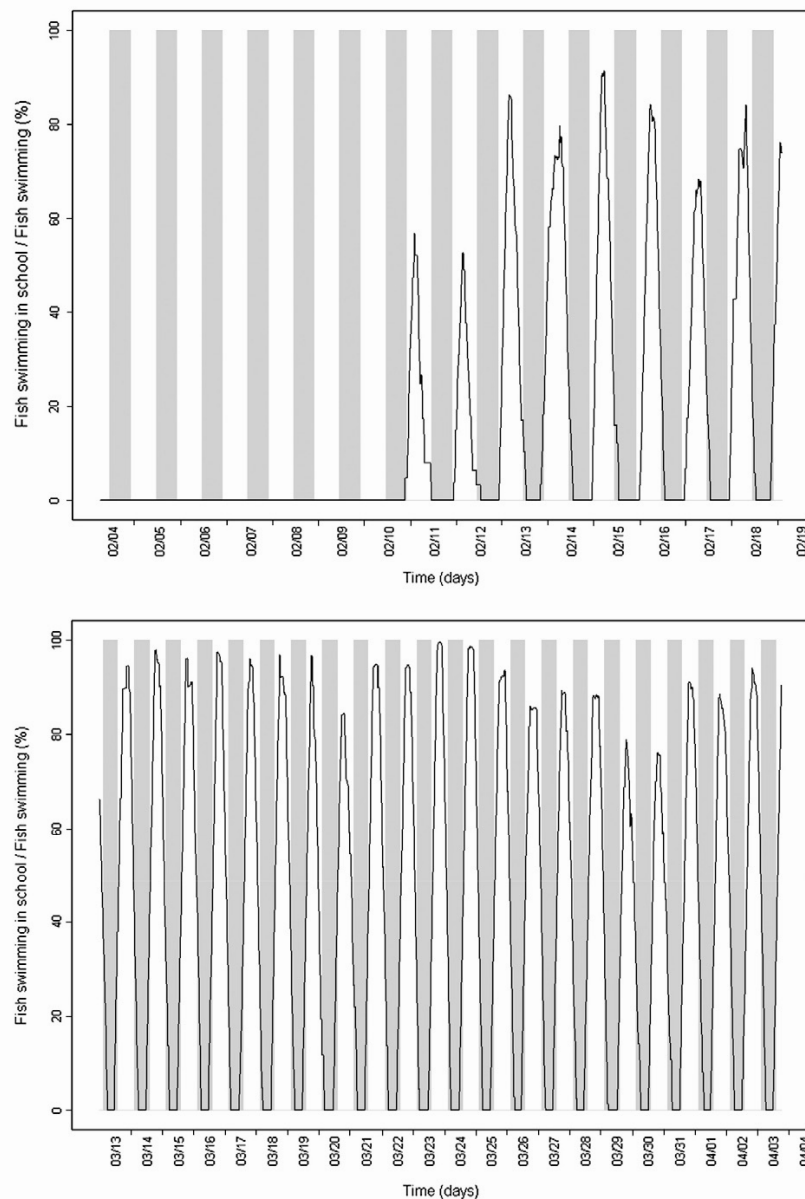


Fig. 6. Evolution of percentage of mullet swimming in a school fish, for trial 1 (up) and trial 2 (down). Light periods: white background; Dark periods: grey background.

(Elie, 1979; Elie and Rochard, 1994). Gascuel showed that between 5 and 12 °C glass-eels use mainly STST (1986). Harden Jones (1968) summarised the stimuli which involves a reaction on fish migration. Temperature, chemical stimuli, water current, light, electrical cues are some of the cues that can induce swimming activity. For European eel, the sensitive threshold for enhancing migrations varies with the seasons (Elie and Rochard, 1994). In a multiscale exploration of European eel population dynamics with simulation tools, Lambert et al (1995) showed that the threshold temperature was reduced throughout the year. This reduction can be considered like a fish acclimation to temperature.

We hypothesize that one or several sensitive thresholds to cues responsible for the start of fish migration, probably the temperature threshold, decreased between the two fish collections due to temperature acclimation of fish, which would explain the behaviour difference between the two trials with similar experimental conditions.

4.3. Synchronisation between swimming activity and both L/D cycle and water current reversal

Our analyses confirmed a synchronisation between the swimming activity, both L/D cycle and water current reversal for fish falling in R — (swim with the current) and R+ (stationary position) behavioural categories.

Since CC (Clockwise Current) was associated with a salinity decrease, it can be considered as an “ebb-like-tide” and AC (Anticlockwise Current) as a “flood-like-tide” in the natural environment. Moreover, due to their similar photoperiod and luminosity, light and dark phases can be considered to be like day and night in the natural environment. In both trials, the swimming activity of fish exhibiting R — behaviour was greater during the light phase than during the dark phase and was greater during AC than during CC. Hence, the present study demonstrated the

possibility that juvenile thinlip mullet exhibit selective tidal-stream transport (STST), and more precisely a diurnal flood-tide transport.

During the opposite phases, *i.e.* the dark phase and CC, activity was mainly represented by R + behaviour, *i.e.* fish maintaining a stationary position. For numerous species using STST, like the European flounder and the European glass-eel, fish moved down to the bottom, out of the current, during the opposite phase. In a similar experimental study on European eel, Bolliet et al. (2007) noticed that during the ebb-tide, glass-eels were near the substrate or hidden in the substrate. In our structure, no difference in fish position was observed between flood and ebb-tide, most probably because there was no difference in the water current velocity according to position in the water column. We assume that this specific behaviour (maintaining a stationary position by swimming against the current instead of staying near the substrate) is linked with the experimental condition and is unavailable in the natural environment.

By assuming that these results are relevant in the natural environment, we conclude that the migration pattern of YOY thinlip mullet in an estuarine environment consists of flood-tide transport during daytime and a stationary position in areas with no current during night-time and diurnal ebb-tide.

4.4. Diurnal transport

For many species, including mullet (Gisbert et al., 1997), activity periods are strongly correlated with feeding periods. The YOY mullet (total length less than 50 mm) are pelagic micro-zooplanktivores (Bruslé, 1981) which require a sufficient light intensity to complete a feeding sequence. Torricelli et al. (1981) indicated that the feeding activity occurred mainly during daylight. It is therefore vital for YOY thinlip mullet that migration occurs during the light phase. An experimental study by telemetry highlighted that adult thinlip mullet showed no preference for a particular time of day to perform their movement (Almeida, 1996). We assure that the herbivorous and detritivorous diet of adult mullet (Bruslé, 1981) require a lower light intensity than the micro-zooplanktivorous diet of YOY mullet, inducing this behavioural difference.

Nocturnal activity is considered as a tactic to minimise the risk of predations (Moore et al., 1998; Roberts et al., 2009). However, fish like mullet that feed during diurnal periods can use other tactics to reduce predator attacks. The school of fish formation observed in all trials can be considered an alternative tactic to counterbalance the increased risk of predator attack during diurnal migration. Indeed, several studies showed that the fish schools serve to reduce the risk of being eaten (Partridge, 1982; Shaw, 1978; Zheng et al., 2005).

4.5. Inter-species and inter-stage comparison

Forward and Tankersley (2001) reviewed the use of STST by marine animals, including both invertebrates (Crustaceans, molluscs, polychaetes) and vertebrates. In vertebrates, the authors reviewed several tens of fish species using STST, including the two other catadromous species, European flounder *Platichthys flesus* and European eel *Anguilla Anguilla*. The European eel is the most studied catadromous species. STST was demonstrated for glass-eels, both in the field (Creutzberg, 1958, 1959, 1961) and in experimental studies (Bolliet et al., 2007; Creutzberg, 1961; Wippelhauser and McCleave, 1988). STST was also demonstrated for adult European eel (Arnold and Cook, 1984). For European flounder, STST was only demonstrated for larvae (Jager, 1998, 1999, 2001). No study highlighted STST for post-larvae, juvenile or adult European flounder. STST for thinlip mullet has not been mentioned. On the contrary, Almeida (1996) showed that the adult thinlip mullet movements were dependent upon the tidal state, with upstream migration during flood tides and downstream migration during ebb tides. With the present paper and this evidence for STST in thinlip mullet, STST appears to be the main

tactic for upstream migration in tidal estuaries for catadromous species. As for the European eel (glass-eel and adults), we could assume that all the ontogenic stages of thinlip mullet are able to use STST to move upstream in tidal areas.

STST for European glass-eels is mainly a nocturnal flood-tide transport, whereas it is a diurnal flood-tide transport for thinlip mullet. Our hypothesis that the period of STST is a trade-off between prey detection and predator attack avoidance is supported by a number of studies which have suggested that glass-eels do not feed during estuarine migrations (Kawakami et al., 1999; Lecomte Finiger, 1992; Tesch, 1977).

5. Conclusion

Under L/D cycle and water current reversal, the YOY thinlip mullet exhibited a rhythmic activity synchronised with both the L/D cycle and the water current reversal. Our results support the idea that environmental cues could synchronise swimming activity in YOY thinlip mullet. Replication of the external cues allows us to conclude that YOY thinlip mullet are able to use a diurnal flood-tide transport to migrate upstream in the watersheds. This conclusion could be supported by new field studies, with a comparison of fish abundance during flood and ebb-tides.

Acknowledgements

We would like to thank the three anonymous referees for the relevant comments and Marielle Lauren Fisher for the English corrections. The authors wish to thank the staff of the Cemagref experimental research station at Saint-Seurin sur l'Isle. [SS]

References

- Almeida, P.R., 1996. Estuarine movement patterns of adult thin-lipped grey mullet, *Liza ramada* (Risso) (Pisces, Mugilidae), observed by ultrasonic tracking. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 202 (2), 137–150.
- Arnold, G.P., 1974. Rheotropism in fishes. Biol. Rev. 49, 545–576.
- Arnold, G.P., 1981. Movements of fish in relation to water currents. In: Aidley, D.J. (Ed.), Animal migration. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 55–80.
- Arnold, G.P., Cook, P.H., 1984. Fish migration by selective tidal stream transport: first results with a computer model for the European continental shelf. In: McCleave, J.D., Arnold, G.P., Dodson, J.D., Neill, W.H. (Eds.), Mechanisms of migration in fishes. Plenum Press, New York, pp. 227–261.
- Blaxter, J.H.S., 1969. Swimming speeds of fish. FAO Fish. Rep. 2 (62).
- Boehlert, G.W., Mundy, B.C., 1988. Roles of behavioral and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. Am. Fish. Soc. Symp. 3, 51–67.
- Bolliet, V., Lambert, P., Rives, J., Bardonnet, A., 2007. Rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels. Synchronisation to water current reversal under laboratory conditions. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 344 (1), 54–66.
- Bos, A.R., 1999b. Aspects of the life history of the European flounder (*Pleuronectes flesus* L. 1758) in the tidal river Elbe. University of Hamburg, p. 129.
- Bos, A.R., 1999a. Tidal transport of flounder larvae (*Pleuronectes flesus*) in the Elbe River, Germany. Arch. Fish. Marine Res. 47 (1), 47–60.
- Bruslé, J., 1981. Food and feeding in grey mullets. In: O.H., O. (Ed.), Aquaculture of grey mullets. Cambridge University Press, pp. 185–217.
- Cambrony, M., 1983. Recrutement et biologie des stades juvéniles de mugilidae (Poissons - Téléostéens) dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais (Sales - Leucate, Lapalme, Bourdigou). Laboratoire de Biologie Marine. Université de Perpignan, p. 285.
- Cassifour, P., 1975. Contribution à l'étude de la biologie des mugilidés des réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon. Univ. Bordeaux 1, 104.
- Creutzberg, F., 1958. Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). Nature 181, 357–358.
- Creutzberg, F., 1959. Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. Nature 184, 1961–1962.
- Creutzberg, F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. Neth. J. Sea Res. 1 (3), 257–302.
- Dowse, H.B., 2007. Statistical analysis of biological data. In: Rosato, E. (Ed.), Circadian Rhythms – Methods and Protocols. Humana Press Inc., Totowa, New Jersey, pp. 29–45.
- Dowse, H.B., Ringo, J.M., 1989. The search for hidden periodicities in biological time series revisited. J. Theor. Biol. 139, 487–515.
- Elie, P., 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L. dans l'estuaire de la Loire : Pêche écophysiology et élevage. Univ. Rennes I, 383.
- Elie, P., Rochard, E., 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalité du phénomène et caractéristiques des individus. Bull. Fr. Pech. Piscic. 335, 81–98.

- Farrugio, H., 1975. Les muges (Poissons, Téléostéens) de Tunisie. Répartition et pêche, contribution à leur étude systématique et biologique. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, p. 201.
- Forward, R.B., Tankersley, R.A., 2001. Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 39, 305–353.
- Gascuel, D., 1986. Flow carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgol. Meeresunters* 40, 321–326.
- Gautier, D., Hussenot, J., 2005. Les mulets des mers d'Europe : (synthèse des connaissances sur les bases biologiques et les techniques d'aquaculture) Ifremer, Plouzané, France, FRANCE.
- Gibson, R.N., 1978. Lunar and tidal rhythms in fish. In: Thorpe, J.E. (Ed.), *Rhythmic activity of fishes*. Academic Press, New York, pp. 201–213.
- Gibson, R.N., 2003. Go with the flow: tidal migration in marine animals. *Hydrobiologia* 503 (1–3), 153–161.
- Gisbert, E., Cardona, L., Castello, F., 1997. Diel feeding rhythm of grey mullet fry in northeastern Spain. *Vie Milieu* 47 (1), 47–51.
- Harden Jones, F.R., 1968. *Fish migration*. Edward Arnold Ltd., London. 325 pp.
- Jager, Z., 1998. Accumulation of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems estuary, Wadden Sea). *J. Sea Res.* 40 (1–2), 43–57.
- Jager, Z., 1999. Selective tidal stream transport of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49 (3), 347–362.
- Jager, Z., 2001. Transport and retention of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard nursery (Ems estuary). *J. Sea Res.* 45 (2), 153–171.
- Jager, Z., Mulder, H.P.J., 1999. Transport velocity of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49 (3), 327–346.
- Jellyman, D.J., 1977. Invasion of a New Zealand freshwater stream by glass-eels of two *Anguilla* spp. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 11 (2), 193–209.
- Kawakami, Y., Mochioka, N., Kimura, R., Nakazono, A., 1999. Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid contents and immigration adaptability of Japanese glass-eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 238 (1), 1–19.
- Lambert, P., Rochard, E., Elie, P., 1995. A study of the estuarial migration of civelles (*Anguilla anguilla* L., 1758) using individual based simulation. ICES/CIEM, Anacat Committee, Aalborg (Denemark), p. 8.
- Le Dantec, J., 1955. Quelques observations sur la biologie des muges des réservoirs de Certes, à Audenge. *Revue des travaux de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes* 19, 93–117.
- Lecomte Finiger, R., 1992. Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Mar. Biol.* 114 (2), 205–210.
- Leggett, W.C., 1985. The role of migrations in the life history evolution of fish. In: Rankin, M.A. (Ed.), *Migration: Mechanisms and Adaptive Significance*, pp. 277–295.
- McCleave, J.D., Kleckner, R.C., 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). *J. cons. int. explor. mer.* 40, 262–271.
- McCleave, J.D., Wippelhauser, G.S., 1987. Behavioural aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 138–150.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. *Generalized linear models*. Chapman and Hall, London, U.K. 511 pp.
- McDowall, R.M., 1988. *Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments*. Croom Helm, London. 308 pp.
- Moore, A., Ives, S., Mead, T.A., Talks, L., 1998. The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in the River test and Southampton Water, southern England. *Hydrobiologia* 371–372, 295–304.
- Partridge, B.L., 1982. The structure and function of fish schools. *Sci. Am.* 246 (6), 114–123.
- Roberts, L.J., Taylor, J., Gough, P.J., Forman, D.W., de Leaniz, C.G., 2009. Night stocking facilitates nocturnal migration of hatchery-reared Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolts. *Fish. Manage. Ecol.* 16 (1), 10–13.
- Shaw, E., 1978. Schooling fishes. *Am. Sci.* 66 (2), 166–175.
- Sorensen, P.W., 1986. Origins of the freshwater attractant(s) of migrating elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environ. Biol. Fish.* 17 (3), 185–200.
- Tesch, F.W., 1977. *The eel*. Chapman and Hall, London. 434 pp.
- Torricelli, P., Tongiorgi, P., Almansi, P., 1981. Migration of grey mullet fry into the Arno river: seasonal appearance, daily activity, and feeding rhythms. *Fish. Res.* 1, 219–234.
- Tosi, L., Sola, C., 1993. Role of geosmin, a typical inland water odor, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L.) migration. *Ethology* 95 (3), 177–185.
- Tosi, L., Spanpanato, A., Sola, C., Tongiorgi, P., 1990. Relation of water odour, salinity and temperature to ascent of glass-eels, *Anguilla anguilla* (L.): a laboratory study. *J. Fish Biol.* 36 (3), 327–340.
- Wippelhauser, G.S., McCleave, J.D., 1987. Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) utilizing selective tidal stream transport. *J. cons. int. explor. mer.* 44, 80–89.
- Wippelhauser, G.S., McCleave, J.D., 1988. Rhythmic activity of migrating juvenile American eels *Anguilla rostrata*. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 68, 81–91.
- Zheng, M., Kashimori, Y., Hoshino, O., Fujita, K., Kambara, T., 2005. Behavior pattern (innate action) of individuals in fish schools generating efficient collective evasion from predation. *J. Theor. Biol.* 235 (2), 153–167.

3.2.3 L'essentiel de l'article

Cette expérience vise à mettre en évidence une éventuelle synchronisation entre l'activité de nage des mulets porc et un cycle d'inversion des courants en structure expérimentale.

Cent-trente juvéniles de l'année (allant de 22 à 36 mm de longueur totale) ont été prélevés dans l'estuaire de la Gironde puis transférés dans un bassin expérimental SCOLA. Les paramètres environnementaux enregistrés lors du prélèvement (température de l'eau, salinité, vitesse du courant, photopériode, cycle des marées) ont été reproduits à l'intérieur de la structure. La pompe de circulation associée aux deux vannes de circulation antagonistes ont permis de recréer un rythme du courant de marée s'inversant toutes les 6.2 heures. Afin de diriger la migration, une entrée d'eau douce a été programmée sur un seul des courants, afin de provoquer une chute de la salinité comparable à celle qui survient en milieu naturel durant les phases de jusants. A l'intérieur des structures, une fenêtre latérale d'observation permet d'enregistrer en continu le comportement des individus. Un répliquât a été effectué le mois suivant avec un autre lot de poissons.

Pour les deux lots de poissons, les analyses ont révélé une synchronisation entre l'activité de nage des mulets et le rythme d'inversion des courants. Ainsi, les individus nageaient dans le sens du courant lors des pseudo-flots. A l'inverse, dès la renverse du courant, les individus se mettaient majoritairement à nager à contre-courant, afin de garder une position fixe par rapport au fond. De plus, une très grande synchronisation entre l'activité de nage et la photopériode a été observée. Les seuls mouvements absolus (par rapport au fond) se déroulaient le jour. Durant les périodes nocturnes, aucun déplacement absolu n'a été observé. Les individus se contentaient de garder leur position en nageant à la même vitesse que le courant, mais en sens opposé.

Il apparaît donc que les individus ont eu un comportement rythmique. De plus ce comportement peut être assimilé à un transport tidal sélectif par les flots en milieu naturel en raison de la baisse de salinité lors des pseudo-jusants. Cette première expérience pourrait être vérifiée par des pêches différentielles dans différentes conditions de marées, mais il est d'ores et déjà possible de conclure à l'utilisation d'un transport tidal sélectif diurne par les flots pour les juvéniles de l'année de mulot porc *Liza ramada*.

3.3 EFFET DE LA BAISSÉ DE SALINITÉ SUR LA SYNCHRONISATION

Avec la mise en évidence de l'utilisation d'un transport tidal sélectif par les flots chez les mullets porc qui a été faite dans la partie 3.2, il apparaît donc que les trois espèces de thalassotoques utilisent ce mode de transport. Les mécanismes sous-jacents au transport tidal estuarien sont relativement bien décrits pour l'anguille européenne et le flet européen, et vont nous permettre une comparaison avec la troisième espèce de thalassotoque, le mullet porc *Liza ramada*.

3.3.1 Introduction et problématique

Les migrations estuariennes sont contrôlées par plusieurs mécanismes, de nature endogène (horloge interne) ou exogène (paramètres environnementaux) (Forward and Tankersley, 2001; Gibson, 2003). Pour de nombreux auteurs, des facteurs externes peuvent contrôler le comportement migratoire. La température de l'eau est l'un des facteurs clés, et une température trop basse peut bloquer la migration des civelles en estuaire (Elie, 1979; Elie and Rochard, 1994; Gascuel, 1986; Vollestad and Jonsson, 1988). La lumière est aussi l'un des facteurs clés des migrations, entraînant des migrations verticales sur les leptocéphales (Castonguay and McCleave, 1987; Kracht, 1982; Otake et al., 1998; Schoth and Tesch, 1984) comme sur les civelles d'anguille (Bardonnnet et al., 2005; Dou and Tsukamoto, 2007). Ces deux exemples peuvent être considérés comme des phénomènes déclencheurs, car ils inhibent ou non la migration. Ainsi une forte luminosité ou des températures trop basses bloquent les individus au fond à l'abri du courant, alors qu'une absence de lumière et une température élevée rendent possible un déplacement vertical. D'autres facteurs environnementaux permettent de guider les individus en orientant leur migration. Les facteurs les plus étudiés sont les composés terrigènes, notamment la géosmine. Ces composés produits par les actinomycètes terrestres se retrouvent par ruissellement dans les eaux de rivières et un gradient décroissant de concentration se met en place, du haut du bassin versant vers la mer. Chez l'anguille toujours, les civelles montrent une forte attraction vers l'odeur des eaux douces continentales (Creutzberg, 1961; Sola and Tongiorgi, 1996; Sorensen, 1986; Tosi and Sola, 1993). Un autre facteur pouvant orienter la migration est le gradient croissant de salinité, orienté du bas des estuaires vers le haut des bassins versants. Les civelles démontrent aussi une préférence pour les eaux douces (Edeline, 2005; Edeline et

al., 2005; Tosi et al., 1988; Tosi et al., 1990) et ce phénomène pourrait même être supérieur à l'attraction des gradients olfactifs (Sola and Tongiorgi, 1996). Les flets réagissent aussi de la même manière, en privilégiant les masses d'eau les moins salées (Bos and Thiel, 2006). Enfin, le rythme des marées permet une synchronisation des horloges internes des civelles avec le milieu environnant, provoquant une migration vers l'amont par TTS (Forward and Tankersley, 2001; Gibson, 2003).

Nos expériences ont pour but de tester la synchronisation des activités de nage avec le rythme des marées. Le synchroniseur est dans ce cas l'alternance des marées, et provoque les déplacements verticaux des civelles. Mais en milieu naturel, ce synchroniseur est couplé à d'autres synchroniseurs qui varient aussi avec la marée, comme la salinité ou l'odeur de l'eau. En effet, dans le milieu naturel, en zone haline et tidal, il existe une baisse de salinité durant le jusant correspondant au retrait des masses d'eau haline et à l'arrivée des masses d'eau provenant du haut des bassins versants. De la même façon, une hausse de la salinité se déroule lors de l'inversion du courant quand les courants marins pénètrent dans l'estuaire. En milieu naturel, ce n'est donc pas un seul facteur mais bien la synergie de plusieurs facteurs environnementaux qui synchronise l'activité de nage sur le cycle des marées. Lors de la préparation des expériences et de la mise en place du protocole, nous avons donc décidé d'utiliser un second paramètre abiotique pour renforcer la synchronisation. Le paramètre choisi a été la salinité car il apparaît comme un synchroniseur très fort (Sola and Tongiorgi, 1996). Le postulat de départ était donc d'associer deux synchroniseurs afin d'augmenter le niveau de la synchronisation entre les individus et les marées. Nous avons ensuite testé le niveau de synchronisation pour voir s'il y avait une différence significative selon le nombre de synchroniseurs disponibles.

3.3.2 Description de l'expérience

En parallèle de l'expérience décrite dans la partie 3.2 « Mise en évidence du TTS chez les juvéniles de mulets », une seconde structure a été remplie avec des poissons issus du même lot. Les conditions expérimentales différaient uniquement par les conditions de salinité. Lors de la première expérience, le second bassin a été laissé à salinité constante à 15 PSU (expérience 1 bis) alors que le premier bassin subissait une baisse de salinité durant les jusants (expérience 1).

Un répliquât a ensuite été effectué avec un second lot de poissons, pêché au même endroit mais trois semaines après le premier lot. Dans cet essai, la première structure a conservé le schéma classique de baisse de salinité durant les jusants (expérience 2). La seconde structure a été soumise à une baisse de la salinité à la fois pendant les flots et pendant les jusants (expérience 2 bis).

Les détails des expérimentations sont détaillés dans le **Tableau 2**.

Tableau 2 : Conditions expérimentales

Expérience	Poisson	Date d'expérimentation	Paramètres de l'expérience	Salinité
1	Lot 1	01/02/08 – 22/02/08	Température de l'eau : 11°C	Baisse de salinité durant jusant
1 bis	Lot 1	01/02/08 – 22/02/08	+/- 0.5 Horaires du jour : 07h/19h	Pas de baisse de salinité
2	Lot 2	13/03/08 – 04/04/08	Vitesse du courant : 10 cm/s Période tidal : 6h12 / 6h12	Baisse de salinité durant jusant
2 bis	Lot 2	13/03/08 – 04/04/08		Baisse de salinité durant flot et jusant

3.3.3 Résultats

Les analyses par des méthodes de maximum d'entropie révèlent la présence des deux périodicités distinctes dans la structure avec la baisse de salinité durant le jusant (expérience 1). Ces deux périodicités sont de 24.0 et 12.5 h (**Figure 32**).

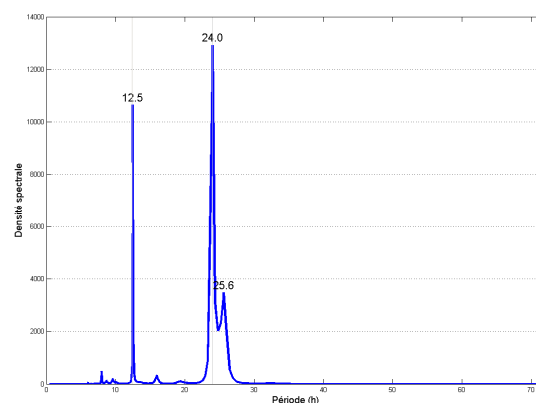


Figure 32 : Résultats des MESA pour les poissons du lot 1 qui ont subi une baisse de salinité

Les indices de synchronisation (**Tableau 3**) calculés sur les actogrammes révèlent une parfaite synchronisation entre photopériode et activité de nage et une très bonne synchronisation entre le cycle tidal et l'activité de nage.

Tableau 3 : Indices de synchronisation pour les synchronisation nycthémerales (JN) et tidales (Marée). Pour être considérées comme significatives au seuil de risque 0.05, les valeurs absolues des indices de synchronisations doivent être supérieures à la valeur du seuil 0.95

Modalités	Isync		
	JN	Marée	Seuil 0.95
R -- Lot 1 + baisse salinité (jusant)	1	0.90	0.33
R -- Lot 1 + salinité constante	0.92	-0.23	0.30
R -- Lot 2 + baisse salinité (jusant)	1	0.56	0.29
R -- Lot 2 + baisse salinité (flot + jusant)	1	0.27	0.27

Avec des poissons de l'expérience 1 bis, issus du même lot et soumis rigoureusement aux mêmes conditions expérimentales, l'analyse par MESA montre aussi deux périodicités, mais différentes. La plus importante est de 24.4 h et la seconde de 12.1 h (**Figure 33**).

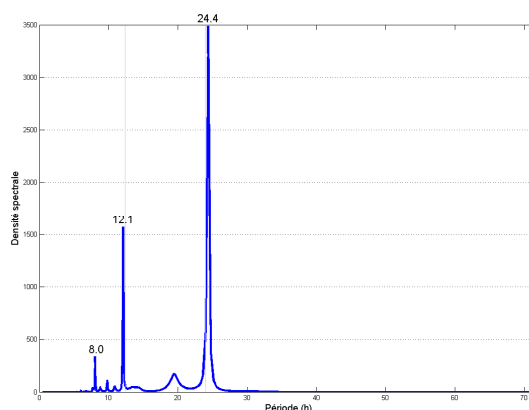


Figure 33 : Résultats des MESA pour les poissons du lot 1 qui n'ont pas subi une baisse de salinité

Les indices de synchronisation sont moins bons que dans la première structure puisque l'indice de synchronisation pour la photopériode n'est que de 0.92 et que l'indice de synchronisation pour la marée est non significatif (**Tableau 3**).

Sur le second lot de poissons, le MESA indique deux périodicités de 24.4 et 12.6 h dans le cas de la structure avec baisse de salinité pendant le jusant (expérience 2, **Figure 34**).

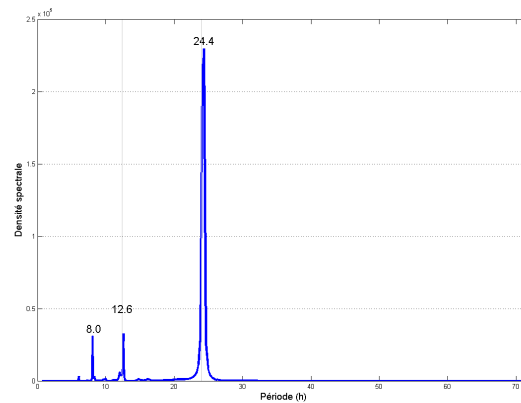


Figure 34 : Résultats des MESA pour les poissons du lot 2 qui ont subi une baisse de salinité

Dans l'expérience 2 bis, avec une baisse de salinité continue pendant les flots et les jusants, la périodicité principale est de 24.4 h. Une seconde périodicité (plus faible) est visible à 12.6 h (**Figure 35**).

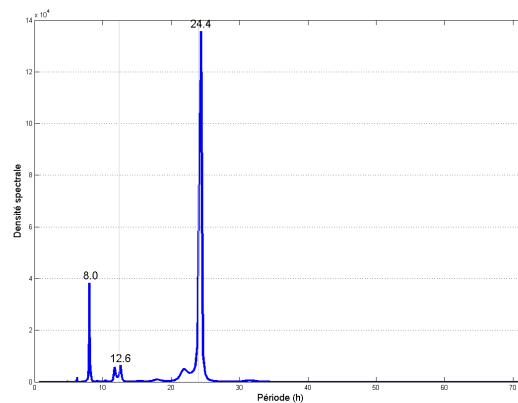


Figure 35 : Résultats des MESA pour les poissons du lot 2 qui n'ont pas subi une baisse de salinité

Les indices de synchronisation confirment de bonnes synchronisations avec la photopériode pour les deux expériences, une bonne synchronisation avec la marée dans la première structure et une synchronisation avec la marée assez faible, à la limite de la significativité, pour la seconde expérience (**Tableau 3**).

3.3.4 Discussion

Dans les deux séries d'expérience, les résultats ont été meilleurs dans les expériences avec une baisse de salinité pendant le jusant. En effet, le MESA ne met en évidence aucun rythme aux alentours de 12.4 h pour l'expérience 1 bis, alors qu'un tel rythme apparaît dans l'expérience 1. Dans cette expérience, il existe bien un rythme aux alentours de 12 h, mais celui-ci correspond en fait à des pics d'activité en début et fin de journée. Des telles périodicités ont déjà été observées notamment sur l'anguille (Dou and Tsukamoto, 2007) et le mulot porc (Gisbert et al., 1997), et donnent ce genre de profil.

De la même manière, un rythme très léger est détecté dans le MESA de l'expérience 2 bis, alors qu'il est bien plus fort dans l'expérience 2.

Les indices de synchronisation confirment qu'il n'existe pas de synchronisation entre l'activité de nage et la marée pour les individus de l'expérience 1 bis (restés en salinité constante). A l'inverse, les individus de l'expérience 1 (soumis à une baisse de salinité durant le jusant) sont très bien synchronisés avec les flots.

Pour les individus provenant du lot 2, il existe bien une synchronisation entre l'activité de nage et l'inversion de courant, mais celle-ci est extrêmement faible et à la limite de la significativité.

3.3.5 Conclusions

Pour les juvéniles de mulot porc, la salinité apparaît donc comme un synchroniseur capable de renforcer la synchronisation entre l'activité migratrice et le cycle de renverse des courants. Ce synchroniseur doit agir en synergie avec le rythme des marées, et une mauvaise interprétation de ce signal, comme dans l'expérience 2 bis, entraîne une baisse significative de la synchronisation.

Une baisse de salinité durant l'un des courants de marée peut donc être utilisée dans les expérimentations à venir pour renforcer la synchronisation des mulots porc.

Il aurait été intéressant de pouvoir aussi comparer l'effet de la salinité sur la synchronisation des civelles d'anguilles et des flets. Malheureusement, des problèmes techniques et liés à l'écologie de ces deux espèces ne nous ont pas permis de réaliser ces expériences.

3.4 VARIATIONS DANS LES TACTIQUES DE MIGRATIONS UTILISÉES PAR LES TROIS ESPÈCES DE THALASSOTOQUES

Il est maintenant établi que les trois espèces de thalassotoques utilisent le transport tidal sélectif par courants de flots, et aussi que la synchronisation de ce transport peut être associée à la salinité pour ces trois mêmes espèces. Maintenant que ce travail préliminaire nécessaire a été effectué, il est possible d'analyser comparativement les tactiques de migrations chez les trois espèces.

3.4.1 Introduction et problématique

Nos expériences précédentes ont permis de démontrer l'utilisation d'un transport tidal sélectif par les flots de jour pour les juvéniles de l'année de mulot porc *Liza ramada*. Ainsi, avec nos résultats et les études précédentes (Bos, 1999a, b; Creutzberg, 1958, 1959, 1961; Jager, 1998, 1999, 2002; Jager and Mulder, 1999), il est possible d'affirmer que les trois espèces de thalassotoques utilisent la même tactique (transport tidal par flots, TTF) pour effectuer une stratégie d'histoire de vie commune (migration anadrome pour grandir en eau douce).

Le TTF est une tactique globale qui consiste à n'utiliser que les courants de flots afin de progresser vers la destination amont souhaitée. Mais cette tactique peut présenter des variations selon l'espèce.

Par exemple, les périodes d'activité peuvent varier, certains individus ayant un comportement préférentiellement diurne comme certaines larves de Gobiesocidae ou de Clupéiformes (Raynie and Shaw, 1994), ou bien au contraire préférentiellement nocturne comme les civelles d'anguille (Creutzberg, 1958, 1961). D'autres espèces comme le flet européen en revanche ne semblent pas indiquer de préférence pour une période de la journée, et migrent indifféremment de jour comme de nuit (Jager, 1998, 1999; Jager and Mulder, 1999). A notre connaissance, il n'existe pas encore d'explication sur l'utilisation différentielle des périodes de luminosité. Après une revue bibliographique, nous avons sélectionné trois caractéristiques du TTF qui semblent pouvoir varier selon l'espèce : la période du jour de migration, la présence de comportements sociaux et le comportement durant les phases de jusant. Ces variations pourraient être les conséquences des fortes différences morphologiques et écologiques entre ces trois espèces.

Dans cette nouvelle partie, nous allons donc essayer de comprendre comment la morphologie et l'écologie de l'espèce influent sur le transport tidal par flots.

3.4.2 Alternative Flood Tide Transport tactics in catadromous species: *Anguilla anguilla*, *Liza ramada* and *Platichthys flesus*

TITLE

Alternative Flood Tide Transport tactics in catadromous species: *Anguilla anguilla*, *Liza ramada* and *Platichthys flesus*

AUTHOR NAMES AND AFFILIATIONS

Trancart, T., Lambert, P., Rochard, E., Daverat, F., Coustillas, J., Roqueplo, C.

Cemagref, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

CORRESPONDING AUTHOR

Trancart, T., thomas.trancart@cemagref.fr, +33 5 57 89 08 00, Cemagref, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

ABSTRACT

Variations of Flood Tide Transport (FTT) were investigated using experimental annular flumes and analysed by Maximum Entropy Spectral Analysis (MESA). Three species which use FTT were compared: thinlip mullet *Liza ramada*, European eel *Anguilla anguilla* and European flounder *Platichthys flesus*. Juvenile fishes were submitted to experimental conditions simulating estuarine conditions in order to induce a behavioural rhythm which can be deemed comparable to FTT. Variations of this transport were analysed using MESA, enabling us to highlight several behavioural rhythms within the same time series. The three species exhibited tidal rhythms specifically variables according to time of day of migration, social behaviour and behaviour during ebb-tides. We assume that ecological and morphological traits could induce these variations. We expect that it is possible to predict FTT variations for all catadromous species using diet ecology and morphological traits.

KEYWORDS

Catadromous; Juvenile; Selective Tidal-Stream Transport; Flood Tide Transport; Maximum Entropy Spectral Analysis

ABBREVIATIONS

FTT: Flood Tide Transport

YOY: Young Of the Year

CC: Clockwise Current

AC: Anti-clockwise Current

L/D: Light / Dark

MESA: Maximum Entropy Spectral Analysis

ETT: Ebb Tide Transport

INTRODUCTION

Within the general diversity of dispersion strategies, diadromous species exhibit the particularity of migrating between freshwater and marine habitats. Some spawn in rivers and grow in the ocean (anadromous species) while others spawn at sea and spend their growth phase in continental waters (catadromous species) (McDowall, 1988).

To reach their freshwater habitats, catadromous species cross estuaries at young stages. Estuaries are areas where physical and chemical conditions vary drastically. Most estuaries are subjected to a current reversal with tidal current velocities which can frequently be greater than 1 or 2 m.s⁻¹. A decreasing salinity gradient is also present from sea to freshwater. Catadromous species use a particular tactic to cross this environment and to colonise watersheds, referred to as "Flood-Tide Transport" (FFT), i.e. they are transported horizontally by entering the water column during flood-tides and descending to the bottom during ebb-tides in coastal areas (Forward and Tankersley, 2001; Gibson, 1978, 2003). Catadromous is a large ecological group, made up of about 17 families (McDowall, 1988) which present several differences in ecological and morphological traits, with families like anguillidae, pleuronectidae, mugilidae or megalopidae.

From these strong differences, some variations in life-history tactics are expected. We analysed migration differences for species using FTT or ETT, as reviewed by Forward et al

(2001). In this exhaustive study, the authors showed that the time of day that migration occurred varied considerably according to the species, although the reasons for these variations were not analysed in the article. On the other hand, the literature on fish activity (excluding migration) in relation to time of day is very detailed. For Hobson (1965), behaviour in relation to time of day can be generalised regarding feeding habits and schooling. He showed that nocturnal species in the Gulf of California were predators, while the herbivorous and omnivorous fishes showed predominantly diurnal feeding habits. More recently, Helfman (1993) has shown that the majority of fishes at tropical and temperate latitudes feed primarily during only one period, either the day or the night. For the author, the timing of this activity is a familial characteristic although there are exceptions to this rule. Like Hobson (1965), Helfman (1993) concluded that nocturnal or crepuscular species were primitive or generalised predators, whereas more advanced species have often specialized towards diurnality and feeding on smaller animals or plants. These variations according to diet can be explained by food availability (Metcalf et al., 1999). The optimal feeding period can be defined as the period which maximizes ratio of predation cost to feeding benefit (Metcalf et al., 1999). Although each species showed a preferential time of day for activity, some individuals may apply an alternative strategy to attain adequate growth by feeding when most of the population is not feeding. This phenomenon has been observed when food is limited (Alanärä and Brännäs, 1997) and under a strong group effect (Bégout Anras et al., 1997). Finally, the specific pattern of daily activity can be considered as an adaptation of the animal to its environment (Eriksson, 1978; Müller, 1978): the time of day of activity is modified according to latitude and then to photoperiod. Fish aggregations in schools are a way to reduce predator attacks and can be used during day and night periods (Hobson, 1965).

From an analysis of the literature, we have chosen three FTT characteristics which could be variable according to the species: time of day of migration (did FTT occur during the day or night?), social behaviour (did the species form a school of fish?) and behaviour during ebb-tides. This study aimed to describe how the specific traits induce variations in these FTT characteristics. To do this, we have chosen an experimental approach. We selected three catadromous species with very different ecologies and morphologies: thinlip mullet *Liza ramada* (Risso, 1827), European flounder *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758), and European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758). Thinlip mullet is a pelagic fusiform fish which utilises

both benthic phytoplankton and macrophyte detritus, thus obtaining its energy directly from primary producers (Almeida, 2003; Almeida et al., 1993; Bruslé, 1981). European flounder is a demersal flatfish feeding on benthic fauna (mollusc, arthropods, and annelids) and fish (Masson, 1987; Summers, 1979). European eel is an elongate demersal fish whose food includes most of the freshwater and marine fauna occurring in its area (Pasquaud et al., 2010) and its activity is described as mainly nocturnal (Baras et al., 1998). European eel and European flounder have been previously described using FTT (Bos, 1999a, b; Creutzberg, 1958, 1959, 1961; Jager, 1999, 2001; Jager and Mulder, 1999) and recently, we demonstrated the ability of thinlip mullet to use FTT (Trancart et al., 2011). Young of the year (YOY) fishes from these three species were subjected experimentally to replicate estuarine conditions in order to induce FTT, and then variations according to species were studied.

MATERIAL & METHODS

Experimental design

Fishes were observed in two similar annular flumes (8 m long, 0.3 m wide, 0.6 m deep, 2 m³) (Fig. 1). The substratum was made up of a 5 cm layer of gravel (1 cm mean diameter). A pump generated a water current from 0 to 100 cm.s⁻¹. Two antagonist flood-gates were alternatively opened in order to mimic a water current reversal (Fig. 1). The two antagonistic currents were called Clockwise Current (CC) and Anti-clockwise Current (AC). Water was sterilised by UV light and filtered by two successive filters. Natural illumination was replicated by 16 fluorescent lights (Philips, cool day-light quality, 6500 K) over the flumes. Water temperature, salinity and pH were continuously recorded by three sensors in each flume. All the equipment was controlled and automated from a remote terminal unit (S500, Sofrel).

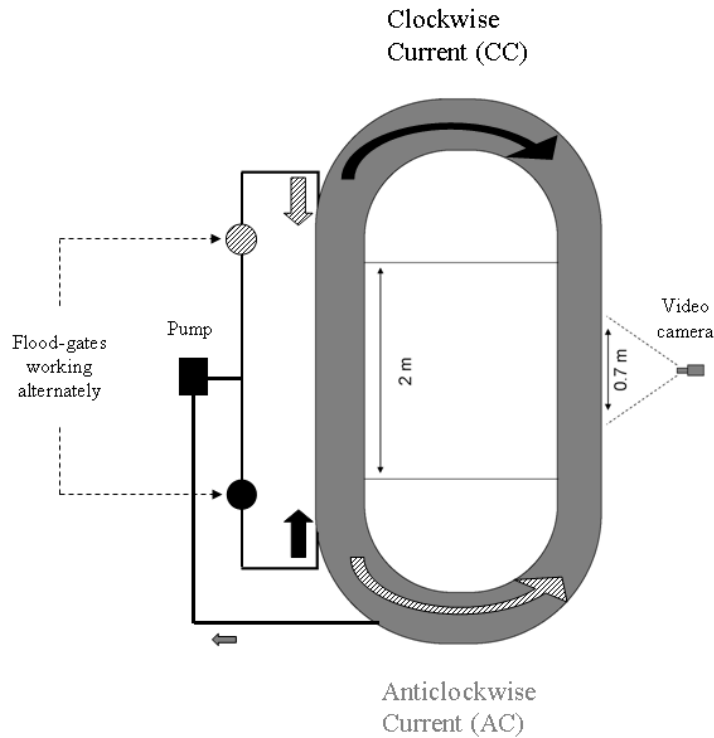


Figure 1: Diagrammatic aerial view of one of the annular flumes

Collecting the fish

Owing to differences in recruitment periods and ecology, the three catadromous species were fished in different areas of the Gironde estuary (southwest France, 45.5256° lat, -1.0426° long) and during different periods (February / March and June 2008). Fishing gear was chosen to select only YOY and fishes were selected according to their size. The upper limits were 35 mm for thinlip mullet (total length), and 75 mm for European glass eel and European flounder (total length). Thinlip mullets and European glass eels were caught with plankton-nets (110 cm diameter) in the lower part of the Gironde estuary in February and March 2008. European flounders were captured by electric fishing in the upper part in June 2008. Mullet species identification was performed using morphological criteria during sampling (Farrugio (1975) and Cambrony (1983) identification keys) and was verified at the end of the experiments using anatomical criteria. Environmental conditions at fishing sites (water temperature and salinity) were recorded during collection. Fishing (settings for boat speed and haul duration for net fishing, electric settings for electric fishing) and fish handling were carried out in such a way as to avoid hurting the fish. Subsequently, fishes were placed in an acclimation tank within the experimental flumes with the same water temperature and

salinity that were recorded during collection. Due to careful precautions, the mortality rate from the time of fishing to the end of acclimation was below ten percent for the three species.

Protocol for mullets and glass eels

Environmental conditions during fish collections were replicated during the trials. Water temperature was adjusted to 11°C. The pump generated a water current of 10 cm.s⁻¹, far below the maximum swimming performance for fish of that size (Blaxter, 1969). Fishes were subjected to a current reversal every 6.2 h, corresponding to the tidal conditions at the capture site. Trials were conducted under a 12 h Light / 12 h Dark photoperiod (L/D) (occurring in natural environment during the experiments). Light intensity was set at 100 lux during light phases, corresponding to average illumination during daytime, and 0 lux during dark phases. A decrease in salinity was produced with every CC in order to mimic the salinity decrease occurring in natural environments during the ebb-tides. No decrease or increase in salinity occurred during AC. Salinity decreased from 15 to about 0 over a three-week period. This initial salinity corresponded to the salinity measured during mullet and glass-eel collection. The salinity decrease was initially set at 2 every CC but was slowed down when approaching 0.

We ended the quarantine period when the mullets started to feed again. Thereafter, 65 YOY mullets and 250 glass eels were released into the annular flumes for 21 days. The fish were fed with artificial food (® Tyca pellets, 1.1 mm mean diameter) randomly every two or three days in order to prevent the implementation of feeding rhythms. An automatic feeder controlled by the remote terminal unit dispensed the food in order to prevent human disturbance during the food distribution. The feed weighed 5% of the total weight of fish in the flume and was determined by preliminary tests in order to keep fish healthy. As a number of studies have suggested that glass eels do not feed during estuarine migration (Kawakami et al., 1999; Lecomte Finiger, 1992; Tesch, 1977) the glass eels were not fed during the experiments. The floating granules were out of reach for them. Two 21-day trials for mullets (trials 1 and 2 – February / March 2008) and three 21-day trials for glass eels (trials 3, 4 and 5 – February / March 2008) were carried out with rigorously similar conditions.

Protocol for flounders

Flounders were present in the estuary later than glass eels and mullets, and so a new trial was carried out in summer. Flounders in the lower estuary were too small to be experimented; they were therefore collected at an older stage in the upper part of the Gironde estuary. The protocol was globally similar, but as conditions were slightly different, the protocol for flounders was slightly modified. The differences were: water temperature (adjusted to 19°C), water current (20 cm.s⁻¹), LD cycle (15.5 h Light / 8.5 h Dark photoperiod) and salinity (experiments were carried out in freshwater). Sixty-five YOY flounders were released into the annular flumes for 21 days. Two 21-day trials (trials 6 and 7 – June / July 2008) were carried out with rigorously similar conditions.

Video recording

One Sony video infra-red camera was placed on the side of each flume to record a window of observation in the middle of each flume. An infra-red light (850 nm) enabled the fishes to be recorded during light and dark phases. The recording window was 60 cm wide and 70 cm high, so that the entire water column was recorded. One minute was recorded every 20 minutes. The duration of the video recordings was calculated according to the mean swimming speed of the fishes. This duration enabled us to count all the fishes swimming with the current around the flume. Recording frequency (3 videos per hour) was chosen based on previous tests and literature analysis (Bolliet et al., 2007). Fishes were videotaped from day 1 to day 21, producing 1512 videos for each flume and for each trial.

Fish behaviour and database

In each video, all the fishes that were visible were enumerated. For each fish, behaviour was described using three descriptors: species, rheotaxis and accurate behaviour. Three modalities were available for the “species” descriptor: eels, mullets or flounders. Three modalities were available for the “rheotaxis” descriptor: “R--” for fish swimming with the current, “R++” for fish advancing against the current, and “R+” for fish with positive rheotaxis but in a stationary position. For rheotaxis, two or three additional features were available to describe the observed fish behaviour more accurately: presence in a school of

fish for R-- and R++; swimming against the current, ground flattening or taking refuge in substrate for R+. A “behavioural code” was attributed to each fish in the video. For one video, all the fish with the same behaviour were enumerated.

Because the speed of progress against the current was low compared with the speed of the fish swimming with the current, a correction factor was used for an unbiased enumeration of fish exhibiting R++ behaviour. The ground speed of fish exhibiting the two different behaviours (R-- and R++) was measured during the last day using a ruler placed on the bottom of the flume. We estimated that swimming speed was constant over the three-week period. The correction factor was the ratio between the two ground speeds:

$$\text{Correction factor} = \frac{\text{ground speed of } R-- \text{ fish}}{\text{ground speed of } R++ \text{ fish}}$$

The number of fish exhibiting R++ behaviour was rectified with the correction factor. We assumed that fish not exhibiting one of these behaviours were maintaining a stationary position using active swimming against the current. The number of fish with R+ behaviour was then deducted from the other two.

Data analysis by Maximal Entropy Spectral Analysis to highlight several periodicities

Periodicities in the fish activity were estimated using Maximum Entropy Spectral Analysis (MESA) (Dowse and Ringo, 1989). MESA is based on a Fourier transform whereby reliable information on period, phase, and signal robustness can be extracted from biological rhythm data (Dowse, 2007). MESA needed a preliminary signal conditioning: linear least-squares trends were removed beforehand. High-frequency noise and non-linear trends were removed using a passband Butterworth filter (1-6-30-72 h). MESA is a very powerful test, able to highlight several periodicities in the same time series. It is used in several scientific fields, such as biology, ecology or astrophysics to highlight as many as six periodicities in the same data series (Javaraiah, 2010; Javaraiah et al., 2009). As MESA techniques are able to distinguish several cycles in one time series, the number of experiments required has been minimised.

Actograms and synchronisation indexes

The next analysis step was a description by actograms. Actograms represented the swimming activity of fish throughout the 21 days of experiments. Luminosity modalities

(light and dark periods) and tidal modalities (AC or CC) were represented in order to see the activity according to these four modalities. In a similar study, locomotor activity was considered significantly rhythmic only if dominant peaks in the MESA were obvious on visual inspection of the actogram (McCleave and Wippelhauser, 1987). To complement this qualitative test, two indices were created to characterise the periodicities highlighted by MESA. These indices were supported by the study of the levels of activity. Data processing showed the position of the highest levels of activity, which corresponded to peaks in actograms. The position of each actogram peak was characterised according to the four modalities: light period, dark period, AC current or CC current. The synchronisation index for L/D cycles was defined as:

$$I_{sync}(LD) = \frac{(\text{Number of peaks occurring during the light periods} / \text{total number of peaks}) - 0.5}{0.5}$$

The synchronisation index for tidal cycles was defined as:

$$I_{sync}(Tide) = \frac{(\text{Number of peaks occurring during AC} / \text{total number of peaks}) - 0.5}{0.5}$$

The synchronisation index ranged from 1 (100% of peaks occurred during the light periods or during AC) to -1 (100% of peaks occurred during the opposite periods). The null hypothesis (actogram peaks were randomly distributed throughout the experiments) was tested by binomial test of significance. Indices were considered significant when the binomial test result was higher than 0.95 and we could reject the hypothesis of unpredictable position of the actogram peaks. Locomotor activity was considered significantly rhythmic only if the MESA highlighted periodicities (diel or tidal) which were significantly confirmed by the synchronisation indices.

RESULTS

Main behaviour

For the three species, the main behaviour was R+, from 73 to 92.2% (Table I). The second behaviour (R--) was present in 6.7 and 31.6% of fish in flumes. Occurrence of the third behaviour (R++) was very low for the three species (from 0.3 to 1.6% of fish in flumes).

