

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université
le 16 décembre 2024 par

Amélie HOSTE

**Croissance de l'anguille européenne en
milieu lagunaire méditerranéen :
comparaison inter-habitats de la démographie,
des tactiques d'utilisation de l'habitat et
de la condition des futurs géniteurs**

Discipline

Sciences de l'environnement

Spécialité

Océanographie

École doctorale

ED 251 - SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

Laboratoire/Partenaires de recherche

Tour du Valat, Institut de recherche pour la
conservation des zones humides
méditerranéennes

• **Composition du jury**

- Caroline DURIF Rapportrice
• Senior Research scientist, Institute of Marine Research, Norway
- Etienne PREVOST Rapporteur
• Directeur de Recherche, INRAE, UMR ECOBIOP, St Pée sur Nivelles
- Anthony ACOU Examineur
• Ingénieur de Recherche, OFB, UAR PatriNat et Pole MIAME, Dinard et Rennes
- Audrey DARNAUDE Examinatrice
• Chargée de Recherche, CNRS, UMR Marbec, Montpellier
- Hervé CAPRA Président du jury
• Directeur de Recherche, INRAE, UMR RiverLy, Lyon
- Jean-Christophe POGGIALE Directeur de thèse
• Professeur, Aix-Marseille Université, ECOMAD, Marseille
- Delphine NICOLAS Co-encadrante de thèse
• Chargée de Recherche, Tour du Valat, Arles
- Colin BOUCHARD Membre invité
- Chef de projets scientifiques, SCIMABIO Interface, St Pée sur Nivelles

Affidavit

Je soussigné, Amélie Hoste, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Jean-Christophe Poggiale et Delphine Nicolas, dans le respect des principes d'honnêteté, d'intégrité et de responsabilité inhérents à la mission de recherche. Les travaux de recherche et la rédaction de ce manuscrit ont été réalisés dans le respect à la fois de la charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et de la charte d'Aix-Marseille Université relative à la lutte contre le plagiat.

Ce travail n'a pas été précédemment soumis en France ou à l'étranger dans une version identique ou similaire à un organisme examinateur.

Fait à Arles, le 21 octobre 2024



Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la [Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Liste de publications et participation aux conférences

1) Liste des publications réalisées dans le cadre du projet de thèse :

1. Hoste Amélie, Bouchard Colin, Poggiale Jean-Christophe, Nicolas Delphine. **2024**. European eel (*Anguilla anguilla*) survival modelling based on a 22-year capture-mark-recapture survey of a Mediterranean subpopulation. *Journal of Fish Biology*. <https://doi.org/10.1002/jbf.15939>
2. Hoste Amélie, Lagarde Raphaël, Amilhat Elsa, Bouchard Colin, Bustamante Paco, Covaci Adrian, Faliex Elisabeth, Migne Emmanuelle, Poma Giulia, Tetrel Claire, Verbrugghe Klervi, Vey Payre Hugo, Nicolas Delphine. **2024**. Investigating the health status of European silver eels in the Camargue, a French Mediterranean lagoon complex. *Environmental Science and Pollution Research*. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11356-024-35815-0>
3. Hoste Amélie, Daverat Françoise, Siréjol Juliette, Barbotin Gaele, Brion Emilie, Danhiez François, Pécheyran Christophe, Poggiale Jean-Christophe, Nicolas Delphine. **2024**. Living in a complex and challenging Mediterranean lagoon: retrospective analysis of habitat use and stressful experiences of European eels (*Anguilla anguilla*). *En préparation pour Estuarine, Coastal and Shelf Science*
4. Hoste Amélie, Bouchard Colin, Poggiale Jean-Christophe, Nicolas Delphine. **2024**. Comparative analysis of European eel (*Anguilla anguilla*) subpopulations in a Mediterranean lagoon complex: abundance and life history traits. *En préparation pour PCI Ecology*

2) Participation aux conférences et écoles d'été au cours de la période de thèse :

1. Conservation de l'espèce : Le cas de l'anguille européenne. **Oral**. *Les Sciences pluri'elles, Dans les bras du Rhône*, Novembre 2021. Arles, France.
2. 4^{ème} Edition, Bonnes pratiques pour une recherche reproductible en écologie numérique. **Workshop**. *FRB- Cesab et GdR EcoStat*, Novembre 2022. Montpellier, France.
3. Les Doctoriales de la Biodiversité 2023. **Workshop**. *Biosena*, Février 2023. Biarritz, France.
4. Croissance de l'anguille européenne en milieu lagunaire méditerranéen. **Poster**. *Les Doctoriales*, Février 2023. Biarritz, France.
5. Estimation of life-history traits of an European eel stock in a Mediterranean drainage channel through long-term capture-mark-recapture monitoring. **Poster**. *EURING 2023*, Avril 2023. Montpellier, France.

6. Integrated Models in population Ecology and Species Distribution Modeling. **Workshop**. *EURING 2023*, Avril 2023. Montpellier, France.
7. Estimation of life-history traits of an European eel stock in a Mediterranean drainage channel through long-term capture-mark-recapture monitoring. **Oral**. *30^{ème} Congrès de l'Ecole Doctorale 251*, Mai 2023. Marseille, France.
8. València International Bayesian Analysis Summer School. **Ecole d'été**. *6^{ème} édition de VIBASS – Universitat de València*, Juillet 2023. Valence, Espagne.
9. Estimation of survival probability for a European eel Mediterranean stock through a long-term capture-mark-recapture monitoring. **Oral**. *9^{èmes} journées du GdR Ecologie Statistique*, Octobre 2023. Lyon, France.
10. Estimation de paramètres démographiques d'une sous-population méditerranéenne de l'anguille européenne à partir d'un suivi en capture-marquage-recapture. **Oral**. *Journées Poissons Migrateurs en Rhône-Méditerranée, 8^{ème} édition*. Novembre 2023. Montpellier, France.
11. runMCMCbtadjust : Démonstration d'un package R pour faciliter l'utilisation de « Monte Carlo Markov Chains » en statistique Bayésienne. **Workshop**. *10^{èmes} journées du GdR Ecologie Statistique*, Avril 2024. Montpellier, France.
12. Investigating health status of silver eels in a Mediterranean lagoon. **Poster**. *2nd International Eel Science Symposium*, Juillet 2024. Liverpool, Royaume-Uni.

Résumé

L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) est une espèce panmictique au cycle de vie complexe, se reproduisant en mer et grandissant dans les eaux continentales, sur une vaste zone allant des côtes nord-africaines au nord de l'Europe. Comme d'autres poissons migrateurs diadromes, elle est confrontée à de multiples menaces. Depuis les années 1980, son recrutement a chuté de plus de 95 %. Classée en danger critique d'extinction, l'anguille bénéficie depuis 2007 d'un règlement européen visant à reconstituer son stock, avec notamment des mesures axées sur l'augmentation du nombre d'anguilles argentées, futurs reproducteurs. Une meilleure compréhension de la croissance de l'anguille durant sa phase continentale est cruciale, car c'est à ce stade que des mesures de gestion efficaces peuvent être appliquées. Lors de cette phase, l'anguille peut coloniser une grande diversité d'habitats que ce soit entre individus ou pour un même individu, illustrant sa remarquable plasticité phénotypique. En effet, les traits d'histoire de vie de l'anguille varient en fonction des conditions environnementales. Des tendances générales montrent une croissance plus rapide de l'anguille dans le sud de son aire de répartition, ainsi que dans les milieux saumâtres comparés à ceux d'eau douce. La majorité des études sur la croissance de l'anguille s'est concentrée sur les milieux d'eau douce, saumâtres ou marins de la façade atlantique, laissant les écosystèmes méditerranéens largement sous-étudiés. Les milieux lagunaires méditerranéens, qui favorisent la croissance rapide de l'anguille et possèdent un potentiel élevé de production de futurs géniteurs, joueraient un rôle essentiel dans la reconstitution du stock européen. Au sein de ces milieux, la diversité des habitats présents, allant d'oligohalins à hyperhalins, contribue à l'expression d'une grande variabilité des traits d'histoire de vie de l'anguille. Cette thèse explore la croissance de l'anguille à l'intérieur d'un complexe lagunaire méditerranéen, le delta du Rhône (France), en étudiant l'influence du type d'habitat sur la production d'anguilles argentées, en termes de quantité et de qualité, et en examinant les tactiques d'utilisation de l'habitat par l'anguille durant sa croissance. Ces travaux se sont basés sur une variété de méthodes dont la modélisation, la sclérochronologie, les quantifications microchimiques, et les analyses écotoxicologiques et épidémiologiques. Cette approche multidisciplinaire a montré l'existence de sous-populations distinctes en termes d'abondance, de sex-ratio et de traits d'histoire de vie, avec une forte variabilité entre et au sein des sites étudiés. L'étang du Vaccarès, une lagune mésohaline à euhaline, semble offrir les meilleures conditions pour la production d'anguilles argentées, en bonne condition corporelle, un taux de croissance élevé, un âge à l'argenture précoce et une abondance significative en faveur des mâles. En revanche, les anguilles du canal d'eau douce du Fumemorte montrent les taux de croissance et les abondances les plus faibles avec un sex-ratio en faveur des femelles et des taux de survie élevés. La diversité des habitats dans le complexe lagunaire de Camargue apparaît essentielle pour maintenir la variabilité des traits d'histoire de vie de l'anguille. Certains habitats propices à la croissance de l'anguille sont fortement pollués, entraînant une contamination des

individus, et souligne l'urgence d'améliorer la qualité de l'eau. Les connaissances acquises offrent une base de référence pour envisager des actions visant à améliorer la production d'anguilles en bonne condition corporelle et sanitaire, tout en tenant compte des spécificités des types d'habitat.

Mots clés : *Anguilla anguilla* ; Capture-Marquage-Recapture ; Complexe lagunaire méditerranéen ; Croissance ; Ecologie aquatique ; Etat sanitaire ; Modélisation bayésienne ; Otolithe

Abstract

The European eel (*Anguilla anguilla*) is a panmictic species with a complex life cycle, breeding at sea and growing in continental waters over a vast area stretching from the coasts of North Africa to northern Europe. Like other diadromous migratory fish, it faces multiple threats. Since the 1980s, recruitment has declined by more than 95%. Listed as critically endangered, the eel has benefited since 2007 from a European regulation to rebuild its stock, with measures focused on increasing the number of silver eels, the future spawners. A better understanding of the growth of eels during their continental phase is crucial, as it is during this phase that effective management measures can be applied. During this phase, eels can colonise a wide variety of habitats, both within and between individuals, illustrating their remarkable phenotypic plasticity. Eel life history traits vary according to environmental conditions. General trends show that eels grow faster in the southern part of their range and in brackish environments compared to freshwater. Most studies on eel growth have focused on freshwater, brackish or marine environments along the Atlantic coast, leaving Mediterranean ecosystems largely understudied. Mediterranean lagoon environments, which are conducive to rapid eel growth and have a high potential for the production of future spawners, are thought to play a key role in the recovery of the global stock. Within these environments, the diversity of habitats, ranging from oligohaline to hyperhaline, contributes to the expression of great variability in eel life history traits. This thesis examines eel growth within a Mediterranean lagoon complex, the Rhône Delta (France), by studying the influence of habitat type on silver eel production, both in terms of quantity and quality, and by examining the tactics of habitat use by eels during growth. This work was based on a variety of methods, including modelling, sclerochronology, microchemical quantification, ecotoxicological and epidemiological analyses. This multidisciplinary approach has revealed distinct subpopulations in terms of abundance, sex ratio and life history traits, with high variability between and within the sites studied. The Vaccarès lagoon, a mesohaline to euhaline lagoon, seems to offer the best conditions for the production of silver eels, with high condition factor, high growth rate, early age at silvering and significant abundance in favour of males. In contrast, eels from the freshwater canal of Fumemorte show the lowest growth rates and abundances, with a sex ratio favouring females and high survival rates. Habitat diversity in the Camargue lagoon complex appears to be essential for maintaining variability in eel life history traits. Some habitats suitable for eel growth are heavily polluted, leading to contamination of individuals and underlining the urgent need to improve water quality. The knowledge gained provides a basis for considering measures to improve the production of eels in good condition and health, taking into account the specific characteristics of each type of habitat.

Keywords: *Anguilla anguilla*; Aquatic ecology; Bayesian modelling; Capture-Mark-Recapture; Growth; Health status; Mediterranean lagoon complex; Otolith

Remerciements

"Happiness is only real when shared." - Christopher McCandless in *"Into the Wild"*

On vous dit souvent que la thèse c'est une expérience de vie.

En effet c'est d'une richesse indéfinissable... C'est en même temps un mélange étrange entre une ouverture sur le monde et une rétrospection sur soi-même. On m'a souvent demandé si « la thèse, ce n'est pas trop dure », ce à quoi je répondais que non, je suis épanouie en thèse. Comment ne l'aurai-je pas été alors que j'ai eu la chance de travailler dans des lieux magnifiques. Le matin, en courant dans le domaine de la Tour du Valat, j'observais le lever de soleil avec un vol de grues à l'horizon, je tournais la tête sur la gauche et là les taureaux m'accompagnaient sur quelques foulées, puis dans les champs à droite, les vanneaux huppés, les grues, et les faisans picoraient tranquillement et d'un coup, en face de moi, un renard déboulait, me regardait et s'en allait aussi tôt. Ce type de matinée ne pouvait qu'annoncer une bonne journée ! A Marseille, les sorties étaient plus ponctuées par la présence des différentes familles de sanglier (une version originale du saute-mouton ?). A St Pée sur Nivelles, ce sont les milans et les podjoks qui façonnaient le paysage. Et finalement, à Perpignan, sur le trajet du bureau je croisais régulièrement des écureuils en train de s'amuser de la gravité.

Pendant ces trois ans de thèse, j'ai eu la chance de rencontrer une multitude de personnes, que ce soit lors de mes séjours dans les différents instituts de recherche, lors des diverses activités sportives, ou encore lors des conférences et formations auxquelles j'ai assisté. J'ai eu la chance de rencontrer des gens merveilleux qui, chacun à sa manière, m'ont apporté quelque chose. Je souhaite donc remercier toutes ces personnes.

Mes premiers remerciements sont pour **Delphine Nicolas, Jean-Christophe Poggiale** et **Colin Bouchard** qui m'ont donné l'opportunité de réaliser cette thèse. Merci à vous, d'abord pour la confiance que vous m'avez donnée durant ces trois ans et puis surtout pour votre soutien. Vous avez toujours été derrière moi et à m'encourager ! Certes, mon sujet de thèse est passionnant, il m'a animée depuis le début et m'anime encore mais je n'aurais pas pris autant de plaisir à l'étudier si vous n'aviez pas été présents, à me soutenir et m'aiguiller. Je vous remercie pour m'avoir permis de découvrir différents cadres de travail, tous formidables, que ce soit à la Tour du Valat, au MIO, à l'INRAE de St Pée sur Nivelles ou le CEFREM à Perpignan. Delphine, tu dis souvent que je suis directe dans mes messages, donc pour ne pas te contredire : j'ai été une thésarde épanouie à vos côtés. Un immense merci !

Je tiens à remercier les membres de mon jury de thèse d'avoir accepté d'évaluer mes travaux : **Anthony Acou**, Ingénieur de Recherche à l'UAR PatriNat et au pôle MIAME (OFB-MNHN-CNRS-IRD) (Dinard et Rennes, France), **Audrey Darnaude**, Chargée de recherche au CNRS (Marbec, Montpellier, France), **Caroline Durif**, Senior Research scientist at the Institute of Marine Research (Austevoll research station, Storebø, Norway), **Etienne Prévost**, Directeur de Recherche INRAE à l'UMR ECOBIOP (Saint Pée sur Nivelles, France)

et **Hervé Capra**, Directeur de Recherche INRAE à l'UMR RiverLy (EcoFlow, Villeurbanne, France).

Je ressors de ces trois ans de thèse avec de nombreuses questions mais une unique certitude : je ne me suis pas ennuyée pendant cette thèse ! En effet, dès mon arrivée à la Tour du Valat à l'automne 2021, j'ai débuté avec du terrain (heureusement qu'il y avait une équipe de choc, un grand merci à eux !), puis j'ai enchaîné avec un séjour à l'INRAE de St Pée sur Nivelles et finalement j'ai terminé cette première année de thèse au MIO à Marseille. Cela fut très riche et intéressant, d'autant plus que j'ai pu refaire des séjours dans les différents instituts en deuxième et troisième année. Durant cette dernière année, j'ai même eu l'opportunité d'ajouter une nouvelle destination, l'Université de Perpignan, où j'ai été accueillie par une équipe géniale ! A chaque fois, j'ai eu un accueil au top je me suis tellement bien sentie dans chaque endroit et c'était tellement riche d'un point de vue professionnel mais également personnel donc un immense merci à tout le monde !

Sous les conseils bienveillants du **Docteur Verniest** (alias Mister Dindon), j'ai commencé à rédiger mes remerciements au cours de ma seconde année de thèse. Ne voulant oublier personne, j'écrivais donc des petites anecdotes au cours de ma thèse. J'ai eu la chance d'aller dans plusieurs instituts de recherche et de rencontrer tant de personnes formidables que je suis arrivée à plus de 10 pages (et sans avoir encore fini !). Bref, vous l'aurez compris, mon objectif était de prendre ce temps pour remercier tous les êtres vivants (humains et non-humains) que j'ai rencontrés au cours de ces trois ans mais également ceux qui partagent ma vie depuis plus longtemps et qui sont toujours présents à mes côtés. Alors oui le non humain et humain car les chevaux de la Tour m'ont beaucoup soutenue durant ma thèse. Finalement, les non-humains entraînent tellement de belles rencontres humaines (par ex., autour des chevaux, des oiseaux et autres taxons, bref on accède au vaste monde des naturalistes).

Sachant qu'une action vaut mieux que mille mots et que je doute que mes paroles soient à la hauteur de ce que vous m'avez apporté, je choisis de faire des remerciements plus généraux. Et en contrepartie, je propose à tous ceux qui m'ont entourée, épaulée, qu'on se retrouve pour toutes sortes d'activités (randonnée, surf, course, bar, escalade, bivouac, cuisine, pala...)* durant lesquelles je vous ferai mes remerciements de vive voix !

Durant mon séjour en Camargue,

Je remercie sincèrement toutes les personnes que j'ai rencontrées en Camargue, que ce soit à la Tour du Valat, à la boxe, à l'escalade, dans les structures « collègues » (coucou la Réserve, le Parc, les Marais du Vigueirat, MRM...), ou encore lors des soirées à Arles. En résumé, je tiens également à remercier les acteurs du territoire que j'ai rencontré et qui m'ont apporté diverses visions de Camargue. En particulier, je tiens à remercier les pêcheurs professionnels Michel Bénézech et Christian Ribero pour leur aide.

Tout d'abord une mention spéciale pour les personnes qui font de la Tour du Valat un lieu extraordinaire où travailler et y vivre est fantastique. Merci à tous les résidents qui ont fait partie, le temps d'un stage, d'un volontariat ou même parfois juste quelques jours, de cette grande famille de la Tour du Valat. Je souhaite remercier toutes ces personnes qui

ont partagé mon quotidien et qui ont transformé des moments simples en des moments géniaux juste par leur présence, merci au duo de choc qui m'a accueillie **Pierre et Carole**, à **Hugo Ferreira** alias King of Spoonbills, **Nicolas Georget** alias pipou-man, **Lucia, Raquel, Clémence, Nolan, Leslie, Carolina, Utkarsh, Lucas, Julie, Xabi** (mention spéciale un grand merci, tu es le best transporteur d'échantillons !), le duo de choc **Chloé et Margot** (merci pour votre aide également dans les archives et les photos de nos belles anguilles), **Ana** (tchoupii), **Nicolas Grange** (opaaa), **Thomas F.** (meilleur cuisinier ever !), **Jeanne** (meilleure cuisinière ever !), **Gaja, Barbara, Flavien, Marta, Julie M., Eliot, Rania, Romain, Vincent, Anne-Colombe** et les non-résidents, mais tout comme, **Noémie, Rose, Cléa et Mathis** et tellement d'autres.

Je tiens à remercier tout particulièrement **Hugo, Jeanne, Noémie et Thomas** qui m'ont soutenu durant cette dernière ligne droite. Un immense merci ! Et j'ai juste une hâte, c'est de partir à l'aventure avec vous !! Mais aussi de vous préparer des bons petits plats !

J'en profite pour remercier la famille de la Cave, la team Pintades (la seule et l'unique !). Merci les filles pour votre soutien, votre aide et tout simplement votre amitié en or ! **Alice T., Clara B., Cécile P., Fany J., Klervi V., Louise B.** et on va inclure **Fabien V.**, je ne sais pas comment vous dire merci. Vous êtes là depuis le début et je sais qu'on ne va pas s'arrêter là !

Merci à **Jean Jalbert et Raphaël Billé** pour m'avoir accueillie au sein de l'institut de recherche de la Tour du Valat.

La Tour du Valat est un lieu où on a envie d'aller au bureau le matin pour voir ses collègues, alors merci à eux : **Anis G.** (meilleur coéquipier de boxe), **Anthony O.** (c'est toujours un plaisir de discuter avec toi surtout de loutres et de serpents !), **Antoine G.** (meilleur chauffeur de brouette), **Barbara C., Cédric C., Christian P., Clément B., Columba M.-E., Corinne T., Damien C.** (promis je n'ai pas fait de VTT sur tout le domaine), **David V.** (toujours motivé pour une petite pause mais aussi pour quelques courses), **Elie G.** (ton soutien stat ou logistique m'a sauvée plus d'une fois), **Emilie L., Florence D.** (merci surtout pour la logistique avec les OM et le logement promis je n'ai pas oublié les gâteaux), **Frederic C., Geneviève M., Hugo Fontes, Jean-Claude P., Jocelyn C., Julien Bourjaillat** (merci pour ces bouffées d'oxygène !), **Julien Birard, Kamel E. B., Katia L., Khalil B., Laura D., Lina L. R., Loïc W., Lorena S., Marc T., Marie D., Marion L., Marion V., Morgane J.** (vive la pétanque), **Nicolas B., Nina B., Olivier B., Philippe L., Thomas G., Virginie M., Yannick M.**, le bureau des ornithos (**Antoine A., Samuel H., Thomas B., Thomas D.**), et tous les autres !

Ceux qui sont partis depuis : **Brigitte P., Gaëtan L.** (pour les discussions à Noël en stat et sur les galères d'ordi), **Laura M.-C., Marie S., Olivier P., Roberta F.** et tous les autres !

Et les plus ou moins nouveaux : **Anne-Sophie H., Arsène M.-S., Christophe B.** (merci pour ton soutien, tu es le seul à croire en ma titine), **Elisa T., Marion D.** (je t'attends pour le bivouac), **Mickael R., Jane B., Julie R.** (merci pour les échanges sur les métaux et sédimento), et tous les autres !

Un merci particulier à **Pascal C.**, pilier de la Tour, car je n'aurais jamais pu faire cette thèse sans le travail que tu effectues chaque année ! Il en faut de l'énergie pour faire autant de terrain que toi et ça depuis 1993 ! J'ai été ravie de faire du terrain à tes côtés !

Je remercie plus spécifiquement **Samuel H., Benoit G., Claire T.**, les services civiques des Grandes Cabanes, les stagiaires et services civiques de la Tour du Valat dont **Klervi V., Fany J., Louise B.** et les différentes personnes de Montpellier et Rennes dont **Sophie L. et Frédéric T.** qui sont venus nous porter main forte pour « le terrain poisson », et les manip au début de ma thèse.

Hugo V. P. et Juliette S., vous avez été des stagiaires de KLIT. Je vous remercie pour votre travail et surtout votre bonne humeur alors que vous avez passé des heures incalculables au labo !

Merci **Abdé** de m'avoir transmis la passion de la boxe. Ces entraînements étaient toujours au top grâce à vous tous donc un grand merci **Anis, Gugu, Léna, Marie, Mathias, Nicolas, Simon, Sylvain**, et tous les autres !

Je souhaite remercier toutes les personnes que j'ai eu la chance de rencontrer lors des terrains que ce soit anguille ou oiseau, lors de réunions, séminaires et tous autres événements plus ou moins formels et qui font vivre ce territoire si riche : **Arthur de France, Alexandre Crestey, Charly Perrier, Delphine Marobin Louche, Dorine Mathieu, Emmanuelle Migne** (merci d'avoir toujours répondu à mes questions alors que les deadlines étaient plus courtes les unes que les autres), **Florian Leborne, Gaëtan Ploteau, Jordane Lambremon, Luc Belenguier, Léna Collet** (merci de m'avoir fait découvrir ton monde), **Lucie Schaeffer, Marie Pfister** (merci de m'avoir fait visiter ton petit paradis), **Pierre Campton, Perrine Barriol, Philippe Isenmann, Silke Befeld**, et tous les autres !

Durant mes périples au Pays Basque,

Je tiens à remercier avant tout **Jacques Labonne, Colin Bouchard et Françoise Daverat** pour m'avoir permis d'effectuer plusieurs séjours à l'INRAE de St Pée sur Nivelle au sein de l'UMR ECOBIOP. Je remercie également **Pantxika Dufau-Iribarren et Maïté Jorajuria** pour votre aide sur tous les points logistiques et vos tips sur le pays basque.

Une mention spéciale aux doctorant.e.s qui m'ont accueillie chaleureusement dès mon arrivée et à chaque séjour : **Stellia S., Edel L., Mélanie D., Soizig Le G., Ambra D'A., Léa D., Amaïa L., Marius D., Marius B., Simon S., Camille H., Eva H., Gaëlle B., Maire L., Maud M., Steffi R., Alan A.** (on va dire que c'est tout comme !), **Benjamin, Hélène** et tous les autres ! Un grand merci à tous et toutes, que ce soit pour les fous rires pendant les journées de travail ou toutes les autres sorties (surf, rando, pala, apéro...).

Je voudrais également remercier toute l'équipe d'ECOBIOP pour votre accueil et vos conseils. En particulier un merci à **Aurélié Manicki, Frederic Lange, Jean-Christophe Aymes, Joëlle Chat, Mathias Vignon, Mathieu Buoro** (merci pour les explications cadrées sur le goodness of fit), **Natacha Nikolic, Pantxo Gueraud** (merci pour les parties de pala), **Stéphane Glise** (merci pour tes sages conseils et merveilleux « dictons »), **Sylvie Muratorio, Valérie Bolliet** (merci pour ton soutien surtout pour la fin de thèse) et tous les autres.

Tous ces séjours au pays basque ont été grandement facilités grâce à ma super proprio, coloc et surtout amie **Naïa S.** Tu sais à quel point je te suis reconnaissante et je ne vais pas m'étaler mais juste un immense merci d'être dans ma vie. Evidemment je remercie **Sugar** et **Uma** qui m'ont directement acceptée et me faisaient toujours un accueil en fanfare dès

que je revenais. Je trinque au Patxaran en pensant à vous 3 ! Et un grand merci à tes parents qui m'ont également accueillie les bras ouverts dès notre premier week-end (mention spéciale au gâteau basque de ta maman !). Merci également de m'avoir présenté tes ami.e.s avec qui on a fait plein d'activités diverses et variées. Merci à **Aloña, Joanes, Maddi, Allande, Martina, Josu, Aitziber, Amélie, Eztitxu, Laurent, Elaia** pour les randos, discussions et autres moments chouettes à vos côtés !

Durant mes courts séjours dans les Calanques,

D'abord, je voudrais remercier **Jean-Christophe P.** et le personnel administratif dont **Dominique Estival** et **Isabelle Hammad**, qui m'ont grandement aidée à la logistique de mes missions.

Merci **Mathias Gauduchon** (hâte de découvrir les nouvelles créations 3D), **Frédéric Ménard** et **David Nérini** (d'ailleurs merci pour toutes les discussions sangliertesques) pour votre accueil et tous vos conseils ! Merci également à **Sandrine Ruitton** et tous les autres chercheurs qui m'ont aidée pendant ma thèse.

Je tiens à faire évidemment une spéciale dédicace à l'équipe de doctorants de compét et plus largement à tous ceux que j'ai croisés durant mes séjours avec des activités variés (escalade, coinche, hand, course...)! Un immense merci à **Nadège, Marine, Thomas, Emma, Hélène, Laurina, Pauline, Paul, Matéo, Gaëlle, Floriane, Javier** (merci de ton aide également au labo !), **Frederico, Mathis, Jeanne, Akash, Pierre, Lauralie, Atlantine, Adélie, Marie B., Capucine, Lloyd, Alexis V.** et à la team grimpe pour les sorties en falaise ou à la salle : **Théo, Aude, Thomas, Emilie B., Marine L., Roxane, Théo, Witlod, Celian** et **Marie N.** et tous les autres.

Merci à un intrus parisien/marseillais/corse que j'ai rencontré au MIO et, avec qui, autour d'un super tournoi de coinche, une amitié solide est née ! **Robin**, à toutes nos aventures passées mais surtout futures, j'ai hâte.

Durant le séjour unique dans les Pyrénées Catalanes,

Je tiens à remercier du fond du cœur la team du pigeonier (+ l'intrus). Plus sérieusement un immense merci à **Raphaël Lagarde** (sans toi je n'aurais pas pu faire ce séjour et découvrir votre équipe de choc !), **Elsa Amilhat, Betty Faliex** (ça a été tellement une joie de vous voir en vrai plutôt qu'en visio), **Iona Le Gallou** (un petit bonjour à notre cher ami le rat, et au crabe), **Gaël Simon & Thibault Charles** (les best coachs !) et sans oublier **Kevin Joseph** (on attend toujours les tractions !).

Cathy et Jean-François Savelli, ce séjour n'aurait pas été aussi agréable si je n'avais pas vécu chez vous, donc juste un immense merci ! Ces deux mois ont été une super expérience et je me suis tout de suite sentie bien à Perpignan, en grande partie grâce à vous ! Vous m'avez offert un cadre idéal pour que je puisse m'épanouir professionnellement et personnellement. Et ça dès le début avec le premier week-end un super match USAP-ST pour m'imprégner directement de l'ambiance catalane !

Et finalement là où le vent me porte,

Je ne pourrais malheureusement pas le faire de manière exhaustive mais je voudrais remercier très sincèrement toutes les personnes que j'ai croisées durant ces trois ans, que

ce soit pendant des formations ou des conférences mais également ceux durant mes activités (autres que la thèse, oui, oui, c'est possible !).

Tout d'abord un merci général à la grande famille qu'on a créé en école d'agro et qui perdure. Je ne vais pas vous citer : vous vous reconnaitrez sans problème et surtout on se retrouvera rapidement, qui sait un prochain BSF délocalisé ??

Un merci à ma team de girls sûres et solides qui sont là depuis le début et qui me soutiennent de toutes les manières possibles. Un immense merci à **Bibiche, José, Mathoux** et **Soso** ! Vous êtes exceptionnelles !

Merci à toutes les personnes que j'ai rencontrées aux différentes formations et conférences, que ce soit à Montpellier, Biarritz, Valence ou Liverpool. Je tiens quand même à souligner cette formation intense à Biarritz où j'ai eu la chance de rencontrer des personnes merveilleuses avec des sujets de thèse tellement riches. Merci pour cette belle ouverture d'esprit en si peu de temps !

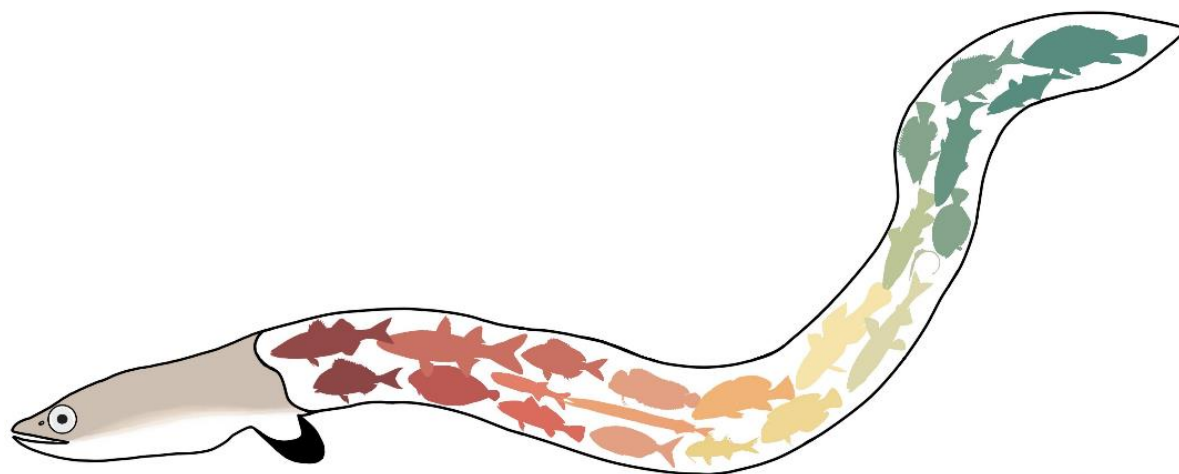
Je tiens à remercier tous mes ami.e.s d'être présents à mes côtés et de m'apporter tant de joie, en particulier **Edwige** et **Paul** (hâte de refaire des randos !), **Ana** (tout simplement merci), **Kevin L.**, les copains nantais (**Maxime, Ethis, Arthur**), **Wilma**, et tous les autres !

The last but not the least... Ma chère **famille**. Vous le savez très bien : aucun mot ne pourra exprimer la gratitude que j'ai pour vous. Vous m'avez toujours soutenue, encouragée et poussée pour que je donne le meilleur de moi. Je suis tellement heureuse et fière de faire partie de cette famille incroyable. Donc merci beaucoup !! Je vous aime fort.

Je vais clôturer ces remerciements avec une réflexion qui est un clin d'œil pour beaucoup :

« Le voyage est l'essence même de la vie, et les rencontres que nous faisons en chemin sont les véritables trésors. »

Anonyme



©T. Faraon

Table des matières

Affidavit	2
Liste de publications et participation aux conférences	3
Résumé	5
Abstract	7
Remerciements	8
Table des matières	14
Avant-propos	16
1. Introduction	17
1.1. La croissance chez les téléostéens	19
1.1.1. Variabilité au cœur du cycle de vie	19
1.1.2. Quelle stratégie de croissance ?	20
1.1.3. Pour quel environnement ?	20
1.1.4. Des espèces en danger	22
1.2. L'anguille européenne	24
1.2.1. Un cycle de vie fascinant	24
1.2.2. Au cœur des intérêts	28
1.2.3. Fortement menacée	30
1.2.4. Sous haute surveillance	34
1.2.5. Une grande plasticité des paramètres de croissance	36
1.3. Les milieux lagunaires méditerranéens	39
1.3.1. Des milieux riches et complexes	39
1.3.2. Soumis aux pressions anthropiques	41
1.3.3. Favorables à la croissance de l'anguille européenne	43
1.4. Objectifs de la thèse	45
2. Matériel et méthodes	48
2.1. La Camargue	49
2.2. Les sites d'études	52
2.3. Quelques précisions méthodologiques	60
3. Caractérisation de la structure démographique et de traits d'histoire de vie de sous-populations d'anguilles européennes au sein d'un complexe lagunaire méditerranéen	66
3.1. Comparaison de la structure démographique de sous-populations d'anguilles européennes entre différents habitats de Camargue	67
3.2. Détermination de traits d'histoire de vie des anguilles femelles argentées en Camargue : Age et longueur à l'argenture et taux de croissance	108
3.3. Estimation du taux de survie pour une sous-population méditerranéenne basée sur un suivi de capture-marquage-recapture de 22 ans	112
4. Identification de l'utilisation des habitats chez l'anguille européenne en milieu lagunaire méditerranéen	139
4.1. Evaluation des déplacements de l'anguille à l'intérieur d'un canal d'eau douce	140
4.2. Caractérisation des tactiques d'utilisation de l'habitat des anguilles pendant leur phase de croissance	145

5. Evaluation de l'état sanitaire de l'anguille argentée dans un complexe lagunaire méditerranéen	176
6. Discussion, Conclusion et Perspectives	204
6.1. Méthodologies	205
6.1.1. Originalités et complémentarités des méthodes appliquées	205
6.1.2. Alternatives aux méthodes létales ? Réflexions éthiques	207
6.2. Croissance de l'anguille en Camargue : résultats, discussions et perspectives	209
6.2.1. L'utilisation de l'habitat au cours de sa croissance	209
6.2.2. Structure et traits d'histoire de vie des sous-populations	211
6.2.3. La condition des individus en Camargue	217
6.2.4. Habitat et croissance de l'anguille	222
6.3. Perspectives pour une meilleure gestion des habitats en faveur de l'anguille	226
6.3.1. Vers une classification des types d'habitat	227
6.3.2. De l'observation à la modélisation	228
Bibliographie	231
Table des figures	266
ANNEXES	268
A. Informations complémentaires sur le delta du Rhône et sa salinité	269
B. Différence entre les méthodes et les observateurs pour déterminer l'âge des anguilles via la sclérochronologie des otolithes	271
C. Analyse complémentaire sur l'infestation du nématode de la vessie natatoire <i>Anguillicola crassus</i> chez les anguilles provenant de quatre sites camarguais	274
D. Poster « Research cancer in wild fish ... leads to an evaluation of parasitism »	276
E. Matériel et méthode de la partie 3.2 sur la détermination de traits d'histoire de vie des anguilles femelles argentées en Camargue	277

Avant-propos

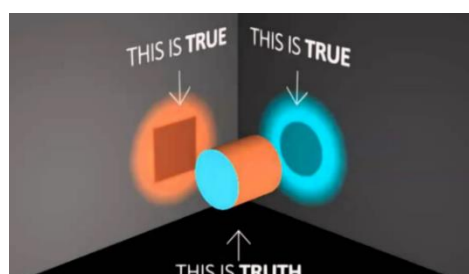
L'exploration de l'histoire de vie d'une espèce peut être abordée à plusieurs échelles biologiques (du gène à l'espèce) sous différents angles (par ex., physiologie, plasticité, évolution). Le cycle de vie d'un organisme, qui inclut sa croissance, sa reproduction et sa survie, est façonné par des traits d'histoire de vie, lesquels définissent les stratégies évolutives adoptées par l'espèce pour optimiser ces étapes en fonction des contraintes environnementales et biologiques. Les chercheurs, se questionnant sur les traits d'histoire de vie, se retrouvent face à une multitude de possibilités.

« To be intellectually engaged in the study of life histories from an ecological and evolutionary perspective is to be intellectually engaged in breadth. Not all scientists are comfortable with breadth. Some consider it unwise or unhelpful to stray from the comforts of a constrained set of theoretical and empirical constructs that anchor many research programs. Others find breadth liberating, if not vital to maintaining their intellectual engagement in science over a 30- or 40-year career. If you are used to thinking broadly, tackling a narrow research question can be approached with confidence; if you are used to thinking narrowly, tackling a research question of breadth can be daunting. » (Hutchings, 2021)

A plusieurs reprises, dans mes recherches, je me suis sentie perdue. J'avais beau savoir l'intérêt de l'étude que je menais, la question biologique à laquelle je souhaitais répondre, souvent, je ne savais pas comment l'aborder. En lisant ces quelques lignes écrites par Hutchings (2021), je me suis reconnue. J'aime ce vaste domaine de recherche que représente l'étude de l'histoire de vie d'une espèce. Un domaine tellement stimulant et excitant, et à la fois, déboussolant. S'intéresser aux traits d'histoire de vie implique une compréhension holistique de la place d'une espèce sur Terre. Tout est connecté, tout est lié. Parvenir à décortiquer la complexité du vivant et les facteurs qui l'influencent est une aventure passionnante qui peut donner le vertige.

Mieux comprendre les adaptations d'une espèce à son environnement m'anime fortement. Etudier la croissance de l'anguille européenne sous différents angles durant cette thèse a été absolument captivant. Cette expérience illustre à quel point il reste encore un vaste champ à explorer, tant sur l'anguille européenne que sur d'autres espèces. Je suis heureuse de savoir que les outils que j'ai appris à manipuler au cours de ma thèse pourront me servir pour continuer à travailler sur l'anguille ou partir à l'exploration d'autres taxons.

Travaillant en écologie et sur une espèce si mystérieuse qu'est l'anguille européenne, je ne peux que conseiller aux lecteurs de ce manuscrit de garder en tête qu'il ne faut pas se restreindre à une unique vérité mais avoir l'esprit ouvert pour pouvoir accueillir des résultats parfois étonnants et surprenants, souvent sources de découvertes inattendues.



Source de l'image :
<https://medium.com/>

Chapitre 1 : Introduction



©S. Ceyte

L'étude du cycle de vie des espèces est cruciale pour comprendre leur distribution spatio-temporelle, leurs interactions écologiques, gérer durablement les ressources naturelles, et élaborer des stratégies de conservation adaptées. Elle aide également à suivre l'état des populations et des écosystèmes, tout en guidant l'aménagement du territoire pour minimiser les impacts anthropiques sur la biodiversité (Hutchings, 2021; Partridge and Harvey, 1988).

Un cycle de vie se définit par l'ensemble des étapes successives qu'un organisme traverse de sa naissance à sa mort. Ces étapes comprennent généralement la croissance, la maturation, la reproduction, et la sénescence. Chaque étape joue un rôle fondamental pour la survie de l'espèce, contribuant à son développement, à son adaptation et à la pérennité des populations.

L'évolution a engendré une incroyable diversité de cycles de vie permettant aux espèces de s'adapter, plus ou moins spécifiquement, à une grande variété de conditions environnementales. Certaines espèces vont réaliser l'intégralité de leur cycle de vie dans un environnement restreint (de l'ordre de quelques mètres) comme les salamandres qui se reproduisent dans des étangs isolés (par ex., la salamandre tigrée (*Ambystoma tigrinum*) ; Collins, 1981). D'autres espèces vont parcourir de longues distances au cours de leur vie, telles que la sterne arctique (*Sterna paradisaea*) qui détient le record de la plus longue migration avec plus de 80 000 km parcourus annuellement (Egevang et al., 2010). Chaque espèce, qu'elle soit végétale, animale ou microbienne, développe ainsi des traits d'histoire de vie qui influencent sa survie et sa reproduction tout au long de sa vie. Ces traits varient selon l'espèce et au sein d'une même espèce, en fonction de facteurs génétiques et environnementaux (Hutchings, 2021; Roff, 1993; Stearns, 1998, 1976).

Les poissons¹ présentent une diversité taxonomique et d'habitats colonisés remarquable. Ils occupent la quasi-totalité des milieux aquatiques, y compris des environnements extrêmes comme les sources thermales, les lacs hypersalins, les grottes obscures, les marais anoxiques, les rivières torrentielles, ainsi que les zones de haute altitude et de haute latitude. Les poissons ont dominé les écosystèmes aquatiques pendant la majeure partie de l'histoire de l'évolution, prospérant dans divers habitats grâce à des adaptations anatomiques, physiologiques, comportementales et écologiques. L'étude des cycles de vie des poissons permet de mieux comprendre le lien étroit entre leur forme, leur fonction, leur habitat et leur adaptation.

Les poissons diadromes sont particulièrement intéressants sur le plan scientifique en raison de leur cycle de vie complexe, marqué par des migrations entre des milieux d'eau douce et d'eau salée (Myers, 1949). Cette alternance d'habitats pose des défis en matière de croissance, d'osmorégulation, de maturation et de reproduction, ce qui en fait des modèles idéaux pour étudier comment les organismes s'adaptent à des conditions écologiques variées (McDowall, 1992; Myers, 1949). Cependant, leur dépendance à

¹ Un poisson est un animal vertébré aquatique avec des branchies, des nageoires et généralement le corps est couvert d'écailles. Dans ce manuscrit, le terme « poisson » se réfère aux poissons téléostéens (*Teleostei*) qui constituent un vaste groupe de vertébrés à squelette ossifié, appartenant à la classe des actinoptérygiens, caractérisés par des nageoires rayonnées. Ils représentent plus de 95 % des espèces de poissons actuelles, faisant d'eux le groupe de poissons le plus diversifié et le plus abondant dans les milieux aquatiques, aussi bien marins que d'eau douce.

différents habitats les rend vulnérables aux changements environnementaux, tels que la pollution, la fragmentation des habitats et le changement climatique (McDowall, 1992).

Dans ce premier chapitre, la phase de croissance chez les téléostéens est d'abord explorée, avec un focus sur les poissons diadromes. Le cas de l'anguille européenne, une grande migratrice diadrome aux traits d'histoire de vie très plastiques, est ensuite développé. Enfin, le rôle des milieux lagunaires méditerranéens en tant qu'habitat de croissance pour l'anguille européenne est examiné.

1.1. La croissance chez les téléostéens

1.1.1. Variabilité au cœur du cycle de vie

La croissance des poissons varie selon les espèces et entre les individus d'une même espèce, en raison d'interactions complexes entre le patrimoine génétique, la plasticité phénotypique et les conditions environnementales. Le patrimoine génétique confère des capacités innées pour la croissance (Dutil et al., 2008; Frankham, 2005). La plasticité phénotypique est le processus par lequel un organisme adapte ses caractéristiques en fonction des conditions environnementales (Whitman and Agrawal, 2009). Cette capacité est façonnée par l'interaction entre le génotype, définissant les limites et les possibilités d'ajustement, et les variations de l'environnement. Ce processus aboutit à des phénotypes alternatifs dans différents environnements à partir d'un génotype (DeWitt and Scheiner, 2004; Roff, 1993; Scheiner and Goodnight, 1984; Stearns, 1998; Via and Lande, 1985). Grâce à cette plasticité, les organismes peuvent exploiter les ressources disponibles et s'ajuster aux défis environnementaux, leur permettant de survivre et de prospérer dans des milieux divers et changeants. Cependant, cette plasticité peut impliquer des compromis (ou « *trade-off* » en anglais). Par exemple, augmenter la croissance pour profiter de ressources abondantes peut entraîner des coûts pour d'autres aspects de la biologie du poisson, comme la reproduction ou la longévité. Ces compromis permettent aux organismes de répartir leurs ressources énergétiques entre croissance, reproduction et survie en fonction des conditions environnementales (Roff and Fairbairn, 2007; Stearns, 1989).

Certaines espèces de poissons sont constituées d'individus dont les traits d'histoire de vie présentent des variations significatives, mettant ainsi en évidence l'existence de métapopulations (Jones, 2006). Ces variations, en particulier celles liées à la croissance et à la maturation, peuvent influencer la dynamique des populations et leur capacité à s'adapter à différents environnements (Saborido-Rey and Kjesbu, 2012). Pour passer de juvénile à adulte, les individus doivent grandir, développer les compétences nécessaires pour survivre à l'âge adulte et atteindre la maturité sexuelle. Lorsque l'individu est sexuellement immature, l'énergie assimilée est principalement allouée à la survie et à la croissance (Saborido-Rey and Kjesbu, 2012). Une fois la maturation commencée, une partie de cette énergie est réorientée vers la reproduction. La répartition de l'énergie entre croissance et reproduction dépend de facteurs génétiques, physiologiques et environnementaux (Saborido-Rey and Kjesbu, 2012; Stearns, 1976). Les individus doivent accumuler suffisamment de ressources pour leur développement physique (par ex., taille, poids, organes reproducteurs) tout en cherchant à éviter les dangers tels que

les prédateurs, les maladies, la compétition pour les ressources inter- et intraspécifiques, et les conditions environnementales défavorables. Cela crée un compromis énergétique qui influence la dynamique de croissance et de reproduction tout au long de la vie de l'individu (Hutchings, 2021; Saborido-Rey and Kjesbu, 2012). Selon les espèces et le contexte écologique, une grande diversité de stratégies de croissance est adoptée.

1.1.2. Quelle stratégie de croissance ?

Étant donné la diversité des stratégies de croissance, ce paragraphe vise simplement à illustrer quelques exemples plutôt qu'à être exhaustif.

Les stratégies de croissance varient en fonction de plusieurs facteurs abiotiques (par ex., température, salinité) et biotiques (par ex., génétique, physiologique, plasticité phénotypique) qui vont influencer les caractéristiques individuelles telles que la longueur corporelle, le taux de croissance et la longévité (Saborido-Rey and Kjesbu, 2012).

De nombreux petits poissons pélagiques, comme les sardines (*Sardinops sagax*) et les anchois (*Engraulis encrasicolus*), adoptent une stratégie de croissance rapide associée à une courte durée de vie, investissant ainsi une part significative de leur énergie dans la reproduction plutôt que dans la croissance (Brosset et al., 2016; Van Beveren et al., 2014). En revanche, des espèces, telles que le requin blanc (*Carcharodon carcharias*), grandissent plus lentement et présentent une longévité accrue. Cette espèce atteint la maturité sexuelle tardivement (12-18 ans comparée à celle des sardines et anchois qui est entre 1 et 2 ans) et son cycle de reproduction est plus long, favorisant une stratégie axée sur la survie à long terme (Camhi et al., 2008). Certaines espèces, comme le brochet (*Esox lucius*) et la carpe commune (*Cyprinus carpio*), adoptent une stratégie de croissance indéterminée. Cette stratégie se caractérise par la poursuite continue de la croissance tout au long de leur existence, entraînant une accumulation de masse corporelle et conférant des avantages en termes de survie et de reproduction (Forsman et al., 2015; Mills, 1991). Par ailleurs, des espèces telles que la perche commune (*Perca fluviatilis*) (Shatunovskii and Ruban, 2013) et le poisson-chat (*Ictalurus punctatus*) (Engle and Kumar, 2022) privilégient une stratégie opportuniste, caractérisée par une plasticité phénotypique importante leur permettant de s'adapter rapidement aux fluctuations environnementales. Ces diverses stratégies de croissance illustrent l'adaptabilité des espèces face à une variété de conditions environnementales et écologiques, leur permettant d'optimiser à la fois leur survie et leur succès reproducteur en fonction des pressions évolutives et des ressources disponibles (Arendt, 1997; Fonseca and Cabral, 2007).

1.1.3. Pour quel environnement ?

Les facteurs environnementaux biotiques et abiotiques, tels que la disponibilité des ressources, la température, la salinité et l'oxygène, peuvent moduler la croissance des individus. Les processus de croissance sont dépendants de l'accessibilité, l'abondance et la qualité des proies. Lorsque la densité des populations augmente, la compétition pour les ressources alimentaires s'intensifie, pouvant entraîner une réduction du taux de croissance, un phénomène connu sous le nom d'effet densité-dépendant (Baudron et al., 2011, 2014; Lorenzen and Enberg, 2002; Persson, 1988). L'oxygène, indispensable à la

respiration, est nécessaire à la synthèse des protéines. Ainsi, un déficit en oxygène peut limiter la croissance en réduisant l'efficacité des processus anaboliques (Chabot and Dutil, 1999; Cheung et al., 2013; Mallekh and Lagardère, 2002; Taylor and Miller, 2001). La salinité influence la croissance en raison de l'énergie que les individus doivent consacrer à maintenir l'équilibre osmotique. Les conditions de salinité intermédiaire favorisent généralement une meilleure croissance (Bœuf and Payan, 2001; Paloheimo and Dickie, 1966). Selon la température du milieu, les individus peuvent ajuster leur métabolisme modifiant ainsi leur croissance. Par exemple, une hausse de la température de l'eau d'un à deux degrés en mer du Nord a entraîné l'accélération du métabolisme et de la digestion de l'aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*), générant une croissance plus rapide, une maturité sexuelle plus précoce et une taille maximum plus petite (Baudron et al., 2011). Ces exemples illustrent l'influence d'une multitude de facteurs interconnectés sur la croissance des poissons.

Les poissons sont constamment exposés à des perturbations environnementales, qu'elles soient naturelles ou anthropiques, comme la pollution, la destruction d'habitats, ou l'exploitation. Pour y faire face, ils peuvent migrer vers des zones plus favorables, ajuster leur physiologie grâce à la plasticité phénotypique, qui varie entre individus et au sein d'un même individu au cours de sa vie, ou s'adapter génétiquement, nécessitant alors plusieurs générations (Charmantier and Gienapp, 2014; Chevin et al., 2010). L'une des réponses les plus immédiates aux perturbations environnementales est une réponse comportementale, qui se traduit par une fuite, un déplacement. La migration permet de trouver des ressources essentielles et d'éviter des conditions défavorables (Lenoir et al., 2020; Poloczanska et al., 2016, 2013). Toutefois, lorsque le déplacement n'est pas possible ou que les perturbations sont trop rapides, la plasticité phénotypique offre une réponse immédiate, permettant aux organismes d'ajuster leurs caractéristiques physiologiques, morphologiques ou comportementales sans nécessiter de modifications génétiques (Whitman and Agrawal, 2009). La diversité phénotypique au sein d'une population augmente sa résilience face aux perturbations environnementales, favorisant la survie et la reproduction des individus, même dans des conditions extrêmes (Pfennig et al., 2010; Whitman and Agrawal, 2009). Bien que la plasticité phénotypique permette aux individus de s'ajuster rapidement aux variations de leur milieu, favorisant ainsi leur survie à court terme, elle est soumise à des contraintes évolutives et implique des coûts énergétiques, surtout en période de ressources alimentaires restreintes (Stearns, 1989). Si les perturbations sont trop extrêmes ou durent longtemps, la plasticité seule pourrait ne pas suffire, et l'adaptation génétique, qui est un processus long, devient indispensable. Toutefois, selon l'intensité de la perturbation, cette adaptation locale n'a souvent pas le temps de se réaliser, expliquant certaines extinctions de masse.

L'adaptation locale peut être ralentie voire empêchée s'il existe un flux de gènes élevé (via la dispersion des adultes, des larves ou des gamètes) entre des populations ayant des taux de croissance différents (Garant et al., 2007; Hendry et al., 2001). Par exemple, les populations panmictiques qui possèdent une structure génétique homogène grâce à un brassage complet des gènes, peuvent voir leurs possibilités d'adaptation locales restreintes. Dans ces cas, leur résilience repose sur l'émergence d'une plasticité phénotypique accrue (Kawecki and Ebert, 2004; Sultan and Spencer, 2002).

1.1.4. Des espèces en danger

Les écosystèmes aquatiques du monde entier sont, de plus en plus, affectés par le développement des activités humaines. Les échelles auxquelles ces systèmes biologiques sont touchés varient considérablement en termes spatiaux et temporels (Denechaud et al., 2020). Ces pressions anthropiques s'ajoutent aux contraintes naturelles spécifiques de l'habitat (Clark and Frid, 2011).

L'exploitation des ressources halieutiques peut influencer la croissance individuelle des poissons, à court et à long terme, de quatre principales manières : 1) en réduisant l'abondance de la population (donnant lieu à des réponses dépendantes de la densité), 2) en modifiant la densité des différentes proies (y compris le passage à une alimentation non optimale), 3) en diminuant l'abondance des prédateurs et/ou des concurrents, et 4) en éliminant de manière systématique et sélective certains individus (Anderson et al., 2008; Saborido-Rey and Kjesbu, 2012). Des études alarment sur le déclin de la biomasse des poissons dans le monde et le changement de structure trophique des écosystèmes (Blanchard and Novaglio, 2024). Dans les 100 dernières années, une perte de plus de deux tiers de la biomasse des poissons considérés « prédateurs » a été observée, avec même une accélération du déclin durant les 40 dernières années (c.-à-d., réduction de plus de 54 % des « prédateurs »), tandis qu'une augmentation des poissons dits « proies » a été constatée (Christensen et al., 2014). Et les prévisions d'ici le milieu du siècle révèlent des pertes prévues dans la production de biomasse halieutique supérieures à 10 % dans la plupart des endroits (Blanchard and Novaglio, 2024). Le taux d'exploitation et la détérioration de la sélectivité n'ont cessé d'augmenter notamment sur les stocks de poissons méditerranéens avec des déclinés de 70 à 90 % comme pour le merlu (*Merluccius merluccius*) et le rouget (*Mullus surmuletus*) (Christensen et al., 2014; Vasilakopoulos et al., 2014). Le thon rouge (*Thunnus thynnus*) a été gravement surexploité au XX^{ème} siècle. Pour contrer la baisse de ces populations, des réglementations strictes et des quotas de pêche ont été instaurés par l'ICCAT, ainsi que des mesures contre la pêche illégale (ICCAT, 2019). Grâce à ces efforts, les populations de thon rouge se rétablissent progressivement, mais une gestion rigoureuse reste essentielle pour assurer la durabilité à long terme. Cela montre la nécessité de mettre en place une meilleure surveillance afin d'inclure une approche écosystémique, de définir des réglementations plus strictes en matière de pêche, et d'établir de meilleures stratégies de gestion pour garantir la durabilité des stocks de poissons méditerranéens à long terme.

Les poissons diadromes, représentant près de 1 % de toutes les espèces de poissons (Helfman et al., 2009), ont des cycles de vie complexes qui comprennent des migrations entre les habitats d'eau douce et marins pour accéder aux ressources alimentaires et aux frayères (Myers, 1949). Bien que leur nombre soit relativement faible, plusieurs de ces espèces jouent un rôle économique important. La diadromie se manifeste sous trois formes : anadrome, catadrome et amphidrome (Figure 1.1). Les espèces amphihalines, comme les gobies, migrent de l'eau douce à la mer ou vice versa, sans objectif particulier de reproduction (McDowall, 2001) alors que, chez les espèces anadromes et catadromes, le changement d'habitat est lié la reproduction. Les espèces anadromes, comme le saumon atlantique (*Salmo salar*), passent la majeure partie de leur vie en mer et migrent en eau douce pour se reproduire, tandis que les espèces catadromes, comme l'anguille

européenne (*Anguilla anguilla*)², séjournent majoritairement en eau douce et réalisent une migration en mer pour s'y reproduire. Avec leur cycle de vie unique, les espèces diadromes constituent un patrimoine écologique et de conservation remarquable, certaines sont même reconnues comme des espèces clés des écosystèmes (Naiman et al., 2002; Willson and Halupka, 1995). Cependant, en raison de leur valeur économique et récréative, de l'utilisation de plusieurs habitats pour effectuer leur cycle de vie et des nombreuses pressions qu'elles subissent tout au long de leur vie, ces espèces semblent être plus vulnérables aux activités humaines que les poissons résidents dans un seul environnement (par ex., d'eau douce) (Froese and Torres, 1999; McDowall, 2001). Ainsi, depuis le XIX^{ème} siècle, un déclin continu et dramatique des populations de poissons diadromes est observé, particulièrement dans les rivières d'Europe et d'Amérique du Nord (Limburg and Waldman, 2009). Par conséquent, un grand nombre de ces espèces sont aujourd'hui classées comme menacées ou en voie de disparition (IUCN, 2024; Limburg and Waldman, 2009).

Les causes du déclin de ces espèces sont multiples et cumulatives, ayant lieu à toutes les échelles spatio-temporelles (par ex., au niveau local avec l'exemple de la dégradation de la qualité de l'eau et au niveau global avec les modifications dues au changement climatique). De nombreux auteurs ont répertorié les principales menaces pour la biodiversité (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Soulé, 1991) avec, entre autres, la surexploitation des ressources, le changement climatique, la modification des cycles biogéochimiques et hydrologiques, les invasions biologiques et le changement d'usage des sols qui peut aboutir à la perte et/ou à la fragmentation de l'habitat. La rupture de la continuité longitudinale est une menace majeure pour les espèces diadromes (Antonio et al., 2007; Limburg and Waldman, 2009; Merg et al., 2020) car ces barrières physiques peuvent réduire ou compromettre l'accessibilité des habitats appropriés nécessaires à la croissance ou à la reproduction de ces espèces et ainsi menacer leur survie (Hall et al., 2011). Les altérations hydrologiques influencent également les processus physico-chimiques (par ex., la température, l'oxygène dissous, les matières en suspension) et peuvent aggraver la dégradation de la qualité de l'eau due à la pollution domestique, agricole et industrielle affectant la biodiversité qui y vit (Boët et al., 1999; Lepage et al., 2001; Maes et al., 2007). La pollution due à des éléments inorganiques potentiellement toxiques affecte de multiples régions côtières du monde (Cataudella et al., 2015; Halpern et al., 2008). Ces produits chimiques sont particulièrement préoccupants en raison de leur persistance dans l'environnement et des risques écologiques potentiels qu'ils présentent comme leur bioaccumulation au sein de la chaîne trophique, produisant ainsi des effets néfastes sur de nombreux écosystèmes (Bryan et al., 1997; Geeraerts and Belpaire, 2010). De plus, les modifications du débit naturel des rivières peuvent perturber les cycles de vie des poissons, surtout ceux des espèces diadromes, avec notamment la perte de stimuli pour la migration (Thorstad et al., 2008), la perte d'itinéraires de migration (Limburg and Waldman, 2009; Poff and Zimmerman, 2010), la perte de frayères (Fenkes et al., 2016) ou la diminution de la survie des œufs et des juvéniles (Jager et al., 2001; Murchie et al., 2008).

² *L'anguille européenne est considérée comme facultativement catadrome car certains individus ne présentent aucune preuve d'une période en résidence en eau douce (Tzeng et al., 1997).*

Dans le cycle complexe des poissons diadromes, un des principaux défis pour les chercheurs est de parvenir à distinguer et à comprendre les effets spécifiques de l'habitat, de l'adaptation à l'environnement et de la condition physique, car ces facteurs sont étroitement liés. Il est difficile de les étudier de manière indépendante, car ils s'influencent mutuellement. L'analyse de la croissance de ces espèces offre un aperçu de leur réponse aux variations environnementales. Cette compréhension est essentielle pour leur gestion, conservation et survie à long terme, en particulier pour des espèces comme l'anguille européenne, qui subissent des pressions écologiques, culturelles et économiques multiples (Drouineau et al., 2018).

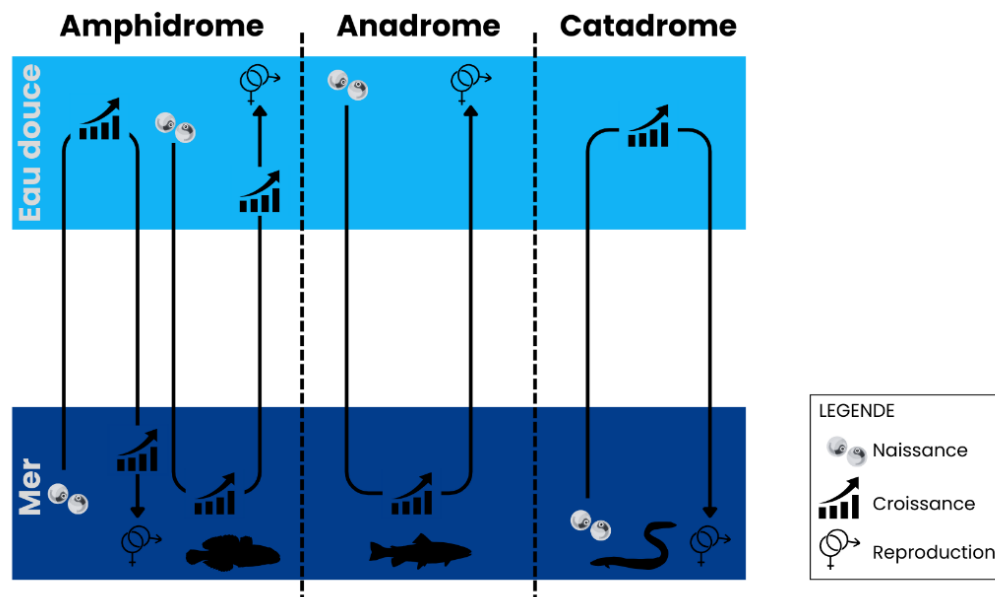


Figure 1.1 : Représentation des trois formes de diadromie (adapté de Helfman et al. (2009)).

1.2. L'anguille européenne

1.2.1. Un cycle de vie fascinant

L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) est une espèce mystérieuse et fascinante. Aristote se questionnait déjà sur l'origine de cette espèce et supposa que « les anguilles viennent des entrailles de la terre » (Svensson, 2020). Une communauté de chercheurs a dédié ou dédie sa vie à étudier cet animal. Parmi eux, J. Schmidt a consacré plus de 20 ans de sa vie dans les années 1920 à tenter de localiser le site de reproduction en scrutant l'océan Atlantique à la recherche des plus petites larves leptocéphales (premier stade de vie de l'anguille, découvert par G. Grassi ; Grassi, 1897) (Figure 1.2) (Schmidt, 1923). Il faudra attendre 100 ans pour avoir, grâce aux nouvelles technologies (c.-à-d., balises GPS), la première preuve que des anguilles argentées (dernier stade de vie de l'anguille) (Figure 1.2) parviennent à la mer des Sargasses, lieu identifié par J. Schmidt (Wright et al., 2022). Cependant, personne n'est encore parvenu à déterminer précisément le lieu de reproduction de l'anguille européenne, par exemple en capturant ou en visualisant des œufs ou adultes reproducteurs. Par ailleurs, la question se pose de savoir si ce site

constitue l'unique lieu de reproduction de cette espèce. En effet, des cas d'hybridation entre l'anguille européenne et l'anguille américaine (*Anguilla rostrata*) ont été observés en Islande (Albert et al., 2006). Pourtant, le caractère panmictique de l'anguille européenne (Als et al., 2011; Côté et al., 2014; Palm et al., 2009; Pujolar et al., 2014) corrobore l'idée d'un seul lieu de reproduction.

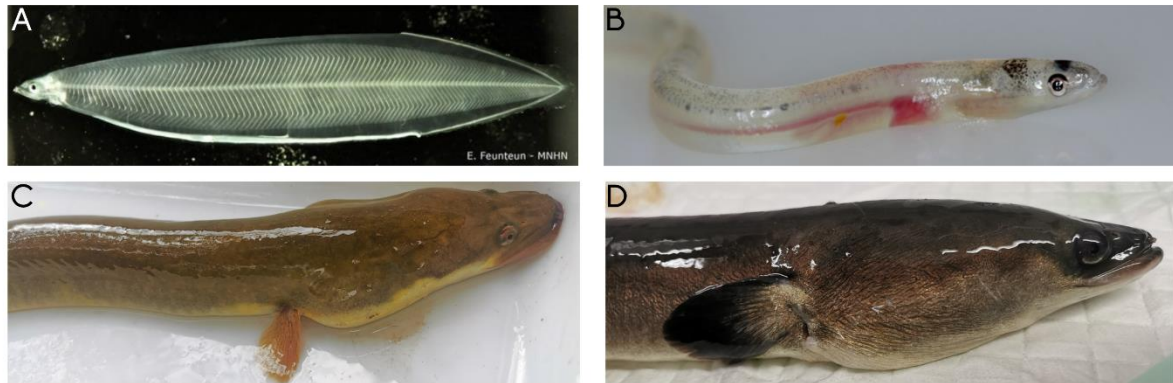


Figure 1.2 : Photographies des différents stades de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*. A- Larve leptocéphale (©E. Feunteun), B- civelle (©F. Leborne), C- anguille jaune (©A. Hoste) et D- anguille argentée (©A. Hoste).

L'anguille européenne, au cycle de vie complexe, est une espèce facultativement catadrome (Figure 1.3) (Daverat et al., 2006; Tesch, 2003; Tzeng et al., 1997). Cette espèce sémelipare (c.-à-d., les individus meurent après la reproduction) débute (ou termine) sa vie au niveau de la zone de convergence de l'Atlantique Nord (Righton et al., 2016; Tesch, 2003). A partir de cette zone, les larves leptocéphales migrent jusqu'aux côtes européennes et nord-africaines, réalisant une migration de 2 000 à plus de 5 000 km à travers l'océan Atlantique. Cette migration, au sein des grands courants océaniques dont le *Gulf Stream*, la dérive Nord Atlantique et les courants des Açores (Bonhommeau et al., 2010; Chang et al., 2020), peut prendre entre 7 mois et 3 ans selon les techniques d'estimation (Bonhommeau et al., 2010; Lecomte-Finiger, 1992; Miller et al., 2015). Ces larves transparentes et en forme de feuille de saule (Figure 1.2) (Miller, 2009) sont des organismes planctoniques mésopélagiques qui s'alimenteraient de particules en suspension constituant la neige marine (Miller et al., 2020; Tsukamoto and Miller, 2021). A l'approche du plateau continental, les larves leptocéphales se métamorphosent en civelles (Figure 1.2) opérant un changement de forme, passant d'une forme aplatie à une forme oblongue, de nage et d'alimentation, se traduisant par une interruption d'alimentation, puis une modification de régime alimentaire (Bardonnnet and Riera, 2005; Tesch, 2003). Les mécanismes déclenchant cette métamorphose restent mal compris (Tesch, 2003).

A leur arrivée sur les côtes continentales nord-africaines et européennes généralement entre octobre et mai, les civelles colonisent une diversité de milieux tels que les estuaires, les lagunes ou les rivières grâce, d'abord, à une migration passive (c.-à-d., au gré des courants et des marées) puis, à l'aide d'une migration active (Trancart et al., 2014). Les civelles migrent vers les cours d'eau en utilisant divers indices

environnementaux : elles suivent les odeurs, les gradients de salinité, et ajustent leur orientation selon la lumière, les marées, ainsi que le champ magnétique terrestre et les phases lunaires (Cresci, 2020). La remontée des cours d'eau peut également être motivée par la disponibilité en nourriture dépendante de la densité des anguilles (Capoccioni et al., 2014a), et le comportement migratoire peut varier selon la saison de migration (Geffroy and Bardonnnet, 2012). La migration des civelles pourrait être potentiellement facultative, avec certains individus choisissant de rester en mer ou en estuaire plutôt que de remonter les cours d'eau (Thibault et al., 2007). Ce comportement contribue à un gradient de densité, avec une concentration plus élevée de civelles en aval et une diminution progressive vers l'amont (Daverat et al., 2006; Edeline et al., 2009). Feunteun et al. (2003) suggèrent deux stratégies majeures de colonisation, les individus dit « pionniers » qui migreraient vers l'amont jusqu'aux limites supérieures du système, indépendamment des conditions de densité locale et des conditions environnementales, et ceux considérés comme « fondateurs » qui coloniseraient les rivières en s'installant dans le premier habitat approprié qu'ils rencontrent. Le corps des civelles s'accroît et se pigmente rapidement, passant du stade anguilette au stade jaune (Figure 1.2).

Durant la phase de croissance qui peut durer entre 2 et plus de 35 ans (Acou et al., 2003; Amilhat et al., 2014; Durif et al., 2020; Tesch, 2003), les individus accumulent de l'énergie pour croître mais également pour leur migration retour et leur maturation à venir. En effet, l'anguille ne s'alimentant plus lors de la migration jusqu'à son site de reproduction (dévalaison), elle puise dans ses ressources pour maintenir son métabolisme, nager et développer ses gonades : c'est une stratégie dite de « *capital breeding* ». Ainsi, durant leur phase de croissance influencée par de multiples facteurs biotiques et abiotiques (par ex., Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023), l'anguille va accumuler des réserves lipidiques et se différencier sexuellement (partie 1.2.2). Les analyses des contenus stomacaux des anguilles jaunes traduisent un régime de prédateur omnivore, consommant une variété d'organismes tels que des algues, des invertébrés (par ex., bryozoaires, annélides, insectes, mollusques), des crustacés et des poissons (Bouchereau et al., 2009; Tesch, 2003). Des comportements de cannibalisme ont été également rapportés (Degani and Levanon, 1983).

L'argenture, transition progressive de l'anguille jaune en anguille argentée, qui est le stade ultime de l'anguille européenne en eaux continentales, est un processus complexe encore à éclaircir. Il semble toutefois être conditionné par des variables individuelles (par ex., sexe, taille, taux de lipides) et environnementales (par ex., température, photopériode, condition hydrologique) (Bruijs and Durif, 2009; Clevestam et al., 2011; van den Thillart et al., 2009; van Ginneken et al., 2007). Les anguilles jaunes évoluant en anguilles argentées (Figure 1.2) subissent une série de modifications hormonales, morphologiques et physiologiques qui les prépare à leur seconde migration transatlantique dans les eaux marines, à des profondeurs variant de 200 à 1000 mètres (Righton et al., 2016). Parmi les modifications morphologiques, l'argenture implique un accroissement des diamètres oculaires et des nageoires pectorales, le développement de la ligne latérale avec la présence de neuromastes, un épaissement de la peau et un changement de sa couleur (passant du jaune/vert au gris sur le dos et à un blanc nacré sur le ventre) (Acou et al., 2005; Aroua et al., 2006; Durif et al., 2005; Pankhurst, 1982a; van Ginneken et al., 2007).

L'épaississement de la vessie natatoire et une meilleure régulation des échanges gazeux par la circulation sanguine améliorent la flottabilité des anguilles dans le milieu pélagique (Yamada et al., 2001). Les capacités d'osmorégulation restent stables, permettant aux stades euryhalins jaunes et argentés de s'adapter à diverses salinités (Rankin, 2009). Lors de l'argenture, une partie du glycogène est convertie en lipides dans les muscles, le foie et l'hypoderme, entraînant un changement d'allocation énergétique (Pankhurst, 1982b). Parallèlement, l'alimentation cesse, et le système digestif dégénère partiellement (Aroua et al., 2006; Pankhurst, 1982b; Pankhurst and Sorensen, 1984). L'argenture marque également l'initiation de la maturation des organes géniteurs. En effet, l'anguille argentée est un subadulte qui va maturer tout au long de sa migration retour. Le début de la maturation sexuelle se traduit par le développement des follicules gonadiques et de l'indice gonado-somatique (Acou et al., 2003; Durif et al., 2005; Pankhurst, 1982a). Ce processus est associé à une activité endocrinienne accrue, avec la sécrétion des hormones gonadotropiques FSH et LH, qui stimulent la maturation des gonades et la production de stéroïdes et d'œstrogènes (Aroua et al., 2006; Durif et al., 2009; van Ginneken et al., 2007). Ces hormones favorisent l'incorporation de lipoprotéines dans les oocytes, marquant l'avancée de la maturation reproductive (Aroua et al., 2006; Durif et al., 2009).

Les anguilles argentées débutent la dévalaison entre août et décembre (Righton et al., 2016) mais dans certains bassins versants anthropisés, elle peut s'étendre de novembre à avril (Acou et al., 2008). Les individus sont capables de retarder leur départ afin d'avoir des conditions favorables pour dévaler (Vøllestad et al., 1994). Cette flexibilité dans la stratégie de vie permet aux anguilles de tirer parti des conditions climatiques favorables pour rejoindre la mer tout en réduisant les coûts énergétiques liés à la migration. La dévalaison est donc modulée par divers facteurs environnementaux tels que les crues induites par de fortes précipitations, l'obscurité lunaire, les dépressions atmosphériques, les vents, ainsi que la baisse des températures (Durif and Elie, 2008; Feunteun et al., 2000; Teichert et al., 2020; Vøllestad et al., 1986). La durée et l'itinéraire de la migration restent incertains. La reproduction débiterait début décembre, le pic aurait lieu en février et s'étendrait jusqu'à mi-mai (Righton et al., 2016). L'hypothèse selon laquelle les anguilles effectuent une migration « courte et rapide » entre l'habitat continental et la zone de reproduction a été longtemps maintenue (Capoccioni et al., 2014a; Vøllestad et al., 1986). Cependant, à l'aide de techniques de marquage des anguilles, relâchées dans quatre régions d'Europe, des chercheurs ont mis en évidence des différences de vitesse de migration entre les anguilles allant de 3 à 47 km.jour⁻¹. Ainsi, ils suggèrent une stratégie de migration mixte avec certains individus capables de migrer rapidement, tandis que d'autres n'arriveraient à la zone de reproduction que pour la saison suivante (Righton et al., 2016). Finalement, une étude récente sur la migration océanique a révélé une stratégie de migration lente, c'est-à-dire avec une vitesse moyenne de 6.5 km.jour⁻¹ (Wright et al., 2022). Nécessitant le marquage d'individus de grande taille, ces deux études se sont focalisées sur les anguilles argentées femelles (Righton et al., 2016; Wright et al., 2022). Les mâles pourraient adopter une stratégie de migration différente de celle des femelles car une étude réalisée dans une lagune méditerranéenne a observé une différence dans la période de dévalaison, avec des mâles migrant entre octobre et décembre et des femelles plutôt entre mars et avril (Lagarde et al., 2023). Cette migration s'effectue en profondeur

et s'accompagne de migrations verticales diurnes, allant de 150 à 300 m le jour à 600 voire 1 000 m de profondeur la nuit (Righton et al., 2016). Cette stratégie permettrait de réduire le risque de prédation et les variations de pression qui accompagnent ces mouvements à différentes profondeurs contribueraient à la maturation des gonades (Brierley, 2014; Righton et al., 2016; Sébert et al., 2009; Wright et al., 2022).

Tout au long de leur migration transocéanique, les anguilles puisent dans leurs ressources accumulées durant la phase de croissance pour nager, maintenir les fonctions métaboliques, mûrir les gonades et finalement se reproduire (Boetius and Boetius, 1980; Tesch, 2003; van den Thillart et al., 2007). Environ 60 à 67 % de leurs réserves énergétiques totales (c.-à-d., lipides et protéines) seraient ainsi utilisées durant cette dernière phase du cycle de vie (Palstra and van den Thillart, 2010; van Ginneken and van den Thillart, 2000). En dessous d'un certain taux lipidique (c.-à-d., 20 % d'après Boetius and Boetius (1980) et van den Thillart et al. (2007) et 15 % d'après Palstra et al. (2006)), les anguilles n'auraient pas assez d'énergie pour réaliser leur migration et leur reproduction. Une certaine quantité de graisses (estimée à 60 g de graisse.kg⁻¹ ; van den Thillart et al. (2007)) est nécessaire pour la reproduction des anguilles qui produiraient entre 0.6 et 19 millions d'œufs en fonction de la taille des femelles (Barbin and McCleave, 1997; Boetius and Boetius, 1980). Cette reproduction serait aléatoire, sans sélection de partenaire, ce qui expliquerait le brassage génétique et donc le caractère panmictique de cette espèce (Als et al., 2011; Côté et al., 2014; Palm et al., 2009; Pujolar et al., 2014). Ainsi, la qualité des individus et des ressources ingérées durant la phase de croissance est cruciale pour que les anguilles parviennent à atteindre leur site de reproduction et à s'y reproduire avec succès (Belpaire et al., 2019; Bourillon et al., 2020; Freese et al., 2019).

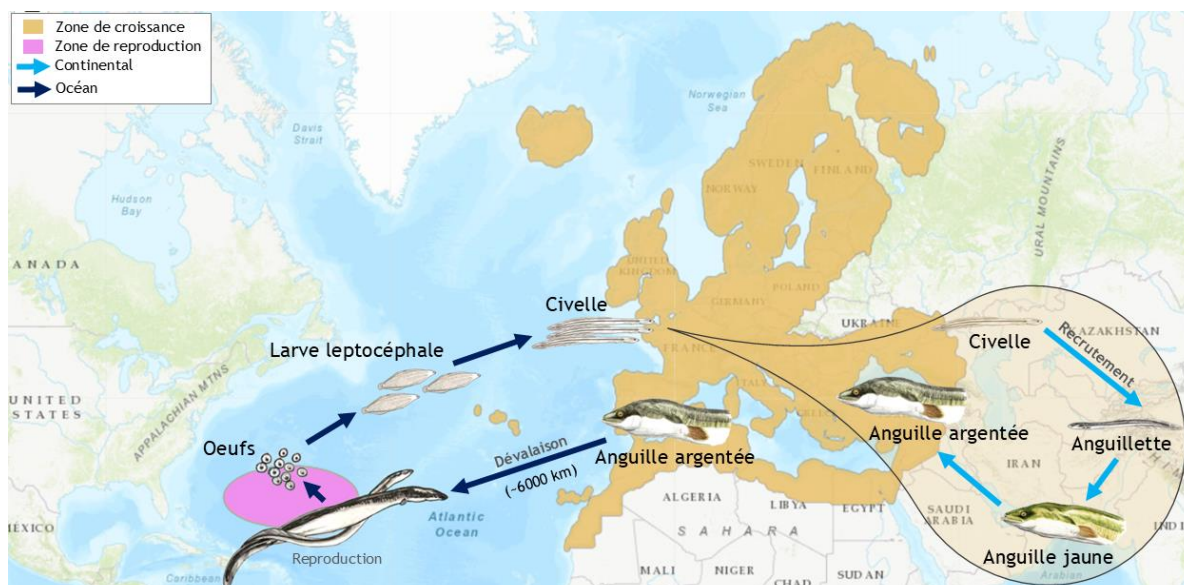


Figure 1.3 : Cycle de vie de l'anguille ainsi que son aire de distribution (carte provenant de l'UICN, illustration par C. Girard).

1.2.2. Au cœur des intérêts

L'anguille européenne attire une vaste communauté internationale d'acteurs – scientifiques, gestionnaires, pêcheurs, décideurs, philosophes, artistes et simples curieux

– grâce à son apparence distinctive, sa résistance remarquable, son caractère généraliste et opportuniste, son large éventail de répartition et son cycle de vie unique. Tous partagent un objectif commun : approfondir leur compréhension de cette espèce.

Peu d'animaux ont autant suscité la curiosité de l'homme. Cette espèce serpentiforme occupe une place singulière à la croisée des dimensions culturelle, sociale, économique et écologique. Culturellement, elle a été une source de fascination et de mystère pendant des siècles, son cycle de vie complexe inspirant des récits et des théories plus ou moins farfelues à travers l'Europe. Par exemple, « dans les campagnes anglaises, où la pêche à l'anguille était très populaire, on préférait la théorie selon laquelle une anguille advient lorsqu'un crin de queue de cheval tombe à l'eau » (Svensson, 2020), ce qui permettait de donner une explication de la présence de l'anguille liée à la culture locale. L'anguille est présente dans la culture locale depuis des générations, elle est d'ailleurs représentée dans de nombreuses œuvres telles que celle de Frans Snyders, nommée « Fish Stall » de 1618, illustrant un étal de poissons situé dans le port de pêche d'Anvers (Belgique) (Figure 1.4).



Figure 1.4 : Tableau de Frans Snyders, intitulé « Fish Stall » (“Dose of Art #32,” n.d.)

Cette ressource halieutique était fortement appréciée par les anciennes civilisations égyptiennes, grecques et romaines. D'ailleurs, des restes d'anguille sont régulièrement retrouvés dans des sites archéologiques de toute l'Europe (Danto, 2018). Consommée frite, grillée, séchée, salée, fumée, bouillie ou mijotée de diverses manières et à tout stade de vie (c.-à-d., que ce soit en tant que civelle, anguilllette, anguille jaune ou encore anguille argentée), l'anguille était autrefois un met du peuple et est aujourd'hui un plat gastronomique. De nombreuses fêtes et festivals de dégustation d'anguilles se perpétuent comme la Sagra dell'Anguilla, à Comacchio (Italie) (“La Sagra dell'Anguilla a Comacchio,” n.d.), l'Ålagille (Suède) (“Ålagille,” 2023) ou la fête à la civelle dans les Asturies (Espagne) (“Festival gastronomique de l'Angula. Soto del Barco,” n.d.). Ainsi, l'anguille a une valeur commerciale significative. Historiquement, elle était une source essentielle de nourriture et de revenus pour un grand nombre de communautés, avec une pêche florissante qui alimentait les marchés locaux et internationaux. Encore aujourd'hui, toute une filière s'est développée autour de cette ressource halieutique avec la pêche, l'aquaculture, l'industrie ou le tourisme (ICES, 2023). Au début des années 2000, les pratiques de pêche faisaient vivre 25 000 personnes en Europe (Dekker, 2004), avec une pêcherie traditionnelle fortement développée dans les lagunes méditerranéennes. Au cours des dernières décennies, la population d'anguille a drastiquement chuté, mettant en péril cette ressource. Considérée comme nuisible jusqu'aux années 1980, l'anguille est désormais rare et atteint des prix très élevés sur le marché. Ce déclin a également intensifié le

braconnage, notamment au stade de la civelle surnommée « l'or blanc » en raison de sa grande valeur commerciale (Reporterre, 2024). La diminution des stocks et les plans de gestion pour préserver cette ressource ont directement modifié le tissu socio-économique des lieux concernés par ces pêcheries (Danto, 2018). Cela a révélé l'existence d'un équilibre fragile entre la préservation écosystémique et le maintien du lien socio-économique local, mettant en avant la nécessité d'une gestion soutenable de ces différents enjeux (Danto, 2018).

1.2.3. Fortement menacée

L'anguille européenne est considérée comme un symbole des effets du changement global sur la biodiversité aquatique. L'espèce a persisté pendant des millions d'années et a fait face à des fluctuations environnementales drastiques grâce à sa plasticité phénotypique (Kettle et al., 2008b). Cependant, l'espèce a récemment décliné pour atteindre des niveaux historiquement bas. En effet, depuis les années 80, cette espèce, classée en danger critique d'extinction dans la liste rouge de l'UICN, connaît un déclin de plus de 95 % du recrutement des civelles (ICES, 2023; Pike et al., 2020) (Figure 1.5).

Comme pour la majorité des espèces diadromes, les causes de ce déclin suggèrent un fort impact anthropique (Limburg and Waldman, 2009). Il est difficile de hiérarchiser les principales menaces qui pèsent sur l'anguille car elles peuvent se combiner, agir à plusieurs niveaux, et ainsi avoir des effets directs et indirects. Parmi les multiples menaces, dont certaines restent aujourd'hui peut-être insoupçonnées, cinq causes ont été identifiées comme impactant majoritairement la survie de l'anguille (Figure 1.6) (Dekker, 2004; Drouineau et al., 2018; Soulé, 1991) :

- **Le changement climatique** : En altérant les cycles biogéochimiques tel que le cycle de l'eau, le changement climatique impacte le cycle biologique de l'anguille à large échelle. La modification des courants océaniques entraîne une modification des trajectoires pour les larves leptocéphales qui tentent de rejoindre leur site de croissance et pour les anguilles argentées cherchant à atteindre leur aire de reproduction (Bonhommeau et al., 2009; Friedland et al., 2007). Le recrutement des civelles sur le continent est influencé par divers facteurs océaniques et atmosphériques, avec des corrélations négatives observées entre l'arrivée des civelles en Europe, la température et la production primaire dans la mer des Sargasses (Bonhommeau et al., 2008a; Díaz et al., 2018; Durif et al., 2010; Friedland et al., 2007; Kettle et al., 2008a, 2011; Knights, 2003). Les changements climatiques récents pourraient affecter la disponibilité des ressources et la survie des larves en migration (Bonhommeau et al., 2008b; Díaz et al., 2018; Durif et al., 2010; Knights, 2003). À l'échelle globale, des prévisions indiquent un possible déplacement de l'aire de répartition de l'anguille européenne vers le Nord-Est, vers le nord de la mer Celtique, la mer du Nord, et la Péninsule Scandinave (Díaz et al., 2018). Le bassin méditerranéen deviendrait moins favorable en raison des impacts du changement climatique, tels que la réduction des précipitations et des débits (Díaz et al., 2018). Au niveau des bassins versants, des modifications environnementales, telles que l'augmentation des températures et la réduction des

débits dans certains grands fleuves européens, pourraient déjà impacter le comportement de migration des anguilles (Arevalo et al., 2020).

- **La fragmentation et la perte des habitats** : Depuis les années 70, l'aire de distribution de l'anguille a drastiquement diminué avec une perte de plus de 35 % des zones humides et la construction de nombreux obstacles (barrages, buses, digues, écluses, turbines, etc.) (Barbarossa et al., 2020; Darrah et al., 2019). Belletti et al. (2020) ont recensé au moins 1.2 million d'obstacles dans 36 pays européens, soit une densité moyenne de 0.7 obstacle.km⁻¹ (des études parallèles montrent que ces données sous-estiment le nombre d'obstacles d'environ 61 %). En Europe, la densité des barrières dans les rivières est principalement influencée par la pression agricole, la densité des franchissements fluviaux et routiers, l'étendue des eaux de surface et l'altitude, avec une concentration particulièrement élevée en Europe centrale. Depuis 1997, une réduction de 30 % des habitats favorables à l'anguille a été observée (Moriarty and Dekker, 1997), aggravée par la multiplication des projets de barrages hydroélectriques récents, justifiés par le développement des énergies renouvelables et la réduction des gaz à effet de serre (Zarfl et al., 2015). Ces infrastructures fragmentent et réduisent les habitats, limitant les déplacements des anguilles jaunes, bloquant la migration des anguilles argentées et perturbant la dynamique des populations (Acou et al., 2011, 2008; Briand et al., 2005; Teichert et al., 2022).
- **La dégradation physique et chimique des eaux** : L'augmentation des intrants tels que les nutriments et les polluants (par ex., les pesticides et les métaux lourds) provenant de l'industrialisation, de l'urbanisation et de l'agriculture, affecte cette espèce à plusieurs niveaux. D'un point de vue écologique, l'eutrophisation, causée par un excès de nutriments, dégrade temporairement la qualité des habitats aquatiques (Bernotas et al., 2020). Par ailleurs, la quantité accrue de contaminants persistants présents dans les écosystèmes se retrouve au sein des réseaux trophiques (Bragigand et al., 2006; Bryan et al., 1997; Law et al., 2006; Leone et al., 2020). En raison de sa longue phase de croissance en eaux continentales (Daverat et al., 2006; Tesch, 2003), de son régime alimentaire varié et carnivore (De Meyer et al., 2016), de sa position au sommet de la chaîne trophique, de son mode de vie benthique (Sühling et al., 2016) et en tant que poisson gras (c.-à-d., favorisant l'accumulation de composés lipidiques) (Geeraerts and Belpaire, 2010; Parzanini et al., 2021), l'anguille est fortement exposée à la bioaccumulation de ces substances toxiques (Belpaire and Goemans, 2007; Bourillon et al., 2020; ICES, 2015). En raison de leur écologie, le risque de contamination des anguilles augmente au fur et à mesure de leur croissance, les civelles étant généralement moins affectées que les anguilles jaunes et argentées (Blanchet-Letrouvé et al., 2014; Caron et al., 2016; Lortholarie et al., 2020; Tapie et al., 2011). De plus, en tant qu'espèce sémelpare, l'anguille ne peut pas se détoxifier en transférant une partie de sa charge en contaminants vers les gonades et les œufs (Geeraerts and Belpaire, 2010). Lors de sa migration pour la reproduction, cette espèce mobilise

ses réserves corporelles, mais redistribue aussi les polluants accumulés, comme des métaux toxiques, vers les tissus reproducteurs, compromettant ainsi leur santé et leur succès reproductif (Freese et al., 2019). Bien que les effets des polluants soient souvent mal identifiés, la présence de composés inorganiques et organiques non essentiels induit un stress intense, entraînant des perturbations génétiques, métaboliques, histologiques et comportementales, qui peuvent compromettre la reproduction de l'anguille européenne (Belpaire et al., 2019; Bourillon, 2021; Drouineau et al., 2018; ICES, 2015).

- **Les maladies et l'augmentation des espèces invasives** : Les espèces envahissantes peuvent affecter les espèces indigènes directement par la prédation, la compétition ou le parasitisme, ou indirectement par la modification de l'habitat ou la propagation de maladies (Guillerault et al., 2017; Lymbery et al., 2014). Un des cas les plus connus pour l'anguille européenne est l'introduction accidentelle du parasite *Anguillicola crassus* dans les années 80, originaire d'Asie, et qui s'est propagé en Europe suite à l'import d'anguilles japonaises (*Anguilla japonica*) pour l'aquaculture (Bruslé, 1994; Jakob et al., 2016; Kirk et al., 2000b; Lefebvre and Crivelli, 2004). Ce nématode infecte la vessie natatoire des anguilles, les affaiblit et altère leur capacité à réguler leur flottabilité, compromettant ainsi leur aptitude à migrer sur de longues distances et à atteindre leur site de reproduction (Palstra et al., 2007). De plus, le parasite peut entraîner des dommages physiques et augmenter la susceptibilité des anguilles aux infections secondaires (Kennedy, 2007). Certaines études suggèrent que dans les cas extrêmes, les effets issus de l'infection par le parasite peuvent amener à la mort de l'hôte (Székely et al., 2009). Chez l'anguille européenne, un total de 161 espèces de parasites protozoaires et métazoaires ont été observées (Jakob et al., 2016). Ces parasites agissent aussi bien sur le métabolisme, la capacité de reproduction, et la migration de l'anguille entraînant une diminution de sa survie et de son succès de reproduction. De graves maladies telles que l'EV2 (« cauliflower disease ») associée à des Orthomyxovirus, ou l'EVEX (« viral kidney disease of eels » ou « Eel-Virus-European-X ») provenant de Rhabdovirus peuvent également causer la mort des individus (Tesch, 2003; van Ginneken et al., 2005). D'autres organismes comme les bactéries et champignons vont également infecter les anguilles et causer de multiples altérations (par ex., œdèmes, nécroses et hémorragies) de divers organes (par ex., muscle, branchie, foie, rein, peau) (Tesch, 2003).
- **La surexploitation** : La surexploitation, motivée par une forte demande sur les marchés asiatiques et européens, capture les anguilles à tout stade de vie continentale (c.-à-d., civelle, anguille jaune et argentée) (Tesch, 2003). En particulier les civelles sont capturées en masse (Violi et al., 2015) car elles peuvent être consommées directement ou utilisées pour l'aquaculture. Ne parvenant pas à réaliser le cycle complet de l'anguille européenne en captivité, l'aquaculture dépend de l'approvisionnement en individus sauvages (Lovatelli and Holthus, 2008). Pour mieux réguler le commerce de cette espèce, elle a été inscrite sur

l'annexe II de la Convention pour la régulation du commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES), permettant une meilleure traçabilité au sein de l'Union Européenne (UE) et interdisant l'exportation d'anguilles hors de l'UE depuis 2010 (Musing et al., 2018). Cependant, la civelle fait face à un braconnage intensif, difficilement quantifiable (Béranger, 2024; Crook and Nakamura, 2013; "Démantèlement d'un réseau international de trafic de civelles," 2023; Richards et al., 2020). La surexploitation perturbe non seulement la régénération des stocks, mais endommage également les habitats et modifie les traits de vie de l'anguille, menaçant l'équilibre des écosystèmes aquatiques et augmentant le risque d'extinction de cette espèce (Heino et al., 2015; Pons-Hernandez, 2024).

Étant une espèce panmictique (Als et al., 2011), la gestion et la conservation doivent être coordonnées à l'échelle internationale (Feunteun, 2002), car la surexploitation dans une région affecte toute la population. Selon Åström and Dekker (2007), même si la pêche était complètement interrompue, il faudrait environ 80 ans pour que les stocks de l'anguille européenne se rétablissent. Cette estimation considère uniquement l'effet de la pêche sur les anguilles jaunes et argentées, omettant la pêche à la civelle, ainsi que d'autres facteurs anthropiques tels que la perte d'habitats, les obstacles et la pollution. Comprendre les effets directs et indirects des pressions humaines sur l'anguille est déjà un défi, mais évaluer les impacts synergiques s'avère encore plus complexe. Par exemple, la contamination des anguilles altérerait leur système immunitaire, les rendant ainsi plus vulnérables aux infections bactériennes, dont la prévalence varie selon les habitats (Esteve et al., 2012). En raison de leur capacité d'adaptation à divers environnements, la gestion doit également être localisée, car les priorités d'actions peuvent varier selon les bassins versants (par ex., suppression des barrages ou amélioration de la qualité de l'eau).

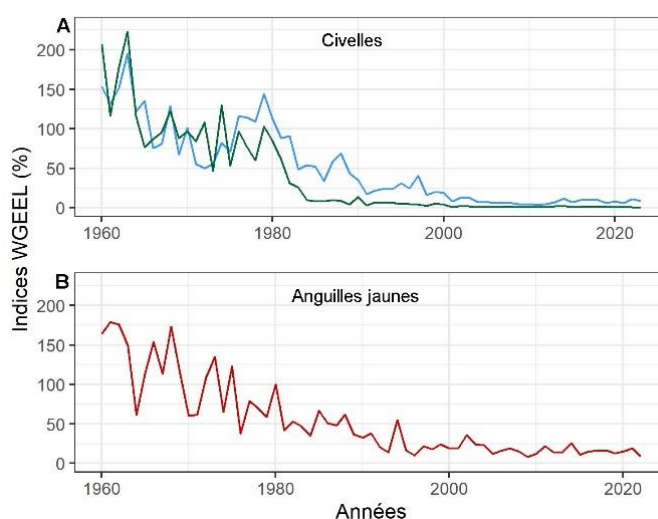


Figure 1.5 : Évolution des indices de recrutement A- en civelles (pour l'écorégion de la mer du Nord en vert et le reste de l'Europe en bleu) et B- en anguilles jaunes (en Europe, en rouge) exprimés en pourcentage par rapport aux données historiques de la période 1960-1979. Le groupe de travail sur les anguilles (WGEEL) du conseil international pour l'exploitation de la mer (ICES) ont estimé les indices en utilisant un modèle linéaire

généralisé ajusté avec des données issues de 60 et 21 séries chronologiques pour les civelles et anguilles jaunes, respectivement. Les données proviennent des tableaux 2.2 et 2.3 du rapport ICES (2023).

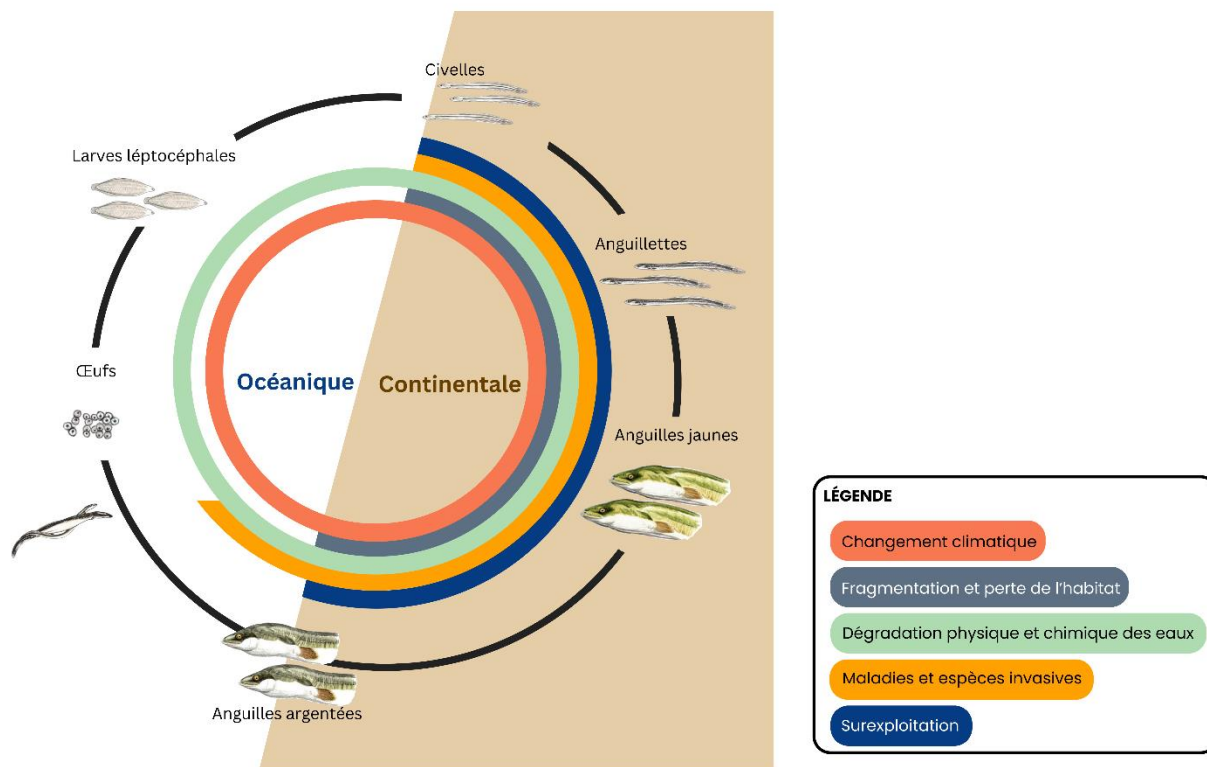


Figure 1.6 : Causes du déclin suspectées (non hiérarchisées) en fonction du stade de vie de l'anguille (océanique et continentale). D'après Belpaire et al. (2019); Bourillon (2021); Drouineau et al. (2018); Jacoby et al. (2015); Miller et al. (2016).

1.2.4. Sous haute surveillance

Des mesures de gestion ont été prises face à cette diminution drastique de la population de l'anguille européenne. En 2007, la Commission européenne a mis en œuvre un règlement (règlement du Conseil [CE] n° 1100/2007) établissant des mesures de reconstitution du stock de cette espèce, appelant à une réduction des mortalités d'origine anthropique et avec comme volonté de rétablir au minimum un taux d'échappement vers la mer de 40 % de la biomasse « pristine » (c.-à-d., dans un environnement non dégradé et sans impact d'origine anthropique). Plus concrètement, les Etats membres doivent élaborer un plan de gestion de l'anguille (PGA) incluant au moins des mesures de réduction de la mortalité par la pêche (commerciale et récréative), de restauration des voies de migration tant en montaison qu'en dévalaison (c.-à-d., rétablissement de la continuité écologique des bassins-versants et gestion des turbines hydroélectriques) et, pour les Etats membres qui autorisent la pêche d'anguilles d'une longueur inférieure à 12 mm, de repeuplement de jeunes anguilles (Council of the European Union, 2007). Généralement, les mesures se concentrent sur la réduction de la mortalité par la pêche, la mise en place du repeuplement et la restauration de la continuité écologique par l'installation de passes à anguille (Council of the European Union, 2007). Cependant, certaines pressions anthropiques comme la pollution ou le changement climatique, bien qu'elles soient identifiées comme des causes majeures du déclin de la population

d'anguille (Belpaire et al., 2019; Drouineau et al., 2018), sont souvent négligées dans les plans de gestion en raison de la difficulté à évaluer leurs effets à long terme et à intervenir sur ces facteurs.

En France, le PGA, adopté en 2009, se concentre sur cinq axes principaux : la réduction de la pression de pêche, la lutte contre les pêcheries illégales, le repeuplement des bassins hydrographiques (c.-à-d., allouant 60 % des captures de civelles), l'amélioration de la continuité écologique (c.-à-d., améliorer le franchissement des obstacles à la migration), et la coordination avec la directive cadre sur l'eau pour restaurer les habitats aquatiques (MEEDM, 2018). Pour une gestion plus ciblée et efficace, la France a divisé son territoire en 9 unités de gestion de l'anguille (UGA) (DREAL et al., 2021). Chaque UGA correspond à un bassin hydrographique ou à un ensemble de bassins où des mesures spécifiques sont appliquées en fonction des caractéristiques locales. Les UGA permettent d'adapter les actions du PGA aux réalités géographiques et écologiques de chaque région, en considérant les différences en matière de pression de pêche, de qualité des habitats, et d'obstacles à la migration des anguilles. Finalement, à l'échelle des bassins hydrographiques, les actions définies dans le PGA sont intégrées aux plans de gestion des poissons migrateurs (PLAGEPOMI), ce qui permet de synchroniser les efforts de conservation et de restauration des habitats, ainsi que de coordonner les actions avec d'autres programmes de gestion des eaux et des espèces migratrices (par ex., aloses, saumons, lamproies). Pour évaluer le recrutement, le stock en place et l'échappement de l'anguille, 11 sites index ont été identifiés au niveau national, incluant 3 des bassins fluviaux supérieurs à 1 000 km², 6 des bassins fluviaux inférieurs à 1 000 km², un bassin semi-fermé atlantique et **une seule lagune méditerranéenne (l'étang du Vaccarès)** (MEEDM, 2018). De plus, les actions du PGA sont également inscrites dans d'autres politiques locales, comme celles relatives à la gestion de l'eau (par ex., Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux, SDAGE), à la restauration des habitats aquatiques, et à la lutte contre la pollution (DREAL et al., 2021). Cela favorise une approche cohérente et synergique pour la protection des écosystèmes aquatiques et optimise les efforts de conservation en tenant compte des interactions entre les différents enjeux environnementaux.

La majeure partie des mesures du PGA vise à favoriser l'entrée de jeunes individus (civelles ou anguillettes) et la sortie d'individus matures (anguilles argentées) mais les processus en jeu lors de la phase continentale sont peu ou pas pris en compte. Ainsi les mesures de « repeuplement » visent à aleviner, par capture-déplacement, des milieux naturels ayant des potentialités d'accueil et de croissance sous-utilisés par l'espèce. Cependant les caractéristiques du milieu où aura lieu le repeuplement, et donc la phase de croissance, vont jouer un rôle majeur dans la production d'anguilles argentées à la fois en termes de quantité et de qualité (Panfili et al., 2022). En effet, les conditions environnementales vont influencer la dynamique de population (par ex., mortalité, migration, croissance) et la définition des traits d'histoire de vie (par ex., sexe, âge à maturité, fécondité). Il est primordial d'acquérir davantage de connaissances sur la phase de croissance des anguilles en milieu continental en particulier dans les lagunes méditerranéennes où la production, mais également l'exploitation de l'anguille, sont notables et demeurent peu étudiées (ICES, 2023; MEEDM, 2018).

1.2.5. Une grande plasticité des paramètres de croissance

L'anguille européenne colonise une grande diversité d'habitats et présente des traits d'histoire de vie tels que la taille, le poids, l'âge à l'argenture, le sex-ratio et le taux de croissance qui varient considérablement en fonction des conditions environnementales (Acou et al., 2003; Daverat et al., 2012; Mateo, 2017; Teichert et al., 2023). Ces variations influencent directement la démographie de la population. Par exemple, les variations du taux de croissance individuel et du sex-ratio peuvent influencer les structures de population et la capacité de l'espèce à se reproduire efficacement. Cette diversité des valeurs des traits d'histoire de vie traduit ainsi une certaine adaptation de l'espèce à son milieu. Sachant que l'anguille européenne est une espèce panmictique avec une dispersion importante des larves (Als et al., 2011; Côté et al., 2014; Palm et al., 2009; Pujolar et al., 2014), la diversité phénotypique provient essentiellement de la plasticité phénotypique (et non d'une adaptation locale) (Kawecki and Ebert, 2004; Mateo et al., 2017).

Durant la phase de croissance, l'anguille, initialement sexuellement indifférenciée, se différencie en mâle ou en femelle. D'ailleurs, le déterminisme sexuel chez l'anguille reste énigmatique. Aristote s'était déjà étonné de ne trouver ni lait, ni œuf chez l'anguille. Puis au XIX^{ème} siècle, J. Müller intrigué par le mystère sur la reproduction de l'anguille a incité d'autres scientifiques à résoudre l'énigme. C'est ainsi qu'en 1876, S. Freud a disséqué environ 400 anguilles dans l'espoir d'identifier leurs gonades, mais sans succès (Svensson, 2020). Cette différenciation dépend de divers facteurs fortement interdépendants, tels que la densité de population, la température de l'eau et l'habitat. La densité jouerait un rôle majeur dans cette différenciation : une forte densité favoriserait la production de mâles, tandis qu'une faible densité entraînerait la production de femelles (Bevacqua et al., 2019). Selon l'habitat de croissance au sein d'un bassin versant, la proportion de mâles et de femelles varie (Acou et al., 2003; Davey and Jellyman, 2005; Geffroy, 2012; Laffaille et al., 2006). Ainsi, les mâles sont généralement davantage présents en aval, dans les zones estuariennes à forte densité, tandis que les femelles se trouvent, en proportion relative, davantage en amont, où la densité est plus faible (Bertin, 1951; Daverat et al., 2006; Oliveira and McCleave, 2002).

Pour expliquer les différences de stratégies de croissance en fonction du sexe, plusieurs hypothèses ont été proposées (Davey and Jellyman, 2005; Helfman et al., 1987; Larsson et al., 1990; Mateo et al., 2017; Vøllestad, 1992). Deux grandes théories sont souvent citées : la stratégie de « maximisation de la taille » et celle de « minimisation du temps ». La première théorie (Helfman et al., 1987; Larsson et al., 1990) suggère que l'anguille maximise sa taille et ses réserves lipidiques pour optimiser à la fois sa fécondité et sa survie, avec l'apparition de l'argenture à une taille optimale. La seconde hypothèse (Svedäng et al., 1996; Vøllestad, 1992) propose que l'anguille, confrontée à des pressions de sélection fortes dans l'environnement, favorise une croissance rapide limitant ainsi la durée de la phase continentale. Récemment, une nouvelle théorie a été avancée en combinant ces hypothèses avec une dimension génétique (Côté et al., 2015; Mateo et al., 2017). Selon cette théorie, il existe deux génotypes : les anguilles à croissance rapide

(« fast growers ») et celles à croissance lente (« slow growers »). Il existerait également une plus forte variabilité dans les taux de croissance individuels chez les femelles (Mateo et al., 2017). L'optimisation de la fécondité résulterait d'un compromis entre l'accumulation d'énergie nécessaire à la reproduction, en augmentant la taille corporelle, et le risque accru de mortalité associé au temps passé dans l'habitat de croissance (Helfman et al., 1987; Stearns, 1989). Ce compromis expliquerait la plus grande variabilité de taille observée chez les femelles par rapport aux mâles à l'échelle de leur aire de distribution (Tesch, 2003).

L'anguille présente un dimorphisme sexuel avec des mâles argentés qui mesurent entre 25 et 48 cm de long (avec une moyenne de 35 à 43 cm), tandis que les femelles atteignent des tailles comprises entre 39 et 130 cm (avec une moyenne de 50 à 61 cm) (Acou et al., 2003; Durif et al., 2009; Tesch, 2003). L'âge à l'argenture varie également considérablement : de 2 à 15 ans pour les mâles et de 4 à plus de 30 ans pour les femelles (Acou et al., 2003; Amilhat et al., 2014; Durif et al., 2009; Tesch, 2003). Bien que les mâles soient plus petits que les femelles, des variations significatives de taille et d'âge à l'argenture sont observées selon l'habitat, reflétant une certaine plasticité de l'espèce.

Un certain nombre des traits d'histoire de vie de l'anguille varie selon la latitude et la longitude du site de croissance (par ex., Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023; Vøllestad, 1992). Les individus, grandissant dans le nord de l'aire de distribution, ont des croissances plus longues, avec des tailles et âges à l'argentures plus élevés que ceux au sud (Acou et al., 2003; Daverat et al., 2012; Durif et al., 2020; Teichert et al., 2023). Par exemple, une anguille femelle peut mettre jusqu'à plus de 30 ans pour s'argenter en Norvège contre en moyenne 8 ans dans le sud de la France. Les basses températures et la faible productivité des habitats nordiques ralentissent le métabolisme et expliquent, en partie, les taux de croissance plus lents (Jessop, 2010; Vøllestad, 1992). De plus, la proportion de femelles tend à augmenter avec la latitude, ces dernières migrent plus tardivement et accumulent davantage de réserves énergétiques (Helfman et al., 1987; Jessop, 2010; Teichert et al., 2023; Vøllestad, 1992). Ces variations de traits d'histoire de vie de l'anguille, reflétant un niveau élevé de plasticité phénotypique en réponse aux facteurs environnementaux, sont présentes à grande échelle, mais également à un niveau plus local (Figure 1.7) (Teichert et al., 2023).

Au sein des bassins versants, les traits d'histoire de vie des anguilles semblent être influencés par un gradient amont-aval. En effet, la distance à la mer est corrélée positivement avec la proportion de femelles, la taille, le poids, l'âge à l'argenture des individus et la mortalité, tandis qu'elle est corrélée négativement avec le taux de croissance et la densité des anguilles (Figure 1.7) (Daverat et al., 2012, 2006; Davey and Jellyman, 2005). Ce gradient amont-aval reflète généralement des variations de productivité et de salinité. Bien qu'il soit complexe de distinguer les facteurs environnementaux affectant la croissance des anguilles, plusieurs études soulignent l'importance de la salinité sur leur condition (Bœuf and Payan, 2001). Les anguilles vivant dans des habitats saumâtres, comme les lagunes et les estuaires, présentent des taux de croissance plus rapides, atteignent une taille plus grande pour un âge donné, et affichent une meilleure condition que celles qui évoluent en eau douce (Acou et al., 2003; Daverat et al., 2012; Panfili et al., 2022; Teichert et al., 2023). Par exemple, dans l'estuaire de la

Gironde (sud-ouest de la France), les taux de croissance varient de $60.9 \pm 11.7 \text{ mm.an}^{-1}$ en milieu saumâtre (aval de l'estuaire), à $52.6 \pm 10.9 \text{ mm.an}^{-1}$ dans des habitats d'eau douce (amont de l'estuaire) (Daverat and Tomás, 2006). De même, en Camargue (sud-est de la France), cette différence de croissance est également observée, avec un taux de croissance de 90 mm.an^{-1} dans l'étang saumâtre du Vaccarès et de 46 mm.an^{-1} dans le canal d'eau douce situé en amont de l'étang (Acou et al., 2003). Les milieux saumâtres en aval des bassins versants accueillent une plus forte densité d'anguilles, avec un sex-ratio en faveur des mâles (Acou et al., 2003; Daverat et al., 2006; Edeline et al., 2009; Teichert et al., 2023; Thibault et al., 2007).

À l'échelle individuelle, la tactique d'utilisation de l'habitat influence l'expression de traits d'histoire de vie de l'anguille. Au cours de sa croissance, elle peut choisir entre vivre dans un habitat unique ou explorer plusieurs environnements. L'anguille adopte majoritairement un mode de vie sédentaire bien que des études aient montré une diversité de tactiques d'utilisation de l'habitat avec certains individus ayant des comportements « nomades », utilisant ainsi plusieurs habitat durant leur croissance (Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012; Tabouret et al., 2010). Ces déplacements inter-habitats sont généralement de courtes distances ($\sim 10 \text{ km}$) comparés aux grandes migrations transocéaniques réalisés aux stades de larves et d'anguilles argentées ($\sim 5000 \text{ km}$) (Thibault et al., 2007). Cependant, ces déplacements sont importants car ils impliquent le passage entre divers environnements caractérisés par des variations de salinité, de température, de substrat et de profondeur, influençant de manière significative leur croissance et leur survie (Thibault et al., 2007). En plus de la simple exploration, ces déplacements s'expliqueraient par un comportement adaptatif, permettant à l'anguille de trouver des habitats plus productifs au cours de sa vie, de suivre des ressources alimentaires (par ex., des espèces proies), de gagner plus d'espace vital, ou d'éviter des conditions abiotiques défavorables et/ou de se déplacer vers des conditions plus favorables (Baisez, 2001; Capoccioni et al., 2014b; Daverat et al., 2005).

En général, les tactiques d'utilisation de l'habitat par l'anguille révèlent une nette préférence pour les environnements saumâtres et marins aux latitudes élevées, comme en témoigne la proportion plus élevée d'individus observés dans ces habitats d'eau salée (Daverat et al., 2006; Marohn et al., 2013; Rohtla et al., 2023). En revanche, les anguilles des basses latitudes semblent majoritairement résider en eau douce. Cette variation latitudinale dans les préférences résidentielles s'explique par les différences de productivité aquatique : l'eau douce est généralement plus productive aux basses latitudes, tandis que l'eau salée l'est davantage aux hautes latitudes (Gross et al., 1988). Toutefois, ces résultats ne considèrent pas les eaux de transition, telles que les lagunes côtières méditerranéennes, qui figurent parmi les habitats les plus productifs, surpassant à la fois les eaux douces et salées en termes de bénéfices écologiques (Acou et al., 2003; Capoccioni et al., 2014b).

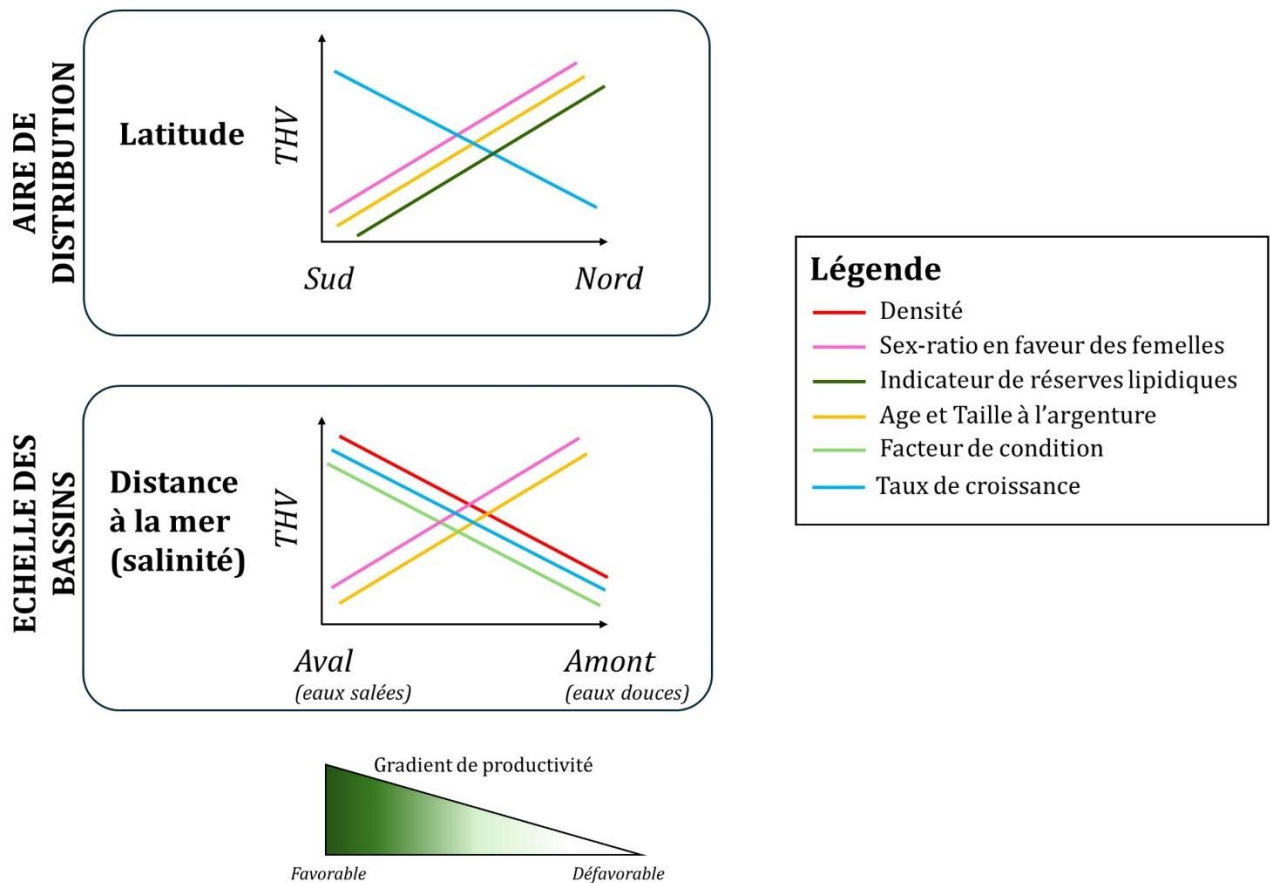


Figure 1.7 : Variation biogéographique des traits d'histoire de vie (THV) chez l'anguille européenne à l'échelle des aires de distributions (gradient de latitude) et à l'échelle des bassins versants (gradient amont-aval lié à la salinité). D'après Bourillon (2021), Daverat et al., (2012) et Teichert et al. (2023). Schéma adapté de Bourillon (2021).

1.3. Les milieux lagunaires méditerranéens

1.3.1. Des milieux riches et complexes

Les eaux de transition, telles que les estuaires ou les lagunes, sont des environnements aquatiques complexes situés entre des écosystèmes d'eau douce et d'eau salée, caractérisés par des gradients de salinité influencés par les apports marins et terrestres (Basset et al., 2006). Bien que les estuaires et lagunes aient de nombreux processus en commun rendant leur distinction difficile (Tagliapietra et al., 2009), ces écosystèmes se différencient selon plusieurs caractéristiques d'origine géomorphologique, hydrologique et écologique. Globalement, les estuaires présentent un gradient de salinité longitudinal partant des eaux douces (ou oligohalines) à l'amont vers des eaux saumâtres (més- et polyhalines) puis marines (euhalines) à l'aval. La gamme de salinités rencontrée dans les lagunes est plus large : d'eaux oligohalines à hyperhalines, avec des valeurs qui peuvent dépasser les 300 g.L^{-1} (Por, 1980). Kjerfve (1994) proposa une définition pour les lagunes côtières qui a été largement acceptée par les écologues, les décideurs politiques et les autorités locales. Cette définition stipule qu'une lagune côtière est une « masse d'eau

côtière peu profonde séparée de l'océan par une barrière reliée, au moins par intermittence, à l'océan par un ou plusieurs bras de mer restreints ».

Les lagunes méditerranéennes sont des écosystèmes relativement jeunes, datant de l'élévation du niveau de la mer au cours de l'Holocène (de Wit, 2011). Environ 400 lagunes sont dénombrées dans 23 pays, représentant une surface totale de 5 800 km² (Cataudella et al., 2015; Kara and Quignard, 2018; Kjerfve, 1994). Parmi les 37 lagunes côtières d'une superficie supérieure à 10 km² identifiées dans le bassin méditerranéen par Soria et al. (2022), la majorité est associée à des formations fluviales deltaïques, telles que les deltas du Rhône, de l'Èbre, du Nil, du Danube et du Pô. Les lagunes, dans leur forme actuelle, résultent de l'interaction forte entre la dynamique côtière et l'intervention de l'homme.

Les lagunes présentent une grande diversité en raison de leur localisation climatique-géographique, de leur superficie, de leur profondeur et de leur régime hydrologique, qui dépendent de la géomorphologie, de la configuration, de la taille des bassins versants, des tributaires et de l'intensité des échanges avec la mer (Pérez-Ruzafa et al., 2007; Tagliapietra et al., 2009). Environ un tiers des lagunes méditerranéennes a une surface inférieure à 0.5 km² (Cataudella et al., 2015). Cependant, certaines peuvent mesurer plus de 30 km de long comme la lagune de Bardawil localisée dans le delta du Nil (Elshinnawy and Almaliki, 2021), et d'autres peuvent atteindre une superficie d'environ 1 150 km² (la lagune Razim-Sinoie située dans le delta du Danube) (Catianis et al., 2018). Les lagunes sont généralement peu profondes, avec une profondeur moyenne inférieure à 2 m, bien que dans certains cas, comme dans la lagune d'Amvrakikos en Grèce, la profondeur maximale dépasse les 30 m (Soria et al., 2022).

Un ensemble de critères abiotiques (par ex., salinité, température, oxygène, pH), biotiques (par ex., ressources trophiques, prédateurs, pathogènes), et géomorphologiques (par ex., degré de communication avec la mer, superficie et profondeur) (Pérez-Ruzafa et al., 2007) influence les assemblages biologiques de la lagune. Les lagunes présentent une richesse d'habitats, tels que des marais d'eau douce, des marais salants, des étangs, des prairies d'herbiers et des canaux d'eau douce, propices à une grande diversité biologique (Basset et al., 2013). Ils constituent des corridors écologiques, surtout pour les poissons diadromes, et fournissent des habitats de reproduction, de croissance et de nurserie pour de nombreuses espèces aquatiques qu'elles soient marines, diadromes ou dulçaquicoles (de Wit, 2011; Levin et al., 2001). A partir d'une centaine de recensements ichtyologiques réalisés dans 45 lagunes méditerranéennes, Kara et Quignard (2018) ont répertorié un total de 249 espèces de poissons appartenant à 73 familles différentes. Parmi ces familles, les mieux représentées sont celles des Anguillidés, des Moronidés, des Mugilidés, des Sparidés, des Atherinidés, des Soleidés, des Syngnathidés, des Blenniidés et des Gobiidés (Kara and Quignard, 2018). La diversité spécifique est très variable entre les lagunes. Par exemple, seulement 5 espèces ont été recensées dans la lagune Karavastas, en Albanie alors que dans la lagune de Faro, en Italie, 97 espèces ont été identifiées (Kara and Quignard, 2018). Seulement 9 espèces, dont 7 sont marines et 2 diadromes (*A. anguilla* et *Atherina boyeri*), sont présentes dans au moins 75 % des 45 lagunes méditerranéennes échantillonnées (Kara and Quignard, 2018). La proportion d'espèces exotiques dans les lagunes varie significativement, mais elle est généralement élevée. En effet, ces écosystèmes sont

particulièrement sensibles à l'introduction de ces espèces via des canaux comme le canal de Suez, l'aquaculture ou d'autres activités humaines. Les espèces exotiques, souvent invasives, peuvent perturber l'équilibre écologique et être en compétition avec les espèces indigènes (Kara and Quignard, 2018).

1.3.2. Soumis aux pressions anthropiques

L'état écologique et la morphologie des lagunes côtières sont étroitement liés aux activités humaines (Cataudella et al., 2015). Aux XVIIIe et XIXe siècles, avec notamment le développement de l'agriculture, de l'activité portuaire et de l'exploitation du sel, de nombreuses digues, canaux et ouvrages de connexion ont été créés dans la plupart des lagunes méditerranéennes afin de drainer les terres, d'assurer des voies de navigation, et de contrôler la circulation des eaux (Cataudella et al., 2015). Ces interventions humaines ont ainsi largement contribué à façonner les milieux lagunaires (de Wit, 2011).

Plusieurs lagunes côtières méditerranéennes ont été préservées grâce aux efforts des communautés locales pour développer la pêche et la chasse, assurant ainsi à la fois leur conservation physique et la protection de leur biodiversité (Cataudella et al., 2015). La pêche, l'aquaculture et la chasse font partie des activités les plus anciennement pratiquées par l'homme dans ces écosystèmes pour subvenir à ses besoins. Bien qu'aujourd'hui elles restent des activités à forts enjeux socio-économiques, les rendements de pêche ont diminué en raison de la dégradation de l'environnement, la surpêche et l'absence de plans de gestion adaptés. Par exemple, dans la lagune de Lesina (Italie), la production moyenne des pêches est passée de 120-140 kg.ha⁻¹ dans les années 1940 à moins de 60 kg.ha⁻¹ dans les années 1960 et à 20 kg.ha⁻¹ actuellement (Cataudella et al., 2015).

Les grands projets hydrauliques, conçus pour des usages agricoles ou industriels, ont souvent ignoré la valeur écologique et économique des lagunes (Cataudella et al., 2015). Cela a favorisé le morcellement des lagunes avec le développement de canaux et de bassins poldérisés, c'est-à-dire déconnectés de l'hydrosystème lagunaire. De plus, l'urbanisation, l'agriculture intensive et les activités industrielles ont contribué à la pollution via l'augmentation des nutriments et des contaminants dans les lagunes, notamment à travers les déchets agricoles et les eaux usées (de Wit, 2011).

L'eutrophisation, phénomène courant en région méditerranéenne dû aux conditions climatiques notamment en période estivale, c'est-à-dire, températures élevées et faibles précipitations, est exacerbée par les apports excessifs de nutriments provenant des activités humaines. L'eutrophisation peut conduire à des proliférations algales et à des crises anoxiques, ce qui peut entraîner la mort des organismes, la dégradation des habitats et affecter les activités économiques locales (Cataudella et al., 2015; Cloern, 2001; Gobler, 2020; Zhou et al., 2020). Dans le sud de la France, ces événements sont connus sous le nom de *malaïgues*, qui provient du provençal « *malo-aigo* » signifiant « mauvaise eau ». Le changement climatique, notamment par les changements des dynamiques de précipitation et d'évaporation, risque d'accentuer ce phénomène (Charlton et al., 2018; Lloret et al., 2008).

Les modifications de la dynamique hydrologique, telles que la réduction des apports d'eau douce d'origine anthropique ou naturelle, entraînent une hausse de la salinité. Cette augmentation a des impacts significatifs sur les écosystèmes lagunaires, modifiant les

habitats et réduisant (au moins temporairement) la diversité et la biomasse des plantes aquatiques et des macro-invertébrés (Martínez-Megías and Rico, 2022). Par exemple, la lagune du Vaccarès en Camargue (sud de la France) est passée de mésohaline ($\sim 15 \text{ g.L}^{-1}$) à euhaline ($\sim 30 \text{ g.L}^{-1}$) voire hyperhaline ($> 40 \text{ g.L}^{-1}$) en moins de 10 ans (Boutron et al., 2021; Hemery et al., 2022). Ce phénomène se produit principalement dans les zones côtières semi-arides du sud de la Méditerranée où l'augmentation de la salinité dans les lagunes résulte de la réduction des apports d'eau douce, qui sont affectés par l'augmentation de la demande en eau pour l'agriculture, l'industrie et l'urbanisation. Cette concurrence pour les ressources en eau douce rend difficile une gestion durable de ces lagunes, notamment en Afrique du Nord, où la rareté de l'eau douce constitue déjà un enjeu majeur (Cataudella et al., 2015).

Les lagunes méditerranéennes sont unanimement décrites comme des zones exposées à des perturbations naturelles et, surtout, anthropiques. Ces systèmes dynamiques sont soumis à une forte variabilité temporelle à la fois inter- et intra-annuelle. Par exemple, la salinité varie en fonction des saisons avec, généralement, une hausse significative en été qui découle des températures élevées, des forts taux d'évaporation et des faibles précipitations. Comme vu précédemment, ce paramètre fluctue également selon les années, avec, récemment, un phénomène de salinisation des lagunes (Martínez-Megías and Rico, 2022). Ainsi, les lagunes méditerranéennes font face à une diversité de menaces qui se sont accentuées ces dernières années et devraient encore s'intensifier dans un avenir proche (Kuglitsch et al., 2010; Vautard et al., 2014). En se focalisant sur cinq principales perturbations anthropiques (c.-à-d., l'eutrophisation, la pollution chimique, les espèces envahissantes, la salinisation et l'augmentation de la température) impactant les lagunes au cours des dernières années, Martínez-Megías and Rico (2022) ont mis en évidence que parmi les 21 lagunes méditerranéennes étudiées, la Camargue est l'unique lagune regroupant toutes ces perturbations (Figure 1.8). Ce site, comme 73 autres lagunes méditerranéennes, est aujourd'hui protégée par la convention Ramsar (Ramsar, 1971) et d'autres dispositifs internationaux de protection de l'habitat (par ex., "Natura 2000 - European Commission," 2024). Reconnues internationalement pour leurs enjeux écologiques et de biodiversité, les lagunes méditerranéennes sont confrontées à d'importants défis en matière de conservation en raison de la dégradation de l'habitat, de la pollution et du changement climatique. Ces pressions mettent en péril la biodiversité des lagunes, les services écosystémiques essentiels qu'elles fournissent et nécessitent une gestion proactive pour limiter les effets néfastes des activités humaines et atténuer ceux du changement climatique (Martínez-Megías and Rico, 2022; Pérez-Ruzafa et al., 2019; Taylor et al., 2021).

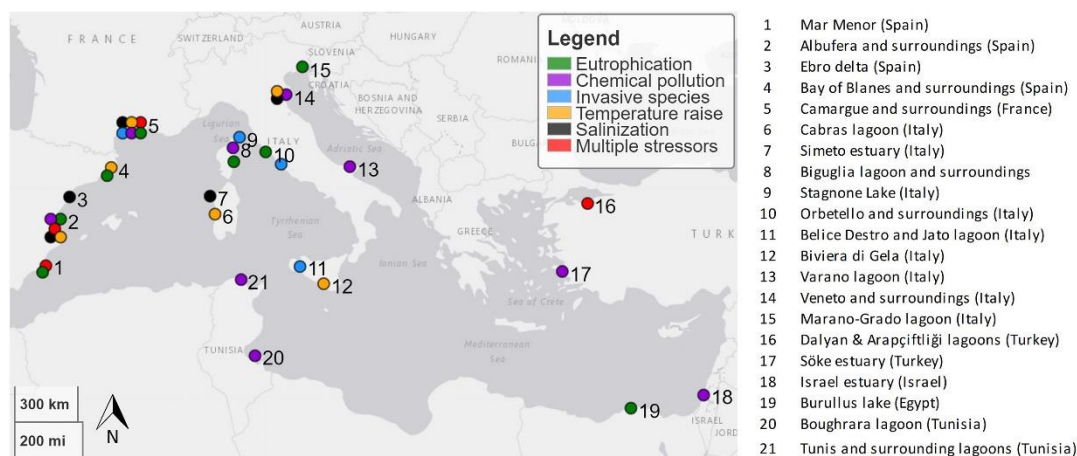


Figure 1.8 : Carte extraite du travail de Martínez-Megías and Rico (2022), exposant les principales perturbations anthropiques (en couleur) des différents sites étudiés. Les points qui sont collés représentent la même zone d'étude.

1.3.3. Favorables à la croissance de l'anguille européenne

L'anguille européenne est présente dans plus de 80 % des lagunes méditerranéennes (Kara and Quignard, 2018). Ces écosystèmes pourraient contribuer de manière significative à la reconstitution du stock mondial d'anguille (Aalto et al., 2016; Dekker, 2003; ICES, 2007; Kettle et al., 2011). Le potentiel de colonisation des anguilles serait 50 % supérieur dans les habitats méditerranéens comparé à celui des régions atlantiques (Bevacqua et al., 2015). Cette espèce catadrome y trouve une grande diversité d'habitats adéquats pour sa croissance. La croissance de l'anguille est affectée par une multitude de facteurs, dont les principaux semblent être la température, la salinité et la densité des individus (Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023) (partie 1.2.3).

Globalement, les habitats lagunaires saumâtres et productifs présentent une forte densité d'anguilles et produisent surtout des mâles à croissance rapide (Amilhat et al., 2008). Les femelles à croissance plus lente se trouvent principalement dans les zones d'eaux douces moins productives, souvent situées en amont, où la densité est plus faible (Bertin, 1951; Helfman et al., 1987; Mateo et al., 2017). Une étude récente sur la comparaison de 18 habitats incluant des lagunes côtières saumâtres, des estuaires saumâtres et des rivières d'eau douce a confirmé que les anguilles provenant des milieux saumâtres ont une croissance plus rapide que celles des milieux d'eau douce (Correia et al., 2021). Cette étude a révélé que les anguilles des lagunes avaient un meilleur indice de performance de croissance que celles des estuaires. Cela signifie que, généralement, les anguilles grandissant dans les lagunes ont à la fois un taux de croissance et une taille à l'argenteure plus élevés que les anguilles provenant des autres milieux (Correia et al., 2021). Ces résultats corroborent ceux obtenus par Teichert et al. (2023) soulignant une meilleure condition corporelle des anguilles ayant grandi dans les milieux saumâtres. De plus, ce milieu semble favorable à un plus faible degré d'infection par le parasite, *Anguillicola crassus* (Marohn et al., 2013; Teichert et al., 2023). En effet, le taux d'infection de ce parasite décroît avec l'augmentation de la salinité (Kirk et al., 2000a). Ainsi, les lagunes méditerranéennes semblent produire une importante quantité d'anguilles

argentées de meilleure qualité (Amilhat et al., 2014, 2008). Cependant, comme vu précédemment (partie 1.3.2), les lagunes sont sujettes à de fortes pollutions issues des activités anthropiques, il est donc nécessaire d'évaluer l'état sanitaire des anguilles associées à ces milieux (ICES, 2015). Bien qu'il y ait une forte variabilité individuelle dans le degré de contamination (Amilhat et al., 2014), des différences de contamination significatives ont été détectées chez les anguilles selon leur habitat de croissance (Bourillon et al., 2020). En fonction de l'évolution des activités et des contaminations, l'état sanitaire des anguilles est susceptible d'évoluer dans le temps. Par exemple, deux études réalisées sur des individus provenant de la lagune de Bages-Sigean (sud-ouest de la France) ont révélées un niveau de contamination au cadmium plus élevé en 2007-2008 (Amilhat et al., 2014) qu'en 2009 (Bourillon et al., 2020). Cette différence serait probablement liée à la fermeture en 2008 de l'usine de Narbonne produisant des pigments au cadmium (Bourillon et al., 2020).

En raison de la diversité des conditions environnementales rencontrées en milieu lagunaire (partie 1.3.1) et de la variation de la croissance de l'anguille inter- et intra-habitat (partie 1.2.5), une grande disparité des estimations des traits d'histoire de vie, tels que l'âge à l'argenteure et le taux de croissance, est observée entre les lagunes (Correia et al., 2021). Cette disparité s'explique par la localité (par ex., latitude et longitude), mais pourrait également être induite par des gestions différentes des sous-populations³. En effet, Melià et al. (2006a) constataient des âges à l'argenteure jeunes, autour de 3 à 5 ans en Camargue (sud de la France) tandis que, dans la lagune de Comacchio (nord-est de l'Italie), les anguilles s'argentaient plutôt autour de 8 ans. Une explication possible émise par Melià et al. (2006a) est que les anguilles jaunes et argentées sont pêchées intensivement en Camargue, alors que seules les anguilles argentées migrantes sont exploitées à Comacchio.

Chaque lagune (ou complexe lagunaire⁴) est constituée d'une mosaïque d'habitats (partie 1.3.1) favorisant des traits d'histoire de vie variés chez l'anguille. En effet, l'étude d'Acou et al. (2003) a mis en évidence plusieurs sous-populations avec des modèles de croissance différents liés à des écosystèmes distincts (eau douce et eau saumâtre). D'après cette étude, les anguilles provenant d'un canal de drainage d'eau douce grandissaient plus lentement et atteignaient un âge et une taille à l'argenteure plus élevés que celles capturées dans la lagune saumâtre située juste à l'aval (Acou et al., 2003; Melià et al., 2006b). Pendant la phase de croissance, des déplacements d'anguilles ont déjà été observés entre ces deux milieux connectés (Panfili et al., 2012), bien que les anguilles exprimaient généralement une tactique résidentielle (c.-à-d., sédentaire) dans chacun de ces habitats (Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012). L'anguille démontre une grande adaptabilité dans son utilisation des habitats lagunaires, avec des tactiques d'utilisation de l'habitat et de croissance étroitement liés aux conditions écologiques

³ *L'anguille européenne étant une espèce panmictique, elle ne forme qu'une seule population. Les groupes d'individus vivant dans un habitat particulier et possédant des caractéristiques spécifiques des traits d'histoire de vie sont définis comme des sous-populations. Deux sous-populations peuvent être proches géographiquement (Acou et al., 2003).*

⁴ *Le complexe lagunaire englobe non seulement une ou des lagunes, et également une variété d'habitats connectés, tels que étangs, marais et canaux.*

locales. Ses mouvements semblent être influencés davantage par la disponibilité de la nourriture que par les gradients de salinité, ce qui suggère que la migration catadrome facultative et les changements trophiques de l'anguille dans les lagunes méditerranéennes sont principalement déterminés par la productivité de l'environnement plutôt que par la salinité (Capoccioni et al., 2014b). Ainsi, l'étude des sous-populations d'anguille européenne dans les complexes lagunaires offrirait une meilleure compréhension de la diversité des traits d'histoire de vie à fine échelle. Ces connaissances permettraient d'améliorer la gestion des habitats, en identifiant les plus favorables à la production d'anguilles.

1.4. Objectifs de la thèse

La phase continentale représente un enjeu crucial pour l'anguille européenne, puisqu'elle détermine, sur la base du nombre de civelles recrutées dans un hydrosystème donné, le nombre, les caractéristiques (sexe, âge et longueur à l'argenture) et la condition corporelle des anguilles argentées qui repartent en mer pour aller se reproduire. Les traits d'histoire de vie de l'anguille européenne présentent une forte variabilité phénotypique à différentes échelles spatiales. Par conséquent, cette espèce est pertinente pour explorer les mécanismes d'adaptation à la variabilité environnementale. L'accouplement aléatoire (c.-à-d., la panmixie de cette espèce) et l'importante dispersion des larves à travers les courants océaniques empêchent les pressions de sélection locales de générer des adaptations spécifiques à l'habitat (ou adaptation locale) d'une génération à l'autre. Ainsi, la plasticité phénotypique a été suggérée comme l'un des mécanismes employés par l'anguille pour s'adapter à son environnement. Plusieurs traits ont été définis comme étant plastiques, au sens de variables entre individus ayant un génotype identique : les taux de croissance individuels (Geffroy and Bardonnnet, 2012), l'âge et la longueur à l'argenture (Acou et al., 2003; Vøllestad, 1992). Le choix et l'utilisation des habitats de croissance vont influencer ses différents traits d'histoire de vie (Daverat et al., 2012, 2006; Marohn et al., 2013; Teichert et al., 2023) et impacter la dynamique de sa population.

La compréhension de ces mécanismes adaptatifs sert de base de référence afin d'améliorer les mesures de gestion propices à la croissance et à la conservation de cette espèce (Brodersen et Seehausen 2014). A ce jour, les actions menées se focalisent principalement sur la "quantité" des anguilles argentées produites, afin de répondre au mieux à l'objectif du règlement européen n°1100/2007 relatif à un taux d'échappement minimum de 40 % de la biomasse pristine d'anguilles argentées. Cependant, la "qualité" de ces futurs reproducteurs est également fondamentale. En effet, les anguilles argentées vont puiser dans leurs ressources acquises durant la phase de croissance pour migrer, maintenir leur métabolisme et mûrir leurs gonades jusqu'à atteindre leur site de fraie et se reproduire (Freese et al., 2019; van den Thillart et al., 2007). Ainsi, la condition physique et l'état sanitaire des anguilles argentées sont des facteurs déterminants pour assurer leur succès de reproduction.

Les milieux lagunaires abritent des sous-populations d'anguille en forte abondance. Ces milieux sont propices à la croissance des anguilles, notamment grâce à leur productivité élevée. Les lagunes méditerranéennes offrent une grande variété d'habitats

de croissance (**chapitre 1**), qui se distinguent principalement par leur degré de salinité et de connectivité à la mer. Ces habitats contribuent, potentiellement, de manière significative au stock d'anguilles (Aalto et al., 2016; Amilhat et al., 2008; Bevacqua et al., 2019; Capoccioni et al., 2020), bien que cette contribution reste peu étudiée, surtout par rapport aux habitats côtiers de l'Atlantique (ICES, 2023, 2022). Il existe un manque de connaissances concernant la phase de croissance des anguilles (stades jaune et argenté) en milieux lagunaires (ICES, 2023, 2022).

Plusieurs questions se posent, en particulier, pour les gestionnaires de zones humides : Comment les anguilles se répartissent-elles dans les complexes lagunaires ? Peut-on vraiment distinguer des sous-populations avec des traits d'histoire de vie différents en fonction du type d'habitats ? Ont-elles des chances de survie et des taux de croissance individuels différents en fonction des habitats, comme les marais d'eau douce ou les étangs saumâtres ? Restent-elles dans le même habitat pendant toute leur phase de croissance, ou se déplacent-elles entre les différents milieux ? Les anguilles ont-elles globalement les mêmes conditions physiques et les mêmes chances de rejoindre leur zone de reproduction avec succès ? Enfin, certains habitats intra-lagunaires favorisent-ils davantage la production d'anguilles argentées, tant en quantité qu'en qualité ?

Cette thèse vise à *acquérir de nouvelles connaissances sur la phase de croissance de l'anguille européenne à l'intérieur d'un système lagunaire méditerranéen*. Plus particulièrement, ce travail a pour objectif de mieux **comprendre l'influence de l'habitat intra-lagunaire sur la production d'anguilles argentées**, à la fois en termes de **quantité** et de **qualité**. Ces travaux, organisés en trois axes (Figure 1.9), abordent les **aspects démographiques (chapitre 3)**, les **tactiques d'utilisation des habitats (chapitre 4)** et l'évaluation de l'état **sanitaire (chapitre 5)**, en s'appuyant sur des données récoltées sur différentes sous-populations d'anguilles en Camargue et plusieurs **méthodologies** appropriées (**chapitre 2**).

Le **chapitre 3** a pour but de caractériser la structure démographique, via l'étude de l'abondance, et les traits d'histoire de vie de **plusieurs sous-populations d'anguilles européennes au sein d'un complexe lagunaire méditerranéen**, pour notamment appréhender de potentielles variations à fine échelle spatiale des traits d'histoire. Ce chapitre aborde plusieurs questions clés : Comment l'**abondance** varie-t-elle en fonction de l'habitat et du stade de vie des anguilles, et quelles sont leurs dynamiques selon les conditions environnementales et, en particulier, la salinité ? Comment varient la **condition corporelle**, le **taux de croissance**, l'**âge** et la **longueur** à l'argenture en fonction des différents habitats de croissance ? Le **sex-ratio** change-t-il entre les sous-populations ? Enfin, quel est le **taux de survie** selon les stades de vie des anguilles (indifférencié, jaune, argenté) au sein d'une sous-population ? Ainsi, ce chapitre explore les variations des traits d'histoire de vie des anguilles européennes en fonction des habitats de croissance.

Après avoir caractérisé ces sous-populations, le **chapitre 4** vise à identifier les **tactiques d'utilisation des habitats** par les anguilles au cours de sa croissance. L'étude cherche à répondre à plusieurs questions. Quelles sont les tactiques d'utilisation des habitats et varient-elles selon le site de croissance ? Les anguilles sont-elles majoritairement sédentaires ou se déplacent-elles entre différents milieux durant leur

croissance ? Plus largement, que révèlent ces tactiques sur la qualité et les caractéristiques des habitats dans lesquels les anguilles se développent ?

L'objectif du **chapitre 5** est d'évaluer l'**état sanitaire** des anguilles argentées selon leur milieu de croissance, en se concentrant sur l'analyse des **polluants organiques persistants (POPs)**, d'**éléments traces (TEs)** et de l'infection par le **parasite *Anguillicola crassus* (A. crassus)**. Les questions clés sont : la contamination des anguilles reflète-elle la contamination de leur habitat en termes de POPs et de TEs ? À quel niveau de contamination sont-elles exposées en Camargue ? Ces niveaux sont-ils comparables à d'autres milieux ? Au sein de la Camargue, est-il possible d'identifier des sources spécifiques de pollution selon le type d'habitat ? Les anguilles sont-elles toutes exposées au même risque d'être parasitées par *A. crassus* ? Est-ce qu'un milieu est plus favorable à la production d'anguilles argentées de qualité – à la fois moins contaminées et moins parasitées ? Enfin, les caractéristiques biologiques individuelles telles que l'âge, le taux de croissance ou la longueur corporelle influencent-elles l'état sanitaire des anguilles à l'intérieur d'un même habitat ?

Enfin, le **chapitre 6** aborde la complémentarité et les limites des différentes méthodes utilisées. Les résultats de cette thèse sont d'abord situés par rapport aux **connaissances existantes en Camargue**, puis élargis à **l'ensemble des lagunes méditerranéennes**. Enfin, la discussion évoquera la manière dont ces résultats peuvent être intégrés pour créer des scénarios adaptés à chaque type de milieu de croissance.

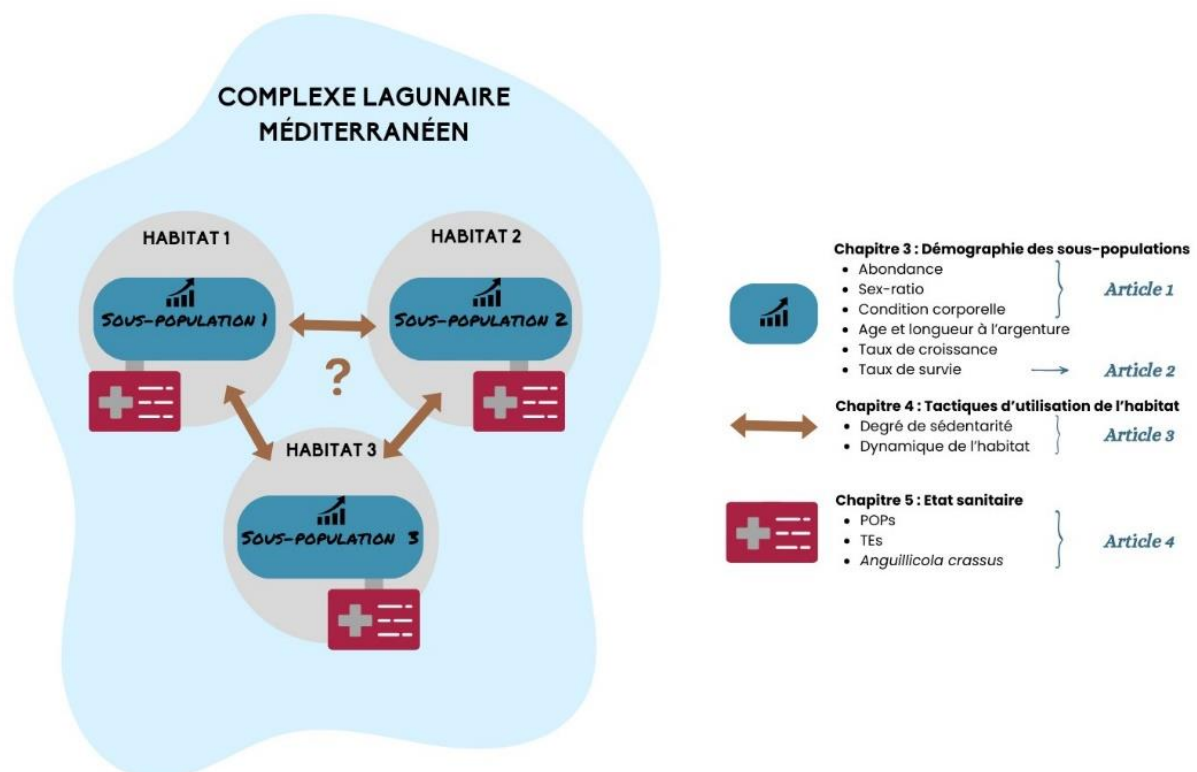


Figure 1.9 : Schéma représentant le plan de la thèse.

Chapitre 2 : Matériel et Méthodes



©E. Raynard

Cette partie présente l'ensemble des sites d'étude et des méthodologies abordés dans ces travaux de thèse.

2.1. La Camargue

Située dans le delta du Rhône, la Camargue est un complexe lagunaire méditerranéen emblématique en raison de sa riche biodiversité et de ses paysages uniques façonnés par des interactions complexes entre l'homme et la nature. Ce vaste territoire de zones humides de 1 780 km² est considéré comme le plus grand delta fluvial d'Europe occidentale (Blondel et al., 2019), abritant une mosaïque d'habitats interconnectés incluant des lagunes (localement appelés également 'étangs'), des marais salants, des mares temporaires, des roubines (c.-à-d., canaux d'irrigation et de drainage), des roselières, des étendues de sansouïre, des ripisylves et des dunes (Lemaire et al., 1987). Depuis plusieurs siècles, l'homme a modelé les paysages de la Camargue au travers des pratiques agricoles et minières telles que la riziculture, le maraichage, l'exploitation du sel et l'élevage traditionnel des taureaux et des chevaux de Camargue (manades) (Blondel et al., 2019; Mathevet et al., 2015). La construction de digues au XIX^{ème} siècle le long des deux bras du Rhône et du front de mer a permis de protéger la Camargue des inondations du fleuve, des tempêtes marines, de développer une agriculture à grande échelle et d'isoler le système lagunaire de la zone des salins. Ce développement a nécessité la création de multiples stations de pompage pour permettre les apports d'eau douce du Rhône et la création de kilomètres de canaux pour irriguer les parcelles et les drainer. La Camargue est composée de plusieurs unités au sein du delta du Rhône (« Camargue Gardoise », « Grande Camargue » et « Plan du Bourg, marais d'Arles et du Viguierat ») (Annexe A). Afin de simplifier la compréhension, dans ces travaux, la Camargue fait référence à la « Grande Camargue » aussi appelé l' « Ile de Camargue » délimitée par les deux bras du Rhône. L'île de Camargue, s'étendant sur une superficie de 750 km², est constituée de deux grands systèmes hydrologiques : (i) l'**hydrosystème lagunaire du Vaccarès** dans lequel les eaux s'écoulent par gravité et qui est connecté à la mer et (ii) les **bassins poldérisés** dans lequel les écoulements d'eau douce sont détournés de l'hydrosystème lagunaire du Vaccarès et, principalement, acheminés artificiellement – par pompage – au Rhône (Figure 2.1).

L'hydrosystème lagunaire du Vaccarès

L'hydrosystème du Vaccarès regroupe les bassins drainés vers les étangs centraux et inférieurs, et les étangs eux-mêmes. La principale connexion entre la mer et cet hydrosystème est un canal étroit, barré et contrôlé par 13 vannes coulissantes à ouverture manuelle, le *Pertuis de la Fourcade*, localisé dans la ville des Saintes-Maries-de-la-Mer dans la partie sud-ouest du delta (Figure 2.1). Ces vannes sont gérées par la Commission Exécutive De l'Eau (CEDE), un groupe d'acteurs qui se réunit régulièrement pour prendre des décisions collégiales sous la direction de la préfecture. Les décisions de la CEDE visent en priorité à empêcher l'hydrosystème lagunaire d'être inondé ou de devenir hypersalin, de le protéger contre les tempêtes marines et de favoriser la circulation des poissons (dont le recrutement des civelles). L'étang du Vaccarès constitue une dépression située

légèrement en dessous du niveau de la mer, et, de ce fait, nécessite une gestion précise des niveaux des eaux pour éviter les inondations, qui pourraient affecter les habitations des riverains. En cas de tempêtes venant du sud, les vannes sont fermées pour limiter les entrées d'eau salée, qui engendreraient un stockage de sel supplémentaire dans le système. Actuellement, c'est essentiellement par temps de mistral (vent de secteur Nord), lorsque les niveaux d'eau du côté des étangs sont supérieurs au niveau de la mer, que les vannes sont ouvertes pour permettre au système de se vidanger. Ces ouvertures entraînent souvent des courants forts qui ne sont pas propices à la migration active, à contre-courant, de la plupart des poissons provenant de la mer et souhaitant coloniser le système. Quand le niveau d'eau du côté des étangs est supérieur au niveau de la mer, au moins deux vannes restent ouvertes pour favoriser les échanges hydro-biologiques (Dervieux et al., 2006; Rosecchi et al., 1998). Néanmoins, dans le but d'assurer le recrutement des civelles, davantage d'ouvertures sont réalisées lorsque l'association Migrateurs Rhône-Méditerranée (MRM), qui gère la passe à civelles localisée en parallèle de cet ouvrage, observe de forts pics de migration. A titre indicatif, entre 2010 et 2020, toutes les vannes sont restées fermées en moyenne 40 % de l'année, au moins deux vannes ont été ouvertes pendant environ 28 % de l'année et au moins trois pendant 32 % de l'année (Boutron et al., 2021). Depuis 2011, d'autres connexions supplémentaires existent dans la partie sud-est du delta à travers les étangs et marais des salins de Camargue (EMSC) (Figure 2.1). La connexion entre l'étang du Vaccarès et les EMSC est également contrôlée par un ouvrage de 13 vannes, le *Pertuis de la Comtesse*, géré par la Société Nationale de Protection de la Nature (SNPN) (Figure 2.1). Enfin, la connectivité hydrologique entre le Rhône et son delta repose sur le fonctionnement du vaste réseau de stations de pompage réparties le long des digues (Figure 2.1). Ces connexions représentent des points d'entrée potentiels pour les anguilles dans le delta, aux stades civelle et anguillette. Toutefois, pour sortir du système, les anguilles devenues argentées ne peuvent plus passer ou survivre au passage par les stations de pompage, prévues pour l'irrigation (Lambremon and Rivoallan, 2021). Elles doivent emprunter l'une des deux connexions à la mer : soit par les EMSC, soit par le *Pertuis de la Fourcade*.

Les bassins poldérisés

Les bassins camarguais dits « poldérisés », c'est-à-dire déconnectés de l'hydrosystème du Vaccarès, représentent 55 % de la surface de la Camargue (Figure 2.1) (Allouche et al., 2015). Ces milieux d'eau douce sont composés de parcelles agricoles, de marais, d'étangs et de canaux d'irrigation et de drainage, qui sont de potentiels habitats de croissance pour l'anguille. Les jeunes individus peuvent coloniser ces milieux en passant par les stations de pompage. Cependant, une fois dans les bassins poldérisés, ces individus se retrouveraient piégés puisque le seul moyen de retourner à la mer serait de passer par les stations de pompage (qui évacuent les eaux de drainage au Rhône) dans lesquelles la probabilité de survie est présumée faible (Lambremon and Rivoallan, 2021).

Le climat

Influencée par un climat méditerranéen, la Camargue connaît des températures et une évaporation élevée pendant la saison estivale, ce qui entraîne une réduction des niveaux d'eau et une augmentation des salinités, en particulier dans la partie méridionale du delta. Cependant, en raison de l'irrigation intensive lors de la saison sèche, d'avril à août, la Camargue reçoit un afflux substantiel d'eau douce, en particulier dans la partie nord, provenant principalement d'activités agricoles telles que la riziculture (Blondel et al., 2019; Chauvelon, 1998). En général, pendant les mois d'hiver, lorsque le climat est doux et humide, les niveaux d'eau augmentent et la salinité diminue. En effet, la période la plus pluvieuse, comprise entre septembre et janvier, représente en moyenne 57 % des précipitations annuelles (Blondel et al., 2019). Par conséquent, les niveaux de salinité les plus élevés sont généralement observés à la fin de la saison estivale. Récemment plusieurs années sèches ont été observées (2017, 2019, 2021, 2022, 2023). En particulier, l'année 2017 a été la deuxième année la plus sèche depuis 50 ans avec des pluviométries 2,14 fois plus faibles que la moyenne interannuelle de 590 mm estimée depuis 1944 (Cheiron and Bricault, 2020). Depuis 2016, une augmentation significative de la salinité a été enregistrée dans les lagunes (Annexe A) (Boutron et al., 2021). Cette salinisation des milieux est un enjeu majeur en Camargue impactant à la fois les activités humaines (par ex., agriculture) mais également les assemblages biologiques (Boutron et al., 2021). La salinité varie donc non seulement dans l'espace (Annexe A) mais aussi dans le temps (Annexe A). La gestion de l'eau par l'homme au moyen de vannes peut entraîner des modifications locales de la salinité dans l'environnement (Blondel et al., 2019; Chauvelon, 1998; Dervieux et al., 2006). Le vent reste, tout de même, le principal moteur de la circulation des eaux dans les lagunes (Boutron et al., 2015).

La pêche

Dans l'hydrosystème lagunaire, la pêche professionnelle des anguilles jaunes et argentées est pratiquée dans les plus grandes lagunes de Camargue : sur les bordures de l'étang du Vaccarès (en dehors des limites de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue) et dans l'étang des Impériaux. Dans les années 2000, jusqu'à 15 pêcheurs travaillaient dans l'étang du Vaccarès et jusqu'à 25 dans l'étang des Impériaux. Aujourd'hui, 5 pêcheurs sont présents sur l'étang du Vaccarès et 7 sur l'étang des Impériaux (Figure 2.1).

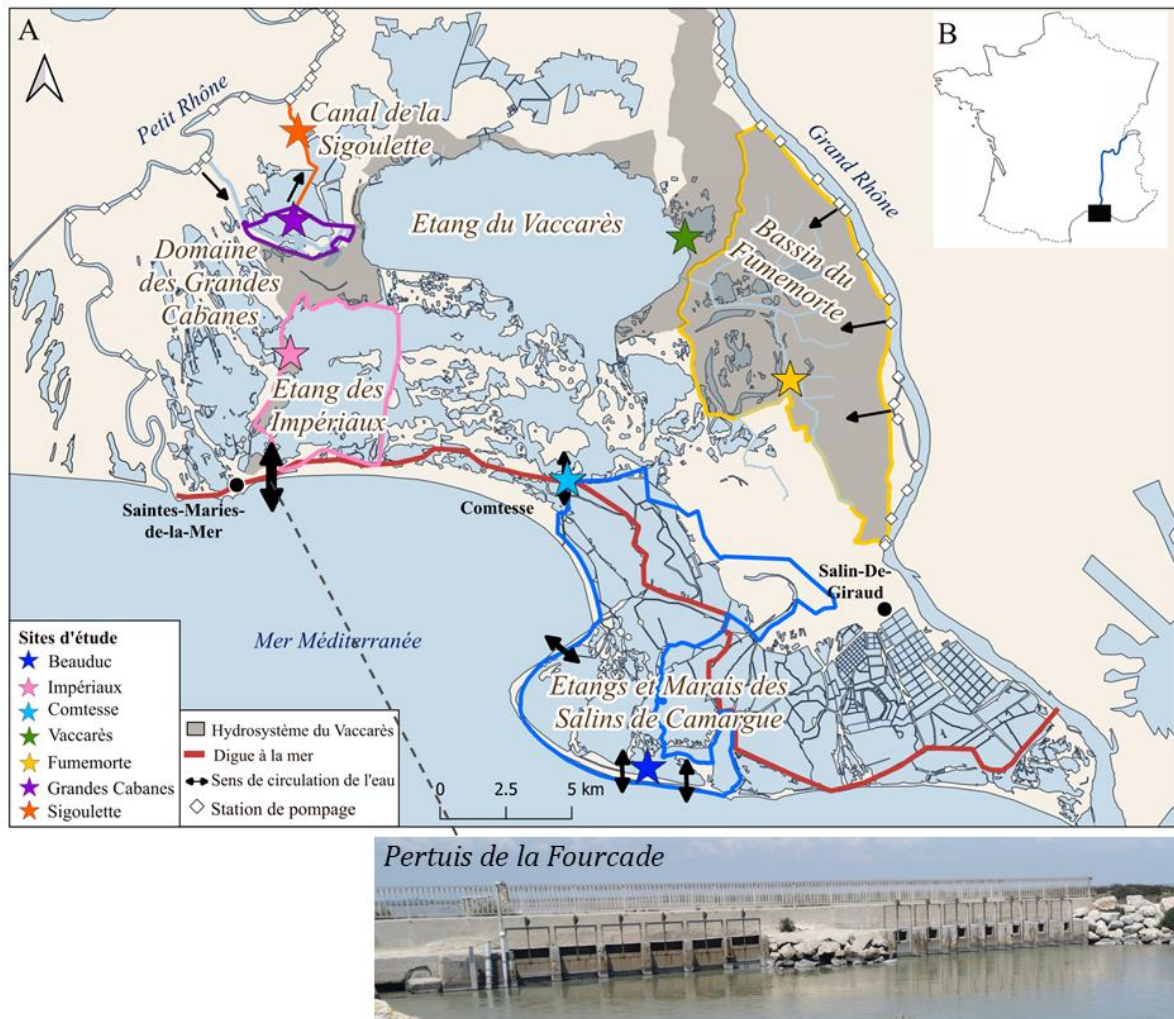


Figure 2.1 : A - Carte de la Camargue avec les différents sites d'étude (étoile) et leur environnement (les contours de couleur), et B- carte de la France avec la zone d'étude (carré noir) et le Rhône (en bleu).

Le code couleur des sites est utilisé de manière récurrente tout au long de ces travaux pour maintenir une cohérence visuelle et faciliter la lecture des résultats.

2.2. Les sites d'études

Les anguilles ont été échantillonnées sur sept sites en Camargue (Figure 2.1 et Tableau 2.1).

L'étang du Vaccarès

L'étang du Vaccarès est la plus grande lagune saumâtre de Camargue, couvrant une superficie d'environ 65 km² dont la majeure partie fait partie de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue, gérée par la SNPN. L'étang du Vaccarès est, biologiquement parlant, une lagune, mais est appelé « étang » dans la littérature, nous continuerons donc de le nommer ainsi. En 1993, un suivi scientifique à long terme du peuplement piscicole et carcinicole a débuté sur une station située au nord-est de l'étang du Vaccarès, dénommée la Capelière (Figure 2.1 et Tableau 2.1). Ce suivi cible spécifiquement le

recrutement des civelles et l'état de la sous-population des anguilles jaunes et argentées. Ce suivi est mené par la Tour du Valat en étroite collaboration avec la SNPN. Depuis les premières données récoltées par la SNPN en 1992, l'étang du Vaccarès était caractérisé par une eau mésohaline⁵ avec la salinité moyenne de 15 g.L⁻¹. Depuis 2016, la salinité de cette lagune a augmenté devenant polyhaline à euhaline avec même des épisodes d'hypersalinisation, notamment en 2008, 2017, 2018 et 2022. Depuis 2020, la salinité de la lagune est proche de celle de la mer, dépassant régulièrement 30 g.L⁻¹ et même 45 g.L⁻¹ en août 2022 (Hemery et al., 2022). Les canaux de drainage sont les principales sources d'apport d'eau douce de l'étang du Vaccarès. Alors que la plupart des canaux de drainage du delta du Rhône sont déconnectés de l'hydrosystème du Vaccarès pour éviter les inondations, certains, comme le canal de Fumemorte, restent directement connectés à l'étang du Vaccarès (Figure 2.1).

Le canal du Fumemorte

Le canal de Fumemorte, principal apport d'eau douce de l'étang du Vaccarès, est un canal de drainage d'environ 15 km de long, géré par l'ASA (Association Syndicale Autorisée) du canal du Fumemorte. Ce canal draine un bassin versant de 68 km² et collecte les eaux d'un réseau de fossés et de canaux de près de 400 km de long (Boutron et al., 2021; Chauvelon, 1998). Principalement utilisé pour les grandes cultures, le bassin est soumis à une forte contamination d'origine agricole. Dans le canal du Fumemorte, des herbicides interdits et des métaux lourds toxiques ont été détectés à des concentrations dépassant les limites autorisées (Hemery et al., 2022). Ces contaminants collectés avec les eaux de drainage se déversent ainsi dans l'étang du Vaccarès. Depuis 2012, suite à la destruction d'un barrage à sel⁶ endommagé, les eaux mésohalines à euhalines de l'étang du Vaccarès peuvent remonter épisodiquement le canal sur plusieurs kilomètres, notamment par temps de mistral. Cependant, le canal reste principalement un environnement d'eau douce, avec une salinité moyenne d'1 g.L⁻¹. Depuis 1993, un suivi scientifique à long terme du peuplement piscicole et carcinicole est effectué au cœur du canal par la Tour du Valat (Figure 2.1 et Tableau 2.1).

L'étang des Impériaux

L'étang des Impériaux s'étend entre le *Pertuis de la Fourcade*, situé aux Saintes-Maries-de-la-Mer, et l'étang du Vaccarès, au sud-ouest du delta (Figure 2.1). Il couvre une surface étendue de 28 km², avec des salinités euhalines (autour de 30 g.L⁻¹) à hyperhalines (avec des moyennes mensuelles dépassant 80 g.L⁻¹ en septembre 2017 et atteignant 150 g.L⁻¹ en juillet 2019) (Hemery et al., 2022). Un suivi scientifique du peuplement piscicole et carcinicole y a été mené de 1997 à 2014 par la Tour du Valat (Figure 2.1 et Tableau 2.1).

⁵ La salinité de l'eau est catégorisée en fonction de la classification de Venise (Tableau A.1).

⁶ Un ouvrage qui permettait de limiter la remontée d'eau salée dans le canal.

Etangs et Marais des Salins de Camargue (EMSC) : l'étang de Beauduc et le chenal de la Comtesse

Les EMSC constituent une vaste zone de 60 km² composée de plusieurs étangs interconnectés dans la partie sud-est du delta (Figure 2.1). Les EMSC ont été utilisés pour la production de sel des années 1960 aux années 2000 par la compagnie des salines du midi. Ce territoire a été acquis entre 2008 et 2012 par le Conservatoire du Littoral et est depuis cogéré par trois organismes : le Parc Naturel Régional de Camargue, la SNPN et la Tour du Valat. Depuis 2011, un programme de restauration a été mis en place dans le but de rétablir un fonctionnement hydro-écologique plus naturel et de réhabiliter un corridor entre l'étang du Vaccarès et la mer. Du côté de la mer, la reconnexion à la mer se fait de manière non interventionniste, de nouvelles brèches s'ouvrant et les digues s'effaçant au grès des tempêtes. La dynamique d'érosion et de sédimentation remodèle progressivement le trait de côte. Quelques graus se sont approfondis et sont devenus permanents (Puigserver et al., 2023). Plus à l'intérieur des terres, des travaux de dragage ont été réalisés et des ouvrages de connexion ont été réhabilités ou créés afin de décroiser les étangs et restaurer une continuité hydro-biologique.

D'octobre 2016 à mai 2021, un suivi scientifique a été réalisé sur plusieurs sites afin d'évaluer le degré de connectivité hydro-biologique entre la mer et l'étang du Vaccarès via ces EMSC. Dans le cadre de cette thèse, uniquement les données d'anguilles collectées sur les sites de Beauduc et de la Comtesse ont été utilisées (Figure 2.1 et Tableau 2.1).

L'étang de Beauduc

Depuis 2011, l'étang de Beauduc est relié directement et en permanence à la mer par au moins deux brèches, ce qui a favorisé son ensablement. L'étang est caractérisé par des salinités proches de celles de la mer, bien qu'une large gamme de valeurs y ait été enregistrée, de valeurs polyhalines à hyperhalines (Tableau 2.1). Le site de Beauduc est le site d'échantillonnage le plus proche de la mer, situé dans la partie sud-est de l'étang de Beauduc, près d'une digue qui le sépare d'un autre étang (l'étang de Sainte Anne, Figure 2.1).

Le chenal de Comtesse

Le chenal de la Comtesse relie les EMSC à l'étang du Vaccarès (Figure 2.1). Cette connexion est régulée par un ouvrage hydraulique composé de 13 vannes, le *pertuis de la Comtesse*, dont la gestion est assurée par la SNPN. Les conditions du chenal de la Comtesse sont influencées par les eaux de drainage qui se déversent principalement d'avril à octobre à proximité immédiate (embouchure du canal du Versadou au niveau du *pertuis de la Comtesse*). Par conséquent, la salinité peut varier fortement tout au long de l'année, de valeurs oligohalines à hyperhalines (Tableau 2.1). Le site de la Comtesse est situé à l'intérieur de ce chenal. Ce chenal est un lieu stratégique pour étudier la dévalaison des anguilles en provenance de l'étang du Vaccarès et qui tentent de rejoindre la mer via les EMSC.

Bassins poldérésés

Le domaine des Grandes Cabanes

Le domaine des « Grandes Cabanes du Vaccarès Sud » est un bassin peu profond, déconnecté de l'hydrosystème du Vaccarès depuis plusieurs décennies jusqu'à l'été 2023. Il est constitué de marais et de canaux oligohalins à mésosalins interconnectés. Géré par l'Office français de la biodiversité (OFB), ce bassin de 4.7 km² a pour objectif principal la gestion et la conservation de la biodiversité. Lors des sécheresses estivales, la salinité du bassin augmente significativement pouvant atteindre dans certaines zones jusqu'à 10 g.L⁻¹. Ce bassin est alimenté en eau douce par une connexion au Petit Rhône qui est équipée d'une station de pompage mais qui fonctionne de manière gravitaire (sans besoin d'activer le pompage). Depuis 2021, un suivi scientifique de la sous-population d'anguilles a été initié par l'OFB et la Tour du Valat (Figure 2.2 et Tableau 2.1). Ce bassin est drainé par le canal de la Sigoulette au travers de deux clapets anti-retours.

Le canal de la Sigoulette

Le canal de la Sigoulette collecte les eaux de drainage de plusieurs bassins agricoles dont le bassin des Grandes Cabanes (Figure 2.1). Les eaux de drainage sont acheminées au Petit Rhône grâce à un système de pompage, géré par l'ASA du canal de la Sigoulette. Durant l'automne 2021, des pêches scientifiques ponctuelles y ont été réalisées pour prélever des anguilles pour les travaux de cette thèse (Tableau 2.1). Ces pêches ont mobilisé la Tour du Valat, l'association MRM, l'OFB et la fédération de pêche des Bouches-du-Rhône.

Les sites « poldérésés » (le bassin des Grandes Cabanes et le canal de la Sigoulette) font partie d'un système isolé, séparé des sites de l'hydrosystème du Vaccarès (Tableau 2.1).

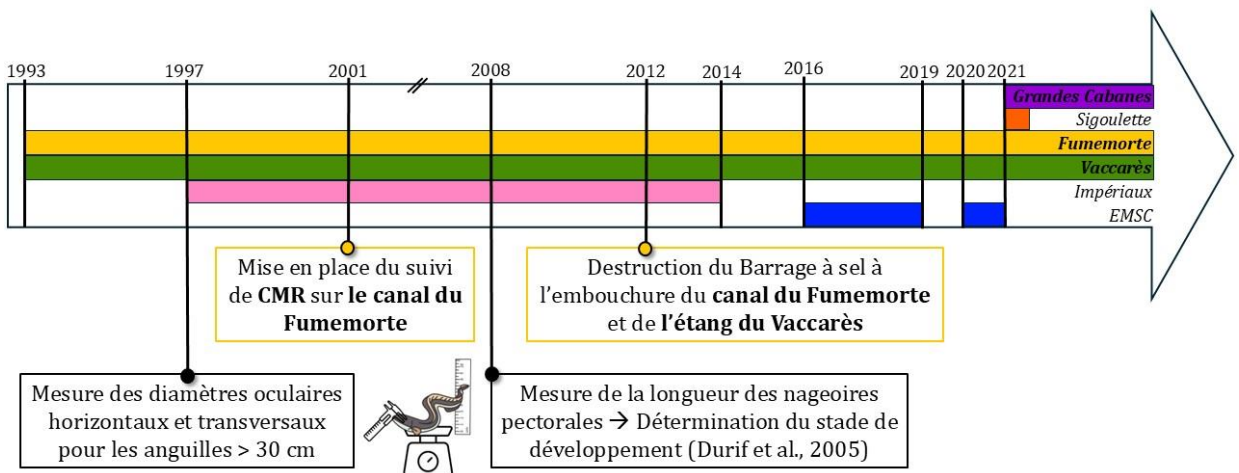


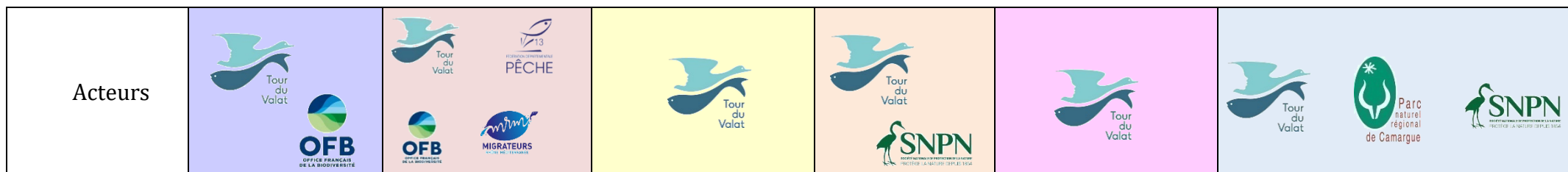
Figure 2.2 : Chronologie des différents suivis en Camargue.

Tableau 2.1 : Information sur les différents sites d'étude. Les données de salinité correspondent uniquement à la période d'échantillonnage utilisée dans le cadre des travaux de cette thèse.

Site	DOMAINE DES GRANDES CABANES SUD	CANAL DE LA SIGOULETTE	CANAL DU FUMEMORTE	ETANG DU VACCARES	ETANG DES IMPERIAUX	ETANGS ET MARAIS DES SALINS DE CAMARGUE COMTESSE BEAUDUC	
Objectifs des suivis	<ul style="list-style-type: none"> Suivi de la sous-population d'anguilles (stades anguillette à argenté) et de ses déplacements : CMR depuis 2021, télémétrie RFID depuis 2022, télémétrie acoustique depuis 2023 	<ul style="list-style-type: none"> Prélèvement ponctuel d'individus 	<ul style="list-style-type: none"> Suivi de la sous-population d'anguilles (stades anguillette à argenté) et de ses déplacements : CMR depuis 2001, télémétrie RFID depuis 2018, télémétrie acoustique depuis 2023 Suivi piscicole et carcinicole sur le long terme depuis 1993 (diversité taxinomique, abondance, biomasse, spectre de taille) 	<ul style="list-style-type: none"> Suivi du recrutement et de la sous-population d'anguilles (stades civelle à argenté) Suivi piscicole et carcinicole sur le long terme depuis 1993 (diversité taxinomique, abondance, biomasse, spectre de taille) 	<ul style="list-style-type: none"> Suivi du recrutement et de la sous-population d'anguilles (stades civelle à argenté) Suivi piscicole et carcinicole 1997-2014 (diversité taxinomique, abondance, biomasse, spectre de taille) 	<ul style="list-style-type: none"> Suivi du recrutement et de la sous-population d'anguilles (stades civelle à argenté) Suivi piscicole et carcinicole du système (diversité taxinomique, abondance, biomasse, spectre de taille) 	
Type d'habitat	Canaux et Marais oligohalin poldérisés	Canal oligohalin poldérisé	Canal oligohalin (avec des remontées de salinité)	Lagune mésohaline à euhaline	Lagune mésohaline à hyperhaline	Chenal oligohalin à hyperhalin	Lagune mésohaline à hyperhaline

Salinité moyenne (g.L ⁻¹) (min-max)	1 (0-5)	2 (0-5)	1 (0-14)	16 (3-44)	30 (8-65)	28 (3-70)	38 (28-55)
Superficie (km ²)	4.7	0.06	0.2	65	28	0.06	5.5
Profondeur (m)	0.5 à 1.5	1.2	0.5 à 2.5	1.5	0.5 à 1	0.5 à 1.3	0.5 à 1.3
Connectivité à la mer (distance à la mer, km)	Poldérisé (X)	Poldérisé (X)	Via l'étang du Vaccarès et, l'étang des Impériaux ou les EMSC (26 km)	Par les étangs des Impériaux (19 km)	Par le pertuis de la Fourcade (5 km)	Par les étangs du Galabert, du Vaisseau et de Beauduc (14 km)	Par les connexions avec la mer de l'étang de Beauduc (0.5 km)
Effort de pêche	4 jours consécutifs en octobre, novembre, mars et avril	Effort ponctuel d'octobre à décembre 2021	4 jours consécutifs par mois toute l'année	4 jours consécutifs par mois de septembre à novembre, avril à juin pour la capétchade (de septembre à juin pour celles à civelles)	4 jours consécutifs par mois de septembre à novembre, avril à juin pour la capétchade (de septembre à juin pour celles à civelles)	3 jours consécutifs par mois d'octobre à mai	
Pêche électrique : Nombre de sites et engin de pêche	4 stations de pêche électrique (héron)	/	/	/	/	/	

Pêche aux filets : Nombre de sites et engin de pêche	8 sites 7 verveux + 1 capétchade (6 mm de maille)	3 sites 6 verveux (6 mm de maille)	2 sites historiques (1993 ; 2013) 2 à 17 sites supplémentaires 2 verveux par site (6 mm de maille)	1 site 1 capétchade 3 capétchades à civelles (6 mm de maille)	1 site 1 verveux (6 mm de maille)	1 verveux (4 mm de maille)	1 capétchade (4 mm de maille)
Données anguilles							
Mesures biométriques *	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Marquage des individus (Si individu déjà marqué : identification de sa marque et mesures biométriques)	Individus > 18 cm : Marquage avec un transpondeur de 12 mm (depuis 2021) Individus > 30 cm : Marquage avec un transpondeur de 23 mm (depuis 2021)	X	Individus > 18 cm : Marquage avec un transpondeur de 12 mm (depuis 2001) Individus > 30 cm : Marquage avec un transpondeur de 23 mm (depuis 2018)	Vérification si des individus déjà marqués (provenant du canal du Fumemorte)	/	/	/
Prélèvements d'individus pour la thèse (méthodes létales)	Argentées : 27 (9 ♂ + 18 ♀) Jaunes : 33	Argentées : 16 (1 ♂ + 15 ♀) Jaunes : 19	Argentées : 43 (10 ♂ + 33 ♀) Jaunes : 0	Argentées : 66 (11 ♂ + et 55 ♀) Jaunes : 0	/	/	/



* Mesures biométriques : longueur totale (mm), poids (g), diamètres oculaires horizontaux et verticaux (depuis 1997), longueur des nageoires pectorales (depuis 2008), état sanitaire extérieur (critère ONEMA) et stade de vie (présence de ligne latérale et contraste). Tous les individus sont traités dans la mesure du possible.