Schools of fish were observed only in mullets, never for glass eels or flounders (Table I). Behaviours to keep a constant position were variable and unique, according to the species: mullets swam against the current, glass eels took refuge in the substrate and flounders flattened on the ground (Table I).

Table 1: Proportion of fish using the three behaviours according to species. Relative proportion of each behaviour used by fish, as a percentage of total number of fish present in the flume for one trial.

		BEHAVIOUR						
		R--		R++		R+		
		6.7%		1.2%		92.2%		
SPECIES X TRIALS	MUP 1	In School 1.1%	Not in school 5.6%	In School 0.0%	Not in school 1.2%	Swimming against 92.2%	Flattening 0.0%	In substrate 0.0%
	MUP 2	31.6%		1.6%		66.8%		
		In School 13.9%	Not in school 17.7%	In School 0.0%	Not in school 1.6%	Swimming against 66.8%	Flattening 0.0%	In substrate 0.0%
	ANG 1	7.4%		1.4%		91.2%		
		In School 0.0%	Not in school 7.4%	In School 0.0%	Not in school 1.4%	Swimming against 0.0%	Flattening 0.0%	In substrate 91.2%
	ANG 2	19.6%		0.5%		79.9%		
		In School 0.0%	Not in school 19.6%	In School 0.0%	Not in school 0.5%	Swimming against 0.0%	Flattening 0.0%	In substrate 79.9%
	ANG 3	26.0%		30.0%		73.7%		
		In School 0.0%	Not in school 26.0%	In School 0.0%	Not in school 30.0%	Swimming against 0.0%	Flattening 0.0%	In substrate 73.7%
	FLE 1	16.8%		1.0%		82.2%		
		In School 0.0%	Not in school 16.8%	In School 0.0%	Not in school 1.0%	Swimming against 0.0%	Flattening 82.2%	In substrate 0.0%
	FLE 1	12.2%		1.3%		86.5%		
		In School 0.0%	Not in school 12.2%	In School 0.0%	Not in school 1.3%	Swimming against 0.0%	Flattening 86.5%	In substrate 0.0%

Periodicity highlights for fishes swimming with the current (R- -)

For the thinlip mullets, the MESA results showed a main peak at ca 24.0 in trials 1 and 2 (Fig. 2). The synchronisation indices for L/D cycle were significant and showed a strong diurnal preference (Table II). Nocturnal swimming activity with the current was almost absent during all the trials. A second peak was present at ca 12.4 hours for mullet swimming with the

current in trials 1 and 2. For these two trials, the synchronisation indices for current cycle were significant and indicated a synchronisation focused on Anticlockwise Current (AC).

For glass eels, the MESA results showed a principal peak at ca 24.0 in trials 3 and 4 (Fig. 2). The synchronisation indices for the L/D cycle were significant and confirmed a strong nocturnal preference (Table II). The second peak in MESA was constant at about 11.9 in both trials. The synchronisation indices were not significant and disproved any synchronisation between swimming activity and current reversal. A visual inspection of the actograms showed no synchronisation with a current, but an increase in swimming activity at sunrise and dusk, inducing a 12 h cycle. In trial 4, a third peak at about 12.4 h was present. The synchronisation index was not significant for a 95% threshold but was for a 90% threshold. We concluded that there was weak synchronisation between swimming activity with the current and water current reversal in these two trials. In trial 5, the MESA results showed other peaks, at about 12.4 h for the main peak and 24.4 h for the second (Fig. 2). The synchronisation index for the tidal cycle was 1, demonstrating perfect synchronisation between the swimming activity of fish and the water current reversal. The synchronisation index for L/D cycle was lower but significant, suggesting a preference for nocturnal migration.

The main peak in MESA for European flounder (trial 6) which exhibited a swimming activity was at about 12.4 hours. Nevertheless, an actogram inspection highlighted a switch in synchronisation after week 1. New analyses were carried out focusing on two periods (week 1 and weeks 2 & 3). Main peaks at about 12.5 hours were highlighted in the three analyses (Fig. 2). During the first part of trials 6 and 7, the flounders' swimming activity was perfectly synchronised with AC ($I_{sync}(\text{Current}) = 1$, Table II). During part 2 of trial 6, swimming activity was perfectly synchronised with the other current ($I_{sync}(\text{Current}) = -1$, Table II). The second peaks in the three analyses were very weak and not at 24.0 h. The synchronisation index showed perfect synchronisation with diurnal periods (Table II) for the first part of trial 6, good synchronisation for the second part and no synchronisation for trial 7.

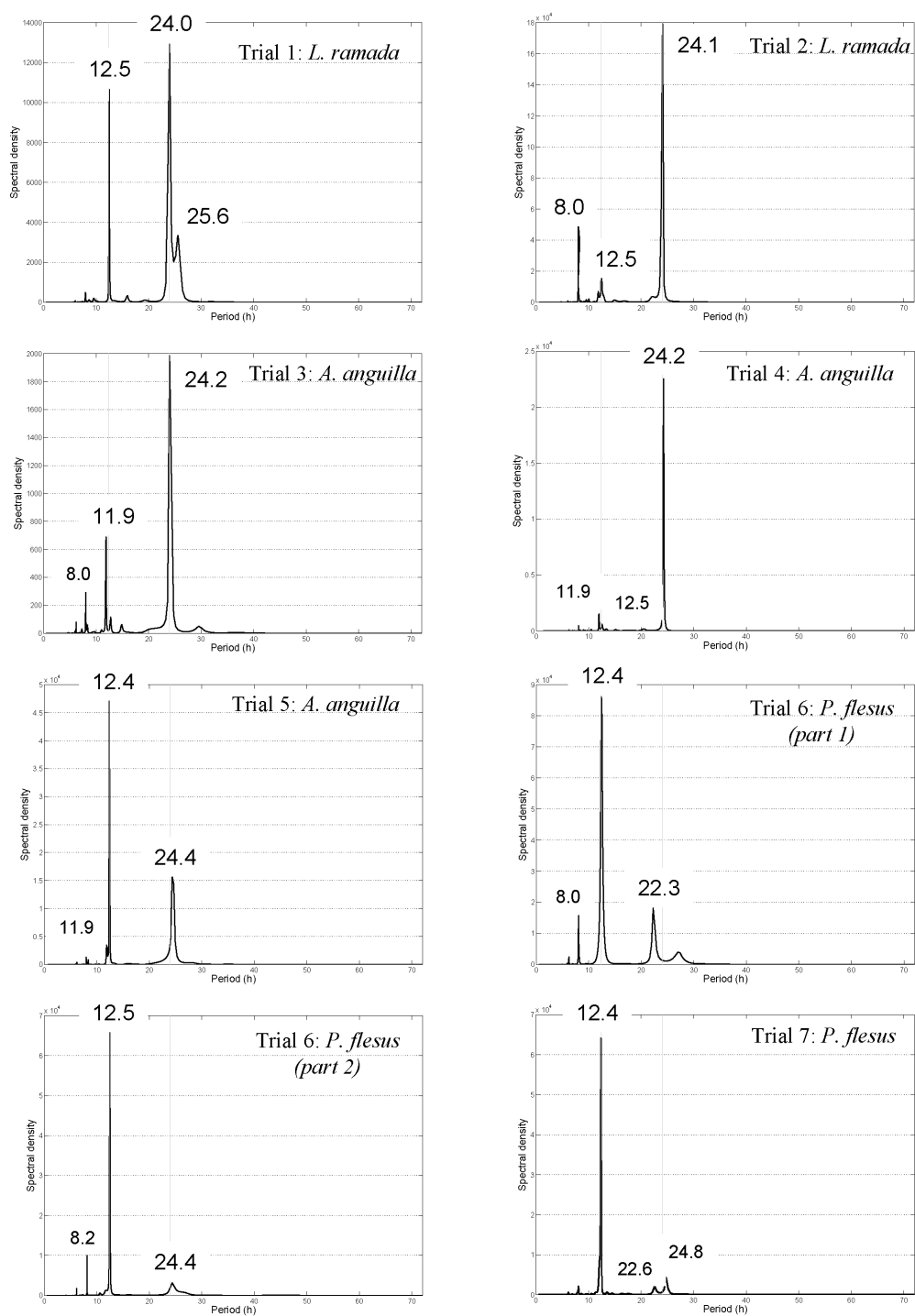


Figure 2: Rhythmic activity in catadromous YOY presented with MESA spectrum from the 7 trials and the 3 species. Periodicities of main peaks were added near the peaks.

Table 2: Synchronisation indices and results of significance tests

<i>Trials</i>	<i>Species</i>	$I_{sync}(LD)$	<i>LD P-value</i>	$I_{sync}(Current)$	<i>Current P-value</i>	<i>Interpretations</i>
1	<i>L. ramada</i>	1	<0.05	0.9	<0.05	Diurnal Flood Tide
2	<i>L. ramada</i>	1	<0.05	0.56	<0.05	Diurnal Flood Tide
3	<i>A. anguilla</i>	-0.93	<0.05	-0.16	NS	Nocturnal activity
4	<i>A. anguilla</i>	-0.69	<0.05	-0.23	<0.1	Nocturnal activity
5	<i>A. anguilla</i>	-0.33	<0.05	1	<0.05	Nocturnal Flood Tide
6 - part 1	<i>P. flesus</i>	1	<0.05	1	<0.05	Diurnal Tidal Transport
6 - part 2	<i>P. flesus</i>	0.45	<0.05	-1	<0.05	Diurnal Tidal Transport
7	<i>P. flesus</i>	0.07	NS	1	<0.05	Tidal Transport

DISCUSSION

Did fishes use FTT?

The aim of this study was to describe how specific traits could induce variations in the Flood Tide Transport expression. The first step was to confirm whether fishes used FTT.

In the experimental protocol for mullets and glass eels trials, there was a salinity decrease in order to orientate migration in the experimental structures. The freshwater input allowed us to associate a salinity decrease with every CC. This freshwater input was stopped during AC. For these trials, we can therefore consider that the AC mimics a flood-tide and the CC an ebb-tide in the natural environment. Under these experimental conditions, we could assume that the swimming activity responses of the mullets and glass eels to water current reversal support the Flood Tide Transport hypothesis. These results were in accordance with several authors who have successfully synchronised glass-eel swimming activity and tidal reversal current (Bolliet et al., 2007; Creutzberg, 1961; Wippelhauser and McCleave, 1988).

For flounders, there was no salinity decrease in the experimental protocol. Migration can therefore not be rigorously orientated. Flounders were perfectly synchronised with current, but not always with the same one. Nevertheless, flood tide transport has already been described for flounder larvae (Bos, 1999b; Bos and Thiel, 2006; Jager, 1998, 1999, 2001), so it is reasonable to think that the flounder that were synchronised with the reversal current in our experiments used FTT and not Ebb Tide Transport (ETT).

Variations of migration time of day

The three species exhibited different habits regarding light conditions. Mulletts showed a clear preference for diurnal migration. Glass eels migrated mainly during the dark periods and flounders mainly during light periods.

For the three species, time of day of migration periods highlighted in this study were similar to activity and feeding periods shown in previous studies: juvenile mullets and flounders feed and are active during the day (Almeida, 2003; Gisbert et al., 1997; Helfman, 1993; Verheijen and De Groot, 1967) and glass eels mainly during the night (Elie, 1979; Tesch, 1977). Even if the Dingle definition of migration (1996) suggests that migrant organisms are not distracted by resources, we assumed that juvenile migrants with few energy resources would need to feed and hence the link between the migration period and the nutrition period.

We compared the diet of the three catadromous species. A number of studies have suggested that glass eels do not feed during estuarine migration (Kawakami et al., 1999; Lecomte Finiger, 1992; Tesch, 1977), although a recent study concluded that a small proportion of eels may also use the estuary as a feeding habitat (Bardonnet and Riera, 2005). Juvenile mullets (total length less than 50 mm) are pelagic micro-zooplanktivorous (Bruslé, 1981; Gisbert et al., 1995, 1997). In tidal and marine environments, the flounder diet includes a wide variety of benthic invertebrates (Aarnio et al., 1996; Andersen et al., 2005; Summers, 1980). In a freshwater environment, Beaumont and Mann (1984) indicated that a juvenile flounder diet was comprised mainly of benthic prey.

These diets could be the reason for the time of day of migration that was observed, as described by Hobson (1965) and Helfman (1993). Prey availability could be the main factor to account for the mullet's and flounder's diurnal migration, as it accounts for period of activity (Metcalf et al., 1999). Differences in feeding behaviour could explain the differences observed in time of day of migration for these three species.

The preference for nocturnal activity can also be considered as a tactic to reduce predator attacks (Moore et al., 1998b; Roberts et al., 2009). Fishes like mullets and flounders, which are obliged to feed during diurnal periods, must use another tactic to reduce predator attacks. The schooling fish formation could be considered as just such an alternative tactic.

Flounder use another tactic to reduce predation: mimicry by flattening on the ground (Endler, 1978; Rochard, 2001a). For glass eels, with no feeding constraint, nocturnal migration seems to be the most appropriate tactic to reduce predation.

The preference in time of day of migration highlighted by this study could be interpreted as a trade-off between food availability and reducing predator attacks, indicating that the ecology of each species can induce variations in the FTT.

Variations of behaviours during ebb-tides

No important difference was observed in swimming behaviours for fish swimming with the current. The only distinguishable fact is the ability of mullet to swim in schools. This particularity is discussed above. STST is described as horizontal transport by entering the water column during one phase of the tide and descending to the bottom during the other (Forward and Tankersley, 2001; Gibson, 1978, 2003). We investigated fish behaviour during the opposite tide (ebb-tide in our case) and found that it was exclusively a stationary position for the three species. This stationary position was maintained in different ways, according to the morphology of the species. Flounder and glass-eel, which have the ability to take refuge near or in the substrate, maintained their position by flattening and burying in the substrate. Mullet had to stay in the water column and swim against the current. This difference suggests greater energy expenditure on migration for mullets than for flounders and glass eels, and that species morphology can also induce variations in the FTT.

CONCLUSIONS

The present study suggests that juveniles of the three European catadromous species can use Flood Tide Transport for upstream migration in estuaries. The main tactic is similar (FTT), but they are variations according to specific traits. Time of day of migration may be considered as a trade-off between food availability and reducing predator attacks. Behaviour during ebb-tides is also linked with morphological traits. By applying these variations, species use different tactics. For all the catadromous species in the world, we expect that it is possible to estimate what type of FTT will be used by studying diet and morphological traits.

BIBLIOGRAPHY

- Aarnio, K., Bonsdorff, E., Rosenback, N., 1996. Food and feeding habits of juvenile flounder *Platichthys flesus* (L.), and turbot *Scophthalmus maximus* (L.) in the Aland archipelago, northern Baltic Sea. J. Sea Res. 36, 311-320.
- Alanära, A., Brännäs, E., 1997. Diurnal and nocturnal feeding activity in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, 2894-2900.
- Almeida, P.R., 2003. Feeding ecology of *Liza ramada* (Risso, 1810) (Pisces, Mugilidae) in a south-western estuary of Portugal. Estuar. Coast. Shelf Sci. 57, 313-323.
- Almeida, P.R., Moreira, F., Costa, J.L., Assis, C.A., Costa, M.J., 1993. The feeding strategies of *Liza ramada* (Risso, 1826) in fresh and brackish water in the River Tagus, Portugal. J. Fish Biol. 42, 95-107.
- Andersen, B.S., Carl, J.D., Gronkjaer, P., Stottrup, J.G., 2005. Feeding ecology and growth of age 0 year *Platichthys flesus* (L.) in a vegetated and a bare sand habitat in a nutrient rich fjord. J. Fish Biol. 66, 531-552.
- Baras, E., Jeandrain, D., Serouge, B., Philippart, J.C., 1998. Seasonal variations in time and space utilization by radio- tagged yellow eels *Anguilla anguilla* (L.) in a small stream. Hydrobiologia 372, 187-198.
- Bardonnnet, A., Riera, P., 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: New insights from stable isotope analysis. Estuar. Coast. Shelf Sci. 63, 201-209.
- Beaumont, W.R.C., Mann, R.H.K., 1984. The age, growth and diet of a freshwater population of the flounder, *Platichthys flesus* (L.), in southern England. J. Fish Biol. 25, 607-616.
- Bégout Anras, M.L., Lagardère, J.P., Lafaye, J.Y., 1997. Diel activity rhythm of seabass tracked in a natural environment: Group effects on swimming patterns and amplitudes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, 162-168.
- Blaxter, J.H.S., 1969. Swimming speeds of fish. FAO Fish. Rep. 2.
- Bolliet, V., Lambert, P., Rives, J., Bardonnnet, A., 2007. Rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels. Synchronisation to water current reversal under laboratory conditions. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 344, 54-66.
- Bos, A.R., 1999a. Aspects of the life history of the european flounder (*Pleuronectes flesus* L. 1758) in the tidal river elbe. University of Hamburg, p. 129.

- Bos, A.R., 1999b. Tidal transport of flounder larvae (*Pleuronectes flesus*) in the Elbe River, Germany. Arch. Fish. Marine Res. 47, 47-60.
- Bos, A.R., Thiel, R., 2006. Influence of salinity on the migration of postlarval and juvenile flounder (*Pleuronectes flesus* L.) in a gradient experiment. J. Fish Biol. 68, 1411-1420.
- Bruslé, J., 1981. Food and feeding in grey mullets, in: Oren, O.H. (Ed.), Aquaculture of grey mullets. Cambridge University Press, pp. 185-217.
- Creutzberg, F., 1958. Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). Nature 181, 357-358.
- Creutzberg, F., 1959. Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. Nature 184, 1961-1962.
- Creutzberg, F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. Neth J Sea Res 1, 257-302.
- Dingle, H., 1996. Migration: the biology of life on the move. Oxford University Press.
- Dowse, H.B., 2007. Statistical analysis of biological data, in: Rosato, E. (Ed.), Circadian rhythms- Methods and protocols. Humana Press inc., Totowa, New Jersey, pp. 29-45.
- Dowse, H.B., Ringo, J.M., 1989. The search for hidden periodicities in biological time series revisited. J. Theor. Biol. 139, 487-515.
- Elie, P., 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L., dans l'estuaire de la Loire : Pêche écophysiologie et élevage. Université de Rennes I, p. 383.
- Endler, J.A., 1978. A predator's view of animal color patterns, Evolutionary Biology. Springer, pp. 319-364.
- Eriksson, L.O., 1978. Nocturnalism versus diurnalism - dualism within fish individuals, in: Thorpe, J.E. (Ed.), Rhythmic activity of fishes. Academic Press, London.
- Forward, R.B., Tankersley, R.A., 2001. Selective tidal-stream transport of marine animals. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 39, 305-353.
- Gibson, R.N., 1978. Lunar and tidal rhythms in fish, in: Thorpe, J.E. (Ed.), Rhythmic activity of fishes. Academic Press, New York, pp. 201-213.
- Gibson, R.N., 2003. Go with the flow: tidal migration in marine animals. Hydrobiologia 503, 153-161.
- Gisbert, E., Cardona, L., Castello, F., 1995. Competition between mullet fry. J. Fish Biol. 47, 414-420.

- Gisbert, E., Cardona, L., Castello, F., 1997. Diel feeding rhythm of grey mullet fry in northeastern Spain. *Vie Milieu* 47, 47-51.
- Helfman, G.S., 1993. Fish behaviour by day, night and twilight, in: Pitcher, T.J. (Ed.), *The behaviour of teleost fishes*. Croom-Helm, London, pp. 366-387.
- Hobson, E.S., 1965. Diurnal-Nocturnal activity of some inshore fishes in the gulf of California. *Copeia* 1965, 291-302.
- Jager, Z., 1998. Accumulation of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems estuary, Wadden Sea). *J. Sea Res.* 40, 43-57.
- Jager, Z., 1999. Selective Tidal Stream Transport of Flounder Larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49, 347-362.
- Jager, Z., 2001. Transport and retention of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard nursery (Ems estuary). *J. Sea Res.* 45, 153-171.
- Jager, Z., Mulder, H.P.J., 1999. Transport Velocity of Flounder Larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49, 327-346.
- Javaraiah, J., 2010. Long-term variations in the mean meridional motion of the sunspot groups. *Astronomy and Astrophysics* 509.
- Javaraiah, J., Ulrich, R.K., Bertello, L., Boyden, J.E., 2009. Search for short-term periodicities in the Sun's surface rotation: A revisit. *Solar Physics* 257, 61-69.
- Kawakami, Y., Mochioka, N., Kimura, R., Nakazono, A., 1999. Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid contents and immigration adaptability of Japanese glass-eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 238, 1-19.
- Lecomte Finiger, R., 1992. Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Mar. Biol.* 114, 205-210.
- Masson, G., 1987. Biologie et écologie d'un poisson plat amphihalien, le flet (*Platichthys flesus* Linné, 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques. Université de Bretagne Occidentale, Nantes, p. 344.
- McCleave, J.D., Wippelhauser, G.S., 1987. Behavioural aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 138-150.
- McDowall, R.M., 1988. Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments. Croom Helm, London.
- Metcalfe, N.B., Fraser, N.H.C., Burns, M.D., 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *J. Anim. Ecol.* 68, 371-381.

- Moore, A., Ives, S., Mead, T.A., Talks, L., 1998. The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in the River Test and Southampton Water, southern England. *Hydrobiologia* 371-372, 295-304.
- Müller, K., 1978. Locomotor activity of fish and environmental oscillations, in: Thorpe, J.E. (Ed.), *Rhythmic activity of fishes*. Academic Press, London.
- Pasquaud, S., Pillet, M., David, V., Sautour, B., Elie, P., 2010. Determination of fish trophic levels in an estuarine system. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 86, 237-246.
- Roberts, L.J., Taylor, J., Gough, P.J., Forman, D.W., de Leaniz, C.G., 2009. Night stocking facilitates nocturnal migration of hatchery-reared Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolts. *Fish. Manage. Ecol.* 16, 10-13.
- Rochard, E., 2001. Les espèces : ordre des pleuronectiformes, in: Keith, P., Allardi, J. (Eds.), *Atlas des poissons d'eau douce de France*. SPN / IEGB / MNHN, Paris, pp. 339-345.
- Summers, R.W., 1979. Life cycle and population ecology of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan estuary, Scotland. *J. Nat. Hist.* 13, 703 - 723.
- Summers, R.W., 1980. The diet and feeding behaviour of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuarine and Coastal Marine Science* 11, 217- 232.
- Tesch, F.W., 1977. *The eel*. Chapman and Hall, London.
- Trancart, T., Lambert, P., Rochard, E., Daverat, F., Roqueplo, C., Coustillas, J., 2011. Swimming activity responses to water current reversal support selective tidal-stream transport hypothesis in juvenile thinlip mullet *Liza ramada*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*
- Verheijen, F.J., De Groot, S.J., 1967. Diurnal activity pattern of plaice and flounder (Pleuronectidae) in aquaria. *Neth J Sea Res* 3, 383-390.
- Wippelhauser, G.S., McCleave, J.D., 1988. Rhythmic activity of migrating juvenile American eels *Anguilla rostrata*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 68, 81-91.

3.4.3 L'essentiel de l'article

Le but de cet article est de comparer les différentes tactiques utilisées par les thalassotoques pour traverser les milieux estuariens afin de mettre en évidence d'éventuelles spécificités particulières.

Des juvéniles de l'année de mulot porc *Liza ramada*, d'anguille européenne *Anguilla anguilla* et de flet européen *Platichthys flesus* ont été prélevés en milieu naturel puis transférés dans nos structures expérimentales. En raison d'une phénologie et d'une écologie différentes, les juvéniles n'ont pas été pêchés au même moment ni au même endroit. Les juvéniles d'anguille et de mulot porc ont été prélevés en estuaire halin de janvier à mars 2008. D'autres civelles ont aussi été prélevées en mars 2008. En raison d'effectifs très bas en estuaire, les juvéniles de flets n'ont pu être pêchés en estuaire. Ils ont donc été pêchés dans une zone dulçaquicole où ils s'accumulent en juin 2009.

Les juvéniles ont été soumis à un rythme Jour / Nuit et à un rythme d'inversion de courant de 6.2 / 6.2 h pendant 21 jours. Pour les juvéniles d'anguilles et de mulots, une baisse de salinité a été effectuée durant un seul courant de marée afin d'augmenter la synchronisation comme démontré dans la partie 3.3 « Effet de la baisse de salinité sur la synchronisation ». En revanche, les flets ayant été pêchés en zone dulçaquicole, les expérimentations sur cette espèce se sont déroulées uniquement à salinité nulle. Avec la baisse de salinité durant un seul courant de marée, il a donc été possible de donner une orientation aux courants exercés dans nos structures : les courants avec baisse de salinité ont été appelés pseudo-jusants, et les autres pseudos-flots.

Nos résultats mettent en évidence une synchronisation de l'activité de nage des juvéniles de mulots et d'anguilles avec les pseudos-flots, confirmant ainsi l'utilisation d'un transport tidal par les flots. En revanche, en absence de baisse de salinité, il n'a pas été possible d'orienter les expérimentations avec les flets. Nos résultats montrent une synchronisation de l'activité de nage avec un courant, confirmant ainsi l'utilisation d'un transport tidal sélectif. En revanche, avec la littérature existante sur les larves de flets (Bainbridge, 1958; Bos, 1999a, b; Jager, 1998, 1999, 2002; Jager and Mulder, 1999), il est très fortement probable que ce transport tidal sélectif ait été aussi un transport tidal par les flots. C'est la première mise en évidence d'un tel type de transport pour les juvéniles de mulots porc et de flets européens. Pour les flets, avec les précédentes mises en évidence au stade larvaire (Bainbridge, 1958; Bos, 1999a, b; Jager, 1998, 1999, 2002; Jager and Mulder, 1999), nous sommes maintenant en mesure de confirmer l'existence de TTS pour tous les jeunes stades flet européen.

La première variation spécifique notable est la différence dans les périodes d'activité. Les civelles ont eu un comportement principalement nocturne, mais une petite activité diurne était toujours présente. En revanche, les mulots ont eu un comportement exclusivement

diurne, l'activité nocturne étant réduite à une position stationnaire grâce à une nage à contre-courant. Enfin les flets ont montré une préférence pour les périodes lumineuses. Pour ces trois espèces, les résultats sur les périodes de migration sont en accord avec la littérature sur les périodes d'activité et de nutrition : les flets et les mulets sont actifs et se nourrissent durant le jour (Almeida, 2003; Gisbert et al., 1997; Helfman, 1993; Verheijen and De Groot, 1967) et les civelles principalement durant la nuit (Elie, 1979; Tesch, 1977).

Selon Dingle (1996), durant une migration, les migrants ne sont pas distraits par la ressource. Mais dans le cas de la migration juvénile des thalassotoques, les migrants ne possèdent presque aucune réserve énergétique, et sont donc obligés de se nourrir durant la phase de migration. Nous assumons donc l'existence d'un lien entre période de migration et période de nutrition.

Les régimes alimentaires de ces trois espèces sont différents. Il est souvent admis que les civelles ne se nourrissent pas pendant la migration estuarienne (Kawakami et al., 1999; Lecomte Finiger, 1992; Tesch, 1977), même si une récente étude a démontré qu'il pouvait exister une fraction de population qui commençait à se nourrir en estuaire (Bardonnet and Riera, 2005). Les juvéniles de mulets sont des micro-zooplanktivorous (Bruslé, 1981; Gisbert et al., 1995, 1997) alors que le flet est un prédateur d'invertébrés benthiques, en milieu estuarien (Aarnio et al., 1996; Andersen et al., 2005; Summers, 1980) comme en milieu dulçaquicole Beaumont and Mann (1984).

Pour Hobson (1965) et Helfman (1993), les régimes alimentaires sont responsables de la période d'activité des poissons. La disponibilité en proie pourrait donc être le facteur principal responsable des périodes de migrations, de la même manière qu'il est le facteur principal des périodes d'activité (Metcalf et al., 1999).

Une activité nocturne est aussi considérée comme une tactique de réduction de la prédation (Moore et al., 1998b; Roberts et al., 2009). Pour les espèces comme les mulets et les flets qui sont donc obligés de migrer en journée, d'autres tactiques de réduction de la prédation doivent être employées. La formation de bancs de poissons, visible chez les mulets peut être considérée comme l'une de ces tactiques. Les flets utilisent le mimétisme avec le substrat (Endler, 1978; Rochard, 2001a), et cette tactique est aussi assimilable à une tactique de réduction de la prédation. Les civelles n'ayant pas de contraintes alimentaires peuvent se permettre de migrer la nuit, et n'ont donc pas besoin d'utiliser d'autres tactiques pour réduire la prédation.

Enfin, le dernier facteur du transport tidal étudié, le comportement durant la phase à contre (ici le jusant) a lui aussi montré des variations spécifiques. Pour les trois espèces, le comportement majoritaire durant les périodes de jusant est la station dans une position fixe. En revanche, la tactique pour arriver à ce résultat varie selon les espèces. Les flets se plaquent au sol, alors que les civelles se réfugient dans le substrat et que les mulets nagent à contre-courant en gardant une position par rapport au fond parfaitement stationnaire. Dans ce cas, c'est typiquement la morphologie de chaque espèce qui fait varier le transport tidal sélectif.

Enfin, une dernière variation envisageable serait le coefficient d'utilisation des marées de flots. Beaulaton & Castelnaud (2005) ont démontré que les civelles se déplaçant en estuaire n'utilisaient qu'environ une marée sur six. Il est très difficile d'estimer ce nombre avec notre type d'expérience, mais compte tenu des fortes différences morphologiques, il est attendu ici aussi une certaine variabilité.

Cette étude montre qu'à l'intérieur d'un même comportement global (le transport tidal par flots), il existe des variations spécifiques, et que ces variations peuvent être imputées à l'écologie et à la morphologie des espèces.

3.5 LA TRAVERSÉE DE LA ZONE DE LIMITE DE MARÉE DYNAMIQUE

Les précédentes expériences ont permis de démontrer l'utilisation préférentielle des courants de marées par les trois espèces de thalassotoques dans le cadre de leurs migrations de colonisation. Elles ont aussi démontré que la salinité pouvait renforcer le signal tidal et pouvait être utilisée comme synchroniseur pour les mulets. Enfin, des différences interspécifiques ont pu être mises en évidence. Ces différences sont des variations du transport tidal sélectif, et sont en liaison avec les différences morphologiques et écologiques des trois espèces. Ces variations s'expriment dans les périodes du jour de migration, le comportement social ou bien encore le comportement durant les phases de jusant. La traversée de l'estuaire tidal et ses déterminismes sont donc maintenant un peu mieux documentés pour les trois thalassotoques.

3.5.1 Introduction et problématique

Dans le domaine estuarien, trois zones principales peuvent être définies. La zone la plus en aval est la zone tidale, où la renverse du courant se fait sentir. En entrée d'estuaire, la période des marées est égale à celle en mer, puis elle se déforme le long d'un axe aval-amont. Pendant cette déformation, la durée des flots est raccourcie, alors que la durée des jusants augmente. En revanche, la durée cumulée des deux phases d'un cycle de marée ne varie pas et reste de 12.4 h sur la façade atlantique par exemple. On appelle limite tidale ou limite de marée dynamique la zone correspondante à la limite à partir de laquelle il n'existe plus de renverse de courant. Elle se différencie de la zone de salure des eaux, qui sépare les eaux douces des eaux salées et saumâtres et qui se situe plus bas dans notre système d'étude. Plus en amont de la zone de limite de marée dynamique, on trouve la zone de marnage, où la marée peut se faire sentir en faisant varier la hauteur d'eau mais où le courant reste toujours dans le même sens. Au sens très large, l'estuaire englobe ces 3 zones et court donc jusqu'à la limite amont de la zone de marnage.

En utilisant le transport tidal sélectif, les jeunes thalassotoques peuvent donc migrer vers l'amont des bassins versants, mais uniquement jusqu'à la zone de limite de marée dynamique. Au-delà de cette barrière, une bascule comportementale est nécessaire afin de continuer à progresser vers l'amont. Cette bascule comportementale doit amener les individus à passer d'un transport de type TTS à une nage active à contre-courant. Cette zone sensible est donc particulièrement intéressante à étudier.

La technique classique pour étudier cette zone est de réaliser des prélèvements sur différents sites répartis le long de la zone de limite de marée dynamique. L'étude de la distribution des individus en fonction de leurs classes de tailles permet de renseigner sur plusieurs comportements. En revanche, ce genre d'étude peut entraîner quelques biais liés à la méthode. Pour être efficace, il faut notamment une grande homogénéité dans les sites de pêche afin de pouvoir justifier d'une probabilité de capture identique sur tous les sites de la zone de prélèvements. L'approche en structure expérimentale est donc intéressante car elle permet de palier certains de ces problèmes, mais aussi d'analyser le comportement des individus directement, et non à travers des données de distribution. En revanche, une telle simulation est assez compliquée à analyser. En effet, il va falloir simuler une dimension spatiale (progression à travers la zone de limite de marée dynamique) et une dimension temporelle. La dimension spatiale est particulièrement difficile à simuler car elle dépend du

comportement des individus. Lors de la simulation de la traversée de zone de limite de marée dynamique, les conditions à l'intérieur des structures vont mimer une progression vers l'amont. Si les individus soumis à cette simulation décident de progresser vers l'autre sens (dévalaison), la simulation devrait théoriquement mimer une progression vers l'aval. Un tel ajustement des conditions expérimentales en fonction de la réaction des individus est bien évidemment impossible si on étudie plusieurs individus en même temps et que ceux-ci n'ont pas le même comportement. Dans nos expériences, la simulation de la dimension spatiale a donc été unidirectionnelle et constante. En revanche, un tel choix demande une grande précaution dans l'interprétation des données, et permet uniquement l'utilisation des données provenant des individus qui ont répondu positivement à la simulation, c'est-à-dire ceux qui ont migré vers le pseudo-amont des expériences.

3.5.2 Crossing the tidal limit area: experimental comparison for two catadromous species, thinlip mullet *Liza ramada* and European eel *Anguilla anguilla*

TITLE

Crossing the tidal limit area: experimental comparison for two catadromous species, thinlip mullet *Liza ramada* and European eel *Anguilla anguilla*

AUTHORS

T. Trancart – P. Lambert – E. Rochard – F. Daverat

Cemagref, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

ABSTRACT

Tidal limit area is a very sensitive area for the colonisation migration of catadromous species. They have to achieve a behavioural shift, exchanging selective tidal stream transport (STST) for a constant counter-current swimming. For the first time, the behaviour of two catadromous species, the thinlip mullet *Liza ramada* and the European eel *Anguilla anguilla* was investigated in an experimental flume. The experimental protocol simulated a spatial progression crossing the tidal limit in a 3 week experiments. Fishes were initially subjected to a current reversal every 6.2 hr during one week. A gradual tidal distortion was performed

during the second week, and fishes were submitted to unidirectional water current during the third week. We proposed a new migration pattern for juvenile catadromous, slightly different with already published suggested pattern for European eels: fishes uses STST as far as the tidal limit, then they have a halt in their inward migration, and were distributed below this limit with a short downstream migration. This short migration before settlement could be considered like a tactic to reduce predator pressure, and the halt like a period to get physical ability for the counter-current swimming. With between these two species, we expected some variations. No difference between the two species was highlighted, although they have strong morphological and ecological differences.

INTRODUCTION

Diadromous fishes are species which regularly migrate between fresh and salt water at a definite stage of their life cycle. Within these fishes, catadromous species share the particular strategy of spending most of the cycle life in freshwater and migrating towards the sea for the purpose of breeding (McDowall, 1988). On the North Atlantic east coast, this group is composed of three species with ecological, morphological and behavioural differences. The thinlip mullet *Liza ramada* (Risso, 1827) is a pelagic catadromous fish. Mullet has been described as a fish which uses both benthic microplant material and macroplant detritus, thus obtaining its energy directly from the first and lowest trophic level (Bruslé, 1981). European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) is a longiform demersal fish distributed along the coast of Europe. Its food includes all freshwater and marine fauna occurring in its area (Pasquaud et al., 2010) and its activity is described as mainly nocturnal (Baras et al., 1998).

To reach their freshwater habitats these species have to cross an area where conditions can vary drastically. The estuaries on the Atlantic east coast are subjected to a current reversal with tidal distortion, from 6.2 h / 6.2 h near the mouth to 12.4 h / 0 at the tidal limit. Aquatic organisms in coastal areas could be transported horizontally by entering the water column during one phase of the tide and descending to the bottom during the other (Forward and Tankersley, 2001; Gibson, 1978, 2003). The use of this tactic, called selective tidal-stream

transport (STST) was already reported for the European eel (Creutzberg, 1958, 1959, 1961) and for the third European catadromous species, the European flounder (Bos, 1999b; Jager, 1998, 1999, 2001). In a previous study we demonstrated the ability of juvenile thinlip mullet to use STST (Trancart et al., 2011).

By definition, fishes can use STST only to reach the tidal limit (TL). This is a very sensitive area for the colonisation migration of catadromous species because they have to achieve a behavioural shift, exchanging the tidal advection for a constant counter-current progression (Edeline et al., 2007). The behaviour of catadromous species on the TL is well documented (Feunteun et al., 2003), but studies were focused only on European eels. In large river systems, eel density decreases from the tidal limits upstream (Feunteun et al., 2003). Ibbotson et al (2002) showed that the spatial distribution of European eel was related to distance from tidal limit and in his opinion, the spatial distribution and the distance from the TL were related using a negative exponential model. Naismith and Knights (1993) related a eel density decreasing significantly with increasing distance from the TL.

Studying young stages, McCleave & Wippelhauser(1987) showed that juvenile eels use STST as far as the TL but no circa-tidal rhythm was observed in glass eels collected just above the head of tide. Edeline et al. (2007) studied the dispersal in metamorphosing juvenile eels using a sampling protocol conducted in the tidal limit area. The authors showed that glass eels migrated toward the freshwater area of the upper estuary using STST. They showed also that glass eels accumulated at the break point of tidal streams. Newly transformed small yellow eels were homogeneously distributed around this accumulation point.

The behaviour and the juvenile distribution of thinlip mullets *Liza ramada*, were never studied in this area. These two species are catadromous species, consequently their use the same global life history strategy: catadromous migration during juvenile stage. But with strong morphological and ecological difference, we expect some variations in tactics displayed to accomplish the global strategy. This study aimed to (i) try to reproduce the Edeline et al. observation about the accumulation of glass eels *Anguilla anguilla* below the

tidal limit but using another method, based on an experimental structure and (ii) compare this tactic with tactic used by another catadromous species, the thinlip mullet *Liza ramada*.

MATERIAL AND METHODS

Fishes collection and handling

Young of the year (YOY) thinlip mullet and glass-eels were caught with plankton nets (110 cm diameter) in the lower part of the Gironde estuary (southwest France, 45.5256 ° lat, -1.0426 ° long) in February 2008. YOY thinlip mullet length ranged from 19 to 37 mm (mean = 30.1 +/- 6.7 mm) and glass-eels ranged from 63 to 72 mm (mean = 67.4 +/- 2.7 mm). Salinity was about 15 and water temperature about 11°C during fish collection. Mullet determination was performed using morphological criteria during sampling (Farrugio (1975) and Cambrony (1983) identification keys) and was verified at the end of the experiments using anatomical criteria (Cambrony, 1983; Farrugio, 1975). After collection, the fish were brought to the facility and were placed in an acclimation tank until the beginning of the experiments that occurred when fish resumed feeding. Because of careful procedures, the mortality rate from fishing to the end of acclimation was below ten percent for mullets and below two percent for glass-eels. Mullet were fed with artificial food (Tyca pellets, 1.1 mm mean diameter) randomly every two or three days in order to prevent induction of behavioural rhythms. An automatic feeder controlled by a remote terminal unit dispersed the food in order to limit disturbance. The feed weighed 5 % of the total weight of fish in the flume and was determined by preliminary test in order to keep fish in good condition. As a number of studies have suggested that glass eels do not feed during estuarine migration (Kawakami et al., 1999; Lecomte Finiger, 1992; Tesch, 1977) glass-eels were not fed during the experiments, although recent study showed that some glass eels can use estuary as a feeding habitats (Bardonnnet and Riera, 2005). The floating granules were out of reach for them.

Experimental design

The devices used for fish observation consisted of one annular flume (8 m long, 0.3 m wide, 0.6 m deep, 2 m³) (Fig. 1).

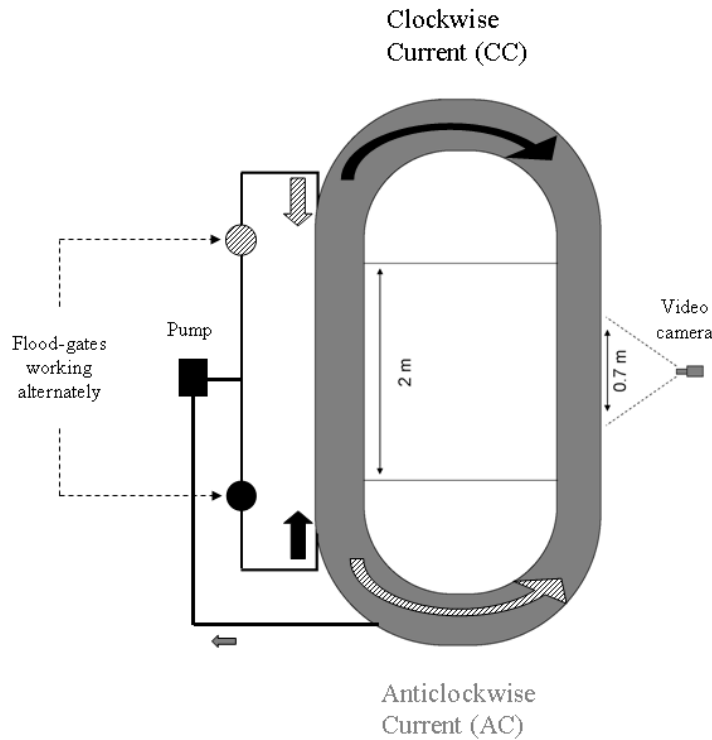


Figure1: Diagrammatic aerial view of the annular flume.

The substratum was made up of a 5 cm layer of gravel (1 cm mean diameter). A pump generated water current. Two antagonist floodgates were used to mimic a water current reversal. A decrease in salinity could be produced by a controlled freshwater addition. One Sony video infra-red camera was positioned to record through an observation window in the middle of the flume. Using infra-red light (850 nm) enabled to record the fish during light and dark phases.

Protocol: mimic a tidal distortion

Initial experimental conditions were set in order to mimic the environmental conditions at the fishing site during the first week. The water was kept at $11 \pm 0.2^\circ\text{C}$ and was sterilised by UV light. All trials were conducted under a 12 hr Light / 12 hr Dark photoperiod (L/D). The light intensity was set at $1.5 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ during light phases (Philips fluorescent lights, cool day-light quality, 6500 K) and $0 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ during dark phases. Current velocity was 10 cm/s, far below the maximum swimming performance of fish of that size (Blaxter, 1969). Fishes were

subjected to a current reversal every 6.2 hr during this first week, which corresponding with the conditions in downstream part of estuaries.

For testing the end of the estuarine migration, a gradual tidal distortion was performed during the second week. The tidal distortion was obtained by progressively increasing the duration of one current (called Clockwise current, CC) from 6.2 hr to 0 and by decreasing the duration of the other current (called Anti-clockwise current, AC) in respect with the global periodicity of 12.4 h. A freshwater entry was performed during only one of tidal currents (CC) to mimic the salinity decrease occurring during the ebb-tide in estuaries. The salinity decreased from 15 to about 0. The salinity decrease was initially settled to 2 every CC but was slow down when salinity reached low level. Considering these settings, AC was considered as flood-like-tides and CC as ebb-like-tides. During the third week, no current reversal was performed, which was corresponding to river conditions.

Database creation

The experimental protocol was designed in order to orientate fishes in the flume. We considered that a fish migrated upstream when it was swimming with the flood-like-tide or against the ebb-like-tide (**Figure 2**). On the contrary a fish migrated downstream when it was swimming with the ebb-like-tide the or against flood-like-tide.

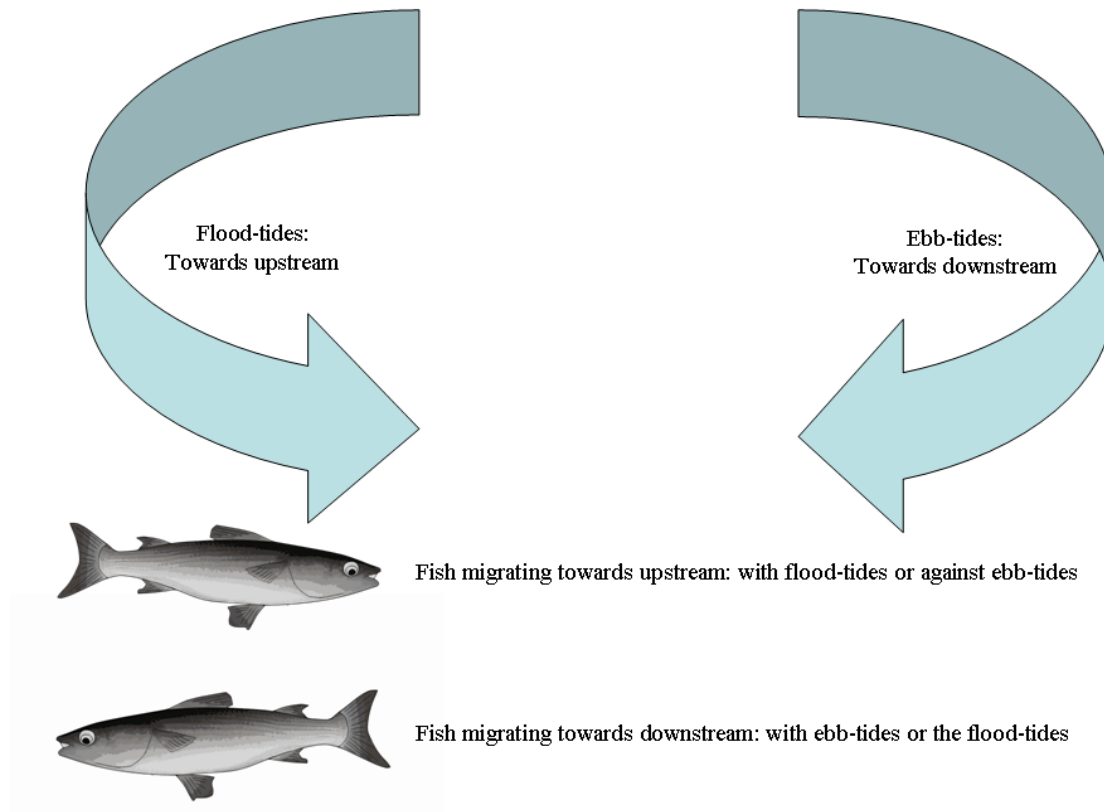


Figure 2: Definition of direction of migrating fishes used in our study

During the three weeks, behaviour was recorded during one minute every 20 minutes. This duration permitted to exhaustively enumerate all the fish which were swimming with the current. During each minute recorded, an operator counted the number of fish migrating upstream and the number of fish migrating downstream. Because the speed of progress against the current was low compared with the speed of the fish swimming with the current, a correction factor was used in order to include all the fish swimming against the current. The correction factor was the ratio between the two ground speeds. The number of fish swimming against the current was rectified by multiplying number of fish by correction factor.

Data analyses

Data were segregated according the three phases of experiments (before, during and after the tidal distortion) in order to compare the behaviour according to these three phases. Fish behaviour were analysed by maximum entropy spectral analysis (MESA) (Dowse and Ringo, 1989) according the two migration behaviours (upstream and downstream). Beforehand

MESA, linear least-squares trends were removed, high-frequency noise and non-linear trends were removed using a passband (1-6-30-72 hr) Butterworth filter. Actogram of swimming activity of fish migrating towards upstream and downstream was used to confirm the MESA results. Trends were calculated using mobile average (48 hr), in order to remove daily variations. Activity levels were compared using trends.

RESULTS

Before the tidal distortion

Under symmetrical tidal conditions (6.2 / 6.2 hr), fishes migrating upstream showed two different periodicities, at about 12.4 and 24.0 h. Mulletts mainly exhibited 23.8 h rhythm (**Fig. 3-a**), and secondly a 12.3 h rhythm. Glass-eels mainly exhibited 12.3 h rhythm (**Fig. 3-e**), and secondly a 23.7 h rhythm. Part of the population which was migrating downstream was lower than the part of upstream migrants for mullets (**Table 1**) and almost equal for glass eels. Behavioural rhythms of these individuals were perfectly similar with the upstream migrant part (**Fig. 3-c-g**). There were great differences between activities occurred during light and dark periods. Mulletts exhibited exclusively diurnal activity (**Fig. 4**) for upstream and downstream migration during the first week while glass eels migrated mainly during night periods (**Fig. 5**).

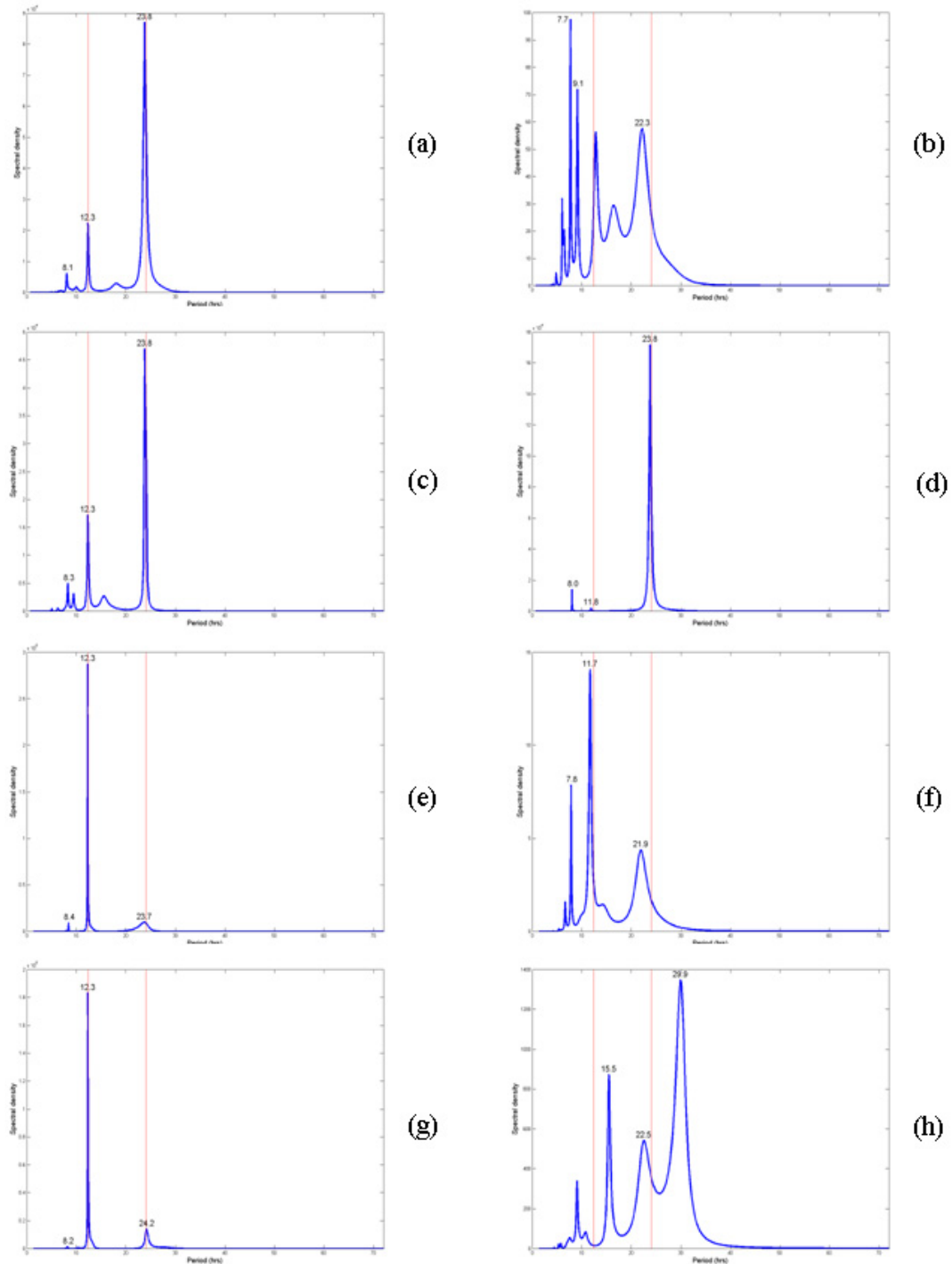


Figure 3: Rhythmic activity in thinlip mullet and glass-eels submitted to a water current reversal and L / D cycle presented with MESA spectrum. (a): Mullets migrating upstream before the tidal distortion, (b): Mullets migrating upstream after the tidal distortion, (c): Mullets migrating downstream before the tidal distortion, (d): Mullets migrating downstream after the tidal distortion, (e): Glass-eels migrating upstream before the tidal distortion, (f): Glass-eels migrating upstream after the tidal distortion, (g): Glass-eels migrating downstream before the tidal distortion, (h): Glass-eels migrating downstream after the tidal distortion

Tableau 1: Proportion of fishes upstream and downstream migrating, before, during and after the tidal distortion.