2.3. Quelques précisions méthodologiques

Dans ces travaux de thèse, une pluralité de méthodes et de données a été utilisée afin de répondre aux divers objectifs (partie 1.4). Les données issues de suivis des pêches scientifiques (Figure 2.2) ont permis une caractérisation de la démographie de différentes sous-populations (partie 3.1). Le suivi en CMR dans le canal du Fumemorte a permis de caractériser plus finement la sous-population de cet habitat, en termes de survie (partie 3.3) et de tactiques d'utilisation de l'habitat (partie 4.1). Enfin, l'analyse des échantillons individuels, récoltés durant la saison automne-hiver 2021, a permis d'examiner les traits d'histoire de vie (partie 3.2), les tactiques d'utilisation de l'habitat (partie 4.2) et la qualité des anguilles (chapitre 5). Le Tableau 2.2 récapitule les différentes méthodes utilisées, qui sont détaillées ensuite dans les chapitres respectifs (partie Matériel et Méthodes des articles).

Filets de pêche

Les pêches ont majoritairement été réalisées à l'aide d'engins passifs, des filets de type verveux (Figure 2.3). La manière de poser les filets dépend de la configuration des sites (Figure 2.3 et Tableau 2.1). Les canaux sont barrés par des verveux, tandis que les milieux plus ouverts tels que les lagunes, étangs ou marais sont échantillonnés à l'aide de capêchades.

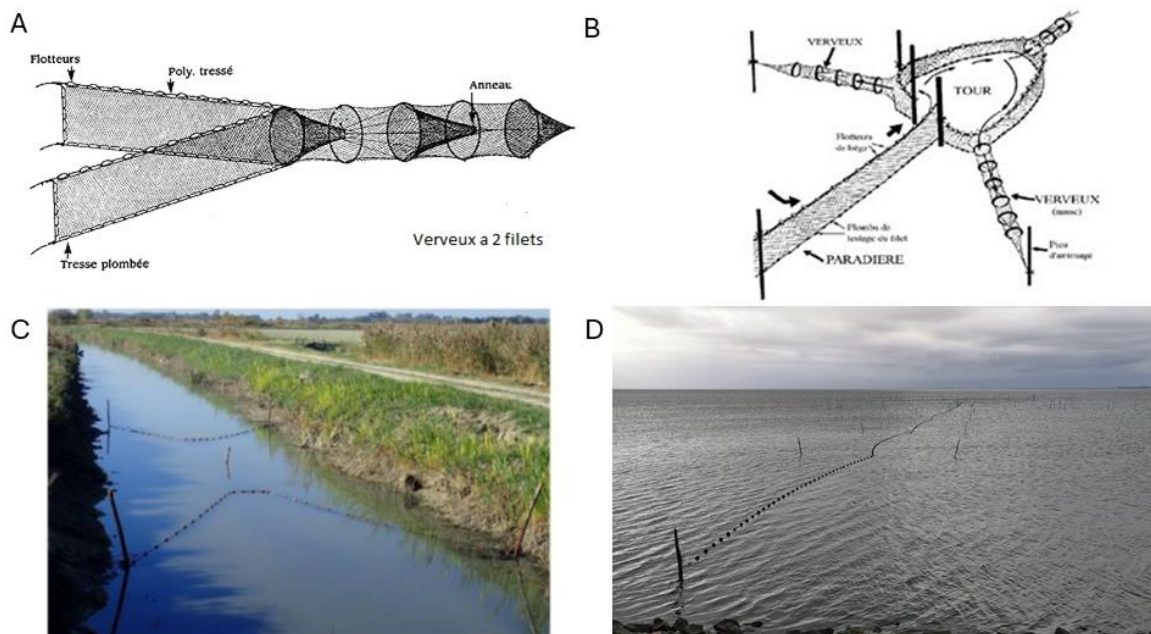


Figure 2.3 : Techniques de pêche A,C- schéma et photographie de verveux (*tremail*, fr et ©K. Verbrugghe) et B,D- schéma et photographie d'une capêchade (*Bouchereau et al., (1989) et ©A. Hoste*).

Détermination du stade de vie des anguilles

Les informations biométriques (c.-à-d., la longueur du corps, le poids, les diamètres oculaires verticaux et horizontaux et la longueur de la nageoire pectorale) (Figure 2.4) ont été utilisées pour déterminer les stades de vie selon l'indice développé par Durif et al., (2005). En l'absence de données concernant la mesure de la nageoire pectorale, l'indice oculaire (OI) et la longueur du corps de l'individu ont été utilisés pour déterminer son stade de vie (Acou et al., 2006; Pankhurst, 1982a). Ceci est particulièrement pertinent dans le cas des individus qui ont été pêchés avant 2005. Le même technicien était en charge des différents suivis depuis 1993, limitant ainsi les biais de mesures (Acou et al., 2006). De plus, le stade d'argenture (jaune ou argenté) a été déterminé sur base de critères visuels, dont la présence d'une ligne latérale bien développée avec des neuromastes bien visibles et le contraste de couleur entre les surfaces ventrale et dorsale (Figure 2.4). Dans ces travaux de thèse, le terme « stade de vie de l'anguille » est utilisé pour désigner le stade identifié par l'indice développé par Durif et al., (2005).

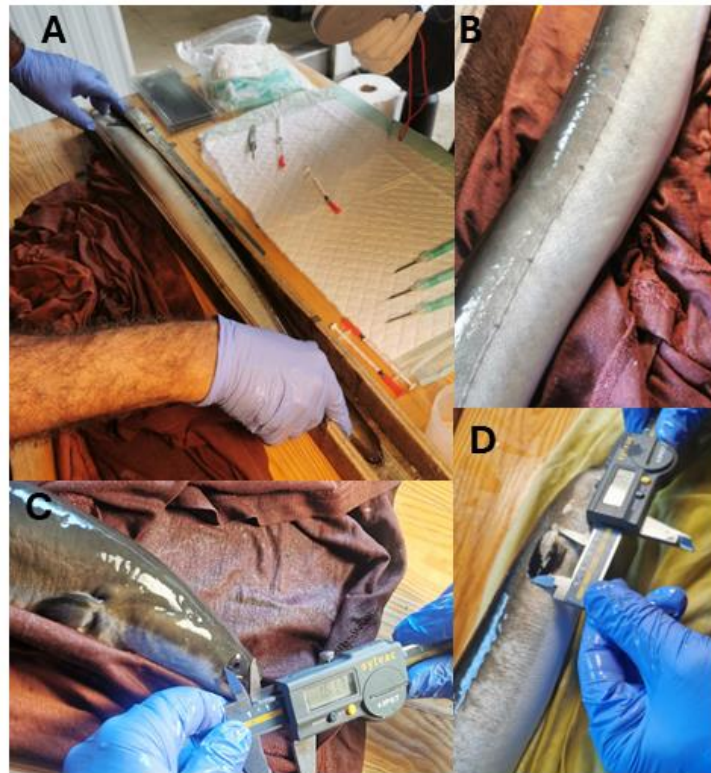


Figure 2.4 : Photographies de la biométrie d'une anguille. A- Mesure de la longueur totale, B- identification de la présence de neuromastes et du contraste de couleur, C- mesure du diamètre oculaire et D- mesure de la nageoire pectorale. ©A. Hoste

Prélèvement d'individus et préparation des échantillons

Dans le cadre de cette thèse, des anguilles jaunes et argentées ont été prélevées dans quatre sites (sites des Grandes Cabanes, de la Sigoulette, du Fumemorte et du Vaccarès) durant l'automne 2021.

Il a été nécessaire de réaliser un échantillonnage standardisé sur une même période pour réduire la variabilité induite par les paramètres environnementaux, tels que la

température ou la salinité, qui peuvent fluctuer considérablement au cours du temps en système lagunaire. Dans l'étang du Vaccarès, par exemple, les niveaux de contaminants et les conditions physico-chimiques varient fortement en fonction des saisons et des années (Hemery et al., 2022). De même, dans le canal du Fumemorte, la concentration en pesticides a doublé entre 2015 et 2016, et en 2021, année de notre échantillonnage, les niveaux étaient environ sept fois plus élevés au printemps qu'à l'automne (Hemery et al., 2022). Par ailleurs, la saison d'échantillonnage peut également influencer les résultats d'abondance du nématode *A. crassus* chez l'anguille, comme l'ont montré Fazio et al. (2008) dans la lagune de Salses-Leucate, où les anguilles capturées en été présentaient une plus grande abondance de parasites que celles capturées en hiver. Ainsi, échantillonner tous les sites au cours de la même saison a permis de procéder à une comparaison plus fiable des niveaux de contamination et de parasitisme, et d'éviter que les différences observées ne soient dues à la saisonnalité plutôt qu'aux conditions propres à chaque site.

Divers échantillons ont été prélevés sur les 204 individus collectés en vue d'analyses ultérieures (Figure 2.5 et Tableau 2.1).

Dans le cadre de cette thèse, les otolithes, concrétions de carbonate de calcium localisées dans l'oreille interne des poissons, ont été extraits de la boîte crânienne des anguilles afin de réaliser des analyses sclérochronologiques et microchimiques (**parties 3.2 et 4.2**) (Tableau 2.2). Des prélèvements de muscle et de foie ont été utilisés pour des analyses écotoxicologiques (Tableau 2.2). Enfin, la vessie natatoire a été récupérée pour évaluer son état et détecter la présence du parasite *Anguillicola crassus* (Tableau 2.2).

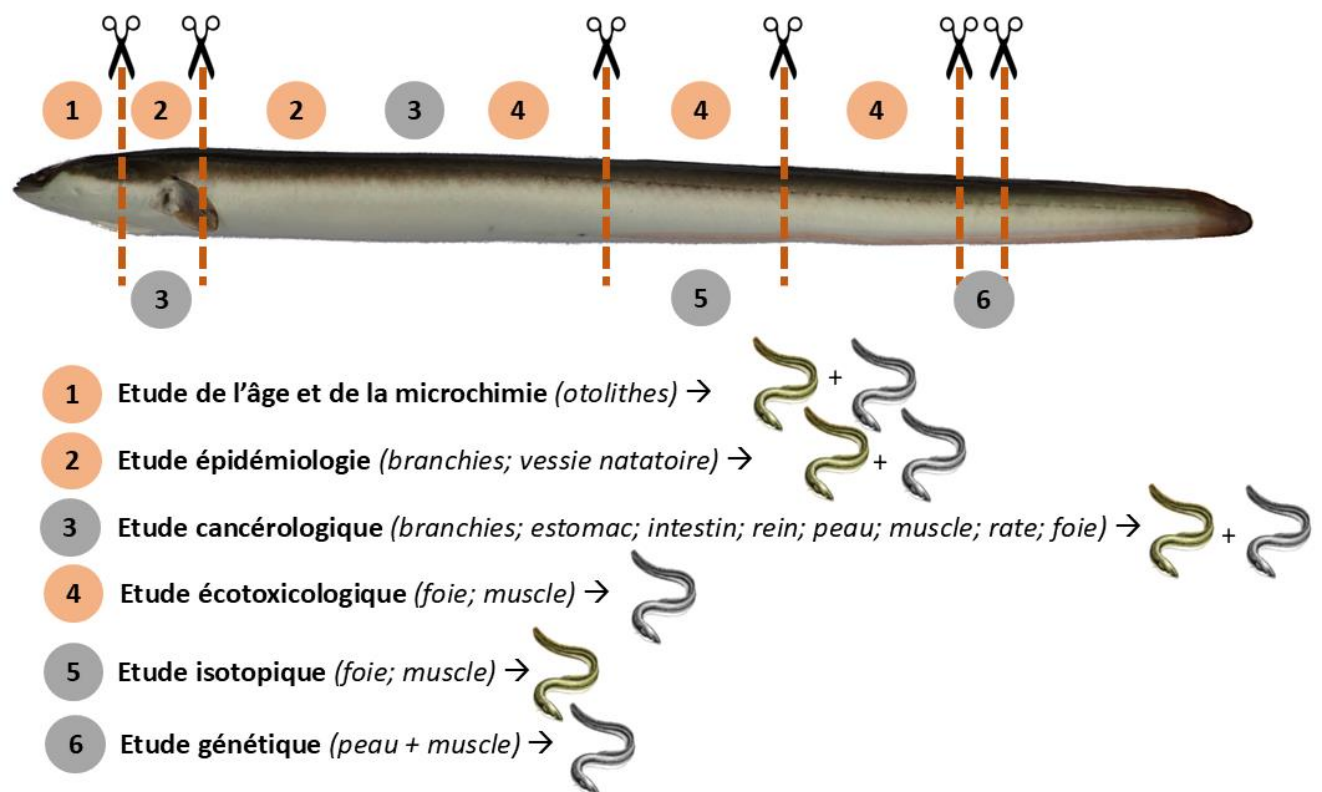


Figure 2.5 : Prélèvements des différents échantillons en fonction des analyses (en gris : projets en dehors de la thèse réalisés avec des collaborateurs).

Tableau 2.2 : Récapitulatif des méthodologies et des origines des données pour ces travaux de thèse selon les descripteurs étudiés. Les sites échantillonnés ont été indiqués (GC : Grandes Cabanes ; S : Sigoulette ; F : Fumemorte ; V : Vaccarès ; I : Impériaux ; EMSC : Etangs et Marais des Salins de Camargue).

CHAPITRE	DESCRIPTEUR(S)	ACQUISITION DE LA DONNEE		METHODOLOGIE	SITE(S)							
		Létale	Non létale		GC	S	F	V	I	EMSC		
CHAPITRE 3	CPUE		Données de pêche scientifique	Modèles linéaires généralisés en bayésien								
	Sex-ratio		Données de pêche scientifique ; Biométrie	Exploration des données basée sur l'indice de Durif et al. (2005)								
	Indice de condition corporelle		Données de pêche scientifique ; Biométrie	Modèles linéaires généralisés en bayésien								
	Age et longueur à l'argentine	Otolithe		Sclérochronologie des otolithes								
	Taux de croissance	Otolithe		Sclérochronologie des otolithes (Equation de Von Bertalanffy)								
	Taux de survie		Données de CMR	Modèles de CMR multi-états en bayésien								
CHAPITRE 4	Utilisation de l'habitat		Données de CMR	Modèles de CMR multisites en bayésien								
		Otolithe		Sclérochronologie et microchimie des otolithes								
CHAPITRE 5	Etat sanitaire	Muscle, foie, vessie natatoire		Quantification des POPs Quantification des TEs Quantification d' <i>A. crassus</i> Analyses multivariées et modèles linéaires généralisés en bayésien								

Les otolithes

Un total de 198 paires d'otolithes a été prélevé à l'aide de pinces fines, selon un protocole rigoureux visant à éviter toute casse, altération ou contamination des échantillons (Daverat et al., 2005; ICES, 2009a). Les otolithes ont été ensuite conservés à sec dans des tubes Eppendorf étiquetés. Pour chaque paire, un otolithe a été choisi aléatoirement pour l'étude sur l'estimation de l'âge et du taux de croissance (**chapitre 3**), tandis que l'autre a été réservé à une analyse microchimique visant à étudier les traits d'histoire de vie des individus (**chapitre 4**).

Les otolithes sont des concrétions minérales composées principalement d'aragonite, situées dans l'oreille interne des poissons (Campana, 1999). Grâce à des anneaux de croissance annuels formés par l'accumulation de couches de carbonate de calcium, ces structures informent sur l'âge et la croissance des individus. En effet, le nombre de stries sur les otolithes permet d'estimer l'âge de l'individu, tandis que la distance entre chaque strie indique son taux de croissance annuel. De plus, les otolithes capturent des informations sur les conditions environnementales expérimentées par l'individu au cours de sa vie, comme les différences de salinité des masses d'eau (par ex, eau salé et eau douce). Ainsi, l'analyse de leur composition permet de retracer les conditions de vie des poissons.

Deux principales méthodes sont couramment utilisées pour la lecture d'âge de ces structures : la coupe sagittale et la coupe transversale. Les informations concernant la préparation des otolithes sont détaillées dans les différentes parties (**chapitres 3 et 4**), ci-dessous un résumé des différences entre les deux coupes est fourni.

La coupe sagittale consiste à préparer les otolithes afin d'obtenir sur un plan sagittal à la fois le nucleus (c.-à-d., noyau de l'otolithe qui apparaît à la naissance de l'individu) et le plus long axe entre le nucleus et le bord de l'otolithe (Figure 2.6). Cette méthode permet de visualiser les anneaux de croissance sur un plan longitudinal. Toutefois, la lecture d'âge en coupe sagittale peut être plus difficile pour les individus âgés. En effet, à mesure qu'un individu vieillit, sa croissance ralentit, réduisant ainsi la distance entre les stries de l'otolithe. Par conséquent, la lecture des dernières stries devient de plus en plus difficile.

La coupe transversale implique la coupe des otolithes perpendiculairement à leur axe longitudinal au niveau du nucleus afin d'avoir sur un même plan la naissance et la mort de l'individu (Figure 2.6). Cette approche est souvent utilisée lorsque les otolithes présentent des structures compliquées.

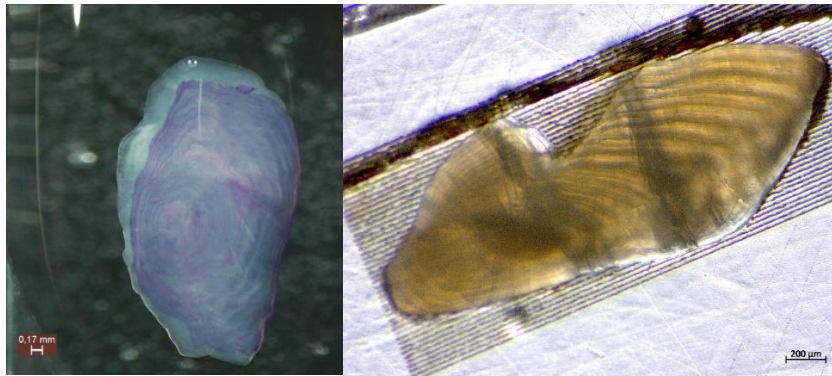


Figure 2.6 : Photographie d'une paire d'otolithes (à gauche) en coupe sagittale de l'otolithe droit et (à droite) transversale de l'otolithe gauche du même individu.

Généralement des erreurs de lectures d'âge en coupe sagittale ont été mise en évidence pour des individus âgés (> 6 ans) (Durif et al., 2020; Panfili et al., 2022). Dans le cadre de cette thèse, chaque paire d'otolithes a été préparée selon les deux méthodes afin de répondre à des objectifs différents (**chapitres 3 et 4**). Une étude préliminaire a été menée pour comparer les estimations de l'âge de chaque individu obtenues par les deux méthodes (Annexe B).

Les échantillons pour l'analyse écotoxicologique

La concentration des polluants organiques persistants (POPs) a été mesurée à partir d'un échantillon de muscle (~5 g) prélevé juste après l'anus (Figure 2.5). Quant à la concentration des éléments traces (TEs) chez l'anguille, elle a été déterminée à partir d'un échantillon de muscle de même taille (~5 g) prélevé sur un second tronçon après l'anus, ainsi que d'un fragment de foie (~2 g). Les échantillons d'une soixantaine d'individus ont été conservés au congélateur avant d'être lyophilisés et analysés par les différents laboratoires (**chapitre 5**).

Les échantillons pour l'analyse épidémiologique

L'évaluation de l'infestation parasitaire par *A. crassus*, incluant l'abondance et l'indice de dégénérescence de la vessie natatoire (**chapitre 5** pour plus de détails méthodologiques), a été réalisée sur 155 individus (Annexe C), dont environ soixante ont fait l'objet d'une analyse approfondie (**chapitre 5**).

Un arc branchial a également été extrait de chaque anguille pour réaliser des analyses épidémiologiques. L'identification des parasites présents dans les branchies, un processus long et minutieux, n'a malheureusement pas pu être finalisée à temps pour être intégrée aux résultats de cette thèse.

Les échantillons pour une étude cancérologique

Le prélèvement d'une partie des organes internes a été réalisé dans le cadre d'une étude cancérologique, indépendante des travaux de cette thèse. Les résultats obtenus à partir de ces échantillons ont été valorisés sous forme d'un poster (Annexe D).

Chapitre 3 : Caractérisation de la structure démographique et de traits d'histoire de vie de sous-populations d'anguilles européennes au sein d'un complexe lagunaire méditerranéen



©A. Hoste

ARTICLE

Hoste A., Bouchard C., Poggiale J.-C., Nicolas D. 2024. Comparative analysis of European eel (*Anguilla anguilla*) subpopulations in a Mediterranean lagoon complex: abundance and life history traits. *En préparation pour Estuarine, Coastal and Shelf Science*

Hoste A., Bouchard C., Poggiale J.-C., Nicolas D. 2024. European eel (*Anguilla anguilla*) survival modelling based on a 22-year capture-mark-recapture survey of a Mediterranean subpopulation. *Journal of Fish Biology*. <https://doi.org/10.1002/jbf.15939>

Ce chapitre a pour objectif de fournir un aperçu des sous-populations d'anguilles présentes en Camargue en étudiant leur structure démographique et leurs traits d'histoire de vie.

De précédentes études camarguaises (Acou et al., 2003; Bevacqua et al., 2019; Melià et al., 2006a) ont suggéré l'existence de plusieurs sous-populations d'anguilles présentant des traits d'histoire de vie distincts, tels que le taux de croissance et l'âge à l'argenteure. Ces recherches se sont principalement concentrées sur deux habitats : l'étang saumâtre du Vaccarès et le canal d'eau douce du Fumemorte. La Camargue offre davantage de types d'habitats adéquats pour la croissance de l'anguille, encore peu étudiés.

Dans ce chapitre, à travers trois études, nous nous intéressons à des sous-populations d'anguilles vivant dans des habitats d'eau douce, saumâtre et salée au sein du delta du Rhône :

- 3.1. Tout d'abord, certains aspects démographiques de cinq sous-populations d'anguilles associées à différents habitats ont été analysés en termes d'**abondance**, de **sex-ratio** et de **condition corporelle**. Ces caractéristiques ont été étudiées en fonction du stade de vie de l'anguille et selon les variations de salinité au sein de chaque site. → [Article 1](#)
- 3.2. Ensuite, les traits d'histoire de vie – le **taux de croissance**, la **longueur corporelle** et l'**âge à l'argenteure** – des anguilles femelles argentées ont été déterminés et comparés pour quatre milieux présentant différents niveaux de salinité et de connectivité avec la mer.
- 3.3. Enfin, la dernière étude se focalise sur la sous-population présentant le plus faible taux de croissance, ainsi que les âges et longueurs à l'argenteure les plus élevés, afin d'évaluer son **taux de survie**. Ces travaux, basés sur des données de capture-marquage-recapture, ont également conduit à une estimation du **taux de détection** des individus, ce qui a permis d'affiner les estimations d'**abondance**. → [Article 2](#)

3.1. Comparaison de la structure démographique de sous-populations d'anguilles européennes entre différents habitats de Camargue

Résumé étendu de l'article :

Cette étude vise à caractériser certains aspects démographiques des sous-populations d'anguilles européennes associés à cinq habitats camarguais. L'analyse peut être dissociée en deux parties : (i) une première qui examine les variations de l'abondance de l'anguille, en fonction du site d'échantillonnage, des fluctuations de la salinité au sein des sites et du

temps ; et (ii) une deuxième qui compare le sex-ratio et la condition corporelle des individus entre les sous-populations. L'abondance est d'abord étudiée pour tous les stades de vie confondus (c'est-à-dire, indifférenciés, jaunes et argentés) puis, pour chacun des stades de vie.

Cette étude s'est concentrée sur cinq sites présentant des caractéristiques physico-chimiques distinctes, avec des variations marquées notamment en termes de salinité. Une approche bayésienne a été utilisée pour analyser les données de pêches collectées scientifiquement sur une période qui s'étend jusqu'à plus de 25 ans dans certains sites. En effet, deux des cinq suivis scientifiques ont commencé en 1993 et sont toujours en cours aujourd'hui. Un premier modèle a permis d'estimer les variations de salinité par site en fonction du temps. Un second modèle a été utilisé pour analyser comment la capture par unité d'effort (CPUE) des anguilles à différents stades de leur vie variait d'une année à l'autre, en fonction du site de capture et des fluctuations de salinité au sein de chaque site. La CPUE est utilisée comme un proxy de l'abondance. Elle correspond au nombre d'anguilles capturées par unité d'effort de pêche (c.-à-d., la durée entre deux relèves de filets). Un dernier modèle a été développé pour comparer l'indice de condition corporelle de l'anguille selon son stade de vie et son habitat. L'indice de condition corporelle est défini individuellement pour une taille donnée par la différence entre le poids d'un individu et le poids moyen de tous les individus traités dans l'ensemble des sous-populations. Ainsi, un individu ayant un poids supérieur à celui de la moyenne présentera un indice de condition corporelle positif, indiquant une meilleure condition corporelle par rapport à la moyenne de l'ensemble des individus étudiés.

Nos résultats ont révélé une diminution significative de la CPUE totale de l'anguille, surtout à partir de 1998. Les variations de la CPUE ont différé selon le stade de vie, avec une diminution plus marquée chez les anguilles indifférenciées, qui constituaient le stade de vie le plus représenté dans nos données. Aussi le déclin de la CPUE totale était largement attribuable à la baisse des anguilles indifférenciées. Ces tendances reflètent le déclin global observé dans le recrutement des civelles (Bouchard et al., 2022; ICES, 2022). D'ailleurs, une légère amélioration de la CPUE, non significative, a été soulignée entre 2011 et 2015, probablement en lien avec un meilleur recrutement des civelles durant cette période (Bouchard et al., 2022; ICES, 2022).

Au sein de l'hydrosystème lagunaire du Vaccarès, des différences marquées ont été observées dans la structure démographique des sous-populations d'anguilles. La sous-population de l'étang mésohalin du Vaccarès était plus abondante (avec une CPUE plus élevée) que celle du canal oligohalin du Fumemorte. Les sous-populations des milieux euhalins (étang de Beauduc et étang des Impériaux) montraient également des variations d'abondance : l'étang de Beauduc présentait l'abondance la plus élevée parmi les cinq sous-populations échantillonnées, tandis que l'étang des Impériaux affichait la deuxième abondance la plus faible, juste au-dessus de celle du milieu oligohalin. Par ailleurs, la sous-population du canal oligohalin se distinguait par un sex-ratio en faveur des femelles (55 %), tandis que les autres sous-populations, évoluant dans des milieux plus salés, avaient un sex-ratio nettement en faveur des mâles (75 à 99 %). Ces résultats confirment ceux d'Acou et al. (2003), qui avaient également observé une prédominance de mâles dans l'étang du Vaccarès et celle de femelles dans le canal du Fumemorte.

Nos résultats ont montré des variations de l'indice de condition corporelle en fonction du stade de vie de l'anguille et de son site de capture. Dans l'étang mésohalin du Vaccarès, les anguilles présentaient des indices de condition corporelle parmi les meilleurs, quel que soit leur stade de vie. En revanche, les milieux polyhalins et euhalins ont montré des résultats plus contrastés. Globalement, les anguilles capturées dans l'étang des Impériaux avaient un meilleur indice de condition corporelle, en particulier pour les femelles argentées. À l'inverse, celles capturées dans les sites des EMSC (Comtesse et Beauduc) avaient un indice de condition corporelle significativement inférieur à la moyenne, pour tous les stades de vie. Les anguilles capturées dans le canal d'eau douce du Fumemorte avaient une condition corporelle globalement proche de la moyenne des anguilles échantillonnées dans les cinq sites.

La salinité présente des variations significatives selon les sites et au cours du temps. Nos résultats montrent une augmentation générale de la salinité au sein de l'hydrosystème lagunaire du Vaccarès ces dernières années. Par ailleurs, nous avons observé d'importantes fluctuations de salinité au sein de chaque site au cours d'une même année, notamment dans les environnements mésohalins à euhalins.

Les variations de salinité au sein d'un site affectent différemment la CPUE de l'anguille selon son stade de vie et son site de capture. Par exemple, dans l'étang du Vaccarès, une augmentation de la salinité entraîne une baisse de la CPUE pour les anguilles indifférenciées, une hausse pour les anguilles jaunes, et aucune variation pour les anguilles argentées. En revanche, dans l'étang des Impériaux, cette augmentation de salinité entraîne une hausse de la CPUE des anguilles argentées et aucune variation pour les anguilles indifférenciées et jaunes.

Pour mieux comprendre les différences observées suite à une variation de la salinité intra-site, il est essentiel de prendre en compte les particularités hydrologiques de chaque milieu. Dans le canal du Fumemorte, une augmentation de salinité traduit une remontée de la masse d'eau salée provenant de l'étang du Vaccarès. En revanche, dans l'étang des Impériaux, cette augmentation s'explique par l'évaporation de l'eau due aux températures élevées et aux faibles apports d'eau douce (précipitations et effluents).

Il est possible que certaines variations soient simplement des corrélations plutôt que des relations directes de cause à effet. Cela pourrait être le cas dans l'étang des Impériaux, où l'augmentation de la salinité se produit généralement à la fin de l'automne, une période attendue pour la migration de dévalaison des anguilles argentées (Lagarde et al., 2023). Or, l'étang des Impériaux se situe sur la principale voie de migration pour les anguilles argentées qui chercheraient à s'échapper de l'étang du Vaccarès et de ses bassins amonts.

Parmi nos sites échantillonnés, l'étang du Vaccarès apparaît comme l'habitat le plus favorable à la croissance de l'anguille, avec une forte densité d'individus en bonne condition corporelle quel que soit son stade de vie. Toutefois, ce milieu, produisant majoritairement des mâles (75 %), pourrait voir sa sous-population décliner dans les années à venir. En effet, la hausse de la salinité dans cet habitat semble affecter négativement la CPUE des anguilles indifférenciées, soulevant des inquiétudes quant à la pérennité de cette sous-population à long terme.

Cette étude souligne l'importance de la gestion pour maintenir une connectivité et une gamme de salinités favorables à la réalisation de la phase de croissance de l'anguille à

l'intérieur des écosystèmes lagunaires. Il semble par exemple pertinent de conserver un étang du Vaccarès en conditions saumâtres, puisque ce sont dans ces conditions que ce site apparaît le plus favorable à la croissance de l'anguille européenne, avec une abondance et un indice de condition corporelle supérieurs à ceux des autres habitats étudiés.

Comparative analysis of European eel (*Anguilla anguilla*) subpopulations in a Mediterranean lagoon complex: abundance and life history traits

Hoste Amélie, Bouchard Colin, Poggiale Jean-Christophe, Nicolas Delphine

Abstract

While European eel (*Anguilla anguilla*) exhibits a remarkable ability to adapt to a wide diversity of environmental conditions, this species has experienced a significant decline across its whole range. Given the high potential for silver eel production and escapement from Mediterranean lagoons, the role of these environments could prove to be crucial for the recovery of the global eel stock and its conservation. Understanding the dynamics of eel subpopulations within Mediterranean lagoons is therefore required for taking effective local management strategies. The aim of this study was to characterise and compare five European eel subpopulations within a Mediterranean lagoon complex by assessing differences in abundance (CPUE), sex ratio and individual body condition. Furthermore, this study analysed the effects of temporal and salinity variations on abundance and assessed the body condition of eels at different life stages between sites. Over 25 years of a scientific monitoring indicated a significant decline in overall eel CPUE in this lagoon complex, particularly between 1998 and 2010, aligning with trends reported in the WGEEL models for yellow eel abundance. Although there was a slight and non-significant increase in CPUE from 2011 to 2015, largely due to undifferentiated eels, the overall trend remained downward. The study revealed distinct sub-population dynamics influenced by environmental factors, with higher abundances observed in brackish areas compared to freshwater. However, euhaline sites exhibited contrasting results, with one site having the highest abundance and another the second lowest among the five sub-populations. The study also highlighted significant differences in sex ratios, with female-biased ratios in freshwater environments and male biases in brackish to hyperhaline environments. Our results showed variations in the body condition index depending on the life stage of the eel and its capture site. Globally, the salinity of the lagoon hydrosystem changed with a recent shift towards saline conditions, driven by human intervention and climate factors. This change may adversely affect eel abundance and distribution, particularly for juvenile stages and raise concerns about long-term sustainability. Management recommendations include maintaining the lagoon's brackish state and spatial heterogeneity in saline conditions, while conducting further research on subpopulation dynamics relative to habitat quality and salinity fluctuations. This study underscores the necessity of fine spatial scale assessments for effective eel conservation and management, highlighting how broad-scale monitoring can obscure significant local ecological variations.

Keywords: Abundance, *Anguilla anguilla*, body condition, life stage, Mediterranean lagoon, salinity effect, sex-ratio, subpopulations comparison

Introduction

While the European eel, *Anguilla anguilla*, demonstrates a remarkable capacity to adapt to a wide diversity of environmental conditions, its population has been declining since the 1970s. This decline is primarily driven by anthropogenic pressures, including habitat degradation, overfishing and poaching (Dekker, 2019; Drouineau et al., 2018; ICES, 2022). From the early 1980s to the 2020s, the abundance of glass eel arriving in continental waters has decreased by more than 90% (ICES, 2022). In 2008, the International Union for Conservation of Nature (IUCN) classified the European eel as Critically Endangered (Pike et al., 2020), and a European Commission regulation, known as the “Eel regulation” (Council Regulation (EC) No 1100/2007), has been in effect since 2007 to support its recovery. European member states have set for the escapement rate of silver eels, aiming for at least 40% of the silver eel biomass to reflect the estimated natural escapement rate that would occur in the absence of human impact (EC No 1100/2007). To achieve this goal, eel abundance must be estimated both before the influence of anthropogenic activities and in the present. Estimating current abundance is already challenging, as it can vary greatly across time and space depending on glass eel recruitment and environmental conditions (Bevacqua et al., 2019). This difficulty is partly due to the limited availability of long-term scientific monitoring for different eel growth habitats.

The European eel is a panmictic (Als et al., 2011), facultatively catadromous (Daverat et al., 2006; Marohn et al., 2013; Tzeng et al., 2000) and long-lived semelparous (Durif et al., 2020) species, that spawns in the North Atlantic Convergence zone (Hanel et al., 2022; Righton et al., 2016; Wright et al., 2022) and grows across a large continental range from northern Norway to northern Africa (Dekker, 2003). *Leptocephali* larvae drift across the Atlantic via oceanic currents, such as the Gulf Stream, and metamorphose into glass eels upon reaching the continental shelf (Miller et al., 2015). Arriving at the coastlines between October and March, glass eels settle in a range of continental aquatic habitats, including marine, brackish, and freshwater environments (Bouchard et al., 2022; Feunteun et al., 2003; François Lefebvre et al., 2003; Podda et al., 2020; Zompola et al., 2008). Young eels (i.e., glass eels transitioning to elvers and then yellow eels) can inhabit habitats close to the coast or further inland, depending on the available habitats and the connectivity of the hydrological network (Copp et al., 2021; Daverat et al., 2006, 2005; Matondo and Ovidio, 2016). After a growth period that can last from 3 to over 30 years (Acou et al., 2003; Durif et al., 2020), eels undergo a transformation into silver eels, signalling the imminent start of their migration back to their spawning grounds, which typically occurs in the autumn months (Righton et al., 2016).

During its continental growth phase, the European eel exhibits significant phenotypic variation across space and time, influenced by the environmental conditions it encounters (Mateo et al., 2017). European eel body growth is highly variable driven by individual differences within the same subpopulation as well as geographic variation across different habitats (Daverat et al., 2012; Melià et al., 2006b). This variability can be partly attributed to factors such as population density, ecosystem productivity, and temperature regimes in different environments (Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023). Spatial

patterns of various life history traits, such as growth rate (Daverat et al., 2012; Geffroy and Bardonnnet, 2012; Melià et al., 2006a), sex determination (Acou et al., 2003; Davey and Jellyman, 2005; Tesch, 2003), length at maturity (Oliveira, 1999; Vøllestad, 1992), and habitat use strategies (Daverat et al., 2006; Edeline, 2007; Panfili et al., 2012), have been correlated with environmental drivers. For instance, the growth rate varies with latitude, being faster in the southern regions compared to the northern ones, but is also locally influenced by habitat parameters such as productivity, temperature, and salinity (Cairns et al., 2009; Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023).

Locally, a common pattern of eel distribution is observed along the salinity gradient in estuaries, with a higher density of faster-growing eels found downstream in salty and brackish waters compared to the upstream freshwater areas (Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023). Additionally, individuals exhibit a higher body condition downstream compared to upstream and in brackish waters (Daverat et al., 2006; Lasne et al., 2008; Teichert et al., 2023). Body condition plays a key role in determining reproductive success, as eels depend on their energy reserves to mature and to reach their spawning grounds (Belpaire et al., 2009). Brackish environments, such as coastal lagoons and estuaries, are not only favourable for the production of silver eels with good body conditions (Teichert et al., 2023), regardless of sex, but also support higher eel densities compared to upstream river stretches (Costa et al., 2008; ICES, 2009b).

Along the longitudinal gradient in rivers, male-biased sex ratios are more prevalent downstream, while female-biased ratios dominate in the upper reaches of river basins (Daverat and Tomás, 2006; Tesch, 2003). Eel sex is not genetically predetermined at birth; rather, it is influenced by environmental factors and population density (Davey and Jellyman, 2005; Geffroy and Bardonnnet, 2012). Accounting for sex differences is crucial, as males and females exhibit dimorphism and follow distinct life history strategies (Côté et al., 2015; Helfman et al., 1987; Mateo et al., 2017; Vøllestad, 1992). Since fecundity is size-dependent, females are thought to adopt a size-maximising strategy, remaining in continental waters for a longer period to grow and thereby optimize their fecundity (Helfman et al., 1987). In contrast, males are believed to follow a “time-minimising strategy”, leaving continental waters as soon as they have accumulated enough energy to migrate to the spawning grounds, thereby optimising their survival (Vøllestad, 1992).

Mediterranean lagoons are recognised as highly productive ecosystems that support a rapid development of European eels (Aalto et al., 2016; Amilhat et al., 2008; Bevacqua et al., 2019; Capoccioni et al., 2020; Correia et al., 2021; Daverat et al., 2012). However, the WGEEL has highlighted a significant lack of information regarding the abundance of yellow and silver eels in the Mediterranean lagoons and coastal habitats (ICES, 2022). The lagoon ecosystems are typically characterised by a mosaic of heterogeneous habitats, each with distinct hydro-geomorphological and physico-chemical characteristics. Over centuries, human activities such as agriculture, salt production, and harbour construction have shaped these areas through the creation of dykes, weirs, canals and pumps. In some cases, the hydrological functioning of these systems is tightly controlled. Information on eel distribution and the structure of subpopulations across different habitat types in these complex environments remains limited (ICES, 2022).

Drawing on scientific monitoring surveys conducted across various habitats (e.g. freshwater canals, lagoons, marshes), some spanning over 25 years (1993-2022), this study aimed to characterise and compare several European eel subpopulations within a Mediterranean lagoon complex. Specifically, the objectives were to: (i) assess differences in abundance between sites; (ii) estimate the potential effects of temporal salinity variations on abundance within the studied sites; (iii) investigate variations in sex ratio across sites; and (iv) compare the condition of eels at different life stages across these habitats.

Materials & Methods

Study area

Our study focused on the Rhône delta (southern France), also known as the Camargue (Figure 1). The Camargue is a complex lagoon hydrosystem made up of marshes, canals and ponds - ranging from hyperhaline to brackish or freshwater – that provide habitats for eel settlement and growth (Acou et al., 2003; Bevacqua et al., 2019; Bouchard et al., 2022; Melià et al., 2006a). This delta is largely isolated from the Rhône and the sea by artificial dykes.

The primary water connection between the sea and the Camargue is a narrow canal, controlled by 13 manually operated sluice gates known as the *Pertuis de la Fourcade*, located in the city of Saintes-Maries-de-la-Mer in the southwestern part of the delta (Figure 1). These gates are managed by a representative committee of local stakeholders, following regulations primarily aimed at preventing the lagoon hydrosystem from flooding or becoming hyperhaline, while also protecting against sea storms and promoting fish recruitment. Between 2010 and 2020, the gates remained closed for an average of 40% of the year, with up to two gates open for approximately 28% of the year, and at least three gates open for about 32% of the year (Boutron et al., 2021). Since 2011, additional connections have existed in the southeastern part of the delta through former saltworks (Figure 1). The connexion between the Vaccarès lagoon and these former saltworks is also managed by sluice gates, known as the *Pertuis de la Comtesse* (Figure 1). The hydrological connectivity between the Rhône River and its delta relies on an extensive network of pumping stations distributed along the dikes (Figure 1). The aforementioned connections with the sea and the Rhône River represent potential entry points for eels into the delta. However, to exit the system, eels may no longer be able to pass through the pumping stations along the Rhône River. Instead, they must use one of the two sea connections: either through the former saltworks or via the *Pertuis de la Fourcade* near the Saintes-Maries-de-la-Mer city (Figure 1).

Influenced by a Mediterranean climate, the Camargue experiences high temperatures and evaporation during the summer season, which leads to reduced water levels and increased salinities, particularly in the southern part of the delta. However, due to intensive irrigation from April to September, the Camargue receives a substantial influx of freshwater, especially in the northern part, primarily from agricultural activities such as rice cultivation (Chauvelon, 1998). In general, during the winter months, when the

climate is mild and wet, water levels increase and salinity decreases. The highest levels of salinity are generally observed at the end of the summer season. More recently, after several dry years (2017, 2019, 2021, 2022), a significant increase in salinity has been recorded in the lagoons. Salinity in the Camargue therefore varies not only in space, with different areas exhibiting varying levels of salinity depending on their specific characteristics, but also on a year-to-year basis. Furthermore, the water management by humans through the use of sluice gates can result in local modifications of salinity within the environment (Chauvelon, 1998).

In the lagoon hydrosystem, professional fishing dedicated to eel yellow and silver stages has been practised in the largest lagoons of Camargue: in the Vaccarès lagoon (up to 15 fishers) and in the southeastern lagoon known as the Impériaux lagoon (up to 25 fishers). Today, 5 fishers remain in the Vaccarès lagoon and 7 in the Impériaux lagoon.

Sampling sites

Eels were sampled at five sites within our study area: the Vaccarès, the Fumemorte, the Impériaux, the former saltworks mentioned above including two sampling sites, a site close to the Pertuis de la Comtesse and one in the Beauduc pond. A brief description of each site is provided in the following sections.

Vaccarès lagoon

The Vaccarès lagoon is the largest brackish lagoon in the Camargue, covering an area of approximately 65 km². Most of its surface is part of the National Natural Reserve of Camargue, managed by the “Société Nationale de Protection de la Nature” (SNPN). Professional fishing is prohibited within the reserve but it is allowed along the edges of the lagoon, outside the protected area. In 1993, long-term scientific monitoring of fish populations began at the northeast of the Vaccarès lagoon, using a “capétchade” consisting with a “paradière” and three fyke nets with a mesh size of 6 mm (Figure 1). Each month, from September to November and from April to June, a fishing effort of four consecutive days per month with a daily net monitoring was maintained (Table 1). The Vaccarès lagoon, with an average salinity of 15 g.L⁻¹, has exhibited episodic hyper salinisation since 2016, with three major peaks occurring in 2008, 2017 and 2018. Since 2020, the lagoon's salinity has been close to that of the sea, regularly exceeding 30 g.L⁻¹ and even exceeding 45 g.L⁻¹ in August 2022 (Hemery et al., 2022). Prior to 1998, the salinity of the Vaccarès lagoon was often observed to be less than 10 g L⁻¹ (with a minimum recorded salinity of 3 g L⁻¹; Table 1). Drainage canals are the primary sources of freshwater input to the lagoon. While most of the Rhône delta's drainage canals are disconnected from the Vaccarès lagoon to prevent flooding, with the water being pumped back into the Rhône River, some, like the Fumemorte canal, remain directly connected to the lagoon (Figure 1).

Fumemorte canal

The Fumemorte canal, a drainage canal, is the main freshwater input to the Vaccarès lagoon, draining a watershed area of 68 km² and collecting water from a network of ditches and canals spanning nearly 400 km in length (Boutron et al., 2021; Chauvelon, 1998). Since 2012, following the destruction of a damaged dam limiting the entry of salt water into the canal, brackish to salty waters from the Vaccarès lagoon may episodically ascend the canal. However, the canal remains mostly an oligohaline environment, with an average salinity of 1 g.L⁻¹ (Table 1). Since 1993, a long-term scientific fish monitoring has been conducted in the centre of the canal using two fyke nets with a mesh size of 6 mm. The fishing and monitoring effort was similar to that of the Vaccarès site (Table 1). Since the area drained by the canal is primarily used for field crops, this basin is subject to agricultural pressure and input of contaminants that may flow into the Vaccarès through the Fumemorte (Hemery et al., 2022).

Impériaux lagoon

The Impériaux lagoon is located between the *Pertuis de la Fourcade* and the Vaccarès lagoon (Figure 1). It covers an extensive area of 28 km², with salinity levels ranging from mesohaline to hyperhaline (exceeding 80 g.L⁻¹ in 2017 and reaching 150 g.L⁻¹ in 2019) (Hemery et al., 2022). A scientific fish monitoring program was initiated in 1997 and continued until 2014, employing the same fishing gear and effort as the monitoring of the Vaccarès lagoon (Table 1).

Former saltworks: Beauduc pond and Comtesse channel

The former saltworks, known as “étangs et marais des Salins de Camargue”, comprise a vast area of 60 km² consisting of multiple interconnected ponds at the southeastern part of the delta (Figure 1). Used for salt production from the 1960s to the 2000s, this area was acquired between 2008 and 2012 by the Conservatoire du Littoral and has since been co-managed by three organisations: the “Parc Naturel Régional de Camargue”, the SNPN and the Foundation Tour du Valat. Since 2011, a restoration program has been implemented with the objective of reinstating a more natural hydro-ecological functioning to this territory and to rehabilitate a corridor between the Vaccarès lagoon and the sea. On the seaward side, restoration is taking place in a non-interventionist manner. As storms pass, new breaches open up in the dykes, and the dynamics of erosion and sedimentation gradually reshape the coastline. Further inland, dredging works and new connection structures have been carried out to dismantle the partitions between the ponds and recreate a connection pathway through several ponds. From October 2016 to May 2021, a scientific fish monitoring program was conducted monthly at several sites within the former saltworks to study the effectiveness of this restored hydro-ecological connectivity. For the present study, we used only eel data from the Beauduc and the Comtesse sites (Figure 1 and Table 1).

The Beauduc site is the closest sampling site to the sea, located in the southeastern part of the Beauduc lagoon, near a dyke that separates it from another lagoon. Since 2011, the Beauduc lagoon has been directly and permanently connected to the sea through at least two breaches. The site is characterised by euhaline conditions, although a wide range of variation has been recorded, from polyhaline to hyperhaline values (Table 1). A “capétchade” composed with a “paradière” and one big fyke net with a mesh size of 4 mm was used to daily sample eels for three consecutive days per month from October to May.

The Comtesse site is located within a channel that connects the former saltworks to the Vaccarès lagoon. This connection is regulated by a hydraulic structure comprising 13 gates, which is managed by the SNPN. The Comtesse site is subject to the influence of a drainage canal that discharges freshwater from April to October just nearby. As a result, the salinity can highly vary throughout the year, ranging from oligohaline to hyperhaline values (Table 1). One fyke net with a 4 mm mesh size was used to block the channel and daily capture eels for three consecutive days per month from October to May.

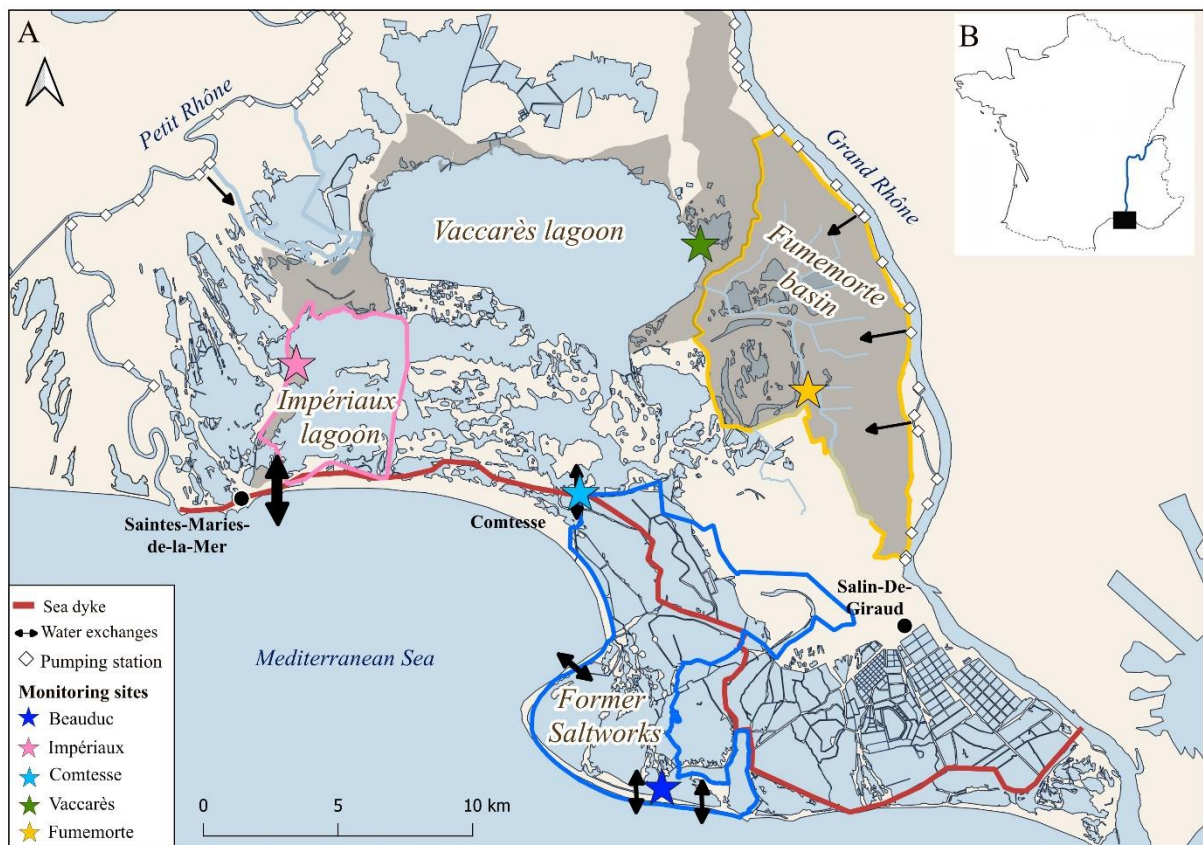


Figure 1: Map of the monitoring sites (the colour coding of the monitoring sites on the map is used throughout the study). The former saltworks are represented by the blue area, which encompasses the Beauduc and Comtesse sites. The Impériaux lagoon is indicated by the pink sector, while the Fumemorte basin is represented by the yellow zone.

Table 1: Information on the monitoring sites.

	Beauduc	Impériaux	Comtesse	Vaccarès	Fumemorte
Distance from the sea (km)	0.5	5	14	19	26
Mean salinity (g.L ⁻¹) (min-max)	38 (28-55)	30 (8-65)	28 (3-70)	16 (3-44)	1 (0-14)
Venice classification	Euhaline	Euhaline	Polyhaline	Mesohaline	Oligohaline
Fishing gear (size of the mesh)	Capétchade* (4 mm mesh)	Capétchade* (6 mm mesh)	Fyke net** (4 mm mesh)	Capétchade* (6 mm mesh)	2 fyke nets** (6 mm mesh)
Average number of eels caught in a month (min-max)	168 (2-616)	60 (0-635)	76 (2-892)	117 (0-1463)	17 (0-264)
Total number of undifferentiated eels	1057 (91.2%)	3550 (88%)	240 (52.7%)	10122 (78.6%)	452 (77.7%)
Total number of female yellow eels	66 (5.7%)	137 (3.4%)	14 (3.1%)	1467 (11.4%)	62 (10.7%)
Total number of female silver eels	1 (0.1%)	52 (1.3%)	38 (8.4%)	325 (2.5%)	38 (6.5%)
Total number of male silver eels	35 (3%)	304 (7.4%)	163 (35.8%)	970 (7.5%)	30 (5.2%)
Number of years of monitoring (start-end)	4 (2016-2021)	18 (1996-2014)	4 (2016-2021)	30 (1993-2022)	30 (1993-2022)
Average number of consecutive monitoring days per month	3	4	3	4	4

* The capétchade is a traditional fishing gear with a paradière that allows fish to be brought down into an open system in a sort of enclosure formed by three fyke nets that trap the fish.

** The traditional fishing gear consists of 2 fyke nets placed head to tail to cover the total transversal section of the canal

Fish sampling

Nets were visited approximately every 24 hours (Tables 1 and S1). All captured eels were anaesthetised in a bath with eugenol until 2016 and then with benzocaine. Once asleep, body length (mm), weight (g), and from 1997 eye horizontal and vertical diameters (mm), and systematically from 2005 pectoral fin length (mm) were measured. These data were used to identify the life stages following the index developed by Durif et

al. (2005). In the absence of data regarding the measurement of the pectoral fin, the ocular index (OI) and the body length of the individual were employed to ascertain its life stage (Acou et al., 2006; Pankhurst, 1982a). This is particularly relevant in the case of individuals who were fished prior to 2005. Moreover, the silvering stage (yellow or silver) was determined based on visual criteria, including the presence of a well-developed lateral line with neuromasts and the colour contrast between the ventral and dorsal surfaces. In this study, the term "eel life stage" is used to refer to the stage identified by the index developed by Durif et al. (2005). Once awake, eels were released into their sampling environment. Metadata, including the date, fishing effort (defined as the duration between two net visits), location, temperature and salinity at the point of capture, were recorded.

Ethical statements

All animal handling was conducted in accordance with the regulations set forth by the CE71 ethics committee, as well as the established guidelines and animal welfare policies. The Tour du Valat and its personnel are duly authorised to engage in wildlife animal experimentation, as evidenced by the issuance of national approval number A 13 200 01.

Data selection

In order to ensure the consistency of our dataset, we focused our sampling efforts on the months of April, May, October and November (Table S1). A small number of invalid fishing events (such as unhooked nets) were excluded from the data set.

Abundance

The number of eels caught per month was standardised by the fishing effort by calculating the Catch Per Unit Effort (CPUE). For a given month, the CPUE is the number of catches in the month per unit of time expressed in days.

The total CPUE of eels and the CPUE per life stage (i.e. undifferentiated, yellow female, silver eels including both female and male; Durif et al., 2005) were calculated. Prior to the 2000s, the pectoral fin was not included in the measurement process, which rendered the index developed by Durif et al. (2005) inapplicable. Consequently, the CPUE per life stage was not calculated for the 1993-2001 period and when the availability of eel biometric data was below 80% of the total eel catch.

Salinity

Most salinity data were recorded manually at each net visit using a conductivity meter. For the Impériaux and Vaccarès sites, the salinity data were collected by the SNPN. Given the potential variability in the number of salinity data points across sites and sampling dates, an average per month was calculated for each site.

Sex-ratio

The sex ratio was calculated for silver eels alone by dividing the number of female silver eels (i.e., corresponding to FIV and FV stages according to Durif et al. (2005)) by the total number of silver eels (i.e., silver males and females). Due to the absence of silver eels at specific sites, only exploratory analyses could be carried out. The available data were grouped by site to obtain the average sex ratio for each site.

Statistical analyses

A first Bayesian model was constructed to estimate the influence of site on salinity over time. A second model was employed to ascertain the impact of temporal and salinity fluctuations on the prevalence of the different life stages of eels, dependent on their capture site. A final model focused on estimating the body condition index of the different life stages of eels according to their capture site.

Salinity model

Here and thereafter, we defined a year t as starting in October of the $t-1$ year and end up in September of the t year, to better relate with the eel phenology (the autumn corresponding to the start of the glass eel recruitment and of the downstream migration period). Let i a monthly observation event, then $\log(\text{salinity} + 1)_i$ was modelled as a function of site and year based on monthly mean values to assess the degree of spatio-temporal variation (2):

$$\begin{aligned} \log(\text{salinity} + 1)_i &\sim \mathcal{N}(\mu_i, \sigma_{\text{site}(i)}^2) \\ \mu_i &= \beta_{\text{site}(i)} + \varepsilon_{\text{year}(i)} \\ \sigma_{\text{site}(i)} &\sim \chi^2(2), \quad \beta_{\text{site}(i)} \sim \mathcal{N}(0, 100), \quad \varepsilon_{\text{year}(i)} \sim \mathcal{N}(0, \delta 1^2), \\ \delta 1 &\sim \chi^2(2) \end{aligned} \tag{2}$$

where $\text{site}(i)$ represented the sampling site at event i (i.e., Beauduc, Impériaux, Comtesse, Vaccarès and Fumemorte sites), $\text{year}(i)$ ranged from 1993 to 2023. $\beta_{\text{site}(i)}$ determined the site effect on the salinity on a logarithmic scale. Parameter $\delta 1$ measured inter-annual variability, while $\sigma_{\text{site}(i)}$ measured the inter-month variability for each site.

CPUE models

In the context of our study system, where salinity can fluctuate significantly over time at a given site, we have opted to standardise the salinity data by site (intra-site), rather than between sites (Figure S1). This approach allowed to investigate the impact of salinity fluctuations on the abundance of the various eel life stages at each sampling site. The application of a log transformation to the CPUE monthly data ($\log(\text{CPUE} + 1)$) resulted in a normal distribution. The model (3) can be employed to investigate the CPUE of each life stage (undifferentiated, yellow female, silver female and silver male) in relation to variations in salinity within each site and over time.

$$\log(\text{CPUE} + 1)_i \sim \mathcal{N}(\mu_i, \sigma_{\text{site}(i)}^2)$$

$$\mu_i = \beta_{site(i)} + \gamma_{site(i)} \times salinity_i + \varepsilon_{year(i)} \quad (3)$$

$$\sigma_{site(i)} \sim \chi^2(2), \varepsilon_{year(i)} \sim \mathcal{N}(0, \delta 1^2), \text{ and } \beta_{site(i)} \sim \mathcal{N}(0, 100),$$

$$\gamma_{site(i)} = \mu_{salinity} + \varepsilon_{salinity(site(i))} \quad (4)$$

$$\mu_{salinity} \sim \mathcal{N}(0, 100), \varepsilon_{salinity(site(i))} \sim \chi^2(2), \delta 1 \sim \chi^2(2)$$

where i , $site(i)$, $year(i)$, $\sigma_{site(i)}$ and $\delta 1$ were similar to the equation (2) and where $\beta_{site(i)}$ determined the site effect on the $\log(CPUE + 1)$, $\gamma_{site(i)}$ represented the salinity effect at a given site, corresponding to the average effect of salinity whatever the site ($\mu_{salinity}$) with, in addition, the salinity effect per site ($\varepsilon_{salinity(site(i))}$) representing the salinity variation for the given site, and $salinity_i$ represented the standardised value of the monthly salinity mean (for the sampling site, $site(i)$, at the occasion i).

This model was applied to various datasets. The overall dataset, which covered data from 1993, enabled the estimation of total CPUE, but it lacked information on the life stage of eels during that period. Then to model the CPUEs for each life stage, we used specific subsets corresponding to each life stage and data starting from 2001 to have detailed information on stages.

Body condition index models

The body condition of fish is generally assessed using the Fulton index (K-factor) providing an estimate of fat reserves and overall health. However, its association with proximate body composition can vary significantly between species (Mozsár et al., 2015). In the present study, the body condition index of eels at a given life stage was defined as the difference between an individual's length-to-weight ratio and the average length-to-weight ratio of individuals at the same life stage from all sites. This approach allowed for the assessment of an individual's condition relative to the subpopulations, indicating whether the eel was above or below the expected weight for its length. Firstly, using the full available individual length and weight data from all sites, the global linear length/weight relationship (5) was modelled as follows:

$$\log(weight)_i \sim \mathcal{N}(\mu_{weight,i}, \sigma^2_{weight})$$

$$\mu_{weight,i} = \alpha + \beta \times \log(length_i) \quad (5)$$

$$\sigma_{weight} \sim \chi^2(2), \alpha \sim \mathcal{N}(0, 100), \beta \sim \mathcal{N}(0, 100)$$

Where, for each individual i , the linear relation between its weight and length, on a logarithmic scale, is estimated based on the parameter α and β . σ_{weight} corresponds to inter-individual variability shared across all sites.

Secondly, the length/weight ratio for each individual was determined using the residuals of the linear regression (6). Positive residuals indicated a better-than-average body condition across all sites, while negative residuals signified a poorer-than-average condition.

$$res_i \sim \mathcal{N}(\mu_{res,i}, \sigma^2_{res})$$

$$\mu_{res,i} = \gamma_{site(i)} \quad (6)$$

$$\sigma_{res} \sim \chi^2(2), \gamma_{site(i)} \sim \mathcal{N}(0, 100)$$

Where $\gamma_{site(i)}$ is the site effect of the body condition index and σ_{res} is the inter-residual variability shared across all sites.

Given the varying numbers of individuals per life stage at each site, sub-sampling was conducted for each stage. To minimise potential sub-sampling bias, the model was run with 10 different sub-samples, using the maximum number of individuals available for each life stage at the limiting site. The results obtained from the full dataset were then compared with those obtained from sub-sampling.

Bayesian inference and priors

The analyses were executed with *R* version 4.3.1 (R Core Team, 2018). Models were constructed using the function *nimbleCode* and run using the function *nimbleMCM*, both available in the *nimble* package version 0.13.1 (de Valpine et al., 2017). Models were run with 4 chains, for each chain 100 000 iterations, 20 000 burn-in and 5 thins were applied. \hat{R} , which compares the between- and within- chain estimates, and the effective sample size were calculated based on those parameters. The different parameters were subject to the use of semi-informative or weakly informative priors. To ensure the integrity of the data, the prior distributions were checked by means of an overlap assessment with the posterior distribution.

For each model, a verification of the convergence and mixing of the chains was conducted using Gelman and Rubin's criterion (1992) ($\hat{R} < 1.1$) and an examination of the chains' trace plots. The posterior distributions of the parameters of interest were analysed to ensure that the priors were appropriately updated by the data, that the effective sample size was sufficient, and that there was no autocorrelation between iterations.

Results

Spatio-temporal variations in salinity

The first model provided an estimation of the variation in salinity according to site and year. It showed significant differences in mean salinity values between sites and also variations within sites for a given year (Tables 2 and S2). A general tendency for salinity to increase over time was observed, irrespective of the study site. This pattern has been particularly evident over the last seven years (Figure 2 and Table S2). There have also been peaks in salinity, as in 2008, which have impacted all sites, irrespective of their prevailing salinity (i.e., Impériaux, Vaccarès and Fumemorte sites) (Figures 2 and S2). As expected, the Fumemorte drainage canal exhibited the lowest salinity levels. The two sites situated in closest proximity to the sea, Beauduc and Impériaux sites, recorded the highest salinities and frequently observed hyperhaline conditions. The Comtesse site showed high variability in salinity within a given year, whereas the other sites exhibited less pronounced fluctuations (Figure 2).

Table 2: Estimation of the salinity for each sampling site on the logarithmic scale.

Sampling site	Information on the parameter	Parameter name	Median (95% credible interval)
Beauduc	Site effect on the salinity	$\beta_{Beauduc}$	3.14 (2.92-3.36)
Impériaux		$\beta_{Impériaux}$	3.48 (3.30-3.67)
Comtesse		$\beta_{Comtesse}$	2.60 (2.11-3.09)
Vaccarès		$\beta_{Vaccarès}$	2.75 (2.58-2.92)
Fumemorte		$\beta_{Fumemorte}$	0.67 (0.48-0.87)
Beauduc	Inter-month variability for each site	$\sigma_{Beauduc}$	0.24 (0.17-0.38)
Impériaux		$\sigma_{Impériaux}$	0.33 (0.28-0.39)
Comtesse		$\sigma_{Comtesse}$	0.88 (0.63-1.34)
Vaccarès		$\sigma_{Vaccarès}$	0.14 (0.12-0.17)
Fumemorte		$\sigma_{Fumemorte}$	0.56 (0.49-0.65)

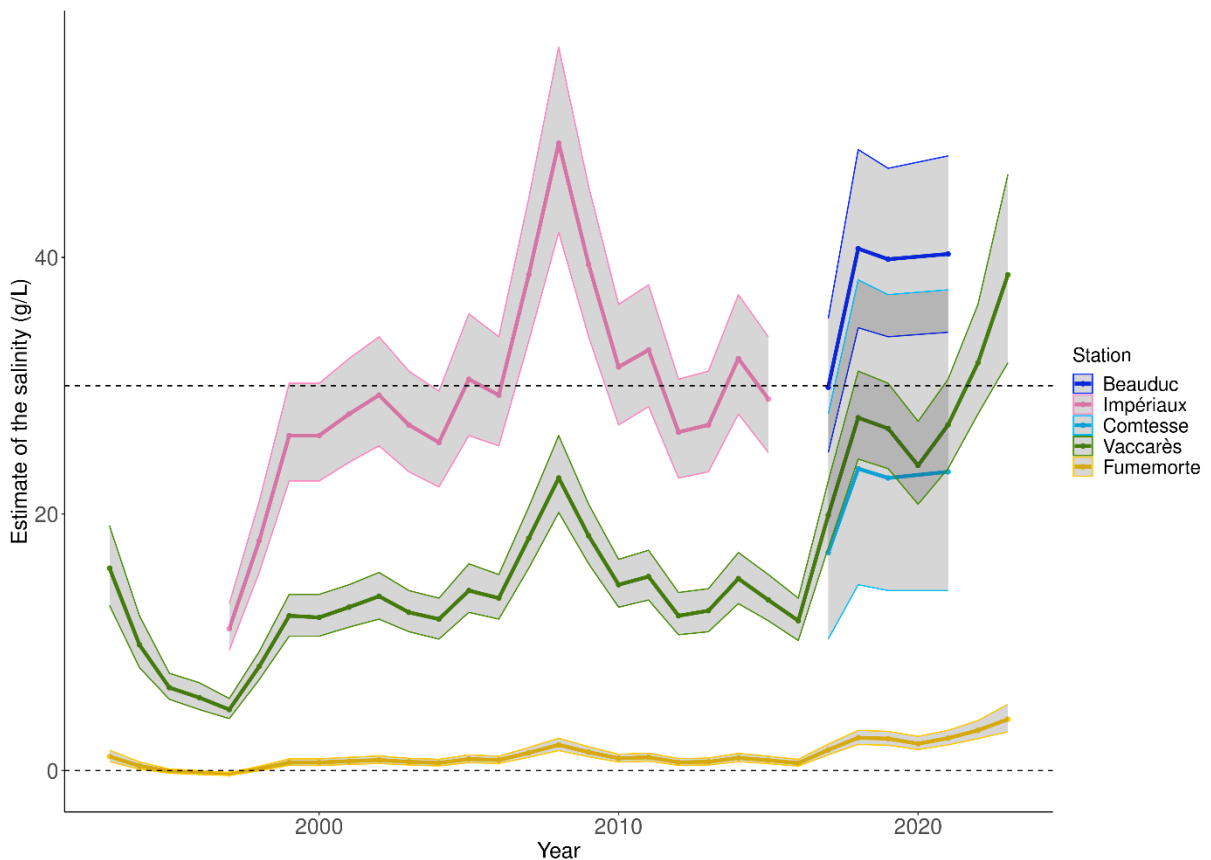


Figure 2: Estimate of the salinity over time between sites. Bold lines indicate the median values estimated, while shaded areas correspond to the 95% credible interval.

CPUE models

The CPUE was studied according to life stages, over time, as a function of the site and variations in salinity within the site.

A comparison of the two tested datasets (i.e., all available years or only those from 2001 onwards) revealed highly similar dynamics (Figure S3). The use of the entire dataset afforded a more expansive temporal scale and more pronounced variations in CPUE. It notably delineated the overall decline in eel populations between 1998 and 2004. Indeed, in 1998 the median of the annual effect was 1.27 (with a 95% credible interval, $CI_{95\%} \in [0.74;1.82]$), corresponding to a relative importance of 3.5 times more than the average CPUE, and in 2004 the effect of that year was -0.30 ($CI_{95\%} \in [-0.80;0.21]$) (Figure S3), indicating a year with an average CPUE about half as high. However, this decline could not be highlighted per life stage due to the absence of data to attribute life stage before 2001.

Using this overall dataset and irrespective of the site and the variation in salinity within the site, total CPUE was higher before the 2000s, declined between 1998 and 2010, with a sharply decline between 2002 and 2010. Then, total CPUE remained relatively low, with the worst recorded years being 2010 and 2022 (Figure 3-C). The Fumemorte site had a much lower CPUE than the other sites (i.e., the Fumemorte site effect), with a median of 0.62 ($CI_{95\%} \in [0.37;0.86]$), was 5 times lower than the site with the strongest effect, the Beauduc site, with a median of 3.50 ($CI_{95\%} \in [2.63;4.38]$), and 3 times lower than the site with the weakest effect after Fumemorte, the Impériaux site, with a median of 1.80 ($CI_{95\%} \in [1.41;2.18]$), Figure 3-A). Although no significant difference was found between the Comtesse, Vaccarès and Beauduc sites (i.e. considering the 95% credible interval), overall, the Beauduc site was the site with the strongest effect on total CPUE (Figure 3-A).

Within sites, only non-significant trends were observed regarding the salinity effect on total CPUE, although observed trends exhibited variability, with certain trends displaying opposite directions of change depending on the site in question (Figure 3-B). For the Beauduc and Fumemorte sites, although they differed greatly in terms of mean salinity (Tables 1 and 2), an increase in salinity tended to favour an increase in CPUE (i.e., a median [$CI_{95\%}$] of the salinity effect of 0.46 [-0.38;1.30] and 0.12 [-0.02;0.26], respectively). On the contrary, at the Comtesse site, a decrease in salinity tended to favour an increase in eel abundance (a median of the effect of -0.38 and $CI_{95\%} \in [-1.14;0.36]$). At the Impériaux and Vaccarès sites, variations in salinity did not seem to affect total CPUE (i.e., a median of the salinity effect around 0) (Figure 3-B).

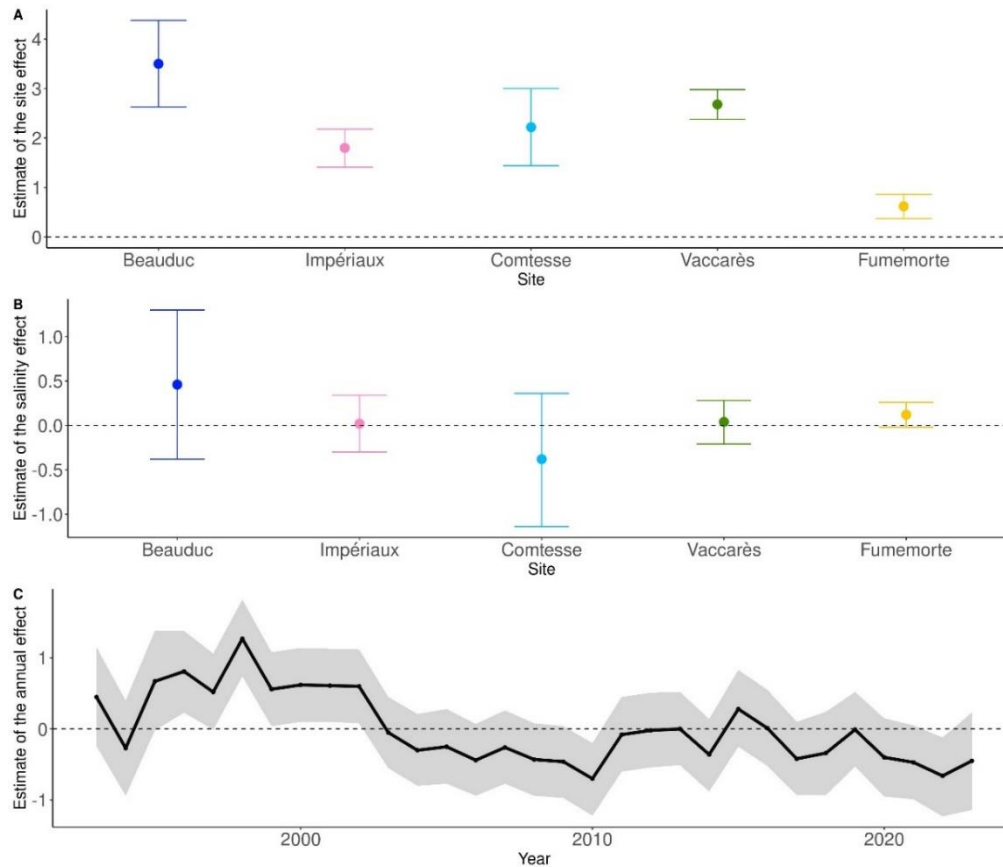


Figure 3: A- Effect of the site, B- effect of the salinity within the site, and C- effect of the year on the total CPUE. The sites are ranked according to their distance from the sea (from closest to furthest).

The dataset, which includes biometric data for at least 80% of individuals across all life stages, was used to determine which stage had the greatest influence on total eel CPUE from 2001 onwards. The principal trends in total CPUE were predominantly influenced by alterations in the CPUE of the undifferentiated stage (Figure 4-A). This was anticipated, given that most eels caught were undifferentiated (Table 1 and Figure S4). Additionally, a decline in total CPUE was observed in the CPUE of yellow female eels (Figure 4-B). However, this decline was not evident in the CPUE of silver eels (both female and male). In fact, the CPUE of silver eels exhibited minimal fluctuations over time (with a minimum estimate of the median of -0.01, $CI_{95\%} \in [-0.11;0.03]$, in 2011, 2017 and 2020 and a maximum median value of 0.01, $CI_{95\%} \in [-0.03;0.10]$, in 2002 and 2015) (Figure 4-C).

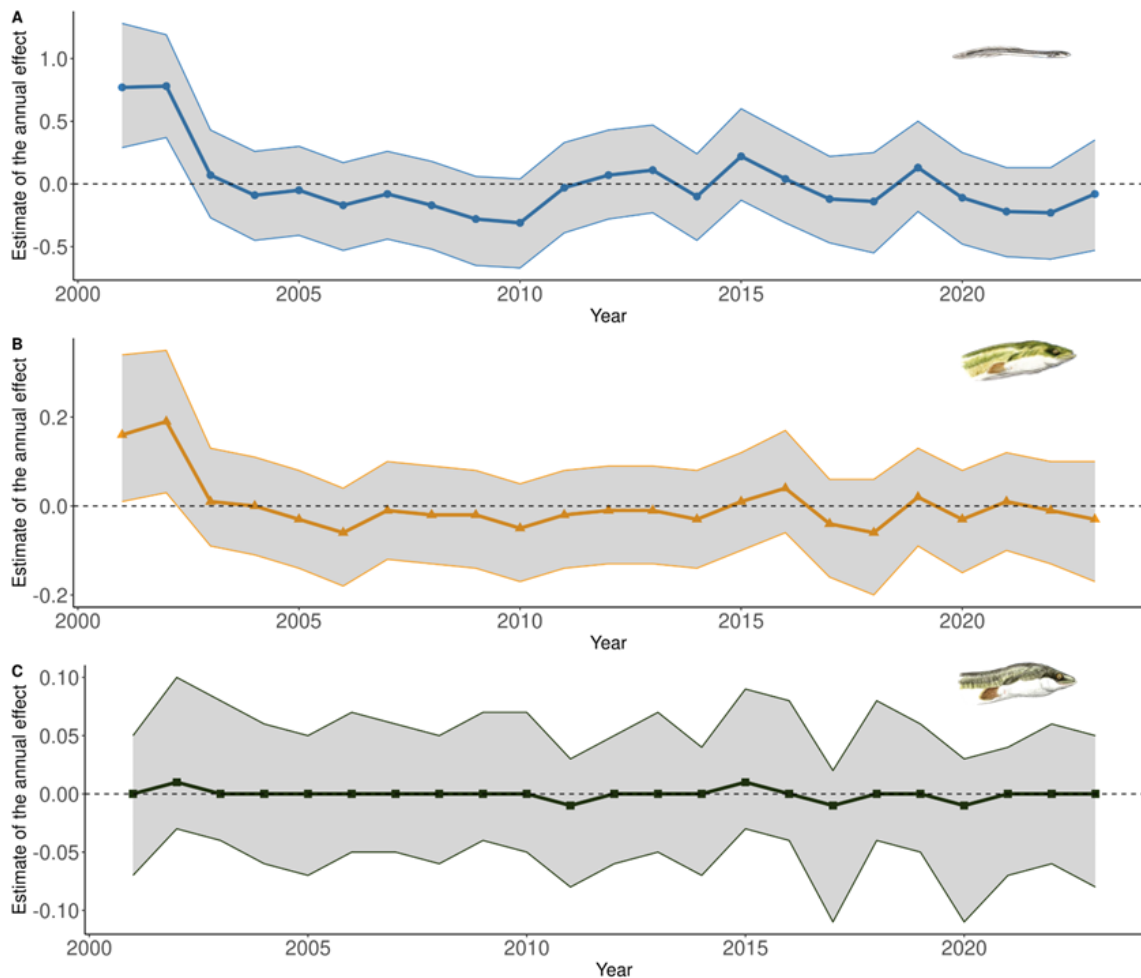


Figure 4: Annual effect depending on the life stage of the eel (A- Undifferentiated, B- Yellow female and C- Silver female and male eels). Points are the median of the estimates and bars represent the 95% credible interval; blue circles represent undifferentiated eels, yellow triangles for yellow eels and green squares correspond to silver eels.

While silver eel CPUE exhibited minimal temporal variation, significant differences were observed between sites. The mean CPUE of silver eels was higher at the Comtesse and Vaccarès sites (i.e., a median [CI_{95%}] of the site effect of 1.07 [0.36;1.77] and 0.79 [0.59;1.00], respectively) (Figure 5-A). The undifferentiated eels were the most abundant stage at all sites, with the highest quantities observed at Beauduc and Vaccarès sites (i.e., a median [CI_{95%}] of the site effect of 3.04 [2.19;3.89] and 2.24 [1.94;2.54], respectively) (Figure 5-A). Furthermore, the two latter sites exhibited a greater CPUE of yellow eels than the other sites (i.e., a median [CI_{95%}] of the site effect of 1.00 [0.38;1.62] and 1.05 [0.88;1.22], respectively) (Figure 5-A). In terms of variability, the quantities of eels appear to exhibit less fluctuation at the Vaccarès site compared to the Beauduc and Comtesse sites. These discrepancies may be attributed to the fact that the Beauduc and Comtesse sites were monitored for only four years, whereas the Vaccarès site has been sampled for a considerably longer duration of 31 years (Figures S-1 and S-4).

The influence of salinity within a site on eels was not consistent across the different sites and life stages (Figure 5-B). An increase in salinity at the Vaccarès site (i.e., a brackish

to marine environment), and to a lesser extent at the Fumemorte site (i.e., a freshwater environment), was found to be correlated with an increase in the CPUE of yellow eels (i.e., a median [CI_{95%}] of the salinity effect of 0.19 [0.02;0.36] and 0.05 [0.02;0.08], respectively). In contrast, at the other sites, which had higher average salinities (Table 1 and Figure 2), the CPUE of yellow eels decreased overall with an increase in salinity (a median of the salinity effect < 0). The effect of salinity on other stages was less clear. However, a positive effect of salinity on the quantity of silver eels was observed at the Impériaux site (i.e., a median [CI_{95%}] of the salinity effect of 0.40 [0.20;0.60]), while a negative effect of salinity on the undifferentiated eels CPUE was noted at the Vaccarès site (i.e., a median [CI_{95%}] of the salinity effect of -0.38 [-0.65; -0.10]) (Figure 5-B).

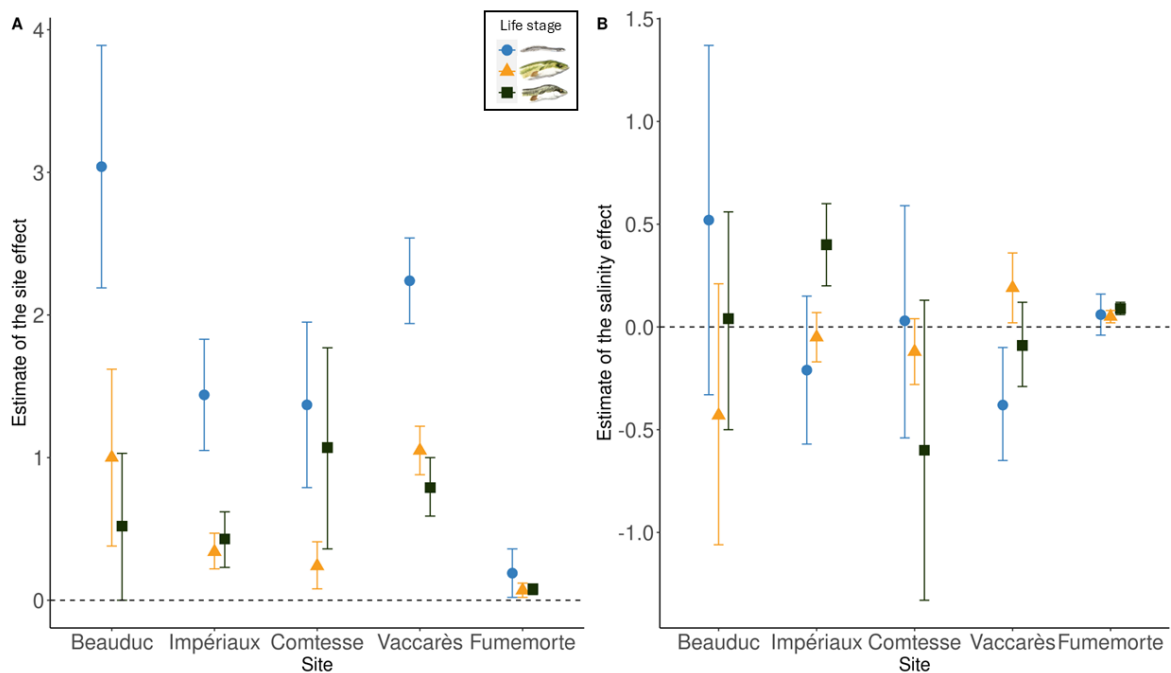


Figure 5: A- Site effect and B- salinity effect on the CPUE by life stage of the eels. The sites were ranked according to their distance from the sea (from closest to furthest). Points are the median of the estimates and bars represent the 95% credible interval; blue circles represent undifferentiated eels, yellow triangles for yellow eels and green squares correspond to silver eels.

Sex-ratio

The sex ratio exhibited temporal and site-specific variability (Figure 6 and S5). Overall, the proportion of females was greater at the Fumemorte site than at the other sampling sites (Figure 6). However, the number of catches must be viewed in context with the site sampled. During the same period, 38 female silver eels were caught at Fumemorte site, compared with 288 at Vaccarès site.

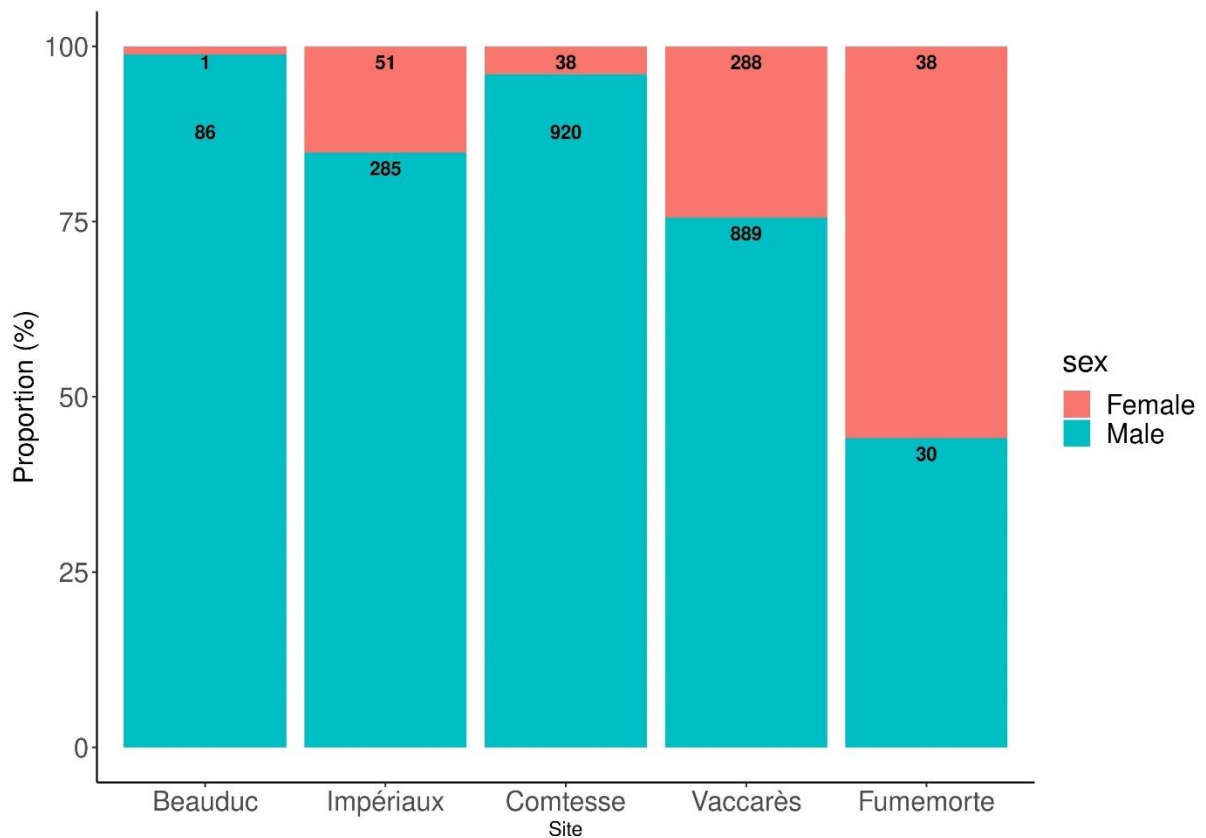


Figure 6: Summary of the sex-ratio according to the sampling site considering all the years of monitoring. The sites were ranked according to their distance from the sea (from closest to furthest). The values indicated in black represent the number of individuals in each sex over the full duration of the monitoring period.

Body condition models

The body condition of eels appeared to vary depending on the life stage and the sampling site (Figures 8 and S6-S10). The results obtained through the sub-sampling of the data appear to be robust, as close patterns were observed between the 10 sub-sampled datasets (presented in grey on Figure 7). The sub-samples were typically well representative of the individuals found in each site. Indeed, there was minimal discrepancy between the outcomes of the total dataset and those of the sub-samples, and as expected the greatest differences were observed for the sites presenting the highest CPUE of individuals such as the Vaccarès site (Figure S). To be more conservative, the results of the sub-samples for body condition index were presented to limit the potential bias caused by differences in the number of individuals caught per site.

The eels at the Beauduc and Comtesse sites exhibited lower body condition scores compared to those at other sites (Figure 7 and Table S3). Conversely, the eels at the Impériaux and Vaccarès sites exhibited superior condition, characterised by a higher weight for a given length (Table S3). The eels caught at the Fumemorte site exhibited an intermediate body condition index that was generally consistent with the overall mean observed across all sampling sites (Figure 7 and Table S3).

The impact of the site on eel body condition depended on both the eel's life stage and its length within that stage (Tables S2 and S3). To better understand the site effect, we rescaled it into a natural scale, allowing the effect to be expressed in $\text{g}\cdot\text{mm}^{-1}$ effect (Table S4). An undifferentiated eel measuring 216 mm would be expected to weigh an average of 14 g at Beauduc site, 15 g at Fumemorte site, 16 g at Impériaux and Vaccarès sites, and only 13 g at Comtesse site (Table S3). A female yellow eel measuring 507 mm would be expected to weigh an average of 220 g at Beauduc site, but 259 g at Impériaux site (Table S3). However, the sampling site was insufficient to account for the observed variations in individual body condition. Even within a single site, there was a notable degree of inter-individual variation (Figure S10 and Table S3).