		BEFORE	DURING	AFTER
MUP	UPSTREAM MIGRANTS	18.3%	11.0%	2.7%
	DOWNSTREAM MIGRANTS	11.0%	16.0%	30.3%
ANG	UPSTREAM MIGRANTS	22.3%	13.6%	1.6%
	DOWNSTREAM MIGRANTS	22.6%	43.6%	81.8%

During the tidal distortion

The activity during the tidal distortion was so much disturbed and then MESA showed no significant rhythm. Actograms showed a decrease in the number of upstream migrants for mullets (**Fig. 4-c**) and glass-eels (**Fig. 5-c**). On the other hand, actograms showed an increase in the number of downstream migrants for both species (**Fig. 4-d and Fig. 5-d, Table I**). For upstream migrating fishes, the luminosity effect was not modified during the distortion for the two species (**Fig. 4-c and 5-c**). On the other hand, behaviour of downstream migrating fishes was strongly modified with an increase of migrating activity during night for mullets and during day for glass eels (**Fig. 4-d and 5-d**).

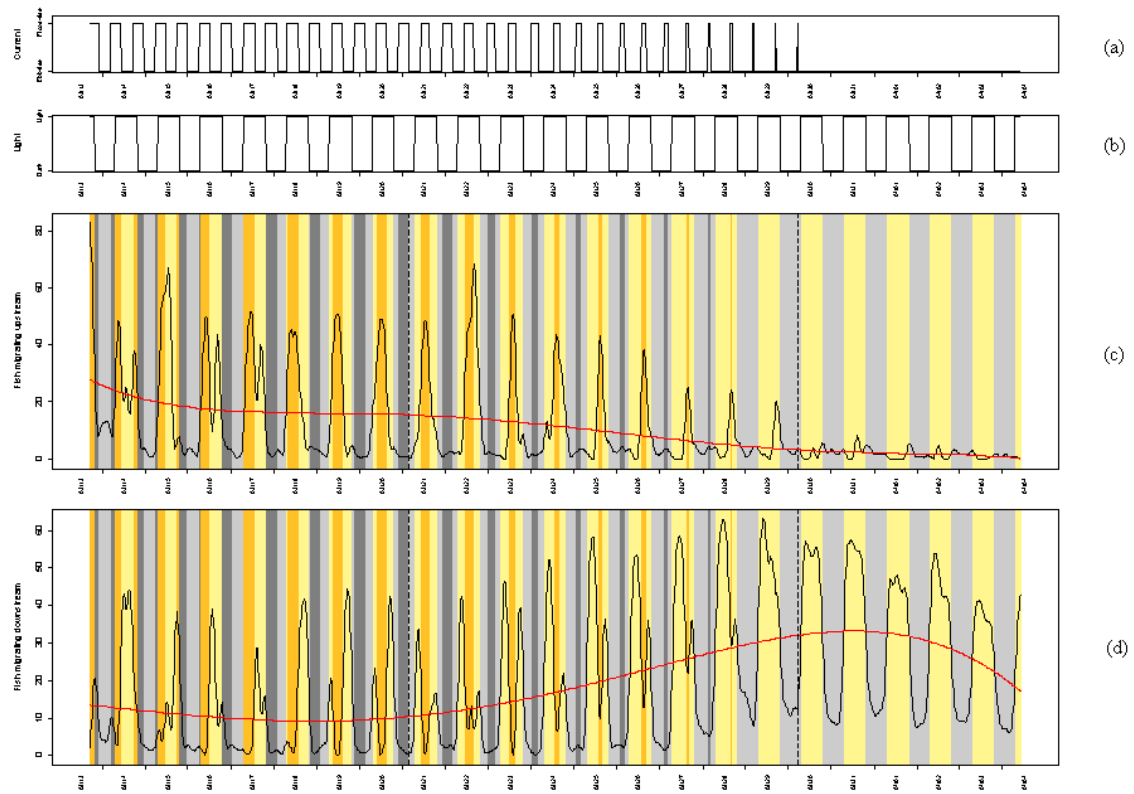


Figure 4: Actograms for thinlip mullets upstream and downstream migrating. (a): Current - Flood tides (up) and Ebb tides (down) ; (b): Luminosity - Light (up) and Dark (down) ; (c): Fish upstream migrating – Proportion of fish migrating (Black line) and trends (average 48h – red line) ; (d): Fish downstream migrating – Proportion of fish migrating (Black line) and trends (average 48h – red line)

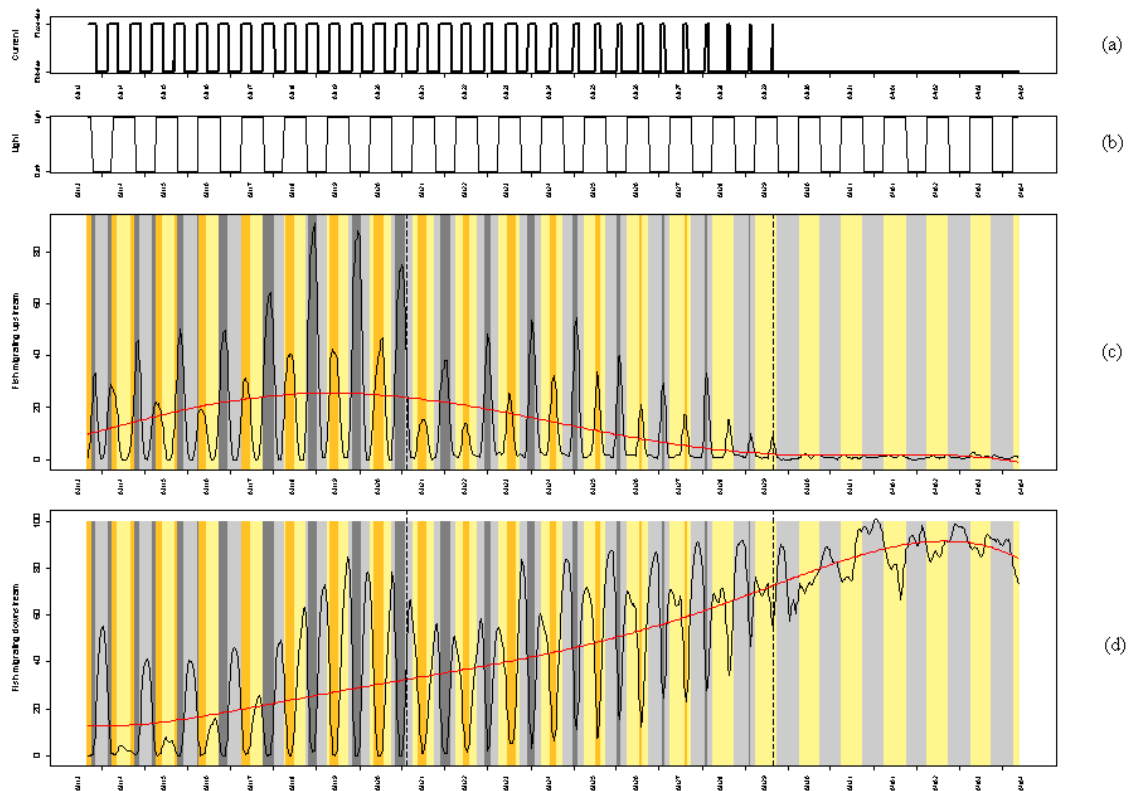


Figure 5: Actograms for European eels upstream and downstream migrating. (a): Current - Flood tides (up) and Ebb tides (down) ; (b): Luminosity - Light (up) and Dark (down) ; (c): Fish upstream migrating – Proportion of fish migrating (Black line) and trends (average 48h – red line) ; (d): Fish downstream migrating – Proportion of fish migrating (Black line) and trends (average 48h – red line)

After the tidal distortion

After the distortion, upstream swimming activities became very low for both species (**Fig. 4-c and Fig. 5-c**). MESA highlighted no significant rhythm for upstream migrants (**Fig. 3-b Fig. 3-f**). The downstream swimming activities were high (**Fig. 4-d and Fig. 5-d**) but decreased in the last days of the experiments. Mulletts showed a periodicity at about 23.8 h but no periodicity about 12.4 h (**Fig. 3-d**). No significant cycle was detected for glass eels at about 12.4 or 24.0 h (**Fig. 3-h**). Luminosity effect was always present for mullets migrating downstream (**Fig. 4-d**) but no for glass eels (**Fig. 5-d**).

DISCUSSION

Limits of experimental simulation

To experimentally mimic a tidal distortion after a week with symmetric tidal conditions, a progressive increase of ebb-tide duration and therefore a decrease of flood-tide duration were simulated. In the same time, a salinity decrease was occurring during ebb-tides in order to mimic the salinity decrease occurring during ebb-tides in natural environment. In reference experimental studies, this use of salinity was used (Creutzberg, 1961) but for technical reasons, we restricted the use of salinity to a decrease during ebb-like-tides. Conditions under the experimental device were then orientated, towards upstream or towards downstream. But tidal distortion simulated an upstream progression. In order to remain consistent, we studied only fish which positively reacted to the simulation, i.e. fishes which upstream migrated. Fishes which negatively reacted to the simulation (fishes which downstream migrated) were not considered in our analysis because they contradicted the spatial simulation. This is the main issue of experimental simulation and implicates carefully conclusions.

Behavioural rhythms before the tidal distortion

Before the tidal distortion, mullets migrating upstream exhibited a periodic activity. Two rhythms were detected at about 24 and 12.4 hr. These results can be interpreted like a diurnal flood tide transport. Glass-eels showed the same behaviour, but were mainly synchronised with tidal rhythm, and slightly with photoperiod. Main peaks occurred during dark periods. These results can be interpreted like a nocturnal flood tide transport. In our analyses, a part of the population of the two species showed also a rhythmic activity, but was migrating downstream. This part was lower than the part that migrated upstream for mullets and equal for glass eels. This part of downstream migrants can be related with a recent study highlighted that the efficiency of migration of glass eels ranged between 0.15 and 0.19 (Beaulaton and Castelnaud, 2005), indicating that glass eels using STST used 1 every 5 or 6 flood-tides. All these results were in accordance with literature about European catadromous species (Bolliet et al., 2007; Bos, 1999b; Creutzberg, 1959, 1961; Jager, 1999; Jager and Mulder, 1999; Trancart et al., 2011) and showed that experimental conditions were fine and allows us to analyse the fishes behaviour during the tidal distortion..

Behavioural pattern of migration suggested by our analysis

During tidal distortion (second week of experiment), the number of fishes migrating upstream was slightly decreasing while the number of fishes migrating downstream was strongly increasing. These observations were made from trends were calculated using moving averages (48 h) and global averages on each experiment week. These two behaviours were closely related with current: upstream migrants swam mainly with the flood-tides, and downstream migrants swam mainly with the ebb-tides. The decrease of the flood-tides duration and the increase of the ebb-tide duration implicated respectively a decrease in the number of upstream migrants and an increase in the number of downstream migrants. Considering this, we assure that the number of fishes migrating upstream remained about constant during the tidal distortion. On the other hand, the number of fishes migrating downstream was increasing, but not strongly. Our results suggest a similar pattern of migration for the both species, implicating a use of STST as far as the TL, then a halt in their inward migration, and a downstream migration. In our experiments, flumes were spatially orientated and we considered only fishes migrating upstream in order to remain consistent. Then, we are not able to quantify in duration and strength this downstream migration.

Comparison with patterns proposed in literature

The behaviour of glass eels in the tidal limit area was frequently studied in literature. According McCleave & Wippelhauser (1987), the American glass eels *Anguilla rostrata* use STST, with alternations of flow-carried swimming during flood tides and benthic sheltering behaviour during ebb tides. Results of their simulations showed that when they reach tidal limit, glass eels lose tidal advection and have to switch from STST to constant counter-current swimming to further colonise the watershed. Our results are in accordance with the first part of their conclusions, but the counter-current swimming was observed only with few individuals, for the both species. In a field study, Edeline et al (2007) showed that glass eels accumulated at the break point of tidal streams. After the tidal limit, the number of glass eels was very low, corroborating that the get of constant counter-current swimming appears not just after the STST. The Edeline et al. study is a field study based on sampling protocol, with

sampling sites shared among the tidal limit area. With this technical, it is not possible to highlight possible downstream migration, but the high abundance of glass eels in stations located few kilometres above the tidal limit could be fallout of a slightly downstream migration occurred just after reaching the tidal limit. At last, Feunteun et al. (2003) in an field study showed that very few glass eels and elvers less than 120 mm (<1 year) was observed after tidal limit, indicating that upstream migration to freshwater occurred at older and larger stages than glass eels. This observation supports our assumption of the existence of a halt in the inward migration. According data from these authors, this halt could be rather long (several week or month). This halt in their inward migration could permit to weak young fishes to get the physical ability to migrate upstream against the river current. The assumption of a slightly downstream migration rather than an accumulation just below is a new assumption never proposed. We assume that because an accumulation of small fishes in a reduced area could attract predators. This possible downstream moving could be considered like a movement to reduce the predator pressure.

One similar global pattern for two catadromous species?

Our results showed no significant behavioural difference between the two catadromous species, the European eels *Anguilla anguilla* and the thinlip mullets *Liza ramada*, during the tidal limit crossing. Some variations were expected, notably because the high morphological difference inducing high difference in swimming activities. Some variations were may be invisible with our study method because our spatial simulation enabled us to conclude on the duration and the strength of the slightly downstream migration occurred just after reaching the tidal limit. Another expected variation in the patterns is the number of juveniles less than 1 year which continue to upstream migrate, without halt. Migrating eels after the tidal limit are mainly yellow eels and not glass eels (Feunteun et al., 2003). In a field study occurring after the tidal limit, White & Knights (1997a) captured 156 000 elvers and 189 000 juveniles yellow eels, but no unpigmented glass eels. With poor swimming quality, we expect that the number of mullets upstream migrating without halt is lower than the number of eels.

CONCLUSIONS

Crossing the tidal limit area is an important step for the colonisation of watersheds by catadromous species. Using selective tidal stream transport, fishes from the two species migrate into the tidal limit with very low energy expenditure. After reaching the tidal limit, catadromous species halt their inward migrations. In order to reduce predator pressure, we assumed that fishes were accumulated below the tidal limit, using a short downstream migration. During these halts, young fishes could get the physical ability to progress against the river current in favourable growth habitats. Some individuals got the physical ability to progress against the current before the tidal limit and we expect that these individuals could migrate toward the top of the river without a halt in growth habitats. This suggested pattern can be verified by experimental fishing of glass-eel and mullets. If the presence of such growth areas for juvenile catadromous is confirmed, that will constitute important areas to protect for the managements of catadromous species.

BIBLIOGRAPHY

- Baras E, Jeandrain D, Serouge B, Philippart JC (1998) Seasonal variations in time and space utilization by radio- tagged yellow eels *Anguilla anguilla* (L.) in a small stream. *Hydrobiologia* 372:187-198
- Bardonnnet A, Riera P (2005) Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: New insights from stable isotope analysis. *Estuar Coast Shelf Sci* 63:201-209
- Beaulaton L, Castelnaud G (2005) The efficiency of selective tidal stream transport in glass eel entering the gironde (France). *Bulletin Francais de la Peche et de la Protection des Milieux Aquatiques*:5-21
- Blaxter JHS (1969) Swimming speeds of fish. *FAO Fish Rep* 2
- Bolliet V, Lambert P, Rives J, Bardonnnet A (2007) Rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels. Synchronisation to water current reversal under laboratory conditions. *J Exp Mar Biol Ecol* 344:54-66
- Bos AR (1999) Tidal transport of flounder larvae (*Pleuronectes flesus*) in the Elbe River, Germany. *Arch Fish Marine Res* 47:47-60

- Bruslé J (1981) Food and feeding in grey mullets. In: Oren O. H. (ed) Aquaculture of grey mullets. Cambridge University Press, p 185-217
- Cambrony M (1983) Recrutement et biologie des stades juvéniles de mugilidae (Poissons - Téléostéens) dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais (Sales - Leucate, Lapalme, Bourdigou). Université de Perpignan
- Creutzberg F (1958) Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). Nature 181:357-358
- Creutzberg F (1959) Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. Nature 184:1961-1962
- Creutzberg F (1961) On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. Neth J Sea Res 1:257-302
- Dowse HB, Ringo JM (1989) The search for hidden periodicities in biological time series revisited. J Theor Biol 139:487-515
- Edeline E, Beaulaton L, Le Barh R, Elie P (2007) Dispersal in metamorphosing juvenile eel *Anguilla anguilla*. Mar Ecol Prog Ser 344
- Farrugio H (1975) Les muges (Poissons, Téléostéens) de Tunisie. Répartition et pêche, contribution à leur étude systématique et biologique. Université des Sciences et Techniques du Languedoc
- Feunteun E, Laffaille P, Robinet T, Briand C, Baisez A, Olivier JM, Acou A (2003) A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels. Towards a general theory. In: Aida K., Tsukamoto K., Yamauchi K (eds) Eel Biology. Springer-Verlag, Tokyo, p 191-213
- Forward RB, Tankersley RA (2001) Selective tidal-stream transport of marine animals. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 39:305-353
- Gibson RN (1978) Lunar and tidal rhythms in fish. In: Thorpe J. E. (ed) Rhythmic activity of fishes. Academic Press, New York, p 201-213
- Gibson RN (2003) Go with the flow: tidal migration in marine animals. Hydrobiologia 503:153-161
- Ibbotson A, Smith J, Scarlett P, Aprahamian MW (2002) Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. Freshwat Biol 47:1696-1706
- Jager Z (1998) Accumulation of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems estuary, Wadden Sea). J Sea Res 40:43-57

- Jager Z (1999) Selective Tidal Stream Transport of Flounder Larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). *Estuar Coast Shelf Sci* 49:347-362
- Jager Z (2001) Transport and retention of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard nursery (Ems estuary). *J Sea Res* 45:153-171
- Jager Z, Mulder HPJ (1999) Transport Velocity of Flounder Larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). *Estuar Coast Shelf Sci* 49:327-346
- Kawakami Y, Mochioka N, Kimura R, Nakazono A (1999) Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid contents and immigration adaptability of Japanese glass-eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan. *J Exp Mar Biol Ecol* 238:1-19
- Lecomte Finiger R (1992) Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Mar Biol* 114:205-210
- McCleave JD, Wippelhauser GS (1987) Behavioural aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. *Am Fish Soc Symp* 1:138-150
- McDowall RM (1988) Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments. Croom Helm, London
- Naismith IA, Knights B (1993) The distribution, density and growth of the European eel, *Anguilla anguilla*, in the freshwater catchment of the River Thames. *J Fish Biol* 42:217-226
- Pasquaud S, Pillet M, David V, Sautour B, Elie P (2010) Determination of fish trophic levels in an estuarine system. *Estuar Coast Shelf Sci* 86:237-246
- Tesch FW (1977) The eel. Chapman and Hall, London
- Trancart T, Lambert P, Rochard E, Daverat F, Roqueplo C, Coustillas J (2011) Swimming activity responses to water current reversal support selective tidal-stream transport hypothesis in juvenile thinlip mullet *Liza ramada*. *J Exp Mar Biol Ecol* 399:120-129
- White EM, Knights B (1997) Dynamics of upstream migration of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in the Rivers Severn and Avon, England, with special reference to the effects of man-made barriers. *Fish Manage Ecol* 4:311-324

3.5.3 L'essentiel de l'article

Des juvéniles de l'année de mulot porc *Liza ramada* et d'anguille européenne *Anguilla anguilla* ont été placés dans une structure SCOLA puis soumis à des conditions imitant un déplacement vers la limite de marée dynamique. Le cycle des marées, d'abord symétrique (6.2 / 6.2 h) comme à l'entrée de l'estuaire va progressivement se déformer jusqu'à atteindre un courant unique (12.4 / 0 h) qui simulera les conditions rencontrées en amont. Une baisse de salinité sera aussi programmée sur l'un des courants de marée afin de renforcer la simulation de progression dans l'estuaire. Après une semaine avec des marées symétriques, la déformation tidale se déroulera pendant 7 jours, impliquant un déplacement équivalent en milieu naturel de quelques kilomètres par jour. La troisième semaine se déroulera en régime hydraulique constant. Ce protocole permet de définir une orientation à la structure d'étude. Ainsi, le courant avec la baisse de salinité est considéré comme un jusant, et le second comme un flot. Nous avons donc pu définir deux types de comportements en fonction de leur sens de déplacement. Les individus en migration de montaison (upstream migration dans l'article) sont les individus qui nagent avec le courant durant les flots et à contre-courant durant les jusants. Les individus en migration de dévalaison (downstream migration dans l'article) sont les individus qui nagent avec le courant durant les jusants et à contre-courant durant les flots.

Lors de la première semaine d'expérimentation, en régime tidal symétrique, les individus migrants vers l'amont ont eu une activité périodique et se sont synchronisés sur le rythme des marées et sur le rythme nycthéméral. Les mulots étaient principalement synchronisés avec le rythme nycthéméral et secondement avec le rythme tidal. Les anguilles ont réagi de manière inverse, en étant synchronisées principalement sur le rythme tidal et très légèrement sur le rythme nycthéméral. Les individus migrant vers l'aval étaient moins nombreux et leur activité était rythmée suivant exactement les mêmes cycles que les individus montants. L'activité est restée stable chez les mulots et a progressé très légèrement chez les anguilles durant cette première semaine. Cette première série d'analyse nous permet de confirmer l'utilisation d'un transport tidal par flots pour les deux espèces, ce qui est en accord avec la littérature (Bolliet et al., 2007; Creutzberg, 1958, 1959,

1961; Trancart et al., 2011). Cette confirmation nous permet d'analyser la suite de l'expérimentation comme une réponse à la traversée de l'estuaire.

Durant la distorsion, le nombre d'individus migrant vers l'amont a baissé, alors que celui des individus migrant vers l'aval a augmenté. Ces variations sont à relativiser car l'augmentation de la durée des jusants (utilisés majoritairement par les individus qui migrent vers l'aval) et la réduction de la durée des flots (utilisés majoritairement par les individus qui migrent vers l'amont) peuvent biaiser l'évolution des tendances qui sont calculées sur 48 heures.

Après la distorsion, l'activité des mulets et des civelles migrant vers l'amont est très réduite et très perturbée. Aucun rythme comportemental n'est visible. L'activité des individus migrant vers l'aval est très élevée mais baisse légèrement en fin d'expérimentation.

Ces analyses nous ont donc permis d'établir un patron de déplacement des juvéniles de mulot porc et d'anguille européenne en milieu tidal. Les juvéniles utilisent le TTS pour traverser l'estuaire en dépensant le moins d'énergie possible. Ils vont garder ce comportement aussi loin que possible, c'est-à-dire jusqu'à la limite tidale. Au fur et à mesure de la distorsion, certains individus, certainement les plus faibles, abandonnent la migration de montaison et dévalent. Il est impossible de déterminer précisément la destination ou la durée de cette migration de dévalaison avec nos expérimentations, mais nous posons l'hypothèse d'une migration assez courte permettant un retour à une zone plus aval, qualifiée de moins contraignante en termes d'hydrodynamisme. Une migration dans ces zones refuges pourrait permettre aux jeunes juvéniles de grandir et d'acquérir les capacités physiques pour arriver à migrer en milieu fluvial à contre-courant. Une distribution à partir d'une courte migration de dévalaison pourrait aussi être considérée comme une tactique pour réduire les pressions de prédateurs. Ce patron est en accord avec la majorité des études réalisées sur le comportement et la distribution des anguilles autour de la limite tidale (Edeline et al., 2007; Feunteun et al., 2003; McCleave and Wippelhauser, 1987). Quelques différences sont cependant notables, comme la présence dans notre patron d'une courte migration de dévalaison. Cette migration, si elle existe, n'est pas visible à travers les méthodes de prélèvements utilisés dans les autres études, ce qui pourrait expliquer cette différence.

En revanche, aucune différence n'a pu être mise en évidence entre le comportement des mulets et des anguilles alors qu'en raison de fortes différences écologiques et morphologiques, des variations comportementales étaient attendues. D'éventuelles

variations sont sans doute invisibles avec notre méthode d'étude, qui est limitée dans le temps et dans nos capacités de simulation. L'une des différences envisagées serait le temps de latence entre la migration par TTS et la migration de montaison à contre-courant. Cette durée pourrait être réduite chez les civelles d'anguille qui acquièrent les capacités de montaison beaucoup plus tôt que les autres thalassotoques. Une autre variation envisagée pourrait être le nombre de juvéniles remontant directement à contre-courant sans faire de halte. Si quelques civelles sont parfois observées en amont de la limite tidale (Feunteun et al., 2003), le nombre de ces individus semble assez faible (White and Knights, 1997a). Avec les mauvaises qualités de nage à contre-courant des juvéniles de mulets par rapport aux civelles capables de progresser très près du substrat, il est possible que le nombre de mulets migrant en amont de la limite tidale sans faire de halte soit extrêmement faible, voire nul.

3.5.4 Cas particulier des juvéniles de flets européens en zone de limite de marée dynamique

Dans la partie précédente, seuls les juvéniles de mulets porc et d'anguille européenne ont été analysés. En réalité, des juvéniles de flets européens ont aussi été testés, mais ces individus provenaient d'une zone dulçaquicole. En effet, les faibles effectifs de flets en estuaire en font une espèce très difficilement capturable sur cette zone. Malgré de nombreuses tentatives, il a donc toujours été impossible de collecter un nombre suffisant d'individus dans les secteurs estuariens aval. Cependant, la présence de cette espèce dans nos analyses nous semblait primordiale. Il a donc été décidé de prélever des juvéniles de flets dans une zone amont connue pour sa forte densité. Cette zone se situe en secteur dulçaquicole, légèrement en dessous de la limite de marée dynamique. Comme ces individus ont été pêchés dans une zone sans salinité, les expérimentations se sont aussi déroulées en eau douce, c'est-à-dire sans l'arrivée d'eau douce pendant les jusants qui était programmée dans les autres expériences.

La baisse de salinité durant les jusants avait deux rôles importants et distincts selon le type d'expérimentations. Tout d'abord, dans les expérimentations sous régime tidal variable mais constant (renverse de courant toute les 6.2 h, durant les trois semaines d'expérimentation), la baisse de salinité durant les jusants devait augmenter la qualité de la synchronisation entre activité de nage et cycle des marées (cf **3.3** « Effet de la baisse de salinité sur la

synchronisation »). Ensuite, dans les expériences avec déformation tidale, elle devait orienter *à priori* les individus dans la structure, avant le début de la déformation du cycle des marées. En effet, cette déformation n'intervenait que durant la seconde semaine, et cette déformation définit par défaut un sens à la structure : la marée qui augmente devient un pseudo-jusant, et la marée qui est réduite devient un pseudo-flot. Donc si les individus dans ces structures se synchronisent dès la première semaine, il est possible qu'ils choisissent comme courant de marée préféré le courant qui deviendra le pseudo-jusant dans la seconde semaine.

Cette absence de salinité n'était donc pas rédhibitoire pour les expériences sans déformation et nous avons pu utiliser les données provenant des flets pour le chapitre 3.4 « Variations dans les tactiques de migrations utilisées par les trois espèces de thalassotoques ». En revanche, dans le chapitre 3.5 « La traversée de la zone de limite de marée dynamique », l'orientation des structures (vers le pseudo-amont ou vers le pseudo-aval) était capitale, et nous n'avons donc pas pu intégrer les résultats des flets dans l'article soumis. En revanche, même si ce problème d'orientation rend ces données difficilement publiables dans le même article que les données provenant des mulets et des civelles, il nous apparaît important de les publier ici, en apportant bien sûr toutes les précautions nécessaires.

3.5.4.1 Prélèvement des individus et protocole expérimental

65 juvéniles de flets ont été prélevés en pêche électrique, en zone dulçaquicole de l'estuaire de la Gironde, le 26/06/08. Les individus ont été placés dans une structure expérimentale SCOLA puis soumis à des conditions expérimentales visant à simuler une progression à travers la zone de limite de marée dynamique. Après une semaine de régime de marée 6.2 / 6.2 h, le cycle des marées s'est progressivement déformé durant 7 jours, pour atteindre un régime de courant unidirectionnel censé représenter un régime hydrologique fluvial. L'expérience s'est déroulée en eau douce, et donc aucune baisse de salinité n'a été effectuée. Le reste du protocole était en tout point identique à celui utilisé dans le chapitre 3.4.2 « Alternative Flood Tide Transport tactics in catadromous species ».

3.5.4.2 Comportement des juvéniles de flets européens lors de la traversée expérimentale de la zone de limite tidale

Comme pour les deux autres espèces, le comportement des flets a été analysé sur la première uniquement afin de déterminer si les flets ont eu un comportement pouvant être assimilé à du transport tidal sélectif. Les résultats de l'analyse spectrale mettent en évidence un cycle d'activité principal de périodicité 12.5 h (Figure 36). Un second cycle d'activité, plus faible, a aussi été mis en évidence à 24.4 h (Figure 36). Ces deux périodicités peuvent être assimilées à un rythme tidal et un rythme nycthéméral.

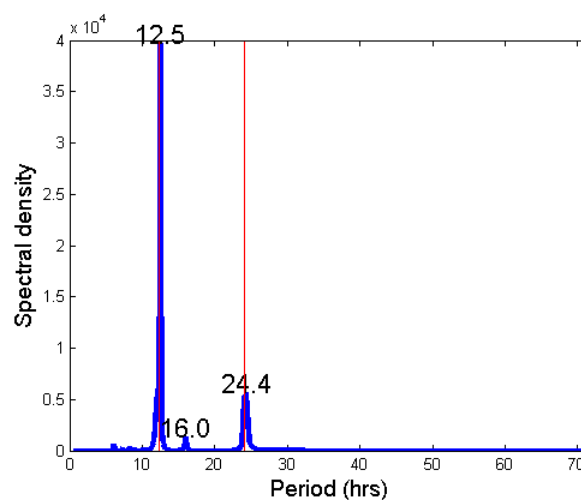


Figure 36 : Résultats des analyses spectrales concernant le comportement des flets européens durant la première semaine d'expérimentation.

En absence de baisse de salinité durant le jusant, il a été en revanche impossible d'orienter cette migration. Nous ne pouvons donc uniquement conclure à un transport tidal sélectif, sans pouvoir dire s'il s'agit d'un transport par flots ou bien par jusants. Cette première étape nous permet quand même de valider une synchronisation entre activité de nage et renverse du courant expérimental, et donc de passer à la suite de l'analyse.

Dans la suite de l'analyse, les courants ont pu être orientés en raison de la formation du cycle des marées. Les courants dont la période augmentait ont été qualifiés de pseudo-jusants, alors que ceux dont la période diminuait ont été qualifiés de pseudo-flots. Ainsi, la migration a pu être orientée. Les individus nageant avec les flots et contre les jusants progressaient donc vers l'amont, alors que ceux nageant avec les jusants et contre les flots progressaient vers l'aval. Les actogrammes de la Figure 37 présentent l'évolution du nombre

d'individus progressant vers l'amont (c) et vers l'aval (d). Les modalités de luminosité et de marée sont indiquées au dessus de ces actogrammes (a et b).

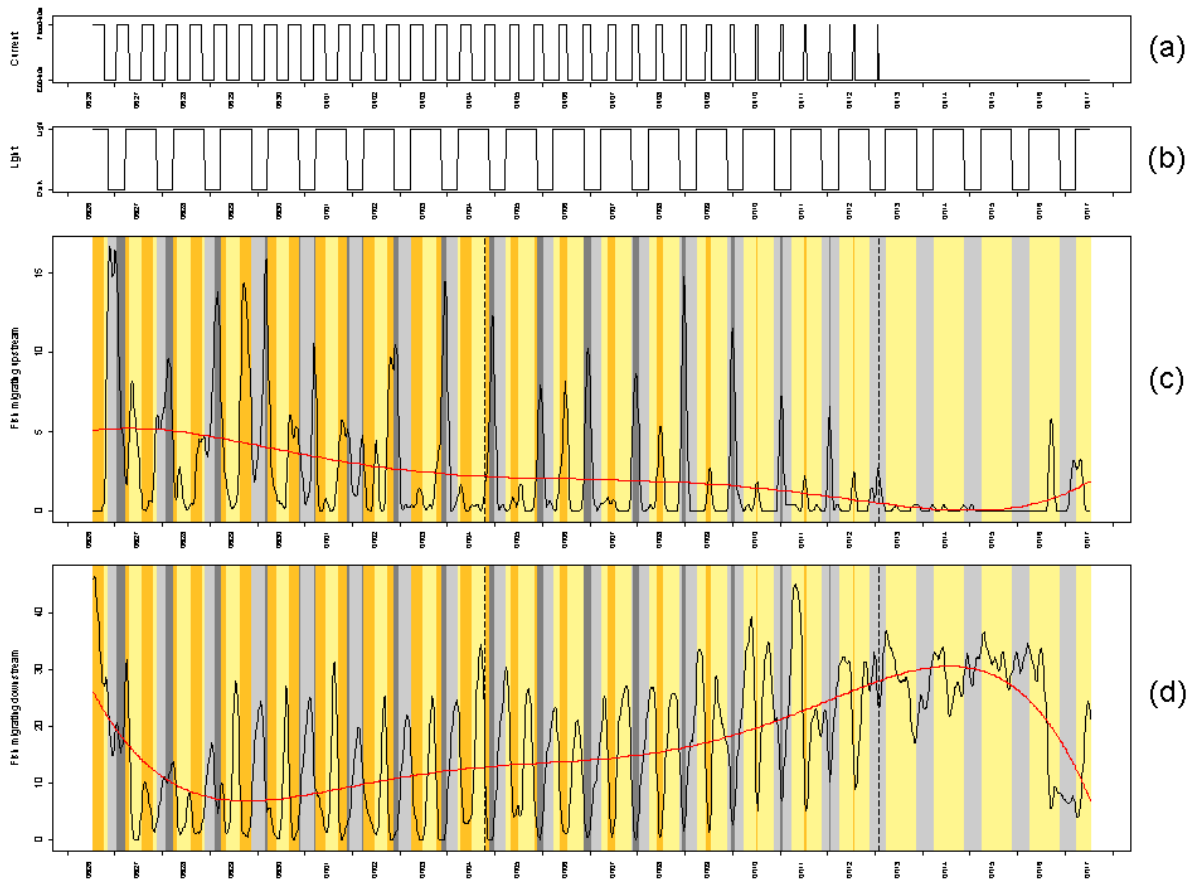


Figure 37 : Actogrammes des individus se déplaçant vers l'amont (c) et vers l'aval (d), selon les différentes modalités de marée (a) et de luminosité (b).

Il faut noter en priorité que le taux d'individus migrant vers l'aval est initialement plus élevé que le nombre d'individus migrant vers l'amont. Cette observation devrait normalement nous amener à conclure à un transport tidal sélectif par les jusants. Mais une balance comportementale, invisible sur cet actogramme a eu lieu entre la première et la seconde semaine. Les individus se sont synchronisés majoritairement avec un courant de marée durant la première semaine. Rien ne permettait de différencier les deux courants et la probabilité de choisir ce courant était donc de $\frac{1}{2}$. En revanche, quand le signal s'est déformé, les individus ont pu s'orienter et ont changé de courant préféré, en migrant majoritairement avec le second courant. Pour cette raison, il a été très difficile d'analyser ces données. Nous avons fait le choix d'analyser uniquement les individus qui avaient choisi le « bon » courant (c'est-à-dire le flot) dès le début. Les autres individus, ceux qui ont choisi le « mauvais » courant, n'ont pas pu être analysés, et c'est ce qui explique que le nombre de migrants vers

l'aval est supérieur à celui des migrants vers l'amont. Nos observations portent donc sur un nombre limité d'individus.

Malgré ce biais lié à l'expérimentation, il est possible d'observer les mêmes comportements que ceux réalisés par les deux autres espèces de thalassotoques. Durant la phase de distorsion, le nombre de flets migrant vers l'amont reste relativement constant, même si la déformation de la marée entraîne une baisse de la tendance générale. Le nombre d'individus migrant vers l'aval est lui aussi en progression au cours de la distorsion. A la fin de cette phase, le nombre d'individus progressant vers l'amont, donc forcément en nageant à contre-courant, reste extrêmement bas, malgré deux épisodes de forte progression à contre-courant. Le nombre d'individu migrant vers l'aval reste lui aussi très élevé, comme chez les deux autres espèces.

Ces résultats vont donc dans le sens du patron de migration proposé dans la partie précédente pour les juvéniles de mulets et d'anguilles : la traversée de l'estuaire se fait en utilisant les courants de flots jusqu'en limite de marée dynamique. Arrivé à cette limite, le nombre d'individus continuant directement à progresser vers l'amont à contre-courant est extrêmement faible. L'immense majorité de la population réalise alors une migration de dévalaison que nous pensons de courte durée et de courte amplitude. Cette migration pourrait être considérée comme une tactique de réduction de la pression de prédation en distribuant les individus en dessous de la limite tidale. Ainsi, les individus pourraient faire une pause dans leurs migrations dans des zones moins dangereuses. Nous n'avons aucun moyen pour déterminer la durée de cette halte, mais au cours des nombreuses pêches électriques effectuées par le Cemagref, les plus petits individus capturés en amont de la zone de limite tidale avaient tous plus d'un an, laissant penser que cette pause dans la migration pourrait être assez longue. De même dans la littérature, nous n'avons jamais trouvé aucune mention de flet de moins d'un an capturé en amont de la limite tidale.

3.6 SYNTHÈSES DES NOUVELLES CONNAISSANCES ACQUISES ET BILAN SUR LA TRAVERSÉE DE L'ESTUAIRE TIDAL PAR LES JEUNES STADES

3.6.1 Avancées

La première partie de ce travail de thèse avait donc pour cible l'étude comparative de la traversée de l'estuaire tidal par les jeunes stades. Plusieurs avancées significatives ont pu ainsi être faites :

- (1) Dans le chapitre **3.2** « Mise en évidence du TTS chez les juvéniles de mulets » nous avons établi que les trois espèces de thalassotoques présentes sur nos côtes étaient capables d'utiliser de progresser dans les estuaires en utilisant un transport tidal sélectif par flots. Cette étape était capitale pour la suite de l'étude.
- (2) Ensuite, l'effet de la salinité comme synchroniseur a été confirmé pour le mulot dans le chapitre **3.3** « Effet de la baisse de salinité sur la synchronisation », seule espèce où la démonstration n'avait pas encore été apportée.
- (3) Dans le chapitre suivant (**3.4** « Variations dans les tactiques de migrations utilisées par les juvéniles de thalassotoques »), nous avons démontré que les trois thalassotoques utilisaient le transport tidal sélectif par flots, mais qu'il existait une certaine variabilité dans l'utilisation de ce TTS par les trois espèces, et que ces variations étaient liées à la morphologie et l'écologie de ces espèces. Les variations portent sur la période de migration, les comportements sociaux lors de cette migration, le comportement lors des jusants et sur l'efficacité du TTS (nombre de flots utilisés par rapport au nombre de flots disponibles).
- (4) Enfin, dans la dernière partie (**3.5** « Traversée de la zone de limite de marée dynamique »), nous avons démontré que pour les mulets et les anguilles, le TTS était utilisé pour progresser dans l'estuaire jusqu'à la limite tidale. Nous suspectons très fortement l'utilisation d'un même genre de TTS pour les flets européens. Nous avons proposé ensuite un nouveau patron de migration incluant une halte dans cette migration permettant d'acquérir les capacités physiques nécessaires à la progression à contre-courant. Les individus qui font cette halte sont distribués en aval de la zone de limite de marée dynamique par une courte phase de migration vers l'aval. Cette migration peut-être considérée comme une tactique de réduction de la pression de prédation. Une faible portion des populations de thalassotoques, sans doute ceux avec les meilleures capacités physiques,

peuvent peut-être ne pas faire cette halte et continuer directement leurs migrations anadromes.

3.6.2 Pourquoi une migration de juvéniles au lieu d'une migration d'adultes plus résistants ?

Précédemment, nous nous sommes intéressés aux mécanismes utilisés pour la traversée de l'estuaire tidal. Maintenant que les mécanismes sont mieux connus, il est aussi intéressant de s'interroger sur les causes de cette migration.

La période ontogénique des migrations anadromes des thalassotoques est une bonne base de réflexion. En effet, les trois thalassotoques de la façade ouest-atlantique traversent l'estuaire tidal essentiellement au stade larvaire et post-larvaire, alors qu'ils sont encore incapables de lutter contre les courants fluviaux. Il est donc curieux de constater que ce sont les stades les plus sensibles qui réalisent cette migration de colonisation à travers un milieu très contraignant.

Plusieurs raisons pourraient expliquer ce décalage. Les capacités d'osmorégulation pourraient par exemple expliquer une migration juvénile. Ainsi pour la civelle européenne, des adaptations morphologiques de l'appareil digestif permettent un passage en eau douce rapide (Ciccotti et al., 1993) mais ces adaptations sont irréversibles et permettent donc théoriquement un passage rapide en eau douce pour les stades adultes. Ces passages rapides vers des zones douces ont d'ailleurs été observés plusieurs fois, notamment par des suivis télémétrique (Thibault et al., 2007a). De la même façon pour les mulets porc, le passage en eau douce peut se faire assez rapidement, même chez des sub-adultes de 20 à 30 cm (Lasserre and Gallis, 1975). Les capacités d'osmorégulation ne semblent donc pas être la cause de cette migration larvaire et juvénile.

Il est donc difficile de comprendre l'intérêt d'une migration si précoce. Suivant les concepts de l'écologie évolutive, nous pouvons seulement supposer que cette migration précoce s'inscrit dans une stratégie globale d'optimisation de la fitness de l'espèce, en augmentant la fitness de l'espèce le plus tôt possible, c'est-à-dire dès les stades larvaire et juvénile.

3.6.3 Existence d'autres tactiques de remontée des estuaires

Il est maintenant intéressant de s'interroger sur l'existence d'autres tactiques qui pourraient être utilisées par les thalassotoques pour traverser l'estuaire.

Une solution alternative très basique serait de remonter l'estuaire et la rivière sans se soucier du courant. Cette tactique a été mise en évidence chez la grande alose *Alosa alosa* (Rochard, 2001b) dont les adultes reproducteurs migrent en estuaire sans tenir compte des courants de marée. Selon l'auteur, une vitesse de nage constante permettrait une dépense d'énergie réduite par rapport à une tactique basée sur des variations de vitesse de nage. Pourtant, même les saumons *Salmo salar* de grande taille et en bonnes conditions physiques (reproducteurs) utilisent le TTS pour traverser l'estuaire et ainsi économiser leur énergie (Stasko, 1975). Chez les autres espèces migratrices de taille moyenne, l'éperlan d'Amérique *Osmerus mordax* ou le saumon rouge *Oncorhynchus nerka* utilisent aussi préférentiellement les courants de marées afin de remonter l'estuaire en dépensant le moins d'énergie possible (Levy and Cadenhead, 1995; Murawski et al., 1980).

Ainsi, si même des individus adultes d'espèces réputées pour leurs qualités de nage utilisent le TTS afin de mieux gérer leurs dépenses énergétiques, il est peu probable que des individus avec peu de réserves énergétiques et peu de capacités physiques comme les juvéniles de thalassotoques soient capables de faire autrement.

Le transport tidal sélectif apparaît donc comme la principale et la plus efficace tactique utilisée par des jeunes poissons de petite taille cherchant à migrer vers le haut des bassins versants. Cette tactique globale est donc commune pour les trois espèces de thalassotoques, mais elle est ensuite adaptée en fonction des morphologies et des spécificités écologiques de chaque espèce.

3.6.4 Critiques et perspectives d'amélioration

Cette partie fut réalisée entièrement en dispositif expérimental. Le choix de l'étude expérimentale a été fait principalement afin de pouvoir étudier l'influence de plusieurs paramètres environnementaux simultanément. De plus cette méthode a permis d'accéder plus précisément aux comportements des individus. Mais une telle étude présente aussi plusieurs limitations.

L'une des plus grandes faiblesses est l'absence d'identification individuelle. Les analyses effectuées dans nos expériences mettent en évidence le comportement majoritaire, utilisé par le plus grand nombre d'individus de notre échantillon. Un système de reconnaissance individuel serait très utile. La possibilité de réaliser une identification individuelle a été étudiée durant la phase d'élaboration de ces expériences. L'une des techniques consisterait à injecter des marques fluorescentes (élastomères) sous la peau des individus. Cette technique a été utilisée en 2008 sur des civelles d'anguilles européennes, et a permis la confirmation de l'utilisation de mode de transport pouvant être assimilé à un transport tidal sélectif (Bolliet and Labonne, 2008). Ainsi, avec un nombre limité de couleurs mais plusieurs élastomères combinés, il serait possible de créer plusieurs centaines de codes-couleurs différents (Imbert et al., 2007). Un système d'enregistrement en vidéo couleur permettrait ensuite de reconnaître les individus. Cette technique n'a pas été retenue pour plusieurs raisons. Outre le prix des systèmes d'enregistrement vidéo infrarouge en couleurs, cette technique nécessite l'injection par seringues de plusieurs élastomères dans le corps de chaque individu à suivre. Même si Bolliet et Labonne (2008) ont montré la faisabilité de cette opération sur des civelles, les juvéniles de mulets apparaissent beaucoup plus fragiles et donc beaucoup moins faciles à manipuler. De plus, ces marques devraient être visibles selon tous les angles de vue possibles. Pour des organismes transparents ou peu pigmentés comme les civelles, cela ne pose aucune difficulté. En revanche, pour des individus comme le flet, il apparaît très difficile de voir les marques lors du passage de l'animal devant les caméras. Enfin, une telle méthode entraînerait une hausse considérable du temps nécessaire pour analyser chaque expérience. En contrepartie, la durée et la fréquence d'analyse devraient être très fortement abaissées, dégradant très fortement la précision des analyses. Une seconde technique envisagée était l'implantation de mini-émetteurs de type PIT-tags (Passive Integrated Transponder) sous la peau de l'individu. Cette manipulation ne nécessiterait qu'une seule injection et serait donc peut-être plus facilement supportée par l'individu. Cette technologie a déjà été utilisée en milieu naturel, pour le suivi d'individus de petite taille (Roussel et al., 2000). La détection de l'individu pourrait se faire ensuite par le passage dans des arcs de détection présents dans la structure, comme ceux présents pour surveiller les ouvrages hydrauliques (Downing et al., 2001; Lucas et al., 1999). Cette technique présente de gros avantages, notamment celui de pouvoir automatiser l'analyse. Avec plusieurs arcs de détection présents dans le bassin, l'opérateur pourrait suivre en

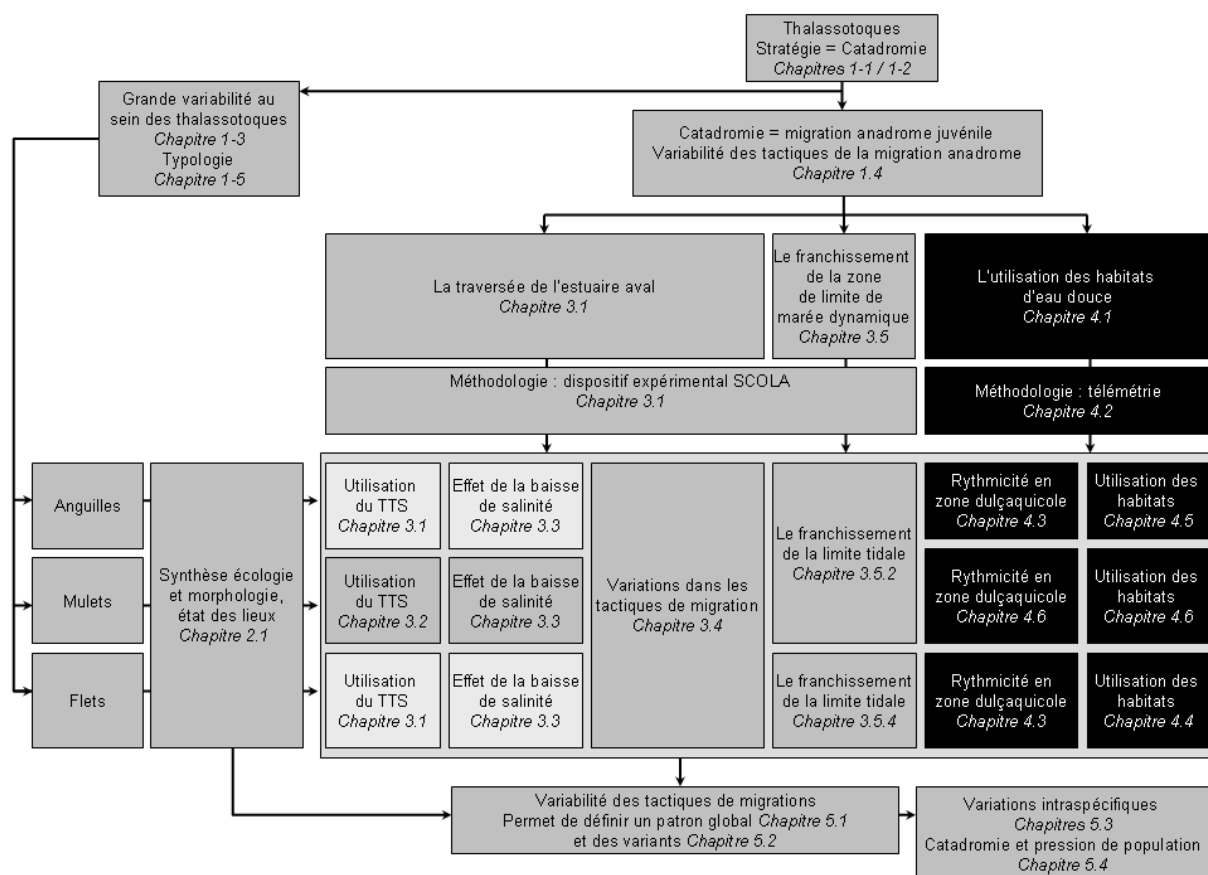
temps réel la vitesse, la hauteur et le sens de déplacement de tous les individus présents dans la structure. Sachant qu'avec nos paramètres d'analyse, trois semaines d'expérimentations nécessitent plusieurs mois de traitement, un gain de temps considérable serait réalisé avec cette méthode et permettrait donc la réalisation d'un plus grand nombre d'expérimentations. Cette solution n'a toutefois pas été retenue dans nos expérimentations pour des raisons purement techniques. Le plus petit émetteur à l'heure actuelle mesure 7 mm de long (Httag). L'implantation sur des individus de 30 ou 40 mm pourrait donc poser quelques problèmes. Mais plus que la taille de l'émetteur, c'est la distance de détection qui pose actuellement des problèmes. Pour être miniaturisés, ces émetteurs doivent être passifs et ne pas contenir de batteries. La détection doit donc aussi être passive et cela limite fortement la distance de détection. Une faible distance de détection nécessiterait la présence de plusieurs boucles de détection successives superposées. Même si cette solution n'a pas été retenue pour nos expérimentations, l'identification individuelle par système de PIT-tags reste actuellement la solution qui a le plus de chance d'aboutir rapidement.



Chapitre 4

**L'utilisation des habitats d'eau douce par les juvéniles
de moins de trois ans**





4 L'UTILISATION DES HABITATS D'EAU DOUCE PAR LES JUVÉNILES DE MOINS DE TROIS ANS

La première partie de cette thèse visait à présenter les espèces et les concepts généraux de l'étude (2). Dans la seconde partie, nous avons tenté de suivre le comportement des jeunes thalassotoques, depuis l'entrée de l'estuaire jusqu'à la limite tidale. Les parties précédentes ont montré que les trois espèces utilisaient le transport tidal sélectif par flots (3.2), en se servant de la salinité comme synchroniseur (3.3), mais qu'il existait des variations de tactiques liées à la morphologie et l'écologie des espèces (3.4). Ce transport est suivi jusqu'en limite de marée dynamique, où nous supposons une halte dans la migration qui est suivie d'une première phase de sédentarisation nécessaire au développement de capacités physiques nécessaires à la progression à contre-courant (3.5).

4.1 INTRODUCTION

4.1.1 Contexte et problématique

Dans le cheminement de ce travail de thèse et donc dans la colonisation des bassins versants par les jeunes thalassotoques, nous voilà donc rendu à la limite de la marée dynamique. La littérature existante et notre travail nous a permis de démontrer que les jeunes individus âgés de moins d'un an vont s'accumuler en aval de cette limite.

Les études concernant les migrations anadromes des thalassotoques sont assez peu nombreuses, et exclusivement au sujet des anguilles européennes. Des observations de terrains faits par des pêcheurs et des organismes scientifiques indiquent la présence de mulets porc à Vichy dans l'Allier, à 600 km de la mer (Données LOGRAMI), et de flets européens à Agen, à plus de 250 km de l'embouchure de la Gironde (Données ONEMA). Les anguilles elles aussi étaient retrouvées historiquement très haut dans les bassins versants. De nos jours, la distribution est peut-être légèrement moins haute en raison de la construction de nombreux ouvrages sur les cours d'eau, surtout pour des espèces avec de piètres capacités de franchissement comme le flet.

Edeline et al. (Edeline et al., 2007) a montré une accumulation de jeunes civelles en limite de marée dynamique. White & Knights (White and Knights, 1997a, b) indiquent que « only pigmented elvers and juvenile eels were trapped at the tidal limits ». En français, ces stades

correspondent au stade « anguillettes » et jeunes « anguilles jaunes ». Ils ont montré que la migration estuarienne était lente, et que seules les anguillettes et les jeunes anguilles jaunes franchissaient la limite tidale. Durant cette étude, ils ont capturé plus de 156 000 « elvers » (civelles fortement pigmentées et anguillettes) et 189 000 « juveniles » (jeunes anguilles jaunes), mais pas une seule civelle non pigmentée. Des anguilles de 120 mm ont cependant été observées plusieurs kilomètres après la limite tidale (de Lavergne, 2006). Cependant, l'auteur confirme qu'il s'agit principalement de petites anguilles jaunes de 80 à 120 mm, qui ont déjà les capacités physiques nécessaires pour progresser à contre-courant sur des distances importantes (Feunteun et al., 2003). Un autre rapport basé sur de nombreux prélèvements indique cependant la présence de civelles de moins de 80 mm en amont de la limite tidale (Lauronce, 2010), ce qui semble toutefois être un cas de figure relativement rare. La densité de population des anguilles décroît avec la distance à la mer, alors que la taille des individus augmente (Aprahamian, 1988; Barak and Mason, 1992; Baras et al., 1994; Feunteun et al., 2003; Ibbotson et al., 2002; Imbert, 2008; Moriarty, 1986; Naismith and Knights, 1993). Les anguilles situées en amont de la limite tidale présentent des comportements très sédentaires, et des activités de chasse nocturne (Baras et al., 1998; LaBar et al., 1987). Selon ces références bibliographiques, nous pouvons donc résumer ainsi la migration anadrome des anguilles européennes : certaines civelles et anguillettes utilisent le transport tidal sélectif par flots (Bolliet et al., 2007; Creutzberg, 1958, 1959, 1961) pour atteindre la limite tidale (Edeline et al., 2007), alors que d'autres se sédentarisent en estuaire (Daverat et al., 2006; Daverat et al., 2011). Après une phase de croissance en estuaire de une ou plusieurs années, certaines anguilles peuvent reprendre la colonisation des rivières (Deedler, 1984; Tesch, 1977; White and Knights, 1997a)

Les données sur les flets ou les mulets sont encore une fois beaucoup moins nombreuses. A notre connaissance, il n'existe pas dans la littérature d'étude des migrations anadromes depuis la limite tidale. Les seules données dont nous disposons sont issues de nos prélèvements sur la zone, et aussi des prélèvements d'organismes partenaires tels que l'ONEMA. Dans ces données, nous avons pu constater une discontinuité dans la classe de taille entre les individus pratiquant le transport tidal sélectif en milieu tidal et les individus présents après cette zone qui sont nettement plus grands et âgés de plus d'un an. En effet, aucun flet ou mulot âgé de moins d'un an n'a jamais été capturé en amont de la limite de marée.

Entre ces deux phases de la migration (larves et post-larves en limite tidale, adultes en amont des bassins versants), une partie du déroulement de la migration anadrome des jeunes catadromes est donc encore inconnue. Il serait intéressant de connaître si ces deux phases sont consécutives, ou si une autre phase est incluse entre les deux. L'analyse de la littérature tend à montrer qu'une phase de sédentarisation est possible pour les anguilles. Pour les deux autres espèces de thalassotoques européens, il n'existe aucun moyen pour l'instant de déterminer si une telle phase existe. Il paraît donc intéressant de savoir si la phase de colonisation est encore en cours pour les juvéniles de thalassotoques en zone de limite tidale ou bien si les individus sont encore dans leur phase d'halte. Dans le cas où les individus ne seraient plus dans une dynamique de migration de colonisation, une étude fonctionnelle pourrait permettre de voir l'utilisation qu'ils font des habitats à leur disposition.

Dans la première, nous allons tenter de voir si les thalassotoques rencontrés en limite tidale exhibent des rythmes comportementaux. L'étude de ces éventuels rythmes pourrait nous donner une première indication sur la continuité ou non de la migration anadrome initiale. Ensuite, dans un second temps, une recherche des habitats favorables et une association à certaines fonctions nous permettra de conclure à la fin éventuelle de cette migration, et à l'utilisation des habitats d'eau douce par les juvéniles de thalassotoques.

4.1.2 Habitats, fonctions, écologie fonctionnelle

Cette partie sera donc basée sur une approche fonctionnelle. L'écologie fonctionnelle est une discipline à part entière dont il est important de bien définir les principaux concepts au préalable.

Le terme de fonction est souvent utilisé en écologie mais peut être associé à plusieurs définitions. La fonction peut être associée à une espèce pour un écosystème (quelle est la participation de cette espèce au fonctionnement de son écosystème ?) ou bien à un habitat pour une espèce (quelle est l'utilité de cet habitat pour cette espèce ?) (Jax, 2005). C'est cette seconde définition que nous avons utilisée dans ce travail, et pour plus de lisibilité, nous parlerons toujours de fonctions d'habitat. Plusieurs fonctions d'habitat existent. Nous retiendrons la définition de Lévêque (1995), qui considère quatre fonctions : l'abri, la nourriture, la reproduction et la colonisation.

La notion d'habitat fonctionnel en découle et désigne l'espace nécessaire à la réalisation d'une des quatre fonctions. Ainsi, quatre niveaux fonctionnels peuvent être définis : la zone de repos, le domaine d'activité, la niche ontogénique et la métapopulation (Lévêque, 1995). Ces quatre domaines sont imbriqués, comme illustré dans la **Figure 38**.

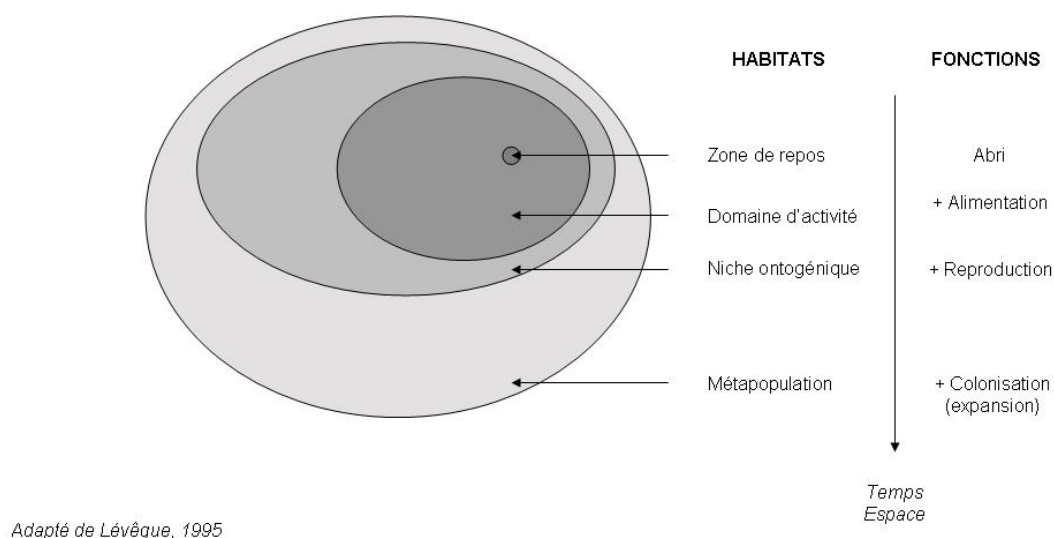


Figure 38 : Habitats et fonctions

Une analyse fonctionnelle est particulière et se compose de deux phases distinctes. Dans la première phase, il est nécessaire de déterminer les zones fréquentées par les individus. Dans un second temps, une analyse de l'habitat de ces zones permet d'y associer une fonction.

4.1.3 L'expérimentation : Suivi télémétrique sur trois mois d'un groupe de jeunes thalassotoques et ciblage de l'espèce étudiée

En se basant sur une approche fonctionnelle, nous avons décidé de suivre de jeunes individus de thalassotoques se situant au niveau de la limite de marée dynamique, afin de mettre en évidence leurs comportements et de voir s'il s'agit de comportements migratoires ou sédentaires.

Le choix initial était de suivre les 3 espèces de thalassotoques simultanément afin de pouvoir comparer leurs mécanismes de migrations. Très rapidement, il s'est avéré que ce choix était

impossible en raison de contraintes techniques. La cavité abdominale des anguilles étant assez réduite, il a été impossible de marquer des individus d'anguille européenne dont la longueur était inférieure à 400 mm. Cette taille équivaut à un âge supérieur à 4 ans et excluait donc ces individus de notre problématique. La cavité abdominale des mulets étant plus grande à taille d'individu équivalente, les mulets étaient marquables à partir de 180 mm, soit environ 18 mois. En revanche, l'anatomie (présence d'écaillés très facilement détachables) et l'écologie de l'espèce (espèce pélagique très rapide) en font une espèce très délicate à prélever pour un suivi télémétrique. En effet, le moindre écaillage ou le moindre choc durant les manipulations entraîne la mort des individus. Même en ciblant la méthode de pêche la moins traumatisante, il a été impossible de réunir assez d'individus de petite taille pour assurer un suivi télémétrique correct. Le suivi télémétrique a donc concerné uniquement des jeunes flets de moins de 3 ans.

4.2 MÉTHODOLOGIE UTILISÉ DANS LE CADRE DE CE SUIVI TÉLÉMÉTRIQUE

Il a donc été décidé de réaliser un suivi télémétrique sur un groupe de jeunes flets prélevés juste sur la limite tidale, afin de voir si ces individus étaient toujours en migration et comment ils utilisaient les habitats à leur disposition. La partie suivante sera consacrée à la description de tout l'aspect pratique et matériel.

4.2.1 Choix et description du site d'étude

Le site d'étude a été choisi en fonction de trois critères principaux. Il devait tout d'abord abriter les trois espèces de migrateurs amphihalins thalassotoques. Afin de centrer l'étude sur une approche fonctionnelle, le site devait aussi présenter une grande diversité d'habitats. Enfin, pour des raisons techniques, il était intéressant de disposer d'obstacles limitant la migration des individus vers l'amont. La migration en aval devait en revanche être libre de tout obstacle. Pour toutes ces raisons, le système Isle – Dronne – Lary – Dordogne a été retenu (**Figure 39**).

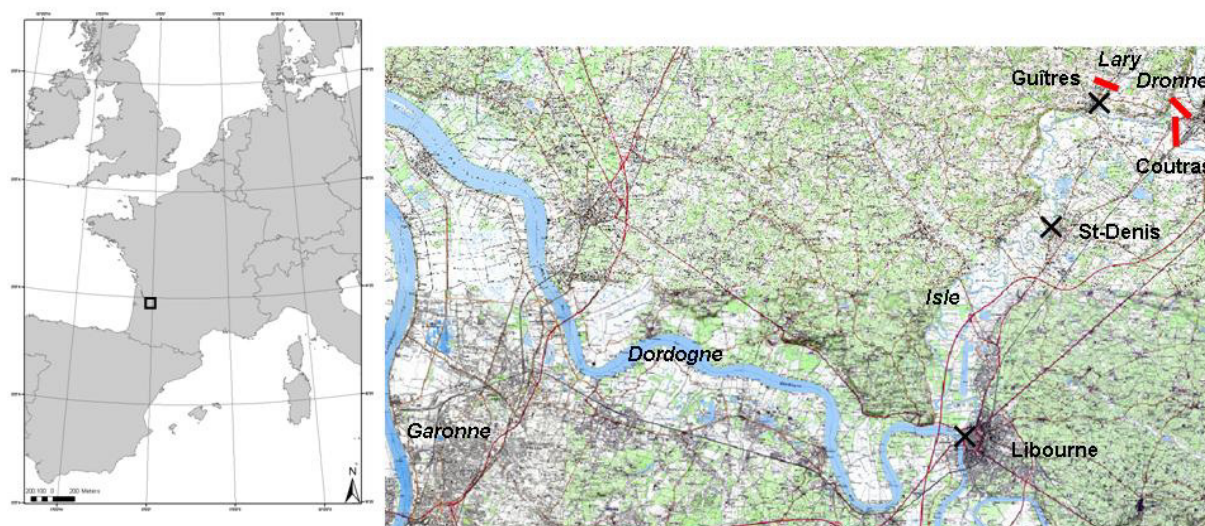


Figure 39 : Zone d'étude - Le système Garonne / Isle / Dronne / Lary. Les noms des cours d'eau sont représentés en italique, les principales villes sont indiquées par les croix noires et les barrages sont symbolisés par les traits rouges.

L'Isle est une rivière de 255 km de long qui prend sa source dans le Massif Central à 375 m d'altitude. Elle rejoint la Dordogne à Libourne. La limite de marée dynamique (limite de marnage) et la limite de renverse des flots peuvent remonter pratiquement jusqu'à Coutras (environ 140 km de l'embouchure de la Gironde). Son débit moyen est très variable, et peut aller de 16 m³/s en août à 120 m³/s en février (source : station hydrologique de Coutras). La largeur moyenne sur l'ensemble de notre zone d'étude est d'environ 60 m. Sur sa partie amont, l'Isle est barrée par le barrage de l'usine de Laubardemont (anciennement moulin à blé, aujourd'hui reconverti dans la fabrication d'emballage). Le barrage est considéré comme non franchissable (ONEMA). Une écluse, très peu utilisée, permet le passage de bateau de promenade via un canal de dérivation qui donne derrière l'usine. La portion de l'Isle étudiée est d'environ 30 km.

La Dronne se jette dans l'Isle au niveau de Coutras. Cette rivière prend sa source à 500 mètres d'altitude dans le Massif Central. La longueur de son cours d'eau est de 201 km. Toutefois, au niveau de Coutras, un barrage classé infranchissable bloque la migration des individus. Une passe à poissons a été installée sur la rive droite, mais elle n'est pas utilisée par nos espèces. La portion comprise dans notre site d'étude est limitée à 1.9 km.

Le Lary se jette dans l'Isle au niveau de Guîtres à une altitude de 6m. Il prend sa source en Charente vers 120 mètres d'altitude. Sa longueur est de 53 km. Le Lary a 14 affluents contributeurs dont une rivière, son principal affluent, le Palais en rive gauche, et 13

ruisseaux dont le principal en rive droite, est le ruisseau de Pas de Canon, long de 8 km. Les vallées du Lary et du Palais font partie du Réseau Natura 2000 qui les considère comme sites importants pour la conservation d'espèces européennes menacées telles que la cistude (*Emys orbicularis*), la loutre (*Lutra lutra*), le vison (*Mustela lutreola*) ou la lamproie de Planer (*Lampetra planeri*). Sa largeur et sa profondeur sont très variables en fonction du site et surtout en fonction de la saison. Pendant la période d'étude (de juin à septembre), le Lary est passé de plus de 6 m de hauteur d'eau à moins de 20 cm par endroits. Plusieurs moulins sont répartis sur le Lary. Le premier moulin, situé à 1.5 km de son embouchure au lieu-dit de la Moulinasse n'est plus un obstacle à la remontée, les roues étant supprimées. En amont du moulin il reste une petite digue en pierres non jointives d'environ 2 m de haut. Sur son canal de dérivation, il reste aussi un plan incliné de 2 m de long, 40° d'inclinaison et 1 m de haut. En période d'étiage, le courant y est cependant très fort. Le second moulin est situé à 3.1 km de l'embouchure, au lieu-dit de Chabreville. Ce moulin est un seuil infranchissable pour nos individus car les anciennes roues sont encore présentes et jointives. Sur le canal de dérivation, il existe un seuil en béton de 1.5 m de haut. Seuls les très jeunes individus d'anguille européenne (- de 15 cm) pourraient en théorie le franchir.

4.2.2 Le choix de la télémétrie acoustique

Deux technologies différentes de télémétrie sont disponibles actuellement. Le matériel de télémétrie radio utilise la technologie VHF pour suivre des individus. Le signal est transmis par voie radio jusqu'à une antenne réceptrice. Les principaux avantages de cette méthode sont la longue portée d'émission et la transmission aérienne permettant le suivi d'animaux terrestres. Pour les espèces aquatiques, le signal peut aussi être transmis dans l'eau et donc traverser la colonne d'eau avant de se propager dans l'air de manière classique. Enfin, la technologie radio ne nécessite pas nécessairement une embarcation, les individus pouvant être suivis depuis la berge par exemple. Cela permet de couvrir la zone d'étude plus rapidement en se déplaçant en voiture ou par voie aérienne par exemple dans le cas d'un suivi télémétrique en milieu fluvial ou de rivière.

La seconde méthode utilise la technologie acoustique. Les signaux sont transmis sous forme d'ultrasons et se propagent dans l'eau. La principale contrainte est bien sûr liée au mode de propagation du signal et nécessite que les récepteurs soient placés dans l'eau afin de

réceptionner les signaux transmis par les individus suivis. Dans l'étude des animaux aquatiques, cette méthode présente de nombreux avantages. Tout d'abord, le signal est très bien transmis dans l'eau, contrairement à un signal radio qui est fortement atténué. Un signal acoustique peut donc être détecté même à grande profondeur (Winter, 1996). Les signaux ultrasoniques sont transmis quelle que soit la salinité rencontrée, ce qui permet un suivi en milieu marin comme en milieu dulçaquicole (McMichael et al., 2010). Enfin, de nombreux fabricants proposent des stations de réception autonomes. Ces stations sont alimentées par des petites batteries et n'ont donc pas besoin d'être reliées à une source d'alimentation. Elles sont petites et légères et peuvent donc être déployées de manière simple et discrète. Enfin, leur coût est relativement réduit, ce qui permet un déploiement à grande échelle. Ces récepteurs placés à postes fixes permettent d'enregistrer en permanence tous les individus marqués présents dans leur secteur d'écoute. De plus en plus d'études télémétriques utilisent à présent ces hydrophones fixes (suivi « passif »), en réseaux plus ou moins serrés, sur des zones plus ou moins grandes au détriment des méthodes dites de suivi « actif ». Des récentes avancées technologiques au niveau des logiciels de traitement notamment en font actuellement des outils très performants. Ces nombreuses raisons font de la technologie acoustique la méthode la plus utilisée actuellement pour le suivi des poissons, et c'est naturellement qu'elle a été choisie dans le cadre de ce travail de thèse.

4.2.3 Capture des individus

Les individus de flets européens ont été prélevés lors de trois jours de campagne de pêche, du 24/06/08 au 01/07/08, par pêche électrique à l'aide d'un engin de type « martin pêcheur ». Ce type de pêche est considéré comme le moins traumatisant pour les individus puisque qu'il n'entraîne aucune lésion au niveau de la bouche ou du corps, comme peuvent le faire les méthodes de pêche classique par engins. Le « martin pêcheur » délivre une tension allant de 150 à 550 V pour une puissance de 240 W. Le courant émis est de type impulsionnel : la réaction du poisson peut donc être assez violente. Une fois tétanisé, le poisson est dirigé vers des opérateurs munis d'épuisettes afin de pouvoir être capturé. Le poisson est ensuite stocké dans un récipient de grande taille contenant de l'eau du milieu. Les prélèvements ont été réalisés dans le Lary qui répondait aux exigences écologiques du

flet mais aussi aux contraintes techniques d'un chantier de pêche électrique. Le premier individu a été capturé dans un radier (radier 1 : 45.040281°, -0.183008°) le 24/06/08. Le second a été capturé le même jour au moulin de Chabreville, sur un autre radier (radier 2 : 45.063421°, -0.155831°). Lors de la seconde journée de prélèvement (25/06), 7 individus ont été capturés puis marqués. Les 4 premiers ont été capturés sur la zone radier 1 de la veille. Les 3 autres ont été capturés plus haut sur le Lary, au niveau d'un troisième radier (radier 3 : 45.0040063°, -0.183280°). Les deux sites présentaient une homogénéité d'habitat avec une granulométrie assez grossière composée de gros sables, de graviers et de petits rochers, et étaient très fortement ombragés. La dernière journée de prélèvement a débuté par l'exploration des radiers déjà recensés : cinq individus ont été trouvés sur les radiers 1 et 3 (1 individu + 4 individus respectivement). Au final, une troisième zone de très forte abondance a été trouvée en amont des deux premiers radiers (radier 4 : 45.042865°, -0.180854°). Cette zone présente les mêmes caractéristiques que les premières (substrat grossier et fortement ombragé). Cette zone se distingue tout de même par un niveau d'eau plus bas et par la présence de macrophytes aquatiques de grande taille dans le substrat. Les six derniers flets ont été prélevés sur cette zone.

4.2.4 Marquage des individus sélectionnés

Après leur capture, les poissons ont été directement transférés sur le chantier de chirurgie organisé dans un fourgon afin de pouvoir opérer à l'ombre et à l'abri. La technique de marquage externe utilisée est celle décrite par Bégout Anras et al (2003).

Les individus ont été directement placés dans un bain d'eugénol à 0.03 ml / l (Anderson et al., 1997). Les poissons étaient considérés comme anesthésiés lorsqu'il n'y avait plus aucun mouvement de nage, ni de réaction à la manipulation (correspondant au stade 4 (Peake, 1998)). Les poissons étaient ensuite pesés puis mesurés. Ils étaient ensuite déposés sur le plan de travail préalablement désinfecté à l'alcool (90°). Immédiatement, une alimentation en eau légèrement anesthésiante (0.01 ml / l) a été mise en place. La concentration en eugénol de cette eau pouvait être ajustée en fonction des réactions des poissons. La zone d'insertion de la marque a été désinfectée des deux côtés. Des aiguilles creuses, préalablement désinfectées (Bétadine) et placées dans une gaine de caoutchouc, ont ensuite

été insérées à travers le poisson dans les muscles ptérygiophores de la nageoire dorsale. Les fils de l'émetteur ont été passés à travers les aiguilles creuses (**Figure 40**).

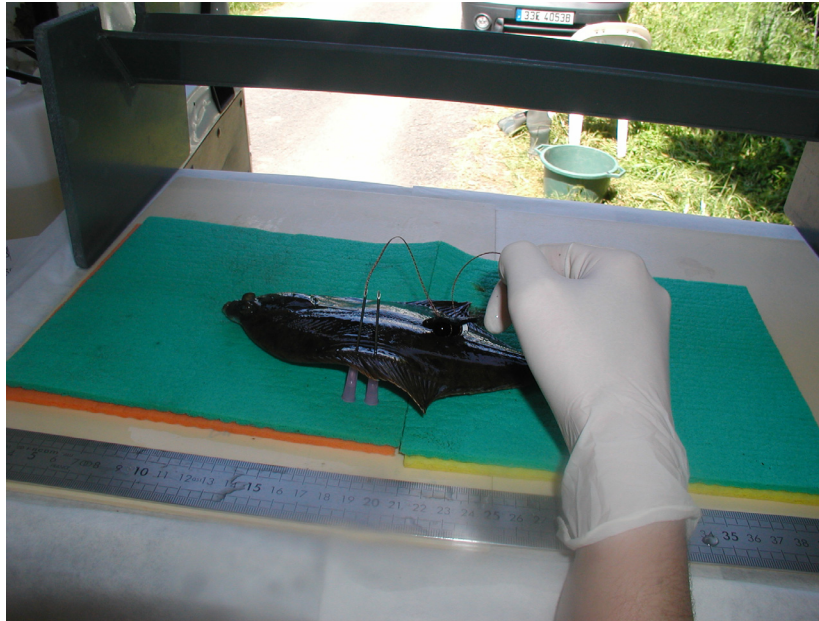


Figure 40 : Marquage d'un flet. Les aiguilles creuses dans lesquelles seront introduits les fils de kevlar sont déjà en place dans les muscles de la nageoire dorsale.

Puis les aiguilles ont été retirées et les deux fils ont été liés avec un nœud de chirurgien. La plaie a ensuite été désinfectée à la Bétadine puis recouverte par de la pommade (Fucidine). Enfin, une dose d'antibiotique (Longamox) a été injectée dans la cavité intra péritonéale de l'individu (**Figure 41**).



Figure 41: Flet marqué. L'émetteur acoustique est visible sur la gauche de l'individu, au niveau de sa nageoire dorsale.

L'ensemble des opérations a pris moins de 5 minutes par individu.

L'animal était ensuite placé dans un bac de réveil contenant de l'eau provenant du milieu naturel et un bulleur afin d'assurer une bonne oxygénation de l'eau. La reprise de l'ondulation très légère des nageoires dorsale et anale était utilisée comme estimateur de la reprise de connaissance. Le poisson y était maintenu jusqu'à la reprise totale de son activité de nage (mulets, anguilles) ou de ses réflexes d'évitement (flets).

Si les poissons ne présentaient aucun trouble du comportement (absence de réflexe, mauvaise ventilation), ils étaient relâchés dans le milieu naturel (**Figure 42**).



Figure 42 : Flet marqué relâché en milieu naturel en train de se dissimuler dans le substrat.

Afin de préserver les individus nouvellement marqués du chantier de pêche électrique, les poissons ont été remis sur un site de lâché unique, d'une longueur de 50 m et distant au maximum de 500 m de leur lieu de capture. Cela a permis une remise à l'eau des individus la plus précoce possible sans attendre la fin du chantier de pêche électrique et donc a participé à baisser l'impact du marquage. Le temps moyen entre le prélèvement d'un individu et sa remise dans le milieu naturel a pu ainsi être réduit à 1 heure pour l'ensemble de la campagne.

4.2.5 Présentation du matériel utilisé

4.2.5.1 Émetteurs

Deux types différents de marques ont été choisis, afin de pouvoir disposer d'un capteur de pression sur les marques destinées aux plus grands individus. Leurs caractéristiques techniques sont résumées dans le **Tableau 4** et les photos sont présentées dans la **Figure 43** :

Tableau 4 : Caractéristiques techniques des différents types d'émetteurs utilisés

Modèle	V7-2L	V9P-6L
Longueur (mm)	20	39
Diamètre (mm)	7	9
Poids dans air (g)	1.6	4.6
Poids dans eau (g)	0.75	2.2
Puissance (dB re 1 uPa @ 1m)	136	143
Durée de vie (jours)	95	98
Poids du complexe dans eau (g)	0.55	1.4

Les espèces de poissons plats présentant une cavité intra péritonéale très réduite, les marques ont donc été implantées dorsalement, à l'extérieur de l'individu, dans les muscles ptérigiophores de la nageoire dorsale. Pour ce marquage externe, une gaine de caoutchouc et de néoprène est utilisée afin de fixer solidement l'émetteur et d'éviter les frottements de l'émetteur sur la peau du poisson qui peuvent entraîner des lésions cutanées. Cette gaine présente une certaine flottabilité qu'il convient donc de retirer du poids de l'émetteur dans l'eau. Le poids d'un dispositif complet dans l'eau (émetteur + gaine + fil) revient donc à 0.55 g pour les V7 et 1.4 g pour les V9. La « règle des 2% » (Winter, 1996) préconise que les poissons ne doivent pas être équipés avec une marque dépassant 1.25 % dans l'eau ou 2 % dans l'air du poids de l'animal sorti de l'eau. Même si cette règle est parfois remise en question (Jepsen et al., 2003), et que plusieurs études dépassent largement ce seuil même sur des jeunes stades (Brown et al., 2010), cette norme a été respectée dans notre étude et les marques ne dépassaient pas 1.25 % du poids de l'animal, comme recommandé par Bégout Anras et al (2003) sur le marquage de poissons plats.



Figure 43 : Émetteurs acoustiques utilisés (V9 à gauche, V7 à droite)

4.2.5.2 Transmission du signal

Les émetteurs utilisés font partie de la famille des « Codec Transmitters ». A la différence des « Continuous Tags », ces marques n'émettent pas en permanence leurs signaux. Cela a pour but d'allonger considérablement la durée de vie des batteries des émetteurs, et donc la durée de la période d'émission. En contrepartie, les marques émettent par intermittence. La durée qui sépare deux émissions successives est appelée « délai ». La durée de ce délai est aléatoire et varie selon une loi uniforme bornée entre un délai minimal et un délai maximal. Cette variation uniforme permet d'éviter au maximum les collisions entre deux signaux transmis. Si deux signaux sont transmis en même temps, ils ne peuvent être détectés individuellement et aucun des signaux ne sera enregistré. Si deux signaux entrent en collision à un temps t , la distribution aléatoire des délais entraînera un décalage entre les deux signaux suivants, et donc une non-collision.

4.2.5.3 Récepteurs

Plusieurs types de récepteurs ont été utilisés afin de (i) s'adapter au mieux aux différentes conditions de suivis rencontrées et (ii) de répondre aux différentes questions posées par la problématique de cette étude.

La zone d'étude a été préalablement quadrillée par un réseau d'hydrophones fixes. Ces récepteurs (VR2W) sont de taille assez réduite (308 mm x 73 mm) (**Figure 44**) et peuvent donc être installés à poste fixe de manière discrète. Les caractéristiques techniques de ce dispositif sont résumées dans le **Tableau 5** :

Tableau 5 : Caractéristiques techniques du dispositif de réception VR2W

Modèle	VR2W
Nombre de détections enregistrables	Plus de 1 000 000
Méthode de communication	Technologie sans fil Bluetooth
Durée de vie de la batterie (mois)	15
Horloge temps réel	Oui

Ensuite, la zone a été balayée à l'aide de systèmes de réception mobiles, dit « actifs ». Ces systèmes sont déplacés avec l'opérateur et permettent donc d'obtenir une localisation plus précise des individus. Deux types de récepteurs mobiles ont été utilisés.



Figure 44 : Hydrophone autonome utilisé en poste fixe

Le dispositif VR28 (**Figure 45**) est un système composé de 4 hydrophones directionnels couplés balayant chacun une direction (**Figure 46**).

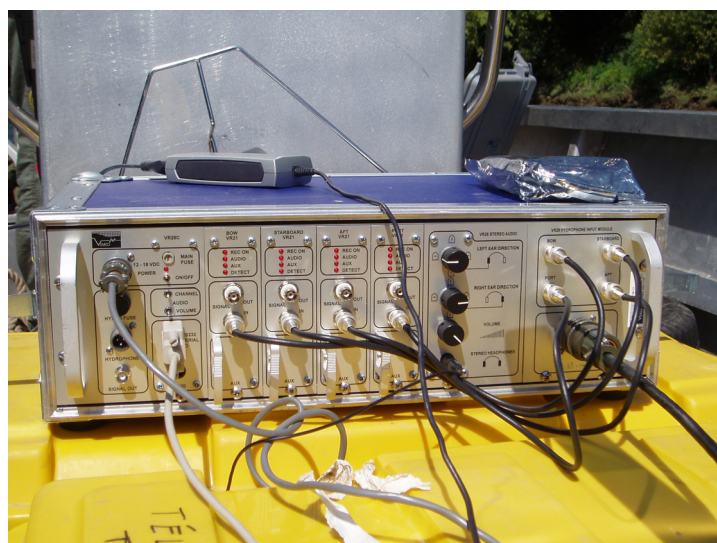


Figure 45 : Dispositif de réception VR28



Figure 46 : Coque rigide (immergée) contenant les 4 hydrophones directionnels reliés au VR28

Il indique en temps réel la direction vers laquelle se situe l'individu suivi. Ce système possède une interface graphique lui permettant d'afficher les données du suivi sur un ordinateur couplé. Ce système étant assez lourd à déployer, il a été utilisé uniquement sur les parties permettant l'utilisation d'une vedette légère.

Les caractéristiques techniques de ce dispositif sont résumées dans le **Tableau 6** :

Tableau 6 : Caractéristiques techniques du dispositif de réception VR28	
Modèle	VR28
Fréquence	De 10 kHz à 100 kHz [incrément de 100 Hz]
Dimensions	16 cm x 51 cm x 35 cm
Poids	12 kg (VR28 uniquement)
Méthode de communication	Via port RS-232C
Hydrophone	VH40 [69 kHz]; VH41 [50 kHz]; VH42 [33 kHz]
Contrôle du gain	Automatique ou manuel
Puissance nécessaire	12 VDC (10 - 14.5V), 1 Amp

Le dispositif VR100 (**Figure 47**) est un dispositif beaucoup plus léger permettant un déploiement sur des embarcations légères. Il est composé d'un récepteur (mallette de 34 x 32 cm pour 5.2 kg) associé à un hydrophone. Deux types d'hydrophones sont disponibles avec ce récepteur : directionnel ou omnidirectionnel. Les deux hydrophones sont alternés durant le suivi suivant son déroulement.

Les caractéristiques techniques de ce dispositif sont résumées dans le **Tableau 7** :

Tableau 7 : Caractéristiques techniques du dispositif de réception VR100	
Modèle	VR100
Gamme de fréquence	De 12 à 101 kHz
Dimensions	34 cm x 32 cm x 15 cm
Poids	5.2 kg
Durée batterie	Mini : 6 heures
Communication avec PC	Par connexion USB
Contrôle du gain	Automatique ou manuel
Type d'hydrophone disponible	Omni-directionnel : VH165 Directionnel : VH110
Affichage	Affichage LCD 4 x 20 caractères
Affichage de distance du signal	Affichage LCD numérique et graphique
Résistance à l'eau	Résistance aux éclaboussures



Figure 47 : Dispositif de réception VR100 (boîtier gris) couplé à un hydrophone directionnel (à gauche sur la photo)

Pour les deux dispositifs de suivi « actif » utilisés, la puissance du signal reçu exprimée en décibels permet une localisation précise de l'individu suivi par triangulation, comme illustré dans la **Figure 48**.

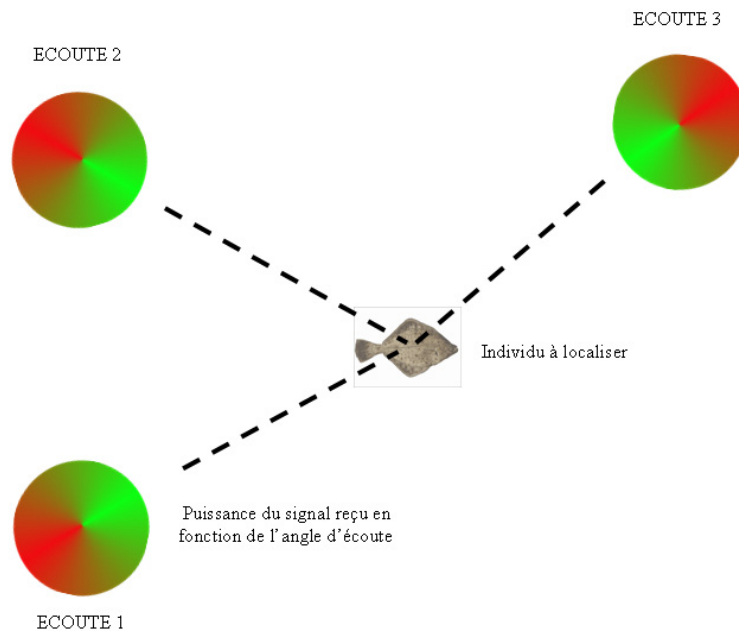


Figure 48 : Localisation par triangulation en utilisant les niveaux de réceptions des signaux transmis

4.2.5.4 Embarcations et modes de suivi associés

Le choix de l'embarcation pour réaliser le suivi était ajusté en fonction du milieu rencontré. Par défaut, sur la plus grande partie de la zone d'étude, le suivi se déroulait avec une vedette légère (Le Saga, 5m, 40 cv). Les hydrophones du VR28 étaient déployés à l'avant du bateau, sur une perche de 2 m de long (**Figure 49**). Une barre horizontale fixée sur le pont avant du bateau permettait la fixation de la perche et un système de réglage permettait de choisir la profondeur des hydrophones. Les hydrophones étaient reliés au PC via un câble étanche disposé afin d'éviter tout effet bobine. Le PC était ensuite relié lui-même à un système GPS afin de recueillir les positions du suivi. Afin de ne pas perturber le signal, l'ordinateur était éloigné du VR28, et son alimentation se faisait uniquement par batterie. Ce dispositif original a été développé pour cette expérience et n'était pas celui préconisé par le constructeur. En effet, le dispositif prévu par le constructeur prévoyait de tracter les hydrophones 15 m derrière le bateau sur un dispositif stabilisant (V-fin). Ce dispositif s'est révélé impossible

dans les conditions de faible profondeur rencontrées sur notre zone. En complément de ce dispositif, un second système de réception composé d'un VR100 et d'un hydrophone VH165 était disposé sur le côté du bateau. L'hydrophone était maintenu sous la coque du bateau avec une perche. Le système était fixé de telle manière à pouvoir se relever tout seul en cas de frottement sur le fond.

En zone d'étiage, sur des gravières ou bien sur des cours d'eau moins grand (Dronne), le suivi était assuré en semi-rigide (4,20 m, 15 cv). Cette embarcation permettait uniquement un suivi avec le VR100 et un relevé des données contenues dans les VR2W.

Enfin, dans les zones de très faible profondeur (Le Lary), le suivi a été réalisé en canoë avec un VR100.

Les caractéristiques des 3 moyens de navigations utilisés durant le suivi sont résumées dans le **Tableau 8** :

	Saga	Semi-rigide	Canoë
Engin de détection	VR28 / VR100 / VR2W	VR100 / VR2W	VR100 / VR2W
Hauteur d'eau mini (cm)	50	30	10
Vitesse max (km/h)	40	15	3

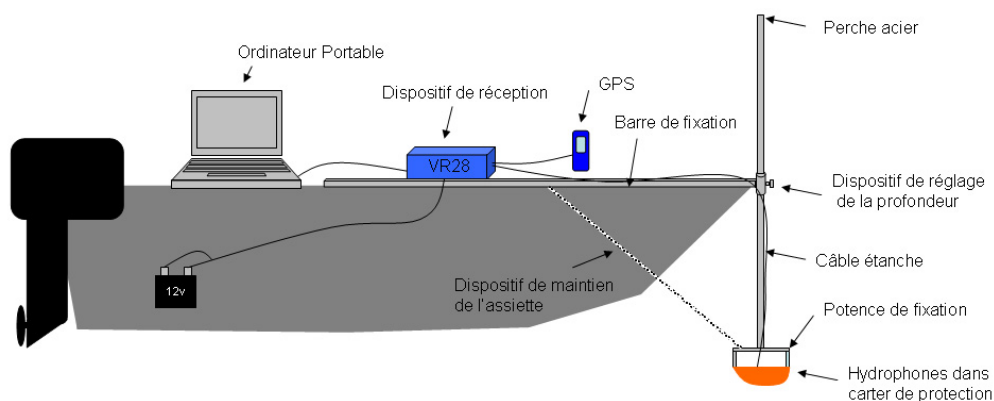


Figure 49 : Dispositif de réception VR28 déployé sur vedette légère

4.2.6 Suivi des individus

4.2.6.1 Suivi passif

Afin de connaître rapidement la position globale de nos individus, la zone a été divisée en 4 tronçons de manière à pouvoir parcourir chaque tronçon en 20 minutes de navigation (**Figure 50**). Chaque tronçon a été délimité par un portique aval et un portique amont. Des tests préliminaires au mois de juin 2008 ont été réalisés afin de déterminer les distances de détections des VR2W. La distance critique pour ce type d'hydrophone dans notre zone est de 200 m. Le délai maximum est de 130 secondes pour les émetteurs V9. Un individu se déplaçant devant un hydrophone fixe doit donc parcourir deux fois la distance critique dans un délai inférieur au délai maximal pour ne pas être détecté. Dans notre cas, il aurait donc fallu que sa vitesse soit supérieure à 3.1 m.s^{-1} , ce qui était techniquement possible avec des courants pouvant atteindre 2 m.s^{-1} . Par mesure de sécurité, chaque portique a donc été doublé par un second hydrophone situé à 200 m du premier. Les hydrophones ont été fixés dans la rivière par des corps-morts discoïdes de 50 kg, afin d'avoir la plus grande surface disponible et d'ainsi augmenter les forces de frottement. Le corps-mort était ensuite relié à une bouée avec une longueur de bout égale à environ 3 fois la hauteur d'eau à marée haute. Pour plus de sécurité, une seconde bouée faisant office de casse marée était accrochée 2 m après la première : elle permettait de retrouver le dispositif même avec un fort courant. Enfin, l'hydrophone était accroché 2 m sous la première bouée. Un lest de 2.5 kg lui permettant de rester à la verticale dans le courant était accroché en dessous.

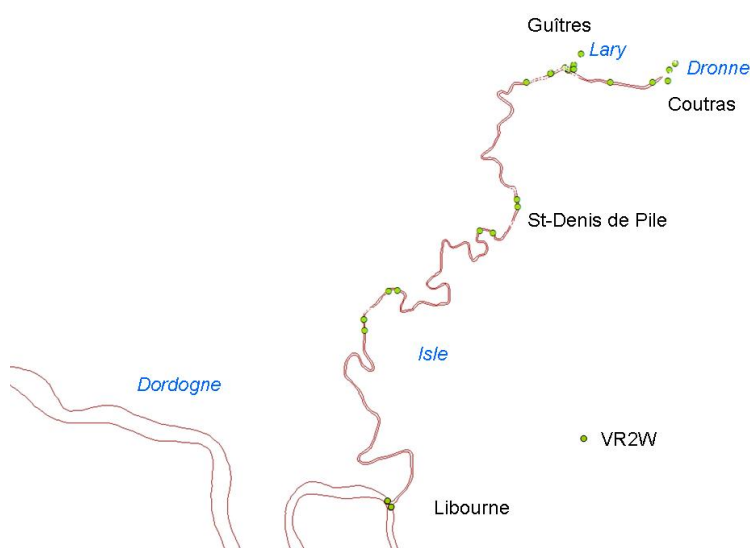


Figure 50 : Représentation vectorielle de la zone d'étude et placement des VR2W (en vert sur la carte)

4.2.6.2 Suivis actifs

Le suivi des individus a débuté dès le 26/06 et s'est poursuivi jusqu'au 25/09 à raison de 3 suivis par semaine. Un protocole général a été appliqué à chaque suivi. En début de suivi, les hydrophones bornant chaque tronçon étaient vérifiés en premier. Cela permettait d'avoir une idée a priori de la position d'un individu. Chaque tronçon de la zone était ensuite exploré entièrement à la vitesse optimale de détection et dans le sens du courant afin de limiter au maximum le bruit lié à l'eau sur le carter des hydrophones. Dès qu'un individu était repéré, sa position était affinée soit avec l'aide du gyroscope du VR28, soit par triangulation avec le VR100 selon le cas. Dès que le signal était jugé satisfaisant (environ 90 dB pour les V9 et 70 dB pour les V7, mais variable en fonction de nombreux paramètres), la position était enregistrée. L'utilisation d'un GPS différentiel permettait une localisation inframétrique. L'heure, l'identifiant de l'individu ainsi qu'une description précise de sa localisation étaient également relevés. Sur l'ensemble de la période d'étude, 39 sorties ont été réalisées. Les différentes périodes d'une journée ont été étudiées, avec 8 sorties nocturnes. Une variabilité dans le marnage lors des suivis a aussi été recherchée, mais la plupart des zones étant accessibles uniquement par marée haute, le nombre de sorties par marée haute reste supérieur à celui par marée basse.

4.2.7 **Base de données ColoFlets**

4.2.7.1 Composante biologique

Toutes les informations relatives aux pistages, actifs et passifs, ont été centralisées dans une base de données (ColoFlets2008). Pour chaque détection, la position précise, l'heure et une description de l'environnement étaient renseignées.

4.2.7.2 Composante environnementale

L'environnement dans lequel évoluaient les poissons étudiés a été profondément décrit. Plusieurs couches d'habitat ont été ajoutées à la base ColoFlets2008. La bathymétrie, la granulométrie et la couverture végétale ont été décrites lors d'une campagne spécifique en

septembre 2008. D'autres paramètres du milieu ont aussi été enregistrés. La température a été relevée toutes les heures pendant les 3 mois grâce à une sonde température située en poste fixe au centre de notre zone d'étude à une profondeur de 2 mètres. La hauteur d'eau, la pluviométrie et le débit ont aussi été recueillis. Ces données proviennent de la station météorologique de Coutras et de Libourne et nous a été fournies par le Service de Prévention des Crues de Gironde. La pluviométrie a été relevée à une fréquence de 30 minutes, les hauteurs d'eau et les débits ont été relevés toutes les 15 minutes.

4.2.8 Détermination de la vitesse de suivi optimale

4.2.8.1 Pourquoi une vitesse optimale ?

Lors d'un suivi dit « actif » (par opposition au suivi passif à l'aide d'hydrophones fixes), la vitesse de suivi est définie comme la vitesse de l'embarcation qui transporte les engins de suivi actif. La vitesse de suivi est l'un des paramètres fondamentaux à prendre en compte. Une vitesse élevée permet d'explorer une grande zone, mais augmente le bruit de fond et la possibilité de ne pas détecter un individu marqué. A l'inverse, une vitesse réduite permet une détection optimale mais rend la durée de suivi très grande, et donc réduit la zone pouvant être explorée durant une session de suivi. La vitesse de suivi doit être un compromis entre la qualité du suivi (probabilité de ne pas enregistrer un individu suivi) et le temps nécessaire à ce suivi.

4.2.8.2 Mise en place de tests de détermination de la vitesse de suivi optimale

Des tests préliminaires ont été réalisés durant le mois de juin 2008 afin de déterminer la vitesse de suivi optimale. Un émetteur ultrasonique a été placé à 2 m de profondeur sous une bouée dans la zone principale d'étude (Isle). La réception du signal a ensuite été testée tous les 50 m jusqu'à obtenir la distance maximale de réception. Cette expérience a été renouvelée plusieurs fois dans des conditions de milieu différentes. Les deux types d'émetteurs ont été testés. La plus petite des distances maximales a été retenue comme distance critique. Par définition, il est donc théoriquement impossible de ne pas enregistrer un signal provenant d'un individu marqué situé à une distance inférieure à cette distance critique. Lors des tests préliminaires, les distances maximales de réception variaient de 600 à

200 m. Aucune différence entre les deux appareils de détection mobile (VR28 et VR100) n'a été constatée. La distance critique a donc été fixée à 200 m, puis ramenée à 100 m afin de garder une marge de sécurité.

4.2.8.3 Calcul de la vitesse optimale de suivi

La durée entre deux émissions successives est appelée « délai ». Les émetteurs de types V7-2L sont conçus pour avoir un délai moyen de 60 secondes. Les délais minimaux et maximaux sont respectivement de 30 et 90 secondes. Les délais sont créés de façon pseudo-aléatoire, la distribution des délais étant uniforme. Les émetteurs de types V9P-6L ont un délai moyen plus grand (moy = 90 ; min = 50 ; max = 130 sec). C'est donc le délai maximal des V9 qui a été utilisé dans les calculs de vitesse optimale de suivi. Pour qu'un individu marqué ne soit pas détecté par un hydrophone, il faut donc qu'il franchisse deux fois la distance critique dans un temps inférieur au délai maximum. La vitesse optimale de suivi a donc été calculée :

$$\text{Vitesse optimale} \leq \frac{2 \times \text{Distance critique}}{\text{Délai maximum}}$$

Dans notre cas, la vitesse optimale de suivi était de 3.06 m.s^{-1} soit environ 11 km.h^{-1} . Le test a ensuite été refait dans les conditions très particulières du Lary. La distance critique retenue est de 50 m, ce qui donne une vitesse optimale de suivi de 4.5 km.h^{-1} .

Les hydrophones étant positionnés dans l'eau, un bruit de fond est généré par le frottement de l'eau sur le carter de l'hydrophone dès que le bateau est en mouvement. La forme du carter est étudiée pour réduire ce bruit de fond, mais il est impossible de supprimer ce bruit. Il est aussi très difficile de quantifier l'impact de ce bruit sur la réception des signaux transmis. La vitesse optimale obtenue par le calcul précédent a donc été divisée par deux à chaque fois afin d'obtenir une très large marge de sécurité. Les vitesses de suivi étaient donc de 5 km.h^{-1} dans les parties Isle / Dronne et de 2.5 km.h^{-1} dans le Lary.

4.3 RECHERCHE DE RYTHMES COMPORTEMENTAUX CHEZ LES JUVÉNILES PRÉSENTS EN LIMITE DE ZONE TIDALE

|| Dans notre démarche d'étude d'analyse des comportements des juvéniles de thalassotoques en amont de la limite de marée dynamique, la recherche de rythmes comportementaux

s'impose naturellement comme la première étape. Les individus aquatiques exhibent de nombreux comportements cycliques et périodiques, et ces cycles peuvent être différents selon que les individus soient en migration ou bien en phase sédentaire.

4.3.1 Les rythmes comportementaux en milieux aquatiques

L'environnement naturel dans lequel vivent et évoluent les êtres vivants est soumis à de constantes oscillations. Ces individus sont donc soumis à de nombreux cycles qui peuvent être tidaux, nycthéméraux, saisonniers ou annuels. Les individus réagissent de manière rythmée à tous ces différents cycles (Thorpe, 1978). Ces rythmes comportementaux sont sous contrôle endogène, mais des facteurs environnementaux peuvent les synchroniser (Müller, 1978). L'étude des rythmes va nous permettre de nous renseigner sur l'état actuel de la migration de colonisation des jeunes thalassotoques. Dans la première partie de cette étude (**3.6 « Synthèse des nouvelles connaissances acquises »**), nous avons en effet posé l'hypothèse de l'existence d'une halte au niveau de la zone tidale lors de la migration de colonisation des bassins versants par les jeunes thalassotoques. Comme il existe des individus plus grands et plus âgés situés plus en amont, nous savons que pour ces individus, la migration de colonisation a repris après cette halte. En revanche, nous ne savons pas si tous les individus reprennent cette migration, ni quand ils la reprennent. L'approche de cette partie va donc être rigoureusement différente et nouvelle par rapport aux études précédentes, car nous n'allons pas suivre des individus, mais une zone. En posant des stations de réceptions fixes à différents endroits, nous allons tenter de voir si les individus sont enregistrés sur ces récepteurs. Ces réceptions seront étudiées afin de mettre en évidence des éventuels rythmes.

4.3.2 Rhythmic activity of European flounders *Platichthys flesus* in an upper tidal freshwater area detected by an original light telemetry protocol

TITLE

Rhythmic activity of European flounders *Platichthys flesus* in an upper tidal freshwater area detected by an original light telemetry protocol.

AUTHORS

Trancart T., Lambert P., Rochard E., Drouineau H., Daverat F.

ABSTRACT

Using a new telemetry protocol, we searched rhythmic activity of European flounders *Platichthys flesus* in an upper tidal freshwater area. This species is mainly described like marine and estuarine. Few study showed behavioural rhythms for flounders, and it was only in lower estuaries. For the first time, tidal and diel rhythms were rigorously highlighted in an upper tidal freshwater area for European flounders. This new protocol associated with powerful analysis methods (Maximum Entropy Spectral Analysis) enabled the highlight of slightly diel rhythms, usually hidden by strong tidal rhythms and invisible with classical tracking methods.