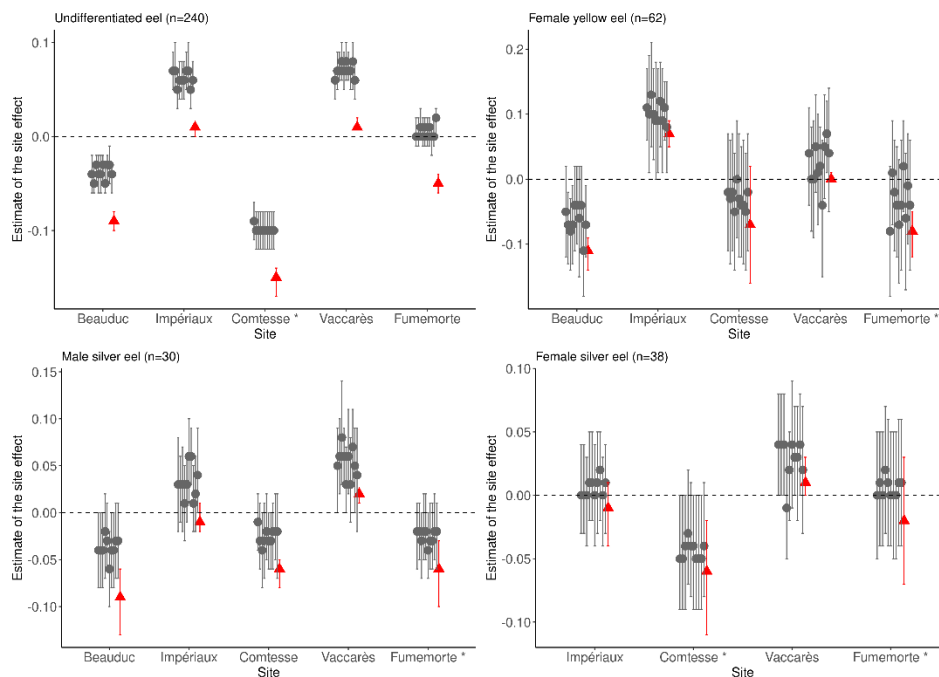


Figure 7: Effect of the site on the body condition according to the life stage of eel (in grey: the 10 sub-datasets from the whole dataset, in red: all datasets). The sites are ranked according to their distance from the sea (from closest to furthest). The number of individuals in the sub-datasets, “n”, is indicated for each graph (for the number of individuals in the whole dataset, Tables 1 and S3). The sites with an asterisk are the limiting sites, i.e. those with the fewest individuals.

Discussion

By valorising and combing several scientific monitoring, some for over 25 years now, within a complex Mediterranean hydrosystem, this study focused on temporal variations in CPUE, influenced by the study site at a fine spatial scale, salinity fluctuations within the site and by eel life stage. Since sexual determinism can fluctuate in response to density (Bevacqua et al., 2019; Davey and Jellyman, 2005), the present study also investigated the sex ratio across the sampling sites.

The different sites were sampled over a variable length of time (i.e. from 4 to over 25 years) and sometimes over different time intervals (e.g. between the Impériaux site and

those at Beauduc and Comtesse). To account for these temporal variations, this study focuses on 4-month sampling and the effect of each site in different models. Additional studies could be conducted to compare habitat effects on different parameters (e.g. CPUE, body condition index) at similar dates in order to minimise temporal variation. The aim of this study is to gain both an overview of the lagoon complex and a better understanding of the differences between the different sites within the complex by combining different sites and sampling periods.

CPUE dynamics

The overall CPUE of eels, considered as a reliable indicator of the total abundance, showed a significant decline across all sampling locations, especially from 1998 to 2010. This aligned with the WGEEL models on yellow eel abundance in France (ICES, 2022). The decline has continued but at a slower rate. A minor increase in CPUE between 2011 and 2015 may be associated with a marginal enhancement in eel recruitment during this interval, as indicated by the WGEEL recruitment index (ICES, 2022) and a corresponding modest rise in glass eel in the Camargue system (Bouchard et al., 2022). However, this remains insignificant in comparison to the CPUE observed prior to the 2000s.

Since 2001, when life stage data became available, the primary trends in total CPUE were mainly driven by changes in undifferentiated eel CPUE, with a lesser extent from yellow eels. Catches were indeed dominated by small individuals (Table 1). The CPUE for undifferentiated eels declined until 2010, while yellow eel CPUE stabilised earlier, around 2007 (Figure 4). These slight differences in trends suggest potential regulatory mechanisms linked to eel density or varying environmental pressures acting across different life stages. Bevacqua et al. (2019) found that the survival rate from glass eel to elver in the Camargue lagoons (i.e., Vaccarès and Impériaux sites) varied significantly based on eel density, ranging from 0.3% at high densities (150,000 glass eels per hectare) to 64% at low densities. This density-dependent survival pattern aligns with earlier studies on yellow eels during the continental growing phase, which also demonstrated that higher densities result in lower survival rates (Acou et al., 2010; Lobón-Cerviá and Iglesias, 2008; Vollestad and Jonsson, 1988). In Camargue lagoons, the confined environment intensifies intraspecific competition among eels due to limited escape routes, amplifying density-dependent effects more than in river estuaries where eels can migrate upstream to reduce competition.

The estimation of CPUE in this study was based on the number of eels captured using fishing nets. However, to ensure the accuracy of this estimate, it is essential to account for gear efficiency and selectivity. Previous studies have indicated that the probability of eel capture was generally low and varied between life stages, with silver eels being more likely to be caught due to their migratory behaviour (Bevacqua et al., 2019; Boulenger et al., 2016b; Hoste et al., 2024). Nevertheless, in the present study, the number of silver eels observed remained low and showed no significant temporal variation. Two hypotheses were proposed. The first hypothesis suggests that the regular sampling schedule (one week per month) may have missed peaks in downstream migration, which typically occur primarily in autumn but also in winter and spring (Acou et al., 2008; Durif and Elie, 2008;

ICES, 2020). To illustrate, at the Comtesse site, 88% of silver eels were caught on two specific days in November 2017 (817 silver male eels on November 21st and 22nd). Secondly, as explained before, biotic and abiotic factors may serve to constrain the number of silver eels produced. Further research is needed to understand these migration dynamics.

Spatially structured subpopulations

The results of this study confirmed differences in the eel subpopulations found at different sites within the Camargue. The estimated CPUE of these different subpopulations exhibited patterns that have been previously observed on a larger scale, but here within a single lagoon complex. Indeed, higher CPUE were observed in brackish (Vaccarès site) environments than in freshwater (Fumemorte site) environments (Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023). However, the results differed markedly in the euhaline environments, with the highest CPUE observed at the Beauduc site and the second lowest at the Impériaux site.

The Comtesse channel, situated at the confluence between the Vaccarès lagoon and the former saltworks, provides a strategic transit area for silver eels to join the sea. The high relative CPUE of silver eels observed here confirmed that this site serves as a migration route for eels returning to the sea (Figure 5). However, the poor body condition index of eels, regardless of their life stage, indicated that the environment was not conducive to their development, as these individuals had lower weights than the average of Camargue eels for a given length (Figure 7). Assuming that the Comtesse site is merely a passageway, these eels likely grew in other connected similarly unfavourable environments. Further study of the habitat used by these eels could provide valuable insights into their behaviour and the environmental conditions that they have experienced during their growth. This is particularly relevant given that it is known that eels can have different habitat use tactics (Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012).

The Beauduc site is permanently connected to the sea, although this study which covers only four months of the year, characterised it as euhaline. This environment is inhabited by a considerable number of undifferentiated eels and female yellow eels (Figure 5). However, the observed sex ratio is biased towards males, with only one female silver eel having been caught over the five-year monitoring period (Figure 6). The body condition index of the eels is among the poorest at all life stages when compared to other sites (Figure 7). Thus, the high CPUE, the sex ratio favouring males, and the poor body condition index supported the hypothesis of a strong competition within the site.

The Etang des Impériaux is a euhaline environment, yet numerous cases of hypersalinity have been reported at this site, with salinity sometimes exceeding 150 g.L⁻¹ (Hemery et al., 2022). Notwithstanding these extreme conditions, this site exhibited a higher CPUE of eels, particularly undifferentiated eels, than that observed in freshwater environments (Fumemorte site; Figure 4). Nevertheless, the total CPUE of this species is the second lowest, surpassed only by the water environment (Fumemorte site; Figure 3). The eels captured in this region, as well as those in the Vaccarès lagoon, display the optimal body condition index, irrespective of their life stage (Figure 7). These individuals

exhibit a higher weight for their length compared to those in other habitats, suggesting that these lagoons are conducive to eel growth.

The importance of the Vaccarès lagoon for eel growth has already been established. Correia et al. (2021) indicated that this site was one of the most favourable for rapid eel growth when compared with 17 other Mediterranean lagoons. This study provided evidence that, despite the high CPUE of eels at this site, the eels caught were in good condition regardless of their life stage (Figures 3 and 9). These results reinforce the suggestion that the Vaccarès lagoon is favourable for the growth and production of silver eels. Although the Vaccarès eel subpopulation exhibited a sex ratio in favour of males at 75%, it was also the site where the greatest number of female eels were caught (288 female silver eels) (Figure 6). Indeed, the Fumemorte canal, which exhibited a female-biased sex ratio, yielded 13% of the females captured in the Vaccarès lagoon, which demonstrated a male-biased sex ratio (the two sites were monitored for an equivalent duration; Table S1). Our findings corroborate those of a previous study indicating a high carrying capacity in the Vaccarès hydrosystem (Bevacqua et al., 2019), in line with previous results indicating that lagoons are favourable environments for the growth of eels in superior physical condition, irrespective of their sex (Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023).

The Fumemorte site, situated within a freshwater drainage canal, exhibited the lowest eel CPUE of all the sampling sites (Figure 3). Additionally, it was the only site where the sex ratio is skewed towards females, with 55% of the silver eels being female (Figure 6). These findings aligned with the understanding that the sex ratio in eels is linked to population density, with higher densities leading to a male-biased ratio (Bevacqua et al., 2019). The discrepancy in the sex ratio between the Fumemorte and Vaccarès sites has been previously demonstrated by Acou et al. (2003), who observed 82% prevalence of silver females at the Fumemorte site and a 46% prevalence at the Vaccarès site. However, despite the observed female bias in the Fumemorte canal, the observed sex ratio in the present study was lower than that reported by Acou et al. (2003) (55% compared with 82% for females). This difference may be attributed to alterations in the habitat (Dannewitz et al., 2005), including a high presence of pollutants in the canal over time (Hemery et al., 2022). Another possible explanation was that this study focused solely on the long-term sampling site in the Fumemorte canal, while the canal itself included other sampling sites that began later and had varying fishing efforts. To ensure comparability with other sampling sites in this study, only data from the long-term site was used. However, when all catches from the canal were analysed, a higher female sex ratio (88% with more than 1000 silver females captured; pers. comm.) was observed. This suggests that incorporating data from other locations within the canal reinforced the finding that the freshwater environment of the Fumemorte canal favoured the production of female silver eels. Our study has shown that the broader trends identified, with a sex ratio favouring females in freshwater environments and a sex ratio favouring males in mesohaline to euhaline environments, are also exhibited on a finer scale.

The present study assessed the body condition based solely on length and weight data. However, weight can fluctuate due to stomach contents and these measurements do not accurately reflect lipid storage, a key factor for successful migration and reproduction.

Body condition should also consider health status, including contamination and parasitic infection, as these factors can significantly impair swimming ability and reproductive success (Bourillon et al., 2022; ICES, 2015; Palstra et al., 2007). A number of contaminants, including pesticides and heavy metals, have been quantified in the Fumemorte freshwater canal and the Vaccarès brackish lagoon, with some exceeding the norms (Hemery et al., 2022). Furthermore, an investigation into the prevalence of a parasite affecting the swim bladder of eels, *Anguillicola crassus*, revealed a considerable degree of contamination among eels in the Fumemorte site (Lefebvre et al., 2002). Assessing the health status of eels within this lagoon complex would provide valuable insights for comparing the suitability of different habitats for eel growth.

It should be noted that the only freshwater site is the one with the lowest CPUE but also the furthest from the sea. Studies have shown that along an estuary there are several confounding factors that explain the low CPUE of eels in freshwater, such as distance from the sea and productivity (Domingos et al., 2006) but others highlighted the importance of lateral gradients (Lasne et al., 2008). It would therefore be interesting to sample another freshwater site closer to the sea to find out whether abundance is more or less influenced by connection to the sea. Moreover, compared with other euhaline and mesohaline sites, the only oligohaline site is a drainage canal, which is therefore less productive than marshes and lagoons. The Camargue region offers an opportunity to study freshwater marshes and gain insights into the impact of habitat on eel subpopulations.

Salinity effect

The salinity of the Camargue region is subject to rapid fluctuations as a result of human intervention. Although short-term changes are challenging to identify with monthly data, the overall trend indicates an increase in salinity levels in recent years (Figures 2 and S2, Table S2) (Boutron et al., 2021). The investigation of salinity on a monthly basis demonstrates the complexity of the environments within a lagoon complex from both a spatial (e.g., the absence of a linear longitudinal gradient for salinity) and temporal (intra- and inter-annual variations) perspective. The management of water resources, including the inflow of freshwater during the cultivation of rice, plays a significant role in altering the hydrological dynamics of the region. Additionally, climate change with reduced precipitations and higher temperatures has contributed to the observed increases in salinity (Boutron et al., 2021). The present study focused on the spring (April and May) and autumn (October and November) seasons, which are conducive to eel capture (pers. comm.). Salinity variations during these periods were relatively limited (Figure S1), which may explain why no significant influence of salinity on eel CPUE was observed. The restricted seasonal focus of the study limited our ability to assess the effects of the extreme summer salinity spikes on eels.

One limitation of this study was to establish whether changes in salinity within a site were responsible for variations in eel CPUE. The results showed differences in CPUE between life stages and sites during increases in salinity within the sampled sites (Figure 5). A positive effect of salinity on CPUE, as observed for yellow eels in the Vaccarès lagoon, did not necessarily reflect an increase in the number of individuals, but may indicate

greater eel mobility in response to an unfavourable environment. This fleeing behaviour could make them more likely to be caught in nets, thus increasing catches. An increase in CPUE could therefore be due to this displacement rather than any real beneficial effect of salinity, especially, as studies showed that eels may adopt different tactics for using the habitat during their growth phase (Baisez, 2001; Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012).

European eels appear to exhibit disparate responses to fluctuations in salinity within a given site, depending on their life stage and the specific location within the lagoon complex. To understand the variation in eel CPUE by life stage in response to salinity changes, it is important to consider the origin of the salinity increase and the hydrology of the sites. In euhaline environments such as the Impériaux lagoon, salinity generally increases in late summer or early autumn (Boutron et al., 2021), coinciding with the migration of silver eels to the sea (Righton et al., 2016). This suggests that the increase in their CPUE is correlated with this increase in salinity, without a causal relationship. This is supported by the fact that the other life stages do not show these variations in CPUE. The results indicate that a decrease in salinity leads to an increase in silver eel CPUE at the Comtesse site, which is considered to be an eel passage but is regulated by sluice gates. The Comtesse channel is fed by a freshwater canal, so it can be assumed that a reduction in salinity would result in an influx of freshwater from this canal. This influx of water would lead to a movement of silver eels trying to reach the sea. At the Beauduc site, the increase in salinity correlates with an increase in the CPUE of undifferentiated eels, a decrease in the CPUE of yellow females and no effect on silver eels. It is likely that undifferentiated eels flee the saltier conditions of neighbouring ponds to reach Beauduc pond, a more favourable environment (possibly less salty due to its direct connection to the sea). The aforementioned flight behaviour in response to unfavourable environmental conditions may also be manifested in the Vaccarès lagoon, where an increase of female yellow eels CPUE has been observed. In the Vaccarès lagoon, a reduction in the CPUE of undifferentiated eels and, to a lesser extent, silver eels were noted in conjunction with an increase in salinity at this site. The results of this study support the hypothesis that an increase in salinity in this brackish environment would be unfavourable for the presence of eels. The eels may seek out an environment with less extreme conditions, such as the Fumemorte canal. An increase in salinity in this canal results in an upwelling of saltier water from the Vaccarès lagoon. This movement of water mass entering the canal would favour the arrival of yellow and silver eels, as there is a slight increase in their CPUE with an increase in salinity (Figure 5). This shift in the water mass may, consequently, facilitate the movement of individuals from the lagoon. This is supported by previous studies that highlighted the movement of eels during their growth phase (Daverat and Tomás, 2006). In particular, the study by Panfili et al. (2012) provided evidence of regular migration between the Fumemorte canal and the Vaccarès lagoon. However, there was no increase in the CPUE of undifferentiated eels, while a decrease was observed in the Vaccarès lagoon. This raises the question of whether the increase in salinity in the lagoon is affecting the survival of this young life stage. Finally, the study of eel CPUE according to salinity variations within a site provides insight into the hydrological complexity of the

Camargue. Indeed, an increase in salinity at one site does not necessarily correspond to a uniform phenomenon and can vary according to the life stage of eels.

Management implications

This study reveals notable variations in the CPUE and characteristics (sex ratio, body condition) of distinct eel subpopulations within a Mediterranean lagoon complex, so at a fine spatial scale. The results demonstrate that the freshwater site, which is also the most distant from the marine connection, exhibits the lowest eel CPUE and a sex ratio that is biased towards females in comparison to the other sites. The Vaccarès lagoon is a key site for the growth of the European eel (Correia et al., 2021), with a high CPUE of eels of all life stages in good condition. However, in recent years this environment has changed from a mesohaline lagoon to an euhaline environment with episodes of hypersalinity (Boutron et al., 2021; Hemery et al., 2022). The study of salinity variations in this area revealed a decline in the CPUE of undifferentiated eels, a worrying sign for this critically endangered species. This change could turn one of its most favourable habitats into an unfavourable environment, threatening silver eel production. It is therefore recommended that the lagoon be maintained in its brackish state and that further studies be carried out on this subpopulation to monitor its variations according to salinity and habitat quality. Finally, our study demonstrates that considering variations at a fine spatial scale is essential for understanding the variations in abundance and condition of eels. Combining scientific monitoring over large areas (e.g., countries or European sub-regions) can create a misleading impression that obscures a wide range of environmentally driven variations in abundance and individual quality.

Acknowledgements

This work was part of A. Hoste's thesis funded by the CIFRE program from the "Association Nationale de la Recherche et de la Technologie", the Tour du Valat research Institute and the WWF France. The authors would like to thank everyone involved in the fieldwork, particularly Pascal Contournet, the technical staff, and interns of the Tour du Valat. We would like to acknowledge the "Société Nationale de Protection de la Nature" for providing us with the data, in particular Emmanuelle Migne. The illustrations of the different life stages of eels were drawn by Cyril Girard.

Authors contributions

Conceptualisation: A. Hoste, D. Nicolas and J.-C. Poggiale. Methodology: C. Bouchard, A. Hoste, D. Nicolas and J.-C. Poggiale. Data curation: A. Hoste and D. Nicolas. Formal analyses: A. Hoste. Writing – original draft : A. Hoste. Writing – review and editing: C. Bouchard, A. Hoste, D. Nicolas and J.-C. Poggiale.

Supporting Information

This file contains additional information on Methods and Results for

Comparative analysis of European eel (*Anguilla anguilla*) subpopulations in a Mediterranean lagoon complex: abundance and life history traits

by Amélie Hoste et al.,

Table S1: Available eel and salinity data per site, per year and per month (April-4, May-5, October-10, November-11), per site and per year. White case represents not available data.

	Vaccarès	Fumemorte	Impériaux	Beauduc	Comtesse
1993	4 5 10	4 5 10 11			
1994	5 10 11				
1995	4 5 10	4 5 10 11			
1996	4 5 10 11	4 5 10 11	11		
1997	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
1998	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
1999	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2000	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2001	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2002	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2003	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2004	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5		
2005	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2006	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2007	4 5 10 11	4 5 10 11	5 10 11		
2008	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2009	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2010	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2011	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2012	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2013	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2014	4 5 10 11	4 5 10 11	4 5 10 11		
2015	4 5 10 11	4 5 10 11			
2016	4 5 10 11	4 5 10 11		10 11	10 11
2017	4 5 10 11	4 5 10 11		4 5 10 11	4 5 10 11
2018	4 5 10 11	4 5 10 11		4 5 10 11	4 5 10 11
2019	4 5 10 11	4 5 10 11		4 5	4 5
2020	4 5 10 11	4 5 10 11		10 11	10 11
2021	4 5 10 11	4 5 10 11		4 5	4 5
2022	4 5 10 11	4 5 10 11			

Table S2 : Time effect on the salinity estimation on a logarithmic scale.

Year	Median	2.5%	97.5%
1993	0.07	-0.18	0.31
1994	-0.36	-0.61	-0.12
1995	-0.73	-0.95	-0.52
1996	-0.85	-1.07	-0.62
1997	-1	-1.21	-0.79
1998	-0.54	-0.75	-0.33
1999	-0.18	-0.39	0.02
2000	-0.18	-0.39	0.02
2001	-0.13	-0.33	0.08
2002	-0.07	-0.28	0.13
2003	-0.16	-0.36	0.05
2004	-0.2	-0.41	0
2005	-0.03	-0.24	0.17
2006	-0.08	-0.28	0.13
2007	0.2	-0.01	0.41
2008	0.42	0.22	0.63
2009	0.21	0.01	0.42
2010	-0.01	-0.21	0.2
2011	0.03	-0.17	0.24
2012	-0.17	-0.38	0.03
2013	-0.15	-0.36	0.05
2014	0.02	-0.19	0.22
2015	-0.08	-0.29	0.13
2016	-0.21	-0.42	0
2017	0.29	0.08	0.5
2018	0.6	0.39	0.8
2019	0.57	0.37	0.78
2020	0.46	0.25	0.67
2021	0.58	0.38	0.79
2022	0.75	0.53	0.96
2023	0.93	0.68	1.18

Table S3 : Summary of the results from body condition index model.

Name of the effect	Mean	2.50%	50%	97.50%	Life stage
Beauduc site effect ($\gamma_{Beauduc}$)	-0.038	-0.06	-0.04	-0.02	Undifferentiated eel
Impériaux site effect ($\gamma_{Impériaux}$)	0.062	0.05	0.06	0.08	
Comtesse site effect ($\gamma_{Comtesse}$)	-0.099	-0.12	-0.10	-0.08	
Vaccarès site effect ($\gamma_{Vaccarès}$)	0.071	0.05	0.07	0.09	
Fumemorte site effect ($\gamma_{Fumemorte}$)	0.005	-0.01	0.00	0.02	
Other effect within Beauduc ($\sigma_{res.Beauduc}$)	0.129	0.12	0.13	0.14	
Other effect within Impériaux ($\sigma_{res.Impériaux}$)	0.163	0.15	0.16	0.18	
Other effect within Comtesse ($\sigma_{res.Comtesse}$)	0.150	0.13	0.15	0.16	
Other effect within Vaccarès ($\sigma_{res.Vaccarès}$)	0.146	0.13	0.15	0.16	
Other effect within Fumemorte ($\sigma_{res.Fumemorte}$)	0.125	0.12	0.13	0.14	
Beauduc site effect ($\gamma_{Beauduc}$)	-0.063	-0.13	-0.07	0.01	Female yellow eel
Impériaux site effect ($\gamma_{Impériaux}$)	0.102	0.02	0.10	0.17	
Comtesse site effect ($\gamma_{Comtesse}$)	-0.030	-0.12	-0.03	0.07	
Vaccarès site effect ($\gamma_{Vaccarès}$)	0.024	-0.05	0.03	0.11	
Fumemorte site effect ($\gamma_{Fumemorte}$)	-0.033	-0.13	-0.04	0.06	
Other effect within Beauduc ($\sigma_{res.Beauduc}$)	0.115	0.08	0.11	0.17	
Other effect within Impériaux ($\sigma_{res.Impériaux}$)	0.132	0.09	0.13	0.21	
Other effect within Comtesse ($\sigma_{res.Comtesse}$)	0.168	0.11	0.16	0.26	
Other effect within Vaccarès ($\sigma_{res.Vaccarès}$)	0.146	0.10	0.14	0.22	
Other effect within Fumemorte ($\sigma_{res.Fumemorte}$)	0.165	0.12	0.17	0.26	
Impériaux site effect ($\gamma_{Impériaux}$)	0.006	-0.03	0.01	0.04	Female silver eel
Comtesse site effect ($\gamma_{Comtesse}$)	-0.044	-0.09	-0.05	0.00	
Vaccarès site effect ($\gamma_{Vaccarès}$)	0.029	-0.01	0.04	0.08	
Fumemorte site effect ($\gamma_{Fumemorte}$)	0.006	-0.04	0.01	0.05	
Other effect within Impériaux ($\sigma_{res.Impériaux}$)	0.112	0.09	0.11	0.14	
Other effect within Comtesse ($\sigma_{res.Comtesse}$)	0.138	0.11	0.13	0.17	
Other effect within Vaccarès ($\sigma_{res.Vaccarès}$)	0.128	0.10	0.12	0.16	
Other effect within Fumemorte ($\sigma_{res.Fumemorte}$)	0.15	0.12	0.15	0.19	
Beauduc site effect ($\gamma_{Beauduc}$)	-0.037	-0.08	-0.04	0.00	
Impériaux site effect ($\gamma_{Impériaux}$)	0.032	-0.02	0.03	0.07	
Comtesse site effect ($\gamma_{Comtesse}$)	-0.025	-0.06	-0.03	0.01	
Vaccarès site effect ($\gamma_{Vaccarès}$)	0.053	0.01	0.06	0.09	
Fumemorte site effect ($\gamma_{Fumemorte}$)	-0.025	-0.06	-0.02	0.01	

Comparaison de la structure démographique de sous-populations d'anguilles européennes entre différents habitats de Camargue

Other effect within Beauduc ($\sigma_{res.Beauduc}$)	0.110	0.08	0.11	0.14	Male silver eel
Other effect within Impériaux ($\sigma_{res.Impériaux}$)	0.112	0.09	0.11	0.15	
Other effect within Comtesse ($\sigma_{res.Comtesse}$)	0.097	0.08	0.10	0.13	
Other effect within Vaccarès ($\sigma_{res.Vaccarès}$)	0.119	0.09	0.12	0.16	
Other effect within Fumemorte ($\sigma_{res.Fumemorte}$)	0.091	0.07	0.09	0.12	

Table S4: Summary of the site effect on body condition index according to the life stage of eels

Site	Life stage	Median length (mm) (min-max)	Median calculated weight based on the relationship between length/weight (g) (min-max)	Effect of the site	Median weight (g) (weight for the minimum length - weight for the maximum length)	Difference between the site weight and the average weight based on the median length (g) (diff for the minimum size ; for the maximum length)
Beauduc (N=1057)	Undifferentiated eel	216 (71 - 534)	14.86 (0.43 - 264.19)	-0.04	14.27 (0.41 - 253.83)	-0.58 (-0.02 ; -10.36)
Impériaux (N=3550)				0.06	15.93 (0.46 - 283.34)	0.92 (0.03 ; 16.34)
Comtesse (N=240)				-0.10	13.44 (0.39 - 293.05)	-1.41 (-0.04 ; -25.14)
Vaccarès (N=10122)				0.07	15.77 (0.46 - 280.52)	1.08 (0.03 ; 19.16)
Fumemorte (N=452)				0	14.86 (0.43 - 264.19)	0 (0 ; 0)
Beauduc (N=66)	Female yellow eel	507 (300 - 865)	234.32 (48.42 - 1166.78)	-0.07	219.57 (45.37 - 1093.35)	-14.75 (-3.05 ; -73.43)
Impériaux (N=137)				0.1	258.96 (53.51 - 1289.49)	24.64 (5.09 ; 122.71)
Comtesse (N=14)				-0.03	227.39 (46.99 - 1132.30)	-6.93 (-1.43 ; -34.48)
Vaccarès (N=1467)				0.03	241.45 (49.89 - 1202.31)	7.14 (1.47 ; 35.53)
Fumemorte (N=62)				-0.04	225.13 (46.52 - 1121.03)	-9.19 (-1.90 ; -45.75)

Comparaison de la structure démographique de sous-populations d'anguilles européennes entre différents habitats de Camargue

Impériaux (N=52)	Female silver eel	622 (455 - 925)	474.58 (176.15 - 1669.78)	0.01	476.95 (177.03 - 1678.15)	2.38 (0.88 ; 8.37)
Comtesse (N=38)				-0.05	453.69 (168.4 - 1596.3)	-20.88 (-7.75 ; -73.47)
Vaccarès (N=325)				0.04	491.48 (182.43 - 1729.26)	16.90 (6.27 ; 59.48)
Fumemorte (N=38)				0.01	476.95 (177.03 - 1678.15)	2.38 (0.88 ; 8.92)
Beauduc (N=35)				-0.04	93.14 (42.94 - 218.47)	-3.8 (-1.75 ; -8.92)
Impériaux (N=304)	Male silver eel	380 (300 - 493)	96.93 (44.70 - 227.39)	0.03	99.89 (46.06 - 234.32)	2.95 (1.36 ; 6.93)
Comtesse (N=163)				-0.03	94.54 (43.59 - 221.78)	-2.39 (-1.10 ; -5.61)
Vaccarès (N=970)				0.06	102.42 (47.22 - 240.25)	5.48 (2.53 ; 12.86)
Fumemorte (N=30)				-0.02	95.02 (43.81 - 222.89)	-1.92 (-0.89 ; -4.50)

Comparaison de la structure démographique de sous-populations d'anguilles européennes entre différents habitats de Camargue

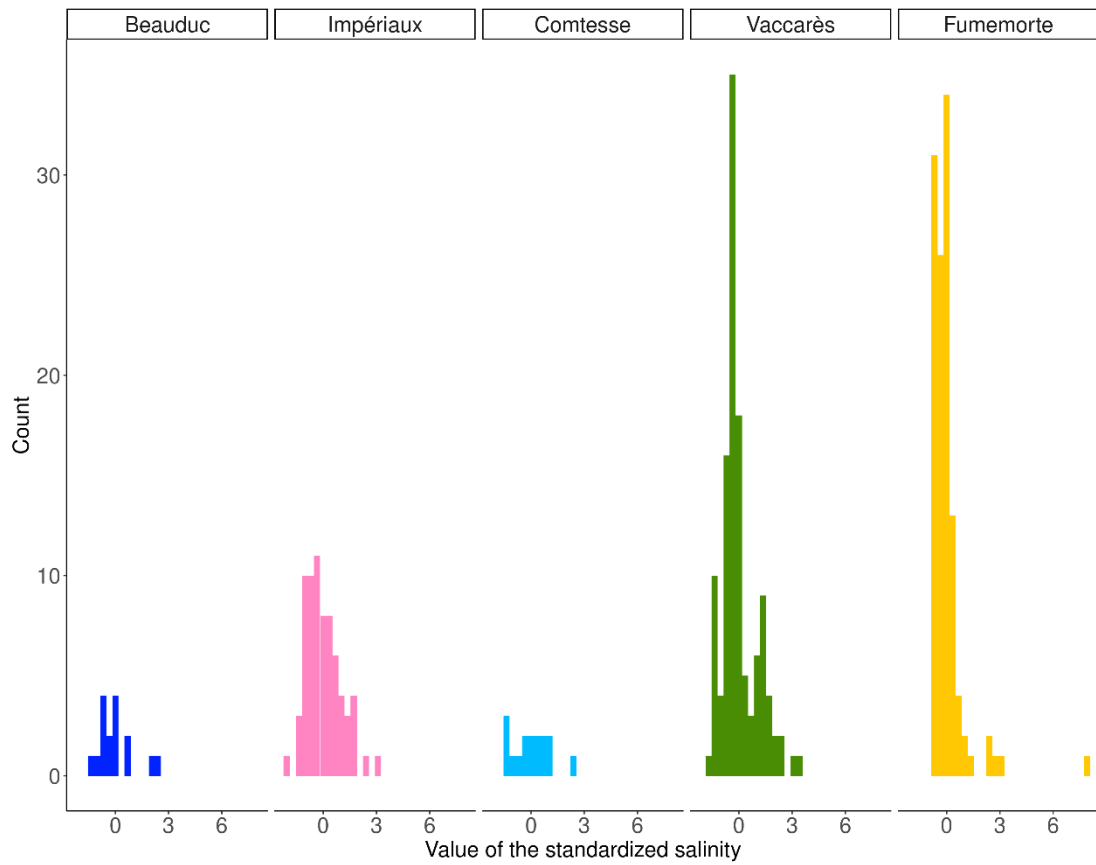


Figure S1 : Histograms of the standardized values of salinity

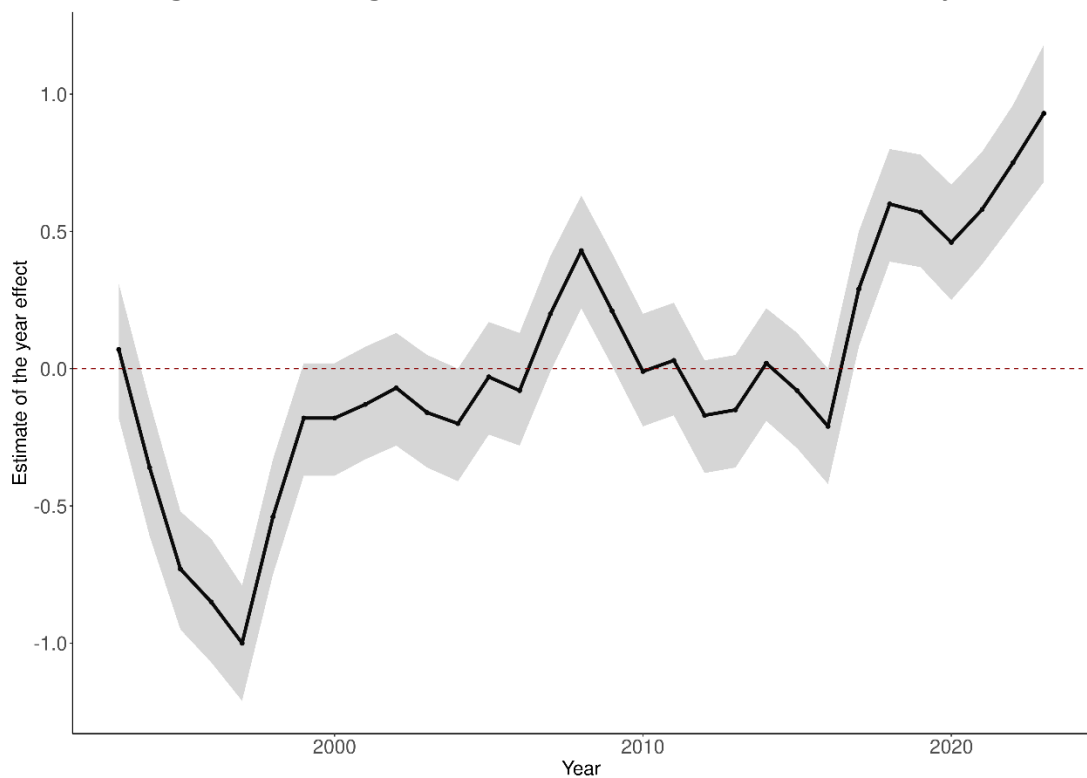


Figure S2 : Estimate of the year effect on the salinity

Comparaison de la structure démographique de sous-populations d'anguilles européennes entre différents habitats de Camargue

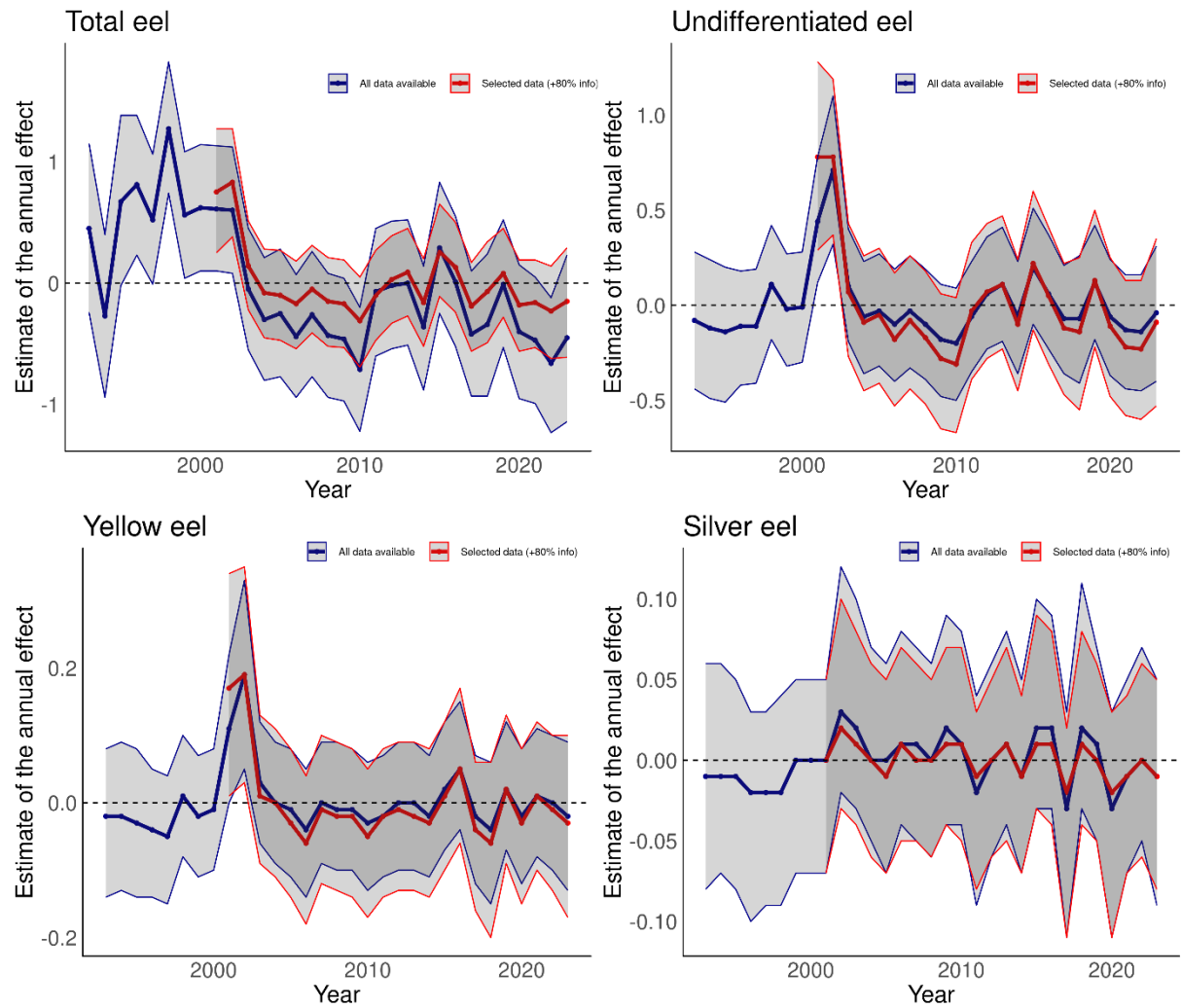


Figure S3: Total CPUE and CPUE per life stage as a function of time (comparison between the two datasets. i.e. all available data and data with at least 80% of complete information)

Comparaison de la structure démographique de sous-populations d'anguilles européennes entre différents habitats de Camargue

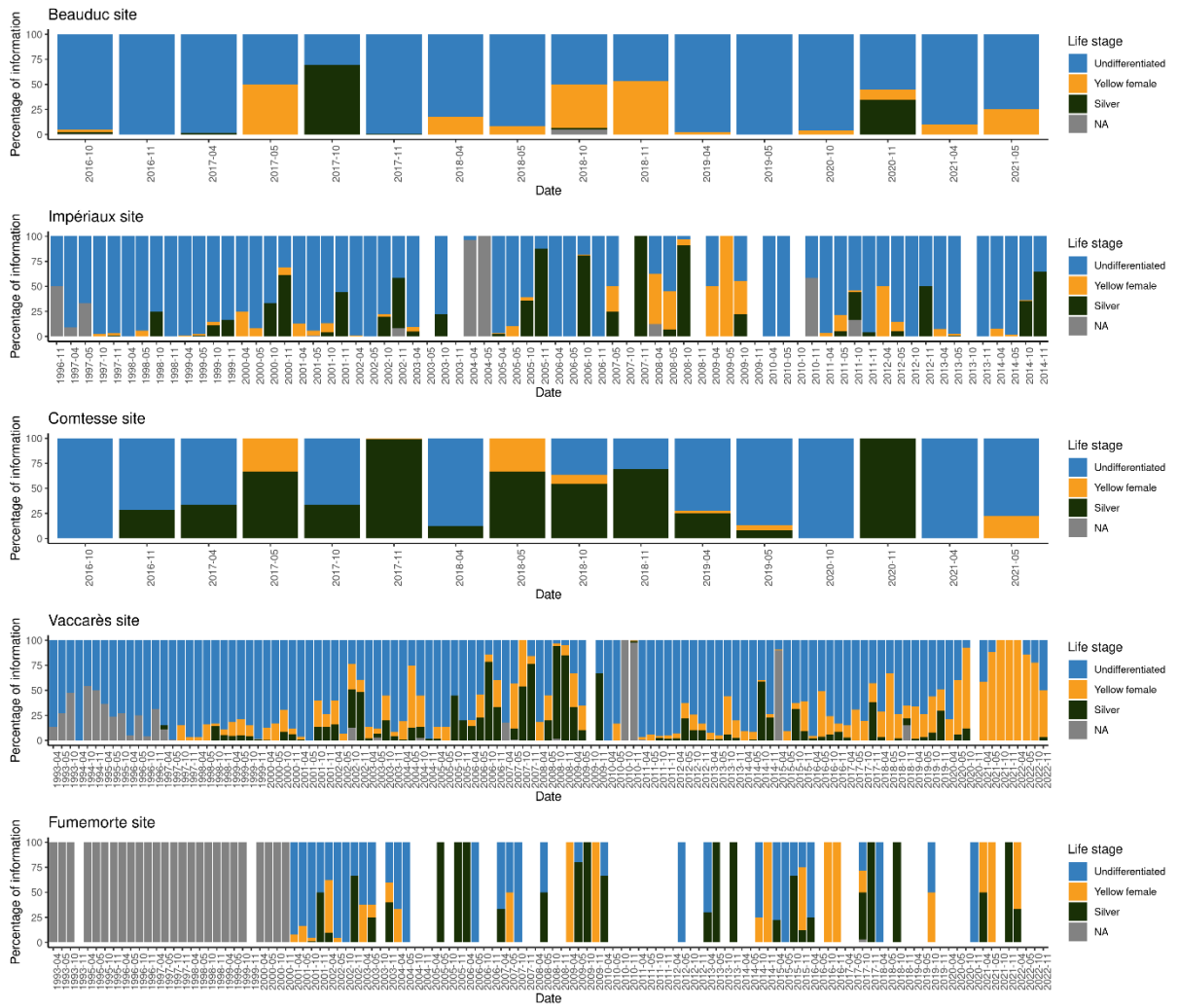


Figure S4: Percentage of information per life stage and per month for each site. The sites are ranked according to their distance from the sea (from closest to furthest).

Comparaison de la structure démographique de sous-populations d'anguilles européennes entre différents habitats de Camargue

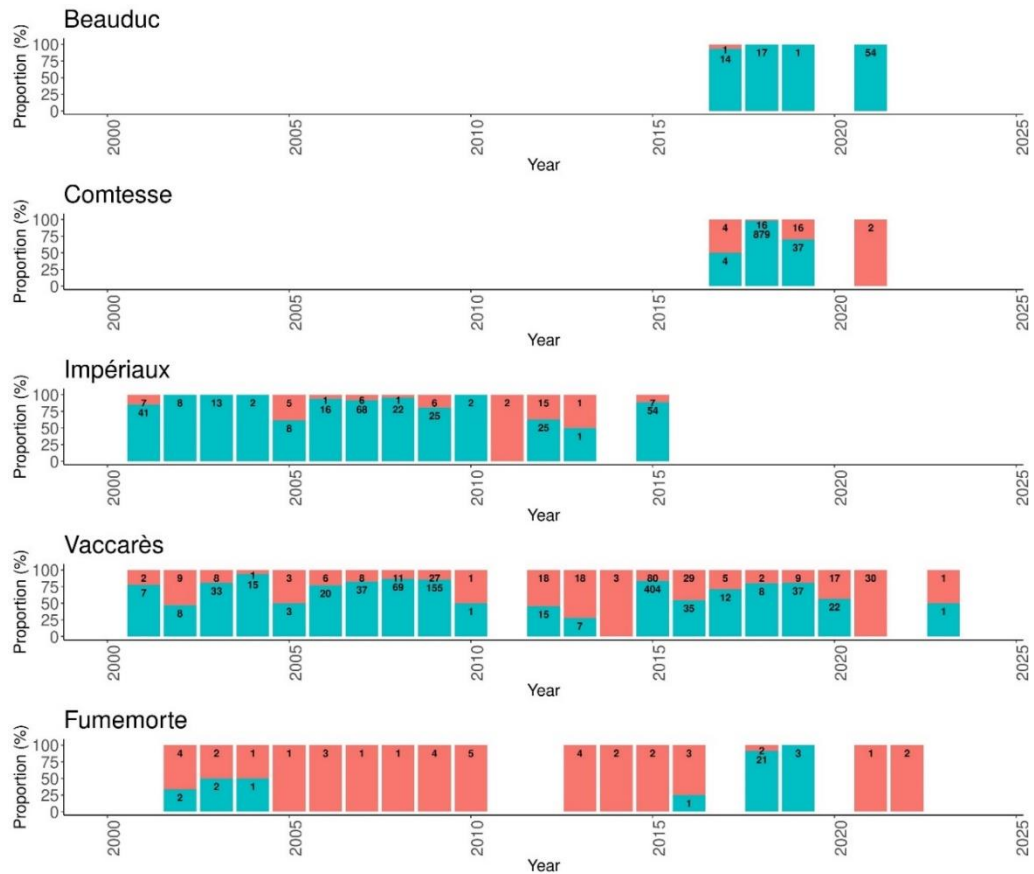


Figure S5: For each sampling site, sex-ratio results over time (blue corresponds to males and red to females, the number in black is the number of individuals captured).

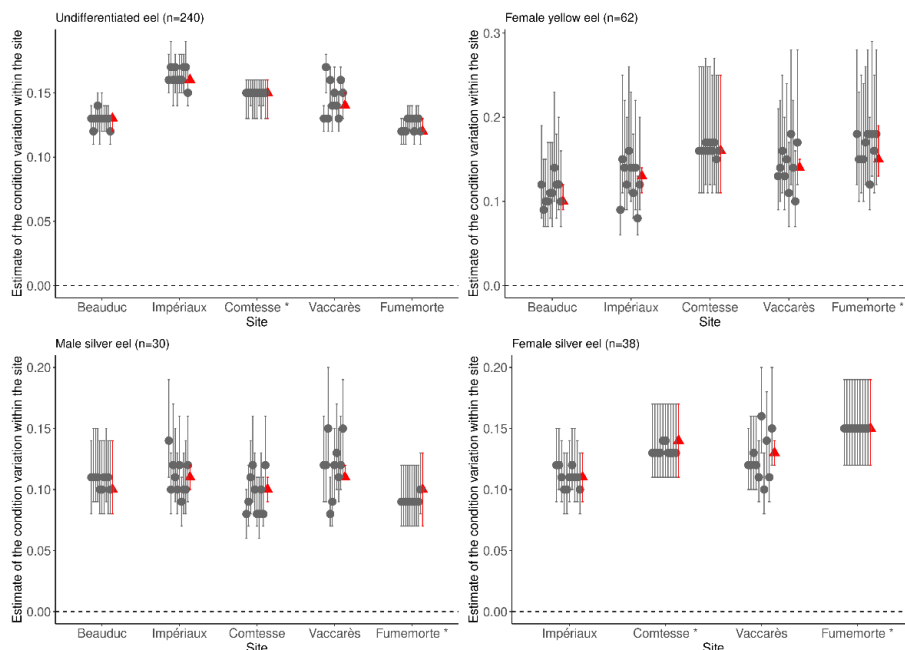


Figure S6: Effect of the body condition variation within the site according to the life stage of eel (in grey: the 10 sub-datasets from the whole dataset, in red: all dataset). The sites are ranked according to their distance from the sea (from closest to furthest). n corresponded to the number of individuals in the sub-datasets (for the number of

individuals in the whole dataset. Tables 1 and S3). The sites with an asterisk are the limiting sites. i.e. those with the fewest individuals.

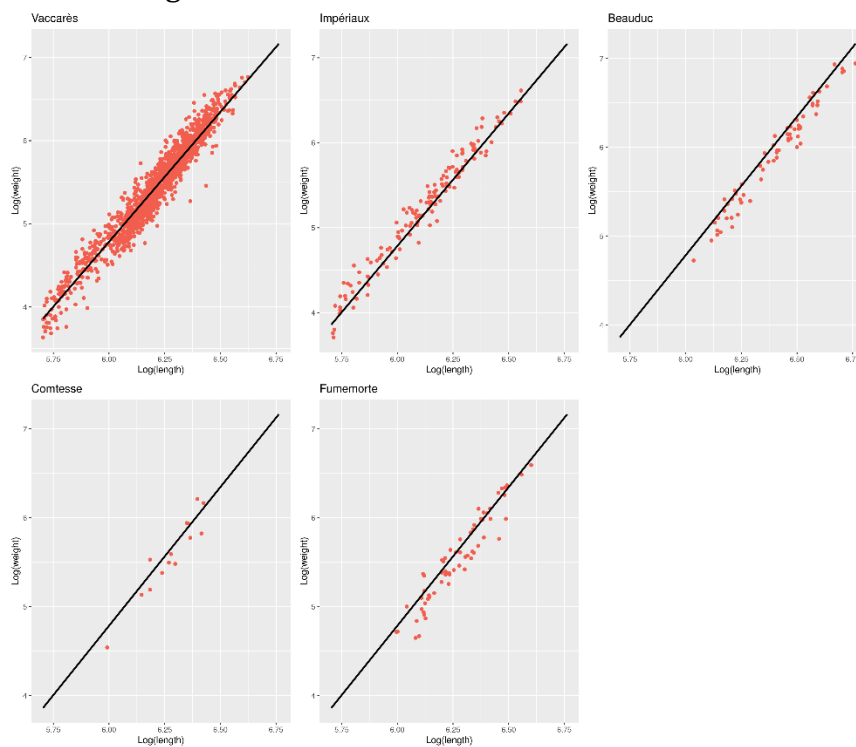


Figure S7: Relation between length and weight for undifferentiated eels. Each dot corresponds to an individual and the line was the linear relation between length and weight for undifferentiated eels at all sites.

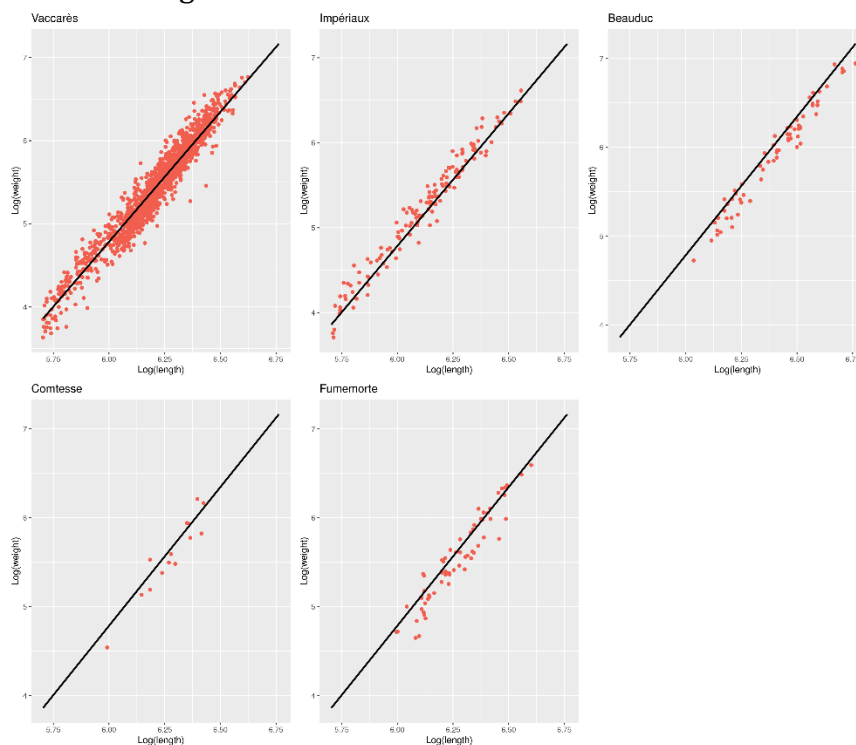


Figure S8: Relation between length and weight for yellow female eels. Each dot corresponds to an individual and the line was the linear relation between length and weight for yellow female eels at all sites.

Comparaison de la structure démographique de sous-populations d'anguilles européennes entre différents habitats de Camargue

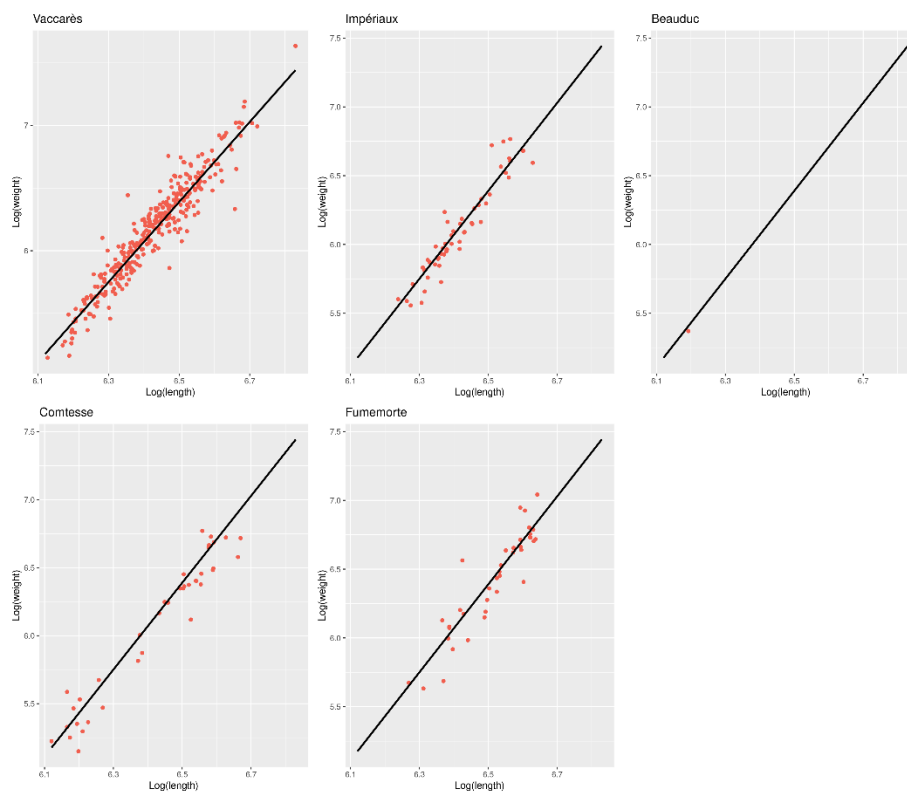


Figure S9: Relation between length and weight for silver female eels. Each dot corresponds to an individual and the line was the linear relation between length and weight for silver female eels at all sites.

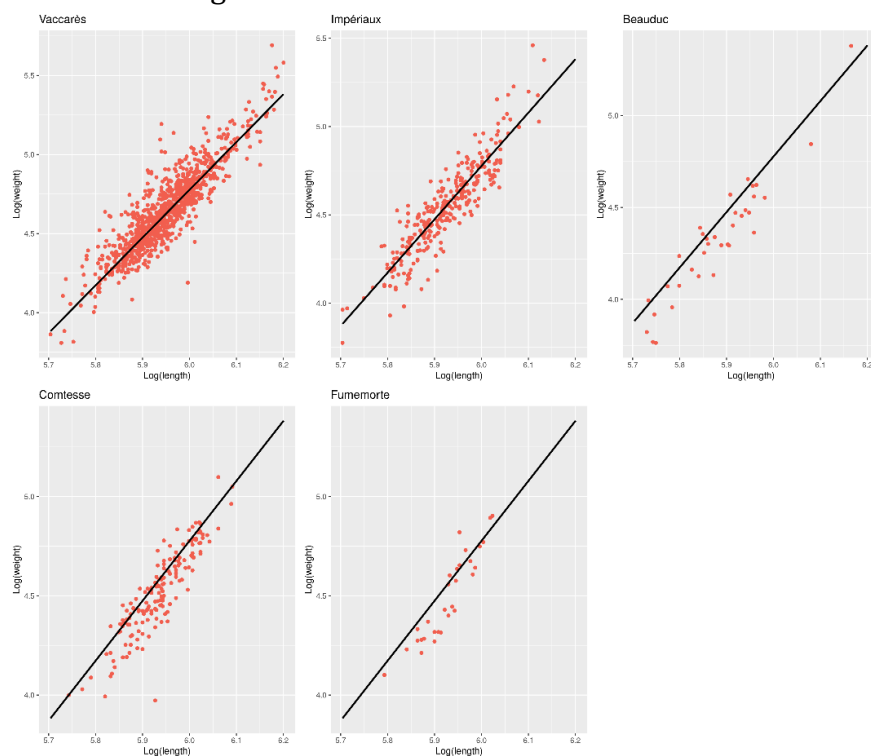


Figure S10: Relation between length and weight for silver male eels. Each dot corresponds to an individual and the line was the linear relation between length and weight for silver male eels at all sites.

3.2. Détermination de traits d'histoire de vie des anguilles femelles argentées en Camargue : Age et longueur à l'argenture et taux de croissance

Les travaux de cette partie ont fait l'objet d'un stage de Master 2 réalisé par Hugo Vey-Payre en collaboration avec l'OFB, le CEFREM (Université de Perpignan) et la Tour du Valat. Les résultats présentés proviennent principalement de son mémoire de stage de fin d'études (Vey-Payre, 2022).

Cette étude vise à analyser et comparer les taux de croissance, la longueur corporelle et l'âge à l'argenture des anguilles femelles argentées dans quatre sites aux caractéristiques hydrauliques et physico-chimiques distinctes : deux dans l'hydrosystème du Vaccarès (étang du Vaccarès et canal du Fumemorte) et deux dans des milieux poldérisés (domaine des Grandes Cabanes et canal de la Sigoulette). L'hypothèse testée était que les anguilles des milieux poldérisés, *a priori* piégées dans ces environnements, étaient plus âgées que celles capturées dans l'hydrosystème du Vaccarès.

L'étude sclérochronologique des otolithes a permis d'évaluer l'âge à l'argenture et le taux de croissance des anguilles femelles argentées en fonction de leur site de capture. L'estimation de l'âge des individus a été effectuée en comptant les stries hivernales de l'otolithe par deux opérateurs (Annexe E) (ICES, 2009a). Deux méthodes ont été utilisées pour calculer le taux de croissance des individus. La première méthode consiste à calculer le ratio entre la longueur corporelle et l'âge de l'individu. Bien que cette approche soit relativement simple à appliquer, elle n'offre qu'une estimation approximative du taux de croissance. En effet, elle suppose que le taux de croissance est constant dans le temps, alors que des études ont montré une variation considérable en fonction de l'âge, avec des taux plus élevés durant les premières années de vie de l'individu (Correia et al., 2021). Afin de considérer les variations temporelles du taux de croissance individuel, une seconde méthode a été employée. Cette méthode estime le taux de croissance à partir du modèle de croissance de Von Bertalanffy (Annexe E), fréquemment utilisé pour décrire la croissance de l'anguille (Melià et al., 2006a; Morat et al., 2020; Panfili et al., 2022). Ce modèle de croissance permet d'estimer deux paramètres clés : le coefficient de croissance (K) et la longueur asymptotique (L_{inf}), qui est la longueur supposément atteinte si l'individu grandit de manière indéfinie.

Cette étude a mis en évidence des différences significatives de longueur, d'âge à l'argenture et de taux de croissance entre les quatre sites échantillonnés en Camargue (Figures 3.1 et 3.2). Les anguilles provenant des sites poldérisés n'étaient pas les plus âgées, suggérant plutôt un effet de l'habitat plutôt que de la connexion à la mer.

En effet, les anguilles provenant des milieux ouverts, c'est-à-dire la lagune mésohaline à euhaline (l'étang du Vaccarès) et le bassin poldérisé constitué de canaux et de marais oligohalins à mésohalins (le domaine des Grandes Cabanes), avaient un âge à l'argenture significativement plus jeunes (4 et 6 ans, respectivement) que ceux des canaux de drainage d'eau douce (10 ans pour les anguilles capturées au canal du Fumemorte et 8 ans pour celles du canal de la Sigoulette) (Figure 3.1).

Un projet de suivis des déplacements des anguilles par télémétrie actuellement en cours (projet [COLAGANG](#)) a par ailleurs révélé que les anguilles argentées pouvaient chercher à emprunter la voie d'alimentation du site des Grandes Cabanes pour rejoindre la mer *via* le Petit Rhône. Les résultats restent encore à préciser, pour vérifier si effectivement les anguilles arrivent à franchir la jonction avec le Petit Rhône. Si c'est bien le cas, cela signifierait que le site des Grandes Cabanes n'était en réalité qu'en partie poldérisé. Les anguilles qui y ont grandi pouvaient soit dévaler dans le canal de la Sigoulette et alors se retrouver véritablement piégée, ou bien rejoindre le Petit Rhône. Ainsi, cela pourrait également expliquer les différences d'âges observées, notamment avec les anguilles capturées dans le canal de la Sigoulette.

Les femelles argentées de l'étang saumâtre du Vaccarès étaient les plus petites (en moyenne 611 mm), les plus jeunes, et elles présentaient un taux de croissance plus élevé ainsi qu'une longueur asymptotique plus grande que celles des canaux d'eau douce. En revanche, les anguilles du canal du Fumemorte avaient l'âge et la longueur (727 mm en moyenne) à l'argenture les plus élevés et le taux de croissance le plus faible (Figures 3.1 et 3.2, Tableau 3.1). De plus, cette sous-population présentait une variabilité marquée, avec des âges à l'argenture allant de 4 à 15 ans.

De précédents études (Panfili et al., 2012) ont montré des déplacements d'anguilles entre le canal du Fumemorte et l'étang du Vaccarès, suggérant que certains individus capturés dans le canal pourraient provenir de l'étang. En effet, les anguilles argentées prêtes à migrer pourraient être capturées dans un milieu autre que celui de leur croissance. L'étude des mouvements des anguilles au cours de leur phase de croissance permettraient de vérifier si les individus les plus jeunes capturés dans le canal du Fumemorte proviendraient de milieux plus salés (c.-à-d., l'étang du Vaccarès) (**chapitre 4**).

Des différences concernant les paramètres de croissance (K et L_{inf}) ont été constatées entre les présents résultats et ceux de Melià et al. (2006b) qui se sont également intéressés aux anguilles provenant de l'étang du Vaccarès et du canal du Fumemorte (Tableau 3.1). Les coefficients de croissance obtenus dans ces travaux ($0.17 \pm 0.01 \text{ an}^{-1}$ pour les anguilles capturées dans l'étang du Vaccarès et $0.12 \pm 0.01 \text{ an}^{-1}$ pour celles du canal du Fumemorte) étaient plus faibles que dans ceux de Melià et al. (2006b) ($0.63 \pm 0.18 \text{ an}^{-1}$ et $0.39 \pm 0.05 \text{ an}^{-1}$, respectivement). Par contre, la taille asymptotique était nettement plus grande dans cette étude comparée à celle estimée par Melià et al. (2006b) ($948.80 \pm 3.45 \text{ mm}$ contre $579.73 \pm 50.35 \text{ mm}$ dans le cas des anguilles femelles de l'étang du Vaccarès et $917.00 \pm 4.18 \text{ mm}$ contre $515.91 \pm 17.84 \text{ mm}$ pour celles du canal du Fumemorte, respectivement) (Tableau 3.1). En 15 ans, ces différences pourraient traduire

des changements de conditions de croissance (Dannewitz et al., 2005). Cependant ces résultats sont difficilement comparables car les méthodes entre les deux études diffèrent. En se basant sur la première méthode (c.-à-d., le ratio de la longueur et de l'âge de l'individu), le taux de croissance des anguilles femelles de l'étang du Vaccarès estimé par Acou et al. (2003) (90 mm.an^{-1}) est similaire à celui calculé dans notre étude (97 mm.an^{-1}) (Tableau 3.1). Dans le canal du Fumemorte, une augmentation du taux de croissance est observée par rapport à l'estimation faite par Acou et al. (2003) (74 mm.an^{-1} contre 46 mm.an^{-1} , respectivement) (Tableau 3.1). Les comparaisons entre nos résultats et ceux d'Acou et al. (2003) ou de Melià et al. (2006b) révèlent des tendances différentes. Étant donné que nos résultats sont comparables à ceux d'Acou et al. (2003), cela suggère que les différences méthodologiques entre notre étude et celle de Melià et al. (2006b) rendent leurs résultats difficilement comparables. Par contre, la différence entre l'étude d'Acou et al. (2003) et celle-ci sur l'estimation du taux de croissance chez les anguilles argentées femelles du canal du Fumemorte questionne sur la dynamique de cette sous-population.

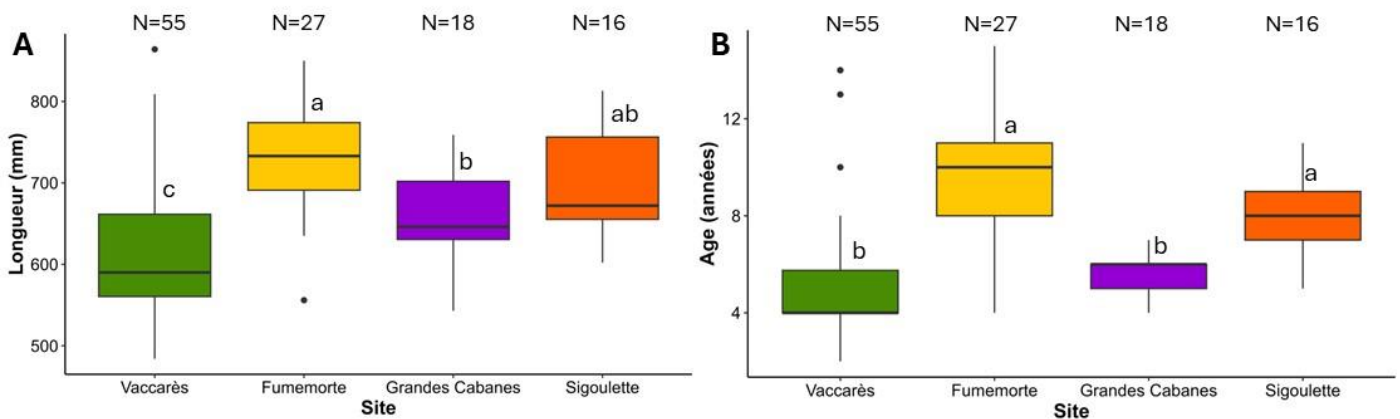


Figure 3.1 : Boîtes à moustaches A- des longueurs (mm) et B- des âges à l'argenteure (années) des anguilles argentées femelles. Les lettres représentent les différences significatives entre les groupes et N correspond au nombre d'individus échantillonnés pour chaque site.

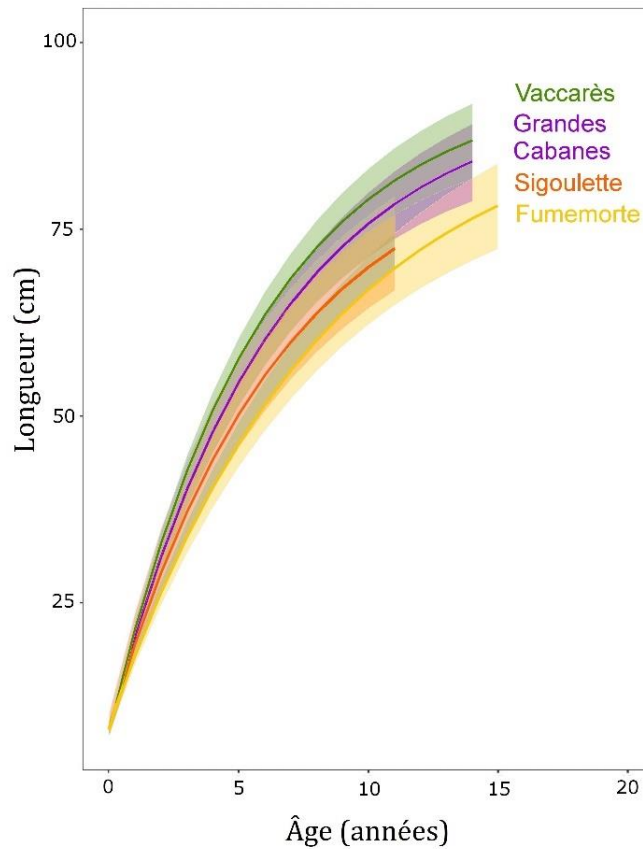


Figure 3.2 : Courbes de croissance du modèle de Von Bertalanffy appliquées aux longueurs (cm) retro calculées des anguilles femelles dans les sites échantillonnés.

Tableau 3.1 : Paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy calculés chez les anguilles femelles dans les 4 sites d'échantillonnage et leur taux de croissance (mm.an^{-1}). K est le coefficient de taux de croissance et L_{inf} est la longueur asymptotique estimée (en mm). La partie grisée correspond aux résultats de Melià et al. (2006b) pour K et L_{inf} , et à ceux d'Acou et al. (2003) pour le taux de croissance.

	Vaccarès (n = 55)	Fumemorte (n = 27)	Grandes Cabanes (n = 38)	Sigoulette (n = 31)
Paramètre	Moyenne \pm S.D.			
K	0.17 \pm 0.01	0.12 \pm 0.01	0.16 \pm 0.01	0.15 \pm 0.02
L_{inf} (mm)	949.8 \pm 3.45	917 \pm 4.18	937 \pm 4.13	878.9 \pm 3.77
Taux de croissance (mm.an^{-1})	97 \pm 37	74 \pm 25	101 \pm 22	79 \pm 22
K	0.63 \pm 0.18	0.39 \pm 0.05		
L_{inf} (mm)	579.73 \pm 50.35	515.91 \pm 17.84		
Taux de croissance (mm.an^{-1})	90	46		

3.3. Estimation du taux de survie pour une sous-population méditerranéenne basée sur un suivi de capture-marquage-recapture de 22 ans

Résumé étendu de l'article :

Précédemment, nous avons montré que la sous-population d'anguilles du canal du Fumemorte présentait une faible abondance et un sex-ratio en faveur des femelles. Ces femelles avaient un taux de croissance plus faible et un âge à l'argenteure plus élevé que dans les autres sites échantillonnés. Edeline (2007) suggérait que les individus situés dans les zones en amont d'un bassin versant, où la densité est moins élevée, avaient des taux de croissance plus lents mais bénéficiaient de taux de mortalité plus faible. Cette hypothèse n'a pas été confirmée par Cairns et al. (2009) qui n'ont constaté aucune variation des taux de mortalité entre les anguilles provenant des zones salines et celles d'eau douce de l'estuaire de l'Hudson. L'étude de Cairns et al. (2009) soutient l'importance des conditions environnementales locales, telles que la densité, sur la survie des individus. Les lagunes méditerranéennes sont des milieux dynamiques soumis à de fortes variations des conditions biotiques et abiotiques telles que la salinité, la température ou la densité. Ces variations pourraient impacter la survie de l'anguille au cours du temps. Ainsi, l'objectif de cette présente étude était d'évaluer la variabilité temporelle du taux de survie, du taux de détection et de l'abondance des anguilles européennes à la fois à l'échelle saisonnière et interannuelle, en fonction du stade de vie (indifférencié, jaune ou argenté).

Les méthodes de capture-marquage-recapture sont efficaces pour estimer les processus démographiques (Lebreton et al., 1992), mais difficiles à mettre en œuvre dans des environnements ouverts comme les lagunes méditerranéennes. Généralement, les suivis de capture-marquage-recapture (CMR) sont établis dans des milieux fermés ou semi-fermés (Boulenger et al., 2016a; Cairns et al., 2009; Desprez et al., 2013) afin de favoriser la probabilité de recapture des individus marqués. Depuis 2001, un suivi de CMR dans le canal du Fumemorte a permis de marquer plus de 4650 anguilles. Ce canal situé en amont de l'étang du Vaccarès constitue un système semi-fermé propice à l'étude d'une sous-population d'anguille au sein d'un complexe lagunaire méditerranéen (**chapitre 2**).

Bien que ce système soit relativement confiné, le taux de recapture observé fut faible pendant toute la durée du suivi (89 % des individus n'ont été capturés qu'une seule fois). Ce canal de drainage est sujet à de fortes variations hydrologiques et physico-chimiques entre les saisons (par ex., afflux d'eau douce d'irrigation entre avril-août et des remontées ponctuelles d'eau salée provenant de l'étang du Vaccarès en dehors de la période estivale)

et les années (par ex., année sèche ou humide, nombre de parcelles utilisées pour la riziculture) qui peuvent impacter la survie de l'anguille. En se basant sur plus de 20 ans de données, les modèles bayésiens multi-états de CMR ont permis d'évaluer les taux de détection et de survie des anguilles à différentes échelles temporelles (intra- et interannuelle) en fonction de leur stade de vie. En raison du faible nombre de mâles capturés (moins de 4 % des données), cette étude s'est concentrée sur trois stades de vie : les anguilles sexuellement indifférenciées, les femelles jaunes et les femelles argentées (Durif et al., 2005).

Les modèles sélectionnés incluaient à la fois le stade de vie de l'anguille et la variation temporelle, qu'elle soit saisonnière ou annuelle. Ces résultats soutiennent de précédentes études qui ont déjà souligné l'importance de considérer le stade de vie et l'effet temporel dans l'estimation du taux de survie chez l'anguille (Boulenger et al., 2016a; Desprez et al., 2013).

Globalement, des taux de survie élevés et des taux de détection faibles ont été observés pour les stades femelle jaune et indifférencié. En revanche, les anguilles femelles argentées présentaient des taux de survie plus faibles et des taux de capture plus élevés. Ces différences de taux de survie et de taux de détection pourraient s'expliquer par des variations de comportement en fonction du stade de vie. Les anguilles indifférenciés et femelles jaunes auraient un mode de vie sédentaire, limitant ainsi leur taux de capture (Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012). En revanche, les anguilles femelles argentées, en cherchant à retourner à la mer pour rejoindre leur zone de reproduction, seraient plus mobiles et auraient plus de chance de se faire prendre dans les filets. De plus, leur plus faible taux de survie pourrait s'expliquer par la construction du modèle utilisé. En effet, la mort et l'émigration définitive d'un individu sont confondues dans ce modèle, signifiant qu'un individu qui quitte définitivement le système est considéré comme mort. Les anguilles argentées, prêtes pour leur dévalaison, vont quitter le canal du Fumemorte. Ainsi, un taux de mortalité plus élevé à ce stade de vie ne signifie pas nécessairement que ces individus sont morts, mais serait plutôt à interpréter comme leur départ définitif du système.




L'estimation des taux de détection et des taux de survie a permis une évaluation affinée de la CPUE entre les différents stades de vie de 2001 à 2022. Au début des années 2000, la CPUE des anguilles femelles jaunes et indifférenciées a chuté drastiquement de plus de 90 % en quatre ans. En effet, la CPUE des anguilles indifférenciées est passée de 195.1 ind.jour⁻¹ en 2001 à 1.4 ind.jour⁻¹ en 2005. En revanche, la CPUE des anguilles femelles argentées est restée faible (moins de 2 ind.jour⁻¹) mais stable tout au long de la période d'étude.

Les fluctuations interannuelles du taux de survie par stade de vie étaient généralement mineures, ne reflétant pas le fort déclin de la CPUE observé chez les jeunes stades (indifférencié et femelle jaune). Le déclin de la CPUE des anguilles indifférenciées et des anguilles femelles jaunes au sein du canal du Fumemorte proviendrait ainsi surtout de la diminution du recrutement des civelles observée globalement et localement (Bevacqua et al., 2011; Bouchard et al., 2022; ICES, 2022).

L'analyse des données de plus de 20 ans de suivi de CMR, mené au sein d'un complexe lagunaire méditerranéen, a permis d'étudier les variations saisonnières et interannuelles

des taux de survie et de détection des différents stades de vie de l'anguille. Sachant que l'âge moyen des femelles à l'argenture est d'une dizaine d'année (partie 3.2), le suivi reflète seulement deux générations d'anguilles femelles, ce qui expliquerait le faible nombre d'individus marqués ayant subi un changement de stade de vie (c.-à-d., passant d'indifférencié à jaune ou de jaune à argenté). Cela montre l'intérêt d'acquérir des données long-terme et donc de poursuivre ce type de suivi, avec un effort de pêche suffisant et régulier, afin de mieux comprendre les dynamiques de sous-populations au cours du temps.

European eel (*Anguilla anguilla*) survival modeling based on a 22-year capture-mark-recapture survey of a Mediterranean subpopulation

Amélie Hoste^{1,2}  | Colin Bouchard^{3,4}  | Jean-Christophe Poggiale¹  |
Delphine Nicolas² 

¹Aix-Marseille Université, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO UM 110, Marseille, France

²Tour du Valat, Research Institute for the Conservation of Mediterranean Wetlands, Arles, France

³UMR 1224 Ecobiop, Université de Pau et des Pays de l'Adour-INRAe, Saint-Pée sur Nivelle, France

⁴SCIMABIO Interface, Science Management Interface for Biodiversity Conservation, Saint-Pée-sur-Nivelle, France

Correspondence

Amélie Hoste, Aix-Marseille Université, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO UM 110, Marseille, France.
Email: amelie.ma.hoste@gmail.com

Funding information

Tour du Valat; World Wide Fund For Nature (WWF) based in France; Association Nationale de la Recherche et de la Technologie

Abstract

Since the 1980s, the European eel (*Anguilla anguilla*) has declined by over 90% in recruitment across its European and North African distribution area. This diadromous fish spawns at sea and migrates into continental waters, where it grows for three to more than 30 years, depending on habitat conditions and location. During their growth, different habitat use tactics can locally influence the life-history traits of eels, including their survival rates. Thus, the spatio-temporal dimension of this species is crucial for management. Based on a rare Mediterranean long-term survey of more than 20 years (2001–2022) in an artificial drainage canal connected to a vast brackish lagoon (the Vaccarès lagoon), we aimed to study the dynamics of one subpopulation's life-history traits. We used Bayesian multistate capture-mark-recapture (CMR) models to assess the temporal variability in survival and abundance at both seasonal and inter-annual scales, considering life-stage structure. High survival rates and low detection probabilities were found for the undifferentiated and female yellow stages. In contrast, female silver eels exhibited lower survival rates and higher capture probabilities. Estimating detection probabilities and survival rates enabled accurate assessment of relative abundance across different life stages and time periods. Our findings indicated a substantial decrease in the abundance of undifferentiated and female yellow eels in the early 2000s, whereas the abundance of female silver eels remained consistently low yet stable throughout the study period. Considering the life stage seemed essential to study the dynamics of the eel during its continental growing period. The present results will provide key elements to propose and implement suitable sustainable environmental management strategies for eel conservation.

KEYWORDS

Anguilla anguilla, Bayesian approach, life stages, life-history traits, Mediterranean area, multistate capture-recapture models

1 | INTRODUCTION

European eels (*Anguilla anguilla*) are a facultative catadromous species with a complex semelparous life cycle. While reproduction takes place

in the North Atlantic Convergence zone (Hanel et al., 2022; Righton et al., 2016; Wright et al., 2022), leptocephali larvae are carried by oceanic currents across the Atlantic Ocean (Miller et al., 2015). Along the French Atlantic coasts, glass eels reach the European continental

shelf between October and March, and settle in various habitats (Bouchard et al., 2022; Feunteun et al., 2003; Lefebvre et al., 2003; Podda et al., 2020; Zompola et al., 2008). During their continental phase, young eels establish in marine, brackish or freshwater habitats, near the coastline or far upstream (Copp et al., 2021; Daverat et al., 2005, 2006; Matondo & Ovidio, 2016). Yellow eels spend from three to more than 30 years in growing areas before becoming silver eels and initiating their migration back to the spawning zone, generally during the autumn or winter season (Aroua et al., 2006; Daverat et al., 2012; Righton et al., 2016; Tesch & Bartsch, 2003).

Depending on their location within their distribution range (large scale, e.g., latitude) and habitat type (local scale, e.g., salinity) eels display differences in growth rate, age at silvering, and sex ratio (Capoccioni et al., 2014; Daverat et al., 2012; Durif et al., 2009; Panfili et al., 2022). Eels in the southern part of their range generally demonstrate faster growth rates and reach silvering at a younger age (e.g., the mean age for female silver eels is around 10 years in the South, against 20 years in the North) (Acou et al., 2003; Daverat et al., 2012; Durif et al., 2020; Panfili et al., 2022).

Since the 1980s, this critically endangered species has experienced a drastic decline of over 90% (ICES, 2022; Pike et al., 2020). To propose and implement suitable sustainable environmental management strategies for eel conservation, it is important to estimate accurate survival rate (Caswell, 2000; Righton et al., 2021). Indeed, survival is a key life-history trait to highlight potential life stages and/or habitats where individuals are under pressure. In particular, due to their wide latitudinal and longitudinal range, they face numerous anthropogenic impacts (e.g., habitat loss, pollution, and overfishing) (Belpaire et al., 2016; Bevacqua et al., 2015; Drouineau et al., 2018; Jacoby et al., 2015; Kettle et al., 2011; Miller et al., 2016). Although this panmictic species exhibits significant plasticity, its survival may greatly vary depending on biotic and abiotic factors, and their temporal variability (Bevacqua et al., 2011; Côté et al., 2014; Daverat et al., 2006; Teichert et al., 2023; Vélez-Espino & Koops, 2010).

The changes in habitat use tactics exhibited by eels throughout their growth according to age, sex, population dynamics, and environmental factors (Daverat & Tomás, 2006; Edeline et al., 2007; Feunteun et al., 2003) may ultimately affect their survival. For instance, males and females demonstrate distinct life strategies: a time-minimizing strategy for males and a size-maximizing strategy for females (Davey & Jellyman, 2005; Geffroy & Bardonnnet, 2016; Helfman et al., 1987), leading females to stay longer in continental habitats compared to males. In addition, previous studies have suggested that population density is a major factor affecting sex differentiation and may account for variability in survival rates (Bevacqua et al., 2011; Davey & Jellyman, 2005; Lobón-Cervía & Iglesias, 2008; Vollestad & Jonsson, 1988). Cairns et al. (2009) supported the importance of local environmental conditions on individual survival, while Edeline et al. (2007) suggested that individuals in upstream areas of a catchment have slower growth rates but benefit from lower mortality rates. Studies have shown a diversity of habitat use tactics among

eels, including residency in fresh, salt, or brackish water, or migrating between different habitats either spontaneously or regularly (Daverat et al., 2005, 2011; Daverat & Tomás, 2006; Panfili et al., 2012). According to Geffroy and Bardonnnet (2012), individuals recruited in spring are more aggressive and active than those recruited in autumn, suggesting a better survival of autumnal recruits. Thus, factors such as recruitment period, life stage, colonized habitat, and behaviors within the habitat can impact an individual's survival.

Survival estimates require the capture of individuals and therefore depend on our ability to catch them. Seasonal local migrations of yellow eels between summer feeding areas and wintering habitats, often observed by fishers in lakes and lagoons, are influenced by environmental factors such as temperature, oxygen concentration, and water quality (Baisez, 2001; Baras et al., 1998; Tesch & Bartsch, 2003). Three major seasonal behaviors have been identified: in early spring, exploring for productive habitats, in summer, settling within a narrow home range, and in late autumn, searching for wintering sites (Baisez, 2001). Such movements between different habitats may facilitate the detection of eels (Daverat et al., 2005, 2011; Daverat & Tomás, 2006; Panfili et al., 2012). To sample eels, two main techniques are used: electrofishing (i.e., active fishing) and net fishing (i.e., passive fishing) (ICES, 2022; Naismith & Knights, 1990). Electrofishing involves capturing eels through fishers' movements, while net fishing relies on the eels' movements. Net fishing, which is less logistically and environmentally demanding (i.e., salinity, depth, substrate of the environment), allows the capture of individuals over a period of time (i.e., fishing effort) by leveraging their varying behaviors (Naismith & Knights, 1990).

Assessing abundance, whether in absolute ("true") or relative terms, stands as a critical factor for the conservation of species or populations (Brown et al., 1995; Johnston et al., 2015). This assessment requires an in-depth examination of the spatial and temporal dimensions and the biology of the species. Captures per unit effort (CPUE, number of individuals/time of fishing) are typically employed as a proxy for abundance (ICES, 2022, Naismith & Knights, 1990). However, relying solely on the number of individuals captured may result in a significant underestimation due to the necessity of accounting for individual capture probabilities. Estimating detection probabilities is crucial for achieving more accurate abundance estimates. Relative abundance, consequently, offers a means to approximate "true" abundance by incorporating both the number of captured individuals and their respective capture probabilities. Furthermore, insights into individual survival enables better understanding of variations in abundance within the population, therefore the integration of both detection and survival probabilities contributes to enhancing our comprehension of abundance dynamics.

Survival and detection can vary considerably according to the different life stages of eels (i.e., undifferentiated, yellow or silver eel), reflecting main growth trends and behaviors (Boulenger et al., 2016; Desprez et al., 2013), despite substantial individual variability within each stage (Acou et al., 2005; Durif et al., 2005; Pankhurst, 1982). Based on capture-recapture surveys, previous studies (Boulenger

et al., 2016, Desprez et al., 2013) have demonstrated temporal and life-stage effects on survival in European eels at local scales. However, Boulenger et al. (2016) studied demographic parameters over a 15-year period without accounting for potential seasonal changes. Desprez et al. (2013) highlighted inter- and intra-annual variations but only over 3 years of monitoring, whereas females may stay more than 10 years in the studied hydrosystem. These studies illustrate the challenges in considering temporal variations in life-history parameters at specific spatial scales by incorporating individual information. Capture-recapture methods offer a robust framework to estimate demographic processes and incorporate auxiliary information to enhance inferences (Lebreton et al., 1992). However, obtaining capture-recapture data is challenging, particularly in complex systems such as Mediterranean environments, because it requires closed or semi-open systems, as well as regular and long-term sampling to acquire sufficient recapture data.

In the present study, we estimated the survival rate for a European eel subpopulation located in a Mediterranean drainage canal inside the Rhône delta in the South of France favoring female production (Acou et al., 2003). We used one of the longest mark-recapture surveys (22 years) and developed multistate capture-recapture models to estimate survival and detection rates. Our models aimed at evaluating whether the survival rate varied over life stage and over time (i.e., years) and if a season was more favorable to the survival of a stage and/or the detection of eels. These results enable accurate estimation of the abundance of this subpopulation and provide key elements to propose sustainable management options for this endangered species.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Study area

In the southeast of France, the Rhône River delta is a wide area of wetlands named the Camargue, which is made up of a diversity of aquatic habitats such as lagoons, marshes or canals (i.e., man-made drainage or irrigation channels) with varying salinity conditions. The largest brackish lagoon of this area is the Vaccarès lagoon, of approximately 65 km² (Figure 1). Its complex hydrosystem communicates mainly with the sea at its southwestern end through a narrow canal regulated by sluice gates. The irrigation/drainage network of canals serves as the primary source of freshwater for the Vaccarès lagoon. Collecting drainage water from a watershed area of 68 km², which is fed by freshwater inputs from pumping stations along the Grand Rhône River, the Fumemorte canal acts as the primary freshwater supply for the Vaccarès lagoon (Chauvelon, 1998). The Fumemorte drainage canal, spanning 14.6 km in length and 14 m in width, experiences varying water depths (0.5–2.5 m) influenced by seasonal factors including rainfall, drainage effluents, air temperature, and wind conditions. The direct connection to the Vaccarès lagoon exposes the canal to salinity fluctuations, especially since 2012, when an existing damaged salty barrier was removed (Figure 1).