INTRODUCTION

Animals are naturally submitted to continual regular oscillations, linked to the Earth rotation around the sun (seasons), by the Earth's daily axial revolution (days) and by the moon's revolution around the earth (tides). It is widely recognised that living organisms respond to this oscillating environment in a rhythmic way (Thorpe, 1978). Although these rhythms are primarily endogenous (Müller, 1978), environmental cues control their period and phases (Müller, 1978). Then rhythmic behaviour is one of the basic properties of living systems and their study is essential in the understanding and knowledge of these organisms.

The main rhythmic behaviour of fish, the diel rhythm, is very detailed in literature. For Hobson (1965), behaviour in relation to time of day can be generalised regarding feeding habits and schooling. In this study, the author showed that nocturnal species in the Gulf of California were predators, while the herbivorous and omnivorous fishes showed predominantly diurnal feeding habits. More recently, Helfman (1993) showed that the majority of fishes at tropical and temperate latitudes feed primarily during either the day or the night. In his opinion, the timing of activity is a familial characteristic although there are exceptions to this rule. Following Hobson (1965), Helfman (1993) concluded that nocturnal or crepuscular species were primitive or generalised predators, whereas more advanced species have often specialized towards diurnality and feeding on smaller animals or plants.

These differences of behaviour between top predators and herbivorous or omnivorous is probably linked to the food availability (Metcalfe et al., 1999). Although each species showed a preferential daily time for activity, some individuals may apply an alternative strategy by delaying their feeding period to limit intra-specific competition (Alanärä and Brännäs, 1997; Bégout Anras et al., 1997). The fish aggregations in schools are a way to reduce the predator attacks and can be used during day and night periods (Hobson, 1965).

Tidal rhythms for aquatic animals are also very detailed in literature. The use of tidal current is also a widespread phenomena (Forward and Tankersley, 2001). This behaviour is used by marine species mainly to feed (De Veen, 1978), by anadromous and catadromous species to reach reproduction sites (Moore et al., 1998a; Moore et al., 1998b; Parker and McCleave, 1997) or by catadromous species to reach growth areas (Arnold and Cook, 1984; Creutzberg, 1958, 1959, 1961; Jager, 1999, 2001; Jager and Mulder, 1999). During tidal transport, several olfactory cues like geosmin and water odour can be used to orientating towards up-estuary (Sola, 1995; Tosi and Sola, 1993; Tosi et al., 1990). A preference for fresh water was also described (Bos and Thiel, 2006; Edeline et al., 2005; Jager, 1998; Tosi et al., 1988; Tosi et al., 1990), suggesting the use of salinity for improving the tidal synchronisation. Selective tidal stream transport is described like a tactics to reduce the energy expenditure of marine animals during marine and coastal migration (Forward and Tankersley, 2001; Gibson, 2003).

Telemetry is a tracking method widely used in ecological studies to assess migratory behaviour (Almeida et al., 2000; Moore et al., 1998a; Moore et al., 1998b; Sackett et al., 2007), reproductive behaviour (Acolas et al., 2004) or habitat use and activity patterns (Bradbury et al., 1995; Hodder et al., 2007; Ireland and Kanwisher, 1978; Jadot et al., 2006; Mason and Lowe, 2010). Recently, new methods of telemetry tracking based on arrays of acoustic receivers have been developed (Heupel et al., 2006; Simpfendorfer et al., 2008). Last improvement recently permits to get very high location accuracy, about some meters (Espinoza et al., 2011). Passive telemetry may also be used to study behavioural rhythms (Heupel and Simpfendorfer, 2005). The classical method consists in comparison between the number of detection during night and during days, or between the number of detection during the ebb-tides and during the flood-tides (Kawabata et al., 2007). Another method consists in a spectral analysing of the variation of numbers of detections through time (Arendt et al., 2001). Variability of reception may be caused by (i) the variability associated

with the uniform distribution of time delay between two successive transmissions, (ii) the environmental conditions biasing the signal transmission and (iii) the probability of reception of transmissions which decreases when the distance between a fish and the receiver increases and consequently vary with fish movements. Arendt et al (2001) only considers the third source of variability. We tried to improve the classical method using the number of hourly detection by considering the three variability sources in order to improve movement detections.

European flounder *Platichthys flesus* is one of European catadromous species, which inhabit continental shelf, estuarine waters and fresh water. Larvae hatch in the marine environment (Bos, 1999a; Campos et al., 1994; Grioche et al., 1997). Juveniles migrate in estuaries and tidal rivers and most of the ecological studies targeted marine or estuarine part of the populations (Hutchinson and Hawkins, 1993; Summers, 1979; Van Der Veer et al., 1991). Although freshwater populations were observed in southern England rivers and in Iberian Peninsula, (Beaumont and Mann, 1984; Freitas et al., 2009) European flounder is often considered like a marine and estuarine species that can migrate in freshwater for short periods (Wheeler, 1969). Tidal rhythms were classically observed for flounder larvae (Bos, 1999b; Jager, 1999, 2001; Jager and Mulder, 1999) but there is a severe lack of studies about behavioural rhythms of adult European flounder *Platichthys flesus*. At our knowledge, only Wirjoatmodjo and Pitcher (1984) studied behavioural rhythms of adult European flounders. With active tracking method, authors showed that flounders followed tides in marine tidal estuary. A light diel rhythm was also suggested. With improvement of novel applications on telemetry technologies, we expect to robustly highlight for the first time tidal and diel rhythms in European flounders in a freshwater area, just below the tidal limit area. Eight European flounders were tracked using fixed receivers, their movements were significantly highlighted by a new protocol (EFM: Evidence For Movements) and behavioural periodicities were looked for in these movements by spectral analysis.

MATERIAL AND METHODS

Study site

This study took place on the Isle River and the Lary brook, a tributary of the Garonne River, at about 150 km from the estuary mouth (South-western France). This site is in a tidal

freshwater area, just below the tidal limit, with various and non-symmetric water current reversals. According to tidal range, the flood-tides duration varied from 0 to 3 hours. Isle River is a 250 km long river, with moderate depth (2 – 8 m). Lary River is a short brook (3 km long, 10 m width) with low depth (from 3 m to some cm). This site is in a natural environment, with forest land cover, and the river bank was natural and unmodified. Lary valley is listed in Natura 2000 European network.

Fish tagging

Fish were captured by electric fishing in the Lary River, from June 25th to July 1st 2008. Fish were anaesthetised using a 0.03 ml.l⁻¹ eugenol solution (Anderson et al., 1997). When they were stage-4 anaesthetized (total loss of swimming motion with weak opercular motion, (Peake, 1998)), fish were weighted (from 50 to 307 g) and measured (from 164 to 295 mm). Eight fish were individually tagged using the protocol defined by Bégout Anras et al (2003). Coded transmitters (Vemco V7-2L, cylindrical 7 mm, 20 mm long, 1.6 g in air) were externally attached on the eyed face underneath the pterigiophores of the dorsal fin (median region). The transmitters did not exceed 2 % of the body weight of the fish, as recommended by Winter (1996). Ultrasonic signal transmissions were programmed to be randomly distributed, ranging from 30 to 90 seconds. The distribution of time-lags between two successive ultrasonic transmissions was uniform. The whole procedure took less than five minutes by fish. After a recovery period in tank with a water entry and an oxygenation system, the flounders were released into the natural environment near the sampling site.

Active tracking protocol and installation of fixed receivers

Just after the release, fish were actively tracked in order to determinate their refuge areas. Vemco VR28 tracking system was used with a connection to a Differential Global Positioning System (DGPS, Magellan Mobile Mapper Cx) permitting a localisation to the nearest meter. In order to precisely locate the fish refuge area, three tracking sessions by week were carried out during several weeks. When fish seems to be settled, one Vemco VR2W receiver by fish was then carefully anchored (to avoid disturbance) in order to cover all the fish refuge areas and remained in place for 8 days.

EFM protocol background

Receivers were taken out after the 8 days periods and data were downloaded. The eight day periods were divided into T successive time periods of equal duration δ . The full methodology to detect significant movements is detailed in annex. Basically, the method lies on the assumption that the probability to detect a transmission mainly depends on the distance between the transmitter and the receiver, and so that movements can be revealed by significant variations in the proportion of transmissions detected. For each tag, a Bayesian approach is used to estimate the T posterior probabilities of these proportions over the successive time periods from the number of detections, taking into the delay variability between transmissions. The approach was then used to (i) calibrate the method using fixed transmitter and (ii) to analyse movement rhythm using Maximum Entropy Spectral Analysis (MESA) (Dowse & Ringo 1989).

EFM calibration

EFM calibration aims at choosing an appropriate time period duration δ , i.e. a duration short enough to assume that movements within a time period are limited, but long enough to provide reliable estimates of the probability of detection. To fulfil the calibration, an ultrasonic VR2W receiver was carefully fixed near the substrate with a 30 kg anchor (Figure 1) which proved to be enough to keep the receiver in position. An ultrasonic transmitter was hung at a fixed distance from the receiver with another 30 kg anchor. This protocol was replicated four times, with two different distances (3 and 10 m). The Bayesian approach was then applied to estimate the probability of receptions over the successive time periods for various values of δ (30, 45 and 60min), and corresponding 99% confidence intervals. Significant differences among the probabilities were considered as “false-movement” detections (type-II errors). The smallest duration that limits the number of type II errors was then used as δ .

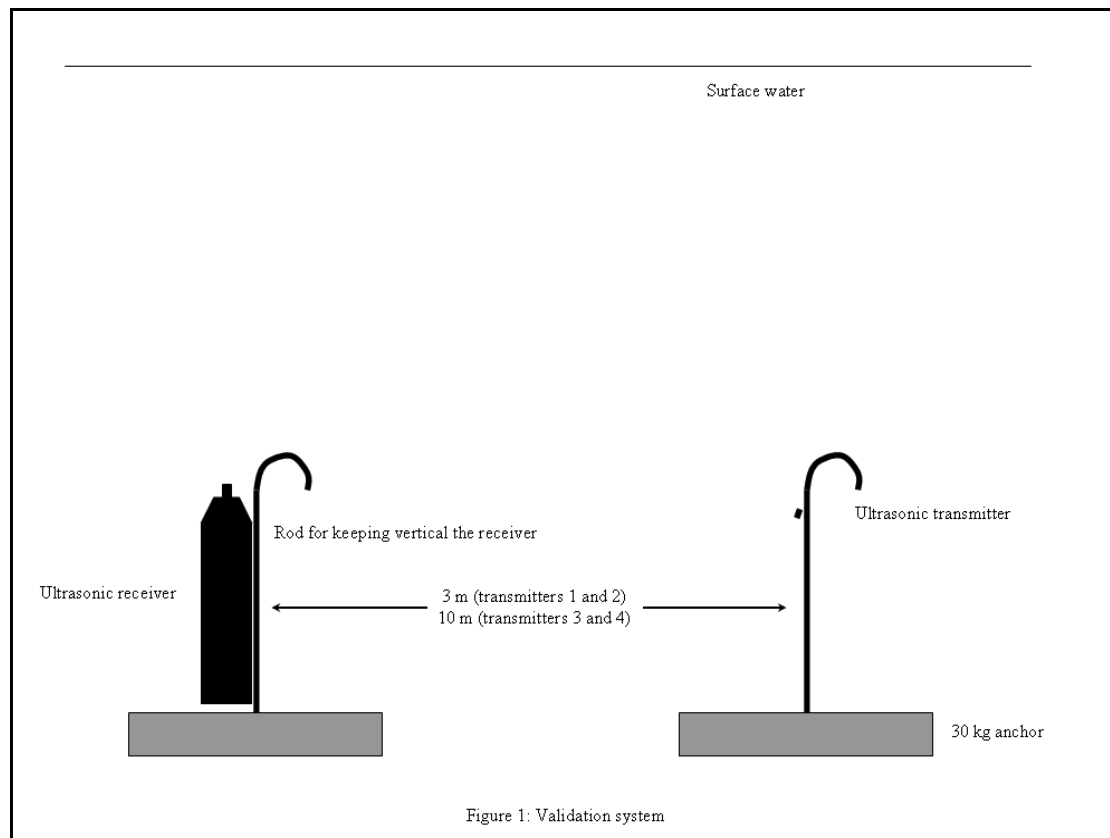


Figure 1 : Validation system

Analysis of short distance movements highlighted by EFM protocol

For each fish, movements rhythms were analysed by analysing the evolution of the probability of detection over the successive time periods using a Maximum Entropy Spectral Analysis (MESA) (Dowse and Ringo, 1989). MESA is a spectral analysis based on a Fourier transform that permits to extract reliable information on period, phase, and signal robustness from biological rhythm data (Dowse, 2007). To take into account the uncertainty around the probabilities of detection estimates, 1000 probabilities were randomly drawn for each time period from the posterior probabilities estimated by the Bayesian approach. A MESA analysis was then carried out on the 1000 series of probabilities for each fish. Linear least-squares trends were removed beforehand. High-frequency noise and non-linear trends were removed using a pass band (6-8-30-72 h) Butterworth filter. For each MESA, the relative spectral density was calculated for each frequency as the ratio of the spectral density at this frequency over the total spectral density. Those relative frequencies were

then averaged over the 1000 MESA, providing an average MESA which was analysed to detect periodicities.

RESULTS

EFM parameters calibration

The number of movements detected by EFM protocol for fix transmitters with different values of δ (30, 45 and 60 min) are summarised in table 1.

Tableau 1: Validation system results: number of false movement detections for the fix transmitters (type-II errors)

δ	30	45	60	T-R Distance
99 %	0	0	0	3
	0	0	0	
	0	0	0	10
	0	0	0	

Rhythmic activity

Periodicities in movements of fix transmitters were investigated using MESA (Figure 2). Results showed great variability in periodicities highlighted by MESA and then no significant rhythm was showed.

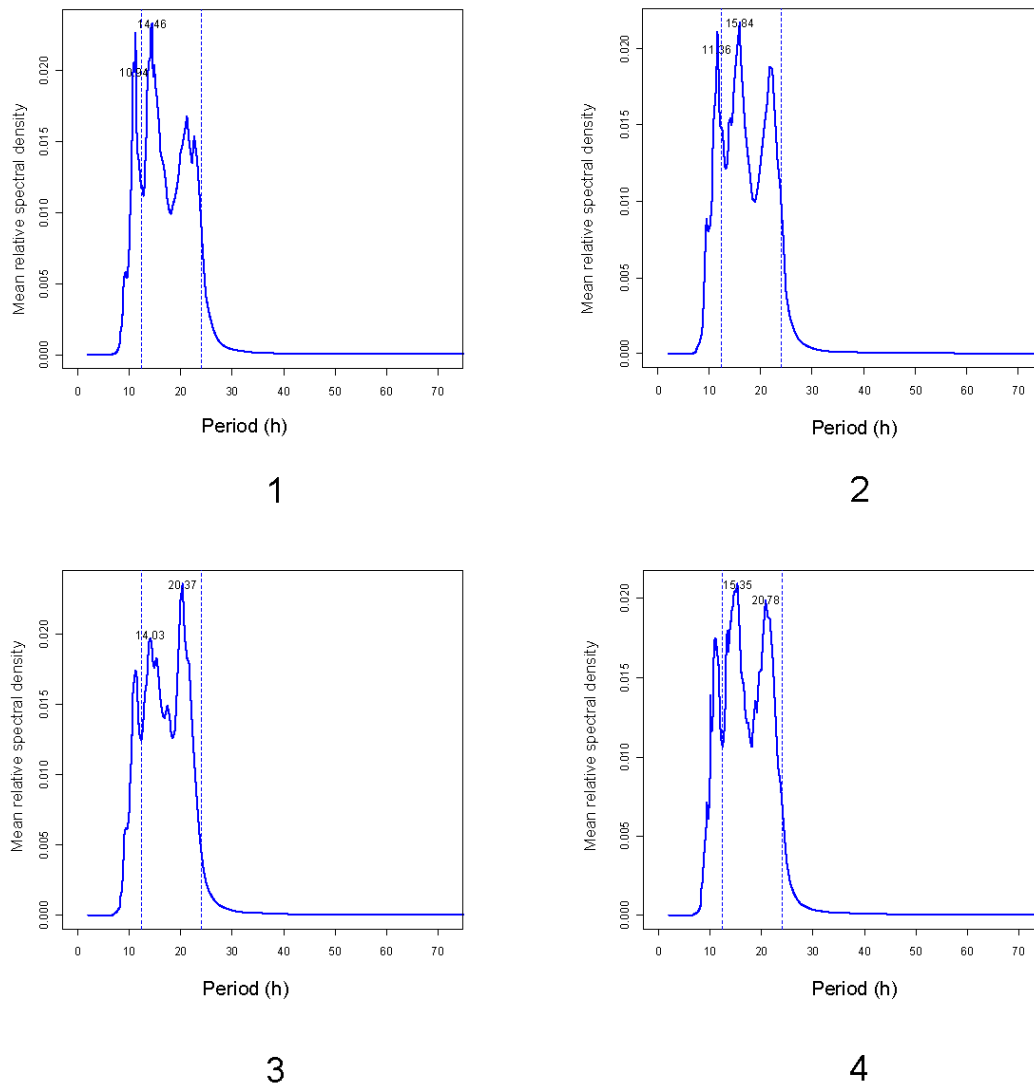


Figure 2: MESA results for fix transmitters 1-4

The same analyses were carried out for flounders. Dominant peaks in the MESA were about 12.4 h, which corresponds to a tidal rhythm, for six flounders (flounders 1, 2, 3, 4, 5 and 7, Figure 3). For these flounders, periodicities 12.4 h were clearly greater than other peaks. The two flounder (flounders 6 and 8) without clear diel rhythm showed rhythms at 14.7 and 11.5 h. Second peaks were present for the eight flounders at about 24.0 h, which corresponds with diel cycle. These peaks were clearly lighter than tidal peaks. For two flounders, peaks at about 24.0 h were almost invisible, but in new analysis removing tidal rhythm (14-18-30-72 h Butterworth filter), peaks at 24.0 h were clearly highlighted.

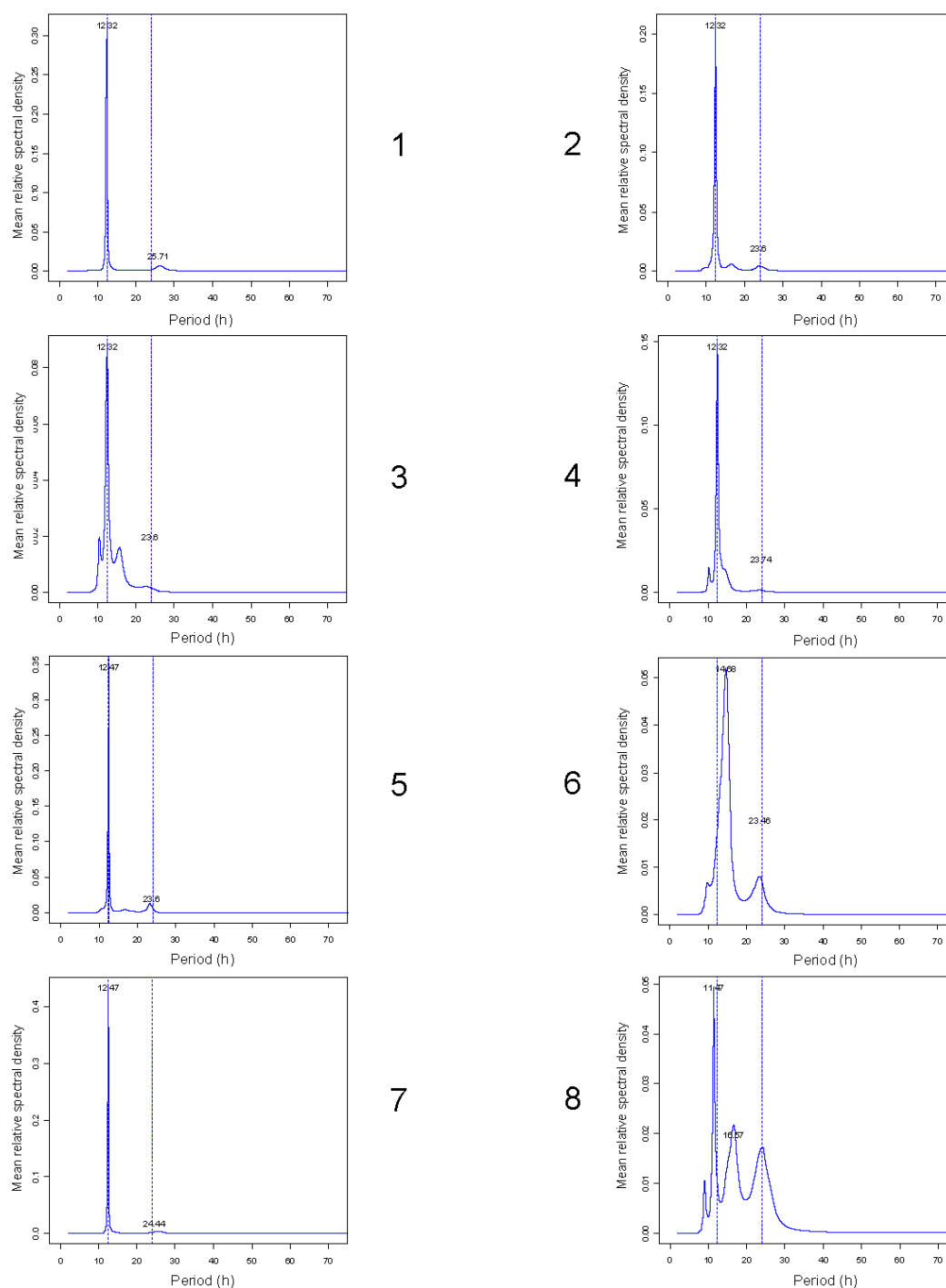


Figure 3: MESA results for flounders 1-8

DISCUSSION

EFM protocol parameters choice

To calibrate the EFM parameters, the method was applied to fix transmitters (3 m and 10 m distance). Test durations were about 250 h. Applying a 5 % α threshold implies that for 250 observations (for $\delta = 60$ min) or with 500 observations (for $\delta = 30$ min), one can expect about 12, and respectively 25 errors of type II, i.e. detecting a movement while the fish has not moved. In both cases, the number of type II errors was inferior to those levels. Since, we were want to work to avoid analysing false movement, we choose to use a set of EFM parameters ($\alpha = 0.1\%$ and $\delta = 60$ sec) that limit type-II errors. However, one should be aware that this strategy may imply an increase of type I error, i.e. not detected real movements.

Rhythmic activity

Results showed a rhythm at about 12.4 h for six flounders. This duration may matches the tidal cycle in Atlantic tidal area.

We can reject that recorded signals were transmitted by a dead fish or that the tag was unstuck, and that the periodicities highlighted in movements were only movements of tags with current because in this area, water current reversal was non-symmetrical, and ebb-tides were very longer than flood-tides. With a fish dead or tags unstuck, the tags would be carried out the receiver area in one tidal cycle. Because periodicities occurred during a long times, we firmly reject this assumption. We can also reject that tags was unstuck and nestled on the river bank, and that the periodicities highlighted were bring about the decrease of water level during low-tides because rhythmic movements were not observed in all tidal cycles. Finally, the great variability in periodicities highlighted by MESA for fix transmitters confirm that peaks highlighted at 12.4 h for flounders were not cause by environmental conditions. So we are quite confident that highlighted periodicities at about 12.4 h can be assimilated with tidal behavioural rhythm. Synchronisation with tidal cycle is a common phenomenon in tidal areas for a great number of fish species. Selective tidal stream transport is one example of behaviour synchronised with tidal rhythm and inducing a 12.4 rhythm. It was used for several species (Forward and Tankersley, 2001), like the catadromous European glass eel (Bolliet et al., 2007; Creutzberg, 1958, 1959, 1961) and the catadromous young thinlip mullet (Trancart et al., 2011). Influence of tidal cycles in European flounder has been demonstrated repeatedly, but only with larvae stages (Jager,

1999, 2001; Jager and Mulder, 1999) or with adults in marine estuary (Wirjoatmodjo and Pitcher, 1984). Our results prove that tidal cues can again control behavioural rhythms, even in an upper riverine area with non-symmetrical tidal cycles. Moreover, for other species exhibiting tidal rhythms, several studies showed the role of salinity in chemotaxis (Edeline et al., 2005; Sola and Tongiorgi, 1996; Tosi et al., 1990). In this freshwater area, our results suggests than hydrodynamic factor (pressure and water direction) could be enough to set tidal rhythm.

A nyctemeral rhythm (at about 24.0 h) was also highlighted for all the fishes, though lighter than tidal rhythm. These results are interesting because in previous studies, the diel rhythm was never highlighted for neither larvae (Bos, 1999b; Jager, 1999, 2001; Jager and Mulder, 1999) nor adult of European flounder. This originality can be related (i) to the fact that previous studies were carried out in more turbid and (ii) to our method which is more sensitive than the methods used in previous. Maximum Entropy Spectral Analysis can highlighted two imbricated cycles in the same data series since with statistical method like analysis of variance, diel rhythms could be hidden by a strong tidal rhythm. In a recent study in mesocosm simulating tidal conditions, this light diel rhythm have been highlighted for juvenile European flounders (Trancart et al., Submitted). The ecology of flounder that is demersal fish flattened on the ground could be explained the light luminosity influence.

For two flounders (6 and 8), there was only diel rhythms, and not tidal rhythms. These two flounders showed the less number of significance movements detected by EFM protocol, implicating these disturbances in analyses.

CONCLUSIONS

Our results show that the EFM protocol is an effective and low-cost method for significantly highlight rhythmic movements, removing variability induced by another source than real movements. In the first steps of data analysis in telemetry survey, EFM protocol could be use to identify signals from dead fish or dislodged tags. EFM protocol permits to assure that movements highlighted were really significance movements and not an artefact of variability in signal emission and signal transmission. By highlighting significance movements, rhythmic activities can be hardly showed by spectral analysis.

In our study, the movement analysis suggested periodicities in the activity of European flounder in freshwater rivers. In a freshwater area, under non-symmetrical water current

reversal, European flounder activities were synchronised with tidal cycles, and to a lesser extent with diel cycles. It is the first evidence of flounder synchronisation with tidal cycles in an upper freshwater area, inducing that salinity is not a critical cue for tidal synchronisation. Using spectral analysis, a light diel synchronisation has been highlighted for the first time that is contrasting with the general knowledge.

FIGURE CAPTIONS

Figure 1: Validation system.

The validation system was made up of one acoustic transmitter and one acoustic receiver anchored to the river ground. The distance between these two elements was about 3 and 10 m for two trial series.

Table 1: Validation system results

Validation system results: number of false movement detections for the fix transmitters (type-II errors) according δ various durations.

Figure 2: MESA results for fix transmitters 1 – 4. Values of the two main peaks are indicated just over.

Vertical blue dashed lines = 12.4 and 24.0 h

Figure 3: MESA results for flounders 1 – 8. Values of the two main peaks are indicated just over.

Vertical blue dashed lines = 12.4 and 24.0 h

ANNEX

The objective of the methodology is to calculate an estimator and a confidence interval of the probability of reception knowing a number of receptions during a period of time. The difficulty is to take into account the stochasticity of the transmission in the estimation of the confidence interval of the probability of reception.

Three steps are then considered

the calculus of the probability of having nt transmissions over a period of duration P ,

the calculus of the density of probability of the probability of reception Pr ,
the calculus of the estimator and the confidence interval of Pr .

Probability of having nt transmissions over a period of duration P

Notations :

D : random variable representing the delay between two successive transmissions. D follows a uniform distribution over the interval $[dmin, dsup]$. Consequently, we have

$$E(D) = \frac{dmin + dsup}{2} \quad \text{and} \quad V(D) = \frac{1}{12} \cdot (dsup - dmin)^2$$

Nt : random variable representing the number of transmissions over a period of duration P . Given D distribution, nt is included in the interval $[ntmin, ntmax]$ with $ntmin = \text{floor}(P/dsup) + 1$ and $ntmax = \text{floor}(P/dmin) + 1$

$\bar{D}$: random variable representing the mean delay between two successive transmissions, observed during a period of duration P

$\bar{d}$ a realisation of $\bar{D}$

Having nt transmissions over a period of duration P implies

$$1) \quad nt - 1 \leq P/\bar{d} < nt \Leftrightarrow \frac{P}{nt} < \bar{d} \leq \frac{P}{nt-1}$$

so

$$2) \quad p(Nt = nt) = p\left(\frac{P}{nt} < \bar{D} \leq \frac{P}{nt-1}\right)$$

When $\frac{P}{nt} < \bar{D} \leq \frac{P}{nt-1}$, $\bar{d}$ corresponds to the mean of $nt-1$ independent realisations of the random variable D , therefore in that domain, the density of probability of $\bar{D}$ can be approximated applying the central limit theorem (which is an especially good approximation for uniformly distributed random variable):

$$\bar{D} \sim N\left(E(D), \frac{V(D)}{\sqrt{nt-1}}\right)$$

Consequently:

$$p(Nt = nt) = p\left(\frac{P}{nt} < \bar{D} \leq \frac{P}{nt-1}\right) = \int_{\frac{P}{nt}}^{\frac{P}{nt-1}} \frac{1}{\sqrt{2 \cdot V(D)} \cdot \pi} \cdot \exp\left[-\frac{1}{2} \cdot \frac{(u - E(D))^2}{V(D)}\right] du$$

3)

We first consider a random variable D representing the delay between two successive transmissions. By emitter design, we know that D follows a uniform distribution over the

interval $[dmin, dsup]$. Consequently, we have $E(D) = \frac{dmin + dsup}{2}$ and $V(D) = \frac{1}{12} \cdot (dsup - dmin)^2$

We then consider a random variable $\bar{D}$ representing the mean delay between two successive transmissions, observed during a period of duration P . The density of probability of this variable can be approximated by considering it as the mean of $nt-1$ independent realisations of the random variable D and by applying the central limit theorem (which is an especially good approximation for uniformly distributed random variable). Therefore, we have

$$\bar{D} \sim N\left(E(D), \frac{V(D)}{\sqrt{nt-1}}\right) \quad (1)$$

Now it is possible to calculate the probability to obtain nt transmission during a period P . Indeed this probability is equivalent to the probability to have mean delay between two

successive transmissions $\bar{D}$ comprise between $\frac{P}{nt}$ and $\frac{P}{nt-1}$

$$p(Nt = nt) = p\left(\frac{P}{nt} < \bar{D} \leq \frac{P}{nt-1}\right)$$

With equation (1) we obtain

$$p(Nt = nt) = \int_{\frac{P}{nt}}^{\frac{P}{nt-1}} \frac{1}{\sqrt{2 \cdot V(D)} \cdot \pi} \cdot \exp\left[-\frac{1}{2} \cdot \frac{(u - E(D))^2}{V(D)}\right] du$$

where all the terms are known.

Density of probability of the probability of reception Pr

Notations:

Nr: random variable representing the number of transmissions received over the period P

Pr: random variable representing the probability of reception of a transmission.

We would like to have an estimate of the proportion of transmission received over a period of duration P, given the observed number of receptions, therefore, we would like to estimate the density of probability $f(Pr = pr | Nr = nr)$.

Given the Bayes theorem:

$$4) \quad f(Pr = pr | Nr = nr) = \frac{p(Nr = nr | Pr = pr) \cdot f(Pr = pr)}{p(Nr = nr)}$$

which is equal to

$$5) \quad f(Pr = pr | Nr = nr) = \frac{f(Pr = pr) \sum_{nt=ntmin}^{ntmax} p(Nr = nr | (Pr = pr \cap Nt = nt)) \cdot p(Nt = nt)}{p(Nr = nr)}$$

$$= \frac{f(Pr = pr) \sum_{nt=ntmin}^{ntmax} p(Nr = nr | (Pr = pr \cap Nt = nt)) \cdot p(Nt = nt)}{\int_0^1 \left[f(Pr = u) \sum_{nt=ntmin}^{ntmax} p(Nr = nr | (Pr = u \cap Nt = nt)) \cdot p(Nt = nt) \right] du}$$

In this equation $p(Nt=nt)$ can be approximated with previous equation 3.

Then $p(Nr = nr | (Pr = pr \cap Nt = nt))$ corresponds to the probability of having nr successes in a sequence of nt experiments with the probability of success pr. It can easily be calculated with the probability of a binomial distribution:

$$6) \quad p(Nr = nr | (Pr = pr \cap Nt = nt)) = \binom{nt}{nr} pr^{nr} (1 - pr)^{nt-nr}$$

Finally, a prior density of probability function is required for $f(Pr = pr)$. Uninformative priors have proved to have good frequentist properties (Wasserman, 1991), and among those priors Jeffrey's prior (a beta distribution Beta(0.5,0.5)) is often used to estimate Bayesian confidence interval (Brown et al., 2001). Moreover, this prior matches the assumption on how the reception probability decreases with the distance (high probability

threshold for small distance, a sudden decrease of the distance increases and a low probability threshold for highest distances). Consequently, the following prior was used:

$$7) \quad f(Pr = pr) = \frac{1}{\pi \cdot \sqrt{pr \cdot (1 - pr)}}.$$

Quantiles and confidence interval of Pr

Consequently, $f(Pr = pr | Nr = nr)$ can be approximated with equation 5. The estimator of the reception probability for a given period can be calculated with:

$$8) \quad pr = \int_0^1 p \cdot f(Pr = p | Nr = nr) dp.$$

Distribution function and quantiles of $(Pr = pr | Nr = nr)$ were then estimated by numerical integration of equation 5. Confidence intervals are directly derives from quantiles.

Simulating Pr and MESA analysis

MESA analysis is based on the spectral analysis of a variable through time. Arendt et al (2001) carried out a spectral analysis of the evolution of number of detections over successive periods. However, this method does not take into account the variability caused by the random uniform of the delay between two transmissions. A more appropriate solution consists in analysing the evolution of pr through time, however, this method does not take into the uncertainty around the estimators.

To cope with the uncertainty, we choose to simulate for each fish, 1000 random series of pr through time, taking into account the uncertainty around the estimation. For example, if the numbers of detections for a fish during the successive periods were $\{nr_1, nr_2, \dots, nr_T\}$, the random series were simulated by randomly generating series of pr from $\{f(Pr_1 = pr_1 | Nr_1 = nr_1), f(Pr_2 = pr_2 | Nr_2 = nr_2), \dots, f(Pr_T = pr_T | Nr_T = nr_T)\}$

A MESA analysis is then carried out for each simulated series of pr . For each simulated sery, the relative spectral density is calculated for each frequency. An average MESA is then calculated by averaging for each frequency, the relative spectral density over the 1000 series.

BIBLIOGRAPHY

- Acolas ML, Bégout Anras ML, Véron V, Jourdan H, Sabatié MR, Baglinière JL (2004) An assessment of the upstream migration and reproductive behaviour of allis shad (*Alosa alosa* L.) using acoustic tracking. ICES J Mar Sci 61:1291-1304
- Alanärä A, Brännäs E (1997) Diurnal and nocturnal feeding activity in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Can J Fish Aquat Sci 54:2894-2900
- Almeida PR, H.T. S, Quintella BR (2000) The migratory behaviour of the sea lamprey *Petromyzon marinus* L., observed by acoustic telemetry in river Mondego (Portugal). In: Moore, Russel (eds) Advances in fish telemetry. CEFAS, Lowestoft, Suffolk, p 99-108
- Anderson WG, McKinley RS, Colavecchia M (1997) The use of clove oil as an anesthetic for rainbow trout and its effects on swimming performance. N Am J Fish Manage 17:301-307
- Arendt MD, Lucy JA, Evans DA (2001) Diel and seasonal activity patterns of adult tautog, *Tautoga onitis*, in lower Chesapeake Bay, inferred from ultrasonic telemetry. Environ Biol Fishes 62:379-391
- Arnold GP, Cook PH (1984) Fish migration by selective tidal stream transport: first results with a computer model for the European continental shelf. In: McCleave J. D., Arnold G. P., Dodson J. D. , Neill W. H. (eds) Mechanisms of migration in fishes. Plenum Press, New York., p 227-261
- Beaumont WRC, Mann RHK (1984) The age, growth and diet of a freshwater population of the flounder, *Platichthys flesus* (L.), in southern England. J Fish Biol 25:607-616
- Bégout Anras ML, Covès D, Dutto G, Laffargue P, Lagardère F (2003) Tagging juvenile seabass and sole with telemetry transmitters: Medium-term effects on growth. ICES J Mar Sci 60:1328-1334
- Bégout Anras ML, Lagardère JP, Lafaye JY (1997) Diel activity rhythm of seabass tracked in a natural environment: Group effects on swimming patterns and amplitudes. Can J Fish Aquat Sci 54:162-168

- Bolliet V, Lambert P, Rives J, Bardonnnet A (2007) Rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels. Synchronisation to water current reversal under laboratory conditions. J Exp Mar Biol Ecol 344:54-66
- Bos AR (1999a) Aspects of the life history of the european flounder (*Pleuronectes flesus* L. 1758) in the tidal river elbe. University of Hamburg
- Bos AR (1999b) Tidal transport of flounder larvae (*Pleuronectes flesus*) in the Elbe River, Germany. Arch Fish Marine Res 47:47-60
- Bos AR, Thiel R (2006) Influence of salinity on the migration of postlarval and juvenile flounder (*Pleuronectes flesus* L.) in a gradient experiment. J Fish Biol 68:1411-1420
- Bradbury C, Green JM, Bruce-Lockhart M (1995) Home ranges of female cunner, *Tautoglabrus adspersus* (Labridae), as determined by ultrasonic telemetry. Can J Zool-Rev Can Zool 73:1268-1279
- Brown LD, Cai TT, DasGupta A (2001) Interval Estimation for a Binomial Proportion Statistical. Science 16:101-133
- Campos WL, Kloppmann M, von Westernhagen H (1994) Inferences from the horizontal distribution of dab *Limanda limanda* (L.) and flounder *Platichthys flesus* (L.) larvae in the southeastern North Sea. Neth J Sea Res 32:277-286
- Creutzberg F (1958) Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). Nature 181:357-358
- Creutzberg F (1959) Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. Nature 184:1961-1962
- Creutzberg F (1961) On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. Neth J Sea Res 1:257-302
- De Veen JF (1978) On selective tidal transport in the migration of North Sea Plaice (*Pleuronectes platessa*) and other flatfish species. Neth J Sea Res 12:115-147
- Dowse HB (2007) Statistical analysis of biological data. In: Rosato E. (ed) Circadian rhythms- Methods and protocols. Humana Press inc., Totowa, New Jersey, p 29-45
- Dowse HB, Ringo JM (1989) The search for hidden periodicities in biological time series revisited. J Theor Biol 139:487-515
- Edeline E, Dufour S, Elie P (2005) Role of glass eel salinity preference in the control of habitat selection and growth plasticity in *Anguilla anguilla*. Mar Ecol Prog Ser 304:191-199

- Espinoza M, Farrugia TJ, Webber DM, Smith F, Lowe CG (2011) Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals. Fisheries Research In Press, Accepted Manuscript
- Forward RB, Tankersley RA (2001) Selective tidal-stream transport of marine animals. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 39:305-353
- Freitas V, Costa-Dias S, Campos J, Bio A, Santos P, Antunes C (2009) Patterns in abundance and distribution of juvenile flounder, *Platichthys flesus*, in Minho estuary (NW Iberian Peninsula). Aquatic Ecology 43:1143-1153
- Gibson RN (2003) Go with the flow: tidal migration in marine animals. Hydrobiologia 503:153-161
- Grioche A, Koubbi P, Sautour B (1997) Ontogenic migration of *Pleuronectes flesus* larvae in the eastern English Channel. J Fish Biol 51:385-396
- Helfman GS (1993) Fish behaviour by day, night and twilight. In: Pitcher T. J. (ed) The behaviour of teleost fishes. Croom-Helm, London, p 366-387
- Heupel MR, Semmens JM, Hobday AJ (2006) Automated acoustic tracking of aquatic animals: Scales, design and deployment of listening station arrays. Mar Freshw Res 57:113
- Heupel MR, Simpfendorfer CA (2005) Quantitative analysis of aggregation behavior in juvenile blacktip sharks. Mar Biol 147:1239-1249
- Hobson ES (1965) Diurnal-Nocturnal activity of some inshore fishes in the gulf of California. Copeia 1965:291-302
- Hodder KH, Masters JEG, Beaumont WRC, Gozlan RE, Pinder AC, Knight CM, Kenward RE (2007) Techniques for evaluating the spatial behaviour of river fish. Hydrobiologia 582:257-269
- Hutchinson S, Hawkins LE (1993) The migration and growth of O-group flounders *Pleuronectes flesus* in mixohaline conditions. J Fish Biol 43:325-328
- Ireland LC, Kanwisher JW (1978) Underwater acoustic biotelemetry: procedures for obtaining information on the behaviour and physiology of free-swimming aquatic animals in their natural environments. In: Mostofsky D. I. (ed) The behavior of fish and other aquatic animals. Academic Press, Boston, Massachusetts p342 - 379
- Jadot C, Donnay A, Acolas ML, Cornet Y, Bégout Anras ML (2006) Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of *Sarpa salpa* (Teleostei: Sparidae) in the Mediterranean Sea. ICES J Mar Sci 63:128-139

- Jager Z (1998) Accumulation of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems estuary, Wadden Sea). J Sea Res 40:43-57
- Jager Z (1999) Selective Tidal Stream Transport of Flounder Larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). Estuar Coast Shelf Sci 49:347-362
- Jager Z (2001) Transport and retention of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard nursery (Ems estuary). J Sea Res 45:153-171
- Jager Z, Mulder HPJ (1999) Transport Velocity of Flounder Larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). Estuar Coast Shelf Sci 49:327-346
- Kawabata Y, Okuyama J, Mitamura H, Asami K, Yoseda K, Arai N (2007) Post-release movement and diel activity patterns of hatchery-reared and wild black-spot tuskfish *Choerodon schoenleinii* determined by ultrasonic telemetry. Fish Sci 73:1147-1154
- Mason TJ, Lowe CG (2010) Home range, habitat use, and site fidelity of barred sand bass within a southern California marine protected area. Fisheries Research 106:93-101
- Metcalfe NB, Fraser NHC, Burns MD (1999) Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. J Anim Ecol 68:371-381
- Moore A, Ives M, Scott M, Bamber S (1998a) The migratory behaviour of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts in the estuary of the River Conwy, North Wales. Aquaculture 168:57-68
- Moore A, Ives S, Mead TA, Talks L (1998b) The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in the River Test and Southampton Water, southern England. Hydrobiologia 371-372:295-304
- Müller K (1978) Locomotor activity of fish and environmental oscillations. In: Thorpe J. E. (ed) Rhythmic activity of fishes. Academic Press, London
- Parker SJ, McCleave JD (1997) Selective tidal stream transport by American eels during homing movements and estuarine migration. J Mar Biol Assoc UK 77:871-889
- Peake S (1998) Sodium bicarbonate and clove oil as potential anesthetics for nonsalmonid fishes. N Am J Fish Manage 18:919-924
- Sackett DK, Able KW, Grothues TM (2007) Dynamics of summer flounder, *Paralichthys dentatus*, seasonal migrations based on ultrasonic telemetry. Estuar Coast Shelf Sci 74:119-130

- Simpfendorfer CA, Heupel MR, Collins AB (2008) Variation in the performance of acoustic receivers and its implication for positioning algorithms in a riverine setting. *Can J Fish Aquat Sci* 65:482-492
- Sola C (1995) Chemoattraction of upstream migrating glass eels *Anguilla anguilla* to earthy and green odorants. *Environ Biol Fishes* 43:179-185
- Sola C, Tongiorgi P (1996) The effect of salinity on the chemotaxis of glass eels, *Anguilla anguilla*, to organic earthy and green odorants. *Environ Biol Fishes* 47:213-218
- Summers RW (1979) Life cycle and population ecology of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan estuary, Scotland. *J Nat Hist* 13:703 - 723
- Thorpe JE (1978) Rhythmic activity of fishes. Harcourt Brace Jovanovich, London
- Tosi L, Sala L, Sola C, Spampanato A, Tongiorgi P (1988) Experimental analysis of the thermal and salinity preferences of glass eels, *Anguilla anguilla* (L.), before and during the upstream migration. *J Fish Biol* 33:721-733
- Tosi L, Sola C (1993) Role of geosmin, a typical inland water odor, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L) migration. *Ethology* 95:177-185
- Tosi L, Spampanato A, Sola C, Tongiorgi P (1990) Relation of water odour, salinity and temperature to ascent of glass-eels, *Anguilla anguilla* (L.) : a laboratory study. *J Fish Biol* 36:327-340
- Trancart T, Lambert P, Rochard E, Daverat F, Coustillas J, Roqueplo C (Submitted) Alternative Flood Tide Transport tactics in catadromous species: *Anguilla anguilla*, *Liza ramada* and *Platichthys flesus*. *Estuar Coast Shelf Sci*
- Trancart T, Lambert P, Rochard E, Daverat F, Roqueplo C, Coustillas J (2011) Swimming activity responses to water current reversal support selective tidal-stream transport hypothesis in juvenile thinlip mullet *Liza ramada*. *J Exp Mar Biol Ecol*
- Van Der Veer HW, Bergman MJN, Dapper R, Witte JI (1991) Population dynamics of an intertidal 0-group flounder *Platichthys flesus* population in the western Dutch Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 73:141-148
- Wasserman L (1991) An inferential interpretation of default priors, Carnegie-Mellon University
- Wheeler A (1969) The fishes of the British Isles and North-West Europe
- Winter JD (1996) Underwater biotelemetry. In: L. A. Nielsen and D. L. Johnson (ed) *Fisheries techniques*. American fisheries Society, Bethesda, MD., p 555 - 590

Wirjoatmodjo S, Pitcher TJ (1984) Flounders follow the tides to feed: Evidence from ultrasonic tracking in an estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 19:231-241

4.3.3 L'essentiel de l'article

Une expérience de mise en évidence de rythmes comportementaux chez des juvéniles de flets européens en eau douce a été menée durant l'été 2008. Huit individus âgés entre 1 et 3 ans ont été marqués avec des émetteurs acoustiques, puis relâchés dans leur milieu naturel. Ils ont été suivis avec des techniques de télémétrie active dans un premier temps, afin de repérer les endroits où ils se sédentarisent. Quand les individus semblaient suffisamment sédentaires (pas de mouvements entre plusieurs sessions de suivi actif) et s'ils étaient seuls sur la zone (pas d'autres flets dont les signaux auraient pu perturber l'enregistrement), nous avons placé à proximité d'eux des récepteurs acoustiques afin d'enregistrer leurs présences. Ces récepteurs sont restés en place durant une semaine. A la fin de cette période, les données issues de ces récepteurs ont été récupérées puis analysées.

La première partie de ce travail a été de préparer ces données à l'analyse. En effet, les données issues d'un récepteur fixe sont une suite de détections avec uniquement l'identifiant de l'individu et l'heure de sa détection. Les émetteurs acoustiques utilisés étaient programmés pour émettre leurs signaux avec un délai compris entre 30 et 90 secondes entre deux signaux successifs. Il n'existe donc pas de rythme régulier d'enregistrement des signaux provenant d'un individu. Il existe de plus deux autres sources de variabilité pouvant affecter l'enregistrement d'un signal émis. Premièrement, le signal émis peut être interrompu par un élément de la zone. Pincock and Voegeli (1992) ont établi que la détection peut être réduite par l'absorption de l'énergie acoustique par l'eau (sédiment en suspension, bulles d'air et matière organique). Pour Parsons et al (2003), les reliefs marins et les vagues génèrent un bruit de fond qui peut réduire la puissance du signal. Les obstacles physiques comme les rochers et les végétaux peuvent aussi réduire les signaux acoustiques (Bradbury et al., 1995; Matthews, 1990). Il existe donc une certaine variabilité dans la transmission du signal. Ensuite, les chances pour un signal d'être perturbé augmentent avec la distance entre l'émetteur et le récepteur (Ireland and Kanwisher, 1978). Il existe donc trois sources de variabilité différente dans la réception d'un signal. Les

données enregistrées sur un récepteur sont donc dépendantes de ces trois sources de variabilité.

Plusieurs études utilisent déjà ces données pour mettre en évidence des rythmes (Arendt et al., 2001). Dans ces études, le nombre de détections par individu est regroupé par période (généralement par heure). Puis ces nombres de détections horaires sont analysés, et les auteurs recherchent des rythmes dans leurs variations. Nous avons essayé de raffiner cette méthode en prenant en compte toute les sources de variabilité. L'intégralité de ce nouveau protocole, baptisé « Evidence For Movements » (EFM) est détaillé en annexe de l'article précédent.

Notre protocole repose sur l'hypothèse que la probabilité de détecter une transmission dépend principalement de la distance entre l'émetteur et le récepteur, et donc que les mouvements peuvent être mis en évidence par des variations significatives dans les proportions de transmissions détectées. Les 8 jours d'étude ont été divisés en périodes d'une heure. Dans chacune de ces périodes, le nombre de détection par heure a été calculé. Pour chaque individu, une approche Bayésienne a ensuite été utilisée pour estimer à posteriori les probabilités des proportions de détection, pour les différentes périodes d'une heure, à partir de leurs nombres de détections et en considérant la variabilité des délais entre deux émissions successives. Le modèle délivre alors la proportion d'émissions détectées par heure, et c'est dans ces données que les rythmes sont recherchés.

Les rythmes sont recherchés par analyse spectrale (MESA) sur un signal conditionné et stationnaire (retrait de la tendance linéaire + filtre passe bande de Butterworth 6-8-30-72 h). Mais pour prendre en compte toute la variabilité autour des proportions de détections, un ré-échantillonnage est effectué. 1000 tirages aléatoires ont été effectués à partir de la probabilité calculée par une approche Bayésienne pour chaque heure et pour chaque poisson. Ainsi, nous avons simulé 1000 trajectoires virtuelles pour chaque poisson, et ces trajectoires sont calculées pour être les plus probables en fonction des proportions de détections. Les MESA sont effectuées sur ces 1000 trajectoires, et les données issues des MESA (la densité spectrale de chaque période) sont ensuite moyennées par la densité spectrale totale de la trajectoire. Les données issues de ces 1000 MESA sont ensuite regroupées sous un graphique global représentant la densité spectrale relative moyenne en fonction des périodes pour chaque poisson.

Sur les 8 flets analysés, 6 ont montré un rythme principal de 12.4 h. Plusieurs éléments des résultats nous ont autorisés à rejeter toutes les hypothèses d'interprétations pouvant laisser supposer que ce rythme était autre chose qu'un rythme tidal. De plus, même si les rythmes tidaux sont les plus importants, la puissance des analyses par MESA a aussi permis de mettre en évidence des rythmes nycthéméraux beaucoup plus faibles. Une seule étude avait pour l'instant mis en évidence des rythmes tidaux chez des flets, mais uniquement en estuaire aval halin (Wirjoatmodjo and Pitcher, 1984). Il s'agit donc de la première mise en évidence de ce phénomène en eau douce. De plus, avec leur méthode, les auteurs n'ont pas pu conclure formellement à la présence d'un rythme nycthéméral. Un tel rythme n'a jamais été mis en évidence avant notre étude, que ce soit pour des larves (Bos, 1999b; Jager, 1999, 2001; Jager and Mulder, 1999) ou pour des adultes de flets européens.

4.4 UTILISATION DES ZONES DULÇAQUICOLES COMME NOURRICERIES PAR LES JUVÉNILES DE FLETS EUROPÉENS

Les 8 flets suivis précédemment et situés juste en limite de marée dynamique n'étaient donc pas dans une logique de migration au moment de cette étude. Ils étaient fortement sédentaires et les déplacements hors de leurs abris s'effectuaient en fonction de la marée et de la luminosité. Ce genre de comportement de recherche alimentaire a déjà été mis en évidence chez les flets (Wirjoatmodjo and Pitcher, 1984) et les mulets (Almeida, 1996), mais seulement dans les parties aval des estuaires. Si ces individus ne sont pas dans une dynamique de migration de colonisation, on s'attend à une utilisation particulière de leurs habitats d'eau douce. Enfin, comme il est impossible de déterminer si les thalassotoques présents très en amont des bassins versants y sont arrivés lors d'une phase unique de migration de colonisation, ou bien s'il existe plusieurs phases successives de déplacements, nous pouvons aussi nous attendre à une éventuelle reprise de la phase de colonisation.

4.4.1 Introduction et problématique

Le comportement entre un poisson sédentaire et un poisson en migration est bien sûr largement différent : il est donc tout à fait possible de différencier ces deux comportements lors d'une analyse fonctionnelle des habitats utilisés par ces individus. L'étude de ces

habitats pourrait donc nous permettre de conclure si les jeunes juvéniles de thalassotoques trouvés juste après la limite de marée dynamique sont encore en phase de colonisation ou bien s'ils sont sédentarisés. Et dans le cas d'une sédentarisation, une analyse fonctionnelle nous permettra de mettre en évidence l'utilisation des habitats.

4.4.2 Importance of freshwater habitats as nursery grounds for juvenile European flounder *Platichthys flesus* determined by acoustic telemetry

TITLE

Importance of freshwater habitats as nursery ground for juvenile European flounder *Platichthys flesus* determined by acoustic telemetry

AUTHORS

Trancart T., Le Pichon, C., Rochard, E., Patrick, L., Daverat F.

ABSTRACT

Acoustic telemetry was used to record movements and habitat utilisation of the European flounder (*Platichthys flesus*) during three consecutive months in summer 2008. Prior the habitat utilisation analysis, a step of data validation was required in order to keep in the analysis only alive fish. The validated data were used for habitat utilisation analysis. Our results suggests that movements of European flounder in freshwater were very limited, and habitat and diet analysis showed that flounder use freshwater habitat like growth habitat.

INTRODUCTION

Catadromous species uses both marine and freshwater environments, growing in freshwater and spawning in the sea (McDowall, 1988). Reaching freshwater part of rivers imply crossing estuaries. This migration is supported by young stages and could be a critical step of the life cycle for these species. A catadromous species, the European eel, is threatened over Europe and the continental causes of its decline are migration obstructions, fisheries, pollutants, parasite infection and habitat loss (Feunteun, 2002). The European flounder, *Platichthys flesus*, is one of European catadromous species, using continental shelf, estuarine waters

and freshwaters. Larvae hatch in the marine environment (Bos, 1999a; Campos et al., 1994; Grioche et al., 1997) and juveniles migrate in estuaries and tidal rivers.

Most of the ecological studies on this specie focused on marine or estuarine part of the populations (Hutchinson and Hawkins, 1993; Summers, 1979; Van Der Veer et al., 1991). Although freshwater populations were observed in numerous European inland waters (Beaumont and Mann, 1984; Freitas et al., 2009), European flounder is often considerate as a marine and estuarine species that used to migrate in freshwaters for short periods (Wheeler, 1969). Recently, with a otolith microchemistry approach, Daverat et al (2011) showed that a few proportion of European flounder collected in estuary never migrated in freshwater. This species was only tracked in a lower estuary (Wirjoatmodjo and Pitcher, 1984), never in a freshwater river.

European flounder is an opportunist benthic predator and its diet indicates a large flexibility in prey choice as they include a wide variety of benthic invertebrates (Andersen et al., 2005; Beaumont and Mann, 1984; Summers, 1980). Due to the close association of European flounder with estuarine waters and the benthic invertebrate fauna within these habitats, this species is impacted by chemical pollution of sediments and habitat destruction. In addition, this is a commercially important food fish, with some of the most important fisheries existing in Baltic and Danish waters (Munroe, 2009) and in Iberian Peninsula (Freitas et al., 2009).

With the high proportion of flounder using freshwater river (Daverat et al., 2011), it is necessary to identify areas and habitats that are crucial for species recovery, especially for specific life stage such as nursery grounds, to develop an effective conservation plans for this species. The objective of this study is to analyse juvenile flounder habitat use of the freshwater part of the Garonne estuary using acoustic telemetry. We hypothesize that freshwater habitats are used by juvenile flounder as nursery grounds, and that these migrations to freshwater habitats are not short migrations.

MATERIAL AND METHODS

Study site description

The study site is located on the Isle River, a tributary of the Garonne River, 150 km from the estuary mouth (South-western France), and on the Lary brook. The Isle River is a 250 km long river, with moderate depths (2 – 8 m). The Lary brook is a 3 km long brook, (10 m width)

with low depth (< 3 m). The study site is mainly in a natural environment, with forest land cover. The river banks are natural and unmodified (**Fig. 1**). Lary valley is filed in Natura 2000 European network. The Isle River belongs to a tidal freshwater area, just downstream of the tidal limit, and is submitted to a water current reversal. According to tidal range, the flood-tide duration varied from 0 to 3 hours.

Some environmental variables of the study site were mapped using a Magellan GPS with infra-metric resolution. Bathymetry was realised ranging from 0 (sea level) to 5 m by 0.25 cm steps and depths were calculated regardless of the tide level during the depth determination. Granulometric analysis was carried out using the AFNOR classes: mud (0.0002 – 0.063 mm), sand (0.063 – 2.0 mm), sand + gravels (2.0 – 63 mm). Another category was created for the area with accumulation of vegetal fragment. Shadow levels were described according three modalities: permanent dark area, partially dark area and area without shadow. Each variable was represented and managed as a layout in a GIS environnement Arcview®.



Figure 1: Study site

Fish capture and transmitter attachment

Fish were captured by electro fishing in the Lary brook (Fig. 1), from June 25th to July 1st 2008. Fish were anaesthetised using a 0.03 ml.l⁻¹ eugenol solution (Anderson et al., 1997); when they were stage-4 anaesthetized (total loss of swimming motion with weak opercular motion, (Peake, 1998)), fish were weighed (from 50 to 307 g) and measured (from 164 to 295 mm). Von Bertallanfy relation of length / age for flounders from another French estuary (Masson, 1987) is used to size-select flounders younger than 3 years. Fish were individually tagged using the protocol defined by Bégout Anras et al (2003). Coded transmitters (Vemco V7-2L, cylindrical 7 mm, 20 mm long, 1.6 g in air) were externally attached on the eyed face underneath the pterigiophores of the dorsal fin (median region) for 11 flounders. For three more fish, most powerful and longer lifespan coded transmitters were used (Vemco V9P-6L, cylindrical 9 mm, 21 mm long, 2.9 g in air). The transmitters did not exceed 2 % of the body weight of the fish, as recommended by Winter (1996). Antiseptic solutions (Betadine) were applied on the stitches and antibiotic (Longamox) was injected. The whole procedure took less than five minutes by fish. After a recovery period in a tank with an oxygenation system, the flounders were released into the natural environment near the sampling site (Fig. 1). Overview of tagged flounders is available in Table 1.

Table 1: Flounder characteristics

Fish identification number	Size (mm) / Weight (g)	Condition factor	Tagging date	Days monitored
9715	195 / 90	0.013	06/24/2008	72
9716	194 / 70	0.010	06/25/2008	75
9720	215 / 114	0.011	06/25/2008	43
9721	210 / 113	0.012	07/01/2008	76
9726	176 / 54	0.010	06/25/2008	90
9727	211 / 108	0.011	07/01/2008	79
9732	172 / 61	0.012	07/01/2008	84
9733	265 / 202	0.011	07/01/2008	35
9734	225 / 124	0.011	06/25/2008	75
9739	192 / 82	0.012	07/01/2008	84
9745	212 / 115	0.012	06/25/2008	29
34	295 / 307	0.012	07/01/2008	84
37	275 / 247	0.012	06/25/2008	90
45	282 / 268	0.012	06/25/2008	90

Tracking methods

Both active tracking and passive acoustic monitoring were used to understand fine-scale movements and habitat used. Three active daily tracking sessions by week were carried out during 3 months from 07/01/08 to 10/01/08. During these 90 days, manual tracking was

conducted from a boat (5.50 m long, 40 hp) in deep areas and from a canoe in shallow areas using two different reception systems. Tracking from the boat used a Vemco VR28 tracking system connected to a Differential Global Positioning System (DGPS, Magellan Mobile Mapper Cx) permitting a 1m resolution. The optimal boat speed for effective tracking was determinate by a preliminary test. Tracking from the canoe used a unidirectional hydrophone, Vemco VR100 also connected with the DGPS. Passive acoustic monitoring was conducted using 16 submersible acoustic receivers (Vemco VR2W-69 kHz) deployed at fixed sites in the study site (**Fig. 1**). The estimated localisation error was 10 m with the manual tracking method and 50 m with the fixed acoustic receivers. Data from both tracking (position and fish identification number) were recorded by the tracking system and were transferred in a database (after each tracking session).

Diet analysis

We performed a second electro fishing survey after the end of the tracking period, in the same area. In October 2008, 15 flounders were caught in the Lary brook, immediately stored on ice on portable coolers and brought to the laboratory for stomach analysis. The fishing survey was from 10 am to 12 am. The stomachs were removed and prey items in the stomach were identified to the lowest possible taxonomic level under a microscope and counted. The vacuity rate was defined as the number of empty stomachs for the total number of analysed stomachs.

Data analysis

For each fish, positions from the first week after tagging were removed to avoid post-released effects. The method takes presence or absence data from multiple receivers arranged in an array and converts them to position estimates based on weighted means of the number of signal receptions at each receiver during a time period of three minutes. The method is equivalent to a short-term center of activity rather than a precise estimate of location at a single time (Simpfendorfer et al., 2002). The validated database was exported in the Arcview GIS® environment to analyse flounder movements.

The activity pattern for each fish was determinated using three variables in order to characterize the movements during the 3 months: the total distance moved, the longitudinal range and the index of daily movement (straight line distance between successive positions

occupied during a 24h cycle). For further analysis, we keep only fish with a total distance moved superior to 150 m. The home ranges (HR) of flounders were determined using a 50 % Kernel Utilisation Density (KUD). The area defined by 50 % KUD represents a 50 % probability of relocating the individual within, during a given time and were supposed to define activities areas (core area) used by flounders. To determine the kernel home range overlap between fishes, we have computed the proportion of the home range of one animal covered by the home range of another one, i.e.: $HR_{i,j} = A_{i,j}/A_i$, where $A_{i,j}$ is the area of the intersection between the two home ranges and A_i is the area of the home range of the animal i . These proportions built the matrix of similarities between fish home range, which is used to realise a hierarchical cluster analysis, with binary distances and Ward's dendrogram. The vectors are regarded as binary bits, so non-zero elements are “on” and zero elements are “off”. The distance is the proportion of bits in which only one is on amongst those in which at least one is on. Ward's minimum variance method aims at finding compact, spherical clusters. Home range areas were intersected with the maps of environmental variables to determine preferences for bathymetry, substratum particle size and shadow. The use of specific habitats, in proportion to the availability of those habitats in the study site was determined by the Ivlev's index of selectivity (Strauss, 1979). This index is calculated by dividing the percentage of total fixes within a KUD occurring in each habitat (% used) by the percentage of each habitat type available, thus the degree of preference or avoidance is shown by the degree of deviation in a positive or negative direction from a value of 1 (Winter & Ross 1982).

RESULTS

Movement patterns

The flounder movements during the tracking experiment were very reduced (Table 2). The more important movement was about 1000 m during the 3 months of experimentation. The mean distance was about 515 m. The mean movement by day was 6.7 m for all the fish studied.

Table 2: Movements overview

Fish ID number	Total distance moved (m)	Longitudinal range (m)	Linearity ratio	Days of monitoring	Total distance / days of monitoring
9715	940	422	0.45	92	10.22
9716	201	106	0.53	89	2.26
9720	84	83	0.99	16	5.25
9721	266	104	0.39	85	3.13
9726	567	382	0.67	90	6.3
9727	535	280	0.52	85	6.29
9732	280	150	0.54	85	3.29
9733	371	280	0.75	36	10.31
9734	608	505	0.83	91	6.68
9739	610	280	0.46	85	7.18
9745	148	42	0.28	34	4.35
34	872	425	0.49	85	10.26
37	738	300	0.41	91	8.11
45	1000	886	0.89	91	10.99

Home range

The sizes of the HR exhibited strong variations for flounders (Table 3). The sizes ranged from 4 to 8425 m² (mean 973 m²). No difference was highlighted in HR according the photoperiod. The night sites seem to be similar with the day sites. Only two fish had got two home-ranges, implicating a fast and continuous sedentation.

Table 3: Home range overview

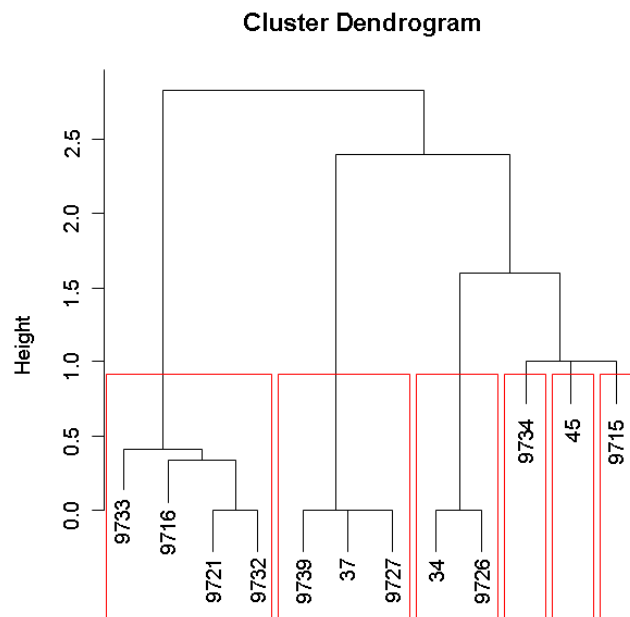
Fish ID number	Area (m ²)
9715	505.9
9716	679.3
9721	56.1
9721	164.4
9726	200.7
9727	4.0
9732	339.9
9732	6.8
9733	66.3
9734	8425.8
9739	23.2
34	2702.8
37	443.0
45	8.2

The kernel home range overlap between fishes ($HR_{i,j} = A_{i,j}/A_i$) showed the home range of one animal covered by the home range of another one (Table 4).

Table 4: Kernel home range overlap between fishes

Fish	34	37	45	9715	9716	9721	9726	9727	9732	9733	9734	9739
34	1	0	0	0	0	0	0.074	0	0	0	0	0
37	0	1	0	0	0	0	0	0.009	0	0	0	0.052
45	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9715	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
9716	0	0	0	0	1	0.083	0	0	0.010	0	0	0
9721	0	0	0	0	0.254	1	0	0	0.775	0.301	0	0
9726	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
9727	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.984
9732	0	0	0	0	0.019	0.493	0	0	1	0.191	0	0
9733	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
9734	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
9739	0	1	0	0	0	0	0	0.168	0	0	0	1

The area the most used was a deep hole, under a bridge, near the mouth of the Lary. In this area, five different fish shared the same home range. Ward's dendrogram (binary distances) highlighted 3 isolated flounders and 3 groups of flounders living in the same area.

**Figure 2: Hierarchical Ascendant Classification of flounders**

Habitat utilisation

Intersection between home range and the maps of environmental variables showed a strong preference for permanent dark areas and a strong avoidance for area without shadow or with partially shadow.



Figure 3: Ivlev's index for the "shadow" variable

No significance preference for substrate was highlighted by Wilcoxon test, although a preference for sand and gravel substrate was observed (Figure 4). Strong avoidance for area with vegetal fragments and mud were also observed.

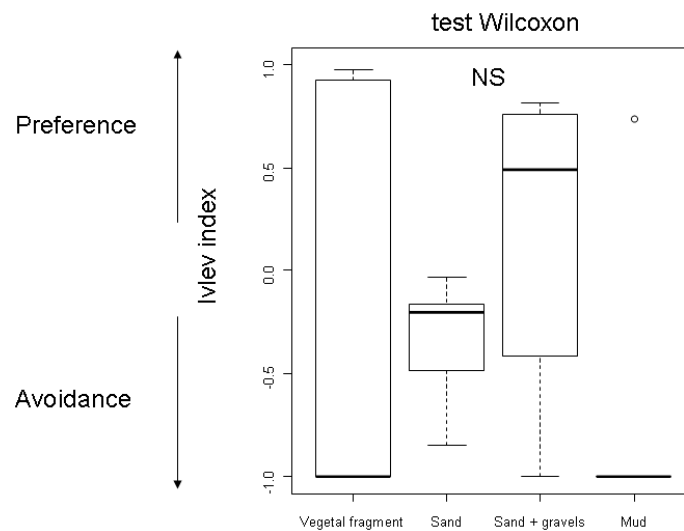


Figure 4: Ivlev's index for the « substrate » variable

Analysis about depth showed a strong avoidance for low and great depth (Figure 5). Flounders preferred 1-2.5 m depth area.

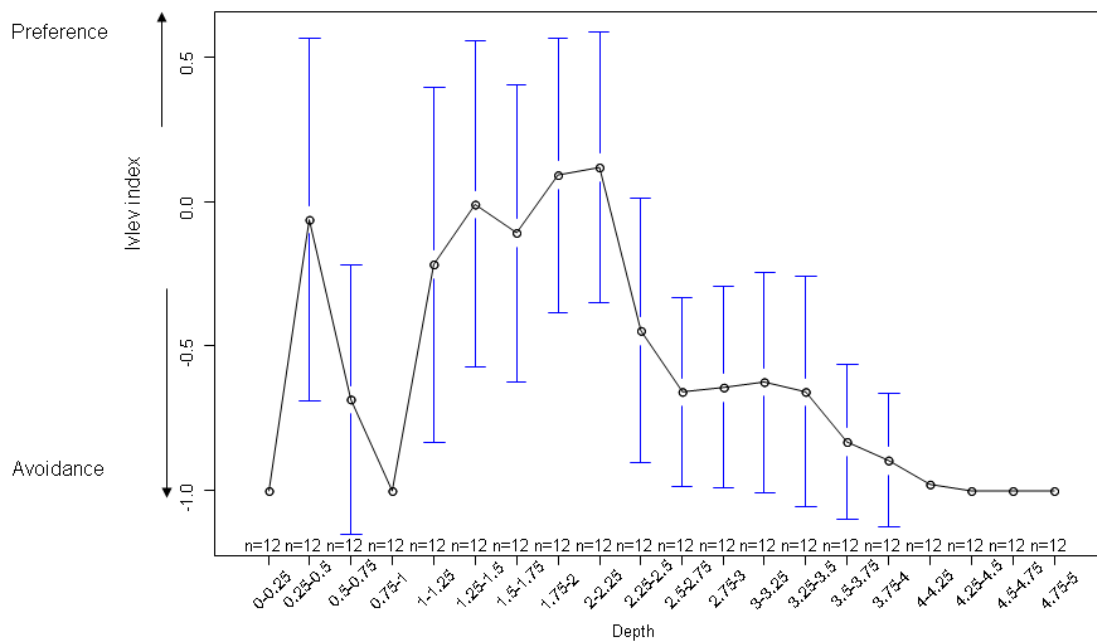


Figure 5: Ivlev's index for the « depth » variable

Diet analysis

The diet of flounders fished in the study area was compounded mainly by chironomidae larvae (51% of preys in flounder total diet) and gastropod bythinellidae (27 %). The vacuity rate was 0 % for the flounders in the analysis session.

DISCUSSION

Movements

Flounders exhibited only short-distance movements. In this 3 month survey, we did not see migration movements. We could conclude that flounders were not in a migration dynamics but in a growth stage. The great number of shelters and the abundance of preys in this area permitted an effective growth and a predator attacks avoiding.

Habitat utilisation

Flounders were looking for dark area, with shadows from tree or bridge. During the capture or the tracking, areas under bridge were always the area with the greater density of flounder. Settling in shadow areas could be interpreted as a tactic to reduce predator attacks because mimicry of flounder reduces detections without strong luminosity. The home-ranges were about 1-2 m. Flounders avoided areas with low depths, probably because

predation. On the other hand, flounders also avoided areas with depths superiors to 3 m. In our opinion, they are two main reasons: they are cold areas and the main flounder preys (chironomidae larvae) were absent from these areas. The substratum particle size analysis indicated a preference for sand habitat and sand + gravels habitats. This substratum is very suitable habitat for potential flounder preys. The diet analysis indicated a diet compounded mainly by chironomidae and gastropod bythinellidae, that is consistent with the others studies about flounder diet in freshwater (Beaumont and Mann, 1984). These preys were present in the substratum of the flounder total home-range. The substratum selection seems to be linked with the diet-selection. The stomachs of all the flounders were full while the capture was at the morning. We can conclude that all the flounders had taken food within previous three or four hours. These results seem to indicate that flounders used the freshwater habitat like a growth habitat.

Our observations suggest that the young European flounder used freshwater habitats like shelter and growth habitat.

The use of freshwater areas like nursery grounds

It is classically conceded that juvenile flounders utilise shallow coastal areas and estuaries as nursery grounds during their first few years (Andersen et al., 2005; Cabral et al., 2007; Gibson, 1994; Martinho et al., 2007; Summers, 1979). Our results suggest that European flounder also use freshwater habitat as growth areas and nursery grounds. Kerstan (1991) highlighted a similar conclusion, showing that flounder abundances were always highest in oligohaline and freshwater tidal section in the Elbe River system.

Growth and condition of young flounders were studied a lot of times. Growth and habitats are very close, and several authors used growth as indicator of estuarine (Amara et al., 2009) or coastal (Meng et al., 2000; Meng et al., 2001; Tarpgaard et al., 2005) habitat quality. Several factors can impact the juvenile growth and the recruitment. Gibson (1994) described the effects of the factors contributing to habitat quality on the growth and the recruitment of flatfish. Food and predators are the two main factors that affect growth and survival. Habitat with a high abundance of prey will support higher growth rates and generally lead to superior survival (Gibson, 1994; Van Der Veer et al., 1994). Other factors were reviewed by Gibson, as temperature, salinity, oxygen, habitat structure, water depth and hydrodynamics. Few studies compared the growth under different salinity conditions for European flounders.

For another euryhaline flounder, *Paralichthys orbignyanus*, which inhabit in the Western South Atlantic Ocean, Sampaio and Bianchini (2002) showed that flounders reared in low salinity water showed a lower growth rate than those reared in seawater. Authors suggested that this lower growth rate could be due at least partially, to a higher energy expenditure associated to a higher branchial osmoregulation activity in this environment. For another catadromous species with a similar diet (*Anguilla rostrata*), the use of the estuarine brackish environment resulted in a higher growth rate in a Quebec river (Thibault et al., 2007b) and in Hudson river (Morrison and Secor, 2003). We could assume that as European flounders have a very similar diet to the American eel, the brackish environment could be more productive for them than the freshwater river and lake.

Literature search and the present study suggests that flounder nursery grounds were located in less productive areas with regard to food availability and energy expenditure. Some factors could explain why flounder migrate into low-productive areas for growth. Growth rate also can be affected by density-dependant processes, as competition for food among the individual flatfish (Van Der Veer et al., 1994). High density of conspecifics in lower estuary could provoke an upstream migration toward the watershed tops. This assumption could be confirmed by the historical decrease of distribution area occurred in the same time that the flounder stock decrease in estuary.

CONCLUSIONS

The present study shows that European flounders use freshwater area during long periods, and not just during brief periods. Moreover, flounders use freshwater habitat as growth and shelter areas. The short-distance movements during the tracking session showed that flounders were not in a colonisation stage any later, but rather in a growth stage. The nursery grounds were located in less productive areas with regard to food and salinity. Classical ecological theory could indicate that they are an evolution improvement to growth in freshwater. Density-dependant processes like competition for food by conspecifics occurring in the lower estuary could cause the upstream distribution for catadromous species.

BIBLIOGRAPHY

- Amara, R., Selleslagh, J., Billon, G., Minier, C., 2009. Growth and condition of 0-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia* 627(1), 87-98.
- Andersen, B.S., Carl, J.D., Gronkjaer, P., Stottrup, J.G., 2005. Feeding ecology and growth of age 0 year *Platichthys flesus* (L.) in a vegetated and a bare sand habitat in a nutrient rich fjord. *J. Fish Biol.* 66(2), 531-552.
- Anderson, W.G., McKinley, R.S., Colavecchia, M., 1997. The use of clove oil as an anesthetic for rainbow trout and its effects on swimming performance. *N. Am. J. Fish. Manage.* 17(2), 301-307.
- Beaumont, W.R.C., Mann, R.H.K., 1984. The age, growth and diet of a freshwater population of the flounder, *Platichthys flesus* (L.), in southern England. *J. Fish Biol.* 25(5), 607-616.
- Bégout Anras, M.L., Covès, D., Dutto, G., Laffargue, P., Lagardère, F., 2003. Tagging juvenile seabass and sole with telemetry transmitters: Medium-term effects on growth. *ICES J. Mar. Sci.* 60(6), 1328-1334.
- Bos, A.R., 1999. Aspects of the life history of the european flounder (*Pleuronectes flesus* L. 1758) in the tidal river elbe. University of Hamburg, pp. 129.
- Cabral, H.N., Vasconcelos, R., Vinagre, C., França, S., Fonseca, V., Maia, A., Reis-Santos, P., Lopes, M., Ruano, M., Campos, J., Freitas, V., Santos, P.T., Costa, M.J., 2007. Relative importance of estuarine flatfish nurseries along the Portuguese coast. *J. Sea Res.* 57(2-3 SPEC. ISS.), 209-217.
- Campos, W.L., Kloppmann, M., von Westernhagen, H., 1994. Inferences from the horizontal distribution of dab *Limanda limanda* (L.) and flounder *Platichthys flesus* (L.) larvae in the southeastern North Sea. *Neth J Sea Res* 32(3-4), 277-286.
- Daverat, F., Martin, J., Fablet, R., Pecheyran, C., 2011. Colonisation tactics of three temperate catadromous species, Eel *Anguilla anguilla*, mullet *Liza ramada* and flounder *Platichthys flesus*, revealed by Bayesian multielemental otolith microchemistry approach. *Ecol. Freshw. Fish* 20(1), 42-51.
- Feunteun, E., 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): An impossible bargain. *Ecological Engineering* 18(5), 575-591.

- Freitas, V., Costa-Dias, S., Campos, J., Bio, A., Santos, P., Antunes, C., 2009. Patterns in abundance and distribution of juvenile flounder, *Platichthys flesus*, in Minho estuary (NW Iberian Peninsula). *Aquatic Ecology* 43(4), 1143-1153.
- Gibson, R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth J Sea Res* 32(2), 191-206.
- Grioche, A., Koubbi, P., Sautour, B., 1997. Ontogenic migration of *Pleuronectes flesus* larvae in the eastern English Channel. *J. Fish Biol.* 51(Suppl. A), 385-396.
- Hutchinson, S., Hawkins, L.E., 1993. The migration and growth of O-group flounders *Pleuronectes flesus* in mixohaline conditions. *J. Fish Biol.* 43(2), 325-328.
- Kerstan, M., 1991. The importance of rivers as nursery grounds for 0- and 1-group flounder (*Platichthys flesus* L.) in comparison to the Wadden sea. *Neth J Sea Res* 27(3-4), 353-366.
- Martinho, F., Leitão, R., Neto, J.M., Cabral, H.N., Marques, J.C., Pardal, M.A., 2007. The use of nursery areas by juvenile fish in a temperate estuary, Portugal. *Hydrobiologia* 587(1), 281-290.
- Masson, G., 1987. Biologie et écologie d'un poisson plat amphihalin, le flet (*Platichthys flesus* Linné, 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques. Université de Bretagne Occidentale, Nantes, pp. 344.
- McDowall, R.M., 1988. Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments. Croom Helm, London, 308 pp.
- Meng, L., Powell, J.C., Taplin, B., 2001. Using winter flounder growth rates to assess habitat quality across an anthropogenic gradient in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuaries* 24(4), 576-584.
- Meng, L., Gray, C., Taplin, B., Kupcha, E., 2000. Using winter flounder growth rates to assess habitat quality in Rhode Island's coastal lagoons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 201, 287-299.
- Morrison, W.E., Secor, D.H., 2003. Demographic attributes of yellow-phase American eels (*Anguilla rostrata*) in the Hudson River estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60(12), 1487-1501.
- Munroe, T.A., 2009. *Platichthys flesus*, IUCN Red List of Threatened Species. IUCN 2010
- Peake, S., 1998. Sodium bicarbonate and clove oil as potential anesthetics for nonsalmonid fishes. *N. Am. J. Fish. Manage.* 18(4), 919-924.

- Sampaio, L.A., Bianchini, A., 2002. Salinity effects on osmoregulation and growth of the euryhaline flounder *Paralichthys orbignyanus*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 269(2), 187-196.
- Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R., Hueter, R.E., 2002. Estimation of short-term centers of activity from an array of omnidirectional hydrophones and its use in studying animal movements. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59(1), 23-32.
- Strauss, R.E., 1979. Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. Trans. Am. Fish. Soc. 108, 344-352.
- Summers, R.W., 1979. Life cycle and population ecology of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan estuary, Scotland. J. Nat. Hist. 13(6), 703 - 723.
- Summers, R.W., 1980. The diet and feeding behaviour of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. Estuarine and Coastal Marine Science 11(2), 217- 232.
- Tarpgaard, E., Mogensen, M., Grønkjær, P., Carl, J., 2005. Using short-term growth of enclosed 0-group European flounder, *Platichthys flesus*, to assess habitat quality in a Danish bay. J. Appl. Ichthyol. 21(1), 53-63.
- Thibault, I., Dodson, J.J., Caron, F., Tzeng, W., Iizuka, Y., Shiao, J., 2007. Facultative catadromy in American eels: testing the conditional strategy hypothesis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 344, 219-229.
- Van Der Veer, H.W., Berghahn, R., Rijnsdorp, A.D., 1994. Impact of juvenile growth on recruitment in flatfish. Neth J Sea Res 32(2), 153-173.
- Van Der Veer, H.W., Bergman, M.J.N., Dapper, R., Witte, J.I., 1991. Population dynamics of an intertidal 0-group flounder *Platichthys flesus* population in the western Dutch Wadden Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 73(2-3), 141-148.
- Wheeler, A., 1969. The fishes of the British Isles and North-West Europe
- Winter, J.D., 1996. Underwater biotelemetry. In: L. A. Nielsen, a.D.L.J. (Ed.), Fisheries techniques. American fisheries Society, Bethesda, MD., pp. 555 - 590.
- Wirjoatmodjo, S., Pitcher, T.J., 1984. Flounders follow the tides to feed: Evidence from ultrasonic tracking in an estuary. Estuar. Coast. Shelf Sci. 19(2), 231-241.

4.4.3 L'essentiel de l'article

Afin de déterminer (i) si les juvéniles de thalassotoques sont encore en phase de migration après le franchissement de la zone de limite de marée dynamique et (ii) l'utilisation faite des habitats d'eau douce, une expérience de télémétrie acoustique a été menée.

Des juvéniles de moins de trois ans ont été sélectionnés dans la zone de limite de marée dynamique puis marqués avec des émetteurs acoustiques. Leurs déplacements ont été suivis pendant trois mois en pistage actif et à l'aide de récepteurs passifs. L'étude de ces déplacements a permis de déterminer les zones fréquentées par ces individus. Dans un second temps, une description précise de l'habitat a été réalisée. Une campagne spécifique a été réalisée afin de déterminer la bathymétrie, la granulométrie et l'ombre sur l'ensemble de la zone d'étude. Des analyses de régime alimentaire ont aussi été réalisées en parallèle afin de mesurer le taux de vacuité des individus et de définir le régime alimentaire des flets en eau douce.

Les flets en eau douce ont présenté des déplacements de très faible amplitude, en restant en permanence dans une zone inférieure à 1 km de longueur. Les domaines vitaux de ces individus étaient donc aussi très réduits. L'habitat privilégié était caractérisé par des zones d'ombre avec une forte couverture végétale ou situées sous des aménagements urbains. La profondeur de ces zones était moyenne, entre 1 et 2 m. Ces éléments définissent plutôt une zone de repos (fonction = abri). Le substrat préféré était assez grossier, composé de sable ou de sable / graviers. Les analyses des contenus stomacaux ont révélé un taux de vacuité de 0 %. Le régime alimentaire de ces individus se composait majoritairement de larves de chironomes et de petits gastéropodes d'eau douce. Des nymphes de chironomes et des adultes d'insectes étaient aussi parfois présents. Ces éléments sont caractéristiques d'une fonction d'alimentation.

Les juvéniles de flets suivis en eau douce ont donc clairement exprimé un statut de résidents plutôt que de migrants. Ces résultats confirment l'utilisation des zones d'eau douce comme nourriceries par les juvéniles de flets, comme cela a été préalablement montré (Kerstan, 1991).

Les zones d'eau douce ont été qualifiées de moins productives pour les flets par plusieurs études (Gutt, 1985; Sampaio and Bianchini, 2002). Il est donc intéressant d'essayer de comprendre pourquoi cette espèce vient grandir dans une zone peu productive. La pression de conspécifiques en aval du bassin versant pourrait entraîner une baisse de la favorabilité

des habitats estuariens, et donc une migration vers des habitats présentant une meilleure favorabilité, même si les conditions de croissance y sont, dans l'absolu c'est-à-dire sans tenir compte de la pression de population de conspécifiques, moins bonnes.

4.5 ANGUILES NON MATURES EN ESTUAIRE DULÇAQUICOLE : COMPARAISON AVEC LES FLETS EUROPÉENS

4.5.1 Les anguilles en estuaire : les autres études disponibles

La partie précédente a permis de valider l'utilisation des zones estuariennes dulçaquicoles par les jeunes stades de flets comme nourriceries. Pour des raisons techniques liées à la pêche (impossibilité de capturer des jeunes stades de mulot porc avec des techniques de pêches n'abimant pas le poisson) et à l'écologie (impossibilité de marquer des anguilles de moins de 3 ans avec notre matériel), il a été impossible d'étendre cette observation aux deux autres espèces.

Les anguilles ont été beaucoup plus fréquemment étudiées lors de suivis téléométriques. De nombreuses études portaient sur les anguilles américaines *Anguilla rostrata* et japonaises *Anguilla japonica*, mais un certain nombre ont étudié les anguilles européennes. Parmi ces études, une grande majorité a étudié le comportement migratoire des anguilles argentées et la mortalité des anguilles durant cette migration (Aarestrup et al., 2008; Breukelaar et al., 2009; Calles et al., 2010; Tesch, 1978; Winter et al., 2007; Winter et al., 2006).

4.5.2 Analyse bibliographique : comportement des anguilles en milieu estuarien par suivi téléométrique et comparaison avec le comportement des flets

Quelques études ont également porté sur l'étude des déplacements d'anguilles jaunes en milieu estuarien ou dulçaquicole. En suivant quatre anguilles de 48 à 58 cm (plus de 6 ans selon les courbes de croissance), LaBar et al. (1987) ont mis en évidence une activité principalement nocturne. L'activité diurne, bien que réduite, restait quand même présente et augmentait lors des faibles luminosités. Les zones d'activité individuelle variaient de 1300 à 2700 m². Dans une autre étude téléométrique, Baras et al. (1998) ont suivi des anguilles jaunes (> 550 mm, donc plus de 7 ans) dans l'Awirs, une petite rivière belge tributaire de la Meuse. Dans cette étude, les auteurs ont mis en évidence une période d'activité

principalement nocturne. Les périodes diurnes étaient passées dans des refuges, et les sorties du refuge s'effectuaient en fin de journée. Les pics d'activité se déroulaient ensuite en début de nuit. Les déplacements étaient restreints et les anguilles ont montré une forte fidélité au site, en fréquentant le plus souvent le même refuge. McGovern et McCarthy (1992) ont suivi les déplacements d'anguilles jaunes européennes en eau douce. Six anguilles ont été équipées d'émetteurs acoustiques et suivies durant deux semaines. La taille des individus variait de 570 à 740 mm, correspondant à des individus âgés de plus de 5 ans. Les résultats montrent encore une fois des hausses d'activité à la tombée du jour et pendant la nuit. Le caractère extrêmement sédentaire des anguilles a aussi pu être confirmé.

Ainsi, des similarités sont observables dans le comportement des juvéniles de thalassotoques dans les habitats d'eau douce. Tout d'abord, il apparaît que les juvéniles de flets et d'anguilles présentent de longues phases de présence en eau douce. Lors de ces phases de présence en eau douce, les juvéniles ont présenté des comportements très sédentaires, avec une majorité de leurs temps passé dans des zones refuges. Pour les deux espèces, il n'existe pas de preuves de migration anadrome par télémétrie. Ces données sont limitées à des techniques de piégeage et sont disponibles uniquement pour les anguilles (White and Knights, 1997a, b). Ces observations peuvent amener à penser que cette seconde phase de migration anadrome est brève et rapide.

Quelques différences sont aussi visibles, et ces différences sont à chaque fois liées à l'écologie et à la morphologie des espèces. Le régime alimentaire varie bien sûr selon l'espèce, et celui-ci influe sur les périodes d'activité et peut expliquer les différences observées (Helfman, 1993; Hobson, 1965; Metcalfe et al., 1999). Le type de refuge est aussi différent et dépend là aussi de la morphologie des espèces.

4.6 LE PROBLEME DE L'ABSENCE DE DONNEES SUR LES MULETS DANS NOTRE ETUDE ET LA LITTERATURE, OBSERVATIONS REALISEES ET PROPOSITION DE PATRONS

4.6.1 Les mulets en estuaire : les autres études disponibles

Almeida fut le premier et l'un des seuls scientifiques à suivre des mulets porcs en télémétrie (Almeida, 1996). Son étude a été menée en estuaire, et 10 individus ont été suivis par des méthodes de suivi actif durant 34 sessions de suivi, sur des durées allant de 2 à 24 heures.

Durant ce suivi, l'auteur n'a pas observé de différence de comportement entre le jour et la nuit. En revanche, les mouvements étaient fortement dépendants de la marée. Selon l'auteur, cette tactique permet aux mulets de couvrir une zone très importante avec une faible dépense énergétique. En revanche, le poids assez important des émetteurs (3,5 g dans l'eau 5,3 g dans l'air) n'avait pas permis le marquage de jeunes individus. Les individus suivis mesuraient de 266 à 389 mm. D'après les paramètres de croissance issus de Farrugio (1975), ces individus étaient âgés de plus de 3 ans. Ce comportement pourrait donc plutôt être associé à des individus sédentaires en milieu estuarien, et non à de jeunes individus en phase de migration de colonisation.

4.6.2 Observations de terrain sur les mulets

Les mulets n'ont pas été suivis dans notre étude pour plusieurs raisons. Tout d'abord, le mulot est un poisson particulièrement sensible, et son mode de vie (individus pélagiques, grégaires et très vifs) en font une espèce très difficile à prélever dans des conditions permettant ensuite un marquage interne. Ensuite, il est apparu que les jeunes juvéniles de mulets étaient assez rares dans les zones d'eau douce en amont de la limite tidale.

Ces données sont donc inexploitable, mais nous recensons ici les quelques observations faites durant nos tentatives de pêches et celles avec les pêcheurs au carrelet de la zone.

Tout d'abord, les individus que nous avons prélevés en limite de marée tidale en pêche électrique ou au carrelet étaient majoritairement de gros individus, âgés de plus de 3 ans. Le nombre d'individus dans la fourchette d'âge recherchée étaient extrêmement faible. Les pêcheurs de la zone confirment la présence de jeunes mulets en amont de la limite tidale, mais selon eux ces mulets remonteraient ensemble, lors d'épisodes massifs de courte durée, durant les mois de juillet et août généralement. Ces épisodes de migrations massives se dérouleraient avec les marées de flots et leur permettraient d'atteindre la limite tidale. Enfin, pour les pêcheurs au carrelet, les mulets se nourrissent à marée haute sur les berges des rivières en broutant le sédiment : selon eux, ils seraient responsables des nombreuses petites dépressions visibles sur les berges à marée basse. Enfin, en amont de la limite tidale, nous avons repéré de profondes fosses dans lesquelles les mulets se refugiaient durant la nuit.

Malgré tous nos efforts, nous n'avons jamais pu confirmer ces observations. Dans le cas d'événements brusques et rapides, il est possible qu'ils n'aient pas coïncidé avec notre présence sur la zone. Il existe donc malheureusement une absence de données préjudiciables à une comparaison spécifique robuste. Cependant, nous venons de démontrer que le patron de migration est global, mais présente des variations spécifiques en fonction de l'écologie et de la morphologie de chaque espèce. Le mulot étant une espèce assez bien connue, il est possible d'extrapoler son comportement dans cette zone.

4.6.3 Proposition de modèle de migration des juvéniles de mulots porc extrapolés sur nos observations de terrain et les données morphologiques et écologiques de l'espèce

Nous proposons ici un patron de migration des juvéniles de mulot porc en amont de la limite de marée dynamique. Comme nous l'avons précisé préalablement, ce patron est extrapolé à partir d'observations et non pas d'études scientifiques, comme ceux proposés pour les anguilles et les flets.

L'absence totale des juvéniles de moins d'un an laisse supposer une accumulation quasi-totale de la population en aval de la limite tidale. Cette accumulation et la halte qui la suit sont donc la première phase de colonisation. Selon la taille des migrants observés par les pêcheurs, il est possible que cette halte soit plus longue que chez les autres espèces de thalassotoques. La morphologie du mulot ne lui permet pas de trouver refuge dans ou près du sédiment comme les flets et les anguilles, donc il est possible que le passage en régime fluvial constant se déroule plus tard pour cette espèce. Compte tenu des résultats des autres espèces, il est probable que les juvéniles de mulots utilisent aussi les zones dulçaquicoles comme nourriceries. Lors de cette phase de croissance, le régime trophique de cette espèce nous laisserait supposer une période d'activité complètement diurne, comme lors de la traversée de l'estuaire par les post-larves. Durant la nuit, les mulots pourraient se réfugier dans des fosses assez profondes, leur permettant peut-être de trouver des zones de reflux où le courant serait moins fort. Il est possible aussi que son activité alimentaire soit liée au cycle des marées le long de la zone de marnage, même si le courant ne se renverse plus. Ainsi, les mulots pourraient avoir accès à la matière organique déposée sur les berges lors de la marée basse.

4.7 SYNTHÈSES DES NOUVELLES CONNAISSANCES ACQUISES ET BILAN SUR L'UTILISATION DES HABITATS D'EAU DOUCE PAR LES JUVÉNILES DE MOINS DE TROIS ANS

4.7.1 Avancées

Cette partie de l'étude a permis de confirmer plusieurs observations déjà faites, mais aussi d'apporter des avancées nouvelles :

(1) Dans la première partie de ce chapitre, nous avons pu mettre en évidence que les flets européens continuaient à avoir une activité rythmique synchronisée avec le cycle des marées, même dans une zone dulçaquicole située en limite de marée dynamique (**Chapitre 4.3**).

(2) Nous avons aussi pu mettre en évidence de manière rigoureuse un rythme nycthéméral chez les flets pour la première fois. La puissance des MESA nous a permis de les déceler, malgré une écrasante prédominance des rythmes tidaux (**Chapitre 4.3**).

(3) Avant cette étude, la mise en évidence de l'utilisation par les flets européens des zones estuariennes ou dulçaquicoles comme nourriceries se faisait uniquement en étudiant les abondances d'individus dans ces zones. Les zones de plus fortes abondances des stades en phase de croissance étaient alors considérées comme nourriceries. Notre approche est différente, puisque c'est la première fois que l'utilisation écologique d'une zone dulçaquicole est étudiée par télémétrie pour les flets européens. L'analyse fonctionnelle des habitats permet d'identifier clairement la fonction de nourricerie (refuge et alimentation) alors qu'elle était seulement supposée avec la méthode précédente (**Chapitre 4.4**).

(4) Comme supposé dans notre partie sur la traversée de la limite de marée dynamique, ce chapitre a pu confirmer que les juvéniles de flets ayant atteint la limite de marée dynamique restent en phase de sédentarisation dans des zones qu'ils utilisent comme nourriceries, sur des périodes assez longues (ici au minimum 1 an) (**Chapitre 4.4**).

(5) Nos résultats confirment aussi les résultats précédents concernant l'alimentation des flets en eau douce, à savoir qu'ils sont des prédateurs benthiques opportunistes avec un régime alimentaire très varié. Ce régime est composé des proies qui sont les plus nombreuses dans son milieu, indiquant une large flexibilité dans le régime alimentaire (**Chapitre 4.4**).

(6) La caractérisation des habitats recherchés par les flets a aussi pu être affinée. Les zones ombragées, avec une granulométrie assez grossière (sable + graviers) et situées à une profondeur moyenne de quelques mètres, sont des zones à protéger en priorité dans le cadre de la protection des habitats de flets européens (**Chapitre 4.4**).

(7) Une analyse de la littérature existante nous a permis de mettre en évidence un patron d'utilisation des zones dulçaquicoles globalement identiques pour les anguilles et les flets, mais avec des variations spécifiques qui sont liées à la morphologie et à l'écologie de chaque espèce (**Chapitre 4.5**)

(8) L'absence de données concernant les mulets a été partiellement compensée par des observations de terrains réalisées lors de nos prélèvements et lors de nos contacts avec les pêcheurs de la zone. Connaissant la morphologie et l'écologie de cette espèce, et à partir des observations de terrains, nous avons proposé un patron d'utilisation des habitats d'eau par les juvéniles de mulets (**Chapitre 4.6**)

4.7.2 Quand prend fin la migration de colonisation ?

Dans cette étude, il est apparu que les juvéniles de thalassotoques de 1 à 3 ans présents juste en amont de la limite de marée dynamique ne sont pas en phase de migration, mais en phase de croissance. Pourtant des individus de plus grande taille sont parfois capturés dans des zones beaucoup plus amont. Plusieurs scénarios de dispersion à partir de la limite de marée dynamique pourraient amener à ces observations (**Figure 51**).

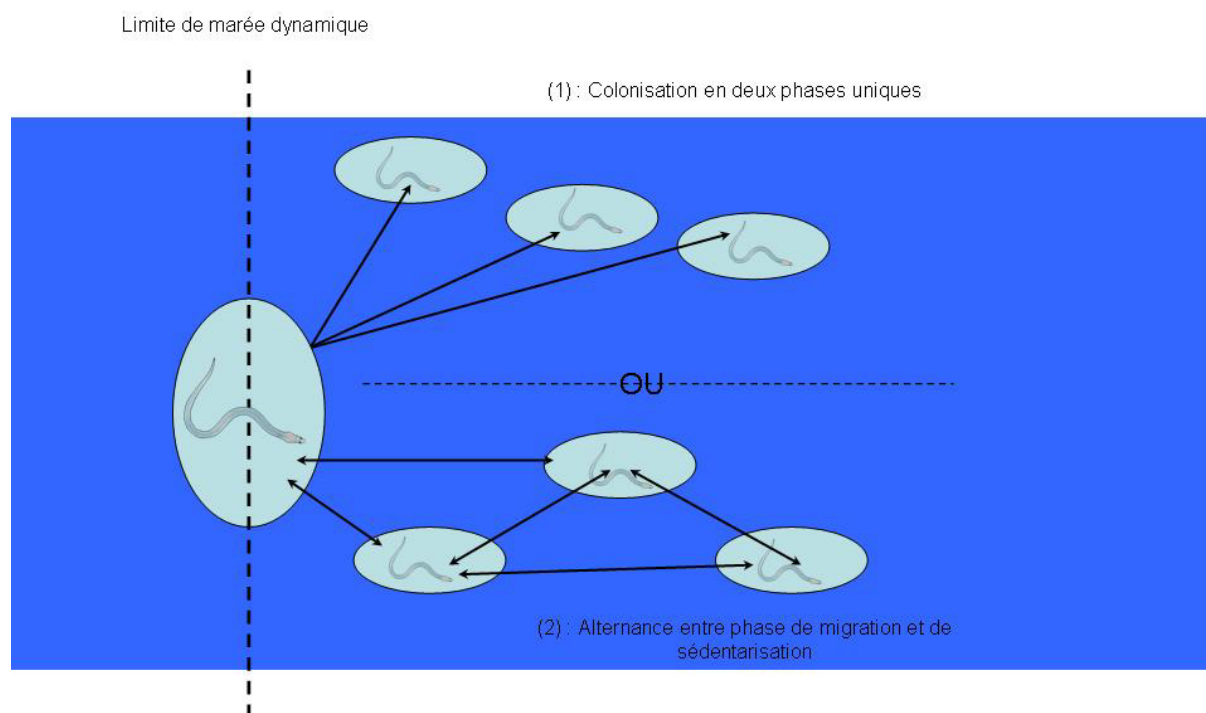


Figure 51 : Différents patrons de migration possibles en amont de la limite de marée dynamique

(1) Un premier cas de figure possible serait l'existence d'une phase de dispersion unique. Chaque individu se disperserait donc le long du bassin versant à partir de la limite de marée dynamique et cette migration serait unique et la sédentarisation définitive.

(2) Un second scénario possible serait une alternance constante durant toute la vie de l'individu entre des phases de migration secondaire et des phases de sédentarisation plus ou moins longues.

Les résultats de la première partie de ce travail amènent à conclure à une première phase de colonisation par les jeunes juvéniles de moins d'un an en utilisant le transport tidal sélectif, suivi d'une phase de sédentarisation assez longue, nécessaire pour obtenir les capacités physiques de progresser dans une zone à contre-courant. C'est donc uniquement sur la seconde partie du patron de migration qu'il reste des interrogations. Il apparaît nettement avec notre suivi télémétrique et une analyse bibliographique que des phases de sédentarisation très longues existent juste après le franchissement de la limite de marée dynamique. Les flets suivis n'ont pas entrepris d'autres phases de migration durant notre période d'étude. Cela ne veut bien sûr pas forcément dire qu'ils sont sédentarisés définitivement : une nouvelle phase de migration pourrait avoir lieu juste avant ou juste

après. Le suivi a eu lieu durant l'été et le début de l'automne. La concentration en oxygène dissous dans l'eau est négativement corrélée avec la température de l'eau (Benson and Krause, 1984). Ainsi, la température de l'eau durant les mois d'été peut être considérée comme un frein à la migration. Les deux scénarios sont donc possibles et pour l'instant il est impossible de répondre à cette question avec certitude. Même les outils modernes, comme la microchimie des otolithes n'arriveront pas à différencier deux habitats différents si les eaux ne sont pas radicalement différentes. La seule solution pour répondre définitivement à cette question serait une autre expérience de télémétrie à très grande échelle spatiale et temporelle, avec tous les problèmes que cela implique.

4.7.3 Critiques et perspectives d'amélioration

Cette étude fut l'une des premières de ce genre sur cette espèce. Elle a permis par la suite des ajustements qui ont été apportés à une expérience similaire qui a eu lieu en 2009 sur les mêmes espèces mais dans la Seine, au niveau de Rouen.

L'expérience tirée de ce suivi permet de relativiser les parts de suivi actif et de suivi passif lors d'une expérience télémétrique. Chacune de méthodes présente des avantages mais aussi des inconvénients.

La localisation des individus en pistage actif est très précise. En revanche, une bonne précision demande un gros investissement temporel. De par ce fait, le nombre d'individus à suivre en pistage actif est limité, surtout s'ils sont sur des zones différentes. Ensuite, un pistage actif peut provoquer un effarouchement du poisson, surtout si le niveau requis de précision de la localisation est élevé. Si cet effarouchement est peu probable pour des espèces demersales comme le flet, il est en revanche assez élevé chez les espèces pélagiques n'utilisant pas de refuge (typiquement : les mulets). Enfin, l'inconvénient majeur de ce type de suivi est qu'il donne des résultats ponctuels. En augmentant la durée de présence de l'opérateur sur le site, le nombre de résultats ponctuels sera aussi augmenté, mais cela n'est pas possible dans le cadre d'un suivi de plusieurs individus sur des zones différentes.