2.2 | Data collection

A long-term monitoring survey, established in 1993, maintains a consistent sampling effort (4 consecutive days per month), to monitor fish

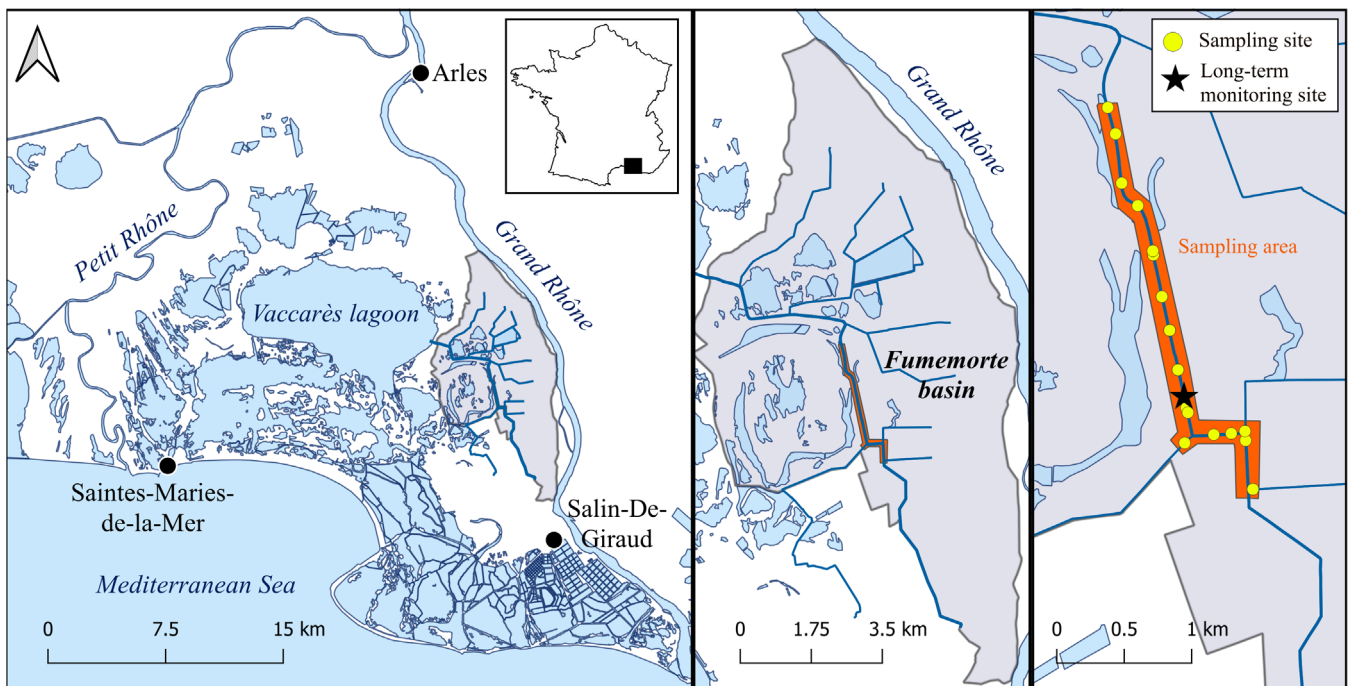


FIGURE 1 Map of the study area: left, map of the Camargue; middle, the Fumemorte basin showing the Fumemorte canal in blue and the sampling zone in orange; right, the Fumemorte canal sampling area, with the sampling sites shown as yellow dots and the long-term and historic monitoring site indicated by a black star.

populations at a specific location (Figure 1). Since 2001, a capture-recapture monitoring program on eels has been conducted in the Fumemorte canal. Up to 17 additional sampling sites have been progressively added along a portion of the canal of approximately 5 km (Figure 1). However, these 17 stations are not sampled uniformly, leading to heterogeneous sampling efforts over time.

Eels were caught using a passive gear (i.e., a 6-mm mesh size fyke net) and were anesthetized in a bath with eugenol until 2016 and then with benzocaine. Once asleep, their body length (mm), weight (g), eye horizontal and vertical diameters (mm), and pectoral fin length (mm) were measured. These data were used to identify the life stages following the index developed by Durif et al. (2005). Furthermore, the silvering stage (yellow, or silver) was determined based on visual criteria, including the presence of a well-developed lateral line with neuromasts and the color contrast between the ventral and dorsal surfaces. Prior to tagging, we checked that eels over 150 mm in length had not been previously marked. We then tagged individuals that had never been caught with a 12-mm passive integrated transponder (PIT-tag) inserted into the intramuscular tissue. After ensuring that they were no longer anesthetized, the eels were released into the canal. Metadata such as date, fishing effort (i.e., duration between two net visits), location, temperature, and salinity at the capture site were recorded.

2.3 | Ethics statement

Animal handling adhered to the laws, guidelines, and animal welfare policies of the CE71 Ethics Committee. The Tour du Valat and its staff are authorized for wildlife animal experimentation (national approval number A 13200 01).

2.4 | Data selection

Due to its significant physiological and morphological variability, characterizing the life stage of eels is challenging. Pankhurst (1982) developed an index of sexual maturity based on eye size and total body length of eels. In comparison to Pankhurst (1982), Durif et al. (2005) aimed to link the natural environment of eels to their life stage from a variety of locations (e.g., rivers, estuaries, marshes). To determine the life stage of our trapped individuals, we used the index described by Durif et al. (2005), which identified six different life stages based on several morphological criteria (i.e., eye diameters, pectoral fin length, body mass, and total body length). Male silver eels represented only 4% of the captured eels ($N = 188$ among 4867 individuals). This result is consistent with the study by Acou et al. (2003), which highlighted a sex ratio in favor of silver females in the Fumemorte canal. Due to the low representation of males in the system, we decided to focus solely on females. Thus, we summarized the life stages defined by the Durif et al. (2005)'s index into three main categories:

- Undifferentiated eels representing stage I from Durif et al. (2005)'s index
- Female yellow eels grouping stages II and III
- Female silver eels gathering stages IV and V

As the samples were taken on a monthly basis, we decided to group these data by quarter. Based on the life cycle of the eel, a year t corresponded to October $t-1$ to September t . The quarters corresponded to the seasons, starting from October–November–December (i.e., autumn), and ending in July–August–September (i.e., summer). If an individual was caught several times in the same quarter, a single capture event was considered, and the most advanced life stage was retained (in our data, 429 individuals had several captures in a quarter, with a maximum of four recaptures). We built a dataset with all considered individuals in rows, information on time of capture in columns (88 quarter observation events started from January 2001 to December 2022) with values being either the eel-life stage: 1 for an undifferentiated eel (i.e., the youngest stage in our study), 2 for female yellow eel, 3 for female silver eel, and 0 if the individual was not caught during this occasion.

Our data summarize the life history of 4679 individuals, with 4159 individuals caught only once (i.e., 89% of the data), a maximum of nine captures and a maximum monitoring period of 10 years for two individuals (one with nine captures and the other with only two captures during the monitoring) (further information on the dataset is provided in Table S1 and Figures S1–S4).

To reduce the computational cost, we reorganized the dataset by summarizing the information according to the capture occasions through a m-array dataset representation. The m-array dataset summarized the number of individuals released on one occasion that were next recaptured on each following occasion. Instead of a dataset with one row per individual, rows represented the release dates and columns referred to recapture dates (Table S2). The last column counted the number of individuals released at the row date but never recaptured, therefore, the m-array dataset was a triangular matrix with 0s below the diagonal.

2.5 | Capture-mark-recapture models

A multistate capture-recapture model was applied to assess the detection and survival probabilities at both seasonal (i.e., quarter) and annual scales (Lebreton et al., 1992, 2009; Lebreton & Pradel, 2002) for the three main life stages considered here. Usually, all capture-recapture histories are analyzed individually by a capture-recapture model using a state-space formulation (Figure 2). In this study, we used a Bayesian approach with a multistate capture-recapture model adapted from the Cormack–Jolly–Seber model using m-array matrix (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Kéry & Schaub, 2012; Lebreton et al., 1992; Seber, 1965). Mortality and permanent emigrations were combined, resulting in

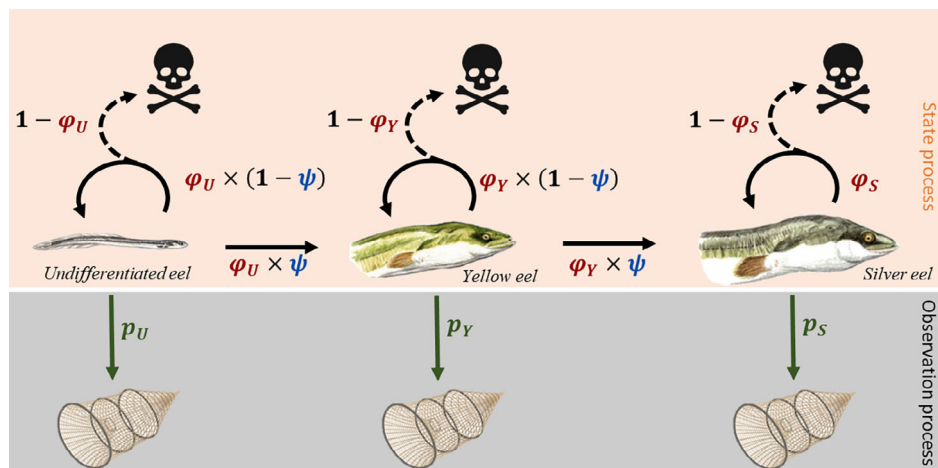


FIGURE 2 The multistate capture-recapture model with the example of the state and observation processes for marked individuals over their lifespan. The observation process describes, at each life stage, the detection probability p_i of an individual to be captured depending on its stage (where i can be U for undifferentiated, Y for yellow or S for silver eel) and the probability $1 - p_i$ of not being captured. Concerning the state process, the individual can die with a probability $1 - \phi_i$ where i can be U, Y or S depending on the stage. If the individual is an undifferentiated (i.e., $i = U$) or yellow eel (i.e., $i = Y$), it can change to the next life stage (i.e., Y or S, respectively) depending on the transition probability ψ or remain at the same stage with a probability $1 - \psi$. The silver eel can only survive or die according to the model.

apparent survival being either lower than or equal to “true” survival, depending on permanent emigration. Then, we examined apparent survival instead of “true” survival.

The multistate capture-mark-recapture model is based on two processes:

transition probability ψ is constant over stage and time. However, depending on our models, survival probability ϕ_i can vary over time.

The state process is summarized in the following matrix form:

$$\Gamma(t) = \begin{matrix} & \begin{matrix} z(t+1) = 1 \\ \text{alive at} \\ \text{undifferentiated eel} \end{matrix} & \begin{matrix} z(t+1) = 2 \\ \text{alive at} \\ \text{yellow eel} \end{matrix} & \begin{matrix} z(t+1) = 3 \\ \text{alive at} \\ \text{silver eel} \end{matrix} \\ \begin{pmatrix} \phi_U(t) \times (1 - \psi(*)) & 0 & 0 \\ \phi_U(t) \times \psi(*) & \phi_Y(t) \times (1 - \psi(*)) & 0 \\ 0 & \phi_Y(t) \times \psi(*) & \phi_S(t) \end{pmatrix} & \begin{matrix} z(t) = 1 \text{ alive at undifferentiated eel} \\ z(t) = 2 \text{ alive at yellow eel} \\ z(t) = 3 \text{ alive at silver eel} \end{matrix} \end{matrix}$$

- The *state* process describes the true life-stage dynamics of each individual (i.e., undifferentiated, yellow or silver eel) or dead (Figure 2). During each time step, which corresponds to the time between two occasions of capture, an individual has a probability $1 - \phi_i$ to die (with i representing the life stage of the individual). If the individual is alive, it can remain or change its stage depending on a transition probability ψ . Due to the low number of observations of transition events between two life stages (less than 3% of our dataset; Table S1), we assumed that an eel has the same probability of transitioning from an undifferentiated eel to a yellow eel as a yellow eel has of transforming into a silver eel, irrespective of time (i.e., year or season). Thus, the

State process matrix

where $\phi_i(t)$ is the survival probability of stage i between time t and time $t + 1$ and $\psi(*)$ is the constant transition probability.

- The *observation* process involves visually detecting an eel of a specific stage (i.e., undifferentiated, yellow, or silver), or not detecting it at all (Figure 2). Each individual has a detection probability p_i of being captured at a given time (with i corresponding to the life stage). Like the survival rate, this probability can remain constant or vary over time.

Observation process matrix

where $p_i(t)$ is the detection probability of stage i at time t .

$$\Omega(t) = \begin{pmatrix} p_U(t) & 0 & 0 \\ 0 & p_Y(t) & 0 \\ 0 & 0 & p_S(t) \end{pmatrix} \begin{array}{l} z(t) = 1 \text{ alive at undifferentiated eel} \\ z(t) = 2 \text{ alive at yellow eel} \\ z(t) = 3 \text{ alive at silver eel} \end{array}$$

According to Caswell (2001), we define $Pr[ij]_{t,t+1}$ as the probability to detect an individual at stage j at time $t+1$ knowing that it is in stage i at time t with $i \in [1:3]$ (i.e., with 1 corresponding to undifferentiated stage, 2 to yellow stage and 3 to female silver stage).

In this study, three scenarios of capture history are possible: (1) individuals are recaptured in the subsequent occasion, (2) individuals are recaptured after several occasions of non-detection, and (3) individuals are never recaptured. To formulate them, we used the transition and observation matrices, a column vector of zeros except for a one in the j th entry called $e^{(j)}$, with its transpose $e^{(j)T}$, and a column vector of ones, d , as explained in Caswell (2001). Moreover, the life stage index i and j can be 1, 2, or 3 (corresponding to the stage), and the time index $t \in [1:T-1]$, with T corresponding to the last occasion depending on the seasonal or annual variation. We define $N[i]_t$ as the total number of individuals captured at stage i at time t and $n[i]_{t,k}$ as the number of individuals that were captured at time t at stage i and recaptured for the first time at time k ($k \in [t+1:T]$) at stage j .

- The number of individuals that were recaptured in the subsequent occasion according to their life stage was calculated by:

$$Pr[ij]_{t,t+1} = e^{(j)T} \Omega(t+1) \Gamma(t) e^{(i)} \quad (1a)$$

$$n[ij]_{t,t+1} = N[i]_t \times Pr[ij]_{t,t+1} \quad (1b)$$

- The number of individuals that were recaptured after n occasions of non-detection (e.g., an individual at the undifferentiated stage at time t and recaptured only at the yellow stage at time $t+5$, there are $n=4$ occasions of non-detection) was defined by:

$$Pr[iOj]_{t,t+n+1} = e^{(j)T} \Omega(t+n+1) \prod_{k=t+1}^{t+n} \Gamma(k) (I - \Omega(k)) \Gamma(t) e^{(i)} \quad (2a)$$

$$n[ij]_{t,t+n+1} = N[i]_t \times Pr[iOj]_{t,t+n+1} \quad (2b)$$

- The number of individuals that were captured at life stage i at time t and never recaptured until the end of observations (date T) is expressed by:

$$Pr[iO]_{t,T} = d^T \prod_{k=t}^{T-1} (I - \Omega(k+1)) \Gamma(k) e^{(i)} \quad (3a)$$

$$n[iO]_{t,T} = N[i]_t \times Pr[iO]_{t,T} \quad (3b)$$

The likelihood is an increasing function of the probability of observing the data under a certain model. In our model, the events are considered independent, so the likelihood is calculated by multiplying the corresponding probabilities.

Those probabilities vary if temporal and/or life stage effects are considered. Therefore, to evaluate the effect of time (denoted (t) , while $(*)$ indicates no time-dimension) and/or life stage (denoted (i)) on the survival and detection probabilities, six models are tested:

Model 1: Constant model: $\varphi(*)p(*)\psi(*)$

We used three uniform distributions to run the model, which estimated three posterior distributions:

$$\varphi(*) \sim \text{Uniform}(0,1)$$

$$p(*) \sim \text{Uniform}(0,1)$$

$$\psi(*) \sim \text{Uniform}(0,0.5)$$

Model 2: Survival and detection probabilities varying depending on the life stage: $\varphi_i(*)p_i(*)\psi(*)$

Compared to the constant model, survival and detection probabilities are estimated for each stage (i.e., seven posterior distributions are modeled). We used the same uniform prior distributions as for the constant model.

For models 3–6, survival and detection probabilities vary over time. The time effect can be included in the model as fixed effect (models 3 and 5) or as random effect (models 4 and 6) and at both annual (models 3 and 4) or seasonal (models 5 and 6) variations. To do this, depending on the time variations (i.e., annual or seasonal), we summarized the 88 occasions of captures into 22 posterior distributions for a given stage survival and detection probability (i.e., we aggregated all the quarters of the same year to have a single

parameter estimate per year for a given life stage) or into four posterior distributions (i.e., for each season, all years have the same probability of survival or detection for a given stage).

Models 3 and 5: Survival and detection probabilities varying over time and stage, and constant transition probability, time as fixed effect: $\varphi_i(t)p_i(t)\psi(*)$

In model 3, the parameters are estimated on a seasonal variation whereas in model 5 they are based on an annual variation. In these models, the capture occasions are considered independent of each other. To do this, we used a uniform prior distribution for each parameter on each occasion.

$$\varphi_i(t) \sim \text{Uniform}(0,1)$$

$$p_i(t) \sim \text{Uniform}(0,1)$$

$$\psi(*) \sim \text{Uniform}(0,0.5)$$

with $t \in [1:4]$ for seasonal variation (model 3) or $t \in [1:22]$ for annual variation (model 5), and $i \in \{U;Y;S\}$ corresponded to the life stage.

Models 4 and 6: Survival and detection probabilities varying over time and stage, and constant transition probability, time as random effect: $\varphi_i(t)p_i(t)\psi(*)$

In model 4, the parameters are estimated on a seasonal variation whereas in model 6 they are based on an annual variation. In these models, an average effect over the entire duration of our study is determined and the deviations from this average value are calculated. In other words, the capture occasions are not independent of each other, highlighting capture occasions that deviated from the average trend.

$$\text{logit}(\varphi_i(t)) = \alpha_{1,i} + \beta_{1,i}(t)$$

where $\alpha_{1,i}(t) \sim \text{Normal}(0,1)$, $\beta_{1,i}(t) \sim \text{Normal}(0,\sigma_{1,i}^2)$, $\sigma_{1,i} \sim \text{Uniform}(0,2)$

$$\text{logit}(p_i(t)) = \alpha_2 + \beta_2(t)$$

where $\alpha_{2,i}(t) \sim \text{Normal}(0,1)$, $\beta_{2,i}(t) \sim \text{Normal}(0,\sigma_{2,i}^2)$ where $\sigma_{2,i} \sim \text{Uniform}(0,2)$

$$\psi(*) \sim \text{Uniform}(0,1)$$

where $\alpha_{1,i}$ and $\alpha_{2,i}$ represent the mean probabilities for φ_i and p_i , respectively, $\beta_{1,i}$ and $\beta_{2,i}$ informed on the time variation for φ_i and p_i , $t \in [1:4]$ for seasonal variation (model 4) or $t \in [1:22]$ for annual variation (model 6), and $i \in \{U;Y;S\}$ corresponded to the life stage.

2.6 | Parameter estimations

The method is based on the maximum likelihood which aims to find the parameters that maximize the probability of observing the data in the m-array matrix. The Markov chain Monte Carlo (MCMC) method

using a Metropolis–Hastings sampler was implemented to estimate the parameters (Gimenez et al., 2007). The analyses were executed with R version 4.3.1 (R Core Team, 2018). Models were constructed using the function *nimbleCode* and run using the function *nimbleMCM*, both available in the *nimble* package version 0.13.1 (de Valpine et al., 2017). Models were run with four chains, 60,000 iterations, 10,000 burn-in, and five thins. \hat{R} , which compares the between- and within- chain estimates, and the effective sample size were calculated based on those parameters.

2.7 | Model selection

Considering life stage and/or time effects increased the number of parameters to estimate. Accordingly, we wanted to rank the four models fitted by penalizing overparametrized models to select the most parsimonious one. We ranked all models that converged well by using the Widely Applicable Information Criterion (WAIC), which is used to estimate expected out-of-sample prediction error using a bias-corrected adjustment of within sample error and posterior distribution (Gelman et al., 2014; Watanabe, 2010, 2021). Models that did not converged well were not ranked. The most parsimonious model was selected based on the lowest WAIC value (Gelman et al., 2014).

2.8 | Goodness-of-fit tests

To build the multistate capture-recapture model, assumptions were made in the sampling protocol and in the model design (Lebreton et al., 1992). Each individual was marked with a unique PIT-tag, and it was assumed that no tags are lost. If this assumption is violated, it would result in an underestimation of survival rates. Tests have been developed to verify the accurate fitting of the model to the dataset, focusing on detecting trap-dependency and transience effects (Gimenez et al., 2018; Pradel et al., 2005).

The coefficient of overdispersion, \hat{c} , is calculated as the ratio of the goodness-of-fit test statistic over the number of degrees of freedom (Pradel et al., 2005). A high dispersion of residuals would lead to the selection of an over-parameterised model. A low value of the overdispersion coefficient (i.e., close to 1) reinforces the fact that the model should fit the data correctly and that no correction is needed (Cooch & White, 2019; Gimenez et al., 2018; Lebreton et al., 1992). In our study, we tested these assumptions by running specific tests using program U-CARE (Choquet et al., 2009) on the data.

2.9 | Abundance estimations

Using the estimates from the annual variation model, we estimated the “true” number of catches $A_i(t)$ for the life stage i at occasion t based on the same formulation used by Desprez et al. (2013): $A_i(t) = a_i(t)/p_i(t)$, where $a_i(t)$ is the number of eels recaptured at the

stage i at occasion t (i.e., from the data) and $p_i(t)$ is the probability of detection for the stage i at occasion t (i.e., from the model). Because of the variability in fishing effort over the study period, the catch per unit effort (CPUE) index is used as a proxy of the relative abundance of fish in stock assessment. This index is the ratio between the “true” number of catches (i.e., considering the catchability thanks to the detection probability) and the fishing effort: $CPUE_i(t) = A_i(t)/E(t)$, where $E(t)$ is the total duration spent fishing (i.e., the sum of durations between two net visits for all sites during the t year, in days). Approximate 95% credible intervals are calculated using the estimates of the detection probability for each iteration. The CPUE is estimated for both monitoring types, which differed mainly by the fishing effort (Figure S6). First, a global estimate of CPUE for each stage was calculated using all the data available from all the sampling sites, named “all-sites monitoring” (i.e., the same dataset as for the multistate analyze). Next, the CPUE estimate by stage was derived from data on the long-term monitoring at only one site in the Fumemorte canal (Figure 1) with a constant fishing effort called “historic-site monitoring”. The utilisation of these two datasets allows for an investigation of the divergence between data from regular monitoring (i.e., with a constant fishing effort but with less information), and data with all available information.

3 | RESULTS

3.1 | Goodness-of-fit tests

The goodness-of-fit tests carried out on the simplest possible dataset, that is, without considering life stages, confirmed the need to consider the life stages, as the trap dependence and transience tests were significant, highlighting the structuring of the data ($\chi^2 = 75.52$, $p < 0.01$ and $\chi^2 = 130.28$, $p < 0.01$, respectively).

The model based on the multistate dataset fitted the data well. The null hypothesis cannot be rejected according to the goodness-of-fit tests ($\chi^2 = 215.06$, $p = 0.956$, $df = 252$). The results of the overall fit of our model showed that our models fitted the data well, with $\hat{c} = 0.85$. The goodness-of-fit tests and the outputs of the models such as \hat{R} ($\hat{R} < 1.1$) and effective sample size ($n.eff > 1000$) support the validity of the selected models.

3.2 | Seasonal variation

Based on the posterior distribution, the model with a random time effect did not converge correctly when fitted to the data at the seasonal scale ($n.eff < 1000$; Figure S5). However, the model with the time as a fixed effect converged correctly. Based on the WAIC results, the best model was the one considering the survival and detection rates as dependent on season and on life stage, and constant transition rate (Table 1).

Whatever the season, the survival rate was high (i.e., superior to 0.75 per season, denoted q^{-1}) for younger stages (i.e., undifferentiated, and yellow eels; Figure 3a). Those stages exhibited a small diminution of their survival rate during summer (i.e., July–August–September) and autumn (i.e., October–November–December) with a minimum of chance to survive of $0.81 q^{-1}$ (with a 95% credible interval, abbreviated to 95% CI 0.68–0.89) for undifferentiated eels in autumn and of $0.80 q^{-1}$ (95% CI 0.76–0.83) for yellow eels during summer. During winter (i.e., January–February–March), whatever the stage, eels had the highest chance to survive (i.e., $0.88 q^{-1}$ and 95% CI 0.83–0.92 for undifferentiated, $0.91 q^{-1}$ and 95% CI 0.88–0.94 for yellow and $0.43 q^{-1}$ with an interval between 0.32–0.55 for silver eels). The survival rate of silver eels was minimum in autumn with $0.24 q^{-1}$ (95% CI 0.11–0.47), then was at the maximum during winter and decreased along the year.

Overall, the detection rate was low (i.e., inferior to $0.25 q^{-1}$) in the Fumemorte canal, whatever the stage or seasons (Figure 3b). In summer, all the detection probabilities were at $0.01 q^{-1}$, highlighting the difficulties in estimating these parameters as very few catches are made at this time of year. Undifferentiated eels were the least detected (i.e., with a minimum at 0 in spring and a maximum in winter at $0.02 q^{-1}$). Yellow eels showed slight variations of the detection rate, with a maximum in autumn around $0.08 q^{-1}$ with a 95% credible interval between 0.07 and 0.10. With $0.22 q^{-1}$ (95% CI 0.12–0.39) of chance to be captured (Figure 3b), silver eels exhibited the highest detection rates, with a maximum in autumn.

Estimates of the transition rate, set in the model as constant over stages and time, was low (i.e., $0.04 q^{-1}$ with 95% CI 0.03 and 0.05).

TABLE 1 Comparison of the models based on the widely applicable information criterion (WAIC) for seasonal variation.

Model name	Model	WAIC	Parameter information
Model 1	$\varphi(*)p(*)\psi(*)$	3815.05	Survival, detection, and transition probabilities constant
Model 2	$\varphi_i(*)p_i(*)\psi(*)$	3382.13	Survival and detection probabilities vary over stage and time constant, transition probability constant
Model 3	$\varphi_i(t)p_i(t)\psi(*)$	3093.26	Survival and detection probabilities vary over stage and time as fixed effect, transition probability constant
Model 4	$\varphi_i(t)p_i(t)\psi(*)$	X	Survival and detection probabilities vary over stage and time as random effect, transition probability constant

Note: In the WAIC column, “X” means the model did not converge. In bold, it is the selected model based on the lowest WAIC.

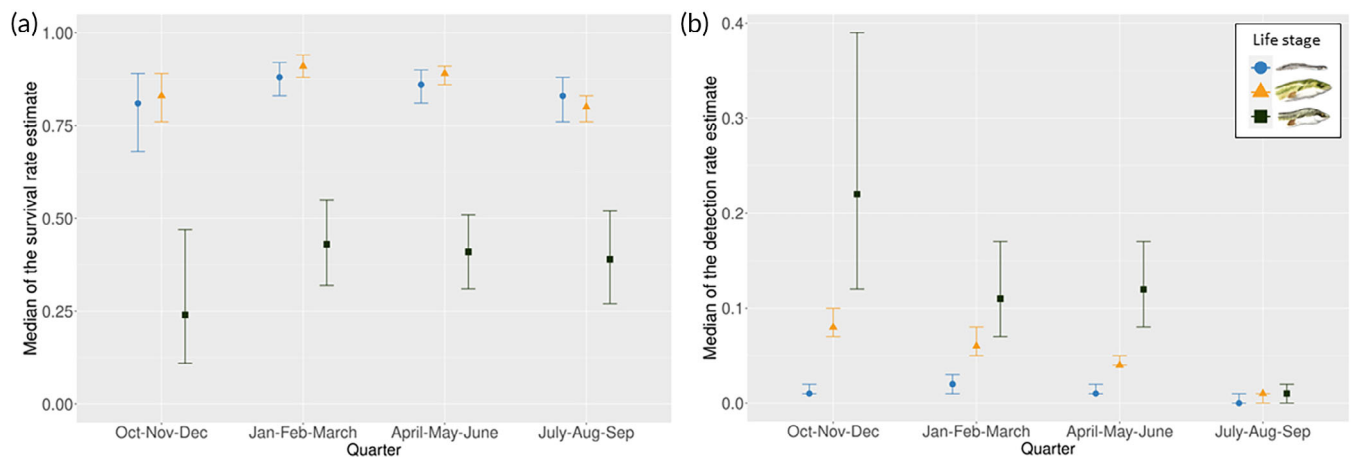


FIGURE 3 Estimates of (a) survival rate and (b) detection rate over seasonal variations (points are the median of the estimates and bars represent the 95% credible interval, blue circles represent undifferentiated eels, yellow triangles represent yellow eels, and green squares represent silver eels).

TABLE 2 Comparison of the models based on the widely applicable information criterion (WAIC) for the annual variation.

Model name	Model	WAIC	Parameter information
Model 1	$\varphi(*)p(*)\psi(*)$	3815.04	Survival, detection, and transition probabilities constant
Model 2	$\varphi_i(*)p_i(*)\psi(*)$	3382.11	Survival and detection probabilities vary over stage and time constant, transition probability constant
Model 5	$\varphi_i(t)p_i(t)\psi(*)$	3378.30	Survival and detection probabilities vary over stage and time as fixed effect, transition probability constant
Model 6	$\varphi_i(t)p_i(t)\psi(*)$	3206.96	Survival and detection probabilities vary over stage and time as random effect, transition probability constant

Note: In bold, it is the selected model based on the lowest WAIC.

3.3 | Annual variation

According to the posterior's distribution, all the models converged well. Based on the WAIC, the best model considered the survival and detection probabilities varying with the life stage and over time with time as a random effect and a constant transition rate (Table 2).

The survival rate median was 0.81 per year (noted y^{-1} , with 95% CI between 0.72 and 0.87) for undifferentiated eels, 0.89 y^{-1} (95% CI 0.85–0.93) for yellow eels and 0.41 y^{-1} (95% CI 0.32–0.48) for silver eels (Figure 4a). Whatever the year, the survival rate of silver eels was lower than that of yellow and undifferentiated eels, never exceeding 0.62 y^{-1} according to the 95% credible interval and with little variation over time (i.e., the maximal survival rate of silver eels was 0.44 y^{-1} in 2005 and 2007, and the minimum was 0.38 y^{-1} in 2004), whereas undifferentiated eels exhibited higher variability in survival rate according to year, with a maximum at 0.92 y^{-1} in 2009 and 2016 and a minimum at 0.67 y^{-1} in 2012. The survival rate of yellow eels in the Fumemorte canal remained relatively high and not below 0.70 y^{-1} (with a maximum at 0.97 in 2020). The minimum was in 2003 with 0.70 chance to survive per year (with an interval between 0.55 and 0.82).

Overall, the detection rate was low in the Fumemorte canal, with low variation whatever the life stage or years (i.e., less than 0.20 y^{-1}) (Figure 4b). The greatest difference between detection probabilities

concerned the silver stage, with a maximum rate of detection around 0.16 y^{-1} in 2005 and a minimum at 0.05 y^{-1} in several years (2008, 2012, 2013, 2015, 2018, 2020, 2021, and 2022). Throughout the monitoring, silver eels exhibited the highest detection rate, with a median at 0.08 y^{-1} (95% CI 0.05–0.12). Yellow eels showed a detection rate around 0.04 y^{-1} (95% CI 0.03–0.05) and the least detected were undifferentiated eels, with a median at 0.01 y^{-1} (95% CI 0.01–0.02) (Figure 4b).

The constant estimate of the transition rate was low (i.e., 0.05 y^{-1} with 95% CI 0.04–0.07).

3.4 | Abundance by life stage

Using the results of the annual variation model (model 6), we estimated the abundance via the calculation of the CPUE over time for each life stage. Our results exhibited temporal variations in CPUE for each stage with trends in both monitoring types (i.e., all sites and historic-site monitoring, see section 2.9 Abundance estimations for more details; Figure 5). In the early 2000s, undifferentiated eels declined sharply, from 117.6 ind.day⁻¹ (95% CI 63.9–289.8) in 2001 to 3.3 ind.day⁻¹ (95% CI 4.3–6.7) in 2005 according to the all-sites monitoring (Figure 5a). In 4 years, this life stage had suffered a decline in CPUE of over 97%. This decrease was stronger according to the

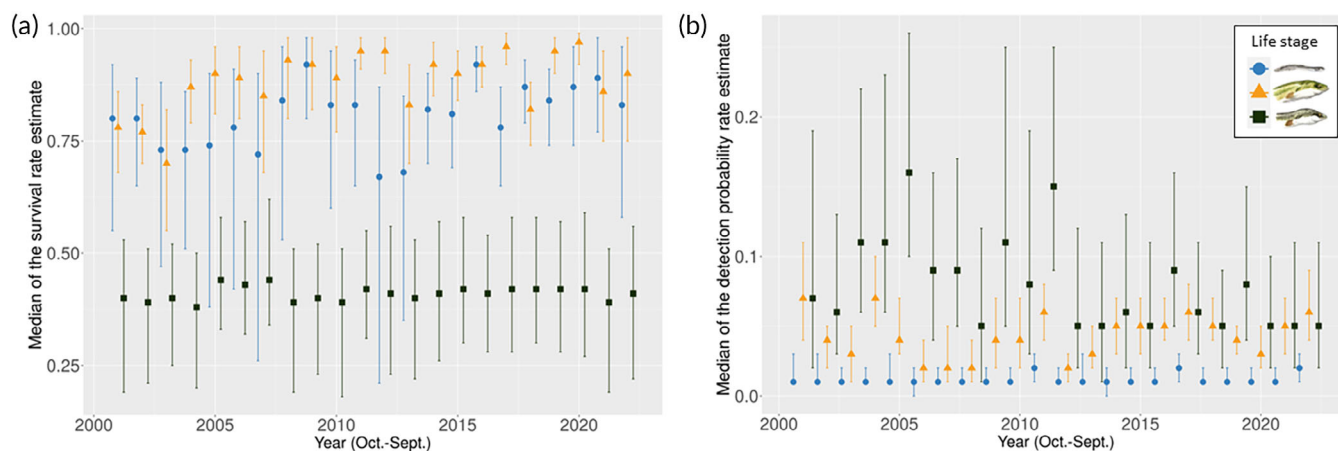


FIGURE 4 Estimates of (a) survival and (b) detection probabilities depending on stage and year (points represent the median of the estimates and bars are the 95% credible interval, blue circles represent undifferentiated eels, yellow triangles represent yellow eels, and green squares represent silver eels).

historic-site monitoring, representing a decline over 99% of CPUE (i.e., from 195.1 ind.day⁻¹ in 2001 to 1.4 ind.day⁻¹ in 2005). Based on both types of monitoring, the CPUE of yellow eels also declined by more than 90% over these 4 years (Figure 5c,d). The CPUE of these young stages then stabilized but remained low, on average less than one individual caught per day until the end of the monitoring based on the historic-site monitoring. However, the results from the all-sites monitoring showed this stabilization for around 10 years. Since then, their CPUE increased overall but remained low compared to the 2000s, rising from 1.6 ind.day⁻¹ (95% CI 1.0–2.7) and 0.7 ind.day⁻¹ (95% CI 0.5–1.0) in 2016 for undifferentiated and yellow eels, respectively, to 7.9 ind.day⁻¹ (95% CI 4.2–13.4) and 6.0 ind.day⁻¹ (95% CI 4.1–8.5) in 2022 with a maximum for undifferentiated eels in 2021 of 12.0 ind.day⁻¹ (95% CI 7.3–23.9). These slight increases, especially in the undifferentiated and yellow stages, were not highlighted by the results from the historic-site monitoring.

As regards silver eels, their CPUE was constant throughout the monitoring period but remained relatively low (less than 2 ind.day⁻¹), except in 2 years of the survey (in 2002 and 2021 with the observed maximum of 3.1 ind.day⁻¹, 95% CI 1.4–8.4). Focusing on the all-sites monitoring, since 2015, there has been a slight upward trend, but between 2021 and 2022 the CPUE of silver eels fell again (Figure 5e). However, the results from the historic-site monitoring showed high variations between the years and no main trend (Figure 5f).

4 | DISCUSSION

Based on one of the longest capture-recapture surveys (22 years) in a Mediterranean environment, the present study investigated the survival of female eels, a key parameter for understanding population dynamics. Eels experience different life stages throughout their life cycle, potentially affecting their behavior and habitat use, and consequently influencing life-history traits such as survival, even at a local spatial scale. The results indicated that the probability of detection

varied according to life stage and over time. Considering fluctuations in detection probability, we demonstrated temporal variations in survival rates, contingent on life stage. Ultimately, combining detection probabilities with survival rates enabled us to estimate accurate abundances, fundamental information for investigating subpopulation dynamics and proposing sustainable management options in the context of the significant population decline.

Our study area situated upstream of the hydrosystem of Vaccarès (Figure 1, the Fumemorte canal), exhibited a female-biased sex ratio, with only 4% of our data representing male silver eels. Upstream habitats, characterized by reduced intraspecific competition, may be particularly favorable for females who can adjust their length-at-silvering to compensate for slower growth rates (Geffroy & Bardonnnet, 2016; Helfman et al., 1987). By studying the silvering of female eels in the same study area as ours, Acou et al. (2003) found a higher abundance of females compared to males, in line with our results. Sexual dimorphism reflecting distinct life strategies (Geffroy & Bardonnnet, 2016; Helfman et al., 1987), the low proportion of males captured in our sampling, along with the significant variability among females (e.g., in terms of body length and age at silvering) (e.g., Acou et al., 2003), led us to focus solely on females. Females are assumed to follow a size-adaptation strategy, resulting in growth phases ranging from three to more than 30 years depending on habitat (Daverat et al., 2012), with considerable ecological variability, and thus survival, especially across life stages.

4.1 | Undifferentiated eels

Our results showed a high survival rate for undifferentiated eels, with minor temporal fluctuations. The survival rate estimates were in the range of other values studying this life stage (i.e., around 0.6) (Boulenger et al., 2016; Desprez et al., 2013), or even higher. Within a catchment, Edeline (2007) suggested that habitat colonization might represent a conditional evolutionary stable strategy, under the

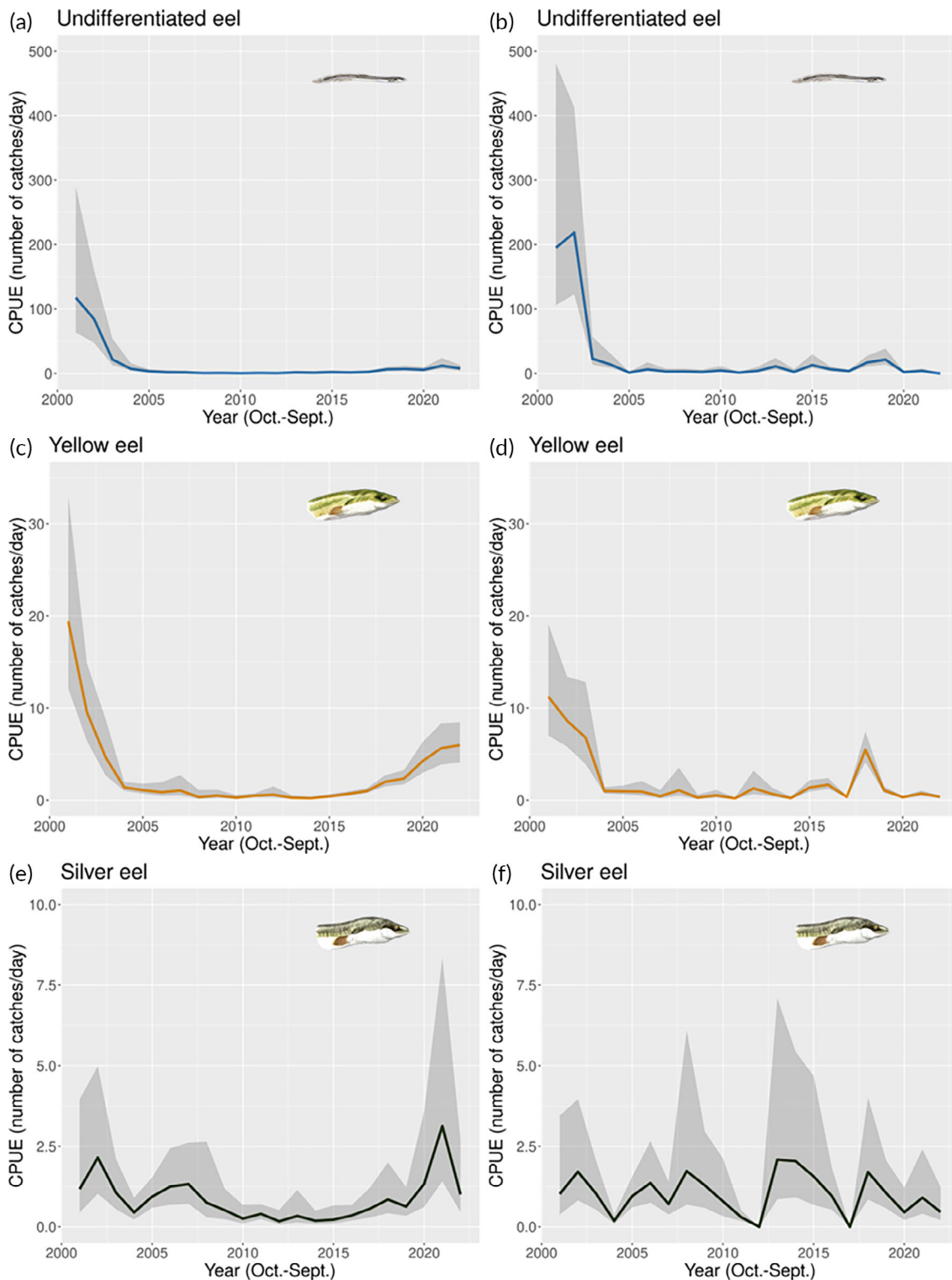


FIGURE 5 Estimates of the captures per unit effort (CPUE) (“true” number of ind.day⁻¹) for each life stage of the European eel over time (points represent the median of the CPUE and the shaded area is the credible interval at 95%). (a, c, e) Estimate of the CPUE for the all-sites monitoring (i.e., all the sampling sites with variable fishing effort over time). (b, d, f) Estimate of the CPUE for the historic-site monitoring (i.e., only the long-term site with a constant fishing effort).

assumption that reduced growth rates upstream were counterbalanced by lower mortality rates. Previous studies have suggested that density dependence could play a significant role in regulating eel

populations and might account for the variability in survival rates (Bevacqua et al., 2011; Lobón-Cerviá & Iglesias, 2008; Vollestad & Jonsson, 1988). This perspective was challenged by Cairns et al.

(2009), who did not observe significant variations in natural mortality rates in the field, instead supporting the importance of local environmental conditions on individual survival. In our study area (i.e., an upstream canal), undifferentiated eels could be less exposed to density-dependence processes, supporting the high survival rate estimated for this stage.

Previous studies have shown that the survival of European eels varies over time (Leone et al., 2016; Sadler, 1979; Vollestad & Jonsson, 1988). However, we found no seasonal variations of survival rate in our study, but only slight inter-annual variations (Leone et al., 2016, Sadler, 1979, Vollestad & Jonsson, 1988). Over just 3 years, Desprez et al. (2013) highlighted variations in survival rates depending on the year and season, with lower survival rates during the spring and summer than in autumn and winter. By contrasting, the present study estimating average parameters per season for all years combined did not allow to detect significant seasonal trends (e.g., meaning that survival rate is the same in spring, regardless of the year). To our knowledge, this is the first time that seasonal variations at the different life stages have been studied by grouping together more than 20 years of monitoring. However, environmental conditions in each season can vary considerably from one year to another, masking the “true” variations in biological parameters. Given the high plasticity of eels, temporal variations in survival may stem from extreme events rather than systematic environmental factors (Boulenger et al., 2016).

We found large credible intervals of survival rate for undifferentiated eels. This could be explained by the low number of recaptured individuals (Desprez et al., 2013), which limited the precision of survival probability estimation (e.g., some individuals were only captured twice with a significant time interval). To enhance estimation accuracy, one potential approach could involve establishing a “date of death,” indicating a predetermined time after which an individual is considered deceased. However, this method appeared unsuitable for eels due to substantial variability in silvering age, both across different sites and within sites. Another approach to improve individual recapture could involve integrating netting with electrofishing. Electrofishing might capture individuals with different habitat use tactics compared to those caught by net fishing. However, employing this method is impractical in our study system due to the deep, turbid waters, and too high conductivities.

The low detection probability at both time scales (i.e., seasonal, and annual variations) confirmed the difficulty of recapturing tagged individuals. Using a passive fishing system (i.e., fyke nets of 6-mm mesh), we could only catch individuals that were moving either in their growth habitat or to a new habitat. Capturing eels was challenging due to their varied habitat use, including residency in fresh, salt, or brackish water, or migrating between habitats (Daverat & Tomás, 2006; Feunteun et al., 2003; Panfili et al., 2012). While Laffaille et al. (2003) suggested that eels around 300 mm—corresponding to the undifferentiated life stage applied in this study (Table S1)—might change behavior, Panfili et al. (2012) found most eels directly entered and remained in the Fumemorte canal. This territorial behavior supports our findings of high survival rates (0.8 y^{-1}) and low

detection rates (0.01 y^{-1}). However, the lack of detectability could also stem from high mortality during this stage and/or its relatively short duration compared to other life stages, and/or the transformation of individuals into male silver eels, a factor not considered in this study. Extensive temporal monitoring renders the latter hypothesis unlikely. Under this scenario, we would expect to observe a significant number of individuals initially captured as undifferentiated eels transitioning to yellow eels, which was not the case (Table S1).

4.2 | Female yellow eels

Detection probabilities of yellow eels in our system were higher than those of undifferentiated eels. Female eels predominantly remained in the yellow stage throughout their continental life (Table S1 and Figure S2), thus increasing their likelihood of recapture regardless of their behavior. Like undifferentiated eels, yellow eels may exhibit a range of tactics of habitat use during their growth, leading to potential changes based on age, experience, population dynamics, and environmental factors (Feunteun et al., 2003). In this study, the high survival rate (0.9 y^{-1}) and low detection rate (0.04 y^{-1}) observed for yellow eels may support a sedentary lifestyle, consistent with findings from several previous studies (Daverat & Tomás, 2006; Feunteun et al., 2000; Laffaille et al., 2005; Panfili et al., 2012).

The survival rate is defined by an “apparent” rather than “true” survival rate. Indeed, an individual permanently leaving the study area and one dying were considered the same, that is, as no more present. Thus, apparent survival was lower or equal to true survival, depending on whether permanent emigration was zero or not. Our results on survival rates for female yellow eels were generally comparable to or possibly higher than those for undifferentiated eels, with narrower credible intervals. Depending on their growth phase, eels exhibit a particular behavior going from a more sedentary to a migrant lifestyle (Durif et al., 2005; van Ginneken et al., 2007). The elevated detection rate (0.08 q^{-1}) and the slight decline in survival rate (0.80 q^{-1}) observed during the autumn period may be attributed to the proportion of pre-migrant individuals undergoing a period of substantial growth, increased movement, and potentially exiting the study system (Durif et al., 2005). The eels inhabiting the Fumemorte canal demonstrate a relatively slower growth rate in comparison to other sites situated at the same latitude (Acou et al., 2003; Correia et al., 2021; Melià et al., 2006), indicating a strategy that prioritizes survival over a shorter time spent in continental waters.

Our findings revealed slight temporal variations in survival rates. Mediterranean regions are characterized by extremely hot summers and challenging environmental conditions, including high temperatures (Boutron et al., 2021; Hemery et al., 2022). The Fumemorte canal collects drainage waters from agricultural field drainage, enhancing seasonal and annual variations in quantity (e.g., due to irrigation), as well as quality issues (e.g., fertilizers and pesticides contamination) (Oliveira Ribeiro et al., 2005). Thus, these environmental factors may contribute to increase eel mortality and/or emigration, which results in a lower survival rate.

Transitions between life stages were rare, occurring in less than 3% of our dataset (Table S1). We assumed a constant transition rate across time and life stages, meaning that the probability of moving from undifferentiated eel to yellow eel is the same as from yellow eel to silver eel. However, other studies have observed variations in transition rates between life stages and over time (Boulenger et al., 2016; Desprez et al., 2013). Furthermore, our results revealed a lower transition probability (less than 0.1 y^{-1}) compared to other studies, which reported rates around 0.5 y^{-1} (Desprez et al., 2013), and around 0.2 y^{-1} (Boulenger et al., 2016) from undifferentiated to yellow eels. Female eels in this canal typically reach the silver stage at approximately 8 years old (Acou et al., 2003). Despite the 22-year monitoring effort, the data set only encompasses approximately two generations, thereby constraining our capacity to track the full growth stages. It is imperative to continue monitoring in order to gather further data on stage transitions and track marked eels until they reach the silver stage.

4.3 | Female silver eels

This study demonstrated that the survival rates of female silver eels were lower and their detection probabilities were higher in comparison to other stages, regardless of the time scale under consideration. The enhanced mobility of silver eels during their downstream migration renders them more susceptible to capture by passive fishing nets. Consequently, eels attempting to reach the sea exhibit increased mobility, thereby raising the probability of detection. In the Mediterranean region, downstream migration is predominantly observed during the autumn season (Durif & Elie, 2008; Laffleur et al., 2023; Righton et al., 2016; van Ginneken et al., 2007). The higher detection rate in autumn (0.22 q^{-1} compared to 0.1 q^{-1} on average for the other seasons) confirmed that silver eels had a greater probability of being captured per unit of time. The reduced survival rate in autumn (0.24 q^{-1} compared to 0.4 q^{-1} on average for the other seasons), which includes true survival and emigration, associated with the higher detection rate for this season suggested the permanent emigration of silver eels. The downstream migration of eels typically occurs in peaks in autumn, although this is less evident in systems with low flow variations (Besson et al., 2016; Cobo et al., 2014; Laffleur et al., 2023; Righton et al., 2016; van Ginneken et al., 2007). However, the deployment of our nets is not continuous, which may result in the non-detection of migration peaks in our system. The synthesis of data from over 20 years of monitoring, based on seasonal estimates of capture probabilities, enables the mitigation of these spontaneous phenomena.

4.4 | Abundance estimations and management applications

In this study, estimating detection probabilities and survival rates enabled accurate estimation of relative abundance per life stage and

over time. Comparison of abundance variations using two monitoring approaches (i.e., all-sites and historic-site) highlighted significant trends by life stage. This comparison also allowed us to validate the observations made by each monitoring system, particularly when discrepancies in abundance changes were noted. For instance, in 2018, an increase in yellow eel abundance was recorded in the historic-site monitoring but not in the all-sites monitoring. This indicates that the observed increase is likely a localized phenomenon rather than a widespread trend. Undifferentiated and yellow eels experienced a major decline in abundance in the early 2000s. This supports the decline already observed for the yellow stage at that time (see fig. 3.10 of ICES, 2022), suggesting a shared trend due to a decrease in glass eel recruitment (Bevacqua et al., 2011; ICES, 2022). In addition, the establishment of a self-sustaining Wels catfish population in the early 2000s in our study area could have represented another negative impact for this eel subpopulation through predation and/or inter-specific competition (Bevacqua et al., 2011). Survival rates by life stage provided deeper insights into abundance trends. The undifferentiated and yellow stages exhibited high survival rates (around 0.75 y^{-1}) from 2001 to 2005, indicating that fluctuations in abundance were likely influenced by factors beyond the scope of our study system or at a global scale. Bouchard et al. (2022) showed a clear increase in glass eel abundance in 2013–2014 at the Vaccarès system's entrance. While our results did not clearly indicate an increase in abundance, we did observe a slight rise in 2013 and in 2015 for undifferentiated eels only through historic-site long-term monitoring. This discrepancy indicates the potential for either a colonization of glass eels further downstream in the hydrosystem or a mortality of these individuals once they enter the hydrosystem. We observed a potential decline in survival rate for undifferentiated eels in 2012 and in 2013 (although we estimated wide credible intervals), supporting the occurrence of an adverse event affecting their survival. The variable and relatively low abundance of silver eels, when considered alongside the potential for autumn emigration (i.e., lower survival rate and higher detection rate), points to an environment appropriate for silver eel production. However, throughout the growth phase, eels face diverse challenges (e.g., parasitism and pollution), which may impede their migratory abilities (Bourillon et al., 2022; Lefebvre et al., 2002, 2004, 2012; Roche et al., 2002). Indeed, silver eels utilize the resources at their disposal to migrate to the spawning grounds. Consequently, the environmental quality plays a crucial role in the survival of eels even beyond their departure from the system (Belpaire et al., 2016; Drouineau et al., 2018; Geeraerts & Belpaire, 2010; ICES, 2015). Further examination of eel health could provide valuable insights into habitat condition and its conservation, especially within the context of the Fumemorte drainage canal.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Conceptualization: A.H., J.-C.P., and D.N. Methodology: A.H., C.B., and J.-C.P. Data curation: A.H. and D.N. Formal analyses: A.H. Writing – original draft: A.H. Writing – review and editing: A.H., C.B., J.-C.P., and D.N.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was part of A. Hoste's thesis funded by the CIFRE program from the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie, the Tour du Valat research Institute, and World Wide Fund For Nature (WWF) based in France. The authors would like to thank everyone involved in the fieldwork, particularly Pascal Contournet, the technical staff, and interns of the Tour du Valat. The illustrations of the different life stages of eels were drawn by Cyril Girard. Finally, we sincerely thank the anonymous reviewers for their valuable time and insightful feedback, which greatly contributed to the improvement of this manuscript.

ORCID

Amélie Hoste  <https://orcid.org/0000-0002-4102-7985>

Colin Bouchard  <https://orcid.org/0000-0003-0845-9492>

Jean-Christophe Poggiale  <https://orcid.org/0000-0002-3888-0096>

Delphine Nicolas  <https://orcid.org/0000-0002-9101-2271>

REFERENCES

- Acou, A., Boury, P., Laffaille, P., Crivelli, A. J., & Feunteun, E. (2005). Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Archiv für Hydrobiologie*, *164*, 237–255.
- Acou, A., Lefebvre, F., Contournet, P., Poizat, G., Panfili, J., & Crivelli, A. J. (2003). Silvering of female eels (*Anguilla anguilla*) in two subpopulations of the Rhône Delta. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, *368*, 55–68.
- Als, T. D., Hansen, M. M., Maes, G. E., Castonguay, M., Riemann, L., Aarestrup, K., Munk, P., Sparholt, H., Hanel, R., & Bernatchez, L. (2011). All roads lead to home: Panmixia of European eel in the Sargasso Sea. *Molecular Ecology*, *20*, 1333–1346.
- Aroua, S., Schmitz, M., Baloché, S., Vidal, B., Rousseau, K., & Dufour, S. (2006). Endocrine evidence that silvering, a secondary metamorphosis in the eel, is a pubertal rather than a metamorphic event. *Neuroendocrinology*, *82*, 221–232.
- Baisez, A. (2001). Optimisation des suivis des indices d'abondances et des structures de taille de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) dans un marais endigué de la côte atlantique: relations espèce-habitat. (PhD thesis, Doctorat Ecologie aquatique), Université de Toulouse III.
- 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. In J.-P. Lagardère, M.-L. B. Anras, & G. Claireaux (Eds.), *Advances in invertebrates and fish telemetry* (pp. 187–198). Springer.
- Belpaire, C., Pujolar, J. M., Geeraerts, C., & Maes, G. E. (2016). Contaminants in eels and their role in the collapse of the eel stocks. In T. Arai (Ed.), *Biology and ecology of anguillid eels* (pp. 225–250). CRC Press.
- Besson, M. L., Trancart, T., Acou, A., Charrier, F., Mazel, V., Legault, A., & Feunteun, E. (2016). Disrupted downstream migration behaviour of European silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in an obstructed river. *Environmental Biology of Fishes*, *99*, 779–791.
- Bevacqua, D., Melià, P., De Leo, G. A., & Gatto, M. (2011). Intra-specific scaling of natural mortality in fish: The paradigmatic case of the European eel. *Oecologia*, *165*, 333–339.
- Bevacqua, D., Melià, P., Gatto, M., & De Leo, G. A. (2015). A global viability assessment of the European eel. *Global Change Biology*, *21*, 3323–3335.
- Bouchard, C., Drouineau, H., Lambert, P., Boutron, O., & Nicolas, D. (2022). Spatio-temporal variations in glass eel recruitment at the entrance pathways of a Mediterranean delta. *ICES Journal of Marine Science*, *79*, 1874–1887.
- Boulenger, C., Acou, A., Gimenez, O., Charrier, F., Tremblay, J., & Feunteun, E. (2016). Factors determining survival of European eels in two unexploited sub-populations. *Freshwater Biology*, *61*, 947–962.
- Bourillon, B., Feunteun, E., Acou, A., Trancart, T., Teichert, N., Belpaire, C., Dufour, S., Bustamante, P., Aarestrup, K., Walker, A., & Righton, D. (2022). Anthropogenic contaminants shape the fitness of the endangered European eel: A machine learning approach. *Fishes*, *7*, 274.
- Boutron, O., Paugam, C., Luna-Laurent, E., Chauvelon, P., Sous, D., Rey, V., Meulé, S., Chérain, Y., Cheiron, A., & Migne, E. (2021). Hydro-saline dynamics of a shallow Mediterranean coastal lagoon: Complementary information from short and long term monitoring. *Journal of Marine Science and Engineering*, *9*, 701.
- Brown, J. H., Mehlman, D. W., & Stevens, G. C. (1995). Spatial variation in abundance. *Ecology*, *76*, 2028–2043.
- Cairns, D. K., Secor, D. A., Morrison, W. E., & Hallett, J. A. (2009). Salinity-linked growth in anguillid eels and the paradox of temperate-zone catadromy. *Journal of Fish Biology*, *74*, 2094–2114.
- Capoccioni, F., Lin, D.-Y., Iizuka, Y., Tzeng, W.-N., & Ciccotti, E. (2014). Phenotypic plasticity in habitat use and growth of the European eel (*Anguilla anguilla*) in transitional waters in the Mediterranean area. *Ecology of Freshwater Fish*, *23*, 65–76.
- Caswell, H. (2000). Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology. *Ecology*, *81*, 619–627.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation* (2nd ed.). Sinauer Associates.
- Chauvelon, P. (1998). A wetland managed for agriculture as an interface between the Rhône river and the Vaccarès lagoon (Camargue, France): Transfers of water and nutrients. *Hydrobiologia*, *373*, 181–191.
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M., & Pradel, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating C-Apture–R-Ecapture data. *Ecography*, *32*, 1071–1074.
- Cobo, F., Sánchez-Hernández, J., Vieira, R., & Servia, M. J. (2014). Seasonal downstream movements of the European eel in a southwestern Europe river (river Ulla, NW Spain). *Nova Acta Científica Compostelana* *21*.
- Cooch, E. G., & White, G. C. (2019). Chapter 5: goodness-of-fit testing. In E. G. Cooch, & G. C. White (Eds.), *Program MARK—a gentle introduction*, 19th edn. (pp. 165–204). Colorado State University.
- Copp, G. H., Daverat, F., & Bašić, T. (2021). The potential contribution of small coastal streams to the conservation of declining and threatened diadromous fishes, especially the European eel. *River Research and Applications*, *37*, 111–115.
- Cormack, R. M. (1964). Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, *51*, 429–438.
- Correia, M. J., Domingos, I., De Leo, G. A., & Costa, J. L. (2021). A comparative analysis of European eel's somatic growth in the coastal lagoon Santo André (Portugal) with growth in other estuaries and freshwater habitats. *Environmental Biology of Fishes*, *104*, 837–850.
- Côté, C. L., Castonguay, M., Kalujnaia, M. S., Cramb, G., & Bernatchez, L. (2014). In absence of local adaptation, plasticity and spatially varying selection rule: A view from genomic reaction norms in a panmictic species (*Anguilla anguilla*). *BMC Genomics*, *15*, 403.
- Daverat, F., Beaulaton, L., Poole, R., Lambert, P., Wickström, H., Andersson, J., Aprahamian, M., Hizem, B., Elie, P., Yalçın-Özdilek, S., & Gumus, A. (2012). One century of eel growth: Changes and implications. *Ecology of Freshwater Fish*, *21*, 325–336.
- Daverat, F., Limburg, K. E., Thibault, I., Shiao, J.-C., Dodson, J. J., Caron, F., Tzeng, W.-N., Iizuka, Y., & Wickström, H. (2006). Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species, *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Marine Ecology Progress Series*, *308*, 231–241.
- Daverat, F., Martin, J., Fablet, R., & Pécheyran, 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: Colonisation tactics of juvenile catadromous species. *Ecology of Freshwater Fish*, 20, 42–51.
- Daverat, F., & Tomás, J. (2006). Tactics and demographic attributes in the European eel *Anguilla anguilla* in the Gironde watershed, SW France. *Marine Ecology Progress Series*, 307, 247–257.
- Daverat, F., Tomas, J., Lahaye, M., Palmer, M., & Elie, P. (2005). Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios: Validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. *Marine and Freshwater Research*, 56, 619.
- Davey, A. J. H., & Jellyman, D. J. (2005). Sex determination in freshwater eels and management options for manipulation of sex. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15, 37–52.
- de Valpine, P., Turek, D., Paciorek, C. J., Anderson-Bergman, C., Lang, D. T., & Bodik, R. (2017). Programming with models: Writing statistical algorithms for general model structures with NIMBLE. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 26, 403–413.
- Desprez, M., Crivelli, A. J., Lebel, I., Massez, G., & Gimenez, O. (2013). Demographic assessment of a stocking experiment in European eels. *Ecology of Freshwater Fish*, 22, 412–420.
- Drouineau, H., Durif, C., Castonguay, M., Mateo, M., Rochard, E., Verreault, G., Yokouchi, K., & Lambert, P. (2018). Freshwater eels: A symbol of the effects of global change. *Fish and Fisheries*, 19, 903–930.
- Durif, C., Dufour, S., & Elie, P. (2005). The silvering process of *Anguilla anguilla*: A new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *Journal of Fish Biology*, 66, 1025–1043.
- Durif, C., Guibert, A., Elie, P., Casselman, J. M., & Cairns, D. (2009). Morphological discrimination of the silvering stages of the European eel. *American Fisheries Society Symposium*, 58, 103–111.
- Durif, C. M. F., Diserud, O. H., Sandlund, O. T., Thorstad, E. B., Poole, R., Bergesen, K., Escobar-Lux, R. H., Shema, S., & Vøllestad, L. A. (2020). Age of European silver eels during a period of declining abundance in Norway. *Ecology and Evolution*, 10, 4801–4815.
- Durif, C. M. F., & Elie, P. (2008). Predicting downstream migration of silver eels in a large river catchment based on commercial fishery data. *Fisheries Management and Ecology*, 15, 127–137.
- Edeline, E. (2007). Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Marine Ecology Progress Series*, 341, 229–232.
- Edeline, E., Beaulaton, L., Barh, R. L., & Elie, P. (2007). Dispersal in metamorphosing juvenile eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series*, 344, 213–218.
- Feunteun, E., Acou, A., Laffaille, P., & Legault, A. (2000). European eel (*Anguilla anguilla*): Prediction of spawner escapement from continental population parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 1627–1635.
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J.-M., & Acou, A. (2003). A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels: Toward a general theory. In K. Aida, K. Tsukamoto, & K. Yamauchi (Eds.), *Eel Biology* (pp. 191–213). Springer Japan.
- Geeraerts, C., & Belpaire, C. (2010). The effects of contaminants in European eel: A review. *Ecotoxicology*, 19, 239–266.
- Geffroy, B., & Bardonnet, A. (2012). Differential effects of behaviour, propensity to migrate and recruitment season on glass eels and elvers' growing performance: Young eel behaviour and growth pattern. *Ecology of Freshwater Fish*, 21, 469–482.
- Geffroy, B., & Bardonnet, A. (2016). Sex differentiation and sex determination in eels: Consequences for management. *Fish and Fisheries*, 17, 375–398.
- Gelman, A., Hwang, J., & Vehtari, A. (2014). Understanding predictive information criteria for Bayesian models. *Statistics and Computing*, 24, 997–1016.
- Gimenez, O., Lebreton, J., Choquet, R., & Pradel, R. (2018). R2ucare: An R package to perform goodness-of-fit tests for capture–recapture models. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1749–1754.
- Gimenez, O., Rossi, V., Choquet, R., Dehais, C., Doris, B., Varela, H., Vila, J.-P., & Pradel, R. (2007). State-space modelling of data on marked individuals. *Ecological Modelling*, 206, 431–438.
- Hanel, R., Marohn, L., & Westerberg, H. (2022). No new evidence for an Atlantic eels spawning area outside the Sargasso Sea. *Scientific Reports*, 12, 11778.
- Helfman, G. S., Facey, D. E., Hales, L. S., Jr., & Bozeman, E. L., Jr. (1987). Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium*, 1, 42–56.
- Hemery, G., Belenguier, L., Jussiau, F., Stamm, E., Lescuyer, F., Befeld, S., Moyne, L., Dubuis, C., Portas, M., Migne, E., & Demi, C. (2022). Rapport d'activités 2022 de la Réserve naturelle nationale de Camargue. https://www.snpn.com/wp-content/uploads/2023/06/RapportActiviteRNNC_2022IMPRESSIONHD.pdf
- ICES. (2015). Report of the workshop of a planning group on the monitoring of eel quality under the subject “development of standardized and harmonized protocols for the estimation of eel quality” (WKPGMEQ). Report, ICES expert group reports (until 2018).
- ICES. (2022). Joint EIFAAC/ICES/GFCM working group on eels (WGEEL). 23841447 bytes. ICES Scientific Reports.
- Jacoby, D. M. P., Casselman, J. M., Crook, V., DeLucia, M.-B., Ahn, H., Kaifu, K., Kurwie, T., Sasal, P., Silfvergrip, A. M. C., Smith, K. G., Uchida, K., Walker, A. M., & Gollock, M. J. (2015). Synergistic patterns of threat and the challenges facing global anguillid eel conservation. *Global Ecology and Conservation*, 4, 321–333.
- Johnston, A., Fink, D., Reynolds, M. D., Hochachka, W. M., Sullivan, B. L., Bruns, N. E., Hallstein, E., Merrifield, M. S., Matsumoto, S., & Kelling, S. (2015). Abundance models improve spatial and temporal prioritization of conservation resources. *Ecological Applications*, 25, 1749–1756.
- Jolly, G. M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52, 225–247.
- Kéry, M., & Schaub, M. (2012). Introduction. In *Bayesian population analysis using WinBUGS: A hierarchical perspective* (1st ed.). Academic Press.
- Kettle, A. J., Asbjørn Vøllestad, L., & Wibig, J. (2011). Where once the eel and the elephant were together: Decline of the European eel because of changing hydrology in southwest Europe and northwest Africa? *Fish and Fisheries*, 12, 380–411.
- Laffaille, P., Acou, A., & Guillouët, J. (2005). The yellow European eel (*Anguilla anguilla* L.) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. *Ecology of Freshwater Fish*, 14, 191–196.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Baisez, A., Robinet, T., Acou, A., Legault, A., & Lek, S. (2003). Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish*, 12, 254–264.
- Laffleur, T., Lagarde, R., Maligne, R., Simon, G., Amilhat, E., & Faliex, E. (2023). Rapport scientifique du projet FLUX3: suivi 2022–2023 du recrutement des civelles et de l'échappement des anguilles argentées dans la lagune de Bages-Sigean. CEFREM Université de Perpignan Via Domitia.
- Lebreton, J., Nichols, J. D., Barker, R. J., Pradel, R., & Spindel, J. A. (2009). Chapter 3 modeling individual animal histories with multistate capture–recapture models. In *Advances in ecological research* (pp. 87–173). Academic Press.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118.
- Lebreton, J.-D., & Pradel, R. (2002). Multistate recapture models: Modeling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, 29, 353–369.
- Lefebvre, F., Contournet, P., & Crivelli, A. J. (2002). The health state of the eel swimbladder as a measure of parasite pressure by *Anguillicola crassus*. *Parasitology*, 124, 457–463.
- Lefebvre, F., Fazio, G., Mounaix, B., & Crivelli, A. J. (2012). Is the continental life of the European eel *Anguilla anguilla* affected by the parasitic invader *Anguillicoloides crassus*? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20122916.

- Lefebvre, F., Mounaix, B., Poizat, G., & Crivelli, A. J. (2004). Impacts of the swimbladder nematode *Anguillicola crassus* on *Anguilla anguilla*: Variations in liver and spleen masses. *Journal of Fish Biology*, 64, 435–447.
- Lefebvre, F., Sergent, E., Acou, A., Lecomte-Finiger, R., & Crivelli, A. (2003). Recruitment of glass eels (*Anguilla anguilla*) on the french mediterranean coast: A comparative analysis of biometric and pigmentation characteristics during the 1974–75 and 2000–01 sampling seasons. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 368, 85–96.
- Leone, C., Zuchetta, M., Capocioni, F., Gravina, M. F., Franco, P., & Ciccotti, E. (2016). Stage-specific distribution models can predict eel (*Anguilla anguilla*) occurrence during settlement in coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 170, 123–133.
- Lobón-Cerviá, J., & Iglesias, T. (2008). Long-term numerical changes and regulation in a river stock of European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biology*, 53, 1832–1844.
- Marohn, L., Jakob, E., & Hanel, R. (2013). Implications of facultative catadromy in *Anguilla anguilla*. Does individual migratory behaviour influence eel spawner quality? *Journal of Sea Research*, 77, 100–106.
- Matondo, B. N., & Ovidio, M. (2016). Dynamics of upstream movements of the European eel *Anguilla anguilla* in an inland area of the river Meuse over the last 20 years. *Environmental Biology of Fishes*, 99, 223–235.
- Melià, P., Bevacqua, D., Crivelli, A. J., De Leo, G. A., Panfili, J., & Gatto, M. (2006). Age and growth of *Anguilla anguilla* in the Camargue lagoons. *Journal of Fish Biology*, 68, 876–890.
- Miller, M. J., Bonhommeau, S., Munk, P., Castonguay, M., Hanel, R., & McCleave, J. D. (2015). A century of research on the larval distributions of the Atlantic eels: A re-examination of the data. *Biological Reviews*, 90, 1035–1064.
- Miller, M. J., Feunteun, E., & Tsukamoto, K. (2016). Did a “perfect storm” of oceanic changes and continental anthropogenic impacts cause northern hemisphere anguillid recruitment reductions? *ICES Journal of Marine Science*, 73, 43–56.
- Naismith, I. A., & Knights, B. (1990). Studies of sampling methods and of techniques for estimating populations of eels, *Anguilla anguilla* L. *Aquaculture Research*, 21, 357–368.
- Oliveira Ribeiro, C. A., Voltaire, Y., Sanchez-Chardi, A., & Roche, H. (2005). Bioaccumulation and the effects of organochlorine pesticides, PAH and heavy metals in the eel (*Anguilla anguilla*) at the Camargue nature reserve, France. *Aquatic Toxicology*, 74, 53–69.
- Panfili, J., Boulenger, C., Musseau, C., & Crivelli, A. J. (2022). Extreme variability in European eel growth revealed by an extended mark and recapture experiment in southern France and implications for management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 79, 631–641.
- Panfili, J., Darnaude, A., Lin, Y., Chevalley, M., Iizuka, Y., Tzeng, W., & Crivelli, A. (2012). Habitat residence during continental life of the European eel *Anguilla anguilla* investigated using linear discriminant analysis applied to otolith Sr:Ca ratios. *Aquatic Biology*, 15, 175–185.
- Pankhurst, N. W. (1982). Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology*, 21, 127–140.
- Pike, C., Crook, V., & Gollock, M. (2020). *IUCN red list of threatened species: Anguilla anguilla*. IUCN Red List of Threatened Species.
- Podda, C., Palmas, F., Frau, G., Chessa, G., Culurgioni, J., Diciotti, R., Fois, N., & Sabatini, A. (2020). Environmental influences on the recruitment dynamics of juvenile European eels, *Anguilla anguilla*, in a small estuary of the Tyrrhenian Sea, Sardinia, Italy. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30, 1638–1648.
- Pradel, R., Gimenez, O., & Lebreton, J.-D. (2005). Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation*, 28, 189–204.
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Righton, D., Piper, A., Aarestrup, K., Amilhat, E., Belpaire, C., Casselman, J., Castonguay, M., Díaz, E., Dörner, H., Faliex, E., Feunteun, E., Fukuda, N., Hanel, R., Hanzen, C., Jellyman, D., Kaifu, K., McCarthy, K., Miller, M. J., Pratt, T., ... Gollock, M. (2021). Important questions to progress science and sustainable management of anguillid eels. *Fish and Fisheries*, 22, 762–788.
- Righton, D., Westerberg, H., Feunteun, E., Økland, F., Gargan, P., Amilhat, E., Metcalfe, J., Lobon-Cervia, J., Sjöberg, N., Simon, J., Acou, A., Vedor, M., Walker, A., Trancart, T., Brämick, U., & Aarestrup, K. (2016). Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea. *Science Advances*, 2, e1501694.
- Roche, H., Buet, A., & Ramade, F. (2002). Accumulation of lipophilic micro-contaminants and biochemical responses in eels from the Camargue biosphere reserve. *Ecotoxicology*, 11, 155–164.
- Sadler, K. (1979). Effects of temperature on the growth and survival of the European eel, *Anguilla anguilla* L. *Journal of Fish Biology*, 15, 499–507.
- Seber, G. A. F. (1965). A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, 52, 249–259.
- Teichert, N., Bourillon, B., Suzuki, K., Acou, A., Carpentier, A., Kuroki, M., Righton, D., Trancart, T., Virag, L.-S., Walker, A., Otake, T., & Feunteun, E. (2023). Biogeographical snapshot of life-history traits of European silver eels: Insights from otolith microchemistry. *Aquatic Sciences*, 85, 39.
- Tesch, F.-W. & Bartsch P. (2003). *The eel* (Vol.15). Blackwell Science.
- van Ginneken, V., Durif, C., Balm, S. P., Boot, R., Verstegen, M., Antonissen, E., & van Den Thillart, G. (2007). Silvering of European eel (*Anguilla anguilla* L.): Seasonal changes of morphological and metabolic parameters. *Animal Biology*, 57, 63–77.
- Vélez-Espino, L. A., & Koops, M. A. (2010). A synthesis of the ecological processes influencing variation in life history and movement patterns of American eel: Towards a global assessment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20, 163–186.
- 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. *Journal of Animal Ecology*, 57, 983–997.
- Watanabe, S. & Opper, M. (2010). Asymptotic equivalence of Bayes cross validation and widely applicable information criterion in singular learning theory. *Journal of Machine Learning Research*, 11(12).
- Watanabe, S. (2021). WAIC and WBIC for mixture models. *Behaviormetrics*, 48, 5–21.
- Wright, R. M., Piper, A. T., Aarestrup, K., Azevedo, J. M. N., Cowan, G., Don, A., Gollock, M., Rodriguez Ramallo, S., Velterop, R., Walker, A., Westerberg, H., & Righton, D. (2022). First direct evidence of adult European eels migrating to their breeding place in the Sargasso Sea. *Scientific Reports*, 12, 15362.
- Zompola, S., Katselis, G., Koutsikopoulos, C., & Cladas, Y. (2008). Temporal patterns of glass eel migration (*Anguilla anguilla* L. 1758) in relation to environmental factors in the Western Greek inland waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80, 330–338.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

How to cite this article: Hoste, A., Bouchard, C., Poggiale, J.-C., & Nicolas, D. (2024). European eel (*Anguilla anguilla*) survival modeling based on a 22-year capture-mark-recapture survey of a Mediterranean subpopulation. *Journal of Fish Biology*, 1–16. <https://doi.org/10.1111/jfb.15939>

Supporting Information

This file contains additional information on Methods and Results for

European eel (*Anguilla anguilla*) survival modelling based on a 22-year capture-recapture survey of a Mediterranean subpopulation

by Amélie Hoste et al.,

Data selection

Table S1: Summary of our dataset. This table provides information on the different life stages of eels (i.e., undifferentiated, yellow, and silver) and the number of individuals that underwent a life stage change (i.e., there are 72 individuals captured as undifferentiated eels and then recaptured as yellow eels). We have knowledge of the stage change for less than 3% of the individuals. The mean duration of monitoring corresponds to the average duration (in weeks) between the first capture and the last capture of eels at a given life stage.

	Undifferentiated eel	Transition from undifferentiated to yellow eel	Yellow eel	Transition from yellow to silver eel	Silver eel
Number of individuals caught at a given life stage (% of the data)	1610 (27.40%)	72 (1.31%)	2239 (40.82%)	61 (1.11%)	1503 (29.35%)
Mean length (mm) (min-max)	314 (153-482)	X	557 (363-825)	X	699 (430-926)
Mean duration of monitoring (week) (min-max)	57 (0.4-198)	X	79 (0.7-427)	X	17 (0.4-101)

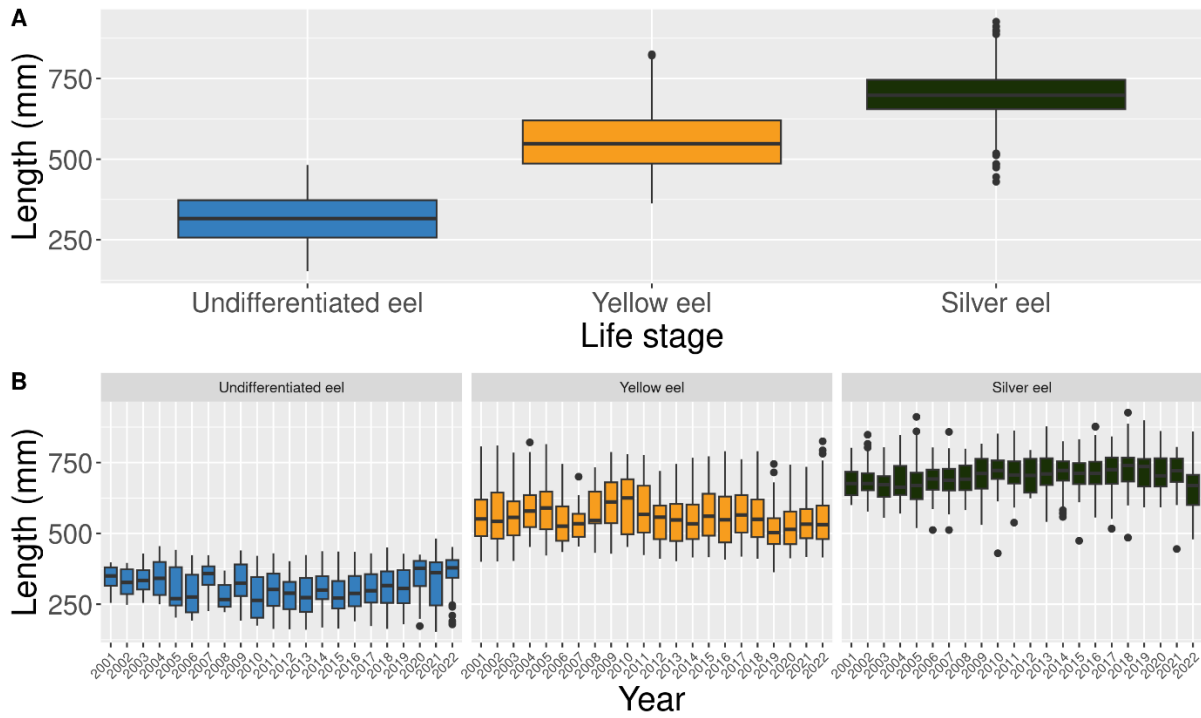


Figure S1: A- Boxplot of individual length by life stage during the entire survey, B- boxplot of individual length for each life stage over years.

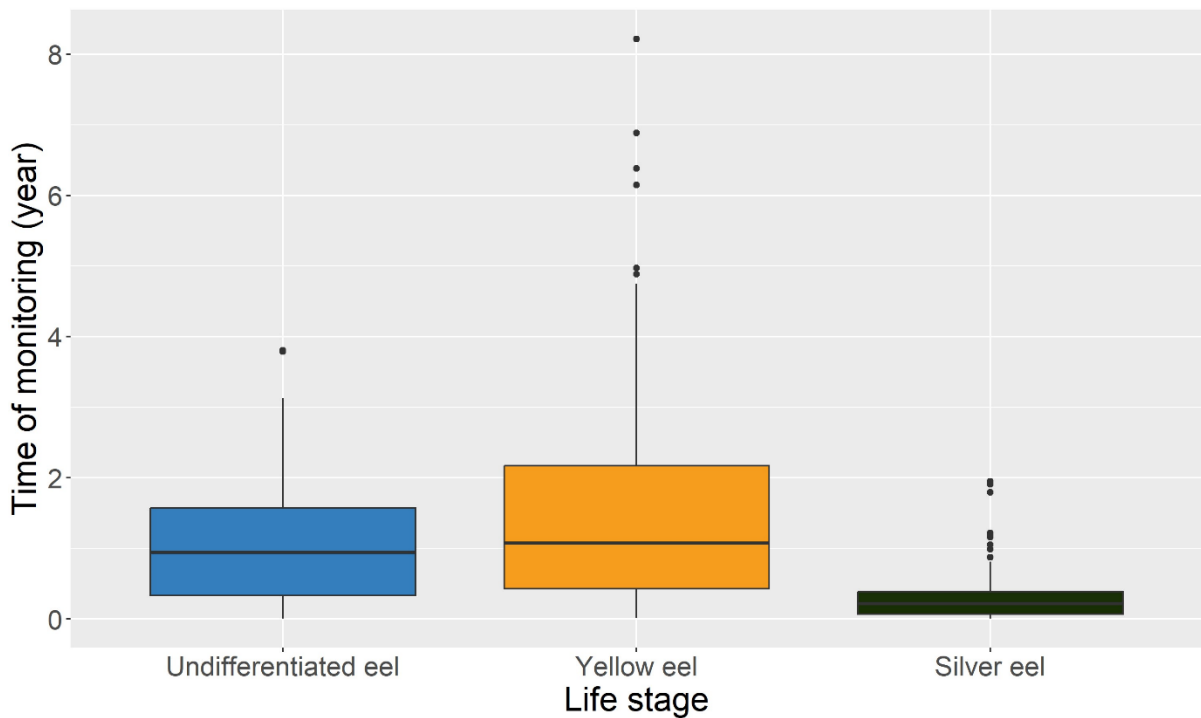


Figure S2: Boxplot of the individual monitoring time by stage

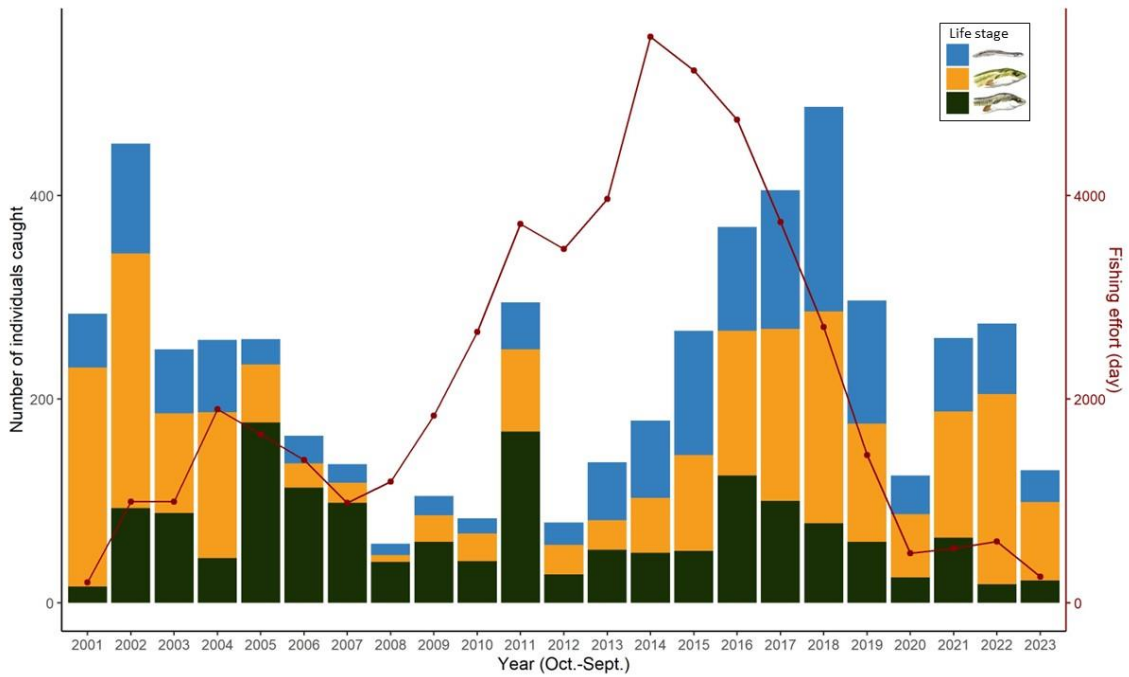


Figure S3: Barplot representing the number of individuals captured per life stage and the fishing effort (in red) carried out per year (all seasons combined). The fishing effort represents the fishing time, i.e., the duration between two net visits for each fishing net. This effort is summed for all nets deployed during a year. Thus, the fishing effort per year represents the duration for which the nets were in place for all stations used during that year. Given the annual variations in the number of nets and stations used, it is relevant to observe the fluctuations in this fishing effort over time.

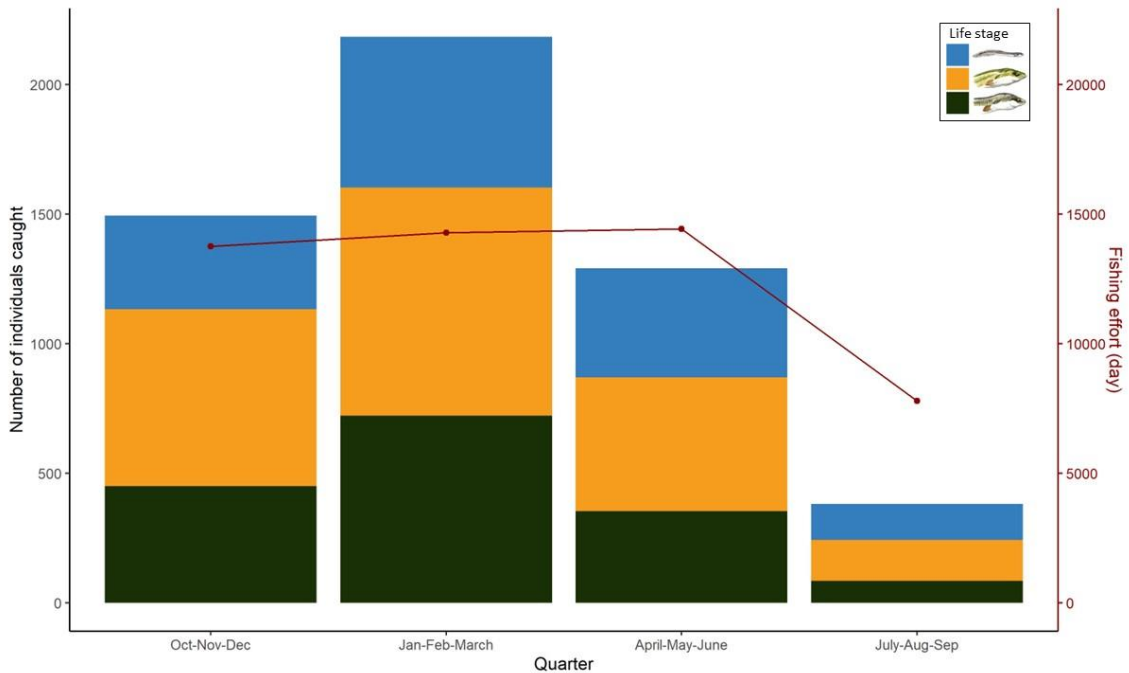


Figure S4: Barplot representing the number of individuals captured per life stage and the fishing effort (in red) carried out per season (aggregating all years). The fishing

effort represents the fishing time, i.e., the duration between two net visits for each fishing net. This effort is summed for all nets deployed during a season. Thus, the fishing effort per season represents the duration for which the nets were in place for all stations used during that season (all years combined). Given the seasonal variations in the number of nets and stations used, it is relevant to observe the fluctuations in this fishing effort over time.

Table S2: Example of a m-array dataset with a monitoring from 2001 to 2005. The “x” represents the impossible opportunities defined by the model (i.e., an individual cannot go back to a previous growth stage or go directly from undifferentiated eel (U) to silver eel (S); see *Capture-mark-recapture models* part for more details) and the “-” are for cases that do not exist. For instance, among individuals caught and tagged in 2001 in undifferentiated stage (first row of the table), 6 individuals of them were recaptured for the first time in 2002 in undifferentiated stage, one of them in 2002 in yellow stage (Y), in 2003 there was 0 recapture in undifferentiated stage, neither in yellow stage nor silver stage. 7 individuals which are first captured in 2001 in undifferentiated stage were first recaptured in 2004 in undifferentiated stage, 0 individual was recaptured in yellow and silver stages, etc. The last column informed that 2 individuals which were marked in 2001 and identified in undifferentiated stage were never recaptured. Therefore, 20 individuals were tagged in 2001 as undifferentiated eel and recaptured at different time and stage occasion (except 2 of them which were never recaptured).