Le suivi passif par hydrophones autonomes fixés sur le site d'étude présente aussi de nombreux avantages. Il permet tout d'abord un enregistrement en permanence. Ainsi les données ne sont plus ponctuelles mais on connaît les heures de présence et d'absence des individus dans la zone d'écoute de l'hydrophone. En revanche, ils présentent aussi quelques

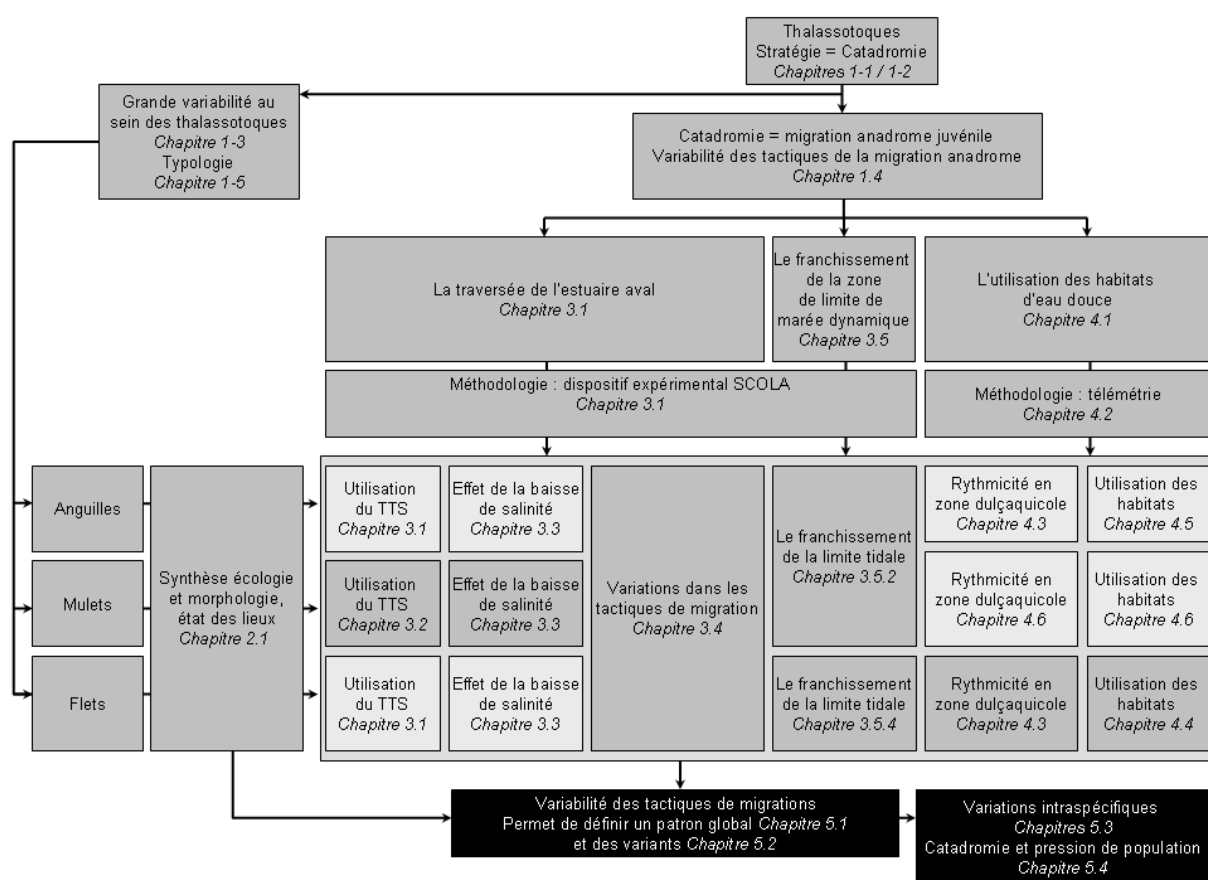
inconvenients majeurs. Tout d'abord la localisation est beaucoup moins précise, les hydrophones étant non directionnels. Ainsi un poisson enregistré sur un hydrophone était présent dans un cercle de rayon égal à la distance maximale de réception tout autour de cet hydrophone. Le matériel étant de plus en plus performant, la distance maximale de réception est souvent importante. Ainsi dans notre étude, les hydrophones fixes pouvaient enregistrer des individus marqués distants de plus de 500 m. La zone où se situe potentiellement l'individu est donc d'environ 0.8 km². L'utilisation de plusieurs hydrophones en réseau permet néanmoins de contrer cet inconvénient, et de récents algorithmes permettent d'avoir un bon niveau de précision de localisation (Espinoza et al., 2011). En revanche, l'utilisation de nombreux hydrophones en réseau demande un investissement financier considérable. Enfin, la mise en place d'hydrophones au milieu de zones navigables nécessite l'accord préalable des autorités chargées de la zone, ainsi qu'une signalisation visible. Cette signalisation visible peut entraîner des vols de matériel ou des actes de malveillance, malheureusement constatés dans notre étude.



Chapitre 5

Patron global de la migration anadrome des espèces thalassotoques, variations inter et intraspécifiques et retour sur la catadromie en tant que stratégie d'histoire de vie





5 PATRON GLOBAL DE LA MIGRATION ANADROME DES ESPÈCES THALASSOTOQUES, VARIATIONS INTER ET INTRASPÉCIFIQUES ET RETOUR SUR LA CATADROMIE EN TANT QUE STRATÉGIE D'HISTOIRE DE VIE

Les deux précédentes parties de ce travail de thèse nous ont donc permis, pour les zones situées de part et d'autre de la limite tidale, (i) de proposer un patron comportemental et (ii) de mettre en évidence l'existence de variations interspécifiques liées à la morphologie et à l'écologie de ces espèces. Je propose donc dans ce chapitre de reprendre l'intégralité des avancées et mises en évidence réalisées dans ce travail de thèse, afin d'offrir une relecture indépendante de cette conclusion.

La première partie de ce chapitre a pour objectif de réunir ces différents patrons dans un patron global, concernant l'ensemble de la migration anadrome, depuis l'entrée de l'estuaire jusqu'à la sédentarisation en eau douce.

Nous verrons ensuite dans une seconde partie les variations interspécifiques, puis dans une troisième partie nous nous intéresserons aux variations intraspécifiques.

Cette troisième partie nous poussera à nous interroger sur les concepts de catadromie en général, ce que nous ferons dans la partie 4.

5.1 PROPOSITION DE PATRON GLOBAL DE LA MIGRATION ANADROME DES JEUNES THALASSOTOQUES

Les résultats de ce travail de thèse ainsi que les analyses bibliographiques nous amènent à proposer un patron global de migration utilisé par les thalassotoques pour réaliser leur stratégie d'histoire de vie commune : la catadromie.

Le patron global de migration anadrome est décomposé en trois phases distinctes (**Figure 52**). Chacune de ces phases est représentée par une tactique particulière.

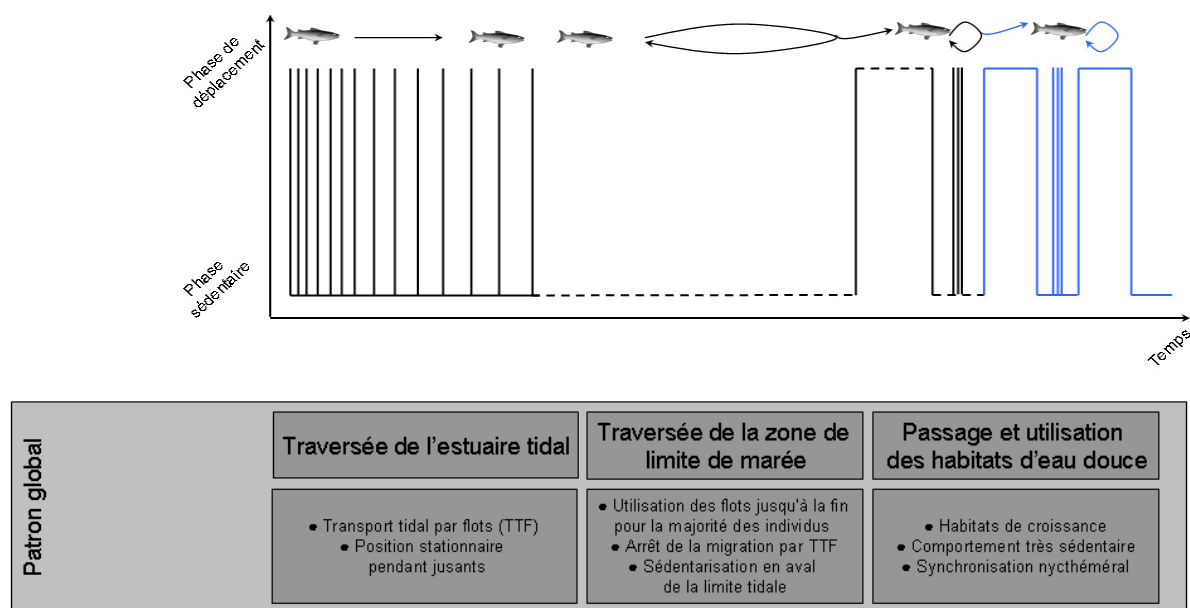


Figure 52 : Patron global de migration des thalassotoques en milieu estuarien tidal. Les périodes en pointillés correspondent aux périodes de durées variables. Les périodes en bleu correspondent à des mouvements facultatifs.

Phase 1 : La traversée de l'estuaire tidal.

Par définition, les larves de thalassotoques émergent en milieu marin, plus ou moins loin de leurs futurs habitats de croissance. Les larves d'anguilles migrent depuis la mer des Sargasses en utilisant des courants marins (Elie, 1979; Tesch, 1977). Les flets se regroupent depuis des zones d'éclosion vers le talus continental selon le même principe (Harlay, 2001). L'éclosion des larves de mulets se déroulent en domaine côtier, et les larves sont ensuite attirées vers les estuaires rhéotaxie et chémotaxie (Gautier and Hussenot, 2005).

A partir du talus continental, les trois espèces de thalassotoques vont utiliser une tactique commune afin de progresser vers l'amont des bassins versants : un transport tidal sélectif de type « transport par les flots ». L'utilisation sélective des courants de marées par les anguilles européennes (Bolliet et al., 2007; Creutzberg, 1958, 1959, 1961) et les flets européens (Bos, 1999a, b; Jager, 1999, 2001; Jager and Mulder, 1999) avait déjà été démontrée mais pas chez les mulets porc.

Dans le **chapitre 3.2** nous avons démontré expérimentalement que les juvéniles de mulets pouvaient aussi utiliser préférentiellement les courants de marées. Cette tactique est obligatoire car les jeunes individus ne pourraient pas arriver à migrer vers l'amont sans cette

technique. D'après nos expérimentations et les analyses bibliographiques, nous avons postulé dans le **chapitre 3.6.3** que c'est la seule tactique utilisée par les thalassotoques dans le cadre d'estuaires tidaux de moyenne et grande taille. Nous n'excluons cependant pas l'utilisation d'une autre tactique adaptée aux deltas et aux estuaires à très faible débit et qui pourrait correspondre à une remontée directe, sans utilisation de transport tidal sélectif. Cette tactique est parfois observée, notamment chez la grande alose *Alosa alosa* (Rochard, 2001b), dont les adultes reproducteurs migrent en estuaire sans tenir compte des courants de marée. Bourque (Bourque et al., 1999) a aussi démontré par modélisation que les saumons *Salmo salar* n'utilisaient pas de transport tidal sélectif pour migrer se reproduire en eau douce. En revanche, sur une expérience de terrain, Stasko (1975) a montré que même les saumons *Salmo salar* de grande taille et en bonnes conditions physiques utilisaient le TTS pour traverser l'estuaire et ainsi économiser leur énergie. D'autres espèces migratrices, l'éperlan d'Amérique *Osmerus mordax* ou le saumon rouge *Oncorhynchus nerka*, sont aussi décrits comme utilisant préférentiellement les courants de marées (Levy and Cadenhead, 1995; Murawski et al., 1980).

Pour s'orienter dans l'estuaire les civelles peuvent sentir des variations de salinité de 5 PSU (Tosi et al., 1988; Tosi et al., 1989) et de température de 2°C (Tongiorgi et al., 1986; Tosi et al., 1988). D'autres molécules, comme celles émises par des actinomycètes terrestres et appelées géosmines ou des acides-aminés peuvent aussi attirer les civelles (Sola et al., 1993; Tosi and Sola, 1993). Enfin, durant la traversée, les civelles réagissent aussi à la lumière (Bardonnet et al., 2005; Bardonnet et al., 2003). Les flets sont aussi sensibles aux variations de salinité et recherchent préférentiellement les zones à salinité réduite (Bos and Thiel, 2006). Aucune étude de ce genre n'avait été menée sur les mulets porc. Dans le **chapitre 3.3** nous avons donc démontré que dans notre structure expérimentale, une baisse de salinité effectuée durant l'un des courants de marées permettait d'augmenter le nombre d'individus synchronisés avec les courants.

Comme cette partie était exclusivement expérimentale, il n'a pas été possible de suivre l'évolution du nombre d'individus réalisant du transport tidal sélectif, ni la durée de cette tactique. Cependant, nous postulons que ces deux facteurs peuvent varier de manière intra et interspécifique.

Phase 2 : La traversée de la limite de marée dynamique.

La seconde phase de cette migration de colonisation est la traversée de la limite de marée dynamique. McCleave & Wippelhauser (1987) ont montré que les civelles utilisaient le TTS jusqu'à la limite tidale. Edeline et al. (2007) ont étudié la dispersion des anguilles en utilisant un protocole de pêche sur des stations réparties le long de la zone de déformation des marées et ont conclu que les civelles migraient jusqu'à la limite tidale en utilisant le TTS, puis s'y accumulaient. Les jeunes anguilles jaunes récemment métamorphosées se distribuent de manière homogène autour de ce point. Aucun travail de ce genre n'avait été mené sur les flets européens ou les mulets porc.

En structure expérimentale, nous avons montré dans le **chapitre 3.5** que des juvéniles de thalassotoques restaient synchronisés avec un rythme d'inversion des courants jusqu'à la fin de la déformation tidale, c'est à dire jusqu'à la limite tidale. Nous avons aussi montré la présence d'une courte migration de dévalaison après l'abandon de ce transport tidal sélectif, et nous avons supposé que cela pourrait se traduire dans le milieu naturel par un déplacement vers les zones situées en aval de la limite de marée dynamique. Enfin, nous n'avons pas observé une forte proportion d'individus présentant un comportement de nage à contre-courant chez nos trois espèces, et nous en avons conclu que les individus s'accumulaient et se sédentarisait en aval de la limite tidale, confirmant l'hypothèse émise par Edeline (2007).

La zone de limite de marée dynamique n'est donc majoritairement pas franchie directement par les jeunes thalassotoques de cette taille, qui n'ont pas encore les capacités physiques de progresser à contre-courant. Il est donc probable que cette phase de sédentarisation ait pour effet de permettre aux jeunes thalassotoques d'acquérir les capacités physiques nécessaires à la progression à contre-courant en milieu fluvial. Nos expérimentations ne nous ont pas permis de déterminer la durée de cette première phase de sédentarisation, mais nous pouvons remarquer que les plus jeunes flets et mulets que l'on trouve en amont de la limite de marée dynamique sont âgés de plus d'un an. Les anguilles semblent répondre de façon légèrement différente et nous en discuterons dans la partie suivante.

Phase 3 : Progression et mode de vie en zone dulçaquicole

Les études concernant les migrations anadromes des thalassotoques en amont de la limite tidale sont rares et concernent exclusivement les anguilles européennes. Des observations de terrains faites par des pêcheurs et des organismes scientifiques indiquent la présence de mulets porc à Vichy dans l'Allier, à 600 km de la mer (Données LOGRAMI), et de flets européens à Agen, à plus de 250 km de l'embouchure de la Gironde (Données ONEMA).

White & Knights (White and Knights, 1997a, b) indiquent que « only pigmented elvers and juvenile eels were trapped at the tidal limits » (en français : anguillettes et jeunes anguilles jaunes). Des anguilles de 120 mm ont bien été observées plusieurs kilomètres après la limite tidale (de Lavergne, 2006) mais l'auteur confirme qu'il s'agit principalement de petites anguilles jaunes de 80 à 120 mm, qui ont déjà les capacités physiques nécessaires pour progresser à contre-courant sur des distances importantes (Feunteun et al., 2003). Un autre rapport basé sur de nombreux prélèvements indique cependant la présence de civelles de moins de 80 mm en amont de la limite tidale (Lauronce, 2010), ce qui semble toutefois être un cas de figure relativement rare. La densité de population des anguilles décroît avec la distance à la mer, alors que la taille des individus augmente (Aprahamian, 1988; Barak and Mason, 1992; Baras et al., 1994; Feunteun et al., 2003; Ibbotson et al., 2002; Imbert, 2008; Moriarty, 1986; Naismith and Knights, 1993). Les anguilles situées en amont de la limite tidale présentent des comportements très sédentaires, et des activités de chasse nocturne (Baras et al., 1998; LaBar et al., 1987). Il n'existait pas de données du même genre sur les flets ou les mulets. Les seules données dont nous disposons sont issues de nos prélèvements sur la zone, et aussi des prélèvements d'organismes partenaires tels que l'ONEMA. Dans ces données, nous avons pu constater une discontinuité dans la classe de taille entre les individus pratiquant le transport tidal sélectif en milieu tidal, et les individus présents après cette zone qui sont nettement plus grands et âgés de plus d'un an. En effet, aucun flet ou mulot âgé de moins d'un an n'a jamais été capturée en amont de la limite de marée. Une fois la taille nécessaire requise, les jeunes thalassotoques vont reprendre une activité de migration de colonisation pour pénétrer en milieu dulçaquicole non tidal.

Les larves de flets émergent en milieu marin (Bos, 1999a; Campos et al., 1994; Griocche et al., 1997), et les juvéniles migrent ensuite en estuaire ou en rivières. La plupart des études sur les flets portent donc sur des populations marines ou estuariennes (Hutchinson and

Hawkins, 1993; Summers, 1979; Van Der Veer et al., 1991), bien que des populations d'eau douce existent (Beaumont and Mann, 1984; Freitas et al., 2009). L'étude télémétrique du **Chapitre 4.3** fut donc l'une des premières du genre. Dans ce suivi, nous avons pu mettre en évidence que les flets européens continuaient à avoir une activité rythmique synchronisée avec le cycle des marées, même dans une zone dulçaquicole située en limite de marée dynamique. Auparavant, des rythmes tidaux avaient déjà été mis en évidence chez des flets européens, mais uniquement en estuaire marin (Wirjoatmodjo and Pitcher, 1984). Dans cette étude, les auteurs avaient aussi suggéré un très léger rythme nycthéméral par un suivi actif. Nous avons pu confirmer de manière rigoureuse un rythme nycthéméral chez les flets pour la première fois. Dans le **Chapitre 4.4**, nous avons ensuite démontré pour la première fois l'utilisation comme nourricerie (refuge et alimentation) des zones dulçaquicoles. Des préférendums d'habitats ont pu aussi être déterminés, et ces zones pourraient être ciblées préférentiellement dans un contexte de restauration des habitats dulçaquicoles des thalassotoques. Nous avons ensuite recherché dans la littérature existante le comportement des anguilles non matures dans les mêmes zones (**chapitre 4.5**). LaBar et al. (1987) ont mis en évidence une activité principalement nocturne. L'activité diurne, bien que réduite, restait quand même présente et augmentait lors des faibles luminosités. Les zones d'activité individuelle variaient de 1300 à 2700 m². Dans une autre étude télémétrique, Baras et al. (1998) ont suivi des anguilles jaunes (> 550 mm, donc plus de 7 ans) et ont confirmé un comportement très sédentaire, avec des sorties de recherche alimentaire. Le **chapitre 4.6** a été consacré aux comportements des mulets en eau douce. Malheureusement, à notre connaissance, il n'existe aucune étude à ce sujet. Nous avons donc utilisé uniquement des données issues de nos campagnes de prélèvements sur le terrain et des pêcheurs locaux afin de proposer quelques pistes sur l'utilisation des habitats d'eau douce par les mulets. Selon nos observations, les mulets en eau douce seraient grégaires, exclusivement diurnes et viendraient se nourrir durant les flots sur les bords des berges.

Les trois espèces semblent donc encore obéir à la même tactique comportementale : une utilisation des habitats d'eau douce en tant que nourriceries.

Eventuellement, d'autres alternances de migrations / sédentarisation pourront avoir lieu (en bleu sur la **Figure 52**). Compte tenu de la durée de notre suivi télémétrique sans mettre

en évidence ce type de migrations secondaires, il est possible que ces phases de sédentarisation secondaires soient de durées relativement importantes.

En utilisant nos expériences et en monopolisant la littérature disponible, nous avons donc pu proposer un patron global de la migration anadrome des jeunes thalassotoques composé de trois phases différentes dans lesquelles interviennent à chaque fois une tactique principale : le transport tidal par flot pour la traversée de l'estuaire, un abandon de ce transport tidal suivi par une sédentarisation en aval de la limite tidale, et une utilisation des habitats d'eau douce comme nourriceries. Dans ces tactiques globales, nous avons aussi pu mettre en évidence certaines variations interspécifiques.

5.2 VARIATIONS INTERSPECIFIQUES

Nous avons ensuite essayé de démontrer si des éventuelles variations interspécifiques étaient présentes dans ce patron global de migration que nous venons de proposer. Nous allons donc reprendre le patron global phase par phase, afin de mettre en évidence les éventuelles variations interspécifiques.

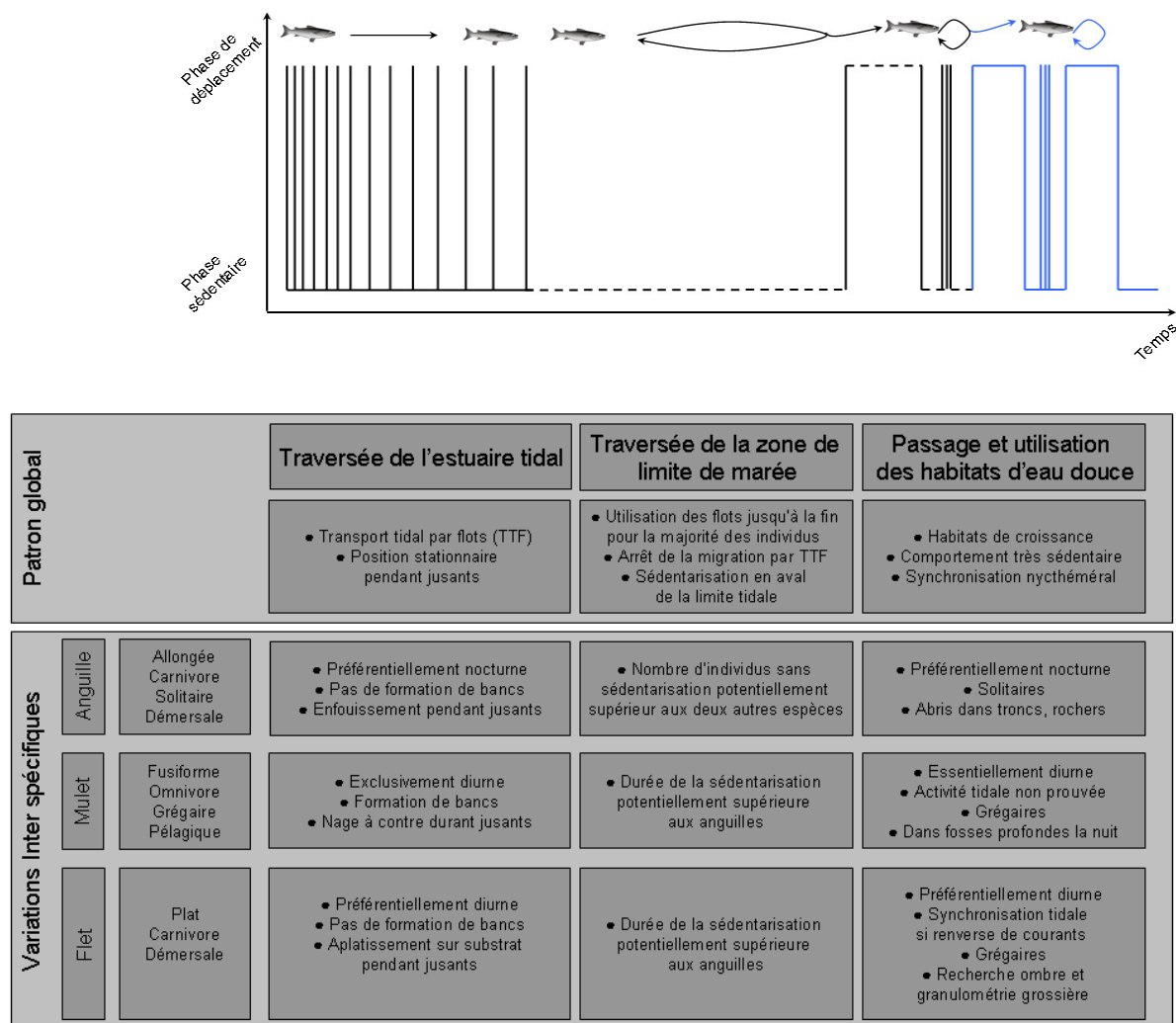


Figure 53 : Patron global de la migration anadrome des thalassotoques et ses variations interspécifiques

Dans la tactique utilisée lors de la première phase (Figure 53), la traversée de l'estuaire tidal par transport tidal par flots, nous avons pu mettre en évidence une différence dans la période du jour de la migration (Chapitre 3.4). Ainsi les mulets migraient exclusivement durant le jour, les flets préférentiellement durant le jour et les civelles préférentiellement durant la nuit. Pour Hobson (1965), le comportement en fonction de la période du jour peut être associé aux comportements alimentaires. Il a démontré que les espèces nocturnes du Golf de Californie étaient principalement des prédateurs, alors que les herbivores et les omnivores étaient principalement des espèces diurnes. Helfman (1993) a aussi montré que les espèces nocturnes ou crépusculaires étaient principalement des prédateurs primitifs, alors que les espèces plus évoluées étaient des herbivores ou des omnivores diurnes.

Metcalf et al. (1999) suggère que la période de nutrition est la période où l'espèce optimise au maximum le ratio entre coût de prédation et bénéfice de l'alimentation. Des différences intraspécifiques sont parfois observées, notamment en cas de limitation alimentaire (Alanärä and Brännäs, 1997) ou de fortes densités de conspécifiques (Bégout Anras et al., 1997). Nous suggérons donc dans le **Chapitre 3.4** que les variations observées lors du transport tidal par flots peuvent être imputées aux différences écologiques alimentaires de chaque espèce.

La seconde variation majeure que nous avons observée est la présence de formation sociale (bancs) uniquement chez les mulets. Les individus des autres espèces, flets et anguilles, n'ont jamais montré d'agrégation sociale. La formation de bancs peut être considérée comme une tactique pour réduire la pression de prédation (Partridge, 1982; Shaw, 1978; Zheng et al., 2005), notamment pour les espèces qui se nourrissent durant les périodes lumineuses (Hobson, 1965). L'activité de nuit est aussi considérée comme l'une de ces tactiques (Moore et al., 1998b; Roberts et al., 2009). Nous suggérons donc aussi dans le **Chapitre 3.4** que ces variations sont aussi liées aux différences morphologiques et écologiques entre ces espèces. L'absence de formation de bancs de civelles (aussi appelés « cordons ») dans nos structures alors qu'ils étaient observées autrefois en milieu naturel n'a pas été discutée dans ce travail de thèse en raison d'un manque de données, mais en lisant les anciennes observations (notamment sur la taille des cordons et leurs comportements face au tamis des pêcheurs), nous posons l'hypothèse que les bancs de civelles en migration de montaison n'avaient peut-être pas une fonction de réduction de prédation, mais uniquement d'aide hydrodynamique.

Enfin, la troisième variation interspécifique que nous avons pu mettre en évidence dans le **Chapitre 3.4** est le comportement durant la phase à contre. Les trois espèces maintenaient une position stationnaire, mais les tactiques étaient différentes. Les mulets nageaient à contre-courant, mais à la vitesse du courant, gardant ainsi une position dans la colonne d'eau parfaitement stationnaire. Les flets et les civelles gardaient aussi une position stationnaire, mais en se plaquant sur le fond ou bien en se réfugiant dans le substrat. Nous avons suggéré que ce sont les différences morphologiques des trois espèces qui induisaient cette différence de comportement.

La tactique commune de la première phase présente donc de nombreuses variations selon l'espèce. Nous qualifierons de « variants » ces tactiques globalement identiques mais qui diffèrent sur quelques points.

Ensuite, dans le **chapitre 3.5** concernant la phase 2, le franchissement de la limite tidale, nous n'avons pas pu mettre en évidence de variations spécifiques (**Figure 53**). La tactique globale (abandon du TTF puis sédentarisation en aval de la limite tidale) était partagée par nos trois espèces. Les seules différences possibles auraient été dans les nombres d'individus qui remontaient directement à contre-courant, sans phase de sédentarisation. Le nombre relativement restreint de nos expériences ne nous permet malheureusement pas de conclure définitivement. Nous postulons toutefois qu'une différence dans le nombre d'individus remontant directement à contre-courant sans phase de sédentarisation pourrait expliquer les différences observées dans la distribution en amont de la limite tidale pour nos trois espèces.

Enfin, lors de la phase 3, l'utilisation des habitats d'eau douce, nous avons pu mettre en évidence un comportement très sédentaire lié à une phase de croissance chez les juvéniles de flets européens en eau douce dans le **chapitre 4.4**. Dans le **chapitre 4.5**, nous avons tenté une comparaison avec les études existantes sur les anguilles européennes et nous avons vu que cette espèce aussi présentait un comportement très sédentaire. Dans le **chapitre 4.6**, nous avons tenté de regrouper les quelques informations sur les mulets en eau douce, mais le manque de données nous empêche de conclure.

Quelques variations ont pu aussi être mises en évidence (**Figure 53**). Le régime alimentaire était bien sûr différent entre les trois espèces. Les périodes d'activité étaient encore une fois différentes entre espèces, mais cohérentes avec les autres stades biologiques plus précoces lors de la phase 1, pour les trois espèces. Enfin, les comportements sociaux étaient aussi différents entre espèces, mais cohérents avec ceux observés sur les jeunes juvéniles de moins d'un an lors de la phase 1. Nous notons qu'à nouveau, ces variants des tactiques utilisées peuvent être reliés à la morphologie et à l'écologie des espèces étudiées.

Ce patron est pour l'instant basé sur nos expérimentations et des études scientifiques, mais aussi sur quelques hypothèses, notamment au sujet de la traversée de la limite de marée dynamique. Il est donc peut-être nécessaire de concevoir une expérimentation afin de valider ce patron.

5.2.1 Proposition d'expérimentation pour la validation du patron

Plusieurs expérimentations pourraient être imaginées afin de valider ce patron. Mais en raison des spécificités écologiques de chaque espèce, il est difficile de retenir un seul protocole pour les trois espèces de thalassotoques. Nous proposons alors ici deux expériences complémentaires qu'il pourrait être intéressant de réaliser.

En basant l'étude sur un estuaire tidal, il serait pertinent d'organiser des prélèvements à intervalles spatiaux réguliers en amont et en aval de la limite de marée dynamique. Il faut que ces prélèvements puissent cibler les trois espèces et tous les stades concernés. Ainsi il serait possible de calculer les probabilités de présence pour les trois espèces, en fonction de leurs tailles et selon la position du lieu de pêche par rapport à la limite tidale. La mise en place d'un tel protocole sera assez difficile car il faudra prendre en compte la phénologie des espèces, mais aussi tenir compte de leur écologie pour les prélèvements. Cependant, ce protocole pourrait nous permettre de connaître précisément la distribution des juvéniles des trois espèces le long de la limite tidale, et de mettre en évidence d'éventuelle variations.

Ensuite, les récentes avancées technologiques en télémétrie pourraient aussi aider à valider ce patron de migration. Les récepteurs acoustiques et les logiciels de localisation associés permettent des localisations très précises en suivi passif. De plus, la taille des marques diminue régulièrement. Depuis notre étude, des marques de 6 mm de diamètre pour 1 g dans l'air (0.5 g dans l'eau) sont disponibles et pourraient permettre de marquer des individus de plus petite taille. Il est donc possible que dans les années à venir de nouveaux émetteurs permettant le marquage des très jeunes juvéniles soient disponibles.

5.2.2 Extensions aux autres espèces thalassotoques ?

Le patron de migration en estuaire tidal proposé ici est donc un patron global pour nos trois espèces de thalassotoques. Nos analyses de la **partie 1.4** nous amènent à penser que ce patron et ses variations spécifiques pourraient être élargis à chacun des groupes représentés par ces trois espèces, car ces groupes sont constitués sur des critères morphologiques et écologiques, et que nous avons vu que ces différences pouvaient entraîner des variations dans ce patron.

Cependant, un grand nombre d'espèces thalassotoques ne peuvent pas être représentées par l'une de nos trois espèces. En revanche, en tant que thalassotoques, il est raisonnable de penser que le patron global est identique, même si les variations spécifiques ne peuvent pas être précisées.

5.2.3 Comportement non majoritaires

Ce patron et ses différents variants de tactiques ont pu être mis en évidence grâce à des études expérimentales en mésocosme et en milieu naturel. Dans les deux cas, les résultats sont basés sur les comportements majoritaires. Les données SCOLA par exemple sont des dénombrements d'individus sur lesquels des analyses spectrales sont lancées. Les rythmes et comportements qui ressortent sont donc ceux utilisés par la majorité des individus dans nos structures. Un individu qui réagit exactement de manière opposée à l'ensemble du groupe ne sera donc jamais détecté dans nos analyses. Pour autant, il est impossible de conclure que ce comportement est « anormal » ou bien que cet individu est « mal synchronisé ». Nous postulons alors qu'il existe peut-être des individus qui réagissent différemment de l'ensemble des individus de la même espèce.

Ce travail de thèse a permis de mieux connaître les différentes tactiques et ses variants interspécifiques employés pour réaliser les migrations de colonisation des bassins versants par les migrateurs amphihalins thalassotoques.

Dans une partie moins factuelle, nous allons maintenant voir s'il pourrait exister des variations intraspécifiques dans l'expression de ces tactiques.

5.3 VARIATIONS INTRASPECIFIQUES

En l'absence d'identification individuelle, il nous est difficile de mettre en évidence rigoureusement des variations intraspécifiques. En effet, les analyses dans les structures SCOLA tiennent compte de l'espèce, mais pas de l'individu. Il est donc possible de distinguer des comportements différents entre deux espèces, mais pas entre deux individus d'une même espèce. Nous proposons donc ici des suggestions de variations possibles dans les tactiques mises en évidence préalablement. Ces suggestions sont fondées sur des observations et une réflexion générale mais mériteraient d'être confirmées.

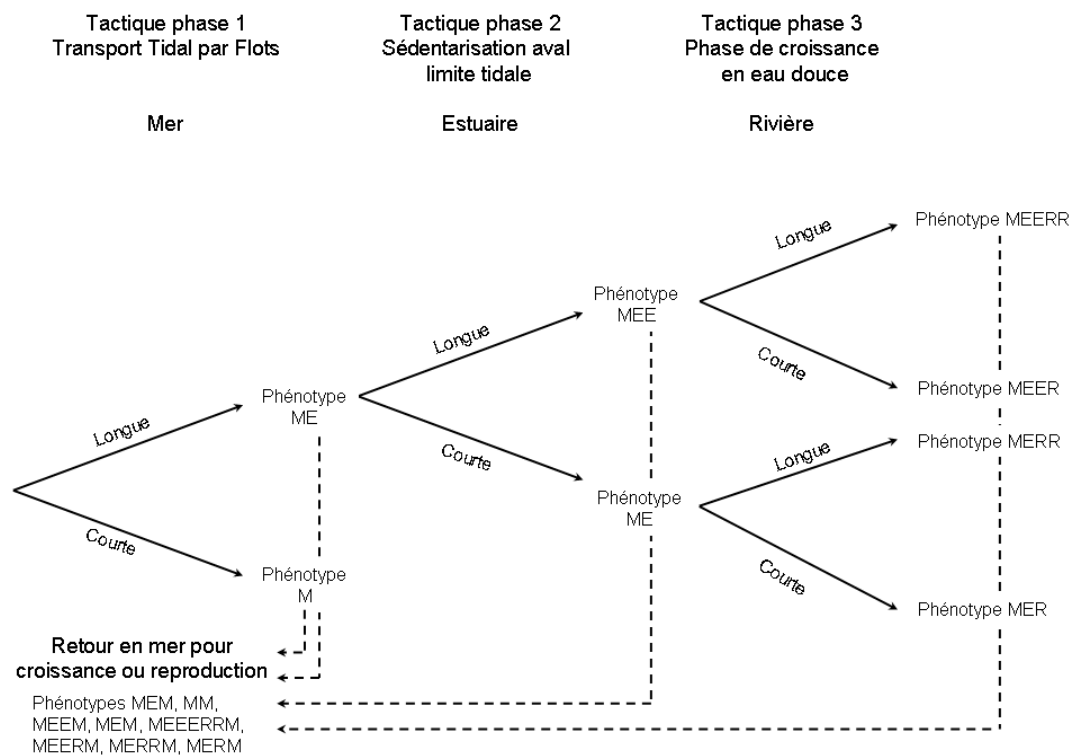


Figure 54 : Variations intraspécifiques et influence des durées d'utilisation de chaque tactique

Nous postulons qu'à l'intérieur d'une même espèce, les individus peuvent avoir des comportements légèrement différents, mais qui entraînent des différences majeures dans les histoires de vie. Nous avons identifié la durée d'exécution de chaque tactique comme l'un des paramètres clé de la stratégie d'histoire de vie qui découlera de ces tactiques. Nous proposons la **Figure 54** pour tenter d'expliquer l'influence de la durée d'exécution de chaque tactique. En reprenant la nomenclature utilisée par Daverat et al. (2011), les trois domaines

aquatiques sont représentés par une lettre : M pour la zone marine, E pour les estuaires et R pour les rivières. La durée dans une zone est représentée par le nombre de fois où la lettre représentant un domaine aquatique est répétée.

La phase 1 (la traversée de l'estuaire tidal) est caractérisée par une tactique globale (le transport tidal par flots), qui s'adapte spécifiquement en formant des variants de cette tactique. Si un individu utilise cette tactique de manière répétée et soutenue, il migrera et arrivera dans le haut du bassin versant. En revanche, un individu qui utilisera peu cette tactique restera en mer. A la fin de sa vie, il présentera un patron d'histoire de vie avec uniquement de la présence en mer ou en estuaire (phénotype MM sur la **Figure 54**). Ce genre d'individu pourrait alors être qualifié de catadrome facultatif.

L'individu qui a utilisé de manière répétée la tactique de la phase 1 arrivera donc en zone de limite tidale. Ici encore la durée de la tactique globale de la phase 2 pourra entraîner encore deux histoires de vie différentes. Si l'individu ne se sédentarise pas ou peu, il passera en zone non tidale à un stade très précoce (phénotype ME sur la **Figure 54**). S'il se sédentarise plus longuement, il rentrera en zone non tidale à un stade biologique plus avancé (phénotype MEE sur la **Figure 54**). Ces individus peuvent alors décider de retourner en mer (phénotypes MEM et MEEM) ou bien de continuer à migrer vers l'amont.

L'individu arrivant ensuite en zone non tidale pourra aussi adopter deux histoires de vie complètement différentes, en fonction de la durée d'exécution de la tactique globale de la phase 3. Une longue phase de croissance en eau douce entraînera une histoire de vie avec une phase de croissance majoritairement en eau douce (phénotype MEERR ou MERR). En revanche, une phase 3 de courte durée entraînera une phase de croissance en eau douce assez courte (phénotypes MER ou MEER). Ces individus retourneront ensuite en mer, après une durée variable passée en rivière.

Il est alors possible de remarquer qu'en jouant uniquement sur les paramètres de durée de chacune des trois phases de la migration anadrome, nous pouvons arriver à retrouver un grand nombre des histoires de vie possibles des thalassotoques. En 2011, dans une approche basée sur de la microchimie des otolithes, Daverat et al. (Daverat et al., 2011) ont réussi à identifier de nombreuses variations dans le patron de migration des thalassotoques. Dans cette étude, plusieurs variants ne montraient pas de phase de croissance dulçaquicole, et correspondent dans notre exemple aux phénotypes sans composante « R ». Cette partie de

la population peut être la traduction du phénomène appelé catadromie facultative et déjà mise en évidence chez les anguilles (Daverat et al., 2006; Daverat et al., 2011; Thibault et al., 2007b; Tsukamoto and Arai, 2001).

Dans le groupe écologique des thalassotoques, il est donc paradoxal de conclure que certains individus peuvent justement utiliser une stratégie d'histoire de vie radicalement différente, impliquant leur sortie du groupe des thalassotoques.

Ce paradoxe nous amène à nous interroger sur la catadromie en général, sur l'intérêt de cette stratégie d'histoire de vie et bien sûr sur l'intérêt de pas suivre cette stratégie pour une minorité des individus pourtant considérés comme thalassotoques.

5.4 CAUSES DE LA CATADROMIE ET INTERET DE L'EXISTENCE D'UNE STRATEGIE ANTAGONISTE

5.4.1 Fitness et causes de la catadromie

Selon les bases de l'écologie comportementale, la catadromie en temps que stratégie d'histoire de vie implique que cette stratégie ait été sélectionnée et adaptée afin de maximiser la production de la descendance (Dingle, 1980; Gross, 1985; McDowall, 1988; Schaffer and Elson, 1975; Stearns, 1977).

Avant de poursuivre, il est nécessaire de reprendre les idées fondamentales de l'écologie comportementale :

- *Les différences comportementales peuvent avoir une base génétique (Krebs and Davies, 1993)*
- *La sélection naturelle est un processus d'optimisation sous contrainte qui change la fréquence des gènes (Krebs and Davies, 1993)*
- *La fonction d'utilité de cette optimisation est la fitness (classique (Fisher, 1930) et inclusive (Hamilton, 1964)).*

La notion de fitness, définie par Fisher (1930) est indépendante de la génétique car elle est définie comme l'espérance mathématique du nombre de descendants viables et reproducteurs et peut donc se calculer comme le rapport entre les individus reproducteurs

de la génération $n+1$ et ceux de la génération n . Cette fitness est aussi appelé Darwinienne. La fitness inclusive d'Hamilton tient compte de la génétique, car elle correspond à l'espérance mathématique du nombre de copies d'un gène quelconque porté par l'individu dans sa descendance.

La fitness est donc dépendante de deux processus principaux :

$$\text{Fitness} \sim \text{Survie} \times \text{Croissance}$$

La stratégie comportementale (ici la catadromie), définie comme un ensemble de règles de décision, permet à l'individu de maximiser sa fitness. L'un des principes fondamentaux de l'écologie comportementale est que la sélection naturelle est un processus d'optimisation sous contrainte. Ainsi, selon les règles de l'écologie comportementale, la catadromie résulte donc de millions d'années d'évolution, de sélection naturelle et d'optimisation de la production de descendants. La catadromie, en temps que stratégie d'histoire de vie, entraîne donc nécessairement une hausse de la fitness. Nous pouvons donc supposer que pour une espèce thalassotoque donnée, la fraction de population catadrome a une fitness au moins égale à celle de l'éventuelle portion de population marine ou estuarienne.

Plusieurs auteurs ont tenté d'expliquer les causes de la diadromie. Depuis la fin des années 1980, il était classiquement admis que la diadromie était une réponse à un gradient de disponibilité de nourriture entre la mer et l'eau douce (Gross et al., 1988). Selon l'auteur, cela expliquerait la relative distribution entre espèces thalassotoques et potamotoques le long d'un axe latitudinal. En effet, dans les zones tropicales, les espèces thalassotoques sont majoritaires et la productivité primaire en milieu dulçaquicole est supérieure à celle en milieu marin. Au contraire, dans les zones de hautes latitudes, les rapports de productivité s'inversent et le nombre d'espèces potamotoques augmente. Ainsi sur les onze espèces de migrants de la façade atlantique française, les thalassotoques ne comptent que trois espèces.

Depuis, McDowall (2008) a proposé une nouvelle interprétation basée sur plusieurs explications. Selon l'auteur, l'anadromie pourrait s'expliquer en plusieurs temps. La fin de l'ère glaciaire du Pléistocène a permis l'ouverture et donc la colonisation de nouveaux

habitats d'eau douce. Puis le réchauffement climatique du Pléistocène et la préférence des potamotoques pour les eaux fraîches auraient provoqué une migration vers les milieux marins pour éviter les conditions hivernales très rudes en milieu continental.

Mais les hypothèses de McDowall et Gross et al se contentent d'expliquer la présence de la stratégie d'histoire de vie majoritaire, c'est-à-dire de la présence des potamotoques sous les hautes latitudes et de la présence des thalassotoques dans les zones boréales. Les catadromes apparaissent alors toujours comme des espèces réagissant de manière opposée aux facteurs explicatifs proposés. Très peu d'études tentent d'expliquer les raisons de la catadromie en général.

Une fois encore, ces questions ont été abordées uniquement chez l'anguille. L'une des hypothèses les plus répandues repose sur un compromis entre croissance et survie (Cairns et al., 2009). Si la croissance des anguilles se révèle plus faible en eau douce, des auteurs ont aussi montré que la survie y était meilleure (Helfman et al., 1987). Toutefois pour compenser les différences de croissance, les taux de survie devraient être deux fois supérieurs en eau douce par rapport au milieu marin. Une seconde explication suggérée par Helfman et al (Helfman et al., 1987) et Oliveira (Oliveira, 1999) repose sur un système d'investissement reproductif différent selon le sexe. Les femelles choisiraient principalement les zones dulçaquicoles afin d'atteindre de grande taille mais en minimisant leur taux de croissance. Une grande taille de femelles entraîne alors une meilleure fécondité. En revanche, les mâles choisiraient de minimiser leur âge à la reproduction, en choisissant une croissance rapide, mais en milieu plus dangereux. Au final, les observations de terrains ne permettent pas de retenir cette hypothèse. Selon certains auteurs, la catadromie des anguilles pourrait s'expliquer par un vestige évolutif des climats passés (Aoyama, 2009; Tsukamoto and Aoyama, 1998). Enfin, une dernière explication pourrait être la présence d'un ancêtre commun marin pour toutes les espèces migratrices, qui aurait ensuite évolué en thalassotoques et potamotoques (McDowall, 1993).

Selon les règles de l'écologie évolutive, il existe un avantage évolutif à la catadromie. Plusieurs causes ont été évoquées dans la littérature, et les causes
--

historiquement admises sont aujourd'hui largement remises en cause. Il est donc très difficile actuellement de conclure sur ces causes. Mais de la même façon, il doit exister aussi un avantage évolutif pour les individus restant en zone marine. Nous sommes donc en présence de la même population, mais avec deux stratégies d'histoire de vie radicalement opposées mais qui permettent toutes deux d'optimiser la fitness des individus pratiquant cette stratégie.

Nous posons alors l'hypothèse d'une stratégie commune (la catadromie) définie comme un ensemble de règles de décision (les tactiques), mais avec une expression différentielle selon certains facteurs. La densité de population apparaît comme l'un des facteurs pouvant jouer ce rôle.

5.4.2 La catadromie est-elle l'expression de la pression de densité sur les deux composantes de la fitness ?

En considérant toujours que la fitness dépend de la survie et de la croissance d'un individu, d'une population ou d'une espèce, nous pouvons intégrer la notion de capacité d'accueil. Ainsi, chaque habitat, en fonction des refuges qu'il offre, des ressources alimentaires et des facteurs abiotiques (salinité et température) dont il dispose, présente un certain potentiel de favorabilité. Cette favorabilité est liée à sa capacité d'accueil et à la densité d'individus présents sur la zone. Plus le nombre de conspécifiques est élevé et se rapproche de ou dépasse la capacité d'accueil, plus la favorabilité baisse. Par définition, la favorabilité de ces habitats est assimilable à la fitness d'individus présents sur ces mêmes habitats. Si on considère maintenant que la survie et la croissance sont aussi dépendantes de la saturation de la capacité d'accueil de l'habitat, nous pouvons donc définir à nouveau la fitness comme :

$$Fitness \sim (Survie \times Croissance) \times \left(\frac{Capacité\ d'accueil}{Densité\ de\ conspécifiques} \right)$$

L'écologie comportementale nous indique qu'au niveau individuel ou populationnel, les espèces vont chercher à maximiser leur fitness. Nous pouvons donc postuler qu'elles vont migrer vers les habitats avec la plus grande favorabilité. Plus la favorabilité de la zone

diminue en raison de l'arrivée de nouveaux migrants, plus les individus vont migrer vers les zones qui pourtant présentaient un potentiel de favorabilité inférieur à l'origine. Cette théorie est la base de l'Ideal Free Distribution (**Figure 55**) (Fretwell, 1972; Fretwell and Lucas, 1970).

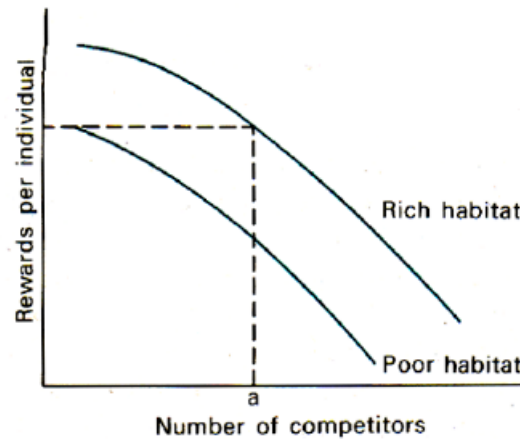


Figure 55 : Ideal free Distribution, d'après Fretwell (1972)

Selon cette théorie, les individus se distribuent en fonction du gain qu'ils vont obtenir à l'endroit où ils décident de se sédentariser. Ainsi, dans son expérience de 1972, Fretwell (1972) arrive à prédire la répartition des individus dans une structure expérimentale en fonction des rapports de quantité de nourriture disposée aux deux extrémités.

Nous proposons alors une représentation en 3 dimensions d'un modèle de distribution basé sur la théorie de l'Ideal Free Distribution et adaptée aux thalassotoques (**Figure 56**).

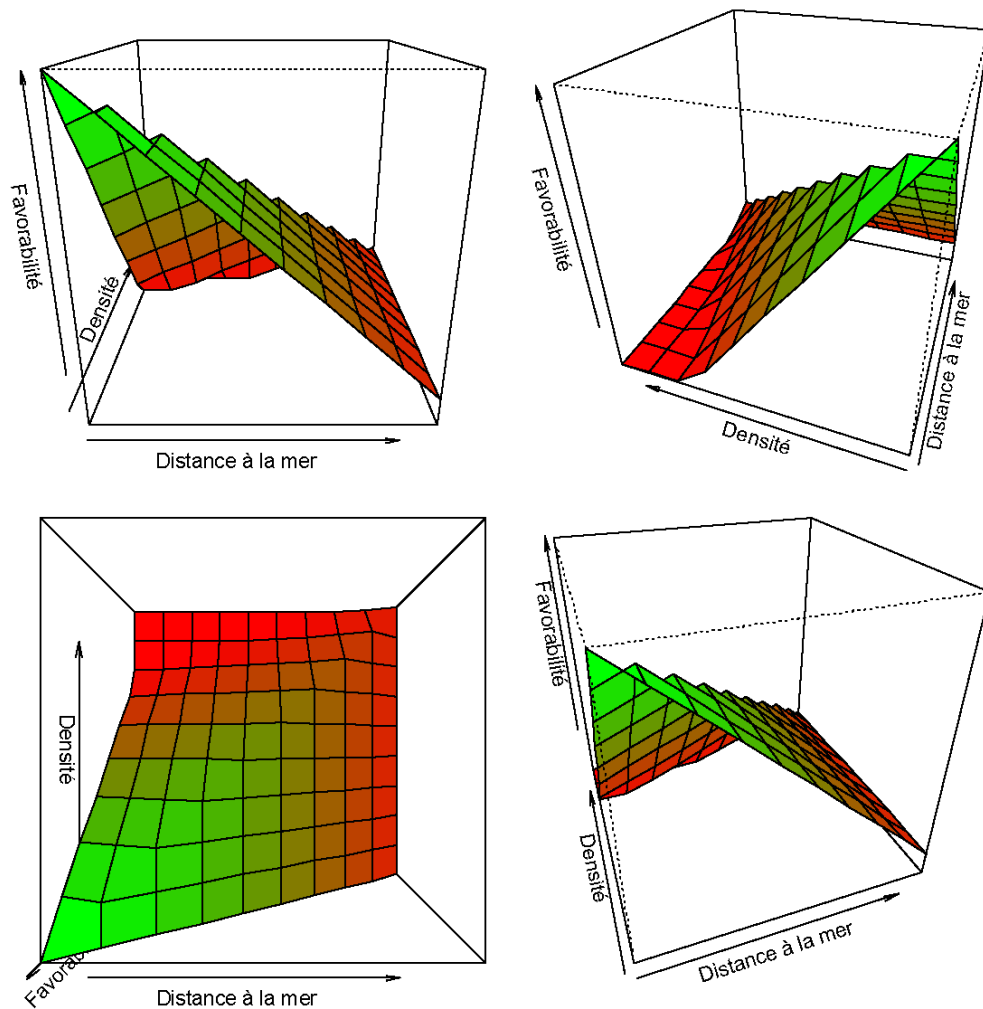


Figure 56 : Favorabilité des habitats (z) en fonction de la distance à la mer (x) et de la densité de conspécifiques (y)

L'axe x représente la distance à la mer. L'axe z représente la favorabilité des habitats que nous avons définie comme un produit de facteurs environnementaux (disponibilité en proie, présence d'abris, salinité et température adaptée) étroitement liée à la notion de fitness individuel et donc équivalent au gain individuel de Fretwell. Enfin, l'axe y représente la densité de conspécifiques des habitats, c'est-à-dire le nombre de compétiteurs de Fretwell. Le code couleur correspond à cette variable, le vert représentant une faible densité et le rouge une forte densité. Nous posons l'hypothèse de base d'une population virtuelle marine côtière et euryhaline qui colonise pour la première fois un nouvel environnement. Nous supposons une arrivée d'individus constante sur les zones côtières, donc sur le point d'origine de l'axe x « Distance à la mer ». Au début de la colonisation, les individus vont vers les habitats les plus favorables. Comme ils sont peu nombreux, il n'y a aucune saturation de

la capacité d'accueil. Les individus se concentrent donc dans les zones côtières, situées à l'origine de l'axe des x « Distance à la mer ». Plus le nombre d'individus dans la zone côtière augmente, plus les capacités d'accueil sont saturées et donc plus la favorabilité des habitats baisse. Cela correspond à une translation vers les hautes valeurs sur l'axe des y « Densité ». Ainsi, la favorabilité des habitats côtiers baisse et devient inférieure à celle des habitats plus amont, bien que plus faible à l'origine. Dans le cas d'une arrivée continue en zone côtière, il en résulterait donc une migration vers l'amont liée à la densité de population en zone côtière.

Ce modèle de déplacement virtuel a été basé sur une espèce marine côtière, avec une arrivée des larves continue et côtière. Pourtant, la distribution de cette population virtuelle sous l'influence de la pression de conspécifiques pourrait correspondre avec celle des thalassotoques et nous fait donc nous interroger sur la vraie nature des thalassotoques. **Et si les thalassotoques n'étaient que des espèces marines euryhalines opportunistes pouvant être poussées vers l'amont par la pression de densité de leurs propres espèces sur les zones côtières ? Les thalassotoques auraient les règles de décision génétique pour migrer en eau douce mais l'expression de ces gènes se ferait sous certaines contraintes extérieures, comme la densité de population.**

Ainsi, la distribution des individus se ferait le long d'un gradient décroissant orienté des zones côtières vers les rivières. Le flet européen et le mulot porc ont très peu été étudiés en milieu dulçaquicole et aucune étude n'a étudié la distribution des individus. En revanche, de nombreuses études ont été réalisées sur l'anguille européenne indiquant une distribution en fonction de la distance à la limite de marée dynamique (Feunteun et al., 2003; Ibbotson et al., 2002; Imbert, 2008; Laffaille et al., 2009; Lasne et al., 2008; Naismith and Knights, 1993), confortant notre hypothèse. Selon cette hypothèse, il existerait donc une seule population, qui sous la pression de population donnerait des sous-groupes que l'on qualifie actuellement de marine, estuarienne et thalassotoque. Cela impliquerait donc une restriction de l'aire de distribution continentale en fonction de la chute des stocks. La disparition actuelle des espèces thalassotoques de zones très amont où elles étaient historiquement présentes

pourrait confirmer notre hypothèse. En tout état de cause, cette hypothèse pourrait mériter des approfondissements.

Références bibliographiques

Aarestrup, K., Thorstad, E.B., Koed, A., Jepsen, N., Svendsen, J.C., Pedersen, M.I., Skov, C., Økland, F., 2008. Survival and behaviour of European silver eel in late freshwater and early marine phase during spring migration. *Fish. Manage. Ecol.* 15, 435-440.

Aarnio, K., Bonsdorff, E., Rosenback, N., 1996. Food and feeding habits of juvenile flounder *Platichthys flesus* (L.), and turbot *Scophthalmus maximus* (L.) in the Åland archipelago, northern Baltic Sea. *J. Sea Res.* 36, 311-320.

Acolas, M.L., Bégout Anras, M.L., Véron, V., Jourdan, H., Sabatié, M.R., Baglinière, J.L., 2004. An assessment of the upstream migration and reproductive behaviour of allis shad (*Alosa alosa* L.) using acoustic tracking. *ICES J. Mar. Sci.* 61, 1291-1304.

Alanärä, A., Brännäs, E., 1997. Diurnal and nocturnal feeding activity in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 2894-2900.

Allen, G.R., 1989. Freshwater fishes of Australia, in: Publications, T.F.H. (Ed.), Neptune City, New Jersey. .

Almeida, P.R., 1996. Estuarine movement patterns of adult thin-lipped grey mullet, *Liza ramada* (Risso) (Pisces, Mugilidae), observed by ultrasonic tracking. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 202, 137-150.

Almeida, P.R., 2003. Feeding ecology of *Liza ramada* (Risso, 1810) (Pisces, Mugilidae) in a south-western estuary of Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57, 313-323.

Almeida, P.R., H.T., S., Quintella, B.R., 2000. The migratory behaviour of the sea lamprey *Petromyzon marinus* L., observed by acoustic telemetry in river Mondego (Portugal), in: Moore, Russel (Eds.), *Advances in fish telemetry*. CEFAS, Lowestoft, Suffolk, pp. 99-108.

Almeida, P.R., Moreira, F., Costa, J.L., Assis, C.A., Costa, M.J., 1993. The feeding strategies of *Liza ramada* (Risso, 1826) in fresh and brackish water in the River Tagus, Portugal. *J. Fish Biol.* 42, 95-107.

- Amara, R., Selleslagh, J., Billon, G., Minier, C., 2009. Growth and condition of 0-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia* 627, 87-98.
- Andersen, B.S., Carl, J.D., Gronkjaer, P., Stottrup, J.G., 2005. Feeding ecology and growth of age 0 year *Platichthys flesus* (L.) in a vegetated and a bare sand habitat in a nutrient rich fjord. *J. Fish Biol.* 66, 531-552.
- Anderson, W.G., McKinley, R.S., Colavecchia, M., 1997. The use of clove oil as an anesthetic for rainbow trout and its effects on swimming performance. *N. Am. J. Fish. Manage.* 17, 301-307.
- Aoyama, J., 2009. Life history and evolution of migration in catadromous eels (Genus *Anguilla*). *Aqua-BioScience Monography* 2, 1-42.
- Aoyama, J., Sasai, S., Miller, M.J., Shinoda, A., Nakamura, A., Kawazu, K., Tsukamoto, K., 2002. A preliminary study of the movements of yellow and silver eels, *Anguilla japonica*, in the estuary of the Fukui River, Japan, as revealed by acoustic tracking. *Hydrobiologia* 470, 31-36.
- Aprahamian, M.W., 1988. Age structure of eel (*Anguilla anguilla*, L.) population in the rivers Severn (England) and Dee (Wales). *Aquaculture and Fisheries Management* 19, 365-376.
- Arendt, M.D., Lucy, J.A., Evans, D.A., 2001. Diel and seasonal activity patterns of adult tautog, *Tautoga onitis*, in lower Chesapeake Bay, inferred from ultrasonic telemetry. *Environ. Biol. Fishes* 62, 379-391.
- Arnold, G.P., Cook, P.H., 1984. Fish migration by selective tidal stream transport: first results with a computer model for the European continental shelf, in: McCleave, J.D., Arnold, G.P., Dodson, J.D., Neill, W.H. (Eds.), *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum Press, New York., pp. 227-261.
- Bainbridge, R., 1958. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of tail beat. *J. Exp. Biol.* 35, 109-133.

Barak, N.A.E., Mason, C.F., 1992. Population density, growth and diet of eels, *Anguilla anguilla* L., in two rivers in eastern England. *Aquaculture and Fisheries Management* 23, 59-70.

Baras, E., Jeandrain, D., Serouge, B., Philippart, J.C., 1998. Seasonal variations in time and space utilization by radio- tagged yellow eels *Anguilla anguilla* (L.) in a small stream. *Hydrobiologia* 372, 187-198.

Baras, E., Salmon, B., Philippart, J.C., 1994. Evaluation de l'efficacité d'une méthode d'échantillonnage par nasses de anguilles jaunes (*Anguilla anguilla* L.) en migration dans la Meuse. *Bull. Fr. Pech. Piscic.* 335, 7-16.

Bardonnet, A., Bolliet, V., Belon, V., 2005. Recruitment abundance estimation: Role of glass eel (*Anguilla anguilla* L.) response to light. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 321, 181-190.

Bardonnet, A., Dasse, S., Parade, M., Heland, M., 2003. Influence de l'alternance jour/nuit sur les déplacements des civelles en fluvarium. *Bull. Fr. Pech. Piscic.* 368, 9-20.

Bardonnet, A., Riera, P., 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: New insights from stable isotope analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 63, 201-209.

Beaulaton, L., Castelnaud, G., 2005. The efficiency of selective tidal stream transport in glass eel entering the gironde (France). *Bulletin Francais de la Pêche et de la Protection des Milieux Aquatiques*, 5-21.

Beaumont, W.R.C., Mann, R.H.K., 1984. The age, growth and diet of a freshwater population of the flounder, *Platichthys flesus* (L.), in southern England. *J. Fish Biol.* 25, 607-616.

Bégout Anras, M.L., Covès, D., Dutto, G., Laffargue, P., Lagardère, F., 2003. Tagging juvenile seabass and sole with telemetry transmitters: Medium-term effects on growth. *ICES J. Mar. Sci.* 60, 1328-1334.

Bégout Anras, M.L., Lagardère, J.P., Lafaye, J.Y., 1997. Diel activity rhythm of seabass tracked in a natural environment: Group effects on swimming patterns and amplitudes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 162-168.

- Benson, B., Krause, D., 1984. The concentration and isotopic fractionation of oxygen dissolved in freshwater and seawater in equilibrium with the atmosphere. *Limnol. Oceanogr.* 29, 620-632.
- Blaxter, J.H.S., 1969. Swimming speeds of fish. *FAO Fish. Rep.* 2.
- Blaxter, J.H.S., 1970. Light-fishes, in: Kinne, O. (Ed.), *Mar. Ecol. Wiley-Intersciences*, London, pp. 213-285.
- Boehlert, G.W., Mundy, B.C., 1988. Roles of behavioral and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. *Am. Fish. Soc. Symp.* 3, 51-67.
- Bolliet, V., Labonne, J., 2008. Individual patterns of rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels synchronized to water current reversal. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 362, 125-130.
- Bolliet, V., Lambert, P., Rives, J., Bardonnnet, A., 2007. Rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels. Synchronisation to water current reversal under laboratory conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 344, 54-66.
- Bonhommeau, S., 2008. Effets environnementaux sur la survie larvaire de l'Anguille (*Anguilla anguilla*) et conséquences sur le recrutement. *Agrocampus Rennes*.
- Bos, A.R., 1999a. Aspects of the life history of the european flounder (*Pleuronectes flesus* L. 1758) in the tidal river elbe. *University of Hamburg*, p. 129.
- Bos, A.R., 1999b. Tidal transport of flounder larvae (*Pleuronectes flesus*) in the Elbe River, Germany. *Arch. Fish. Marine Res.* 47, 47-60.
- Bos, A.R., Thiel, R., 2006. Influence of salinity on the migration of postlarval and juvenile flounder (*Pleuronectes flesus* L.) in a gradient experiment. *J. Fish Biol.* 68, 1411-1420.
- Bourque, M.C., Leblon, P.H., Cummins, P.F., 1999. Effects of tidal currents on Pacific salmon migration: Results from a fine-resolution coastal model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 839-846.

Bradbury, C., Green, J.M., Bruce-Lockhart, M., 1995. Home ranges of female cunner, *Tautoglabrus adspersus* (Labridae), as determined by ultrasonic telemetry. Can. J. Zool.-Rev. Can. Zool. 73, 1268-1279.

Breukelaar, A.W., Ingendahl, D., Vriese, F.T., De Laak, G., Staas, S., Klein Breteler, J.G.P., 2009. Route choices, migration speeds and daily migration activity of European silver eels *Anguilla anguilla* in the River Rhine, north-west Europe. J. Fish Biol. 74, 2139-2157.

Brown, L.D., Cai, T.T., DasGupta, A., 2001. Interval Estimation for a Binomial Proportion Statistical. Science 16, 101-133.

Brown, R.S., Harnish, R.A., Carter, K.M., Boyd, J.W., Deters, K.A., Eppard, M.B., 2010. An Evaluation of the Maximum Tag Burden for Implantation of Acoustic Transmitters in Juvenile Chinook Salmon. N. Am. J. Fish. Manage. 30, 499-505.

Bruslé, J., 1981. Food and feeding in grey mullets, in: Oren, O.H. (Ed.), Aquaculture of grey mullets. Cambridge University Press, pp. 185-217.

Bruslé, J., 1994. L'anguille européenne *Anguilla anguilla*, un poisson sensible aux stress environnementaux et vulnérable à diverses atteintes pathogènes. Bull. Fr. Pech. Piscic. 335, 237-260.

Bureau du Colombier, S., Bolliet, V., Bardonnnet, A., 2009. Swimming activity and behaviour of European *Anguilla anguilla* glass eels in response to photoperiod and flow reversal and the role of energy status. J. Fish Biol. 74, 2002-2013.

Bureau du Colombier, S., Bolliet, V., Lambert, P., Bardonnnet, A., 2007. Energy and migratory behaviour in glass eels (*Anguilla anguilla*). Physiology and Behavior 92, 684-690.

Cabral, H.N., Vasconcelos, R., Vinagre, C., França, S., Fonseca, V., Maia, A., Reis-Santos, P., Lopes, M., Ruano, M., Campos, J., Freitas, V., Santos, P.T., Costa, M.J., 2007. Relative importance of estuarine flatfish nurseries along the Portuguese coast. J. Sea Res. 57, 209-217.

Cairns, D.K., Secor, D.A., Morrison, W.E., Hallett, J.A., 2009. Salinity-linked growth in anguillid eels and the paradox of temperate-zone catadromy. J. Fish Biol. 74, 2094-2114.

Calles, O., Olsson, I.C., Comoglio, C., Kemp, P.S., Blunden, L., Schmitz, M., Greenberg, L.A., 2010. Size-dependent mortality of migratory silver eels at a hydropower plant, and implications for escapement to the sea. *Freshwat. Biol.* 55, 2167-2180.

Cambrony, M., 1983. Recrutement et biologie des stades juvéniles de mugilidae (Poissons - Téléostéens) dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais (Sales - Leucate, Lapalme, Bourdigou), Laboratoire de Biologie Marine. Université de Perpignan, p. 285.

Campos, W.L., Kloppmann, M., von Westernhagen, H., 1994. Inferences from the horizontal distribution of dab *Limanda limanda* (L.) and flounder *Platichthys flesus* (L.) larvae in the southeastern North Sea. *Neth J Sea Res* 32, 277-286.

Cassifour, P., 1975. Contribution à l'étude de la biologie des mugilidés des réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon. Université de Bordeaux 1, p. 104.

Castelnaud, G., Rochard, E., Gazeau, C., Cemagref Bordeaux, R., 2000. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - suivi des captures 1998 - étude de la faune circulante 1999

Titre traduit en anglais : Monitoring fish in 1998 and fishery in 1999 in the Gironde basin close to the nuclear power plant, p. 180 p.

Castonguay, M., Hodson, P.V., Moriarty, C., Drinkwater, K.F., Jessop, B.M., 1994. Is there a role of ocean environment in American and European eel decline ? *Fish. Oceanogr.* 3, 197-203.

Castonguay, M., McCleave, J.D., 1987. Vertical distributions, diel and ontogenic vertical migrations and net avoidance of leptocephali of *Anguilla* and other common species in the Sargasso Sea. *J. Plankton Res.* 9, 195-214.

Charles-Dominique, E., Albaret, J.J., 2003. African shads, with emphasis on the West African shad *Ethmalosa fimbriata*. *Am. Fish. Soc. Symp.* 2003, 27-48.

Chícharo, M.A., Chícharo, L., Morais, P., 2006. Inter-annual differences of ichthyofauna structure of the Guadiana estuary and adjacent coastal area (SE Portugal/SW Spain): Before and after Alqueva dam construction. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 70, 39-51.

- Ciccotti, E., Macchi, E., Rossi, A., Cataldi, E., Cataudella, S., 1993. Glass eel (*Anguilla anguilla*) acclimation to fresh water and seawater morphological changes of the digestive tract. J. Appl. Ichthyol. 9, 74-81.
- Cooper, J.A., Chapleau, F., 1998. Monophyly and intrarelationships of the family Pleuronectidae (Pleuronectiformes), with a revised classification. Fish. Bull. 96, 686-726.
- Creutzberg, F., 1958. Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). Nature 181, 357-358.
- Creutzberg, F., 1959. Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. Nature 184, 1961-1962.
- Creutzberg, F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. Neth J Sea Res 1, 257-302.
- Daverat, F., Limburg, K.E., Thibault, I., Shiao, J.C., Dodson, J.D., Caron, F., Tzeng, W.-N., Iizuka, Y., Wickström, H., 2006. Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 308, 231-241.
- Daverat, F., Martin, J., Fablet, R., Pecheyran, C., 2011. Colonisation tactics of three temperate catadromous species, Eel *Anguilla anguilla*, mullet *Liza ramada* and flounder *Platichthys flesus*, revealed by Bayesian multielemental otolith microchemistry approach. Ecol. Freshw. Fish 20, 42-51.
- de Lavergne, S., 2006. Eléments de connaissances apportés par le suivi des pêcheries existantes et la réalisation d'inventaires spécifiques sur la colonisation du bassin Gironde/Garonne/Dordogne par l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*). François Rabelais, Tours.
- De Veen, J.F., 1978. On selective tidal transport in the migration of North Sea Plaice (*Pleuronectes platessa*) and other flatfish species. Neth J Sea Res 12, 115-147.
- Deedler, C.L., 1984. Synopsis of biological data on the eel, FAO Fisheries Synopsis 80. FAO, Rome, p. 73.

Dekker, W., Casselman, J.M., Cairns, D.K., Tsukamoto, K., Jellyman, D.J., Lickers, H., 2003. Worldwide decline of eel resources necessitates immediate action. *Fisheries* 28, 28-30.

Dingle, H., 1980. Ecology and evolution of migration, in: Gauthreaux, S.A. (Ed.), *Animal migration, orientation and navigation*. Academic Press, New-York, pp. 1-101.

Dingle, H., 1996. *Migration: the biology of life on the move*. Oxford University Press.

Dou, S., Tsukamoto, K., 2007. Locomotor activity rhythm in the Japanese eel *Anguilla japonica* elvers. *Acta Oceanol Sin* 26, 76-89.

Downing, S.L., Prentice, E.F., Frazier, R.W., Simonson, J.E., Nunnallee, E.P., 2001. Technology developed for diverting passive integrated transponder (PIT) tagged fish at hydroelectric dams in the Columbia River Basin. *Aquac. Eng.* 25, 149-164.

Dowse, H.B., 2007. Statistical analysis of biological data, in: Rosato, E. (Ed.), *Circadian rhythms- Methods and protocols*. Humana Press inc., Totowa, New Jersey, pp. 29-45.

Dowse, H.B., Ringo, J.M., 1989. The search for hidden periodicities in biological time series revisited. *J. Theor. Biol.* 139, 487-515.

Edeline, E., 2005. Facteur du contrôle de la dispersion continentale chez l'anguille. Université Bordeaux III, p. 144.

Edeline, E., Beaulaton, L., Le Barh, R., Elie, P., 2007. Dispersal in metamorphosing juvenile eel *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 344.

Edeline, E., Dufour, S., Elie, P., 2005. Role of glass eel salinity preference in the control of habitat selection and growth plasticity in *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 304, 191-199.

Ege, V., 1939. A revision of the genus *Anguilla* Shaw: a systematic, phylogenetic and geographical study, Copenhagen.

Elie, P., 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L., dans l'estuaire de la Loire : Pêche écophysiologie et élevage. Université de Rennes I, p. 383.

Elie, P., Rochard, E., 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalité du phénomène et caractéristiques des individus. Bull. Fr. Pech. Piscic., 81-98.

Elliott, M., Dewailly, F., 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblages. Netherlands J. Aquat. Ecol. 29, 397-417.

Endler, J.A., 1978. A predator's view of animal color patterns, Evolutionary Biology. Springer, pp. 319-364.

Eriksson, L.O., 1978. Nocturnalism versus diurnalism - dualism within fish individuals, in: Thorpe, J.E. (Ed.), Rhythmic activity of fishes. Academic Press, London.

Espinoza, M., Farrugia, T.J., Webber, D.M., Smith, F., Lowe, C.G., 2011. Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals. Fisheries Research In Press, Accepted Manuscript.

Farrugio, H., 1975. Les muges (Poissons, Téléostéens) de Tunisie. Répartition et pêche, contribution à leur étude systématique et biologique. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, p. 201.

Feunteun, E., 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): An impossible bargain. Ecological Engineering 18, 575-591.

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. Towards a general theory, in: Aida, K., Tsukamoto, K., Yamauchi, K. (Eds.), Eel Biology. Springer-Verlag, Tokyo, pp. 191-213.

Fishbase.org.

Fisher, R.A., 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.

Fontaine, Y.A., 1994. L'argenture de l'anguille: métamorphose, anticipation, adaptation. Bull. Fr. Pech. Piscic. 335, 171-185.

Forward, R.B., Tankersley, R.A., 2001. Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 39, 305-353.

Freitas, V., Costa-Dias, S., Campos, J., Bio, A., Santos, P., Antunes, C., 2009. Patterns in abundance and distribution of juvenile flounder, *Platichthys flesus*, in Minho estuary (NW Iberian Peninsula). *Aquatic Ecology* 43, 1143-1153.

Fretwell, S.D., 1972. Populations in a seasonal environment. *Monogr Popul Biol* 5, 1-217.

Fretwell, S.D., Lucas, H.L., 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I Theoretical development. *Acta Biotheor.* 19, 16-36.

Gascuel, D., 1986. Flow carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgol Meeresunters* 40, 321-326.

Gautier, D., Hussenot, J., 2005. Les mulets des mers d'Europe : synthèse des connaissances sur les bases biologiques et les techniques d'aquaculture. Ifremer Plouzané, France.

Gibson, R.N., 1978. Lunar and tidal rhythms in fish, in: Thorpe, J.E. (Ed.), *Rhythmic activity of fishes*. Academic Press, New York, pp. 201-213.

Gibson, R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth J Sea Res* 32, 191-206.

Gibson, R.N., 2003. Go with the flow: tidal migration in marine animals. *Hydrobiologia* 503, 153-161.

Gisbert, E., Cardona, L., Castello, F., 1995. Competition between mullet fry. *J. Fish Biol.* 47, 414-420.

Gisbert, E., Cardona, L., Castello, F., 1997. Diel feeding rhythm of grey mullet fry in northeastern Spain. *Vie Milieu* 47, 47-51.

Grioche, A., Koubbi, P., Sautour, B., 1997. Ontogenic migration of *Pleuronectes flesus* larvae in the eastern English Channel. *J. Fish Biol.* 51, 385-396.

- Gross, M.R., 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313, 47-48.
- Gross, M.R., 1987. Evolution of diadromy in fishes. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 14-25.
- Gross, M.R., 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends Ecol. Evol.* 11, 92-98.
- Gross, M.R., Coleman, R.M., McDowall, R.M., 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* 239, 1291-1293.
- Gutt, J., 1985. The growth of juvenile flounders (*Platichthys flesus* L.) at Salinitus of 0, 5, 15 and 35‰. *Zeitschrift für angewandte Ichthyologie* 1, 17-26.
- Guyonnet, B., Aliaume, C., Albaret, J.J., Casellas, C., Zerbi, A., Lasserre, G., Chi, T.D., 2003. Biology of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) and fish diversity in the Ebrie Lagoon (Ivory Coast), a multipolluted environment. *ICES J. Mar. Sci.* 60, 259-267.
- Hamilton, W.D., 1964. The genetical evolution of social behaviour. I, II. *J. Theor. Biol.* 7, 1-52.
- Harlay, X., 2001. Influence de l'hydrodynamisme, en Manche orientale, sur la qualité trophique du milieu, la croissance et la survie des larves d'un poisson plat, le flet (*Pleuronectes flesus* L.). Université du Littoral - côte d'Opale, Brest, p. 272.
- Helfman, G.S., 1993. Fish behaviour by day, night and twilight, in: Pitcher, T.J. (Ed.), *The behaviour of teleost fishes*. Croom-Helm, London, pp. 366-387.
- Helfman, G.S., Facey, D.E., Hales, S.J., Bozeman, E.L.J., 1987. Reproductive ecology of the American eel. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 42-56.
- 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, 113.
- Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., 2005. Quantitative analysis of aggregation behavior in juvenile blacktip sharks. *Mar. Biol.* 147, 1239-1249.

Hobson, E.S., 1965. Diurnal-Nocturnal activity of some inshore fishes in the gulf of California. *Copeia* 1965, 291-302.

Hodder, K.H., Masters, J.E.G., Beaumont, W.R.C., Gozlan, R.E., Pinder, A.C., Knight, C.M., Kenward, R.E., 2007. Techniques for evaluating the spatial behaviour of river fish. *Hydrobiologia* 582, 257-269.

Hulet, W.H., Robins, C.R., 1989. The evolutionary significance of the leptocephalus larva, in: Böhlke, E.B. (Ed.), *Fishes of the Western North Atlantic*. Sears Foundation for Marine Research, New Haven, pp. 669-677.

Hutchinson, S., Hawkins, L.E., 1993. The migration and growth of O-group flounders *Pleuronectes flesus* in mixohaline conditions. *J. Fish Biol.* 43, 325-328.

Hutchinson, S., Hawkins, L.E., 2004. The relationship between temperature and the size and age of larvae and peri-metamorphic stages of *Pleuronectes flesus*. *J. Fish Biol.* 65, 448-459.

Ibbotson, A., Smith, J., Scarlett, P., Aprahamian, M.W., 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwat. Biol.* 47, 1696-1706.

Imbert, H., 2008. Stratégie conditionnelle contrôlant la dispersion continentale de l'anguille européenne. Université de Bordeaux 1, p. 194.

Imbert, H., Arrowsmith, R., Dufour, S., Elie, P., 2008. Relationships between locomotor behavior, morphometric characters and thyroid hormone levels give evidence of stage-dependent mechanisms in European eel upstream migration. *Horm. Behav.* 53, 69-81.

Imbert, H., Beaulaton, L., Rigaud, C., Elie, P., 2007. Evaluation of visible implant elastomer as a method for tagging small European eel. *J. Fish Biol.* 7, 1546-1556.

Ireland, L.C., Kanwisher, J.W., 1978. Underwater acoustic biotelemetry: procedures for obtaining information on the behaviour and physiology of free-swimming aquatic animals in their natural environments, in: Mostofsky, D.I. (Ed.), *The behavior of fish and other aquatic animals*. Academic Press, Boston, Massachusetts pp. 342 - 379.

- Jadot, C., Donnay, A., Acolas, M.L., Cornet, Y., Bégout Anras, M.L., 2006. Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of *Sarpa salpa* (Teleostei: Sparidae) in the Mediterranean Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 128-139.
- Jager, Z., 1998. Accumulation of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems estuary, Wadden Sea). *J. Sea Res.* 40, 43-57.
- Jager, Z., 1999. Selective Tidal Stream Transport of Flounder Larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49, 347-362.
- Jager, Z., 2001. Transport and retention of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard nursery (Ems estuary). *J. Sea Res.* 45, 153-171.
- Jager, Z., 2002. Across-channel distribution of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Eems-Dollard estuary and its effects on larval transport estimates. *ICES J. Mar. Sci.* 59, 1187-1198.
- Jager, Z., Mulder, H.P.J., 1999. Transport Velocity of Flounder Larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems Estuary). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49, 327-346.
- Javaraiah, J., 2010. Long-term variations in the mean meridional motion of the sunspot groups. *Astronomy and Astrophysics* 509.
- Javaraiah, J., Ulrich, R.K., Bertello, L., Boyden, J.E., 2009. Search for short-term periodicities in the Sun's surface rotation: A revisit. *Solar Physics* 257, 61-69.
- Jax, K., 2005. Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos* 111, 641-648.
- Jellyman, D.J., 1977. Invasion of a New Zealand freshwater stream by glass-eels of two *Anguilla* spp. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 11, 193-209.
- Jepsen, N., Schreck, C., Clements, S., Thorstad, E.B., 2003. A brief discussion on the 2% tag/bodymass rule of thumb, in: Spedicato, M.T., Lembo, G., Marmulla, G. (Eds.), *Aquatic telemetry: advances and applications*, Rome, pp. 255-259.

- Kawabata, Y., Okuyama, J., Mitamura, H., Asami, K., Yoseda, K., Arai, N., 2007. Post-release movement and diel activity patterns of hatchery-reared and wild black-spot tuskfish *Choerodon schoenleinii* determined by ultrasonic telemetry. *Fish. Sci.* 73, 1147-1154.
- Kawakami, Y., Mochioka, N., Kimura, R., Nakazono, A., 1999. Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid contents and immigration adaptability of Japanese glass-eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 238, 1-19.
- Kerstan, M., 1991. The importance of rivers as nursery grounds for 0- and 1-group flounder (*Platichthys flesus* L.) in comparison to the Wadden sea. *Neth J Sea Res* 27, 353-366.
- Kracht, R., 1982. On the geographic distribution and migration of I- and II- group eel larvae as studied during the 1979 Sargasso Sea expedition. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 35, 321-327.
- Krebs, J.R., Davies, N.B., 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*, Third ed. Blackwell Publishing, Oxford, U.K.
- LaBar, G.W., Hernando Casal, J.A., Delgado, C.F., 1987. Local movements and population size of European eels, *Anguilla anguilla*, in a small lake in southwestern Spain. *Environ. Biol. Fishes* 19, 111-117.
- Laffaille, P., Lasne, E., Baisez, A., 2009. Effects of improving longitudinal connectivity on colonisation and distribution of European eel in the Loire catchment, France. *Ecol. Freshw. Fish* 18, 610-619.
- Lambert, P., Pronier, O., Rochard, E., Martin-Vandembulcke, D., 1997. Analyse des données issues du suivi de la faune circulante aux abords de la centrale de Braud et Saint-Louis. Cas des juvéniles d'aloses (*Alosa alosa*), des crevettes blanches (*Palaemon longirostris*) et des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla*). EDF/Cemagref, Bordeaux, p. 36.
- Lasne, E., Acou, A., Vila-Gispert, A., Laffaille, P., 2008. European eel distribution and body condition in a river floodplain: Effect of longitudinal and lateral connectivity. *Ecol. Freshw. Fish* 17, 567-576.

- Lassalle, G., Crouzet, P., Rochard, E., 2009. Modelling the current distribution of European diadromous fishes: An approach integrating regional anthropogenic pressures. *Freshwat. Biol.* 54, 587-606.
- Lasserre, P., Gallis, J.-L., 1975. Osmoregulation and differential penetration of two grey mullets, *Chelon labrosus* (Risso) and *Liza ramada* (Risso) in estuarine fish ponds. *Aquaculture* 5, 323-344.
- Lauronce, V., 2010. Actions pour la sauvegarde de l'anguille européenne sur le bassin Gironde - Garonne - Dordogne (Janvier à Décembre 2009). MI.GA.DO.
- Le Dantec, J., 1955. Quelques observations sur la biologie des muges des réservoirs de Certes, à Audenge. *Revue des travaux de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes* 19, 93-117.
- Lecomte Finiger, R., 1992. Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Mar. Biol.* 114, 205-210.
- Lepage, M., Taverny, C., Piefort, S., Dumont, P., Rochard, E., Brosse, L., 2005. Juvenile sturgeon (*Acipenser sturio*) habitat utilization in the Gironde estuary as determined by acoustic telemetry., in: Spedicato, M.T., Marmulla, G., G., L. (Eds.), *Aquatic telemetry: advances and applications*,. FAO - COISPA,, Rome, pp. 169-177.
- Lévêque, C., 1995. L'habitat : être au bon endroit au bon moment ? *Bull. Fr. Pech. Piscic.*, 9-20.
- Levy, D.A., Cadenhead, A.D., 1995. Selective tidal stream transport of adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Fraser River Estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 1-12.
- Lucas, M.C., Mercer, T., Armstrong, J.D., McGinty, S., Rycroft, P., 1999. Use of a flat-bed passive integrated transponder antenna array to study the migration and behaviour of lowland river fishes at a fish pass. *Fisheries Research* 44, 183-191.
- Marchand, J., Tanguy, A., Laroche, J., Quiniou, L., Moraga, D., 2003. Responses of European flounder *Platichthys flesus* populations to contamination in different estuaries along the Atlantic coast of France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 260, 273-284.

- Martinho, F., Leitão, R., Neto, J.M., Cabral, H.N., Marques, J.C., Pardal, M.A., 2007. The use of nursery areas by juvenile fish in a temperate estuary, Portugal. *Hydrobiologia* 587, 281-290.
- Mason, T.J., Lowe, C.G., 2010. Home range, habitat use, and site fidelity of barred sand bass within a southern California marine protected area. *Fisheries Research* 106, 93-101.
- Masson, G., 1987. Biologie et écologie d'un poisson plat amphihalin, le flet (*Platichthys flesus* Linné, 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques. Université de Bretagne Occidentale, Nantes, p. 344.
- Matthews, K.R., 1990. An experimental study of the habitat preferences and movement patterns of copper, quillback, and brown rockfishes (*Sebastes* spp.). *Environ. Biol. Fishes* 29, 161-178.
- McCleave, J.D., Kleckner, R.C., 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). *J. cons. int. explor. mer.* 40, 262-271.
- McCleave, J.D., Wippelhauser, G.S., 1987. Behavioural aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 138-150.
- McDowall, R.M., 1987. The occurrence and distribution of diadromy among fishes. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 1-13.
- McDowall, R.M., 1988. Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments. Croom Helm, London.
- McDowall, R.M., 1993. A recent marine ancestry for diadromous fishes - Sometimes yes, but mostly no. *Environ. Biol. Fishes* 37, 329-335.
- McDowall, R.M., 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7, 443-462.
- McDowall, R.M., 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish Fish.* 8, 1-13.

McDowall, R.M., 2008. Why are so many boreal freshwater fishes anadromous? Confronting 'conventional wisdom'. *Fish Fish.* 9, 208-213.

McGovern, P., McCarthy, T.K., 1992. Elver migration in the River Corrib system, western Ireland. *Irish Fisheries Investigations. Serie A: Freshwater* 36, 25-32.

McMichael, G.A., Brad Eppard, M., Carlson, T.J., Carter, J.A., Ebberts, B.D., Brown, R.S., Weiland, M., Ploskey, G.R., Harnish, R.A., Daniel Deng, Z., 2010. The Juvenile salmon acoustic telemetry system: A new tool. *El Sistema de Telemetría Acústica para Juveniles de Salmón: Una nueva herramienta* 35, 9-22.

Meng, L., Gray, C., Taplin, B., Kupcha, E., 2000. Using winter flounder growth rates to assess habitat quality in Rhode Island's coastal lagoons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 201, 287-299.

Meng, L., Powell, J.C., Taplin, B., 2001. Using winter flounder growth rates to assess habitat quality across an anthropogenic gradient in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuaries* 24, 576-584.

Metcalfe, N.B., Fraser, N.H.C., Burns, M.D., 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *J. Anim. Ecol.* 68, 371-381.

Moore, A., Ives, M., Scott, M., Bamber, S., 1998a. The migratory behaviour of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts in the estuary of the River Conwy, North Wales. *Aquaculture* 168, 57-68.

Moore, A., Ives, S., Mead, T.A., Talks, L., 1998b. The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in the River Test and Southampton Water, southern England. *Hydrobiologia* 371-372, 295-304.

Morère, J.-L., Pujol, R., 2003. *Dictionnaire raisonné de Biologie*, Paris.

Moriarty, C., 1986. Riverine migration of young eels *Anguilla anguilla* (L.). *Fisheries Research* 4, 43-58.

Moriarty, C., 1987. Factors influencing recruitment of the Atlantic species of anguillid eels. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 483-491.

- Morrison, W.E., Secor, D.H., 2003. Demographic attributes of yellow-phase American eels (*Anguilla rostrata*) in the Hudson River estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60, 1487-1501.
- Müller, K., 1978. Locomotor activity of fish and environmental oscillations, in: Thorpe, J.E. (Ed.), *Rhythmic activity of fishes*. Academic Press, London.
- Munroe, T.A., 2009. *Platichthys flesus*, IUCN Red List of Threatened Species. IUCN 2010
- Murawski, S.A., Clayton, G.R., Reed, R.J., Cole, C.F., 1980. Movements of spawning rainbow smelt, *Osmerus mordax*, in a Massachusetts estuary. *Estuaries* 3, 308-314.
- Myers, G.S., 1949. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia* 2, 89-97.
- Naismith, I.A., Knights, B., 1993. The distribution, density and growth of the European eel, *Anguilla anguilla*, in the freshwater catchment of the River Thames. *J. Fish Biol.* 42, 217-226.
- Nissling, A., Westin, L., Hjerne, O., 2002. Reproductive success in relation to salinity for three flatfish species, dab (*Limanda limanda*), plaice (*Pleuronectes platessa*), and flounder (*Pleuronectes flesus*), in the brackish water Baltic sea. *ICES J. Mar. Sci.* 59, 93-108.
- Nyquist, H., 1928. Certain Topics in Telegraph Transmission Theory, Winter Convention of the A. I. E. E. Transactions of the A. I. E. E, New-York, pp. 617-644.
- Nyquist, H., 2002. Certain topics in telegraph transmission theory. *Proceedings of the IEEE* 90, 280-305.
- Oliveira, K., 1999. Life history characteristics and strategies of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 795-802.
- Otake, T., Inagaki, T., Hasumoto, H., Mochioka, N., Tsukamoto, K., 1998. Diel vertical distribution of *Anguilla japonica* leptoceplali. *Ichthyol. Res.* 45, 208-211.
- Page, L.M., Burr, B.M., 1991. A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico, in: Company, H.M. (Ed.), Boston, p. 432.

- Parker, S.J., McCleave, J.D., 1997. Selective tidal stream transport by American eels during homing movements and estuarine migration. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 77, 871-889.
- Parsons, D.M., Babcock, R.C., Hankin, R.K.S., Willis, T.J., Aitken, J.P., O'Dor, R.K., Jackson, G.D., 2003. *Snapper Pagrus auratus* (Sparidae) home range dynamics: Acoustic tagging studies in a marine reserve. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 262, 253-265.
- Partridge, B.L., 1982. The structure and function of fish schools. *Sci. Am.* 246, 114-123.
- Pasquaud, S., 2006. Les relations trophiques : éléments de structuration des peuplements ichtyologiques en milieu estuarien - Application à l'estuaire de la Gironde. Université de Bordeaux 1, p. 359 pp.
- Pasquaud, S., Pillet, M., David, V., Sautour, B., Elie, P., 2010. Determination of fish trophic levels in an estuarine system. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 86, 237-246.
- Paxton, J.R., Eschmeyer, W.N., 1998. Encyclopedia of fishes, in: Press, A. (Ed.), San Diego, CA.
- Paxton, J.R., Hoese, D.F., Allen, G.R., Hanley, J.E., 1989. Pisces. Petromyzontidae to Carangidae. Zoological Catalogue of Australia, in: Service, A.G.P. (Ed.), Canberra, p. 665.
- Peake, S., 1998. Sodium bicarbonate and clove oil as potential anesthetics for nonsalmonid fishes. *N. Am. J. Fish. Manage.* 18, 919-924.
- Pfeiler, E., 1999. Developmental physiology of elopomorph leptocephali. *Comp. Biochem. Physiol. A-Mol. Integr. Physiol.* 123, 113-128.
- Pincock, D.G., Voegeli, F.A., 1992. Quick course in underwater telemetry systems. Available at www.vemco.com, p. 32.
- Ramade, F., 2008. Dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité. Dunod, Paris.
- Raynie, R.C., Shaw, R.F., 1994. Ichthyoplankton abundance along a recruitment corridor from offshore spawning to estuarine nursery ground. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 39, 421-450.

Riede, K., 2000. Conservation and Modern Information Technologies: The Global Register of Migratory Species (GROMS). *J Int Wildl Law Policy* 3, 152-164.

Roberts, L.J., Taylor, J., Gough, P.J., Forman, D.W., de Leaniz, C.G., 2009. Night stocking facilitates nocturnal migration of hatchery-reared Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolts. *Fish. Manage. Ecol.* 16, 10-13.

Rochard, E., 2001a. Les espèces : ordre des pleuronectiformes, in: Keith, P., Allardi, J. (Eds.), *Atlas des poissons d'eau douce de France*. SPN / IEGB / MNHN, Paris, pp. 339-345.

Rochard, E., 2001b. Migration anadrome estuarienne des géniteurs de grande alose *Alosa alosa*, allure du phénomène et influence du rythme des marées. *Bull. Fr. Pech. Piscic.* 362/363, 853-867.

Roussel, J.M., Haro, A., Cunjak, R.A., 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 1326-1329.

Russel, F.S., 1976. *The eggs and planktonic stages of british marines fishes*, London.

Sackett, D.K., Able, K.W., Grothues, T.M., 2007. Dynamics of summer flounder, *Paralichthys dentatus*, seasonal migrations based on ultrasonic telemetry. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 74, 119-130.

Sampaio, L.A., Bianchini, A., 2002. Salinity effects on osmoregulation and growth of the euryhaline flounder *Paralichthys orbignyanus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 269, 187-196.

Sampaio, L.A., Freitas, L.S., Okamoto, M.H., Louzada, L.R., Rodrigues, R.V., Robaldo, R.B., 2007. Effects of salinity on Brazilian flounder *Paralichthys orbignyanus* from fertilization to juvenile settlement. *Aquaculture* 262, 340-346.

Schaffer, W.M., Elson, P.F., 1975. The adaptive significance of variations in life history among local populations of Atlantic salmon in North America. *Ecology* 56, 577-590.

Schmidt, J., 1909. Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel (*Anguilla vulgaris* Turt.). *Medd. Komm. Havund. Fisk.* III, 1-17.

- Schmidt, J., 1923. The breeding places of the eel. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 211, 179-208.
- Schoth, M., Tesch, F.-W., 1984. The vertical distribution of small 0-group *Anguilla* larvae in the Sargasso Sea with reference to other anguilliform leptocephali. Meeresforschung/Reports on Marine Research 30, 188-185.
- Shaw, E., 1978. Schooling fishes. American Scientist 66, 166-175.
- Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R., Collins, A.B., 2008. Variation in the performance of acoustic receivers and its implication for positioning algorithms in a riverine setting. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 65, 482-492.
- Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R., Hueter, R.E., 2002. Estimation of short-term centers of activity from an array of omnidirectional hydrophones and its use in studying animal movements. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 23-32.
- Sola, C., 1995. Chemoattraction of upstream migrating glass eels *Anguilla anguilla* to earthy and green odorants. Environ. Biol. Fishes 43, 179-185.
- Sola, C., Spanpanato, A., Tosi, L., 1993. Behavioural responses of glass eels (*Anguilla anguilla*) towards amino acids. J. Fish Biol. 42, 683-691.
- Sola, C., Tongiorgi, P., 1996. The effect of salinity on the chemotaxis of glass eels, *Anguilla anguilla*, to organic earthy and green odorants. Environ. Biol. Fishes 47, 213-218.
- Sorensen, P.W., 1986. Origins of the freshwater attractant(s) of migrating elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*. Environ. Biol. Fishes 17, 185-200.
- Stasko, A.B., 1975. Progress of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar*) along an estuary, observed by ultrasonic tracking. J. Fish Biol. 7, 329-338.
- Stearns, S.C., 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Annu. Rev. Ecol. Syst., 145-171.
- Strauss, R.E., 1979. Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. Trans. Am. Fish. Soc. 108, 344-352.

Summers, R.W., 1979. Life cycle and population ecology of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan estuary, Scotland. J. Nat. Hist. 13, 703 - 723.

Summers, R.W., 1980. The diet and feeding behaviour of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. Estuarine and Coastal Marine Science 11, 217- 232.

Tarpgaard, E., Mogensen, M., Grønkjær, P., Carl, J., 2005. Using short-term growth of enclosed 0-group European flounder, *Platichthys flesus*, to assess habitat quality in a Danish bay. J. Appl. Ichthyol. 21, 53-63.

Tesch, F.W., 1977. The eel. Chapman and Hall, London.

Tesch, F.W., 1978. Telemetric observations on the spawning migration of the eel (*Anguilla anguilla*) west of the European continental shelf. Environ. Biol. Fishes 3, 203-209.

Thibault, I., Dodson, J.J., Caron, F., 2007a. Yellow-stage American eel movements determined by microtagging and acoustic telemetry in the St Jean River watershed, Gaspé, Quebec, Canada. J. Fish Biol. 71, 1095-1112.

Thibault, I., Dodson, J.J., Caron, F., Tzeng, W., Iizuka, Y., Shiao, J., 2007b. Facultative catadromy in American eels: testing the conditional strategy hypothesis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 344, 219-229.

Thomson, J.M., 1966. The grey mullets, in: H., B. (Ed.), Oceanography and Marine Biology : an Annual Review. Allen & Unwin, London, pp. 301-355.

Thorpe, J.E., 1978. Rhythmic activity of fishes. Harcourt Brace Jovanovich, London.

Tongiorgi, P., Tosi, L., Balsamo, M., 1986. Thermal preferences in upstream migrating glass-eels of *Anguilla anguilla* (L.). J. Fish Biol. 28, 501-510.

Tosi, L., Sala, L., Sola, C., Spampinato, A., Tongiorgi, P., 1988. Experimental analysis of the thermal and salinity preferences of glass eels, *Anguilla anguilla* (L.), before and during the upstream migration. J. Fish Biol. 33, 721-733.

- Tosi, L., Sola, C., 1993. Role of geosmin, a typical inland water odor, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L) migration. *Ethology* 95, 177-185.
- Tosi, L., Sola, C., Spampanato, A., Tongiorgi, P., 1989. The behaviour of glass-eels of *Anguilla anguilla* (L.) towards salinity : discrimination and preferences. *Riv. Ital. Acquacolt.* 24, 219-223.
- Tosi, L., Spampanato, A., Sola, C., Tongiorgi, P., 1990. Relation of water odour, salinity and temperature to ascent of glass-eels, *Anguilla anguilla* (L.) : a laboratory study. *J. Fish Biol.* 36, 327-340.
- Trancart, T., Lambert, P., Rochard, E., Daverat, F., Coustillas, J., Roqueplo, C., Submitted. Alternative Flood Tide Transport tactics in catadromous species: *Anguilla anguilla*, *Liza ramada* and *Platichthys flesus*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*
- Trancart, T., Lambert, P., Rochard, E., Daverat, F., Roqueplo, C., Coustillas, J., 2011. Swimming activity responses to water current reversal support selective tidal-stream transport hypothesis in juvenile thinlip mullet *Liza ramada*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 399, 120-129.
- Tsukamoto, K., Aoyama, J., 1998. Evolution of freshwater eels of the genus *Anguilla*: a probable scenario. *Environ. Biol. Fishes* 52, 139-148.
- Tsukamoto, K., Arai, T., 2001. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 220, 265-276.
- Tsukamoto, K., Nakai, I., Tesch, F.W., 1998. Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396, 635-636.
- van den Thillart, G., van Ginneken, V., Korner, F., Heijmans, R., van der Linden, R., Gluvers, A., 2004. Endurance swimming of European eel. *J. Fish Biol.* 65, 312-318.
- Van der Land, M.A., 1991. Distribution of flatfish eggs in the 1989 egg surveys in the southeastern North Sea, and mortality of plaice and sole eggs. *Neth J Sea Res* 27, 277-286.

- Van Der Veer, H.W., Berghahn, R., Rijnsdorp, A.D., 1994. Impact of juvenile growth on recruitment in flatfish. *Neth J Sea Res* 32, 153-173.
- Van Der Veer, H.W., Bergman, M.J.N., Dapper, R., Witte, J.I., 1991. Population dynamics of an intertidal 0-group flounder *Platichthys flesus* population in the western Dutch Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73, 141-148.
- van Ginneken, V.J.T., van den Thillart, G.E.E.J.M., 2000. Physiology - Eel fat stores are enough to reach the Sargasso. *Nature* 403, 156-157.
- van Ginneken, V.J.T., Vianen, G., Muusze, B., Palastra, A., Verschoor, L., Lugten, O., Onderwater, M., van Schie, S., P., N., van Heeswick, R., Eding, E., van den Thillart, G., 2005. Gonad development and spawning behaviour of artificially-matured European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Anim. Behav.* 55, 203-218.
- Verheijen, F.J., De Groot, S.J., 1967. Diurnal activity pattern of plaice and flounder (Pleuronectidae) in aquaria. *Neth J Sea Res* 3, 383-390.
- Vianet, R., 1985. Le Flet du Golf du Lion : systématique - écobiologie - pêche. Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- Vollestad, L.A., Jonsson, B., 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river: Evidence for density-dependent mortality, and development of a model for predicting yield. *J. Anim. Ecol.* 57, 983-997.
- Wasserman, L., 1991. An inferential interpretation of default priors, in: report, T. (Ed.). Carnegie-Mellon University.
- Watanabe, S., Aoyama, J., Tsukamoto, K., 2009. A new species of freshwater eel *Anguilla luzonensis* (Teleostei: Anguillidae) from Luzon Island of the Philippines. *Fish. Sci.* 75, 387-392.
- Wheeler, A., 1969. The fishes of the British Isles and North-West Europe
- Wheeler, A., 1992. A list of the common and scientific names of fishes of the British Isles. *J. Fish Biol.* 41.

- White, E.M., Knights, B., 1997a. Dynamics of upstream migration of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in the Rivers Severn and Avon, England, with special reference to the effects of man-made barriers. *Fish. Manage. Ecol.* 4, 311-324.
- White, E.M., Knights, B., 1997b. Environmental factors affecting migration of the European eel in the rivers Severn and Avon, England. *J. Fish Biol.* 50, 1104-1116.
- Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J., Tortonese, E., 1986. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. UNESCO, p. 1473.
- Winter, H.V., Jansen, H.M., Breukelaar, A.W., 2007. Silver eel mortality during downstream migration in the River Meuse, from a population perspective. *ICES J. Mar. Sci.* 64, 1444-1449.
- 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.
- Winter, J.D., 1996. Underwater biotelemetry, in: L. A. Nielsen, a.D.L.J. (Ed.), *Fisheries techniques*. American fisheries Society, Bethesda, MD., pp. 555 - 590.
- Wippelhauser, G.S., McCleave, J.D., 1987. Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) utilizing selective tidal stream transport. *J. cons. int. explor. mer.* 44, 80-89.
- Wippelhauser, G.S., McCleave, J.D., 1988. Rhythmic activity of migrating juvenile American eels *Anguilla rostrata*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 68, 81-91.
- Wirjoatmodjo, S., Pitcher, T.J., 1984. Flounders follow the tides to feed: Evidence from ultrasonic tracking in an estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 19, 231-241.
- Zheng, M., Kashimori, Y., Hoshino, O., Fujita, K., Kambara, T., 2005. Behavior pattern (innate action) of individuals in fish schools generating efficient collective evasion from predation. *J. Theor. Biol.* 235, 153-167.

Résumé :

Les poissons migrateurs thalassotoques réalisent des migrations pour changer de biomes à deux moments de leur vie. La première migration est une migration anadrome qui a lieu au stade juvénile. Après une phase de croissance en eau douce, ils réalisent une migration catadrome vers les habitats marins, afin de s'y reproduire.

Il existe une très forte diversité, écologique et morphologique, au sein de ce groupe qui partage une stratégie d'histoire de vie commune : la catadromie. En décomposant par phases la migration anadrome de colonisation des bassins versants, cette étude avait pour objectif de mettre en évidence les tactiques déployées lors de cette colonisation, puis de les comparer afin de mettre en évidence d'éventuelles variations, appelées « variants ».

Deux méthodologies principales ont été utilisées : les premières phases de colonisation ont été étudiées en structures expérimentales. Pour les individus âgés de un an et plus, une approche de suivi par télémétrie acoustique a été choisie.

Un patron global de migration de colonisation des bassins versants par les thalassotoques a ainsi pu être proposé. Des variants interspécifiques liés à l'écologie et à la morphologie des espèces ont aussi pu être mis en évidence, ainsi que des variations intraspécifiques. Ces variations suggèrent l'existence de différentes stratégies d'histoire de vie au sein d'une même espèce de thalassotoques.

Mots clés :

Thalassotoques ; juvéniles ; migration ; colonisation ; anguille ; flet ; mulot