	2002.U	2002.Y	2002.S	2003.U	2003.Y	2003.S	2004.U	2004.Y	2004.S	2005.U	2005.Y	2005.S	never
2001.U	6	1	x	0	0	0	7	0	0	4	0	0	2
2001.Y	x	8	1	0	0	2	0	1	0	0	2	0	9
2001.S	x	x	4	0	0	0	0	0	2	0	0	0	10
2002.U	-	-	-	0	1	x	0	0	0	0	0	0	9
2002.Y	-	-	-	x	12	0	0	2	0	0	0	0	6
2002.S	-	-	-	x	x	5	0	0	4	0	0	3	4
2003.U	-	-	-	-	-	-	1	0	x	8	0	0	5
2003.Y	-	-	-	-	-	-	x	4	0	0	0	1	3
2003.S	-	-	-	-	-	-	x	x	8	0	0	4	12
2004.U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	7	x	9
2004.Y	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	11	7	8
2004.S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	9	11

Results

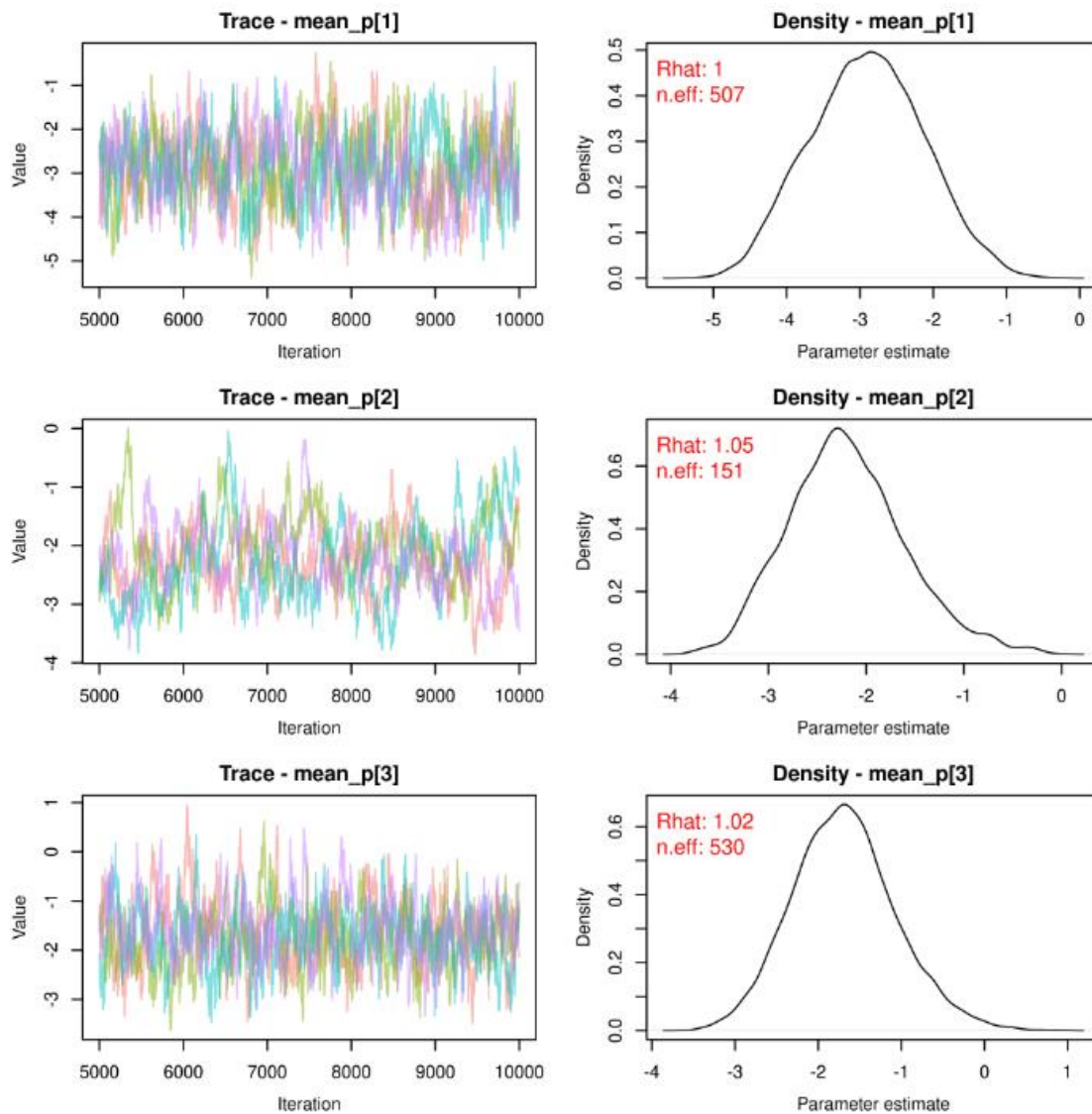


Figure S5: Convergence of three posteriors (the mean of the detection probability of each stage on the logit scale)

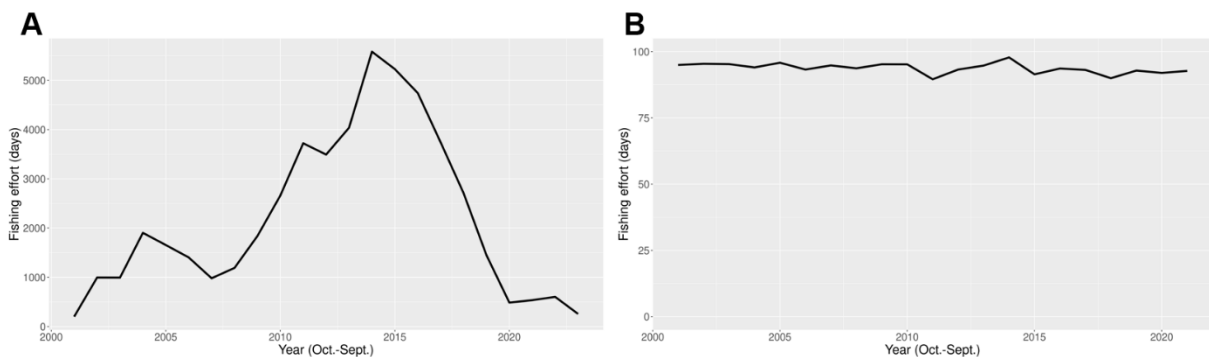
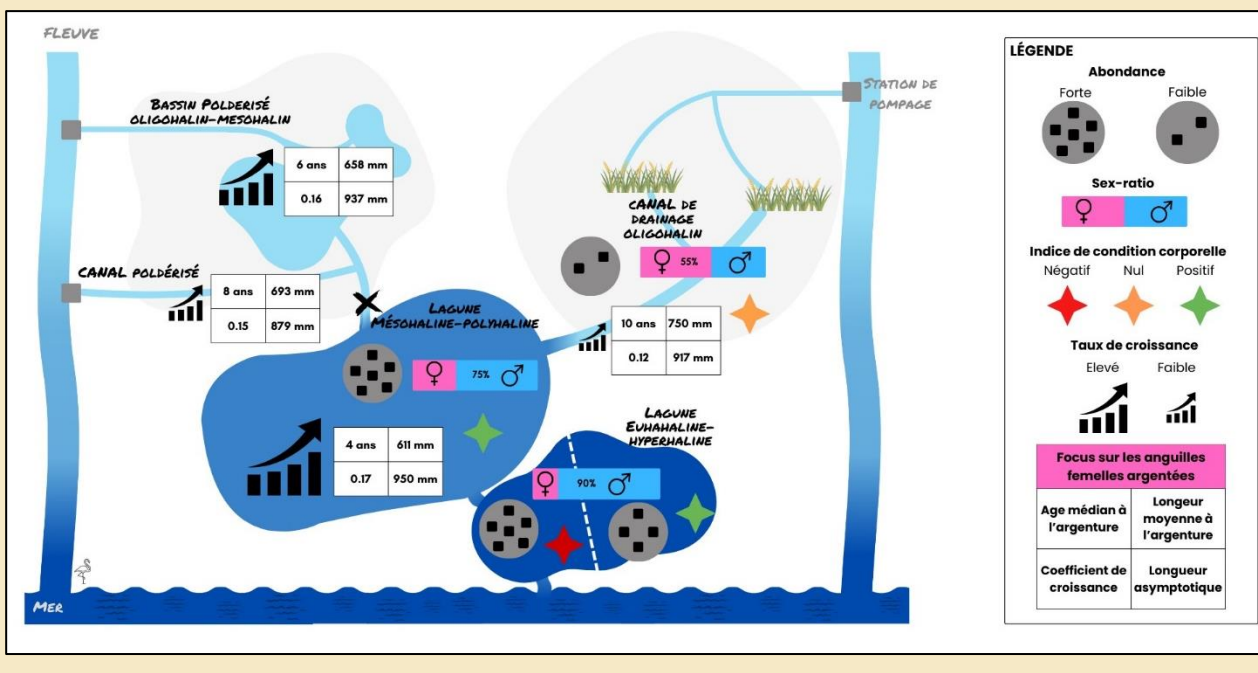


Figure S6: Variation of the fishing effort over time, A- for all-sites monitoring (i.e., all sampling sites) and B- for historic-site monitoring (i.e., only the long-term monitoring site) (in days)

A RETENIR

- Un fort déclin de l'abondance des sous-populations en Camargue a été observé au début des années 2000.
- Les sous-populations d'anguilles européennes au sein du complexe lagunaire du Vaccarès ont présenté des abondances et des traits d'histoire de vie variés.
- Les mêmes tendances que celles observées à large échelle dans des études précédentes ont été ici retrouvées à l'échelle du delta : les milieux saumâtres à salés ont été associés avec de fortes abondances d'anguilles, un taux de croissance élevé et un sex-ratio favorable aux mâles. En revanche, les milieux d'eau douce ont montré de faibles abondances, un taux de croissance réduit, un âge et une longueur à l'argenture plus élevés, ainsi qu'un sex-ratio en faveur des femelles.
- Au sein des milieux d'eau douce, des taux de croissance plus élevés ont été obtenus pour les anguilles vivant dans ou à proximité de marais que pour celles associées uniquement à un canal de drainage.
- Une forte variabilité inter-site (entre les sous-populations) et intra-site (entre les individus) de la condition corporelle, de l'âge et la longueur à l'argenture ainsi que du taux de croissance a été observée.
- Les meilleures conditions pour la production d'anguilles argentées ont été obtenues dans l'étang du Vaccarès, avec une bonne condition corporelle, un taux de croissance élevé, un âge à l'argenture précoce et une abondance importante à tous les stades de vie. Cependant, une augmentation de la salinité au sein de l'étang pourrait affecter négativement l'abondance des anguilles.
- Les anguilles associées au canal du Fumemorte présentaient les abondances et les taux de croissance les plus faibles par rapport aux autres sites étudiés, mais bénéficiaient de taux de survie élevés. Ce milieu d'eau douce apparaît donc propice à la production d'anguilles argentées femelles, bien que dans des quantités relativement inférieures par rapport aux environnements plus salés.



Chapitre 4 : Identification de l'utilisation des habitats chez l'anguille européenne en milieu lagunaire méditerranéen



©S. Ceyte

ARTICLE

Hoste A., Daverat F., Siréjol J., Barbotin G., Brion E., Danhiez F., Pécheyran C., Poggiale J.-C., Nicolas D. 2024. Living in a complex and challenging Mediterranean lagoon: retrospective analysis of habitat use and stressful experiences of European eels (*Anguilla anguilla*).
En préparation pour PCI Ecology.

Les études du **chapitre 3** ont montré que les sous-populations d'anguilles européennes présentaient des abondances et des traits d'histoire de vie variés en fonction de leur habitat. Ces travaux se sont basés sur l'hypothèse que les anguilles adopteraient un comportement sédentaire durant leur phase de croissance. Autrement dit, les individus capturés dans un site spécifique seraient représentatifs des conditions environnementales de ce milieu. Cependant, certains individus opteraient pour un comportement « nomade » en utilisant plusieurs habitats au cours de leur croissance (Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012; Teichert et al., 2023). L'objectif de ce chapitre est d'évaluer les tactiques d'utilisation de l'habitat par l'anguille pendant sa phase de croissance, en utilisant deux approches complémentaires :

- 4.1 La première approche s'est focalisée sur l'évaluation du **degré de sédentarité** de l'anguille à l'intérieur d'un canal d'eau douce à partir des 22 ans de données de CMR. Un modèle bayésien multi-sites a permis d'estimer la fidélité des anguilles à leur site de capture au cours du temps.
- 4.2 La seconde méthode a utilisé l'analyse microchimique des otolithes pour identifier les **tactiques d'utilisation de l'habitat** par l'anguille. Cette technique a permis de retracer les différents milieux aquatiques que l'anguille a explorés durant sa phase de croissance. → [Article 3](#)

4.1. Evaluation des déplacements de l'anguille à l'intérieur d'un canal d'eau douce

L'objectif de la présente étude est d'estimer les taux de déplacement des anguilles à l'intérieur du canal du Fumemorte à partir de données de CMR. Un modèle bayésien multi-sites a été utilisé afin de déterminer si un individu était recapturé dans le même secteur que lors de sa capture précédente ou dans un secteur différent. Le degré de sédentarité des anguilles est ainsi évalué en analysant leur site de recapture : une recapture dans le même secteur indiquerait un comportement sédentaire, tandis qu'un changement de secteur suggérerait un déplacement.

Depuis 2001, un suivi de CMR est réalisé sur une portion de 3 km du canal, comprenant 16 sites d'échantillonnage, ainsi qu'un site supplémentaire situé 5 km en aval, près de l'embouchure (Figure 4.1). Une forte variation de l'effort de pêche a été observée au cours du temps, en raison de la variation du nombre de sites échantillonnés selon les mois et les années. Cependant, au minimum, deux stations ont été systématiquement échantillonnées (une depuis 2001 et la seconde depuis 2013), une semaine par mois toute l'année. Afin de limiter les biais dus à l'échantillonnage et à la proximité entre certains sites, l'ensemble des 17 sites ont été regroupés en 5 secteurs (Figure 4.1) :

- secteur 1 : aval du canal (avec 1 seul site), à proximité de l'embouchure de l'étang du Vaccarès
- secteur 2 : entre l'aval et le centre du canal (regroupant 4 sites)
- secteur 3 : centre du canal (regroupant 2 sites)

- secteur 4 : entre le centre et le secteur le plus en amont canal (regroupant 5 sites)
- secteur 5 : amont du canal (regroupant 5 sites)

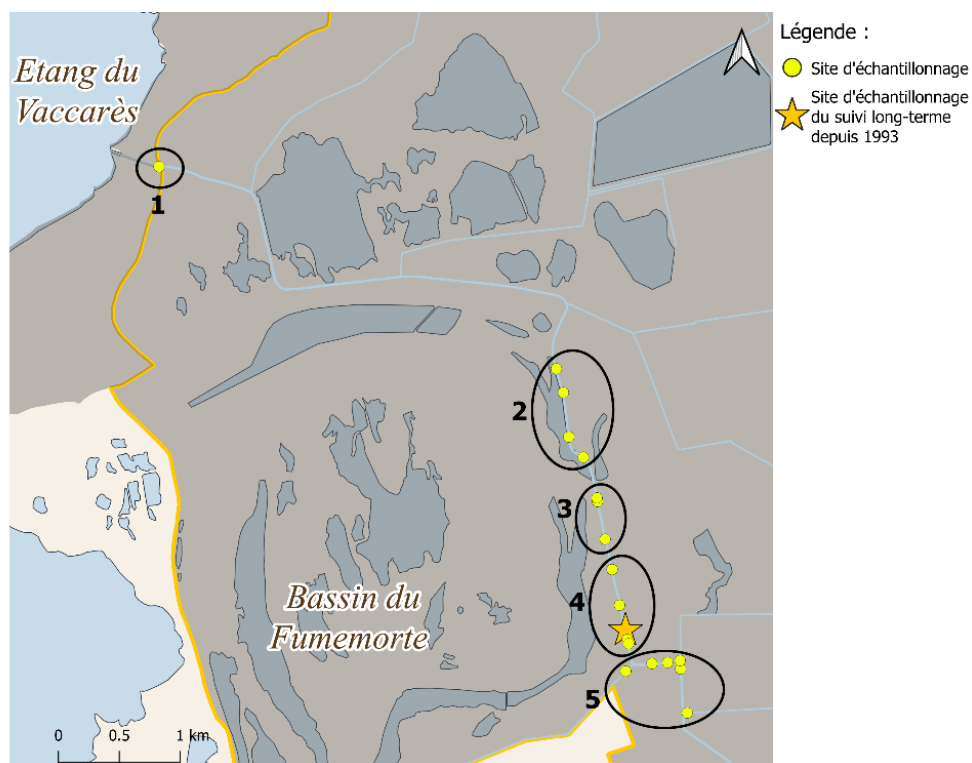


Figure 4.1 : Carte du bassin du Fumemorte représentant les 5 secteurs regroupant plusieurs sites d'échantillonnage.

En se basant sur la même méthodologie que pour les modèles multi-états (partie 3.3), un modèle multi-sites a été réalisé pour estimer les taux de détection, de survie et de transition des anguilles entre les secteurs pour une période de temps donnée. Les taux de transition traduisent les mouvements de l'anguille entre différents secteurs. Par conséquent, un taux de transition élevé entre deux secteurs indique que les anguilles se déplacent fréquemment entre ces zones. Ce modèle part du postulat que tous les déplacements entre les secteurs sont possibles, par exemple un individu capturé dans le secteur 5 (à l'amont) peut être recapturé la fois suivante dans le secteur 1 (à l'aval) ou dans n'importe quel autre secteur.

Le modèle s'est focalisé sur l'analyse des taux de transition entre secteurs en fonction des saisons. Le canal du Fumemorte a un fonctionnement hydrologique saisonnier, avec un fort apport d'eau douce pour l'irrigation des cultures pendant la période estivale. Lors des épisodes de sécheresse, en automne et en hiver, des remontées d'eau salée de l'étang du Vaccarès ont été observées jusqu'au centre du canal. Les modifications de débit, de hauteur d'eau et de salinité peuvent influencer les comportements des anguilles (Acou et al., 2008; Trancart et al., 2018). Enfin, les anguilles argentées, prêtes pour leur migration transocéanique, débutent leur dévalaison durant l'automne (Cobo et al., 2014; Lagarde et al., 2023; Teichert et al., 2020). Afin d'étudier les grandes tendances au cours des saisons, des saisons « moyennes » ont été définies en regroupant l'ensemble des 22 années d'échantillonnage. L'analyse des déplacements des anguilles au sein du canal s'est ainsi

focalisée sur les données trimestrielles. Comparé aux modèles multi-états, les anguilles ne sont pas différenciées en fonction de leur stade de vie. Cependant, le même raisonnement est appliqué pour la construction du modèle multi-sites. Au lieu d'étudier les taux de transition entre les stades de vie, le modèle multi-sites estime des taux de transition entre les secteurs. En d'autres termes, cette approche vise à déterminer la probabilité qu'un individu soit capturé dans le secteur X sachant qu'il est en vie et qu'il a été capturé dans le secteur Y lors de sa dernière capture (Figure 4.2).

Cinq modèles ont été étudiés (Tableau 4.1). Tous les modèles ayant bien convergé ont été classés en utilisant le critère d'information largement applicable (WAIC). Ce critère permet d'estimer l'erreur de prédiction attendue d'un modèle. Il évalue l'ajustement du modèle tout en pénalisant sa complexité, facilitant ainsi la sélection du modèle en équilibrant précision et simplicité (Gelman et al., 2014; Watanabe, 2021, 2010). Le modèle le plus parcimonieux a été sélectionné en fonction de la valeur du WAIC la plus faible (Gelman et al., 2014). Le modèle retenu présentait des taux de survie et de détection variables dans le temps, et des taux de transition dépendants des secteurs (Tableau 4.1).

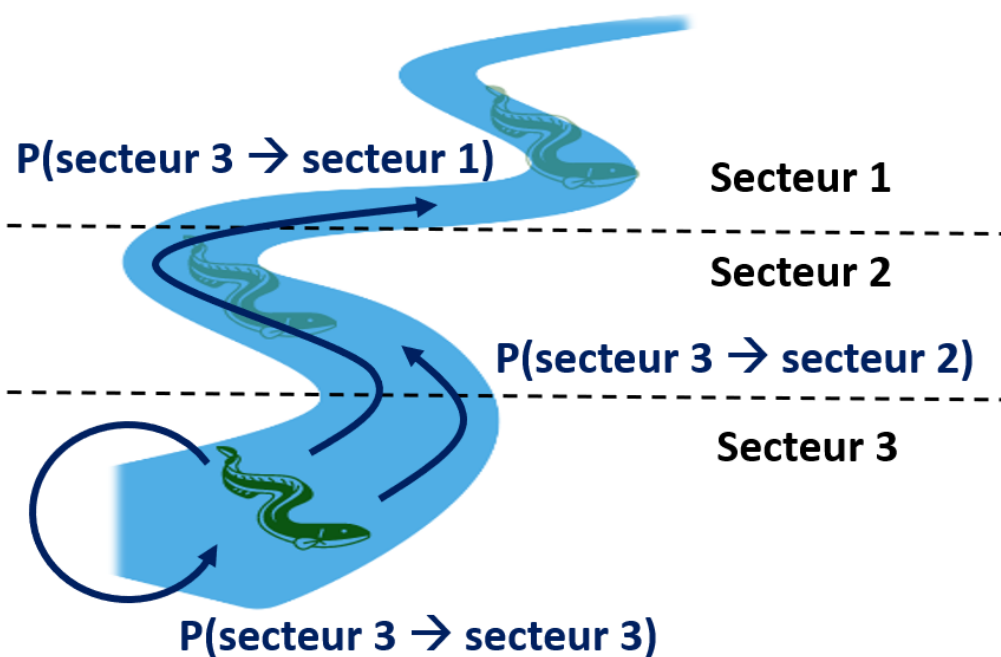


Figure 4.2 : Schéma simplifié du modèle multisite représentant les probabilités de transition d'un individu capturé dans le secteur 3. Cet individu peut soit rester dans le même secteur (secteur 3), soit se déplacer dans le secteur 2 ou être recapturé dans le secteur 1.

Tableau 4.1 : Comparaison des modèles basée sur les valeurs du WAIC et de leur description selon l'estimation des paramètres (c.-à-d., taux de survie, de détection et de transition) définis comme constant, variant en fonction du temps et/ou des secteurs. En gras, cela correspond au modèle retenu avec la plus faible valeur du WAIC.

Modèle	WAIC	Description du modèle
$\varphi(*)p(*)\psi(*)$	5153.99	Taux de survie constant dans le temps et par secteur Taux de détection constant dans le temps et par secteur Taux de transition constant dans le temps et par secteur
Temps comme effet fixe		
$\varphi(t)p(t)\psi(*)$	4833.57	Taux de survie dépendant du temps Taux de détection dépendant du temps Taux de transition constant dans le temps et par secteur
$\varphi(t)p(t)\psi(t)$	4847.77	Taux de survie dépendant du temps Taux de détection dépendant du temps Taux de transition dépendant du temps
$\varphi(t)p(t)\psi(i)$	4610.36	Taux de survie dépendant du temps Taux de détection dépendant du temps Taux de transition dépendant du secteur
$\varphi(t)p(t)\psi(t, i)$	4644.58	Taux de survie dépendant du temps Taux de détection dépendant du temps Taux de transition dépendant du temps et du secteur

Le modèle retenu est celui dont les taux de transition diffèrent uniquement entre secteurs, il est donc important de les considérer de manière distincte. Cependant, l'absence d'effet saisonnier dans les taux de transition dans le modèle retenu indique que les saisons ne semblent pas avoir d'impact significatif sur les déplacements des anguilles. Ce résultat, bien qu'étonnant, s'expliquerait par le regroupement de plus de 20 ans de données. Cette approche a probablement atténué les variations saisonnières d'une année à l'autre. Cette limite de construction du modèle a déjà été abordée dans le contexte des modèles multi-états (partie 3.3).

Les résultats des taux de transition entre les secteurs (Figure 4.3) ont montré qu'un individu a plus de 60 % de chance d'être recapturé dans le même site que lors de sa précédente capture dans les secteurs 2, 3 et 4, suggérant un comportement sédentaire pour ces secteurs. En revanche, le secteur 1 a un taux de recapture de seulement 0.2. Ce secteur, éloigné de la zone de marquage et proche de l'embouchure, refléterait plutôt la dynamique de dévalaison des anguilles. En effet, aucune anguille capturée dans ce secteur n'a été marquée, empêchant d'étudier la sédentarité dans cette zone. De plus, l'absence d'effet saisonnier (trimestriel) dans les taux de transition n'a pas permis d'identifier une période de dévalaison marquée en automne. Cela pourrait s'expliquer par une période de dévalaison étendue de l'automne au printemps (Lagarde et al., 2023) ou par des variations interannuelles des pics de dévalaison, ne permettant pas de détecter un patron de dynamique de dévalaison clair. Enfin, les anguilles capturées à l'amont du canal, dans le secteur 5, avaient des taux de transition similaires, que ce soit dans le secteur 4 ou le secteur 5. Tous les individus sont relâchés dans le secteur 3, excepté ceux du secteur 1 qui sont relâchés directement dans le même secteur. Une explication possible pour les

anguilles capturées dans le secteur 5 est qu'elles aient été recapturées dans le secteur 4 en tentant de rejoindre leur site d'origine. Cette hypothèse renforce l'idée que les anguilles adopteraient un mode de vie sédentaire pendant leur phase de croissance.

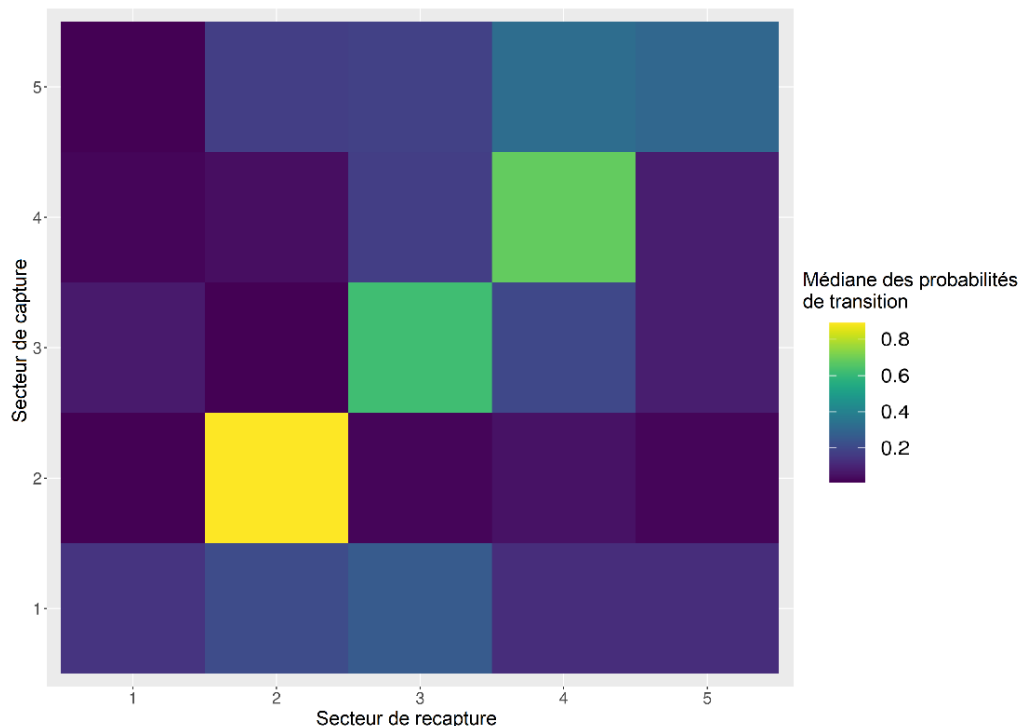


Figure 4.3 : Matrice des probabilités de transition entre les différents secteurs du canal du Fumemorte.

L'analyse des données collectées grâce au suivi de CMR de plus de 20 ans a permis d'étudier les déplacements des anguilles au sein d'un canal d'eau douce. Ces résultats confirment le comportement majoritairement sédentaire des anguilles, comme l'avait déjà révélé une précédente étude (Panfili et al., 2012). Le canal de drainage est soumis à un régime hydraulique saisonnier marqué, principalement influencé par les activités agricoles, limitant les variations interannuelles. Pourtant, aucune influence saisonnière sur les déplacements des anguilles n'a été observée dans cette étude. Ainsi, aucune période précise de dévalaison n'a été identifiée. Cela pourrait s'expliquer par la forte proportion d'anguilles jaunes capturées (plus de 40 % des données), qui masquerait le comportement migratoire des anguilles argentées. Pour améliorer les modèles bayésiens multi-sites de CMR, il serait intéressant de considérer le stade de vie de l'anguille. En effet, plusieurs études ont montré des comportements différents selon leur stade de vie (Durif et al., 2005). Cependant, le manque de données de recapture empêche, pour l'instant, la mise en place de ce modèle. De plus, les pics de dévalaison étant ponctuels et l'échantillonnage se limitant à une semaine par mois, il est possible de les manquer. C'est pourquoi un suivi télémétrique (RFID et acoustique) des anguilles a été instauré pour suivre la dynamique de dévalaison des anguilles du bassin des Grandes Cabanes et du bassin du Fumemorte depuis les années 2020 (projet [COLAGANG](#)). L'intérêt de la

téléométrie est de pouvoir suivre en continu, *in situ*, le déplacement des individus et de détecter les pics de dévalaison sans avoir à les recapturer.

Cette étude est limitée aux individus capturés dans le système, sans considérer ceux qui ont quitté le canal. Des déplacements d'anguilles entre ce canal et l'étang du Vaccarès ont déjà été observés grâce à l'analyse microchimique des otolithes (Panfili et al., 2012). Cette présente étude n'a pas montré de tels déplacements, probablement en raison du faible taux de recapture des anguilles et parce que le suivi s'est concentré principalement au centre du canal. Les anguilles effectuant des mouvements entre l'étang du Vaccarès et le canal du Fumemorte pourraient être localisées plus près de l'embouchure. Ainsi, l'analyse microchimique des otolithes offre des perspectives supplémentaires pour mieux comprendre les tactiques d'utilisation de l'habitat par les anguilles tout au long de leur vie (Capoccioni et al., 2014b; Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012).

4.2. Caractérisation des tactiques d'utilisation de l'habitat des anguilles pendant leur phase de croissance

Résumé étendu de l'article :

Les résultats de la précédente étude ont renforcé l'hypothèse selon laquelle les anguilles seraient majoritairement sédentaires au sein d'un canal d'eau douce. Cependant, ces travaux se limitaient à un seul type d'habitat et ne prenaient pas en compte la diversité des habitats présents dans un complexe lagunaire. Cette nouvelle étude vise à apporter de nouvelles connaissances à ce sujet en examinant la connectivité des habitats en Camargue grâce à l'analyse microchimique des otolithes des anguilles capturées dans différents milieux. Ainsi, l'objectif principal est de décrire les caractéristiques environnementales des habitats auxquelles les anguilles ont été exposées et d'identifier les tactiques d'utilisation de l'habitat par les anguilles dans cet écosystème.

Les complexes lagunaires méditerranéens se distinguent par une gestion hydraulique régulée par l'homme, marquée par la présence de nombreuses vannes destinées à répondre aux divers besoins en eau des activités humaines. Cependant, ces aménagements perturbent la connectivité hydraulique de ces écosystèmes. Ces milieux, composés d'une diversité d'habitats de salinité variable, sont sujets à des phénomènes d'eutrophisation. Cela peut conduire à des conditions hypoxiques susceptibles d'affecter le comportement et la survie de l'anguille. L'étude de la microchimie des otolithes a permis d'explorer les déplacements des anguilles à travers différents gradients de salinité, c'est-à-dire de milieux oligohalins à euhalins, et d'identifier de potentielles conditions anormales qui pourraient être liées à l'hypoxie. Afin d'analyser les changements environnementaux, une approche bayésienne a été utilisée, basée sur un modèle de Markov caché. Cette méthode reconstruit les tactiques d'utilisation de l'habitat individuel en déduisant la séquence temporelle des variables d'état caché à partir des

rappports strontium/calcium (Sr:Ca) et baryum/calcium (Ba:Ca) observés pour les variations de salinité, ou des ratios manganèse/magnésium (Mn:Mg) et Sr:Ca pour les événements considérés comme anormaux. Le ratio Mn:Mg a révélé être un bon indicateur pour identifier des conditions hypoxiques chez le cabillaud. Ainsi, l'étude de ces différents ratios donnerait un aperçu plus complet des conditions environnementales subies par le poisson au cours de sa vie. En effet, les états identifiés par le modèle indiquent des conditions environnementales variables, à savoir des habitats avec différentes salinités dans le premier cas et la présence ou l'absence de conditions anormales qui pourraient correspondre à de l'hypoxie dans le second.

L'étude s'est intéressée à la connectivité à l'intérieur des deux types d'hydrosystèmes qui constituent le delta du Rhône : l'hydrosystème lagunaire du Vaccarès et les bassins poldérisés. Deux sites d'échantillonnage dans chacun des deux types d'hydrosystème ont été sélectionnés : (i) un milieu plus vaste présentant une plus grande diversité d'habitats (dont des herbiers) (l'étang du Vaccarès et le domaine des Grandes Cabanes), et (ii) un canal de drainage d'eau douce (le canal du Fumemorte et le canal de la Sigoulette, respectivement). Un total de 150 anguilles jaunes et argentées a été analysé : 59 capturées dans l'étang du Vaccarès et 35 dans le canal du Fumemorte, 56 aux Grandes Cabanes et 34 dans le canal de la Sigoulette.

Les résultats montrent une grande variété de tactiques d'utilisation des habitats. Afin de considérer les mêmes variations environnementales au sein d'un même habitat au cours du temps, l'analyse s'est focalisée sur les quatre dernières années de vie des individus pour étudier la même période (2017-2020) pour tous les individus. Durant ces quatre années étudiées, la majorité des anguilles (68 %) sont restées dans un même milieu caractérisé par des conditions soit oligohalines (49 %), soit mésohalines (11 %) soit polyhalines à euhalines (8 %). Ces résultats confirment le comportement préférentiellement sédentaire de l'anguille (Correia et al., 2021; Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012). Environ 30 % des individus ont opté pour un comportement nomade, se déplaçant entre au moins deux de ces différents environnements. Parmi ces nomades, plus de 40 % ont expérimenté les trois habitats, passant plus de temps dans le milieu oligohalin.

L'analyse des rapports Mn:Mg, Sr:Ca et Ba:Ca a révélé que 64 % des anguilles ont subi au moins un événement anormal durant les quatre dernières années de leur vie, qui pourrait être associé à des phénomènes hypoxiques. Ces événements anormaux ont été principalement détectés chez les anguilles capturées dans l'étang du Vaccarès, une lagune saumâtre qui a connu une augmentation significative de la salinité (Figure A.2) et de la pollution. Par ailleurs, l'étang du Vaccarès a subi une disparition drastique des herbiers de zostères (*Zostera noltei*), avec un taux de recouvrement passant de 15 % en 2017 à moins de 3 % en 2019, et approchant zéro en 2020. Ces prairies marines, en plus de fournir un refuge aux anguilles, contribuaient également à l'oxygénation de l'eau. La présence de ces phénomènes anormaux dans les otolithes indiquerait que les anguilles ont subi ces conditions plutôt que de les fuir. Toutefois, des études supplémentaires sont nécessaires pour mieux comprendre l'origine et les conséquences de ces phénomènes sur la croissance de l'anguille.

Living in a complex and challenging Mediterranean lagoon: retrospective analysis of habitat use of European eels (*Anguilla anguilla*)

Amélie Hoste, Françoise Daverat, Juliette Siréjol, Gaelle Barbotin, Emilie Brion, François Danhiez, Christophe Pécheyran, Jean-Christophe Poggiale, Delphine Nicolas

Abstract:

The European eel (*Anguilla anguilla*) is a critically endangered species with a complex life cycle, migrating between oceanic and coastal environments. This facultative catadromous species reproduces at sea and undergoes several years of growth in diverse habitats, including lagoons, estuaries, and rivers. The decline of the species has been largely attributable to human-induced factors, including pollution and habitat fragmentation. Mediterranean lagoons, which often have high densities of eels, provide a variety of habitats for eels to inhabit during their growth. These lagoon environments are frequently managed with sluice gates and are prone to eutrophication events, which are caused by a combination of natural climatic variations and human-induced pollution. Eutrophication may result in hypoxic events that could potentially affect the behaviour of the eel. The aim of this study was to investigate the habitats used by eels in a complex Mediterranean lagoon during the last four years of their lives. Additionally, the study aimed to describe the environmental characteristics of the habitats where the eels were exposed, and to identify their tactics of habitat use in this ecosystem. The elemental composition of otoliths, with a particular focus on strontium/calcium (Sr:Ca), barium/calcium (Ba:Ca) and manganese/magnesium (Mn:Mg) ratios, enabled the tracking of eel movements across different salinity gradients and the detection of abnormal conditions. The findings indicated that eels employed a range of habitat use tactics. While most eels remained in the same oligohaline, mesohaline, or polyhaline/euhaline environments, some exhibited nomadic behaviour, moving between these three salinity habitats. Moreover, the Mn:Mg ratios indicated that eels experienced abnormal events that could be associated in some case to potential hypoxic phenomena. These events occurred primarily in a mesohaline lagoon that has undergone a significant increase in salinity (becoming an euhaline lagoon), pollution, and the disappearance of seagrass meadows. The continued degradation of their habitat, along with increasing human pressures, could further threaten their ability to thrive. Restoring connections and improving water quality in transitional waters is therefore essential for the conservation of this species.

Keywords: *Anguilla anguilla*, Bayesian approach, Hidden Markov models, Life-history pattern, Otolith microchemistry

Introduction

Temperate eels among which the European eel (*Anguilla anguilla*) play an important role in cultural, economic and environmental spheres. This panmictic species exhibits an unique and complex life cycle (Tesch 2003, Als et al. 2011). The European eel is a semelparous species reproducing in the North Atlantic Convergence zone. Their larvae migrate to reach European and North African coasts, conveyed by oceanic currents (Miller et al. 2015). Then larvae metamorphose into glass eels and colonise a wide range of habitats, including coastal lagoons, marshes, estuaries, rivers and tributaries. For eels, connectivity between habitats is therefore of major importance (Daverat et al. 2006, Matondo and Ovidio 2016, Teichert et al. 2022). Eels have different pace of life following their habitat of residence during their growth phase (Tesch 2003, Durif et al. 2020), where they can spend from three to more than 30 years before becoming silver eels. As silver eels, they undertake their journey back to the spawning area, in most cases during the autumn season (Tesch 2003, Righton et al. 2016). Since 1970, the European eel recruitment has declined by over 90% (ICES 2023). Human activities are the main causes of the decline of this critically endangered species (Drouineau et al. 2018, Pike et al. 2020), with habitat degradation being a major factor. Since eels rely on a wide range of habitats to complete their life cycle, the deterioration of these environments directly impacts their survival and growth.

Eels have demonstrated the ability to adapt successfully to a wide range of environments, both at a large scale across their distribution range and at a local scale within specific habitats. The characteristics of the habitats eels occupy during their growth phase influence the pace of their life cycle and key traits such as growth rate, sex ratio, and age at silvering. Those parameters were found to differ between freshwater and saltwater habitats, even when the environments are closely connected (Daverat et al. 2005, 2006, Melià et al. 2006, Daverat et al. 2012a, Panfili et al. 2012). Female eels are typically found upstream in river catchments and freshwater ecosystems, rather than in brackish habitats. Within the same lagoon system and for the same sex, eels caught in a brackish lagoon exhibit higher growth rates and younger ages at silvering compared to those caught in a freshwater canal upstream of the lagoon (Acou et al. 2003, Melià et al. 2006). The differences in life history traits exhibited by subpopulations inhabiting different but connected habitats (i.e., brackish and freshwater) provide substantial support for the hypothesis that yellow eels adopt a sedentary behaviour during their growth. Nonetheless, effective connection between distinct habitats is imperative for the initial colonisation of such habitats, in addition to the utilisation of complex movement patterns involving the movement between the habitats (Daverat et al. 2006, Panfili et al. 2012, Capoccioni et al. 2014). Indeed, seasonal migrations of yellow eels between summer feeding grounds and winter habitats has already been observed by fishers in lakes and lagoons. Such migrations are likely influenced by environmental factors such as temperature, oxygen concentration, and water quality (Baras et al. 1998, Baisez 2001, Tesch 2003). It has been hypothesised that, in addition to pure exploration, these movements may represent an adaptive behaviour, enabling the animal to find more productive habitats during its lifetime, to follow prey species, to gain more living space,

and/or to avoid adverse abiotic conditions (Baisez 2001, Daverat et al. 2005, Capoccioni et al. 2014).

The movements of eels during their lifespan are commonly examined using otolith microchemistry. Otoliths are calcium carbonate concretions located within the inner ear of fish. These structures are known to grow during the lifetime of the individual and are made up of elements mainly present in the environment, including trace elements contained in the surrounding water (Campana 1999). By examining the elemental composition of otoliths, researchers can retrospectively study the habitats used by the fish, providing detailed information on the timing and frequency of movement as well as the relative duration of use of different habitats. Since the 2000s, methods for interpreting elements in otoliths, such as strontium to calcium (Sr:Ca) and barium to calcium (Ba:Ca) ratios, have been widely used to investigate habitat use tactics of diadromous fish across various environments along a salinity gradient (Elsdon and Gillanders 2005b, Tabouret et al. 2010, Daverat et al. 2011, Rohtla et al. 2023). Elevated Sr:Ca concentrations are indicative of saline conditions, whereas reduced concentrations are typically associated with freshwater environments (Tabouret et al. 2010, Daverat et al. 2011, Teichert et al. 2022). Conversely, the Ba:Ca ratio is less concentrated in saltwater and becomes more important as the water salinity decreases (Tabouret et al. 2010, Daverat et al. 2011, Teichert et al. 2022). Therefore, the correlation between Sr:Ca and salinity, and Ba:Ca and salinity, is distinct, with varying gradient slopes. Ba:Ca demonstrates greater discrimination power in low salinity (up to 15 g.L⁻¹), while Sr:Ca exhibits a more consistent power of discrimination across the salinity gradient, from freshwater to seawater (Elsdon and Gillanders 2005a, Daverat et al. 2011). Thus, those ratios are frequently employed to discriminate fresh, brackish and sea water habitats in transitional waters, particularly estuaries (e.g., Daverat et al. 2006, Tabouret et al. 2010).

The analysis of otolith microchemistry is predicated on the assumption that the elemental composition of fish otoliths is directly influenced by the physicochemical properties of the surrounding water. Nevertheless, several endogenous factors have been identified as having the potential to influence the process of element incorporation into fish otoliths, which may consequently lead to misinterpretations of results obtained from migration studies. In the case of European eels, Sr:Ca and Ba:Ca are useful tools for studying eel movements, as they are little or not influenced by temperature and diet (Marohn et al. 2009, 2011). The use of Mn:Ca as an indicator of low oxygen availability in fish is supported by the findings that the solubility of Mn in water is predominantly influenced by oxygen concentration (Limburg et al. 2015, Limburg and Casini 2018). An increase in the dissolved concentrations of Mn and Ba has been observed in hypoxic zones, attributable to active oxidation-reduction reactions (Jiang et al. 2022, Boussinet et al. 2024). Moreover, the Mn:Mg ratio has been shown to be a more reliable indicator of hypoxic conditions in the context of cod, as it accounts for, at least in part, the effects of growth on Mn uptake (Limburg and Casini 2018). Thus, the analysis of the combination of Sr:Ca, Ba:Ca and Mn:Mg ratios would provide a more comprehensive insight into the environmental conditions experienced by the fish during its life.

Lagoons and estuaries are generally characterised by a diverse range of habitats, including grass beds, tidal mudflats, salt and freshwater marshes, and canals (Blondel et

al. 2019). These ecosystems exhibit notable salinity gradients, contingent on their specific environmental context. The diverse habitats found in Mediterranean lagoons, which often have high eel densities (Amilhat et al. 2008, Bevacqua et al. 2019), provide a suitable environment for the growth of eels. Eel fishing remains a prominent activity within Mediterranean lagoons, where eel growth is higher than in other habitats (Daverat et al. 2012a, Capoccioni et al. 2014, Correia et al. 2021). Lagoons are complex habitats with abiotic conditions fluctuating seasonally. In addition to the impact of fishing, transitional water bodies (e.g., estuaries and lagoon) have been subjected to significant anthropogenic pressures since at least the 18th century (Blondel et al. 2019, Soria et al. 2022). For example, the lateral connectivity with marshes within lagoons and estuaries has often been disrupted in order to create canals and drain land for agricultural use and to prevent saltwater from entering the aquatic systems. Lagoons and estuaries are subjected to significant inputs of anthropogenic nutrients and pollutants, which may lead to eutrophication and contamination. Intensive agriculture particularly increases the use of fertilisers and phytosanitary products, which can vary seasonally and annually based on meteorological conditions (e.g., rainfall), crop types and irrigation requirements (e.g., market gardening or rice cultivation) (Oliveira Ribeiro et al. 2005, Boutron et al. 2021, Hemery et al. 2022). Mediterranean regions are characterised by extremely hot summers (Boutron et al. 2021, Hemery et al. 2022), which may exacerbate the negative effects of the anthropogenic pressures and create unsuitable conditions such as hypersalination or eutrophication leading to hypoxia events. Those phenomena create challenging conditions for eels, which raises the question of whether they can adapt to these conditions or escape them by seeking refuge in connected habitats.

The aim of the present study was to investigate the potential movements of eels between habitats within a complex Mediterranean lagoon. To account for the complexity of lagoon habitats and the changes in habitat conditions over time, the tactics of the use of habitats were studied over a period of fixed time.

Materials and Methods

Study area

The Camargue, in the Rhône delta, is a complex Mediterranean lagoon (approximately 1 780 km²) constituted of marshes, lagoons and canals. This intricate hydrosystem includes hypersaline, brackish, and freshwater environments, hosting a large subpopulations of eels (Bevacqua et al. 2019). The Camargue habitats have been shaped by anthropogenic structures such as dykes that control the water inflow from the sea and from the two branches of the Rhône River. Freshwater influx and water circulation between the different habitats are dependent on pumping stations, sluice gates, irrigation canals and environmental conditions. In addition, sluice gates constrain the movement of eels within the different habitats of the Camargue lagoon complex and between the Camargue hydrosystem and the Mediterranean Sea. The main connection to the sea is controlled by 13 sluice gates, the *pertuis de la Fourcade*, located in the city of Saintes-Maries-de-la-Mer (Figure 1). Since 2011, several permanent or temporary connections have been established in the south-eastern part of the delta through the

former saltworks (Figure 1). The connection between the Vaccarès lagoon and these former saltworks is also controlled by a 13-gate structure, the *pertuis de la Comtesse* (Figure 1).

To investigate the habitat use of eels in the Camargue, we sampled four sites corresponding to (i) a “poldered” freshwater to mesohaline basin (the Grandes Cabanes site, PF1) which is connected by a non-return valve to (ii) an agricultural drainage freshwater canal (the Sigoulette canal, PF2), (iii) the largest polyhaline to euhaline lagoon of the Camargue (the Vaccarès lagoon, SL) and (iv) its main freshwater supply (the Fumemorte drainage canal, FC) (Figure 1). The Grandes Cabanes site is made up of interconnected marshes and canals and benefits from a direct gravity-fed water supply from the Petit Rhône River (Figure 1). The drainage water from the Sigoulette canal (PF2) is pumped back to the Petit Rhône River. Therefore, the only way for eels to exit from poldered habitats would be to pass through a pumping station that is not suitable for eels. The Fumemorte canal (FC) is a drainage canal, mainly characterised by a freshwater environment directly connected to the Vaccarès lagoon (SL), a brackish lagoon of 65 km². This canal drains the Fumemorte basin (68 km²) and constitutes the main freshwater supply of the Vaccarès lagoon hydrosystem. Polyhaline to euhaline waters from the Vaccarès lagoon (SL) can flow up the Fumemorte canal (FC) depending on water levels and freshwater supply. Eels can move freely between the Fumemorte freshwater canal (FC) and the Vaccarès brackish lagoon (SL) (Figure 1). Differences in the physico-chemical composition of the waters and sediments have already been observed between the sampled sites (Messineo et al. 2018, Hemery et al. 2022, Office français de la biodiversité n.d.), such as differences in salinity and trace elements.

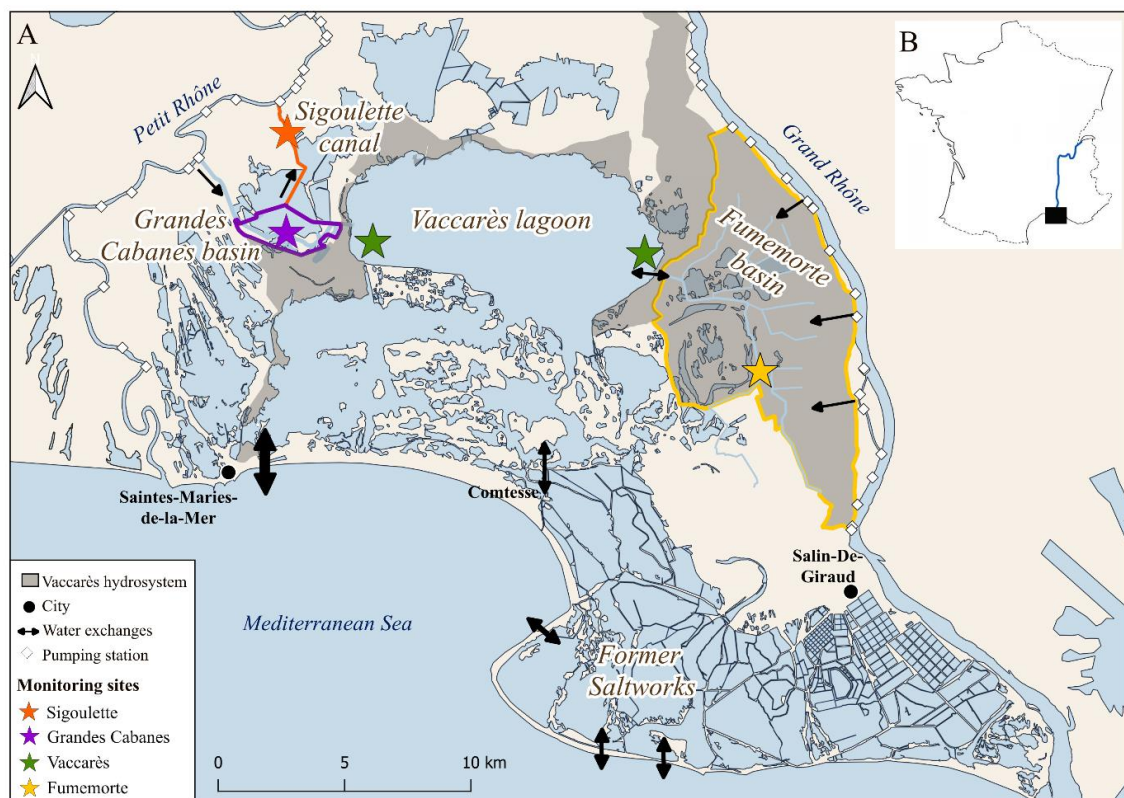


Figure 1: A- Map of the study area (this colour code is used throughout the work to

distinguish between sites), B- France map with the Rhône River in blue and the black rectangle represent the study area.

Data collection

Eels were sampled from October to December 2021 using passive gears (i.e., 6 mm mesh size fyke nets). Due to the difficulty of catching eels in the Vaccarès lagoon through our scientific sampling, we collected eels caught by professional fishers working in two different places within this large lagoon. Few eels were caught by electrofishing only in the “poldered” freshwater areas (i.e., Grandes Cabanes and Sigoulette sites).

The eels were anaesthetised with an anaesthetic bath containing benzocaine, with concentrations ranging from 50 to 100 mg/L, dependent on the temperature of the water and the behaviour of the eels. The life stages (i.e., elver, yellow or silver) was determined based on three visual criteria: the presence of the lateral line with well-developed neuromasts, the colour contrast between ventral and dorsal surfaces and an ocular hypertrophy (Acou et al. 2005). Their total length (mm), weight (g), eye horizontal and vertical diameters (mm) and pectoral fin length (mm) were measured. These data were used to confirm the stage of the eels following the index developed by Durif et al. (2005).

A total of 184 eels were euthanised by increasing the concentration of benzocaine fivefold compared with anaesthesia, and then frozen (-20°C) until dissections at the laboratory.

The treatment of animals is in accordance with the laws, guidelines and animal welfare policies of the CE71 Ethics Committee. The Tour du Valat and its staff are authorised to carry out experiments on wild animals (French authorisation number A 13 200 01).

Chemical analyses of the otolith

Sagittal otoliths were extracted from the head of each eel and rinsed with distilled water. One of the two otoliths is randomly embedded in epoxy resin and then cut along the transversal plane at the level of the core using a diamond wire saw (ESCIL, W3400) to obtain a section of approximately 1 mm. The sample is then polished by hand to the primordium using rough discs with grits ranging from 1200 to 4000 µm. The final thickness of the sample is approximately 350 µm.

The elemental composition of otoliths (Sr, Ba, Mn and Mg) was quantified using a 1030 nm femtosecond (360fs) laser ablation (Alfamet-Novalase, France) coupled to a sector field ICP-MS (Element XR fitted with jet interface; Thermo Fisher, Bremen). The monitored isotopes were ²⁴Mg, ⁴³Ca, ⁵⁵Mn, ⁸⁸Sr and ¹³⁸Ba. The ICP-MS was set to a resolution of 4000 in order to correct for interferences on ⁵⁵Mn (¹⁵N⁴⁰Ar) and on ²⁴Mg (¹²C¹²C). The acquisition parameters were set to obtain one acquisition point per second. The ablation was performed with a raster scanning strategy along the longest transect of each otolith at a repetition rate of 50 Hz. The 15 µm diameter laser beam was moved at a speed of 2 mm.s⁻¹ according to a vertical back-and-forth movement of 20 µm, resulting in a virtual elongated laser beam shape of 15x45 µm perpendicular to the sample advancement direction. Concomitantly, the XY stage holding the ablation cell and then the samples, was moved horizontally at a speed of 5 µm.s⁻¹ as previously described (Tabouret

et al. 2010). The resulting trace element profile then consisted of successive measures taken every 5 μm along the otolith. The fsLA-ICPMS was tuned in order to favour robust conditions and complete atomisation of the particles. Hence the ablation cell gas (He), the carrier gas (Ar), ICP power and torch position were set to keep a U:Th ratio of one when ablating NIST 612. These conditions ensure a stoichiometric detection of the elements. The external calibration was done three times per day by using the international reference materials NIST612, and NIST610 (National Institute of Standards and Technology, USA). Calcium was used as internal standard to account for variations in the amount of ablation material, laser energy and ablation efficiency. Accuracy was systematically assessed by analysing two otolith certified reference materials: fish NIES22 (National Institute for Environmental Studies, Japan; Yoshinaga, Nakama, Morita, & Edmonds, 2000) and FEBS-1 (National Research Council Canada, Canada). Elemental compositions were expressed in elemental mass ratios, so that lifetime movements of eel were inferred from Sr:Ca, Ba:Ca, Mn:Ca and Mg:Ca elemental ratios. Signal processing was achieved using the in-lab FOCAL General software (C. Pécheyran, IPREM) design for LA-ICPMS transient signal processing.

Age reading

The age of the eel at death was estimated from a visual count of annuli (rings) on the otolith transversal section, starting from the first growth check outside the elver mark, which reflects the beginning of the continental phase (ICES 2011). The age of the eels was determined by analysing the otolith along its longest axis, from the primordium to the outer edge. Then, using ImageJ software v. 1.53e (Rueden et al. 2017), the distances between each annulus were measured in micrometers on a micrograph image using a ZEISS microscope, AxioCam 105 Color camera and recorded using ZEN 2 Core version 2.4 software.

Growth rate

For each individual, a mean continental growth rate (λ) was calculated: $\lambda = \frac{L_T - L_0}{A}$ where L_T was the total body length, L_0 was the length of glass eels at arrival in continental habitats and A was the age (years) of the individuals. L_0 was defined at 66 mm as observed in average for glass eels entering the Camargue ecosystem (Lambremon et al. 2021).

Reconstruction of life sequences

Habitat changes during the eel's continental life were inferred from otolith elemental profiles by considering only elemental values recorded outside the glass eel mark (Daverat and Tomás 2006). Supposing a constant growth of the otolith through the year, age-related changes in eel habitat were investigated through a linear interpolation of annual rings along the ablation transect to infer time series at a monthly precision to the eel life sequence (Fablet et al. 2007). Focusing on the continental phase, the elver mark was defined as the origin of time series and, so that eel age thereafter refers to eel 'continental age'. To consider the variations of abiotic conditions within the Camargue habitat complex, and therefore facilitate the interpretation of otolith composition, the

same time frame within the otolith calendar was selected for all the samples. Given the complex lagoon environment and rapid environmental changes (Boutron et al. 2021), the acquisition of consistent temporal data for all individuals should contribute to improved identification of eel movements and environmental changes. Consequently, the study period is defined by the last four years of the otolith calendar, backwards from the date of capture. This corresponded to the last four years from the edge of otolith. The four years period length decision was based on the age mode of the sample. Overall, whatever the rank of the year within each eel life sequence considered, yearly otolith growth increment was large enough at least 12 values per year, for the majority of the samples, allowing the allocation of a significant number of microchemistry values per year per eel. As the distance between two rings was not constant throughout the life of the eel or between individuals, we resampled the data to obtain a monthly value for the last 4 years of life (Table 1).

Firstly, the individual habitat use was studied based on the analysis of Sr:Ca and Ba:Ca ratios. Secondly, to better understand the habitat conditions of the eels, we analysed the Mn:Mg ratio and Sr:Ca ratio.

In order to analyse environmental changes, Bayesian approach was employed, based on a hidden Markov model (for more details on the model, see supplementary material and Fablet et al. 2007). This method reconstructs individual habitat use patterns by inferring the temporal sequence of hidden state variables from observed Sr:Ca and Ba:Ca ratios, or Mn:Mg and Sr:Ca signatures depending on our analyses. The different states described by the model are interpreted as different environmental conditions. The model calculated the rate of transitioning between states based on each individual's previous state. The optimal number of states was determined using BIC criteria (Aho et al. 2014), ensuring a balance between the most significant number of states and the biological system's reality. The last step involved identifying the selected states according to their biological significance and study their patterns over time and by site of capture.

To identify the different states highlighted by the model, a two-pronged approach was adopted. Firstly, the occurrence of each state was studied as a function of the capture site of the individuals. Secondly, the mean values of the Sr:Ca and Ba:Ca ratios of each state were compared with those obtained on the edge of the otolith of the individuals as a function of their capture site. This approach is based on the hypothesis that the eel experienced its final moments at the capture site, thereby suggesting that the chemical composition of the otolith margin reflects the capture location. Generally, silver eels exhibit higher levels of activity compared to yellow eels as they undertake their migrations back to the sea. Hence, the otolith edge ratios were examined for all stages combined, as well as distinguished by the stage of the eels. All statistical analyses were performed in the R environment v. 4.4.1 (R Core Team 2018) (R Core Team, 2018). The "na.interp" function from the "forecast" library was used to linearly interpolate the time series data on a daily basis (Hyndman et al. 2020). At the end of the interpolation process, a daily data frame is produced for the time period considered (except for birth and the sampling years). In order to synchronise all the individual microchemical (element concentration) and environmental data, the data were resampled by extracting data every 15th of each month. As a result, the final dataset contains individuals aged 4 years or older,

with monthly data starting on 2017-01-15 and ending on 2020-12-15. The “depmixS4” package (Visser and Speekenbrink 2010) was used to model the ratio values (i.e., Sr:Ca and Ba:Ca or Mn:Mg and Sr:Ca) using the “depmix” function. This last function allows the construction of Hidden Markov Models (HMM), which are particularly useful for processing long time series of data and evaluating the temporal transition from one state to another. As mentioned above, the HMM was used to predict the states of the observations by inferring unobserved states from observed values. The initial matrix was defined with equal probability for each state, which means that when the model is initialised, each individual has the same probability of coming from one state and going to another or remaining in the same state.

Each step and related equations of the statistical analysis are detailed in supplementary material. Moreover, the script of the statistical analyses will be available in supplementary material.

Biometric data analysis

Only individuals aged four years or above were selected (Table 1), resulting in the exclusion of over 35% of the individuals from the SL.

Table 1: Salinity (mean \pm SD and min-max) and biometric information (mean \pm SD) for the 150 selected eels (i.e., without individuals < 4 years old) per sampled site.

	Vaccarès (SL)	Fumemorte (FC)	Grandes Cabanes (PF1)	Sigoulette (PF2)
Salinity (g/L) (Autumn 2021)	31.62 \pm 3.03 (24.6–36.20)	1.80 \pm 0.64 (0.89–2.92)	0.79 \pm 0.89 (0.22–5.29)	1.78 \pm 0.85 (0.43–5.36)
Number of sampled eels	59	35	56	34
Individuals removed (< 4 years old)	22	0	11	1
Number of selected eels	37 (12 yellow and 25 silver eels: 9 males and 16 females)	35 (5 yellow and 30 silver eels: 10 males & 20 females)	45 (25 yellow and 20 silver eels: 6 males and 14 females)	33 (20 yellow and 13 silver eels: 0 male and 13 females)
Age (year)	6 \pm 3	8 \pm 2	5 \pm 2	7 \pm 2
Length (mm)	563 \pm 122	632 \pm 164	578 \pm 120	626 \pm 124
Weight (g)	376 \pm 276	569 \pm 356	377 \pm 232	530 \pm 291
Growth rate (mm/year)	97 \pm 37	74 \pm 25	101 \pm 24	79 \pm 22

Results

Interpretation of states as eel habitats

Five states were identified to describe specific environmental conditions experienced by the eels during their lifetime (Table 2, Figures 2, S1 and S2). The grouping of individuals according to their capture site revealed the prevalence of a distinct main state for each capture site (Figure 1, Table 2).

State S was characterised by high values of Sr:Ca and high values of Ba:Ca and thus was interpreted as the occupation of the most saline habitat (SL). This interpretation was further supported by the observed predominance of state S in eels from the SL (Figure 2). In addition, the values of the Sr:Ca and Ba:Ca ratios were in the same range as those found in the edge of the otolith of individuals sampled at the Vaccarès site (SL) (Table S1). State S was thus considered as the saltiest conditions. B state was predominantly observed in eels collected in PF1 and in SL (Figure 2). Although it is mostly found in the eels caught at the Grandes Cabanes site (PF1), on average, the Sr:Ca ratio values of the B state are higher in state B than in the otolith margins of the eels sampled at this site (Table S1). Thus, this state was interpreted as indicative of a mesohaline environment. Values of Sr:Ca and Ba:Ca ratios described by states F1 and F2 corresponded to freshwater environments (Table S1). The highest proportion of state F1 in eels collected in FC, suggested that F1 state was the occupation of the FC freshwater habitat, while eels collected in PF2 had a larger proportion of F2 state (Table 2). Even if FC, PF1 and PF2 sites were all freshwater sites *a priori*, based on states defined with the Sr:Ca and Ba:Ca values, they could be discriminated as different states using the Bayesian model with Hidden Markov Chains. AC state was associated with a synchrony of highest values of Sr:Ca and Ba:Ca ratios. AC state was observed in the life sequences of eels in all the sites, for very short periods of time. These values were not the same as any of the average concentrations calculated on the edge of the otoliths (Table S1). This supports the idea that the interpretation of AC state was completed with the analysis of Mn:Mg values in life history transects.

Table 2: Posterior information expressed as mean \pm SD of the 150 analysed eels.

State	Sr:Ca ratio	Ba:Ca ratio	Hypothesis of habitat occupation based on salinity information	Main state detection site
S	4.582 \pm 1.671	0.004 \pm 0.002	Polyhaline to Euhaline, simplified in saltwater	SL (Vaccarès)
B	2.136 \pm 0.685	0.005 \pm 0.002	Freshwater to mesohaline, simplified in brackish water	PF1 (Grandes Cabanes)
F1	2.065 \pm 0.663	0.002 \pm 0.001	Freshwater to oligohaline, simplified in freshwater	FC (Fumemorte)
F2	1.320 \pm 0.376	0.003 \pm 0.001	Freshwater to oligohaline, simplified in freshwater	PF2 (Sigoulette)
AC	6.474 \pm 5.089	0.013 \pm 0.008	Abnormal condition	SL (Vaccarès)

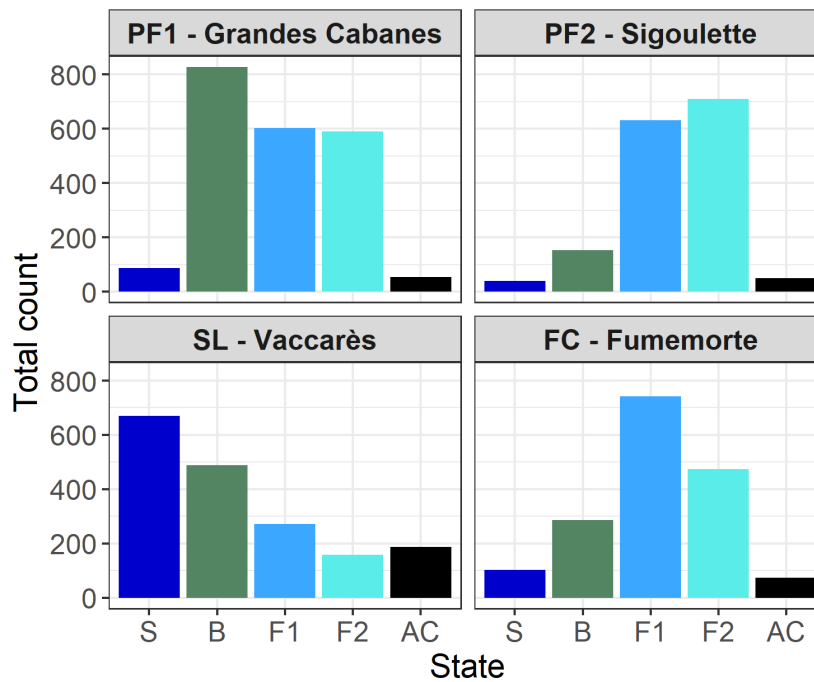


Figure 2: Occurrence of each state by eel capture site during 2017-2020 time frame.

The transition matrix between states (Figure 3) indicated that within each eel life sequence, there was a 70% probability of remaining in the same state. Comparatively to all the other states, there was a lower probability to remain (0.35) or transition (<0.1) from AC state.

From state S	0.737	0	0.171	0.01	0.081
From state B	0.003	0.651	0.016	0.276	0.054
From state F1	0.086	0.026	0.86	0.017	0.011
From state F2	0.006	0.251	0.016	0.702	0.026
From state AC	0.178	0.3	0.043	0.127	0.352
	To state S	To state B	To state F1	To state F2	To state AC

Figure 3: Matrix of transition probabilities between the different states experienced by eels.

Movements of eels within a lagoon complex

The analysis of habitat use tactics focused on the time spent by the individuals in each state, defined as a freshwater state (F, which gathered states F1 and F2), a mesohaline water state (B), or a polyhaline to euhaline, simplified as salty water state (S). This approach allowed the identification of two main behavioural patterns: sedentary (in one

of the three environments) and nomadic (use of two or all three of the identified environments) (Table S2, Figure 4).

Individuals that had spent a minimum of 75% of the 4-years analysed period in a given state (S, B or F) were qualified as “sedentary” (for the given state). While individuals having experienced less than 75% a given state, and thus different states for a significance period of time, were designated as “nomad”. Although they have lived in several states, nomads generally spent the greater part of their time in a single habitat. Consequently, this tactic was characterised as nomad with a preferred state (which could be S, B or F) (Table S2). In summary, 12 habitat use tactics were identified.

More than 65% of the total individuals exhibited a sedentary tactic mainly in F state (49%) then in B state (11%) and finally in S state (8%, Figure 4). The majority of sedentary behaviours were observed in individuals caught in the canals (FC and PF1), with 75% of sedentary individuals in FC (including 90% in F state and 10% in B state) and 82% in PF2 (only in F state). Individuals captured at PF1 exhibited a greater diversity of behaviour, although 60% of individuals were identified as sedentary (among them, 60% in F state and 40% in B state). Only those captured at the SL exhibited a sedentary state in S state (Figure 4). Of the 60% of individuals with a sedentary behaviour from SL, over half had a sedentary lifestyle in S state, while 30% lived in F state and just over 10% in B state. Twenty-one individuals (14% of the total sampled eels) experienced the three states during the four years of survey, with F state as the main state. The eels who exhibited nomadic behaviour spent a greater proportion of their time in either F or B state. The data indicated that individuals displayed different habitat use tactics regardless of the capture site. Individuals caught in SL exhibited the greatest diversity of habitat use tactics, with eight different tactics identified (Figure 4). Additionally, no individuals exhibited a transition between F and S states (Figure 4).

The proportion of eels in each habitat use tactic was found to be similar, irrespective of their life stage. Indeed, individuals considered to be sedentary represented 70% of the yellow eels sampled (43 individuals) and 68% of the silver eels sampled (59 individuals). Consequently, individuals having experienced at least two states in the last four years of their life constituted 30% of yellow eels (19 individuals) and 32% of silver eels (29 individuals).

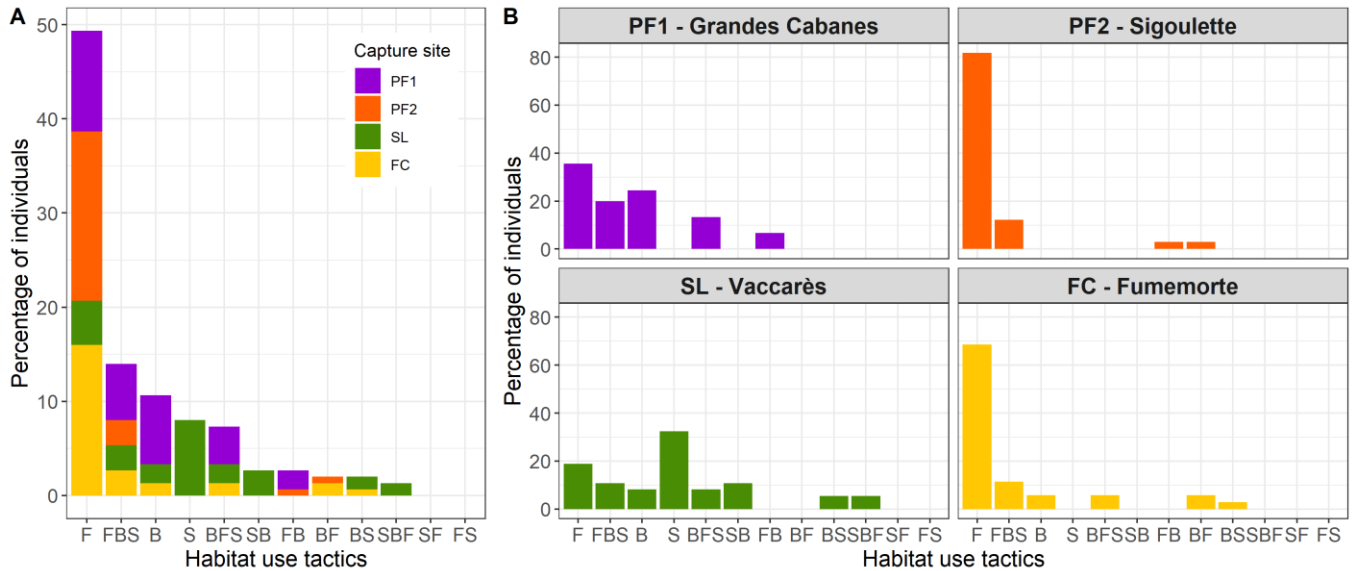


Figure 4: Habitat use tactics for the 150 sampled eels, A- for all sampled sites, B- for each site.

With sedentary tactics in freshwater (F), brackish water (B) and saltwater (S) and nomadic tactics (i.e., using several habitats) with a preferential habitat : freshwater (FBS, FB, FS), brackish water (BFS, BF, BS) and saltwater (SBF, SB, SF).

Insight into environmental issues

A total of 96 individuals (64%) were at least once exposed to the conditions described by AC state during the last four years of their lives. The distribution of AC state among eels was not homogeneous and varied depending on the location of capture, with the greatest occurrence in individuals from the SL (Figure 2). Indeed, 80% of the individuals captured at SL exhibited AC state at least once, compared to lower exposure rates at the other sites: 63% at FC, 56% at PF1 and 58% at PF2 (Figures 2 and S3).

The same method used for the Sr:Ca and Ba:Ca ratios identified five states for the Sr:Ca and Mn:Mg ratios (Figures S4 and S5), one of which corresponded to synchronic high values of Sr:Ca and Mn:Mg. A synchrony was observed between the Sr:Ca and Ba:Ca peaks and those of Sr:Ca and Mn:Mg (Figures 5 and S6). The life history transects of eels caught in the SL had a higher frequency of AC state occupancy synchronic with Mn:Mg peaks (Figure 5). In contrast, at the other study sites (FC, PF1 and PF2), the AC state was not really synchronised with Mn:Mg highest values (Figure 5). Overall, 40% of events of AC state occurred concurrently with highest Mn:Mg values (Figure 5).

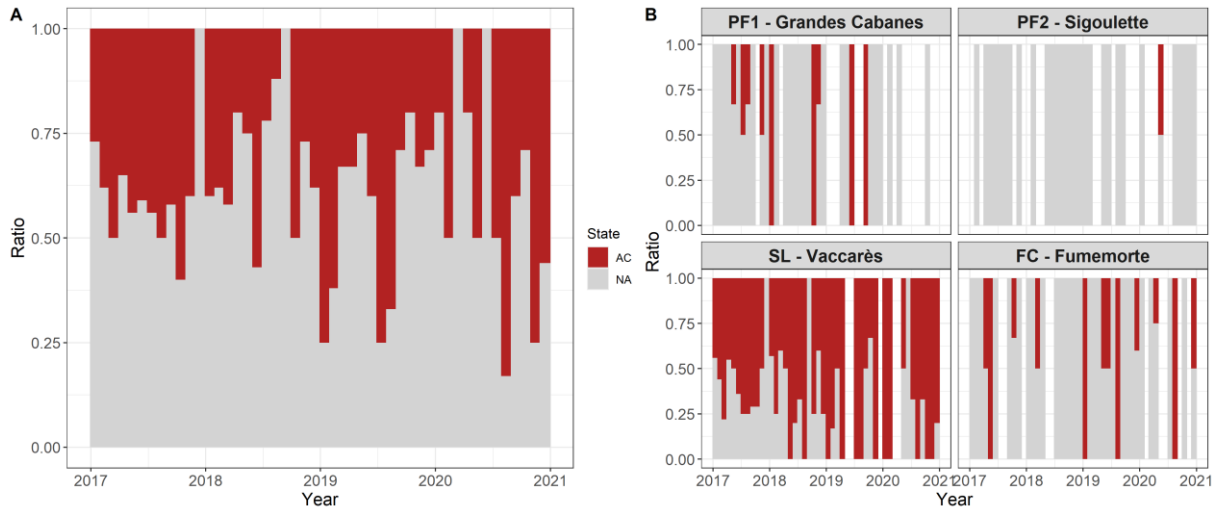


Figure 5: The proportion of individuals in AC state in synchrony with Mn:Mg and Sr:Ca highest values, A- for all sites, B- by sampled site.

Temporal dynamics

In eels from the SL, AC state was mainly observed between 2017 and 2018, followed by a decline over time (Figure 6).

The environmental states of eels captured at sites PF1 and SL exhibited fluctuations over time, whereas those from PF2 and FC, which correspond to drainage canals, demonstrated a consistent proportion of states over time with a majority of state F (which gathered states F1 and F2). However, an increase in B state for eels from FC was observed since 2019, a trend that was also obvious in eels from sites PF1 and SL. The observed rise in B state was corroborated by a concomitant decline in freshwater states (F) at these locations.

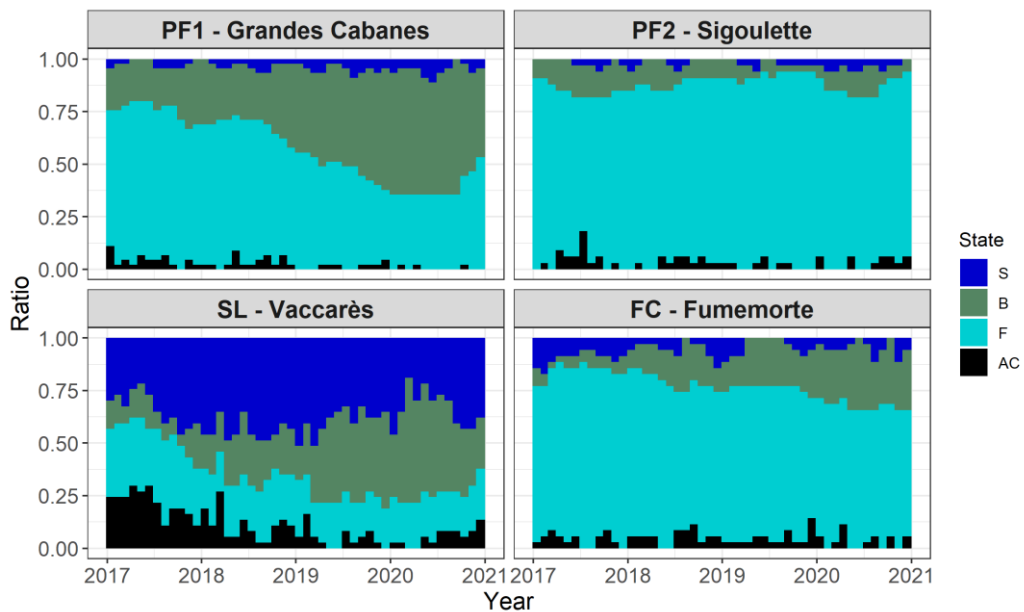


Figure 6: Environmental occupancy dynamics for each sampled site when grouping individuals by capture site.

Discussion

The present study provided a retrospective analysis of the environmental conditions experienced by eels during their last four complete years of life. This analysis revealed that eels are exposed to several environmental conditions, which may reflect movements between habitats within a Mediterranean lagoon complex. In this man-made hydrosystem, eel movements were limited by the connections between habitats and could occur several years after their initial colonisation. A significant proportion of our sample consisted of eels that remained in the same habitat conditions. Additionally, our study indicated that eels were exposed to abnormal conditions characterised by elevated values of Sr:Ca and Ba:Ca simultaneously.

Habitat characterisation

The investigation into the habitat use by eels throughout their last four years of life was based on the Bayesian approach used in Fablet et al. (2007). This method enabled the discrimination of different environmental conditions by examining variations in otolith concentrations of strontium-to-calcium (Sr:Ca) and barium-to-calcium (Ba:Ca) ratios. These elements are commonly employed to infer fish movements across various saline environments (Eldson and Gillanders 2005b, Tabouret et al. 2010, Daverat et al. 2011). In the absence of information on aquatic environments, eel movements can be inferred using reference values derived from element concentrations at the edges of otoliths (Panfili et al. 2012, Capoccioni et al. 2014). Additional techniques for reconstructing lifetime movements were those described by Teichert et al. (2023) and Fablet et al. (2007). Teichert et al. (2023) used a three-step process that segments elemental profiles, clusters these segments based on Sr:Ca ratios, and attributes specific habitat types, focusing on habitat changes in response to salinity. In contrast, Fablet et al. (2007) used a statistical modelling approach that combines time series analysis with Bayesian methods to estimate movement patterns and account for environmental effects over time. While the first method emphasised the interpretation of elemental signatures associated with specific habitats (Teichert et al. 2023), the second, and the one we used, focused on probabilistic modelling to address uncertainties in habitat use, highlighting their different analytical frameworks (Fablet et al. 2007). Moreover, these methods (except the one from Fablet et al. (2007)) are founded upon the hypothesis that the signature observed at the otolith edge, which represented the final period of the eel's life, reflected the chemical signature of the capture site. Nevertheless, this hypothesis may be challenged, particularly in the case of silver eels migrating back to the sea. In this study, the otolith edges elemental compositions were not used as benchmarks of habitat signatures. Instead, they were used to validate the interpretation of the states obtained by the model (Tables 2 and S1). For instance, the S state predominantly observed in individuals captured in the Vaccarès lagoon, was matching with the otolith edge Sr:Ca and Ba:Ca values of eels captured in the Vaccarès site.

In comparison to alternative methodologies, the present approach was constrained to a temporal scope (n years) that must be consistent across all eel populations (e.g., if we have two individuals one is two years old and another is five, we

can only analyse the data for two years). Here, we could have either focused of the first n years, the period of colonisation (Feunteun et al. 2003, Geffroy and Bardonnnet 2012), or, as we have done, used the final n years. Knowing that the eels were not all of the same age (Table 1), the study of the first years of their lives would have involved the analysis of different time periods (e.g., if we examined the first two years of an eel's life, which spanned a period of six years, and compared it to an eel that was eight years old, there was no temporal correspondence between these two individuals). Mediterranean lagoons are highly variable environments, both in space and time (Basset et al. 2006). Even within a habitat such as the Vaccarès lagoon, there are important seasonal and annual variations (Boutron et al. 2021). The same individual that has remained in the same habitat for a certain period of time could be exposed to very different environmental conditions than another individual that has also remained in the same habitat for a different period of time. These two individuals could be considered to have lived in two different habitats, but they grew up in the same place. Furthermore, the use of a retrospective method complicates the interpretation of whether what is being interpreted is the movement of individuals between different habitats or a change in environmental conditions. Therefore, by focusing our analysis on the last four years of life of the sampled individuals, the same time period (2017-2020) was examined for all individuals, limiting environmental variation due to different years.

The Bayesian methodology based on Hidden Markov Chains was used to discriminate five states (Figure S1). These states were associated with specific Sr:Ca and Ba:Ca ratios, and four of these states were interpreted as matching with the main environmental conditions associated with each of the four capture sites (Table 2). Consequently, this study supports the findings of previous studies which have demonstrated that variations in elemental composition can be discriminated with Bayesian modelling (Fablet et al. 2007, Daverat et al. 2011). This approach allowed for estimating the probability of an individual being in a specific state at a given time, based on its Sr:Ca and Ba:Ca ratios at that time, as well as the likelihood of the individual changing its state at the subsequent time point. The results of time series analyses of interpolated element ratios should be considered with caution regarding temporal accuracy, especially for older individuals, as growth rates decrease with age (Melià et al. 2006). The shorter distance between the ridges induced a reduced number of data items sampled for the latest period and thus may impact the accuracy of the resulting interpretations. To reduce potential bias, this methodology consisted of examining a single data point for each time point, covering a period of one month. In addition, the sampled individuals were of young age (less than 15 years) and had high growth rates (Table 1), which allowed reasonably reliable quantification of trace elements even at the edge of the otolith (see materials and methods section for more details).

Our results suggested that the method allowed for discrimination of environments with similar salinities (PF1, PF2, FC). PF1 was described as a freshwater environment (Table 1), yet the predominant state in this environment was state B, which was considered to describe a mesohaline environment (Table 2, Figure 2). Several elements could explain the difference between the PF1 site being described as a freshwater environment and the majority condition, corresponding to a mesohaline environment.

Firstly, the salinity was only estimated in autumn 2021, so it may not be representative of the salinity experienced by the eels between 2017 and 2020. Secondly, PF1 site consisted of a variety of habitats that may have different salinities, which could be influenced by underground salt rises. The two freshwater canals, which were not interconnected, exhibited comparable Sr:Ca and Ba:Ca ratios, indicating similar environmental conditions typical of freshwater systems. However, slight differences were observed, allowing for their distinction (Table 2, Figure 2). The choice of five states for this study was made on the basis of our understanding of the environment; however, alternative groupings could have been used (e.g. only three states for saltwater, brackish water, and freshwater environments). Nevertheless, the analysis was based on the discrimination of Sr:Ca and Ba:Ca ratios for all individuals sampled over their final four years of life. States characterised by highly divergent ratios, such as the abnormal AC state and the S state, are likely to be consistently present in comparison to those that are less differentiated, including the B, F1 and F2 states. Given the established fact that the abnormal state did not correspond to any environmental condition of the capture sites (Table S1), it was deemed pertinent to analyse five states (four that would describe the environmental conditions of the eel capture sites and one for these abnormal conditions described by a peak in Sr:Ca and Ba:Ca). Therefore, this method for identifying states provided insights into both the habitat use tactics of the eel and the environmental conditions.

Sedentary tactic

Most eels (68%) exhibited a sedentary lifestyle, with more than 70% of them inhabiting a freshwater environment, irrespective of their capture site (Figure 4). An individual was considered as sedentary if it spent more than 3 out of 4 years in the same state. However, depending on the age of the individual, this may only represent a third of their life (for the oldest individuals) and therefore did not describe their general behaviour. The Bayesian approach estimated the probability of an individual remaining in the same state from one month to the next. An individual had in average 0.7 probability of staying in the same state, confirming the hypothesis that eel display a tendency to remain in same environmental conditions in the lagoon complex (Figure 4) (except for state AC, which was a special case that will be discussed subsequently). These results were consistent with the findings of previous research (Daverat and Tomás 2006, Panfili et al. 2012). The existence of freshwater sedentary behaviour has been demonstrated in a multitude of studies (Daverat and Tomás 2006, Panfili et al. 2012, Teichert et al. 2022). Most individuals exhibiting a freshwater sedentary lifestyle (over 46% of total) originated from the drainage canals. Over 80% of PF2 individuals and 69% of FC individuals were sedentary in freshwater conditions. This finding was consistent with previous research in the same site indicating a preference for a sedentary lifestyle in the FC drainage canal (Panfili et al. 2012). At the PF1 site, individuals with a sedentary lifestyle were either freshwater (36%) or mesohaline water (24%), likely depending on whether eels used preferentially marshes or canals.

A total of 6% of FC individuals selected brackish water as their preferred habitat. These individuals likely lived downstream the canal, nearby its mouth where it meets with the Vaccarès lagoon (SL). This environment was characterised by higher salinity,

supporting the hypothesis that these individuals experienced a brackish state compared to those living in the canal (the distance between the mouth of the canal and the site of capture in the canal was approximately 5 km). Furthermore, the sedentary behaviour in brackish water was observed in 8% of individuals captured in the Vaccarès lagoon (SL). Given that one of the Vaccarès capture sites was near the mouth of the Fumemorte canal (FC), these individuals may also have grown in this brackish area.

A total of 32% of SL individuals were identified as sedentary in saltwater conditions (state S), which corroborates Capoccioni et al. (2014) observations regarding a lagoon sedentary preference. Notably, this sedentary level was lower than that observed in freshwater environments. However, it should be considered that many individuals (37%) in the SL site were less than four years old and, as a result, were excluded from this study. The fact that this was the only site where sedentary behaviour was observed in S state was consistent with the interpretation of this state as a polyhaline or even euhaline environment. The sedentary freshwater individuals captured in SL site (19%) likely originated from another habitat, such as FC site, and subsequently migrated to the SL site. Of the 15 silver eels with sedentary behaviour caught in the SL site, 6 were in S state, 6 in F state and 3 in B state. Considering that F state was considered to be a freshwater environment such as the Fumemorte canal (FC), B state was a brackish environment which could correspond to the mouth between the Fumemorte canal and the Vaccarès lagoon (SL), and S state, as described above, would correspond to the Vaccarès lagoon, it is possible that the silver eels caught in the Vaccarès lagoon have about a 60% chance of coming from another habitat according to this study. An examination of the yellow eels captured in the Vaccarès lagoon revealed that only one of seven eels exhibited a sedentary lifestyle in the F state.

The proportion of yellow and silver eels exhibiting a sedentary lifestyle is consistent across the total population under consideration (around 70% for each life stage). A multitude of studies have shown that yellow eels predominantly exhibit a sedentary behaviour (Panfili et al. 2012, Verhelst et al. 2017, Correia et al. 2021, Rohtla et al. 2023). Consequently, one might have hypothesised that the prevalence of sedentary yellow eels would exceed that of silver eels. However, the present study focused exclusively on the last four years of an individual's life, thus excluding the final year of individual's life (2020-2021). This approach is based on the assumption that if an eel has turned silver during the last year of its life, it can be caught during its downstream migration. The results, which showed that six individuals caught in the Vaccarès lagoon were experienced only the F state, support this hypothesis. This observation, however, did not in any way modify the behaviour exhibited by the eels during their growth phase. Finally, the observation that the proportion of yellow and silver eels remains consistent in each of the primary habitat use tactics (i.e., sedentary or nomadic) provides further evidence to support the hypothesis that the majority of individuals adopt a sedentary lifestyle during their growth phase.

Life history traits exhibit variation in accordance with habitat use tactics in eels (Marohn et al. 2013, Rohtla et al. 2023, Teichert et al. 2023). In general, eels inhabiting marine or brackish water environments demonstrate superior growth (as indicated by the Fulton index and growth rate) and higher reproductive success (based on the quality

of eels due to parasite infestation) in comparison to those inhabiting freshwater environments. However, the behavioural patterns exhibited by freshwater-resident eels, although potentially acquired through evolutionary processes (Gross et al. 1988, Edeline 2007, Aoyama 2009), appear to be advantageous for these individuals, as they persist in colonising these habitats. One such tactic could be the limitation of competition (Daverat et al. 2012a), potentially resulting in higher survival rates. In this study, where a diversity of habitat use tactics was observed, it would therefore be interesting to study those tactics in relation to life history traits, in order to achieve a more complete understanding of the influence of habitat use on eel growth and potential reproductive success.

Nomadic tactic

Approximately 30% of individuals were qualified as nomadic, since they had exploited at least two different habitats over the past four years of their lives (Figure 4). The Grandes Cabanes site (PF1) is a system characterised by a diversity of habitats, including canals and marshes with varying surface areas and water levels. In this system, 40% of eels exhibited nomadic behaviour, inhabiting the three saline states (i.e., F, B, and S). The proportion of time spent in the saltiest conditions was low in comparison to that spent in the two fresher states (Figure 2). This short period in saltwater conditions can be interpreted in a different way; it could indicate an increase in subsurface salinity in certain habitats, or a brief transition to saltier waters. Individuals captured at the Vaccarès lagoon, which is a vast expanse of water, exhibited the greatest diversity of habitat use tactics. At this site, 40% of the individuals were considered to be nomadic. However, in the sampled canals (i.e. Fumemorte and Sigoulette sites), there were twice as few individuals with nomadic behaviour (25% and 18% respectively). Habitat type could therefore strongly influence eel behaviour and organisation. This hypothesis has been previously suggested by studies demonstrating that variables such as depth and aquatic vegetation can influence spatial organisation of eels (Laffaille et al. 2003).

Temporal habitat dynamics

A change in state for an individual may indicate movement between two distinct areas with contrasting environmental conditions. However, confirming this was challenging, as such a state change could also result from environmental variations within the same habitat. Indeed, the Camargue, like most Mediterranean lagoons, is characterised by the occurrence of rapid environmental changes, mostly enhanced by strong wind events (over 100 km/h), drought episodes or sea storms (Blondel et al. 2019). The Camargue lagoon experiences a range of salinity variations over different time scales. These include seasonal changes (e.g., irrigation inputs during the spring and summer seasons), as well as longer-term trends. Notably, there has been a strong increase in salinity since 2016 within the Vaccarès lagoon (SL), from approximately 15 g.L⁻¹ in 2016 to more than 40 g.L⁻¹ in 2022 (Boutron et al. 2021, Hemery et al. 2022). The salinity of this lagoon has especially increased from 2017 to 2018, with an important rise of 10 g.L⁻¹ (from approximately 20 to 30 g.L⁻¹) (Hemery et al. 2022). To distinguish between a change in environmental conditions and the migration of an individual between two habitats, the same period was examined for all eels. This approach allowed to hypothesise that if a

change in environment was observed in multiple individuals simultaneously, it could be interpreted as an environmental modification rather than as an individual movement. This remains a questionable hypothesis, as studies have shown that individuals move in groups, as in the colonisation or downstream migration phases (Teichert et al. 2020). However, focusing on growth phase, eel movements were assumed to be more individual-specific. The overall temporal dynamics of the states indicated a decrease in F state (i.e., freshwater condition) and an increase in B state (i.e., mesohaline water, Figure 6), which could reflect a global salinisation of the Camargue ecosystem. However, state S, which was associated with the saltiest conditions (high Sr:Ca and Ba:Ca values), remained constant over time (Figure 6). However, Tabouret et al. (2010) emphasised the intricacies of examining Sr:Ca and Ba:Ca ratios in salinities exceeding 20-25‰, where these ratios did not vary in correlation with salinity. Instead, the ratios demonstrated minimal variation (Elsdon and Gillanders 2005b), at values similar to those typically observed in normal seawater for Sr:Ca and to Atlantic surface water for Ba:Ca (Guay and Kenison Falkner 1998). Thus, these elements may not be relevant for differentiating salinities exceeding those of the sea.

The occurrence of B state, which was associated to a mesohaline environment, has been observed to increase over time (Figure 6). This raised the question of whether eels had moved more into brackish water habitats over time or whether the environment had become more brackish. Regarding the eels captured in the Fumemorte canal (FC), the assumption was that both phenomena could occur. Firstly, there were individuals living at the mouth with brackish salinities, which was supported by the brackish water mode of sedentary. Secondly, the brackish waterfront may have risen within the Fumemorte canal (FC) over time with the increase in salinity in the Vaccarès lagoon (SL). During strong wind events, the saltier waters from the Vaccarès lagoon may flow several kilometres upstream in the Fumemorte canal, thereby altering the environmental conditions for individuals remaining in the same place. Such state changes may also be related to a change in behaviour. In the case of the eels captured in PF1 site (the Grandes Cabanes site), the only occasion on which salinity conditions were observed in individuals was when they were nomadic and had experienced all three habitats (i.e., FBS and BFS). These individuals demonstrated a preference for habitats characterised by freshwater or brackish conditions, reflecting occasional periods of saltwater exposure (state S). This could be interpreted as a subterranean rise in salinity in an environment that could be combined with burial of the eels (Steendam et al. 2020), thus reflecting this increase in Sr:Ca and Ba:Ca values.

Abnormal conditions

The eel has the capacity to employ a variety of adaptive behaviours to cope with unfavourable environmental conditions. Studies have suggested that eels are capable of moving to more favourable conditions and/or avoiding adverse abiotic conditions during their growth (Baisez 2001, Daverat et al. 2005, Capoccioni et al. 2014). In the present study, a state described by high Sr:Ca and Ba:Ca values was identified as corresponding to abnormal conditions. Indeed, the mean Sr:Ca and Ba:Ca ratios of the AC state were found to be incongruent with any of the mean values calculated from the otolith edges of

individuals captured at each sampling site (Table S1). The presence of these phenomena recorded in the otolith indicated that the eels were exposed to these conditions rather than fleeing from them. The AC state was present in the habitat use tactic of 64% of the individuals sampled, particularly in individuals caught at the SL (Vaccarès lagoon). This phenomenon appeared to be relatively short timed, as the individuals were exposed to these specific conditions for an average of 2 months (Figure S3). Consequently, this state may not adequately represent an environment where the eels could have undergone growth; rather, it may be indicative of the spontaneous environmental conditions to which they may have been exposed. To gain an insight into the underlying mechanisms behind these abnormal phenomena, a study on the Sr:Ca and Mn:Mg ratios was conducted. The Mn and/or Mg concentrations have been previously employed in studies to highlight metabolic phenomena associated with hypoxic environmental conditions in cod (Limburg et al. 2011, Limburg and Casini 2018) and in shad (Boussinet et al. 2024). In the present study, in 50% of the cases, a peak in Mn:Mg was observed in the two months around the phenomena described by the AC state (Table 2), which could then be interpreted, in those particular cases, as a hypoxic event (Figure 5) (Limburg et al. 2011, Limburg and Casini 2018). In the poldered sites (i.e., PF1 and PF2), where water management is mainly controlled by the "Office Français de la Biodiversité" with the aim of preserving biodiversity, there were few synchronous Mn:Mg peaks associated with the AC state (Figure 5). Therefore, although the abnormalities were observed in eels caught at all sites, the origin of the abnormal state may vary between habitats.

The ratio of Mn:Mg has been utilised in the analysis of fish species such as cod (Limburg et al. 2011, Limburg and Casini 2018) and shad (Boussinet et al. 2024) to enhance comprehension of the potential hypoxic events to which they are exposed. In the present study, concomitant events were observed between Sr:Ca, Ba:Ca and Mn:Mg peaks. The hypothesis that the individual might be subject to hypoxic conditions was proposed in response to the occurrence of the two events within the same period. Thus, in the Vaccarès lagoon (SL), the events described by AC state seemed to partly correspond to hypoxic conditions (i.e., with peaks in Mn:Mg at the same time as peaks in Sr:Ca and Ba:Ca, Figure 5). With an occurrence of up to 25%, the AC state occurrences were more frequent in 2017. 2017 was a particularly dry and hot year marked by large variations in salinity, which caused a number of damages to the biodiversity in the Vaccarès lagoon, including a sharp reduction in the *Zostera noltei* meadows (i.e., from an average recovery of 15% of the Vaccarès lagoon surface area in 2017 to around 3% in 2018-2019, and close to zero in 2020-2021) (Cheiron et al. 2018, Hemery et al. 2022). These marine angiosperms not only provided shelter for eels, but also helped to oxygenate the water (Delgard et al. 2016). The decline of seagrass in the lagoon could therefore be one of the possible explanations for this abnormal phenomenon recorded in the eels' otoliths. Several hypotheses have been proposed concerning the decline of seagrass, including (i) the accelerated increase in the intensity of saline shocks in 2017 and 2018 and (ii) a significant contamination of the Vaccarès lagoon, primarily due to the Fumemorte drainage canal (FC), which carries highly polluted water from intensively farmed agricultural areas (Cheiron 2019). Furthermore, the high level of pollutant inputs was generally accompanied by an excess of nutrients, causing eutrophication conditions.

During the period 2003-2018, an increase in nitrogen concentration in Vaccarès lagoon was observed (Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse 2021). The phenomenon of eutrophication, which is prevalent in the Mediterranean region due to the combination of high temperatures and low rainfall during the summer months, is indeed exacerbated by the excessive inputs of nutrients. This often results in the formation of algal blooms and anoxia, which in turn leads to the death of organisms and the degradation of critical habitats (Cloern 2001, Cataudella et al. 2015, Gobler 2020, Zhou et al. 2020). Between 2017 and 2018, the combination of nutrient influx, prolonged hot weather, and persistently low water levels in the Vaccarès lagoon resulted in an unprecedented algal bloom throughout the lagoon, a phenomenon not seen in the past 30 years (Cheiron 2019). After 2018, the increase in salinity continued, but the variations had less amplitude (i.e., with an average at $28.6 \pm 4 \text{ g.L}^{-1}$ between 2018 and 2021) (Hemery et al. 2022). As the eel is a species with a high degree of plasticity (Capoccioni et al. 2014, Mateo et al. 2017, Teichert et al. 2023), it could be assumed that, over time and following these significant variations, individuals have adapted to the new habitat conditions or found new shelters (other than seagrass), which could explain the drastic reduction in the occurrence of state AC events. The synchrony between the highest Mn:Mg values and the AC state was frequent (70%) in eels from the Vaccarès (SL) site (Figure 5), whereas it was almost absent in the other sites. It was likely that other environmental and behavioural factors were responsible for AC state observed in eels from the other sampling sites (FC, PF1 and PF2). Given that eels are capable of burrowing to hide and resist unfavourable environments (Steendam et al. 2020), they may be subject to new environmental conditions within the sediment. A significant number of biogeochemical processes occur in the initial few centimetres of the sediment layer (Metzger et al. 2007).

Sr and Ba are the elements most frequently utilised in the analysis of fish otoliths with a purpose to enhance comprehension of the environmental conditions experienced by these fish during their lifetimes. Nevertheless, certain studies have highlighted the necessity for further investigation into the extent to which these elements accurately reflect the composition of the surrounding water, and the potential influence of other factors during their incorporation into the otolith (Marohn et al. 2009, 2011, Daverat et al. 2012b, Sturrock et al. 2014, Bareille et al. 2024). These elements may vary over time as a result of extrinsic (e.g., temperature) and/or intrinsic (e.g., growth rate, metabolism) factors and/or changes in water chemistry (e.g. flooding) (Marohn et al. 2011, Daverat et al. 2012b, Sturrock et al. 2014, Bareille et al. 2024). These modifications may provide the first indications of the AC state, which is characterised by peaks in the Sr:Ca and Ba:Ca ratios in the otolith. Consequently, the provenance of these abnormal conditions remains uncertain, and further investigation is required. Acquiring more information on these factors would provide new insights into these elevated Sr:Ca, Ba:Ca and also Mn:Mg peaks.

Conclusion

The eel is a plastic species that employs a variety of habitat use tactics depending on the environmental conditions (Daverat et al. 2006, Capoccioni et al. 2014, Teichert et al. 2023). Although previous studies have concluded that European eels have a

preferentially sedentary lifestyle, some authors have demonstrated a diversity of habitat use tactics (Daverat and Tomás 2006, Tabouret et al. 2010, Panfili et al. 2012, Capoccioni et al. 2014). The present study reinforced these conclusions and enabled to describe state with synchronic highest values of Sr:Ca, Ba:Ca and Mn:Mg. While most eels were sedentary, some individuals exhibited a habitat use tactic that encompass a strong salinity gradient (from oligohaline to euhaline) during the final four years of their lives. The results indicated a greater diversity of habitat use tactics in individuals sampled in the largest bodies of water (Vaccarès lagoon and Grandes Cabanes site) compared with those caught in the canals, which were mainly sedentary. Teichert et al. (2023) highlighted the importance of the growth habitat on the life history traits of eels, with individuals demonstrating accelerated growth and superior body condition in brackish water. It would therefore be interesting to study the different tactics highlighted in this study in relation to life history traits, with a view to achieving a more comprehensive understanding of the influence of habitat use on eel growth and potential reproductive success (Marohn et al. 2013, Teichert et al. 2023). Finally, the approach applied in this study provides the opportunity to gain insight into the habitat use tactics adopted by eels, while also enabling a more comprehensive understanding of the environmental changes occurring within a Mediterranean lagoon complex.

Acknowledgments

The authors express their gratitude to all those who participated in the fieldwork, in particular Pascal Contournet, Benoit Girard, Samuel Hilaire, Claire Tétré, the professional fishers Michel Bénézech and Christian Ribero, and the interns of the Tour du Valat. We would like to acknowledge the contributions of all those involved in the preparation of the samples, with particular gratitude to Louise Barbeau, Fany Jariod, Klervi Verbrugghe and Hugo Vey Payre for their invaluable assistance. Furthermore, we would like to thank the following personnel from the Fédération de Pêche des Bouches du Rhône, the Association Migrateurs Rhône Méditerranéen and the Office français de la biodiversité. We are grateful to Christine Gazeau Nadin of the EABX INRAE team of Bordeaux-Cestas for providing us with access to the sclerochronology laboratory. The statistical analysis of life history sequence was supported by the project “DiadES - Assessing and enhancing ecosystem services provided by diadromous fish in a climate change context” (EAPA_18/2018), funded by the INTERREG Atlantic Area program. Moreover, we are grateful to Anthony Acou, Audrey Darnaude and Caroline Durif for their valuable feedback on this work.

Author Contributions

Conceptualisation: F. Daverat, A. Hoste, D. Nicolas and J.-C. Poggiale. Methodology: F. Daverat and A. Hoste. Fieldwork and sample preparation: A. Hoste, D. Nicolas and J. Siréjol. Laboratory analysis: G. Barbotin, F. Daverat, A. Hoste, C. Pécheyran and J. Siréjol. Data curation: A. Hoste and J. Siréjol. Formal analyses: E. Brion, F. Danhiez and A. Hoste. Writing – original draft: A. Hoste. Writing – review and editing: all authors. *All authors read and approved the final manuscript.*

Supplementary Information

This file contains additional information on Methods and Results for

Living in a complex and challenging Mediterranean lagoon: retrospective analysis of habitat use of European eels (*Anguilla anguilla*)

by Amélie Hoste et al.,

Materials and Methods

Hidden Markov Model

The model explained below is based on the analysis of eel habitat using Sr:Ca and Ba:Ca values contained in their otoliths, but we applied the same model with Mn:Mg and Sr:Ca data for the analysis of hypoxic events.

The model is well described in Fablet et al. (2007). We have summarised the main steps of the model here.

S_t is the hidden state at time t , where $S_t \in \{1, 2, \dots, K\}$ and K is the number of hidden states.

At each time t , the observations are $y_t = (y_{1,t}, y_{2,t})$, where $y_{1,t}$ represents the value of Sr:Ca at time t , and $y_{2,t}$ represents the value of Ba:Ca at time t . The observations are conditionally independent given the current hidden state.

The observation distributions are normal Gaussian in each hidden state.

1- Initial state probabilities:

$$\pi = (\pi_1, \pi_2, \dots, \pi_K) \text{ where } \sum_{i=1}^K \pi_i = 1 \text{ and } \pi_i = P(S_1 = i) \text{ with } i \in \{1, 2, \dots, K\}$$

Since we have chosen $K=5$ states (according to the BIC and AIC criteria) and want to have an equiprobability for each state at the beginning, the initial values are 0.2.

2- Transition probabilities:

$$A_{ij} = P(S_{t+1} = j \mid S_t = i) \text{ for } i, j \in 1, 2, \dots, K$$

Thus, the transition matrix corresponds to $A = [A_{ij}] = \begin{pmatrix} A_{11} & \dots & A_{1K} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ A_{K1} & \dots & A_{KK} \end{pmatrix}$ where each row sums to 1, $\sum_{j=1}^K A_{ij} = 1$

Since we have chosen $K=5$ states (according to the BIC and AIC criteria) and want to have an equiprobability for each transition probability at the beginning, the initial values are 0.2.

3- Observation distributions:

- Sr:Ca at time t , for state i : $y_{1,t} \mid (S_t = i) \sim N(\mu_{1,i}, \sigma_{1,i}^2)$
- Ba:Ca at time t , for state i : $y_{2,t} \mid (S_t = i) \sim N(\mu_{2,i}, \sigma_{2,i}^2)$

Where $\mu_{1,i}$, $\sigma_{1,i}^2$ and $\mu_{2,i}$, $\sigma_{2,i}^2$ are the parameters of the normal distributions for each state i , respectively for Sr:Ca and Ba:Ca values.

$$\text{Thus, } P(y_t | S_t = i) = P(y_{1,t} | S_t = i) \times P(y_{2,t} | S_t = i)$$

To resume, this model captures the underlying dynamics where the observations Sr:Ca and Ba:Ca values at each time t are influenced by the hidden state S_t , which evolves according to a hidden Markov chain with transition probabilities defined by the matrix A .

Results

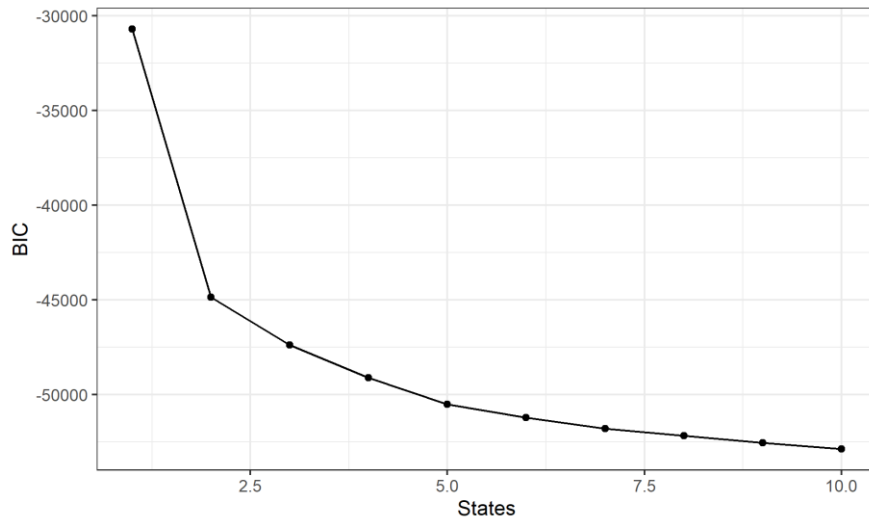


Figure S1: BIC results for Sr:Ca and Ba:Ca ratios

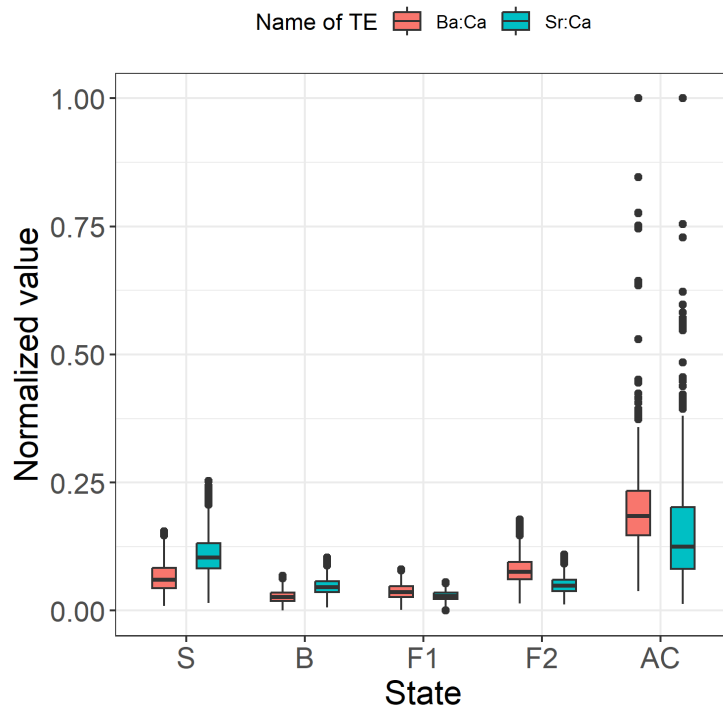


Figure S2: Ba:Ca and Sr:Ca ratio normalized values for each state.

Table S1: Information about Sr:Ca and Ba:Ca (mean \pm sd) in the otolith margin of eels at different stages of their life

SITE	LIFE STAGE	SR:CA RATIO	BA:CA RATIO
VACCARES (SL)	All	4.242 \pm 3.607	0.004 \pm 0.003
	Silver	3.546 \pm 3.244	0.004 \pm 0.003
	Yellow	5.692 \pm 3.928	0.005 \pm 0.003
GRANDES CABANES (PF1)	All	1.573 \pm 0.813	0.003 \pm 0.002
	Silver	1.449 \pm 0.591	0.002 \pm 0.001
	Yellow	1.671 \pm 0.947	0.004 \pm 0.003
FUMEMORTE (FC)	All	2.154 \pm 2.842	0.004 \pm 0.004
	Silver	2.170 \pm 3.041	0.004 \pm 0.004
	Yellow	2.057 \pm 1.084	0.004 \pm 0.002
SIGOULETTE (PF2)	All	1.732 \pm 1.472	0.006 \pm 0.006
	Silver	1.956 \pm 2.155	0.005 \pm 0.005
	Yellow	1.586 \pm 0.745	0.006 \pm 0.006

Table S2: Information about the habitat use tactics

Main habitat use tactic	Code	Main occupancy habitat	Information about the tactic
Residential	S	Saltwater	Residential in saltwater
	B	Brackish water	Residential in brackish water
	F	Freshwater	Residential in freshwater
Nomadic	SB	Saltwater	Nomadic between salt and brackish water
	SF		Nomadic between salt and fresh water
	SBF		Nomadic between salt, brackish and fresh water
	BS	Brackish water	Nomadic between salt and brackish water
	BF		Nomadic between brackish and fresh water
	BFS		Nomadic between salt, brackish and fresh water
	FS	Freshwater	Nomadic between salt and fresh water
	FB		Nomadic between brackish and fresh water
	FBS		Nomadic between salt, brackish and fresh water

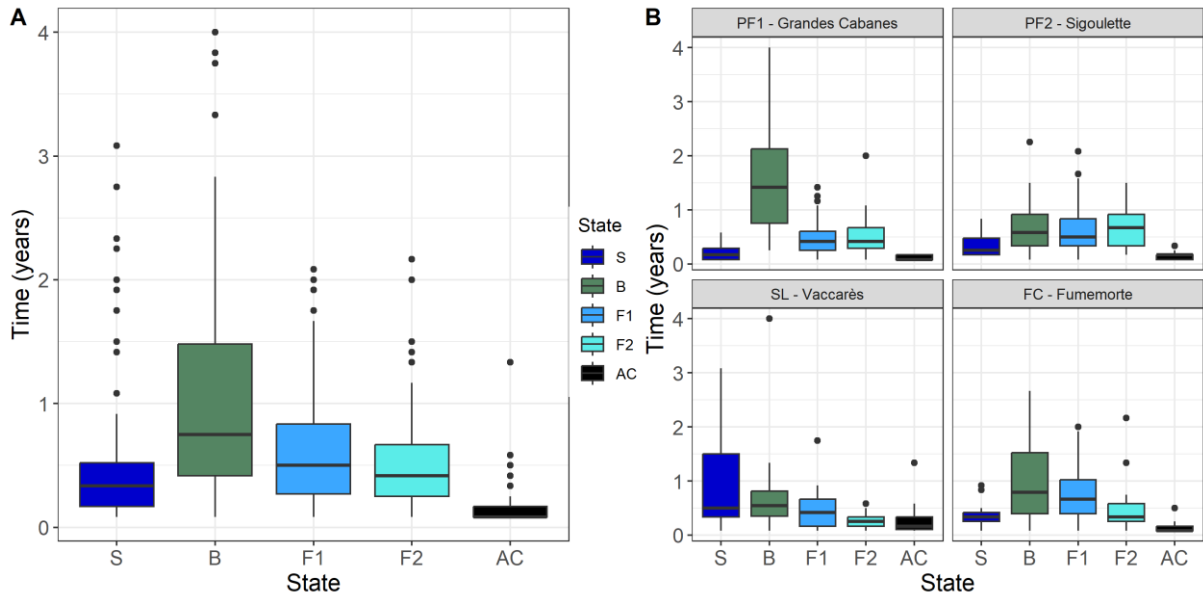


Figure S3: Maximum consecutive duration per individual in a state, A- for all sampled sites combined, B- for each sampled site.

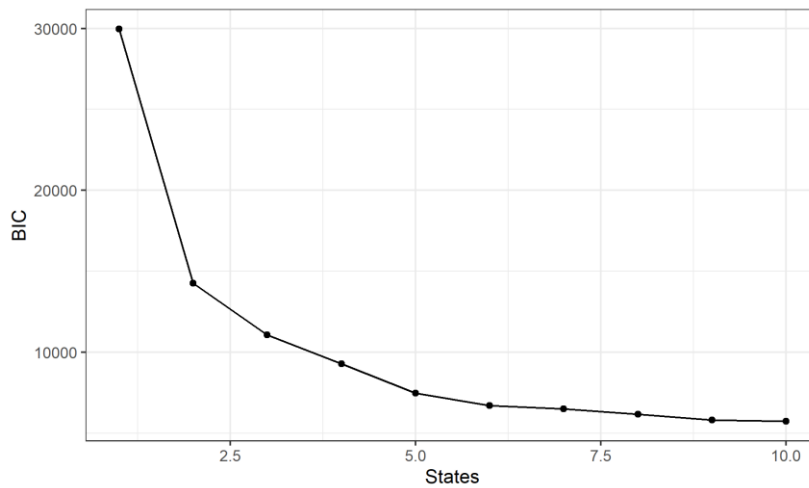


Figure S4: BIC results for Mn:Mg and Sr:Ca ratios

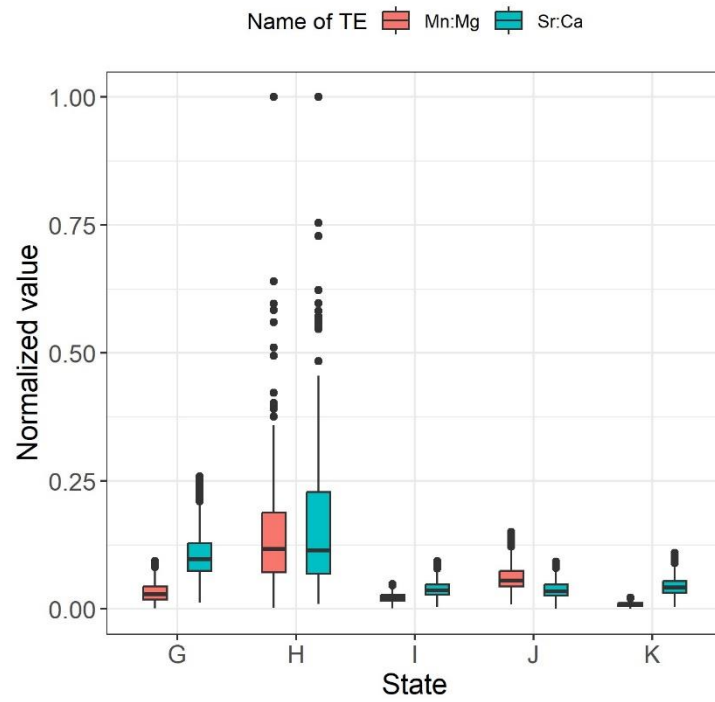


Figure S5: Mn:Mg and Sr:Ca ratio normalized values for each state, with state H corresponding to hypoxic occasions.

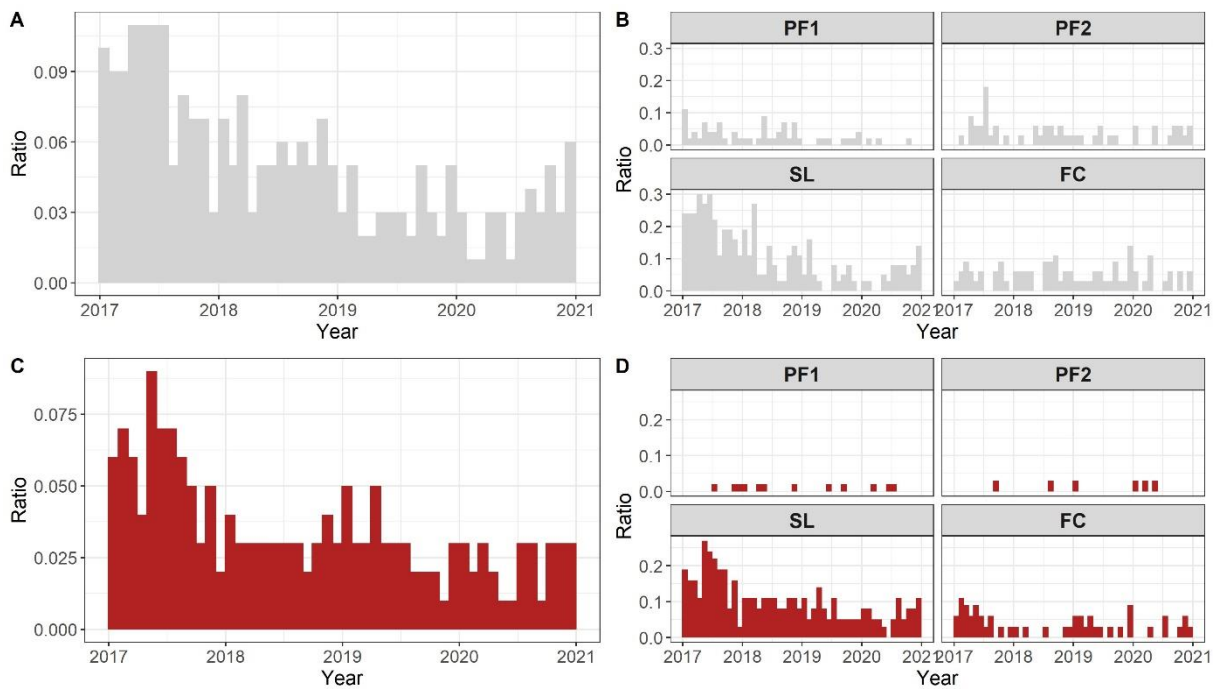
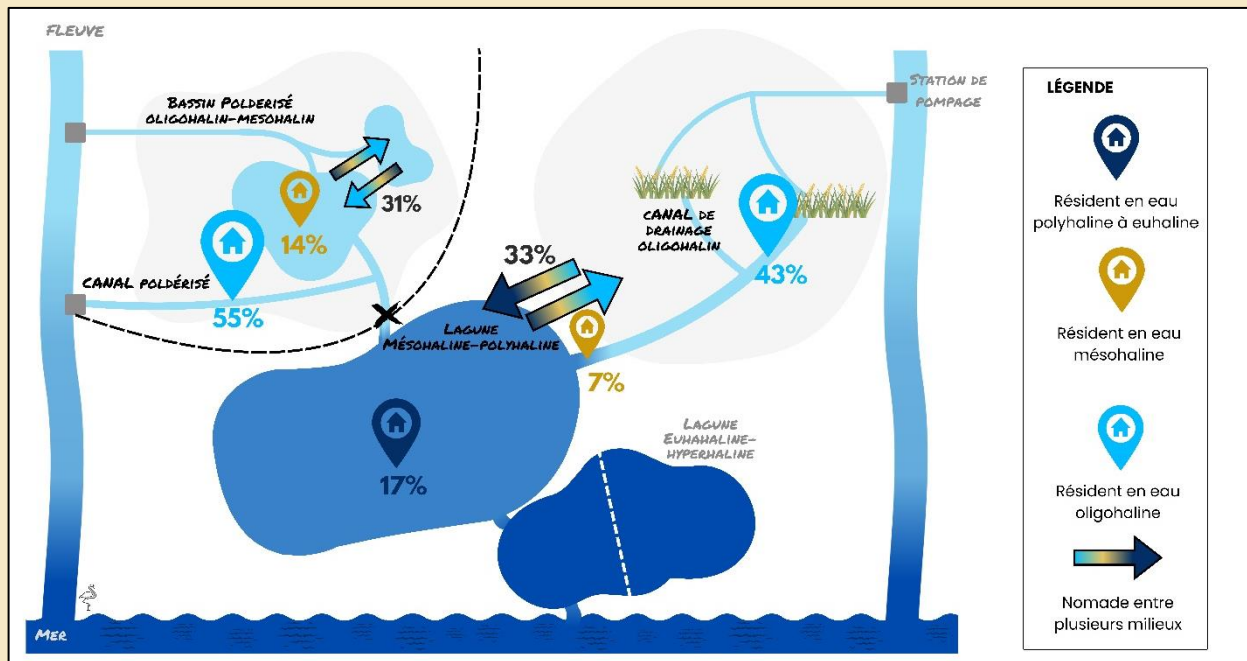


Figure S6: The proportion of individuals experiencing the state E, A- for all sites, B- for each site; The proportion of individuals experiencing environmental condition considered as hypoxic events, C- for all sites, D- for each site.

Identification de l'utilisation des habitats chez l'anguille européenne en milieu lagunaire méditerranéen

A RETENIR

- Les anguilles avaient préférentiellement un mode de vie résidentiel que ce soit en eau oligohaline, mésohaline ou euhaline.
- Les anguilles capturées dans des milieux ouverts et caractérisés par des variations de salinité plus importantes (l'étang du Vaccarès et le domaine des Grandes Cabanes) ont montré une variété d'utilisation de l'habitat plus riche, adoptant davantage des tactiques nomades (exploitant plusieurs milieux avec des salinités significativement différentes au cours de leur croissance) par rapport à celles provenant des canaux (le canal du Fumemorte et celui de la Sigoulette).
- Les anguilles ont expérimenté des conditions anormales qui pourraient être traduites par des conditions hypoxiques (dans 50 % des cas).
- L'étude de la microchimie des anguilles a révélé également une salinisation du milieu.



Chapitre 5 : Evaluation de l'état sanitaire de l'anguille argentée dans un complexe lagunaire méditerranéen



©K. Verbrugghe ©S. Ceyte

ARTICLE

Hoste A., Lagarde R., Amilhat E., Bouchard C., Bustamante P., Covaci A., Faliex E., Migne E., Poma G., Tetrel C., Verbrugghe K., Vey-Payre H., Nicolas D. 2024. Investigating the quality of European silver eels by quantifying contaminants and parasite infestation in a French Mediterranean lagoon complex.

Publié dans Environmental Science and Pollution Research.

<https://doi.org/10.1007/s11356-024-35815-0>

Résumé étendu de l'article :

L'intensification de l'agriculture dans les complexes lagunaires méditerranéens, comme en Camargue avec la riziculture et le maraîchage, a provoqué une perte significative des habitats et une baisse de la biodiversité (Blondel et al., 2019). Les pollutions agricoles, comprenant l'utilisation de pesticides, ainsi que les pollutions industrielles ont affecté de nombreuses espèces, impactant des oiseaux (Berny et al., 2002), des tortues (Burkart et al., 2021) et des poissons (Oliveira Ribeiro et al., 2008; Roche et al., 2002). L'activité humaine a également favorisé l'introduction d'espèces exotiques, exerçant une pression accrue sur les écosystèmes indigènes (par ex., Rosecchi et al. 1997; Marchessaux et al. 2020). L'anguille européenne est particulièrement vulnérable aux contaminants tels que les éléments traces (TEs) et les polluants organiques persistants (POPs) (Maes et al. 2008; Romero et al. 2020). Ces composés s'accumulent dans ses réserves lipidiques et sont susceptibles d'affecter ses facultés de nage et le bon développement de ses gonades (Beckvar and Lotufo, 2011; Freese et al., 2019; Louiz et al., 2009). En effet, lors de la migration vers son site de reproduction, l'anguille utilise l'énergie stockée durant sa phase de croissance. Cette redistribution énergétique peut entraîner le transfert de métaux potentiellement toxiques des os et des muscles vers les ovaires des femelles, nuisant à leur santé et au succès de la reproduction (Freese et al., 2019). Cette pollution contribuerait ainsi au déclin du stock d'anguille, et s'ajoute à d'autres menaces telles que la présence du parasite *Anguillicola crassus* (*A. crassus*) (Drouineau et al., 2018; ICES, 2022), qui entrave également la capacité de nage de l'anguille (Palstra et al., 2007).

Plusieurs indicateurs ont été développés pour évaluer l'état de santé de l'anguille et la qualité de son environnement, en se fondant sur les concentrations de contaminants (TEs et POPs) et l'infestation parasitaire (*A. crassus*) (Amilhat et al., 2014; Belpaire and Goemans, 2007; Bourillon et al., 2020; ICES, 2015). Cependant, les études antérieures ont souvent négligé les variations individuelles comme la taille, l'âge ou le sexe.

L'étude présentée ici avait trois objectifs principaux. Premièrement, elle a évalué l'utilisation des anguilles comme bioindicateurs de la qualité de l'environnement. Deuxièmement, une comparaison a été faite entre la qualité des anguilles argentées de Camargue et celles d'autres lagunes méditerranéennes, en s'appuyant sur la classification de la qualité des anguilles (EQC) défini par Belpaire and Goemans (2007). Troisièmement, l'état sanitaire des anguilles mâles et femelles a été examiné en relation avec leurs caractéristiques biométriques et leur habitat de croissance au sein d'un complexe lagunaire, afin de mieux comprendre les facteurs contribuant à la dégradation de leur état sanitaire.

Des analyses écotoxicologiques (POPs et TEs) et parasitaires (*A. crassus*) ont été menées sur 59 anguilles argentées (28 mâles et 31 femelles) capturées dans trois sites camarguais (l'étang du Vaccarès, le canal du Fumemorte, et le domaine des Grandes Cabanes). Chaque site présente des niveaux de contamination différents (Hemery et al., 2022; Messineo et al., 2018), en raison de leur connectivité hydrologique au sein du

système. En considérant que les anguilles sont résidentes (**chapitre 4**), l'état sanitaire observé est perçu comme un reflet des conditions de croissance spécifiques à chacun de ces habitats. L'évaluation de l'état sanitaire des anguilles a été réalisée en fonction de trois critères : leurs concentrations en POPs, leurs concentrations en TEs et de leur infestation parasitaire par *A. crassus*. Quarante-quatre POPs, quantifiés dans le muscle de l'anguille, ont été regroupés en six grandes familles : PCBs, PBDEs, DDTs, HCHs, HCB et CHLs. Quatorze TEs (Ag, As, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Hg, Mn, Ni, Pb, Se, V, et Zn) ont été mesurés dans le muscle et dans le foie de l'anguille. L'infestation parasitaire par *A. crassus* est évaluée à partir de deux variables : l'abondance d'*A. crassus* et l'indice de dégénérescence de la vessie natatoire (SDI). L'abondance correspond au nombre de parasites (larves et adultes) présents dans la vessie natatoire tandis que le SDI reflète les altérations de cet organe via une évaluation de son opacité, de sa pigmentation et de l'épaisseur de sa paroi (Lefebvre et al., 2002).

Premièrement, les concentrations de certains contaminants quantifiés dans l'anguille et dans le sédiment ont été comparés. L'étude a révélé la présence de contaminants tels que les PCBs dans l'anguille, alors qu'ils n'ont pas toujours été quantifiés dans les sédiments. Ce constat indique que cette espèce peut servir de bon indicateur de la contamination des milieux aquatiques. Cependant, l'utilisation de l'anguille pour évaluer la qualité de l'environnement soulève des questions éthiques, car cela implique le sacrifice des individus.

Deuxièmement, l'EQC a permis de comparer les résultats des concentrations de 25 contaminants et du SDI obtenus dans nos échantillons par rapport à des valeurs seuils établies par Belpaire and Goemans (2007) sur des anguilles en Belgique et ajustées par l'ICES (2015). Ainsi, pour chaque contaminant et pour le SDI, l'individu est classé soit « ne s'écartant pas », soit « s'écartant légèrement », soit « s'écartant » ou « s'écartant fortement » de la valeur seuil. Les anguilles échantillonnées en Camargue ont montré généralement des écarts minimes ou légers par rapport à celles prélevées en Belgique, sauf pour certains contaminants comme le pp-DDT, un métabolite de la famille des DDT, et le SDI. Les anguilles de Camargue ont donc des concentrations plus élevées pour le pp-DDT et le SDI traduisant une forte contamination à ce pesticide et un fort degré de parasitisme par *A. crassus*. En comparaison avec d'autres lagunes méditerranéennes, les anguilles de Camargue présentent des concentrations élevées de POPs, notamment en PCBs et en PBDEs, et des niveaux importants de contamination en Cu et Zn. Les concentrations de DDTs mesurées chez les anguilles en Camargue sont comparables à celles observées dans certaines lagunes, tandis que d'autres présentent des concentrations plus faibles ou plus élevées. Cela reflète la variabilité de la contamination d'une région à l'autre. Ces différences peuvent être attribuées aux activités anthropiques spécifiques à chaque zone. En Camargue, l'agriculture intensive est associée à des concentrations élevées de DDTs, de cuivre (Cu) et de zinc (Zn). En revanche, la contamination par les PCBs et les PBDEs semble provenir davantage des activités industrielles dans la région.

Troisièmement, l'état sanitaire des anguilles est évalué au sein du complexe lagunaire, à l'aide d'une analyse multivariée, qui définit un score appelé score TOPSIS. Ce score classe les anguilles en fonction de leur contamination par les polluants organiques

persistants (POPs) et les éléments traces (TEs), ainsi que de leur degré d'infestation parasitaire (*A. crassus*), en comparant chaque individu à la meilleure et à la pire des conditions observées sur l'ensemble des anguilles échantillonnées (Hwang and Yoon, 1981). Ainsi, la meilleure condition correspond à la concentration la plus faible en POPs et TEs et le plus faible degré de parasitisme par *A. crassus*. En revanche, la pire condition reflète la contamination la plus élevée en POPs et TEs, ainsi qu'un degré de parasitisme maximal. Un score global est calculé pour chaque anguille, en combinant ces trois critères (POPs, TEs et parasitisme par *A. crassus*) dans l'analyse. De plus, une analyse TOPSIS a été effectuée séparément pour chaque critère, ce qui a permis d'obtenir un score individuel pour chacun. Cette approche facilite l'évaluation du niveau de dégradation de chaque site pour un critère donné. Ainsi, chaque individu possède quatre scores décrivant son état sanitaire : un score global (POPs, TEs, et parasitisme par *A. crassus*), un score spécifique aux POPs, un pour les TEs, et un dernier pour le parasitisme d'*A. crassus*. Enfin, des modèles linéaires généralisés en bayésien ont été utilisés pour étudier l'effet de facteurs biotiques, tels que la taille, l'âge et le taux de croissance, ainsi que le site de croissance, sur les différents scores de l'état sanitaire de l'anguille.

L'analyse de l'état sanitaire de l'anguille a révélé une contamination importante de POPs et TEs dans l'étang du Vaccarès et le canal du Fumemorte, probablement due aux pollutions liées à l'agriculture. En revanche, les anguilles du site des Grandes Cabanes ont montré des niveaux de contamination significativement plus faibles que dans les deux autres sites. Ce site bénéficie d'un approvisionnement direct en eau du Petit Rhône, sans subir de pression anthropique notable sur son bassin, ce qui le rend moins exposé à la pollution.

De manière inattendue, l'infestation parasitaire par *A. crassus* n'a pas montré de variations significatives entre les sites. Pourtant, de précédentes études avaient révélé des différences dans le degré d'infestation entre les milieux oligohalins et mésohalins (Kirk et al., 2000a; Marohn et al., 2013; Teichert et al., 2023). Par exemple, Lefebvre et al. (2002) a constaté que les anguilles du canal du Fumemorte étaient plus infestées que celles de l'étang du Vaccarès. Il est donc surprenant de ne pas constater de différences significatives dans nos résultats. Cette absence de variabilité pourrait s'expliquer par la taille réduite de l'échantillon, avec seulement 20 anguilles par site. Des études supplémentaires sont nécessaires pour vérifier si ces sous-échantillons sont représentatifs des différentes sous-populations d'anguilles.

L'étude a révélé différentes sources de dégradation de l'état sanitaire de l'anguille en fonction de son milieu de croissance. Cependant, l'état sanitaire de l'anguille dépend également des caractéristiques biométriques individuelles. Par exemple, les petites anguilles plus âgées présentent des concentrations plus élevées en POPs. De plus, le degré d'infestation parasitaire par *A. crassus* augmente avec l'âge. Finalement, l'état sanitaire global des anguilles se détériore avec l'âge et ne présente pas de variation significative entre les différents sites. En d'autres termes, pour un site donné, plus une anguille est âgée, plus sa concentration en POPs et TEs est élevée et plus son degré de parasitaire par *A. crassus* est important.

Notre étude a quantifié plus de 50 contaminants, mais elle ne fournit qu'un aperçu limité de l'état sanitaire des anguilles, car de nombreux polluants n'ont pas été pris en

compte. La concentration élevée de DDTs, un pesticide interdit en France depuis les années 70, souligne l'importance de continuer la surveillance des substances prohibées. Par ailleurs, les contaminations récentes d'anguilles juvéniles et adultes par des polluants tels que les retardateurs de flamme et d'autres contaminants émergents indiquent la nécessité de les intégrer dans les analyses écotoxicologiques. Par ailleurs, le contexte local de l'étude doit être considéré dans le choix des contaminants à analyser, car certains produits interdits peuvent faire l'objet de dérogations, comme l'utilisation du benzobicyclon en Camargue, qui est pourtant reconnu comme toxique pour la vie aquatique (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2021).



Investigating the quality of European silver eels by quantifying contaminants and parasite infestation in a French Mediterranean lagoon complex

Amélie Hoste^{1,2} · Raphaël Lagarde^{3,4} · Elsa Amilhat^{3,4} · Colin Bouchard⁵ · Paco Bustamante⁶ · Adrian Covaci⁷ · Elisabeth Faliex^{3,4} · Emmanuelle Migne⁸ · Giulia Poma⁷ · Claire Tetrel⁹ · Klervi Verbrugge² · Hugo Vey Payre² · Delphine Nicolas²

Received: 6 August 2024 / Accepted: 14 December 2024

© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2025

Abstract

Coastal lagoons are diverse habitats with significant ecological gradients, which provide crucial ecosystem services but face threats from human activities such as invasive species and pollution. Among the species inhabiting the lagoons, the critically endangered European eel (*Anguilla anguilla*) is an emblematic species strongly impacted by contamination and parasitism. Several indicators were developed to assess the quality of eel at a large geographic scale. Most indicators are based on the concentration of individual pollutant and/or abundance of parasites separately without considering individual variations. This study assessed the quality of 59 eels captured at three different sites inside a Mediterranean lagoon complex (the Camargue, South of France), by integrating multiple degradation factors (POPs, TEs, and *A. crassus* infestation) and considering individual eel characteristics (length, age, growth rate, and sex). Using multivariate TOPSIS analysis including these degradation factors, this study found that eel quality decreased with age but did not significantly vary between sites. When focusing on each degradation factor, *A. crassus* infestation rates were lower in older eels, independently to the site; however, the POPs and TEs contaminations were lower in the Grandes Cabanes site compared to the Vaccarès and Fumemorte sites even if smaller and younger eels were more contaminated by POPs. These findings reveal the fine-scale spatial variability in eel quality, with TOPSIS analysis providing a robust method to rank and score scenarios. This approach enhances the understanding of habitat degradation sources affecting eel contamination and parasitic infestation, supporting more effective strategies for sustainable habitat management.

Keywords *Anguilla anguilla* · *Anguillicola crassus* · Contamination · Spawner quality · Mediterranean lagoon · Trace elements · Persistent organic pollutants

Introduction

At the interface between land and sea, coastal lagoons exhibit diverse aquatic habitats with significant ecological gradients ranging from freshwater to hypersaline conditions (Kjerfve 1994; Pérez-Ruzafa et al. 2011). They support a rich variety of bird, fish, and invertebrate species, many of which are commercially valuable (Pérez-Ruzafa and Marcos 2012), especially in the Mediterranean region (Grillo and Venora 2011; Kara and Quignard 2018). In addition to biodiversity, coastal lagoons offer crucial ecosystem services such

as shoreline protection, flood control, and waste assimilation, driven by their strategic coastal positioning and unique ecological features (Barbier et al. 2011; Costanza et al. 2011; Newton et al. 2018). However, these ecosystems face growing threats from human activities resulting in habitat degradation and loss (Kjerfve 1994; Aliaume et al. 2007; Velasco et al. 2018). Apart from habitat loss, the main threats include overexploitation of resources, introducing and spreading invasive species (Kennish 2002; Newton et al. 2014), and pollution inputs (e.g. nutrient enrichment, organic carbon loading, and chemical contaminants such as persistent organic pollutants and metallic trace elements). Identifying sources of anthropogenic degradation will contribute to the development of sustainable management strategies to preserve these habitats.

Responsible Editor: Philippe Garrigues

Extended author information available on the last page of the article

The Rhône River delta, known as the Camargue, is one of the largest and most biodiverse Mediterranean lagoon complexes. In the nineteenth century, the construction of extensive dikes to control flooding enabled large-scale agricultural and industrial development, resulting in significant habitat loss (Blondel et al. 2019). The shift to intensive agriculture, particularly rice and market gardening, has been detrimental to biodiversity, notably causing a decline in bird populations due to habitat transformation and pesticide use (Galewski and Devictor 2016). Studies have shown that birds (Berny et al. 2002), turtles (Burkart et al. 2021), and fish (Roche et al. 2002; Oliveira Ribeiro et al. 2008) in the Camargue are exposed to a large variety of pollutants such as persistent organic pollutants (POPs). Additionally, human activities have facilitated the introduction of invasive species, which now represent a significant portion of the region's biodiversity and compete with native species (e.g. Rosecchi et al. 1997; Marchessaux et al. 2020). Thus, the Camargue has undergone significant changes in land cover, land use, and water management in recent decades (Mathevet et al. 2002; Galewski and Devictor 2016) with largely unknown consequences for species communities and ecosystem functioning (Oliver et al. 2015; Laverty et al. 2017; Fraixedas et al. 2019).

The European eel (*Anguilla anguilla*) is one of the most common fish in Mediterranean lagoons (Pérez-Ruzafa et al. 2007, 2011; ICES 2015; Kara and Quignard 2018). This critically endangered species is also an important fishery resource, particularly in the Camargue, where fishers specialise in catching it (Blondel et al. 2019; Pike et al. 2020). This long-lived semelparous species spawns in the North Atlantic Convergence zone (Tesch 2003; Righton et al. 2016), and its larvae migrate to the European and North African coasts where they occupy a wide variety of growing habitats such as rivers, lagoons, and estuaries (Tesch 2003; Daverat et al. 2006). The growth phase of yellow eels lasts from 3 to more than 30 years (Acou et al. 2003; ICES 2022; Rohtla et al. 2023), depending on several biotic and abiotic factors. Yellow eels are predominantly sedentary (Daverat and Tomás 2006; Panfili et al. 2022) and have an opportunistic feeding behaviour, consuming mainly benthic invertebrates and fishes (Bouchereau et al. 2006, 2009; Denis et al. 2022). At the end of this stage, yellow eels develop into silver eels and migrate back to their spawning grounds (ICES 2022). Silver eels do not feed during this migration and the energetic fuel used for migration and gamete maturation relies mainly on their important lipid stores accumulated during their growth phase (van den Thillart et al. 2007). Silver eels are particularly susceptible to toxic effects of chemical pollution from various lipophilic bioaccumulative contaminants which became bioavailable due to remobilisation of lipid reserves during the migration and gamete maturation (Freese et al. 2019). The contaminants comprise trace elements (TEs) (Maes et al. 2008; Romero

et al. 2020), polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs), chlorinated and brominated flame retardants (FRs), polychlorinated biphenyls (PCBs), and polychlorinated dibenzo-p-dioxins and furans (PCDD/F) (Oliveira Ribeiro et al. 2005; Tapie et al. 2011; Szlinder-Richert et al. 2014; Sühling et al. 2014; Bourillon et al. 2020). Chemical pollution may be a key factor in explaining the decline of European eels (Drouineau et al. 2018; ICES 2022). Indeed, pollutants have been shown to be highly toxic to aquatic organisms such as fish, with effects ranging from reproductive problems to mortality (Louiz et al. 2009; Beckvar and Lotufo 2011). The use of eels to assess aquatic environmental conditions is advantageous due to their ubiquitous presence, extensive life history data, and ease of identification. In particular, this species reflects different trophic levels and long-term environmental stress, providing valuable insights into ecosystem health.

In addition to chemical pollution, the swim bladder nematode parasite *Anguillicola crassus* has been proposed as a serious threat to the European eel population. Introduced from Asia in the 1980s, *A. crassus* quickly infested *Anguilla* eel species in different geographical regions of the world (Dupont and Petter 1988; Lefebvre et al. 2013). The presence of the parasite in the Camargue was documented in the early 2000s and has been extensively studied in this lagoon complex (Lefebvre and Crivelli 2004, 2012; Lefebvre et al. 2013). The parasites consume energy through sanguivorous feeding and induce mechanical damage to the swim bladder wall, potentially affecting the spawning migration of European eels (Höglund et al. 1992; Palstra et al. 2007).

The quality of eels has been assessed using a variety of methods, including the assessment of contamination by TEs (Maes et al. 2005), the quantification of TEs and POPs (Belpaire and Goemans 2007), and the examination of infestation by *A. crassus* (Lefebvre et al. 2002a). In 2015, the Working Group on Eel (WGEEL) established a standardised and harmonised protocol, the eel “patho-index”, to assess the quality of European eels (ICES 2015). The patho-index includes contamination data for TEs, POPs, and infestation data for *A. crassus* and facilitates comparisons of eel habitats across their distribution range, revealing large-scale variability of environmental conditions. Several studies have adapted these indicators to their data to evaluate the quality of eels and the environment in Mediterranean lagoons (Amilhat et al. 2014; Capoccioni et al. 2020; Romero et al. 2020; Martínez-Gómez et al. 2023). Recently, Bourillon et al. (2020) also developed another indicator based on comprehensive levels of TEs, POPs, *A. crassus*, and lipid content to compare the quality of eels in different habitats, including a Mediterranean lagoon. The different indicators are usually estimated based on contaminant concentrations from one tissue (muscle or liver), although previous studies have shown differences in TEs concentrations between muscle and liver samples (Baraj et al. 2009; Amilhat et al.

2014). Significant variation in eel life history traits (e.g. body length, age, or growth rate) has been observed both between and within habitats (Acou et al. 2003; Melià et al. 2006a; Daverat et al. 2012; Teichert et al. 2023). The quality of eels may be influenced by their individual characteristics, with younger, lighter, and faster growing individuals potentially less affected by environmental contaminants than older, larger, and slower growing individuals.

However, previous studies have predominantly focused on habitat-level comparisons and single-sex analyses, overlooking the variability in biometric traits within and between sites. Furthermore, the complexity of the eel life cycle, coupled with the difficulty of accurately quantifying contaminants in large numbers of individuals, has often led to the use of indices that focus on a single sex of eel. For instance, in the study by Bourillon et al. (2020), males were excluded due to a lack of knowledge on their lipid requirements for migration and gonadal development. However, lagoon environments may be important for male production (Melià et al. 2006b; Amilhat et al. 2008). It would therefore be relevant to study the quality of eels according to the individual criteria such as length, age, and growth rate for both sexes.

The aims of this study were (i) to compare available ecotoxicological data for eel tissues and sediments to assess the extent to which eels can be valuable indicators of environmental quality, (ii) to position the quality of eels from the Camargue region in comparison to other eel growth habitats and particularly to other Mediterranean lagoons, and finally (iii) to quantify the quality of each individual based on the combination of contaminant quantification and parasite infestation, and to identify sources of habitat degradation for both male and female silver eels at a fine spatial scale within a Mediterranean lagoon complex. In this study, the quality of eels is defined in terms of their level of pollutant concentration (POPs and TEs) and the severity of parasitic infestation by *A. crassus* with eel of the best quality exhibiting the lowest pollutant concentration and infestation.

Materials and methods

Study area

Located in the Rhône Delta (southern France), the Camargue is a vast wetland (approximately 1780 km²) composed of marshes, lagoons, canals, and lands with different geomorphological, physical, and chemical compositions. This complex hydrosystem is composed of a variety of aquatic environments, either hypersaline, brackish, or freshwater, providing habitats for eel settlement and growth (Melià et al. 2006a; Bevacqua et al. 2019). This highly anthropised environment is made up of many lagoons, drainage canals (i.e. anthropic channels) mainly used for agriculture which

are disconnected from the sea, and ponds (i.e. “poldered” areas) where the water is pumped from and into the Rhône River. Some other drainage canals are directly connected to the main lagoon known as the Vaccarès lagoon, such as the Fumemorte canal which is the main freshwater supply to the lagoon (Chauvelon 1998). Runoff water, whether from agricultural or industrial areas, flows into the canals and lagoons, contaminating these environments with various pollutants (Hemery et al. 2022).

To investigate the quality of eels in the Camargue, we sampled three sites corresponding to a “poldered” marsh (i.e. the Grandes Cabanes site), a drainage canal (i.e. the Fumemorte canal), and the Vaccarès lagoon (Fig. 1). The Grandes Cabanes site is made up of interconnected marshes and canals and benefits from a direct gravity water supply from the Petit Rhône River. The main objective of this 4.7 km² site is the management and the conservation of biodiversity. The use of pesticides was stopped at the end of the 2000s and hunting is one of the only human activities, taking place in autumn for a limited number of participants. Water from the site is drained by gravity through two sluice gates into a drainage canal, from which it is pumped back into the river. These “poldered” environments can act as traps for eels, as they can easily colonise such a site as juveniles (i.e. glass eels or elvers), but once they reach the silver stage, they can be blocked in the system, preventing them from reaching the sea. The freshwater Fumemorte canal is the main drainage canal for a 68 km² catchment area with a high proportion of intensive agricultural land and is fed into the Grand Rhône through several pumping stations. Connected to the Vaccarès lagoon, brackish to marine waters can flow up the canal depending on water levels and freshwater supply. The salt dam between the canal and the Vaccarès lagoon, which was used to limit the increase in salinity and was no longer effective, was removed in 2012 and eels can now move freely between the two systems. The Vaccarès lagoon is a brackish lagoon of about 65 km² in which salinity varies mainly as a function of direct rainfall, freshwater inflows from the alluvial deposits in the catchment area and several agricultural drainage canals, and the opening of the two controlled seawater inlets: the 13 sluice gates at Saintes-Maries-de-la-Mer and the 13 sluice gates in the canal of the Comtesse (Fig. 1). Other more or less temporary connections between the ponds and the sea are possible at the former saltworks (Fig. 1).

Sample collection

At the three sites, 163 eels were sampled from October to December 2021 using fyke nets (6 mm mesh size). Due to the difficulty of catching eels in the Vaccarès lagoon, we completed our own samples with eels caught by professional fishers within the same lagoon. These eels were visually separated into yellow and silver eels (presence of the

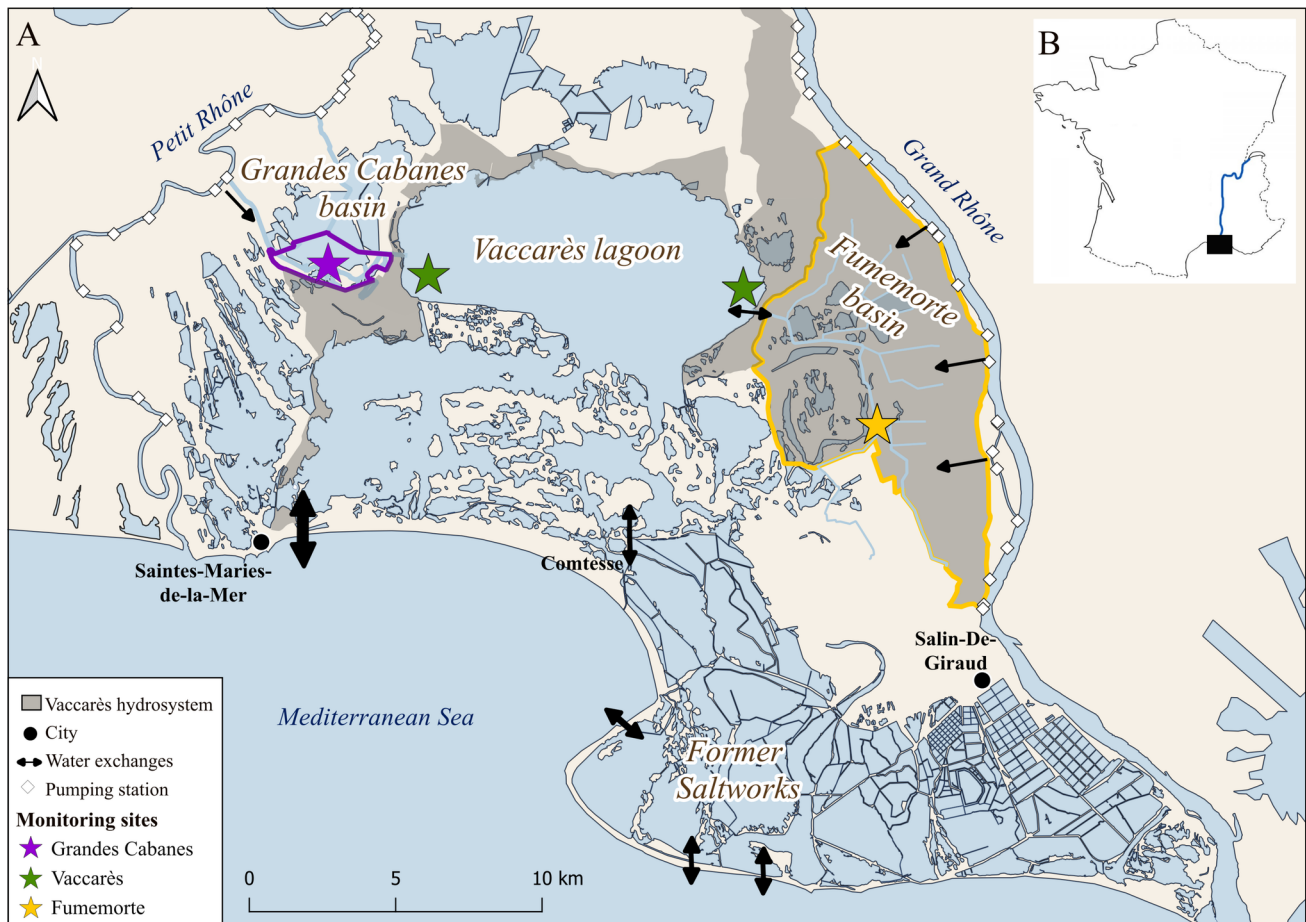


Fig. 1 **A** Map of the study area (this colour code is used throughout the work to distinguish between sites). **B** France map with the Rhône River in blue and the black rectangle represents the study area

lateral line with well-developed neuromasts, colour contrast between ventral and dorsal surfaces, and ocular hypertrophy) and considered as females if their length was greater than 450 mm (Acou et al. 2005). From these eels, 59 were randomly selected (10–11 females and 9–10 males per site, Table 1 and Fig. S1) and euthanised using ethically appropriate procedures (i.e. the animal is first anaesthetised in a bath of benzocaine at 50 mg.L^{-1} and then euthanised in a bath of 250 mg.L^{-1} for 30 min). Their total length (mm), weight (g), eye horizontal and vertical diameters (mm), and pectoral fin length (mm) were measured. These data were used to confirm the stage of the eels according to the index developed by Durif et al. (2005). These 59 eels were analysed in the laboratory for age determination, *Anguillicola crassus* infestation, and concentrations of trace elements (TEs) and of persistent organic pollutants (POPs).

Sample preparation

Eels were necropsied immediately after euthanasia. Eel heads, entire swim bladders, and approximately 2 g of

liver were removed for otolith extraction, *A. crassus*, and TEs analyses. From the anus, the tail of the eel was cut into two sections; approximately 5 g of the first (just after the anus) and second sections was removed, frozen, freeze-dried, and grounded for POPs and TEs analyses, respectively (Table S2). All samples were stored at $-20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ until analysis.

Age determination

Sagittal otoliths were extracted from the head of each eel and cleaned with distilled water. Otoliths from young eels were examined in toto in immersive oil under a stereomicroscope. For older eels (> 5 years) or when readings were unclear, the otoliths were embedded in epoxy resin and grounded (following WKAREA recommendations, ICES 2009). After treatment with an EDTA solution, otoliths were stained with toluidine blue to improve visualisation of annual rings. Age determination was conducted by counting the winter rings by an expert operator (ICES 2009).

Growth rate

For each individual, a mean continental growth rate (λ) was calculated: $\lambda = \frac{L_T - L_0}{A}$ where L_T is the total length, L_0 is the length of glass eels at arrival in continental habitats, and A is the age (years) of the individuals. L_0 was defined at 66 mm as observed for glass eels entering the Camargue ecosystem (Lambremon et al. 2021).

Sediment analysis

Several compounds such as PCBs, PAHs, and metallic TEs were quantified in the sediments of the three sites from 2012 to 2018. The “Société Nationale de Protection de la Nature” (SNPN) analysed these elements in the Vaccarès lagoon at ten sites from 2012 to 2015 and in the Fumemorte canal at a single site in 2012 and 2014 (Cheiron 2017; Cheiron et al. 2013, 2015, 2016b). In the Grandes Cabanes site, sediment analyses were carried out at three sites in 2018 (Messineo et al. 2018). To compare contaminants measured in sediments and eels, this study only presents elements measured in both matrices (Table 2).

Trace elements analysis

For the 59 silver eels, 14 TEs (Ag, As, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Hg, Mn, Ni, Pb, Se, V, and Zn) were measured in liver and muscle tissues. Total Hg analyses were performed on dried tissue aliquots ranging between 5 and 20 mg by atomic absorption spectrophotometry with an Advanced Mercury Analyser (ALTEC® AMA 254). The analytical accuracy and reproducibility were assessed using blanks and TORT-3 lobster hepatopancreas (NRC, Canada) as certified reference material (CRM) at the beginning and during the analytical session. Recovery for TORT-3 was $98.7 \pm 1.4\%$ ($n=15$). The limit of detection (LOD) of the AMA was 0.1 ng.

The other elements were analysed by ICP using an Agilent Technologies 5800 VDV ICP-OES and using a Thermo Fisher Scientific XSeries II ICP-MS. Aliquots ranging between 50 and 250 mg were digested with 6 mL 67% HNO_3 and 2 mL 37% HCl (Fisher Scientific, trace element grade). Samples were digested overnight at room temperature and then submitted to heating in a Milestone microwave (30 min with constant increasing temperature up to 120 °C, then 15 min at this maximal temperature). Each digested sample was made up to 50 mL with Milli-Q quality water. Blanks and CRMs (Dogfish Liver DOLT-5 (NRCC) and TORT-3 (NRCC)) were included in the analytical batch and analysed in the same way as the samples. Recoveries range from 85 to 106%.

Lipids and POPs analyses

Muscle lipid content and POPs concentrations were performed according to the methods described by Malarvannan et al. (2014). The muscle lipid content (%) was obtained gravimetrically on an aliquot of the extract which was used for the POPs measurement. Lipids were expressed in percentage of fresh weight of the sampled muscle. The targeted POPs were the PCB congeners (IUPAC numbers: 28/31, 52, 95, 99, 101, 105, 118, 128, 138, 146, 149, 153, 156, 170, 171, 174, 177, 180, 183, 187, 194, 196/203, 199, 206, and 209), dichlorodiphenyltrichloroethane (*p,p'*-DDT) and metabolites (*p,p*-DDD and *p,p*-DDE), chlordane and metabolites (trans-chlordane (TC), cis-chlordane (CC), oxychlordane (OxC), cis-nonachlor (CN), and trans-nonachlor (TN)), hexachlorobenzene (HCB), hexachlorocyclohexanes (α -, β -, and γ -HCHs), PBDEs (BDE 28, 47, 99, 100, 153, 154, and 183), MeO-PBDEs (6-MeO-BDE47 and 2'-MeO-BDE68), and DP (syn-DP and anti-DP).

Briefly, a homogenised sample of approximately 0.3 g pooled eel muscle was weighed in a 15 mL polypropylene Falcon tube, mixed with anhydrous Na_2SO_4 and spiked with internal standards (PCB 143, ^{13}C -HCB, ϵ -HCH, and BDE 77) and extracted twice by vortex and sonication with 6 mL hexane/dichloromethane (1:1, v/v) and cleaned up on 6 g acidified silica (44%). Extracts were eluted with 20 mL hexane and 15 mL dichloromethane. The cleaned extract was concentrated to approximately 2 mL using a rotary evaporator and further to near dryness under a gentle nitrogen stream and re-dissolved in 100 μL recovery standard, CB-207. OCPs, PCBs, and PBDEs were quantified by gas chromatography coupled to mass spectrometry operated either in electron capture negative chemical ionisation (GC-ECNI-MS) or electron ionisation (GC-EI-MS) depending on the analytes' sensitivity (details are provided in Belpaire et al. 2011; Malarvannan et al. 2014).

Quality assurance and quality control

Procedural blanks were analysed simultaneously with every batch of seven samples to check 46 for interferences or contamination from the solvent and glassware. For the few compounds measurable procedural blanks (PCB 101, PCB 153, PCB 138, PCB 180, HCB, BDE 99), these values were low (<0.1 ng) and consistent (relative standard deviation (RSD) $<30\%$). The procedural blanks were consistent (RSD $<30\%$), and therefore, the mean value was calculated for each compound and subtracted from those of the samples. The limits of quantification (LOQ) for POPs were calculated as three times the standard deviation of the mean for the blank measurements. For descriptive statistics, values of TEs and POPs below the LOQ were replaced by LOQ/2 (medium bound). The analytical procedure was

validated using a standard reference material (SRM) 1945 (NIST, organics in whale blubber), with less than 20% deviations from the certified values. The concentration of POPs was expressed as ng.g^{-1} wet weight (ww), that of lipids as percentage in muscle, and that of TEs in $\mu\text{g.g}^{-1}$ dry weight (dw).

Abbreviations are expressed as follows: PBDEs as the sum of 7 BDE congeners, Sum PCBs as the sum of 7 indicator PCB congeners (PCB 28/31, 52, 101, 118, 138, 153, and 180), Sum DDTs as the sum of 3 compounds, HCHs as the sum of 3 isomers, CHLs as the sum of 5 metabolites. These POPs can be classified into two sub-categories: those of industrial origin (i.e. PCBs and PBDEs) and those of agricultural origin (i.e. HCHs, HCB, CHLs, DDTs).

Parasitological analysis

The swim bladder of each eel was examined under a stereomicroscope for the abundance of *A. crassus* (total number of adults, larval stages, and necrotic per eel). The swim bladder degenerative index (SDI) represents the alterations of the swim bladder (i.e. opacity, the presence of pigmentation/exudate, and thickness, each graded as 0, 1, or 2 according to Lefebvre et al. (2002a)) and ranges from 0 (intact) to 6 (strongly damaged). SDI values ≥ 4 are considered indicative of a severely damaged swim bladder (Lefebvre et al. 2002a). Parasite counts and SDI scores were determined with separate examination by two observers.

Data analysis

Biometric data were compared between the three sites and between males and females in each site. Because the data were not normally distributed and showed large variance, nonparametric Wilcoxon or Kruskal–Wallis tests were used to compare length, weight, age, lipid content, growth rate, and *A. crassus* infestation (i.e. abundance and SDI) between sites.

For each eel, the Eel Quality Classes (EQC) proposed by Belpaire and Goemans (2007) and adjusted by ICES (2015) were estimated. The EQC establish four categories of eels quality (i.e. not deviating, slightly deviating, deviating, or strongly deviating) according to the concentrations of contaminants (expressed in ng.g^{-1} ww of muscle tissue for TEs and POPs, such as Sum PCBs, but Sum PCBs* is in ng.g^{-1} lipid, and Cu and Zn in $\mu\text{g.g}^{-1}$ of ww) compared to the thresholds given by Belpaire and Goemans (2007) and their level of infestation by *A. crassus* derived from the SDI compared to the threshold given by ICES (2015). These standardised categories allow the comparison between the three studied sites and with other sites all over Europe (Belpaire and Goemans 2007). The EQC for each of the 27 contaminants (As, Cd, Cr, Cu, Hg,

Ni, Pb, Se, Zn, PCB 28/31, PCB 52, PCB 101, PCB 105, PCB 118, PCB 138, PCB 153, PCB 156, PCB 180, Sum PCBs, Sum PCBs*, α -HCH, γ -HCH, HCB, pp-DDD, pp-DDE, pp-DDT, Sum DDTs) and the SDI were compared between our three sampling sites using a chi-square test on the number of individuals in each EQC.

To have a more precise evaluation of each eel quality, a multivariate analysis was carried out, considering both contaminants and parasitological data. Based on a scoring process, the Technique for Order of Preference by Similarity to Ideal Solution (TOPSIS) ranks the alternatives (which are each individual eel quality) according to their relative distance from the ideal positive and negative solutions, which represent the conditions obtained when the variables have extreme values (Hwang and Yoon 1981). In the present case, the alternatives have been ranked as a function of three criteria: POPs (with two sub-categories: Sum PCBs and PBDEs, and pesticides with HCB, HCHs, Sum DDTs, CHLs), TEs (with both liver and muscles results), and *A. crassus* infestation (with the abundance of *A. crassus* and SDI). Therefore, the positive ideal solution corresponds to the alternative where the eel contains the lowest level of contamination (i.e. POPs and TEs) and the least *A. crassus* infestation (i.e. abundance of *A. crassus* and SDI). This case reflects the healthiest environment for eel growth within our sites corresponding to the higher score in TOPSIS analysis. Alternatively, the negative ideal solution (lowest TOPSIS score) corresponds to an alternative in which the individual contains the highest levels of contamination by POPs, TEs, and *A. crassus* infestation. Prior to the TOPSIS analysis, a vector normalisation procedure was performed to standardise the criteria to a common scale and comparable units (Hwang and Yoon 1981; Zavadskas et al. 2006). Equal weight was assigned to each criterion as no assumption was formulated on their relative importance in the decision process. Therefore, the three criteria have the same weight between them, and within each criterion, the variables all have the same weight (Table S1). Using TOPSIS analyses, an overall score was used to rank the quality of eels by integrating POPs, TEs, and *A. crassus* infestation. Furthermore, in order to better understand the sources of degradation in the quality of eels in each of the sites studied, four specific TOPSIS analyses were carried out, three focusing on each criterion separately and one considering the three criteria together (Table S1).

To compare the quality of eels from our three sampling sites, the individual TOPSIS scores were compared using a Bayesian framework. As the individual length, age, and/or growth rate has also been documented to correlate with contaminant concentration (Belpaire et al. 2008) and with the risk of *A. crassus* infestation (Lefebvre et al. 2002a; Faliex et al. 2022), these variables were also included into the models.

One eel from the Vaccarès site, which was considered as an outlier in the TOPSIS analysis focused on POPs (see Results), was excluded from the modelling. We modelled the logit of the TOPSIS score, which was between 0 and 1, and we centred and reduced the explanatory variables (i.e. length, age, and growth rate).

The overall model including the effects of length (L), age (A), and growth rate (λ) is defined as follows:

$$\text{logit}(\text{score}_i) \sim N(\mu_i, \sigma)$$

$$\mu_i = \alpha_s + \beta \times L_i + \gamma \times A_i + \delta \times \lambda_i$$

$\alpha_s \sim N(0,100)$, $\beta \sim N(0,100)$, $\gamma \sim N(0,100)$, $\delta \sim N(0,100)$, and $\sigma \sim \chi(2)$ where i corresponds to the number of individuals and s refers to the sites (i.e. Grandes Cabanes, Fumemorte, and Vaccarès).

Among the 15 possible models, we selected the one with posterior convergence (i.e. R-hat < 1.1 and n.eff > 60 000) and the lowest Widely Applicable Information Criterion (WAIC) (Watanabe 2010, 2021; Gelman et al. 2014). When several models had a difference of WAIC less than 2 compared to the lowest WAIC, we selected the most parsimonious model (Burnham and Anderson 2002).

All statistical analyses were performed in the R environment (R Core Team 2018, version 4.4.1), using the MCDM package (Blanca and Ceballos 2016) for TOPSIS analyses and nimble package for the linear regression (de Valpine et al. 2017).

Results

Silver eels from the Fumemorte site were the oldest (mean \pm standard deviation; 10.7 ± 2.2 years for female and 7.3 ± 1.3 years for male, Table 1) and had the lowest growth rate (65 ± 16 mm.year⁻¹ for female and 45 ± 8 mm.year⁻¹ for male) (Kruskal–Wallis test, $p < 0.04$). Eels from the Grandes Cabanes site had a higher SDI (3.1 ± 1.0 for female and 3.3 ± 1.3 for male, Table 1) (Kruskal–Wallis test, $p < 0.04$). The length, weight, lipid content, and *A. crassus* abundance were not significantly different among sites (Kruskal–Wallis test, $p > 0.08$). Considering only the female silver eels, those caught at the Fumemorte site were older and larger and had a lower growth rate than those at the other sites (Table 1, Kruskal–Wallis test, $p < 0.05$). The female silver eels from the Vaccarès site had a higher lipid percentage ($24.6 \pm 2.8\%$) (Kruskal–Wallis test, $p < 0.02$). No significant differences were observed between sites for the weight, *A. crassus* abundance, and SDI (Kruskal–Wallis test, $p > 0.05$). Male silver eels had a higher SDI (3.3 ± 1.3) and were younger (3.9 ± 0.4 years) at the Grandes Cabanes site (Kruskal–Wallis test, $p < 0.04$), whereas they were lighter (99.3 ± 6.8 g) and had a lower growth rate (45 ± 8 mm.year⁻¹) at the Fumemorte site (Kruskal–Wallis test, $p < 0.03$). Their length, lipid content, and *A. crassus* infestation did not differ between sites (Kruskal–Wallis test, $p > 0.05$) (Table 1).

For each site, the level of parasite infestation (*A. crassus* abundance and SDI) was not significantly different between the two sexes (Wilcoxon test, $p \geq 0.057$). In the Vaccarès lagoon, no significant differences in age and lipid content between

Table 1 Biometric information expressed as mean \pm SD (min–max) of the 59 sampled silver eels

	Female silver eels (FV)			Male silver eels (MII)		
	Grandes Cabanes (N=11)	Fumemorte (N=10)	Vaccarès (N=10)	Grandes Cabanes (N=8)	Fumemorte (N=10)	Vaccarès (N=10)
Length (mm)	687 \pm 36 (643–750)	734 \pm 53 (635–798)	675 \pm 60 (588–739)	415 \pm 29 (374–453)	388 \pm 16 (370–408)	408 \pm 28 (363–450)
Weight (g)	609.0 \pm 104.3 (518.6–834.6)	689.6 \pm 140.5 (482.1–914.9)	591.5 \pm 151.0 (394.7–809.8)	119.7 \pm 20.0 (95.0–149.1)	99.3 \pm 6.8 (89.1–110.5)	123.2 \pm 26.5 (90.4–171.4)
Age (year)	6.6 \pm 2.9 (5–15)	10.7 \pm 2.2 (8–15)	5.3 \pm 1.9 (3–8)	3.9 \pm 0.4 (3–4)	7.3 \pm 1.3 (6–10)	6.3 \pm 3.1 (2–11)
Growth rate (mm.yr ⁻¹)	104 \pm 23 (44–130)	65 \pm 16 (44–92)	128 \pm 43 (84–208)	91 \pm 13 (77–117)	45 \pm 8 (31–57)	76 \pm 57 (33–180)
Lipid content (%)	20.4 \pm 2.9 (15.8–24.7)	20.5 \pm 3.9 (15.8–28.9)	24.6 \pm 2.8 (19.4–28.4)	24.7 \pm 3.7 (20.8–29.5)	25.3 \pm 4.1 (18.6–32.4)	24.1 \pm 2.7 (20.7–28.6)
<i>A. crassus</i>	Abundance (number)	13.6 \pm 14.3 (0–39)	14.2 \pm 16.0 (0–46)	3.4 \pm 5.3 (0–17)	3.1 \pm 2.9 (0–7)	3.0 \pm 2.5 (0–7)
	SDI	3.1 \pm 1.0 (2–5)	2.7 \pm 1.1 (1–5)	2.6 \pm 1.1 (0–4)	3.3 \pm 1.3 (2–5)	1.9 \pm 0.7 (1–3)

males and females were observed (Wilcoxon test, $p \geq 0.4$). The growth rate of males and females was not significantly different in the Gande Cabanes site (Wilcoxon test, $p = 0.06$). Otherwise, males were shorter, lighter, and younger and had a slower growth rate and a higher lipid content than females (Wilcoxon test, $p \leq 0.02$). In our study, information on sex was strongly correlated with body length, with all males measuring less than 455 mm and all females measuring more than 550 mm (Table 1). Therefore, we will focus on length rather than sex for further analyses that include biometric information.

Comparison of the data from sediment samples and eels (males and females grouped together) provided insight into the complementarity of these matrices (Table 2). The detection frequency (df) of TEs was higher in sediments than in eels (except for Cd, Cu, and Hg, which showed a low detection frequency). Conversely, PCBs were rarely detected in sediment samples, whereas they were significantly present in eel muscle tissues (Table 2). However, it is important to note that we did not have the same number of samples for each site and matrix. In addition, the detection limit varied depending on the matrix studied and had also improved over time.

The EQC of the eels caught in the three sites were mostly not deviating or slightly deviating according to Belpaire and Goemans (2007) and ICES (2015), except for a few contaminants (i.e. As, Cd, Hg, Ni, PCB 28/31, PCB 52, PCB 101, α -HCH, pp-DDT, pp-DDE, and Sum DDTs) and the SDI (Fig. 2). The proportions of the different EQC classes differed between sites for 17 of the 27 contaminants analysed and for the SDI (chi-square test, $p \leq 0.01$). Eels from the Grandes Cabanes site were less contaminated with POPs and TEs than those from the Vaccarès site, which were less contaminated than those from the Fumemorte site. Silver eels from the Grandes Cabanes site had a higher SDI (Fig. 2).

The overall TOPSIS score (i.e. including POPs, TEs, and *A. crassus*) decreased significantly with eel age but did not differ between sites (Tables 3 and S2, Fig. 3A). The TOPSIS score for POPs contamination increased in larger eels and younger eels and was slightly higher at the Grandes Cabanes site, meaning that smaller and older eels were more contaminated (Table 3, Fig. 3B). The TOPSIS score for TEs contamination was higher in the Grandes Cabanes site, indicating that eels from that site were less contaminated (Table 3, Fig. 3C), but was not influenced by other variables. The TOPSIS score for *A. crassus* infestation was lower for the oldest eels (Table 3, Fig. 3D).

Discussion

The present study provides information on the quality of silver eels in a Mediterranean lagoon complex heavily impacted by human activity. It also provides an opportunity to combine information on contaminants (POPs and TEs) and parasitic infestation (*A. crassus*), together or separately, to better understand the local causes of eel quality deterioration.

Complementarity of sediment and eel contaminations

The study of contaminants in habitat sediments and in eels provides information on the complementarity of these samples. Although TEs were well detected in sediments (except for Cd, Cu, and Hg), analyses of eel samples revealed the presence of contaminants that were not detected in sediments, such as PCBs. These low detections of PCBs in sediments have already been highlighted in Flanders (Belpaire et al. 2011). Our results therefore confirm other studies (de Boer and Hagel 1994; Belpaire et al. 2011; Bettinetti et al. 2011) that support the benefits of using eels to monitor the status and trends of PCBs and other lipophilic compounds in aquatic environments, due to their strong bioaccumulation potential. However, to quantify contaminants in eels, the current methodology requires the sacrifice of specimens. Given the critically endangered status of eels (Pike et al. 2020), it is imperative to develop non-lethal techniques for contaminant analysis. Moreover, our observations revealed variability in detection limits across different matrices (Table 2), with a notable improvement in detection sensitivity over time. To aid in the conservation of this declining species, it is also essential to refine existing contaminant quantification techniques in sediments and eels and to consider the LOQs in contamination assessments.

A study of both sediment and eel tissue samples can provide further insight into the environmental contamination. Although the majority of eels exhibit sedentary behaviour during their growth phase, some display more diverse behaviours, such as occasional migration (Daverat and Tomás 2006; Panfili et al. 2012; Teichert et al. 2023). This implies that the contaminants present in the eels may originate from an environmental context different from that in which they were caught. However, in the present study, it is assumed that the eels were captured in their growth environment due to the configuration of the study system. In the Grandes Cabanes basin, which was a “poldered” area at the time of sampling, eels from the Petit Rhône River were able to colonise, mostly as juveniles (glass eels and elvers), through a gravity feed. The silver eels produced in this basin can then be trapped there or

Table 2 Mean \pm standard deviation (SD) of concentrations of metallic TEs ($\mu\text{g.g}^{-1}$ of dw) and PCBs in the tissues (liver and muscle) of the silver eels (males and females grouped together) (ng.g^{-1} of ww) and in the sediment samples (ng.g^{-1} of dw). The detection frequency (df) is the percentage of detected samples on the total number of samples (N). The limit of quantification (LOQ) of each contaminant in each matrix is specified

Variable	Matrix	LOQ	Eel						Sediment											
			Grandes Cabanes (N=19)			Fumemorte (N=20)			Vaccarès (N=20)			Grandes Cabanes (N=3)			Fumemorte (N=2)			Vaccarès (N=16)		
			df	Mean \pm SD	df	Mean \pm SD	df	Mean \pm SD	LOQ	df	Mean \pm SD	LOQ	df	Mean \pm SD	LOQ	df	Mean \pm SD	LOQ	df	Mean \pm SD
Trace elements																				
As	Liver	0.1	53	0.2 \pm 0.3	75	0.5 \pm 0.4	95	1.3 \pm 0.9	NA	100	10.9 \pm 1.3	NA	100	8.4 \pm 1.5	NA	100	8.2 \pm 2.4			
	Muscle	0.1	16	0.1 \pm 0.1	60	0.3 \pm 0.2	95	0.7 \pm 0.6												
Cd	Liver	0.01	100	0.09 \pm 0.1	100	0.33 \pm 0.16	100	0.17 \pm 0.08	0.4	33	0.4 \pm 0.3	0.6	0	<LOQ	0.5	0	<LOQ			
	Muscle	0.01	0	<LOQ	5	0.01 \pm 0.01	5	0.01 \pm 0.01												
Co	Liver	0.1	95	1.2 \pm 1.2	100	2.1 \pm 1.5	100	0.6 \pm 0.2	NA	100	20.9 \pm 2.8	NA	100	19.4 \pm 1.5	NA	100	14.6 \pm 4.5			
	Muscle	0.1	47	0.1 \pm 0.1	60	0.2 \pm 0.1	70	0.2 \pm 0.2												
Cu	Liver	0.01	100	86.15 \pm 60.24	100	75.04 \pm 34.38	100	105.48 \pm 63.15	NA	100	23.6 \pm 6.6	NA	100	17.7 \pm 1.4	10	38	8.6 \pm 5.0			
	Muscle	0.01	100	2.19 \pm 0.25	100	2.33 \pm 0.28	100	2.38 \pm 0.40												
Hg	Liver	0.01	100	0.53 \pm 0.28	100	0.42 \pm 0.22	100	0.42 \pm 0.34	0.1	33	0.1 \pm 0.0	NA	100	0.04 \pm 0.01	0.3	88	0.05 \pm 0.02			
	Muscle	0.01	100	0.39 \pm 0.22	100	0.62 \pm 0.32	100	0.48 \pm 0.33												
Ni	Liver	0.04	89	0.67 \pm 0.73	100	1.28 \pm 1.01	100	0.15 \pm 0.08	NA	100	26.5 \pm 3.9	NA	100	22.8 \pm 0.3	NA	100	18.0 \pm 5.3			
	Muscle	0.04	47	0.05 \pm 0.03	55	0.08 \pm 0.16	40	0.04 \pm 0.03												
Pb	Liver	0.01	100	0.28 \pm 0.1	100	0.34 \pm 0.21	100	0.26 \pm 0.14	NA	100	19.4 \pm 4.8	NA	100	13.5 \pm 0.5	NA	100	10.8 \pm 3.7			
	Muscle	0.01	74	0.02 \pm 0.01	80	0.02 \pm 0.02	70	0.02 \pm 0.02												
Zn	Liver	0.01	100	217.42 \pm 103.19	100	234.1 \pm 89.92	100	255.00 \pm 91.90	NA	100	69.8 \pm 18.3	NA	100	54.4 \pm 0.1	NA	100	38.1 \pm 12.8			
	Muscle	0.01	100	64.47 \pm 40.77	100	56.25 \pm 12.3	100	59.90 \pm 10.54												
PCBs																				
PCB 28	Muscle	0.5	11	0.3 \pm 0.2	70	1.6 \pm 1.6	35	0.6 \pm 0.6	1	0	<LOQ	NA	100	0.1 \pm 0	0.1	0	<LOQ			
PCB 52	Muscle	0.5	89	1.6 \pm 1.0	100	2.1 \pm 1.7	85	1.6 \pm 1.0	1	0	<LOQ	0.1	0	<LOQ	0.1	0	<LOQ			
PCB 101	Muscle	0.1	100	2.8 \pm 1.5	95	4.9 \pm 4.2	100	2.3 \pm 1.1	1	33	0.7 \pm 0.3	0.2	0	<LOQ	0.2	0	<LOQ			
PCB 118	Muscle	0.1	100	2.1 \pm 0.8	100	4.8 \pm 4.0	100	2.9 \pm 1.1	1	33	0.7 \pm 0.4	0.2	0	<LOQ	0.2	0	<LOQ			
PCB 138	Muscle	0.1	100	4.6 \pm 3.1	100	8.4 \pm 4.2	100	5.3 \pm 2.7	1	67	2.1 \pm 1.8	NA	100	0.22 \pm 0.02	0.1	19	0.08 \pm 0.06			
PCB 153	Muscle	0.1	100	9.6 \pm 5.8	100	17.0 \pm 7	100	11.9 \pm 4.0	NA	100	2.8 \pm 1.2	NA	100	0.33 \pm 0.01	0.1	38	0.12 \pm 0.13			
PCB 180	Muscle	0.1	100	3.8 \pm 2.5	100	5.7 \pm 2.9	100	3.2 \pm 1.8	1	33	1.2 \pm 1.2	NA	100	0.18 \pm 0.02	0.1	12	0.07 \pm 0.06			

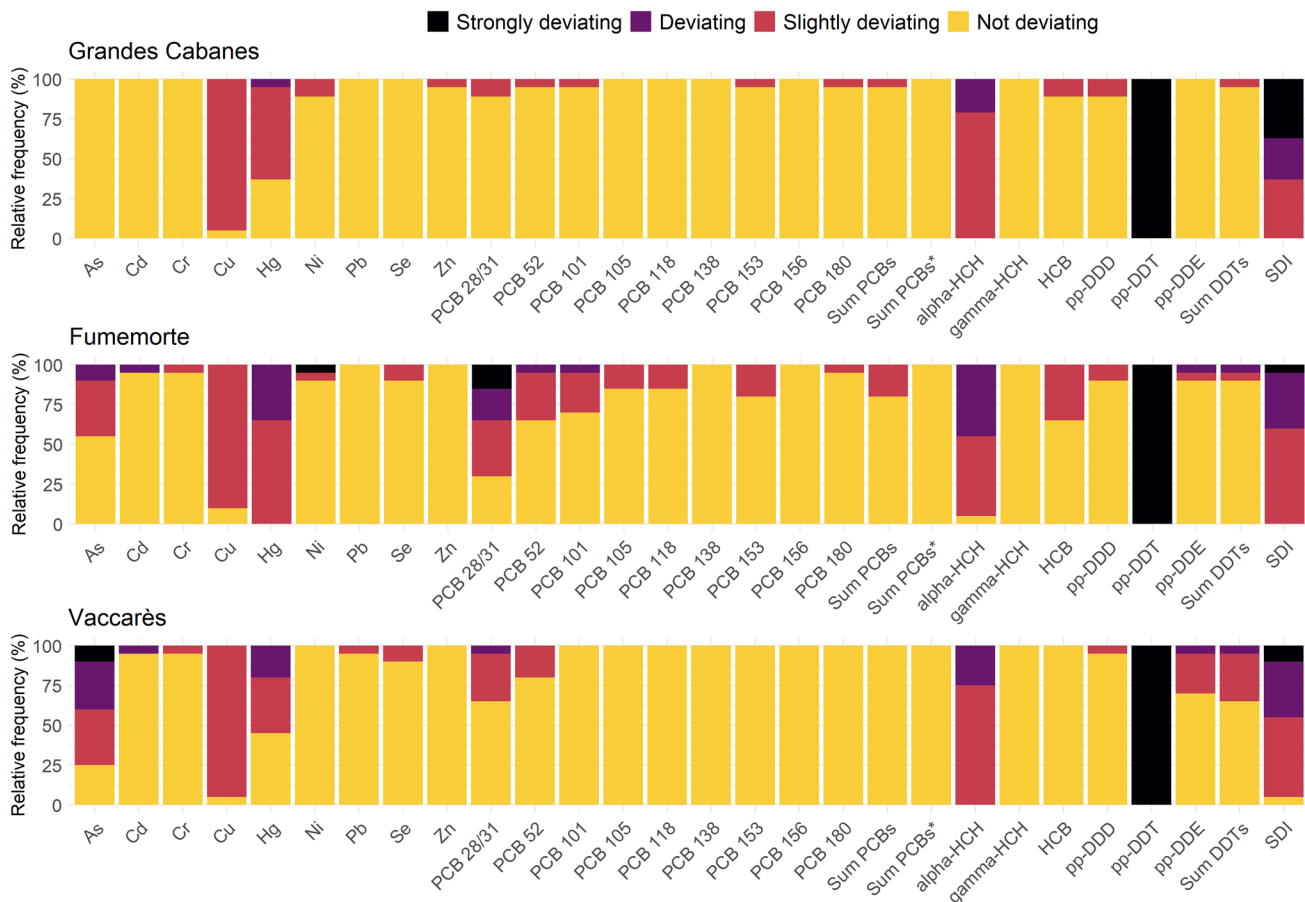


Fig. 2 Eel Quality Classes (EQC) distribution of silver eels (males and females grouped together) from Grandes Cabanes, Fumemorte, and Vaccarès sites. Twenty-eight parameters were considered in ng.g^{-1} ww, with Sum PCBs corresponding to the sum of the 7 PCBs

(PCB 28/31, 52, 101, 118, 138, 153, and 180) in ng.g^{-1} ww (except Sum PCBs* was the sum of the 7 PCBs in ng.g^{-1} lipid weight; Cu and Zn were in $\mu\text{g.g}^{-1}$ ww and SDI without unit)

in the drainage canal that pumps water back to the Petit Rhône River. The Vaccarès lagoon, the largest aquatic habitat in the Camargue, has a higher density of eels than the surrounding canals (Hoste, unpublished data). The high density suggests that the eels caught in the Vaccarès site grew up in the lagoon, but the Vaccarès lagoon may also act as a receptacle for silver eels migrating to the sea from peripheral habitats, such as the Fumemorte canal. Integrating data from two distinct sampling sites within this expansive environment yields a more comprehensive understanding of the open ecosystem. The Fumemorte canal is the main freshwater inflow to the Vaccarès lagoon. It is permanently connected to the Vaccarès lagoon, and therefore, eels from the Fumemorte canal can move freely between the canal and the lagoon during their growth depending on their behaviour and how sedentary they are (Daverat and Tomás 2006; Panfili et al. 2012; Teichert et al. 2023). However, based on mark recapture data (Panfili et al. 2012; Hoste, unpublished data), eels from the Fumemorte site demonstrated a high residency strategy.

Therefore, it is likely that most of the eels captured in the Fumemorte site spend most of their growth period at this site, where they initiated their silvering and seaward migration. This hypothesis can be corroborated by a comparison of the analysis of POPs in the sediment and in the eels. Indeed, these contaminants were more frequently detected in the Fumemorte sediments than in other habitats. Concomitantly, the lowest TOPSIS scores for POPs (i.e. higher contamination) were generally observed in eels caught in the Fumemorte canal (except for the outlier in the Vaccarès lagoon).

Quality of eel reflecting habitat contamination levels in the Camargue ecosystem

The EQC results indicate that the eel sampled at the three sites exhibited minimal deviation from the baseline, except for a few contaminants (i.e. As, Cd, Hg, Ni, PCB 28/31, PCB 52, PCB 101, α -HCH, pp-DDT, pp-DDE, and Sum DDTs)

Table 3 Results of the selected linear model for each TOPSIS analysis (with the median values of each posterior and its 95% credible interval)

Model	Parameter	2.50%	50%	97.50%
POPs + TEs + <i>A. crassus</i>				
logit(score) ~ site + age	$\alpha_{\text{Grandes Cabanes}}$	1.28	1.46	1.64
	$\alpha_{\text{Fumemorte}}$	1.53	1.72	1.91
	$\alpha_{\text{Vaccarès}}$	1.48	1.66	1.84
	γ	-0.38	-0.27	-0.15
	σ	0.32	0.38	0.46
POPs				
logit(score) ~ site + length + age	$\alpha_{\text{Grandes Cabanes}}$	2.35	2.57	2.78
	$\alpha_{\text{Fumemorte}}$	1.86	2.09	2.31
	$\alpha_{\text{Vaccarès}}$	1.77	1.98	2.19
	β	0.01	0.14	0.27
	γ	-0.47	-0.32	-0.17
	σ	0.37	0.44	0.55
TEs				
logit(score) ~ site	$\alpha_{\text{Grandes Cabanes}}$	1.45	1.64	1.83
	$\alpha_{\text{Fumemorte}}$	0.95	1.14	1.33
	$\alpha_{\text{Vaccarès}}$	0.99	1.19	1.38
	σ	0.35	0.42	0.51
<i>A. crassus</i>				
logit(score) ~ age	γ	-2.33	-1.2	-0.07
	σ	3.66	4.34	5.26

and the SDI. This result indicates that the Camargue lagoon is generally less contaminated than the sites in Belgium (rivers, channels, and lakes) used to define the quality classes of the EQC (Belpaire and Goemans 2007; Belpaire et al. 2011; Malarvannan et al. 2014). While other studies have also examined contaminant levels in eels, this discussion is confined to findings from Mediterranean lagoons, with a particular focus on silver eels.

A comparative analysis of the pollution levels in various Mediterranean lagoons in Italy, Spain, and France reveals that the silver eels from the Camargue lagoon exhibit considerably elevated levels of contamination, particularly in regard to POPs, Cu, and Zn (Ferrante et al. 2010; Quadroni et al. 2013; Amilhat et al. 2014; Capoccioni et al. 2020; Martínez-Gómez et al. 2023). The silver eels sampled in the Tevere lagoon exhibited higher concentrations of PCBs, HCBs, HCHs, PBDEs, and CHLs than those in this study (Quadroni et al. 2013). Eels in the Camargue therefore have higher concentrations of POPs than those in other similar environments, particularly PCBs and PBDEs (Capoccioni et al. 2020). With regard to other TEs, namely Cd, Cr, Hg, Pb, and Se, the contamination levels in the Camargue study sites were found to be comparable to those observed in other lagoons (e.g. Bettinetti et al. 2011; Quadroni et al. 2013; Capoccioni et al. 2020), except in Spain where lower

concentrations were noted (Romero et al. 2020; Salvat-Leal et al. 2024). The SDI scores were found to be comparable to those previously reported by Amilhat et al. (2014) for other French lagoons. With regard to DDT concentrations, a significant divergence from the EQC was observed, particularly in the case of pp-DDT, with markedly disparate levels across the various sites. The levels of Sum DDTs in some lagoons in southwestern France were found to be higher or lower than those observed in the Camargue. Although the levels of DDT metabolites were anomalously high in comparison to the EQC and four Spanish Mediterranean lagoons (Pérez-Vegas et al. 2023), they were consistent with those found in other French Mediterranean lagoons (Amilhat et al. 2014). As previously outlined by Amilhat et al. (2014), the shallow depth, the limited connection with the sea, and strong wind events could contribute to the resuspension of the contaminants accumulated in the sediments. The concentrations of Sum DDTs exhibited considerable variation across the Camargue, with the lowest values observed in eels from the Grandes Cabanes site. The presence of agricultural runoff in the Vaccarès lagoon and the Fumemorte canal may also contribute to this variability. These findings underscore the necessity for a more comprehensive understanding of the contamination sources affecting eel quality, even at the level of fine spatial scales. Furthermore, variations in the anthropogenic sources of contaminants across Mediterranean lagoons have been identified, underlying in the need to implement specific environmental management strategies and actions to protect these ecosystems (Pérez-Vegas et al. 2023).

Fluctuations in contamination of eels in the Camargue also appear to occur on a temporary basis, making it challenging to ascertain a general trend (Roche 2000; Oliveira Ribeiro et al. 2005). Furthermore, the quantification methods have been improved over time, enabling more precise detection limits of compounds (e.g. the detection limit for PCBs is 0.1 ng.g⁻¹ of ww in the present study compared to 0.8 ng.g⁻¹ of ww in Roche's (2000) study). The contamination levels of POPs were previously examined by Roche (2000). The aforementioned study demonstrated concentrations of HCB and PCBs that were 1.2 to 13 times higher and a concentration of γ -HCH that was 32 to 101 times higher at the Fumemorte and Vaccarès sites compared to the findings of the present study. Conversely, a three- to six-fold increase in pp-DDE in eels' muscles was demonstrated between 1996 and 1997 (Roche 2000) and 2021 (our study) in the same locations. This result was unexpected, given that the use of DDT was prohibited in France in the 1970s. Although PBDEs were not investigated by Roche (2000), one study showed that PBDE deposition in the lower reaches of the river was markedly high during the 2000s, subsequently declining over time (Liber et al. 2019). In any case, the results of this study confirm the presence of PBDEs in

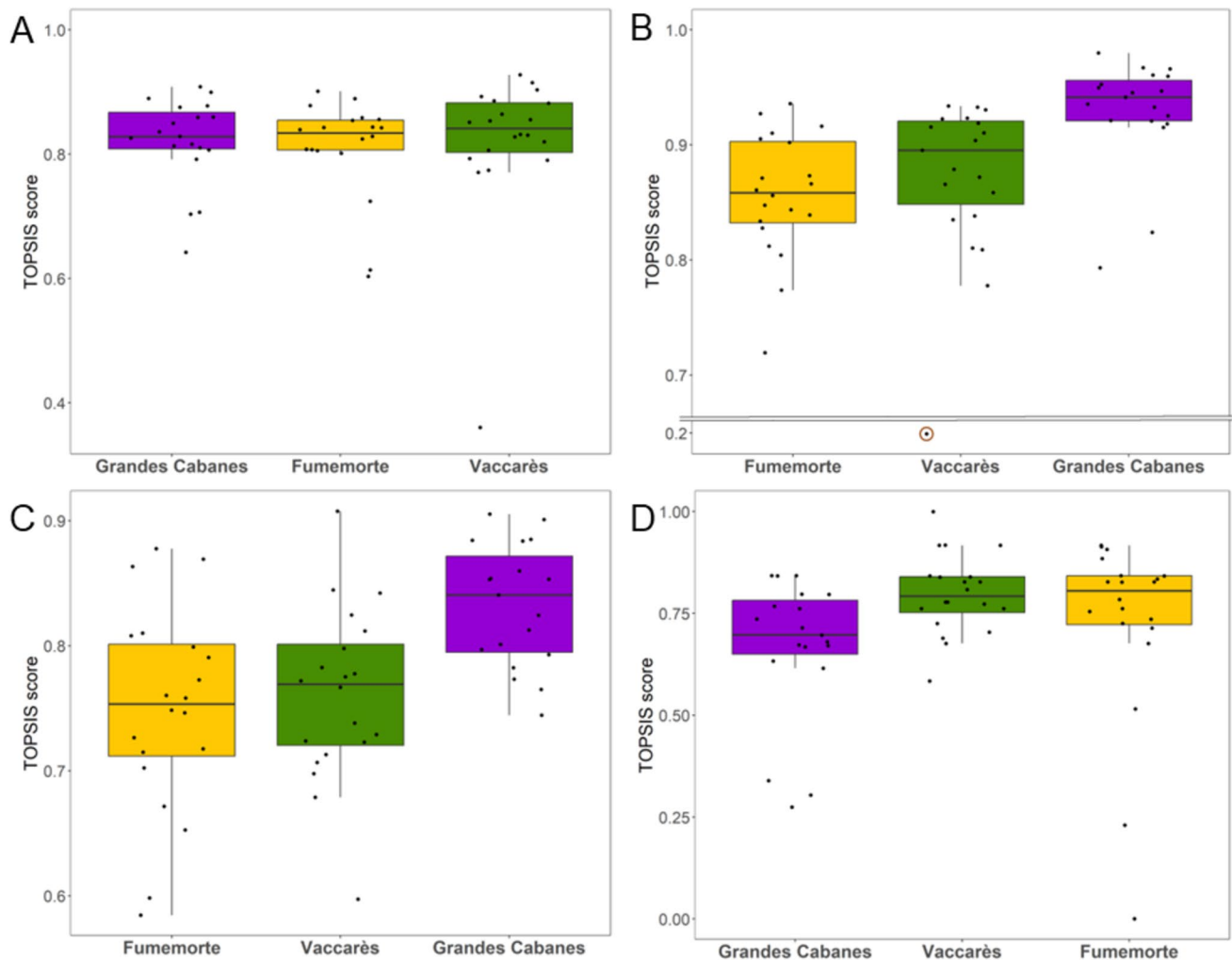


Fig. 3 TOPSIS score for **A** all the criteria, **B** only on POPs, **C** only on TEs, and **D** only on *A. crassus* infestation (the boxplots are ordered by increasing median, i.e. the site with the lowest score is on

the left and the site with the highest score is on the right). The circle highlights an outlier from the POPs analysis (which was removed for further analyses)

eels. The concentrations of TEs exhibited minimal variation over time (Oliveira Ribeiro et al. 2005). The level of Ni was observed to decrease over time, irrespective of the tissue sampled, whereas an increase in the level of Mn was observed. However, a comparison of contamination trends between different tissues (e.g. muscle and liver) reveals that they exhibit differences in their respective temporal patterns. The observed differences in POPs and TEs in eel tissues may be attributed to modifications of agricultural practices, which represent a significant source of contamination of both POPs and TEs. Moreover, certain TEs are naturally present in the environment in varying concentrations, contingent on the geology of the region. For example, at the level of the Rhône River, researchers have demonstrated a reduction in the concentrations of Cd, Cu, and Zn since the 1970–1980s (Dendievel et al. 2020). Furthermore, Dendievel et al. (2020) emphasised the necessity of distinguishing

between the origin of TEs (i.e. natural or anthropogenic) and considering the ecotoxicological mixture risk of metals with POPs.

Determination of eel quality based on the integration of various criteria

Previous studies of eel quality have concentrated on habitat rather than individual biometric characteristics (e.g. length, age, and growth rate), providing data for large-scale site comparisons and focusing on a single sex. However, it should be noted that eels' biometric characteristics can vary between sites and within the same site (Acou et al. 2003; Melià et al. 2006a; Daverat et al. 2012; Teichert et al. 2023). Therefore, these factors should be taken into account when studying eel quality. Some previous studies have focused on a single sex, for example

females (Bourillon et al. 2020), in order to limit the influence of individual biometric characteristics on POPs, TEs, and *A. crassus* infestation. The present study analysed both male and female silver eels using a multivariate TOPSIS analysis, incorporating POPs, TEs, and *A. crassus* infestation. The findings demonstrate that, despite the influence of individual eel characteristics (such as age or length), differences in eel quality can fluctuate even at a fine scale of the Camargue ecosystem. Consequently, this study emphasised the necessity of sampling diverse habitats to more accurately reflect the quality of eels in a heterogeneous environment such as the Camargue.

The smaller and older eels exhibited lower TOPSIS scores for POPs, which may be indicative of reduced quality, particularly among those caught in the Fumemorte canal and the Vaccarès lagoon. This result is consistent with the findings of certain studies that have identified negative and moderate correlations between the concentrations of specific POPs, such as PCBs, and the size of eels (Roche 2000; Martínez-Gómez et al. 2023). This could be explained by a dilution effect during growth and could be linked to alterations in energy metabolism. In the present case, the small and aged eels were mainly males. No difference in lipid levels was found between males and females at two of the three sites (Fumemorte and Grandes Cabanes). This suggests that older males may be more susceptible to POPs contamination. These results highlighted the importance of further studying male silver eels, which are abundant in many Mediterranean lagoons (Amilhat et al. 2008).

Beyond individual variability, eels in the Grandes Cabanes site had lower POPs and TEs contamination compared to eels in the Fumemorte and Vaccarès sites. The Vaccarès lagoon is subject to a multitude of anthropogenic disturbances, including effluents from cultivated areas where substantial volumes of water from the Rhône River are employed for irrigation purposes. The Rhône sediment is known to be polluted by a broad range of compounds, including POPs and other pesticides (Miège et al. 2012; Liber et al. 2019; Dendievel et al. 2020). In addition to the contamination of the Rhône River, several chemical compounds (e.g. Cu) are also used in locally cultivated areas within the Camargue (Comoretto et al. 2007, 2008). The water from the cultivated areas is drained into the Vaccarès lagoon via a network of drainage canals, including the Fumemorte canal, which may contribute to the higher levels of POPs and TEs contamination observed at that site. Given that the Fumemorte canal represents the primary source of freshwater input into the Vaccarès lagoon, it can be reasonably inferred that this canal also serves as the primary conduit for pollutants into the lagoon. It is therefore unsurprising that the TOPSIS scores of eels from the Vaccarès and Fumemorte sites did not significantly differ in the present study. Interestingly, the eels from the Grandes Cabanes site

exhibited lower contamination levels with POPs and TEs compared to other eels. As the water used to fill the polder in the Grandes Cabanes area also originates from the Rhône River, the influence of the imported pollution from the Rhône River cannot be the sole explanation for the lower TOPSIS score of the Fumemorte and Vaccarès sites (i.e. higher contamination). The local source of contaminants, such as water used to irrigate crops, therefore appears to be significant.

The lack of distinction in the TOPSIS score for *A. crassus* analysis between the eels from the three sites is a notable finding. Indeed, *A. crassus* larvae typically exhibit reduced survival in brackish and saline waters relative to freshwater (Kirk et al. 2000). This reduces the probability of eel infestation when salinity increases (Lefebvre and Crivelli 2012). In light of the aforementioned considerations, it would be reasonable to hypothesise that the TOPSIS score for *A. crassus* analysis should be lower at the Grandes Cabanes and Fumemorte sites, which are predominantly influenced by freshwater, than at the brackish Vaccarès lagoon. This was not the case, as only eel age was found to influence the TOPSIS score for the *A. crassus* analysis. Nevertheless, eels from the Grandes Cabanes site exhibit the highest SDI, thereby substantiating the significant prevalence of the parasite in this particular habitat. The global absence of difference in the TOPSIS scores for *A. crassus* infestation between sites in the Vaccarès hydrosystem is consistent with the observations of Lefebvre et al. (2002b). These authors demonstrated, based on an extensive sampling of over 10,000 eels, that the abundance of *A. crassus* was primarily influenced by eel size, sampling month, and year, while the sampling site exerted only a minor influence. Those results indicate that the factors influencing eel infestation by *A. crassus* are complex and may depend on contrasting individual and environmental factors. For example, previous studies have proposed that the contamination of eels with POPs may impair their immune system, thereby increasing their susceptibility to infectious diseases and parasites (Robinet and Feunteun 2002; Lawrence and Elliott 2003).

The utilisation of a TOPSIS analysis enables the integration of a multitude of information sources to calculate a score for the individual's quality. In this study, the same weight was assigned to the three criteria (i.e. TEs, POPs, and *A. crassus* infestation), in accordance with the approach adopted by Bourillon et al. (2020), whereby contamination by TEs and POPs was given the same weight as the infestation by *A. crassus*. The decision to assign equal weight to TEs, POPs, and *A. crassus* and to each parameter measured within these criteria was driven by the absence of data elucidating the relative influence of each criterion/parameter. However, an alternative approach would have been to weigh the variables according to their importance for contamination. For example, it may be assumed that compounds with

a “strongly deviating” class obtained from the EQC (Bel-paire and Goemans 2007) would be more harmful to eels and therefore increase their weight in the TOPSIS analysis. Furthermore, Polak-Juszczak and Robak (2015) emphasised the detrimental impact of Hg when its concentration in eel muscle exceeds 0.50–1.20 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ww. Hg could have been assigned a greater weight than the other TEs, particularly when its concentration reached or exceeded 0.50–1.20 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ww. According to the Great Lakes Water Quality Agreement (GLWQA 1987), the concentration of PCBs in fish tissues is to be maintained at or below 100 $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ ww. Our findings revealed that a number of eels from the Fumemorte and Grandes Cabanes sites exhibited PCB concentrations that exceeded this threshold. Consequently, it may be necessary to accord greater attention to these elevated PCB concentrations in future analyses. The TOPSIS analysis could be used to assign greater emphasis to specific compounds, such as PCBs, prioritizing the recognition that the quality of eels with high PCB concentrations may be lower than those with elevated levels of other POPs.

Overall, the multivariate TOPSIS analysis enables to refine our understanding of the quality of the eels, even at the intra-site scale, and provides insights into their environment. The TOPSIS analysis revealed that, although there was no significant difference in the total TOPSIS scores between the eels caught in different sites, the contamination of the eels by POPs and TEs differed with sites. These analyses allowed a more comprehensive understanding and comparison of the various degradation sources observed in the sampled sites within a lagoon complex. In particular, the Camargue exhibited a markedly elevated level of contamination by a range of agricultural (Cu, HCHs, and DDTs) and industrial (PCBs) compounds, when compared to other Mediterranean lagoons. These findings underscore the necessity for management strategies aimed at reducing agricultural and industrial pollution. Restoring ecological connectivity between diverse habitats within the Camargue ecosystems may facilitate the movement of eels between freshwater and brackish/marine habitats, thereby potentially reducing their susceptibility to infestation by *A. crassus* (Marohn et al. 2013).

Conclusion

Certain pollutants have been shown to have high toxicity on aquatic organisms such as fish. Indeed, the presence of contaminants has been demonstrated to be associated with reproductive disorders in fish, while the presence of parasites has been shown to affect swimming performance. It is therefore imperative to investigate the combination of contaminants and parasitological analyses. In the present study, the TOPSIS score was employed to facilitate the consideration of all

variables without the necessity for prior information. It is challenging to ascertain the impact of each contaminant on eel biology and in situ experiments are required. It is important to note that even if the effects of a single contaminant can be experimentally identified, it is not possible to ascertain how it may act in the presence of other elements, depending on the environmental conditions. Indeed, the combination of several compounds may result in a synergistic effect, which is commonly referred to as a “cocktail effect”. Given the complexity of understanding the impact of pollutants in nature, it is strongly recommended to limit any chemical inputs, especially those that have already been clearly identified as hazardous to nature. Furthermore, it is essential to consider the location-specific contexts during quality analyses, as certain contaminants may be locally authorised on a derogatory basis, as is the case in the Camargue with the benzobicyclon, an herbicide commonly used in agriculture, particularly in rice crops, and which has been proven to be toxic to aquatic organisms (Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation 2021).

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s11356-024-35815-0>.

Acknowledgements The authors thank everyone involved in the fieldwork, particularly Pascal Contournet, Benoit Girard, Samuel Hilaire, the professional fishers Michel Benezech and Christian Ribero, and interns of the Tour du Valat. We thank everyone who contributed to the preparation of the samples, with special recognition to Louise Barbeau and Fany Jarrod for their invaluable assistance. The authors thank Carine Churlaud and Maud Brault-Favrou from the “Analyses Élémentaires” platform (LIENSs) for trace element analyses. PB is an honorary member of the IUF (Institut Universitaire de France).

Author contribution Conceptualisation: A. Hoste and D. Nicolas. Methodology: A. Hoste, R. Lagarde, and C. Bouchard. Fieldwork and sample preparation: A. Hoste, K. Verbrugghe, D. Nicolas, and C. Tetrel. Laboratory analysis: E. Amilhat, P. Bustamante, A. Covaci, E. Faliex, G. Poma, H. Vey Payre. Data curation: A. Hoste, E. Migne, and C. Tetrel. Formal analyses: A. Hoste. Writing — original draft: A. Hoste. Writing — review and editing: all authors. All authors read and approved the final manuscript.

Funding This work was part of A. Hoste’s thesis funded by the CIFRE program from the “Association Nationale de la Recherche et de la Technologie”, the Tour du Valat Research Institute, and the WWF France. Thanks are due to the CPER (Contrat de Projet Etat-Région) and the FEDER (Fonds Européen de Développement Régional) for funding the AMA and ICPs of LIENSs laboratory.

Data availability Not applicable.

Declarations

Ethical approval The treatment of animals is in accordance with the laws, guidelines, and animal welfare policies of the CE71 Ethics Committee. The Tour du Valat and its staff are authorised to carry out experiments on wild animals (French authorisation number A 13 200 01).

Consent to participate Not applicable.

Consent for publication Not applicable.

Competing interests The authors declare no competing interests.

References

- Acou A, Boury P, Laffaille P et al (2005) Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Arch Hydrobiol* 164:237–255. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2005/0164-0237>
- Acou A, Lefebvre F, Contournet P, et al (2003) Silvering of female eels (*Anguilla anguilla*) in two sub-populations of the Rhone Delta. *Bull Fr Pêche Piscic* 55–68. <https://doi.org/10.1051/kmae:2003036>
- Aliaume C, Do Chi T, Viaroli P, Zaldivar JM (2007) Coastal lagoons of Southern Europe: recent changes and future scenarios. *Transit Waters Monogr* 1:1–12. <https://doi.org/10.1285/i18252273v1n1p1>
- Amilhat E, Fazio G, Simon G et al (2014) Silver European eels health in Mediterranean habitats. *Ecol Freshw Fish* 23:49–64. <https://doi.org/10.1111/eff.12077>
- Amilhat E, Farrugio H, Lecomte-Finiger R, et al (2008) Silver eel population size and escapement in a Mediterranean lagoon: Bages-Sigean, France. *Knowl Managt Aquatic Ecosyst* 05. <https://doi.org/10.1051/kmae/2009005>
- Baraj B, Niencheski LF, Fillmann G, Hermanns L (2009) Biochemical normalization of trace metals in *Arctocephalus australis*. *Braz J Oceanogr* 57:1–6
- Barbier EB, Hacker SD, Kennedy C et al (2011) The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol Monogr* 81:169–193. <https://doi.org/10.1890/10-1510.1>
- Beckvar N, Lotufo GR (2011) DDT and other organohalogen pesticides in aquatic organisms. 2. <https://doi.org/10.1201/b10598-3>
- Belpaire C, Goemans G (2007) The European eel *Anguilla anguilla*, a rapporteur of the chemical status for the Water Framework Directive? *Vie Milieu*
- Belpaire C, Goemans G, Geeraerts C et al (2008) Pollution fingerprints in eels as models for the chemical status of rivers. *ICES J Mar Sci* 65:1483–1491. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn112>
- Belpaire C, Geeraerts C, Roosens L et al (2011) What can we learn from monitoring PCBs in the European eel? A Belgian experience. *Environ Int* 37:354–364. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2010.10.006>
- Berny P, Sadoul N, Dol S et al (2002) Impact of local agricultural and industrial practices on organic contamination of little egret (*Egretta garzetta*) eggs in the Rhône Delta, Southern France. *Environ Toxicol Chem* 21:520–526. <https://doi.org/10.1002/etc.5620210308>
- Bettinetti R, Galassi S, Quadroni S et al (2011) Use of *Anguilla anguilla* for Biomonitoring Persistent Organic Pollutants (POPs) in Brackish and Riverine Waters in Central and Southern Italy. *Water Air Soil Pollut* 217:321–331. <https://doi.org/10.1007/s11270-010-0590-y>
- Bevacqua D, Melià P, Schiavina M et al (2019) A demographic model for the conservation and management of the European eel: an application to a Mediterranean coastal lagoon. *ICES Journal of Marine Science Fsz* 118:15. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz118>
- Blanca A, Ceballos M (2016) MCDM: Multi-criteria decision making methods for crisp data. R Software Package, Version 1
- Blondel J, Barroul G, Vianet R (2019) L'encyclopédie de la Camargue, Nouvelle éd. Buchet-Chastel, Paris
- Bouchereau J-L, Marques C, Pereira P et al (2006) Trophic characterization of the Prévost lagoon (Mediterranean Sea) by the feeding habits of the European eel *Anguilla anguilla*. *Cah Biol Mar* 47:133
- Bouchereau J-L, Marques C, Pereira P et al (2009) Food of the European eel *Anguilla anguilla* in the Mauguio lagoon (Mediterranean, France). *Acta Adriat* 50:159–170
- Bourillon B, Acou A, Trancart T et al (2020) Assessment of the quality of European silver eels and tentative approach to trace the origin of contaminants - A European overview. *Sci Total Environ* 743:140675. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140675>
- Burkart L, Olivier A, Lourdais O et al (2021) Determinants of Legacy Persistent Organic Pollutant Levels in the European Pond Turtle (*Emys orbicularis*) in the Camargue Wetland, France. *Environ Toxicol Chem* 40:2261–2268. <https://doi.org/10.1002/etc.5077>
- Burnham KP, Anderson DR (eds) (2002) *Advanced Issues and Deeper Insights*. In: *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York, NY, pp 267–351
- Capoccioni F, Leone C, Belpaire C et al (2020) Quality assessment of escaping silver eel (*Anguilla anguilla* L.) to support management and conservation strategies in Mediterranean coastal lagoons. *Environ Monit Assess* 192:570. <https://doi.org/10.1007/s10661-020-08533-6>
- Chauvelon P (1998) A wetland managed for agriculture as an interface between the Rhône river and the Vaccarès lagoon (Camargue, France): transfers of water and nutrients. *Hydrobiologia* 373:181–191. <https://doi.org/10.1023/A:1017012531905>
- Cheiron A (Coord) (2017) Rapport d'activité 2016 de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue. Société nationale de protection de la nature – Réserve Naturelle Nationale de Camargue, p 190. https://www.snnp.com/wpcontent/uploads/2016/11/DOC_camargue_admin_rapport_activite_2016.pdf
- Cheiron A, Coulet E, Befeld S, et al (2013) Suivi Scientifique 2011–2012 - Réserve Naturelle Nationale de Camargue
- Cheiron A, Befeld S, Cherain Y, et al (2015) Bilan annuel d'activités 2014. Société nationale de protection de la nature - Réserve Naturelle Nationale de Camargue
- Cheiron A, Cherain Y, Befeld S et al (2016) Suivi qualitatif des étangs de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue. Années 2014 à 2016. SNPN - Laboratoire Ecologie Fonctionnelle de l'Université de Toulouse
- Comoretto L, Arfib B, Chiron S (2007) Pesticides in the Rhône river delta (France): basic data for a field-based exposure assessment. *Sci Total Environ* 380:124–132. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.11.046>
- Comoretto L, Arfib B, Talva R et al (2008) Runoff of pesticides from rice fields in the Ile de Camargue (Rhône river delta, France): field study and modeling. *Environ Pollut* 151:486–493. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.04.021>
- Costanza R, Kubiszewski I, Ervin D, et al (2011) Valuing ecological systems and services. *F1000 Biol Rep* 3:14. <https://doi.org/10.3410/B3-14>
- Daverat F, Tomás J (2006) Tactics and demographic attributes in the European eel *Anguilla anguilla* in the Gironde watershed, SW France. *Mar Ecol Prog Ser* 307:247–257. <https://doi.org/10.3354/meps307247>
- Daverat F, Limburg KE, Thibault I et al (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. <https://doi.org/10.3354/meps308231>
- Daverat F, Beaulaton L, Poole R et al (2012) One century of eel growth: changes and implications. *Ecol Freshw Fish* 21:325–336. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00541.x>
- de Boer J, Hagel P (1994) Spatial differences and temporal trends of chlorobiphenyls in yellow eel (*Anguilla anguilla*) from inland waters of the Netherlands. *Sci Total Environ* 141:155–174. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(94\)90025-6](https://doi.org/10.1016/0048-9697(94)90025-6)

- de Valpine P, Turek D, Paciorek CJ et al (2017) Programming with models: writing statistical algorithms for general model structures with NIMBLE. *J Comput Graph Stat* 26:403–413. <https://doi.org/10.1080/10618600.2016.1172487>
- Dendievel A-M, Mourier B, Dabrin A et al (2020) Metal pollution trajectories and mixture risk assessed by combining dated cores and subsurface sediments along a major European river (Rhône River, France). *Environ Int* 144:106032. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2020.106032>
- Denis J, Rabhi K, Le Loc'h F et al (2022) Role of estuarine habitats for the feeding ecology of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *PLoS ONE* 17:e0270348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0270348>
- Drouineau H, Durif C, Castonguay M et al (2018) Freshwater eels: a symbol of the effects of global change. *Fish Fish* 19:903–930. <https://doi.org/10.1111/faf.12300>
- Dupont F, Petter AJ (1988) Anguillicolose, une épizootie plurispécifique en Europe: apparition de *Anguillicola crassa* (Nematoda, Anguillicolidae) chez l'anguille européenne *Anguilla anguilla* en Camargue, sud de la France. *Bull Français De La Pêche Et De La Pisciculture* 61:38–41
- Durif C, Dufour S, Elie P (2005) The silvering process of *Anguilla anguilla*: a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *J Fish Biol* 66:1025–1043. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00662.x>
- Faliex E, Antunes C, Bardonnet A et al (2022) *Anguillicola crassus* Infection in different ecosystems of the Southwestern European Area. *Biol Life Sci Forum* 13:141. <https://doi.org/10.3390/blsf2022013141>
- Ferrante MC, Clausi MT, Meli R et al (2010) Polychlorinated biphenyls and organochlorine pesticides in European eel (*Anguilla anguilla*) from the Garigliano River (Campania region, Italy). *Chemosphere* 78:709–716. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.11.026>
- Fraixedas S, Galewski T, Ribeiro-Lopes S et al (2019) Estimating biodiversity changes in the Camargue wetlands: an expert knowledge approach. *PLoS ONE* 14:e0224235. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224235>
- Freese M, Rizzo LY, Pohlmann J-D et al (2019) Bone resorption and body reorganization during maturation induce maternal transfer of toxic metals in anguillid eels. *Proc Natl Acad Sci* 116:11339–11344. <https://doi.org/10.1073/pnas.1817738116>
- Galewski T, Devictor V (2016) When common birds became rare: historical records shed light on long-term responses of bird communities to global change in the largest Wetland of France. *PLoS ONE* 11:e0165542. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165542>
- Gelman A, Hwang J, Vehtari A (2014) Understanding predictive information criteria for Bayesian models. *Stat Comput* 24:997–1016. <https://doi.org/10.1007/s11222-013-9416-2>
- Grillo O, Venora G (2011) Ecosystems Biodiversity. *BoD – Books on Demand*. https://books.google.fr/books?id=-XsFDwAAQBAJ&printsec=frontcover&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
- Hemery G, Belenguier L, Jussiau F et al (2022) Rapport d'activités 2022 de la Réserve naturelle nationale de Camargue. https://www.snnpn.com/wpcontent/uploads/2023/06/RapportActiviteRNNC_2022IMPRESSIIONHD.pdf
- Höglund J, Andersson J, Hårdig J (1992) Haematological responses in the European eel, *Anguilla anguilla* L., to sublethal infestation by *Anguillicola crassus* in a thermal effluent of the Swedish Baltic. *J Fish Dis* 15:507–514. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1992.tb00682.x>
- Hwang C-L, Yoon K (1981) Methods for Multiple Attribute Decision Making. In: Hwang C-L, Yoon K (eds) *Multiple Attribute Decision Making: Methods and Applications A State-of-the-Art Survey*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 58–191
- ICES (2009) Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA). ICES Expert Group reports (until 2018). ICES CM 2009/ACOM 48:66. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.1928052>
- ICES (2015) Report of the workshop of a planning group on the monitoring of eel quality under the subject “Development of standardized and harmonized protocols for the estimation of eel quality” (WKPGMEQ). ICES Expert Group reports (until 2018). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8409>
- ICES (2022) Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eels (WGEEEL). ICES Scientific Reports. 4(62):297. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.20418840>
- Kara MH, Quignard J-P (2018) *Fishes in Lagoons and Estuaries in the Mediterranean 1: Diversity*. John Wiley & Sons, Bioecology and Exploitation
- Kennish MJ (2002) Environmental threats and environmental future of estuaries. *Environ Conserv* 29:78–107. <https://doi.org/10.1017/S0376892902000061>
- Kirk RS, Kennedy CR, Lewis JW (2000) Effect of salinity on hatching, survival and infectivity of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) larvae. *Dis Aquat Org* 40:211–218. <https://doi.org/10.3354/dao040211>
- Kjerfve B (1994) Chapter 1 Coastal Lagoons. In: Kjerfve B (ed) *Elsevier Oceanography Series*. Elsevier, pp 1–8
- Lambreton J, Nicolas D, Crivelli AJ, Contournet P, Campton P (2021) Étude du recrutement en civelles et de leur devenir dans l'étang du Vaccarès. Campagne d'études 2019–2020. Association Migrateurs Rhône-Méditerranée, Fondation Tour du Valat. 40p + annexes. https://www.migrateursrhonemediterranee.org/wp-content/uploads/2021/06/2020_7_15_Vaccarès.pdf
- Laverty C, Green KD, Dick JTA et al (2017) Assessing the ecological impacts of invasive species based on their functional responses and abundances. *Biol Invasions* 19:1653–1665. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1378-4>
- Lawrence AJ, Elliott M (2003) Introduction and Conceptual Model. In: *Effects of Pollution on Fish*. John Wiley & Sons, Ltd, pp 1–13
- Lefebvre F, Crivelli A (2004) Anguillicolose: dynamics of the infection over two decades. *Dis Aquat Org* 62:227–232. <https://doi.org/10.3354/dao062227>
- Lefebvre F, Crivelli A (2012) Salinity effects on anguillicolose in Atlantic eels: a natural tool for disease control. *Mar Ecol Prog Ser* 471:193–202. <https://doi.org/10.3354/meps10032>
- Lefebvre F, Contournet P, Crivelli AJ (2002a) The health state of the eel swimbladder as a measure of parasite pressure by *Anguillicola crassus*. *Parasitology* 124:457–463. <https://doi.org/10.1017/S0031182001001378>
- Lefebvre F, Contournet P, Priour F et al (2002b) Spatial and temporal variation in *Anguillicola crassus* counts: results of a 4 year survey of eels in Mediterranean lagoons. *Dis Aquat Org* 50:181–188. <https://doi.org/10.3354/dao050181>
- Lefebvre F, Fazio G, Mounaix B, Crivelli AJ (2013) Is the continental life of the European eel *Anguilla anguilla* affected by the parasitic invader *Anguillicoloides crassus*? *Proc Roy Soc B Biol Sci* 280(1754) online first
- Liber Y, Mourier B, Marchand P et al (2019) Past and recent state of sediment contamination by persistent organic pollutants (POPs) in the Rhône River: overview of ecotoxicological implications. *Sci Total Environ* 646:1037–1046. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.340>
- Louiz I, Ben-Attia M, Ben-Hassine OK (2009) Gonadosomatic index and gonad histopathology of *Gobius niger* (Gobiidae, Teleost) from Bizerta lagoon (Tunisia): Evidence of reproduction disturbance. *Fish Res* 100:266–273. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.08.009>







- Maes GE, Raeymaekers JAM, Pampoulie C et al (2005) The catadromous European eel *Anguilla anguilla* (L.) as a model for freshwater evolutionary ecotoxicology: relationship between heavy metal bioaccumulation, condition and genetic variability. *Aquat Toxicol* 73:99–114. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2005.01.010>
- Maes J, Belpaire C, Goemans G (2008) Spatial variations and temporal trends between 1994 and 2005 in polychlorinated biphenyls, organochlorine pesticides and heavy metals in European eel (*Anguilla anguilla* L.) in Flanders Belgium. *Environ Pollut* 153:223–237. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.07.021>
- Malarvannan G, Belpaire C, Geeraerts C et al (2014) Assessment of persistent brominated and chlorinated organic contaminants in the European eel (*Anguilla anguilla*) in Flanders, Belgium: levels, profiles and health risk. *Sci Total Environ* 482–483:222–233. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.127>
- Marchessaux G, Nicolas D, Crivelli A et al (2020) Presence of the introduced ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in a lagoon system within the River Rhône delta (southeast France). *BIR* 9:471–481. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.3.03>
- Marohn L, Jakob E, Hanel R (2013) Implications of facultative catadromy in *Anguilla anguilla*. Does individual migratory behaviour influence eel spawner quality? *J Sea Res* 77:100–106. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.10.006>
- Martínez-Gómez C, Fernández B, Barcala E et al (2023) The impact of chemical pollution on the European eel (*Anguilla anguilla*) from a Mediterranean hypersaline coastal lagoon. *Environ Sci Pollut Res* 30:80106–80122. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-27871-9>
- Mathevet R, Tourenq C, Mesléard F (2002) Agricultural policies, land-use and waterbird conservation: the case study of a major Mediterranean wetland, the Camargue. *Cybergeo: Eur J Geogr*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.3755>
- Melià P, Bevacqua D, Crivelli AJ et al (2006a) Age and growth of *Anguilla anguilla* in the Camargue lagoons. *J Fish Biology* 68:876–890. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00975.x>
- Melià P, Bevacqua D, Crivelli AJ et al (2006b) Sex differentiation of the European eel in brackish and freshwater environments: a comparative analysis. *J Fish Biology* 69:1228–1235. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01170.x>
- Messineo G, Durieux B, Moulin A (2018) Rapport d'interprétation des résultats d'analyses des sédiments Septembre 2018 Canal – Les Grandes Cabanes du Vaccarès Sud. OFB - Galatea, Saintes-Maries-de-la-Mer
- Miège C, Peretti A, Labadie P et al (2012) Occurrence of priority and emerging organic compounds in fishes from the Rhone River (France). *Anal Bioanal Chem* 404:2721–2735. <https://doi.org/10.1007/s00216-012-6187-0>
- Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation (2021) Décision d'autorisation de mise sur le marché d'un produit phytopharmaceutique au titre de l'article 53 du règlement (CE) n° 1107/2009
- Newton A, Icely J, Cristina S et al (2014) An overview of ecological status, vulnerability and future perspectives of European large shallow, semi-enclosed coastal systems, lagoons and transitional waters. *Estuar Coast Shelf Sci* 140:95–122. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.05.023>
- Newton A, Brito AC, Icely JD et al (2018) Assessing, quantifying and valuing the ecosystem services of coastal lagoons. *J Nat Conserv* 44:50–65. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.02.009>
- Oliveira Ribeiro CA, Vollaie Y, Sanchez-Chardi A, Roche H (2005) Bioaccumulation and the effects of organochlorine pesticides, PAH and heavy metals in the Eel (*Anguilla anguilla*) at the Camargue nature reserve, France. *Aquat Toxicol* 74:53–69. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2005.04.008>
- Oliveira Ribeiro CA, Vollaie Y, Coulet E, Roche H (2008) Bioaccumulation of polychlorinated biphenyls in the eel (*Anguilla anguilla*) at the Camargue nature reserve – France. *Environ Pollut* 153:424–431. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.08.010>
- Oliver TH, Isaac NJB, August TA et al (2015) Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nat Commun* 6:10122. <https://doi.org/10.1038/ncomms10122>
- Palstra AP, Heppener DFM, van Ginneken VJT et al (2007) Swimming performance of silver eels is severely impaired by the swim-bladder parasite *Anguillicola crassus*. *J Exp Mar Biol Ecol* 352:244–256. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.003>
- Panfili J, Darnaude A, Lin Y et al (2012) Habitat residence during continental life of the European eel *Anguilla anguilla* investigated using linear discriminant analysis applied to otolith Sr: Ca ratios. *Aquat Biol* 15:175–185. <https://doi.org/10.3354/ab00414>
- Panfili J, Boulenger C, Musseau C, Crivelli AJ (2022) Extreme variability in European eel growth revealed by an extended mark and recapture experiment in southern France and implications for management. *Can J Fish Aquat Sci* 79:631–641. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0419>
- Pérez-Ruzafa A, Marcos C (2012) Fisheries in coastal lagoons: an assumed but poorly researched aspect of the ecology and functioning of coastal lagoons. *Estuar Coast Shelf Sci* 110:15–31. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.05.025>
- Pérez-Ruzafa A, Mompeán MC, Marcos C (2007) Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577:107–125. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>
- Pérez-Ruzafa A, Marcos C, Pérez-Ruzafa IM, Pérez-Marcos M (2011) Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *J Coast Conserv* 15:369–392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>
- Pérez-Vegas A, Pérez-López M, Barcala E et al (2023) Organochlorine residues in muscle of European eels (*Anguilla anguilla*) from four Spanish Mediterranean wetlands and coastal lagoons. *Mar Pollut Bull* 186:114408. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.114408>
- Pike C, Crook V, Gollock M (2020) IUCN Red List of Threatened Species: *Anguilla anguilla*. IUCN Red List of Threatened Species. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T60344A152845178.en>
- Polak-Juszczak L, Robak S (2015) Mercury toxicity and the protective role of selenium in eel, *Anguilla anguilla*. *Environ Sci Pollut Res* 22:679–688. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3382-x>
- Quadroni S, Galassi S, Capoccioni F et al (2013) Contamination, parasitism and condition of *Anguilla anguilla* in three Italian stocks. *Ecotoxicology* 22:94–108. <https://doi.org/10.1007/s10646-012-1006-0>
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Righton D, Westerberg H, Feunteun E et al (2016) Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea. *Sci Adv* 2:e1501694. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501694>
- Robinet TT, Feunteun EE (2002) Sublethal effects of exposure to chemical compounds: a cause for the decline in Atlantic Eels? *Ecotoxicology* 11:265–277. <https://doi.org/10.1023/A:1016352305382>
- Roche H (2000) Organochlorine residues in European eel (*Anguilla anguilla*), crucian carp (*Carassius carassius*) and catfish (*Ictalurus nebulosus*) from Vaccarès lagoon (French National Nature Reserve of Camargue) – effects on some physiological parameters. *Aquat Toxicol* 48:443–459. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(99\)00061-2](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(99)00061-2)
- Roche H, Buet A, Ramade F (2002) Accumulation of lipophilic microcontaminants and biochemical responses in Eels from the

- Camargue biosphere reserve. *Ecotoxicology* 11:155–164. <https://doi.org/10.1023/A:1015418714492>
- Rohltla M, Daverat F, Arts MT et al (2023) Habitat use and growth of yellow-stage European eel in coastal and freshwater ecosystems in Norway. *Can J Fish Aquat Sci* 80:14–26. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2022-0033>
- Romero D, Barcala E, María-Dolores E, Muñoz P (2020) European eels and heavy metals from the Mar Menor lagoon (SE Spain). *Mar Pollut Bull* 158:111368. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111368>
- Rosecchi E, Poizat G, Crivelli AJ (1997) Introductions de poissons d'eau douce et d'écrevisses en Camargue : historique, origines et modifications des peuplements. *Bull Fr Pêche Piscic* 221–232. <https://doi.org/10.1051/kmae:1997024>
- Salvat-Leal I, Verdiell D, Parrondo P et al (2024) Cadmium and lead in European eels from the river Segura (southeast Spain). *Limnetica* 44:1. <https://doi.org/10.23818/limn.44.08>
- Sühling R, Byer J, Freese M et al (2014) Brominated flame retardants and Dechloranes in European and American eels from glass to silver life stages. *Chemosphere* 116:104–111. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.10.096>
- Szlinder-Richert J, Ruczynska W, Nermer T et al (2014) The occurrence of organic contaminants in European eel (*Anguilla anguilla*) in Poland: an environmental quality assessment. *Chemosphere* 114:282–290. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.04.042>
- Tapie N, Menach KL, Pasquaud S et al (2011) PBDE and PCB contamination of eels from the Gironde estuary: From glass eels to silver eels. *Chemosphere* 83:175–185. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2010.12.044>
- Teichert N, Bourillon B, Suzuki K et al (2023) Biogeographical snapshot of life-history traits of European silver eels: insights from otolith microchemistry. *Aquat Sci* 85:39. <https://doi.org/10.1007/s00027-023-00940-4>
- Tesch F-W (2003) *The Eel*, 1st edn. Wiley
- van den Thillart G, Palstra A, Ginneken VV (2007) Simulated migration of European silver eel; swim capacity and cost of transport. *J Mar Sci Technol* 15. <https://doi.org/10.51400/2709-6998.2053>
- Velasco AM, Pérez-Ruzafa A, Martínez-Paz JM, Marcos C (2018) Ecosystem services and main environmental risks in a coastal lagoon (Mar Menor, Murcia, SE Spain): the public perception. *J Nat Conserv* 43:180–189. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.11.002>
- Watanabe S (2021) WAIC and WBIC for mixture models. *Behavior-metrika* 48:5–21. <https://doi.org/10.1007/s41237-021-00133-z>
- Watanabe S (2010) Asymptotic equivalence of bayes cross validation and widely applicable information criterion in singular learning theory. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1004.2316>
- Zavadskas EK, Zakarevicius A, Antucheviciene J (2006) Evaluation of Ranking Accuracy in Multi-Criteria Decisions. *Informatica* 17:601–618. <https://doi.org/10.15388/Informatica.2006.158>

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

Authors and Affiliations

Amélie Hoste^{1,2}  · Raphaël Lagarde^{3,4}  · Elsa Amilhat^{3,4} · Colin Bouchard⁵  · Paco Bustamante⁶  · Adrian Covaci⁷ · Elisabeth Faliex^{3,4} · Emmanuelle Migne⁸ · Giulia Poma⁷  · Claire Tetrel⁹ · Klervi Verbrugge² · Hugo Vey Payre² · Delphine Nicolas² 

✉ Amélie Hoste
amelie.ma.hoste@gmail.com

¹ Aix-Marseille Université, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO UM 110, 13288 Marseille, France

² Tour du Valat, Research Institute for the Conservation of Mediterranean Wetlands, Le Sambuc, Arles, France

³ Centre de Formation Et de Recherche Sur Les Environnements Méditerranéens, Université de Perpignan Via Domitia, UMR 5110, 66860 Perpignan, France

⁴ Centre de Formation Et de Recherche Sur Les Environnements Méditerranéens, CNRS, UMR 5110, 66860 Perpignan, France

⁵ Science Management Interface for Biodiversity Conservation, SCIMABIO Interface, 173 Route de Saint-Jean de Luz, Saint-Pée-Sur-Nivelle, France

⁶ Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS - La Rochelle Université, 2 Rue Olympe de Gouges, 17000 La Rochelle, France

⁷ Toxicological Centre, Department of Pharmaceutical Sciences, University of Antwerp, Universiteitsplein 1, 2610 Wilrijk, Belgium

⁸ Réserve Naturelle Nationale de Camargue, Société Nationale de Protection de La Nature (SNPN), La Capeliere, 13200 Arles, France

⁹ Office Français de La Biodiversité, Mas Des Grandes Cabanes Sud, 13460 Les Saintes-Maries-de-La-Mer, France

Supplementary Information

This file contains additional information on Methods and Results for

**Investigating the quality of European silver eels by quantifying contaminants
and parasite infestation in a French Mediterranean lagoon complex**

by Amélie Hoste et al.,

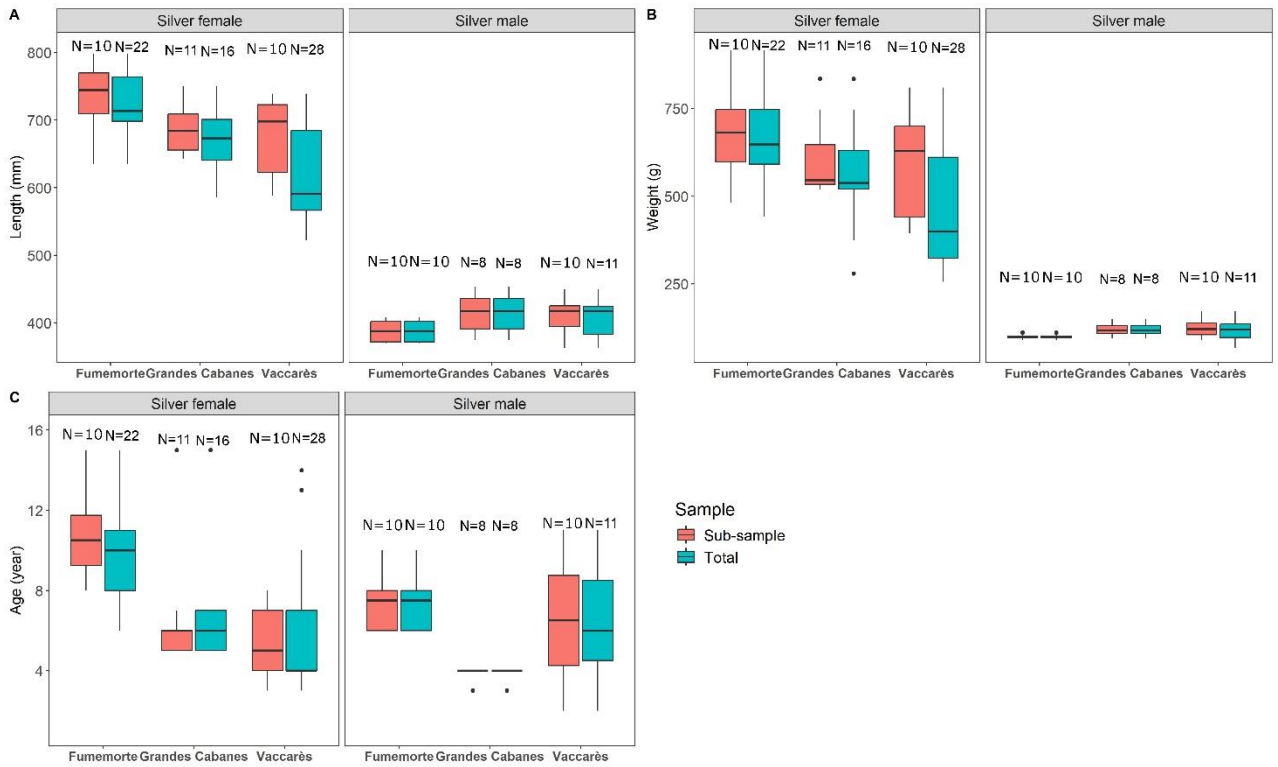
Table S1: Weight assigned to each criterion for the different TOPSIS analysis

Element	Support	Analyse	POPs + TEs + <i>A. crassus</i>	POPs	TEs	<i>A. crassus</i>		
Ag	Liver	TEs	1/104	X	1/26	X		
As			1/104	X	1/26	X		
Cd			1/104	X	1/26	X		
Co			1/104	X	1/26	X		
Cr			1/104	X	1/26	X		
Cu			1/104	X	1/26	X		
Fe			1/104	X	1/26	X		
Hg			1/104	X	1/26	X		
Mn			1/104	X	1/26	X		
Ni			1/104	X	1/26	X		
Pb			1/104	X	1/26	X		
Se			1/104	X	1/26	X		
Zn			1/104	X	1/26	X		
Ag			Muscle	1/104	X	1/26	X	
As				1/104	X	1/26	X	
Cd				1/104	X	1/26	X	
Co				1/104	X	1/26	X	
Cr				1/104	X	1/26	X	
Cu	1/104			X	1/26	X		
Fe	1/104			X	1/26	X		
Hg	1/104			X	1/26	X		
Mn	1/104			X	1/26	X		
Ni	1/104			X	1/26	X		
Pb	1/104			X	1/26	X		
Se	1/104			X	1/26	X		
Zn	1/104			X	1/26	X		
Sum PCBs	Muscle			POPs: Industrial origin	1/16	1/8	X	X
Sum of the 18 other PCBs					1/16	1/8	X	X
PBDEs					1/8	1/4	X	X
HCB				POPs: agricultural origin	1/16	1/8	X	X
HCHs					1/16	1/8	X	X
Sum DDTs			1/16		1/8	X	X	
CHLs			1/16		1/8	X	X	
Abundance of <i>A. crassus</i>	Swimbladder		Parasitology	1/8	X	X	1/2	
SDI				1/8	X	X	1/2	

Table S2: Information of the WAIC comparison between the fifteen models for each TOPSIS analysis

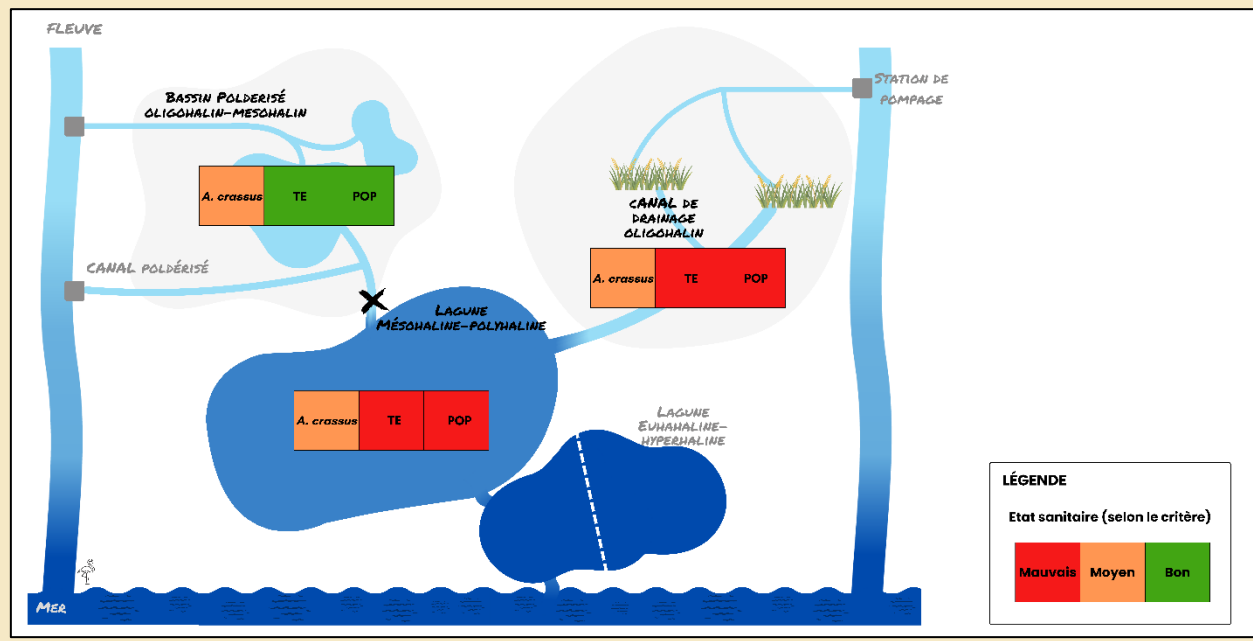
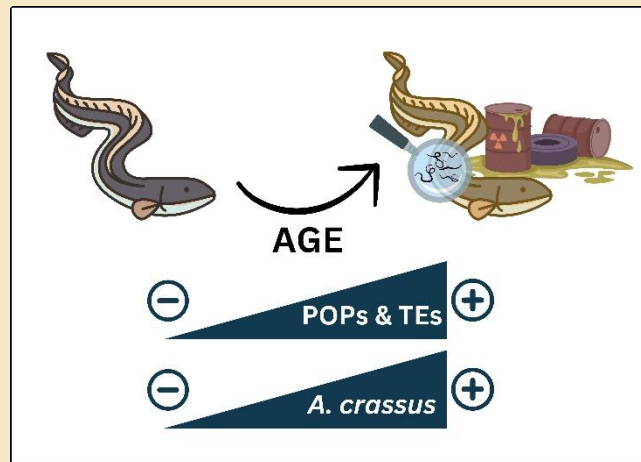
Model	WAIC			
	POPs + TEs + <i>A. crassus</i>	POPs	TEs	<i>A. crassus</i>
logit(score) ~ site	73.19	89.58	67.35	353.47
logit(score) ~ length	226.71	263.87	206.69	353.45
logit(score) ~ age	226.49	262.71	206.73	350.66
logit(score) ~ growth	227.19	262.78	206.39	352.4
logit(score) ~ site + length	67.98	91.44	69.43	353.42
logit(score) ~ site + age	56.71	79.29	69.26	351.53
logit(score) ~ site + growth	70.78	81.06	66.97	354.43
logit(score) ~ length + age	228.31	264.48	208.69	351.65
logit(score) ~ length + growth	227.93	264.71	208.49	348.99
logit(score) ~ age + growth	228.66	264.44	208.57	353.13
logit(score) ~ site + length + age	57.07	76.83	71.21	353.13
logit(score) ~ site + length + growth	54.71	82.6	68.44	351.53
logit(score) ~ site + age + growth	58.89	78.72	69.8	354.46
logit(score) ~ length + age + growth	230.02	266.55	210.57	350.17
logit(score) ~ site + length + age + growth	56.48	78.93	70.27	352.79

Fig. S1: Comparison between sub-sampled eels for quality analysis and eels collected during the same period, A- for the body length, B- for weight and C- for age (N represented the number of sampled individuals).



A RETENIR

- L'analyse des sédiments et des tissus des anguilles a révélé que ces dernières accumulaient des polluants qui n'étaient pas toujours détectés dans les sédiments, tels que les PCBs.
- L'anguille n'était pas soumise à la même source de dégradation de l'état sanitaire selon son habitat. Les anguilles au sein de l'hydrosystème du Vaccarès (étang du Vaccarès et canal du Fumemorte) étaient plus fortement polluées par la contamination provenant des activités agricoles (taux élevés de TEs et POPs pour le canal de drainage et l'étang du Vaccarès) que celles des milieux poldérisés (le domaine des Grandes Cabanes).
- Globalement, plus les anguilles étaient âgées, plus elles avaient un état sanitaire dégradé, avec des niveaux plus élevés de contamination (POPs et TEs) et une infestation parasitaire accrue quel que soit leur site de croissance. Plus spécifiquement, le risque d'infestation par *A. crassus* était plus élevé chez les anguilles les plus âgées et les petites anguilles âgées présentaient des concentrations plus élevées en POPs.



Chapitre 6 : Discussion, Conclusion et Perspectives



©S. Ceyte

À l'échelle de son aire de croissance continentale, l'anguille européenne, espèce panmictique, utilise une vaste diversité d'habitats, ce qui reflète sa forte plasticité phénotypique, et se traduit, en fonction de l'habitat, par une grande variabilité des traits d'histoire de vie (Mateo et al., 2017; Stearns, 1989). En analysant des anguilles provenant de 11 sites européens, Teichert et al. (2023) ont étudié l'influence des facteurs biogéographiques et locaux sur les traits d'histoire de vie de l'anguille, tels que le taux de croissance, l'âge à l'argenteure, et la condition physique. Comme déjà précédemment évoqué (Daverat et al., 2012; Vøllestad, 1992), leurs résultats montrent un taux de croissance plus élevé dans les latitudes méridionales que dans les latitudes septentrionales. De plus, ils mettent en évidence que les anguilles vivant dans les eaux saumâtres grandissent plus rapidement, présentent une meilleure condition physique et un plus faible taux d'infection parasitaire par *A. crassus* en comparaison avec celles d'eau douce (Marohn et al., 2013; Teichert et al., 2023). Cela illustre l'importance des habitats saumâtres pour la production de l'anguille en bonne condition physique, avec des abondances du parasite *A. crassus* plus faibles. Dans leur étude, Teichert et al. (2023) constatent qu'une part non négligeable de la variabilité des traits d'histoire de vie de l'anguille est due à l'effet « site », soulignant l'importance des conditions environnementales locales, spécifiques à chaque bassin.

La plupart des études sur la biologie, la croissance et la structure des sous-populations d'anguilles européennes s'est concentrée, jusqu'à présent, sur des milieux d'eau douce ou saumâtre, principalement sur la façade atlantique (par ex., Acou et al., 2009, 2009; Arai et al., 2019; Daverat and Tomás, 2006; Laffaille et al., 2006, 2004; Lasne et al., 2008). Peu de recherches ont été menées sur le pourtour méditerranéen (par ex., Aalto et al., 2016; Amilhat et al., 2014; Correia et al., 2021; Emmanuele et al., 2019; Lagarde et al., 2021). Pourtant, les complexes lagunaires méditerranéens offrent une diversité d'habitats favorables à la croissance de l'anguille et abritent une plus grande abondance d'anguilles que d'autres milieux continentaux (Amilhat et al., 2008; Bevacqua et al., 2019). Peu d'études se sont intéressées à la structure et aux traits d'histoire de vie des différentes sous-populations au sein de ces écosystèmes lagunaires (Acou et al., 2003; Capoccioni et al., 2014b; Melià et al., 2006a, 2006b).

L'étude de la croissance de l'anguille européenne dans un complexe lagunaire méditerranéen, réalisée dans cette thèse, apporte de nouvelles connaissances sur **l'influence de l'habitat intra-lagunaire sur la production d'anguilles argentées** en termes de **quantité**, de **qualité** et de **tactiques d'utilisation de l'habitat**.

6.1. Méthodologies

6.1.1. Originalités et complémentarités des méthodes appliquées

Afin d'étudier la phase de croissance de l'anguille européenne en milieu lagunaire méditerranéen, une variété de méthodes et de compétences issues de différents domaines de recherche a été utilisée dans cette thèse. Ces travaux se sont notamment fondés sur des approches de modélisation, des études sclérochronologiques, des quantifications

microchimiques, ainsi que des analyses écotoxicologiques et épidémiologiques. L'utilisation de cette diversité de méthodes a permis d'étudier la croissance de l'anguille sous différents angles complémentaires (par ex., l'état sanitaire a été évalué tant sur le plan écotoxicologique qu'épidémiologique), à différentes échelles structurelles (au niveau populationnel et individuel), temporelles (inter- et intra-annuelle) et spatiales (d'un habitat à un complexe lagunaire). Cette approche interdisciplinaire a permis d'acquérir de nouvelles connaissances sur la structure des sous-populations ainsi que sur les caractéristiques individuelles de l'anguille, à l'intérieur d'un complexe lagunaire.

La biologie et l'écologie de l'anguille dans le delta du Rhône ont déjà été étudiées, en se focalisant sur les traits d'histoire de vie (Acou et al., 2003; Melià et al., 2006b, 2006a; Panfili et al., 1994), sur la dynamique des sous-populations (Bevacqua et al., 2019, 2011; Panfili et al., 2012), sur la contamination par des polluants (par ex., POPs et TEs) (Oliveira Ribeiro et al., 2005; Roche, 2000; Roche et al., 2002), sur les parasites comme *A. crassus* (Lefebvre et al., 2003, 2002; François Lefebvre et al., 2013), ou encore sur la gestion (Bevacqua et al., 2009, 2007; Schiavina et al., 2015). Ces recherches, tout comme celles menées dans d'autres complexes lagunaires (par ex., Amilhat et al., 2014; Correia et al., 2021), se limitent souvent à un seul type d'habitat. En Camargue, la majorité des études s'est concentrée sur l'étang saumâtre du Vaccarès et, parfois, sur son principal apport d'eau douce, le canal du Fumemorte. La Camargue présente une mosaïque d'habitats, comprenant des canaux d'irrigation et de drainage, des marais et des lagunes, chacun caractérisé par des conditions physico-chimiques distinctes, notamment en termes de salinité (Blondel et al., 2019). Cette thèse a porté sur l'étude de traits d'histoire de vie de l'anguille provenant de sept sites différents au sein d'un complexe lagunaire. Nos résultats illustrent l'importante variabilité des traits d'histoire de vie de l'anguille à fine échelle, soulignant l'influence du type d'habitat sur la croissance de cette espèce (Teichert et al., 2023).

Cette thèse a bénéficié de la disponibilité de données acquises à travers des suivis piscicoles scientifiques menés sur le long terme depuis les années 1990. De tels suivis sur le long terme sont cruciaux pour comprendre comment les populations évoluent au cours du temps et sont pourtant très rares sur le pourtour méditerranéen (Ciccotti and Morello, 2023). Les suivis à long terme nécessitent un effort humain important et régulier, ce qui complique souvent leur maintien sur la durée. Actuellement, les suivis sur le long terme menés dans l'étang du Vaccarès et dans le canal du Fumemorte depuis 1993 sont toujours en place et demeurent essentiels pour étudier la dynamique des sous-populations d'anguilles. Toutefois, le site du suivi sur le long terme dans l'étang du Vaccarès, localisé à l'intérieur de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue, doit être déplacé. Une étude est actuellement en cours pour déterminer le biais lié à la localisation de la nouvelle station d'échantillonnage et ainsi limiter la perte des données jusque-là récoltées.

Grâce à différents suivis de pêche scientifique sur une durée non négligeable (au minimum 5 ans et au maximum environ 30 ans) présentant des chevauchements dans le temps, il a été possible d'évaluer les dynamiques de l'abondance de cinq sous-populations d'anguilles européennes en Camargue. Ce fut une opportunité unique de comparer les tendances d'abondance de sous-populations associées à différents types d'habitat au sein d'un même complexe lagunaire méditerranéen. Ce type d'analyse comparative aide à

déterminer si un changement d'abondance observé est spécifique à un site ou généralisé à l'ensemble du complexe. De plus, cette approche permet d'étudier l'influence de facteurs environnementaux comme la salinité sur la structure des sous-populations d'anguilles.

En milieu lagunaire, l'existence de suivi de capture-marquage-recapture (CMR) est très rare car il nécessite un effort d'échantillonnage constant dans le temps, sur une durée suffisamment longue dans un environnement fermé ou semi-fermé. Ainsi, le suivi de CMR sur le canal du Fumemorte réalisé depuis 2001 (Acou, 2006) offre une précieuse opportunité d'étudier une sous-population d'anguilles européennes en zone méditerranéenne. Au moment de l'initiation du suivi de CMR, le canal du Fumemorte, situé en amont de l'hydrosystème du Vaccarès, était considéré comme un milieu semi-fermé en raison de sa superficie relativement restreinte et de la présence d'un barrage à sel à son embouchure dans l'étang du Vaccarès. Ce suivi de CMR de plus de 20 ans fournit des données biométriques pour chaque individu marqué ainsi qu'un ensemble de métadonnées telles que le lieu et la date de capture. En fonction de l'information extraite des données de CMR, les modèles multi-états et multi-sites ont permis, à l'aide d'une approche bayésienne, soit d'estimer des taux de survie, de détection et de transition en fonction du stade de vie de l'anguille, soit d'étudier les déplacements de l'anguille au sein du canal. Ainsi, ces études montrent l'intérêt d'un suivi de CMR afin d'examiner les caractéristiques d'une sous-population d'anguilles.

Les otolithes sont des structures calcaires qui s'agrandissent tout au long de la vie de l'individu, en intégrant les éléments traces présents dans les environnements qu'il a fréquenté (Campana, 1999). Ces concrétions de carbonate de calcium sont ainsi des outils puissants pour explorer la vie des poissons dans le temps et dans l'espace. En effet, l'analyse des stries et de leur espacement permet de déterminer l'âge et le taux de croissance du poisson (Campana, 1999; ICES, 2009a). De plus, en examinant la composition microchimique des stries des otolithes, il est possible de retracer les déplacements de l'anguille entre des masses d'eau aux compositions physico-chimiques différentes (Fablet et al., 2007). Les variations de concentration de certains éléments traces, comme le strontium et le baryum, reflètent des changements d'environnement. D'autres éléments tels que le manganèse et le magnésium permettent plutôt de détecter des variations physiologiques chez l'individu. L'étude des otolithes fournit ainsi des informations individuelles précieuses telles que le taux de croissance individuel, l'âge et les conditions environnementales auxquelles chaque individu a été exposé.

6.1.2. Alternatives aux méthodes létales ?

Réflexions éthiques

Dans ces travaux, des méthodes létales et non létales ont été utilisées. Le recours à des méthodes létales sur une espèce en danger critique d'extinction soulève des questions éthiques quant au sacrifice d'individus à des fins scientifiques (par ex., Allen et al., 2023; Franco, 2016; Inglis, 2016). « *Est-il moralement acceptable de tuer X individus pour en protéger Y ?* ». Ce débat est particulièrement présent en biologie de la conservation, où l'objectif est d'améliorer la protection d'espèces menacées. De plus en plus de personnes, qu'ils s'agissent de politiques, de scientifiques ou de citoyens, prennent conscience des

enjeux liés à l'éthique animale. En réponse à cela, de nombreux projets émergent pour développer de nouvelles technologies visant à *remplacer, réduire ou raffiner* (les 3R) l'utilisation de la faune sauvage en recherche.

Actuellement, l'évaluation de l'état sanitaire de l'anguille, la détermination des tactiques d'utilisation de l'habitat, ainsi que l'estimation du taux de croissance et de l'âge reposent essentiellement sur des méthodes létales (mais voir Bertolini et al., 2022; Jousseau et al., 2021; Noia et al., 2022). Dans le cadre de cette thèse, pour évaluer ces différents aspects, un nombre maximum de 60 individus a été prélevé par type d'habitat, de manière à réduire notre impact et à avoir un nombre suffisamment représentatif de chaque sous-population. Chaque individu sacrifié a servi à une multitude de prélèvements dans le but de maximiser son utilisation (**chapitre 2**). Ainsi, les otolithes, la vessie natatoire, une portion du foie, et plusieurs échantillons de muscle ont été prélevés et traités dans cette thèse. De plus, des prélèvements supplémentaires de plusieurs organes internes, de peau et de muscle ont été collectés pour approvisionner les projets de partenaires nationaux et internationaux (**chapitre 2**).

Dans cette thèse, l'état sanitaire des anguilles a été évalué grâce à des analyses écotoxicologiques et épidémiologiques (**chapitre 5**), fournissant des informations sur leur condition interne de l'anguille. L'état externe de chaque individu a également été estimé selon le protocole non léthal de l'Onema (Beaulaton and Pénil, 2009). Cette évaluation comprend l'identification des principales lésions anatomo-morphologiques (par ex., absence d'organes, lésion de la peau ou des muqueuses, maigreur du corps ou kyste) et la détection de parasites externes (tels que points blancs, mycoses et crustacés). Au cours des sessions de suivis par pêche, à chaque capture d'anguille, si une pathologie est observée, elle est localisée sur le corps et évaluée sur une échelle de 1 à 4, en fonction de son importance (surface occupée ou nombre selon le type de dégradation). Ainsi, l'évaluation de l'état externe et interne a été réalisée pour une soixante d'individus (**chapitre 5**). Une future étude pourrait explorer les liens potentiels entre ces deux évaluations, même si les types de dégradation diffèrent. En effet, des études ont démontré qu'un individu déjà contaminé ou parasité a une probabilité accrue de contracter d'autres infections (Robinet and Feunteun, 2002). Par exemple, Fazio et al. (2008) ont établi des relations positives significatives entre l'abondance d'*A. crassus* et celle de *Pseudodactylogyrus* sp., *Proisorhynchus aculeatus* et *Lecithochirium gravidum*, suggérant une facilitation interspécifique ou des similarités dans les voies de transmission. Ces parasites infectent respectivement la vessie natatoire, les branchies, les intestins et le tube digestif de l'anguille. Cette relation positive entre ces parasites internes suggère que la présence d'un parasite peut signaler la présence d'autres. Récemment, un projet intitulé « [AnguillaMed](#) » a été lancé en 2024 pour chercher à évaluer l'état sanitaire de sous-populations d'anguilles européennes en Méditerranée occidentale (dans les rivières et les lagunes) en utilisant des outils non létaux. Le développement et l'application de telles méthodes garantiraient un suivi de la condition des individus sans mise à mort. De plus, en cas de recapture(s), l'état de santé d'un individu pourrait être évalué à plusieurs reprises au cours de sa croissance.

Les taux de croissance individuels ont été estimés via la lecture des otolithes. Dans notre étude, une méthode alternative non létale pour estimer le taux de croissance aurait

pu être utilisée, en se basant sur les données de CMR collectées dans le canal du Fumemorte. À chaque capture, les individus sont identifiés, mesurés, et pesés. En cas de recapture(s), il est donc possible de calculer son taux de croissance entre deux événements de capture. Cependant, les taux de détection observés durant la phase de croissance (stades indifférencié et jaune) sont très faibles (**chapitre 3**), et très peu d'individus ont été recapturés à plusieurs reprises à différents stades de vie, et suffisamment espacés dans le temps. Même dans un marais totalement fermé, durant trois ans d'effort de pêche sur deux saisons (printemps et automne), dans le cadre d'une expérience de repeuplement, Desprez et al. (2013) ont estimé un taux de détection moyen pour les anguilles indifférenciées inférieur à 8 % et inférieur à 15 % pour les anguilles jaunes. Ces résultats incarnent parfaitement l'expression "faire l'anguille" et illustrent la complexité de caractériser les taux de croissance à partir d'un suivi de CMR. Par ailleurs, la mise en place d'un suivi de CMR est adaptée aux milieux présentant une superficie limitée et qui sont cloisonnés ou presque, comme le canal du Fumemorte. Ce dispositif serait beaucoup plus difficile à réaliser dans de vastes étendues d'eau telles que l'étang du Vaccarès. De plus, maintenir un suivi de CMR exige un effort de pêche régulier et conséquent sur une longue période pour estimer le taux de croissance d'un individu tout au long de sa vie. Dans le canal du Fumemorte, une anguille argentée femelle a un âge moyen de 10 ans, ce qui impliquerait un suivi de CMR sur au moins une décennie et plusieurs recaptures en début et en fin de phase de croissance pour estimer un taux de croissance robuste. L'avantage de l'otolithométrie, malgré son aspect létal, est de disposer pour un individu de l'ensemble de sa courbe de croissance.

6.2. Croissance de l'anguille en Camargue : résultats, discussions et perspectives

6.2.1. L'utilisation de l'habitat au cours de sa croissance

Au sein du complexe lagunaire du Vaccarès, l'anguille adopte principalement un mode de vie résidentiel (**chapitre 4**), avec plus de 70 % des individus vivant en milieu d'eau douce. Ces résultats concordent avec ceux de précédentes études (Daverat and Tomás, 2006; Laffaille et al., 2005; Panfili et al., 2012). Toutefois, une étude de Capoccioni et al. (2014) a montré un comportement majoritairement résident dans les milieux saumâtres. Dans notre étude, environ 17 % des anguilles de l'hydrosystème du Vaccarès (incluant l'étang et le canal du Fumemorte) sont résidentes dans le milieu polyhalin de l'étang du Vaccarès. Ce faible pourcentage de résident en milieu polyhalin doit être nuancé car notre étude s'est focalisée uniquement sur les individus de plus de 4 ans (**partie 4.2**), excluant plus de 35 % des anguilles capturées dans l'étang du Vaccarès. Ces individus seraient potentiellement des anguilles argentées mâles (**partie 3.1** ; Melià et al., 2006b) ayant grandi dans ce système. En effet, les anguilles mâles atteignent l'argenture à partir de 3 ans (Melià et al., 2006b). Afin de vérifier cette hypothèse, il serait possible d'analyser la

tactique d'utilisation de l'habitat de ces jeunes individus en réattribuant les « états » définis dans la **partie 4.2** en fonction de leurs concentrations en strontium et en baryum.

Dans l'hydrosystème du Vaccarès, environ 30 % des anguilles échantillonnées ont utilisé plusieurs habitats durant leur croissance. Ces comportements « nomades » ont déjà été observés entre des milieux oligohalins, polyhalins et euhalins (Capoccioni et al., 2014b; Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012). Nos résultats indiquent que les anguilles se déplacent entre trois types de masses d'eau : oligohaline (tel que le canal du Fumemorte), polyhaline ou euhaline (l'étang du Vaccarès), et mésohaline (comme à l'embouchure entre le canal et l'étang) (**partie 4.2**). Bien qu'ils fréquentent divers milieux, ces individus, âgés de plus de 4 ans, préfèrent généralement l'eau douce. Ils pourraient donc avoir exploré plusieurs habitats avant de se sédentariser dans un milieu d'eau douce. En effet, Panfili et al. (2012) ont constaté que la majorité des individus capturés dans le canal du Fumemorte étaient résidents dans ce milieu oligohalin, s'installant soit directement lors de la colonisation, soit après avoir passé 1 à 2 ans dans l'étang du Vaccarès. Une étude approfondie des tactiques des individus nomades pourrait permettre de déterminer si leur comportement est motivé par la recherche d'un habitat favorable où se sédentariser, comme l'a suggéré Panfili et al. (2012), ou s'il dépend plutôt des conditions écologiques, telles que la disponibilité de la nourriture, les incitant ainsi à se déplacer entre différents habitats tout au long de leur vie (Baisez, 2001; Capoccioni et al., 2014b; Parzanini et al., 2021).

Les tactiques d'utilisation de l'habitat ont été ici identifiées en analysant les quatre dernières années « complètes » de vie des individus. Un individu était considéré comme résident s'il passait plus de trois années dans le même milieu. Cependant, pour les individus les plus âgés (14 ans), cela ne représente qu'un tiers de leur vie et ne reflèterait peut-être pas leur comportement global. Il serait donc pertinent d'examiner l'intégralité de leur phase continentale afin de mieux comprendre la diversité des tactiques adoptées par l'anguille au cours de sa croissance. Les « états » décrits dans la **partie 4.2** pourraient être attribués à la séquence de croissance non prise en compte dans notre étude et ainsi identifier la tactique d'utilisation de l'habitat durant toute leur phase de croissance.

Plus de 30 % des anguilles argentées capturées dans l'étang du Vaccarès ont principalement vécu en milieu d'eau douce. Après leur croissance en eau douce, ces individus argentés ont été interceptés dans l'étang du Vaccarès, probablement lors de leur dévalaison vers la mer. En effet, l'étang du Vaccarès agit comme un réceptacle pour plusieurs canaux d'eau douce, dont le canal du Fumemorte, et constitue ainsi une voie de passage pour les anguilles ayant grandi à l'amont du système. Ce résultat souligne que les anguilles capturées dans un site n'ont pas nécessairement grandi dans ce milieu. Cette situation est particulièrement vraie pour les anguilles argentées, mais le comportement nomade de nombreux individus pourrait également entraîner leur capture dans un site différent de leur habitat préférentiel.

Dans cette thèse, plusieurs travaux se basent sur l'hypothèse que les anguilles échantillonnées dans un site y ont grandi, reflétant donc les caractéristiques de cet habitat. Bien que l'étude confirme que les anguilles présentent majoritairement un comportement résidentiel, elle souligne l'importance d'identifier les tactiques d'utilisation de l'habitat pour déterminer le ou les milieu(x) de croissance privilégié(s).

Des études ont montré des différences dans les traits d'histoire de vie, ainsi que dans l'état physique et sanitaire de l'anguille, en fonction de la tactique d'utilisation de l'habitat (Marohn et al., 2013; Teichert et al., 2023). Ainsi, une analyse complémentaire permettrait d'examiner l'âge et la taille à l'argenture et le taux de croissance (**chapitre 3**), ainsi que l'état sanitaire de l'anguille (**chapitre 5**), en fonction de sa tactique d'habitat. En s'appuyant sur les données déjà collectées, l'identification des tactiques d'utilisation des individus utilisés dans les différentes analyses (**partie 3.2** et **chapitre 5**) permettrait de confirmer s'ils ont réellement grandi au sein de leur site de capture. D'après nos résultats (**partie 4.2**), les anguilles capturées dans l'étang du Vaccarès et aux Grandes Cabanes montrent la plus grande diversité de tactiques d'utilisation de l'habitat, ce qui pourrait entraîner des biais plus importants pour ces sites. Par exemple, plus de 30 % des anguilles argentées capturées dans l'étang du Vaccarès proviennent d'un milieu d'eau douce (**partie 4.2**). Étant donné que le taux de croissance des anguilles d'eau douce est généralement inférieur à celui des anguilles d'eau saumâtre (**chapitre 3**; Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023) et que l'âge à l'argenture est plus élevé, il est probable que le taux de croissance et l'âge à l'argenture moyens de la sous-population de l'étang du Vaccarès soient sous-estimés et surestimés, respectivement.

6.2.2. Structure et traits d'histoire de vie des sous-populations

Des différences d'abondance, de sex-ratio et de traits d'histoire de vie ont été observées chez l'anguille en fonction du type d'habitat de capture à l'intérieur du complexe lagunaire du Vaccarès (**chapitre 3**). Ces résultats complètent et enrichissent les connaissances issues des précédentes études menées dans l'étang du Vaccarès, le canal du Fumemorte et l'étang des Impériaux (par ex., Acou et al., 2003; Melià et al., 2006b, 2006a).

Structure des sous-populations : abondance et sex-ratio

Au sein du complexe lagunaire du Vaccarès, une diminution significative de la CPUE de l'anguille, proxy de l'abondance, a été observée en particulier entre 1998 et 2010. Plus précisément, les variations de la CPUE diffèrent selon le stade de vie, avec une diminution plus marquée chez les anguilles indifférenciées, reflétant probablement le déclin du recrutement des civelles au niveau local et global (Bouchard et al., 2022; ICES, 2022). En effet, l'abondance des sous-populations de cette espèce panmictique dépend du recrutement de civelles, directement lié au nombre de larves atteignant le plateau continental, ce qui implique que leurs dynamiques sont influencées par des processus locaux et globaux (Bouchard et al., 2022; ICES, 2022).

Des variations importantes de la CPUE de l'anguille ont été observées entre les différents sites du complexe lagunaire du Vaccarès. Les milieux mésohalins à polyhalins, comme l'étang du Vaccarès et le chenal de la Comtesse, présentaient une abondance d'anguilles plus élevés par rapport au site d'eau douce, le canal du Fumemorte. Des résultats contrastés ont été observés concernant les milieux euhalins. La sous-population de l'étang de Beauduc présentait l'abondance la plus élevée parmi les cinq sous-

populations échantillonnées, tandis que celle de l'étang des Impériaux avait la deuxième abondance la plus faible, juste au-dessus de celle du milieu oligohalin.

Dans les milieux saumâtres à salés, les sous-populations étaient composées principalement de mâles (75-99 %), tandis que dans le canal d'eau douce, le sex-ratio était en faveur des femelles (55 %). Ces résultats confirment les conclusions de précédentes études à l'échelle du complexe lagunaire (Acou et al., 2003), qui avaient également mis en évidence une dominance de mâles dans l'étang du Vaccarès et de femelles dans le canal du Fumemorte. Ces résultats sont également cohérents avec les tendances générales observées à l'échelle de l'aire de distribution de l'anguille, où, dans les latitudes méridionales, les environnements à forte densité d'individus présentent généralement des proportions élevées de mâles, notamment dans les systèmes lagunaires méditerranéens (Amilhat et al., 2008; Bevacqua et al., 2019).

Bien que la production de femelles semble rare dans les lagunes saumâtres du Languedoc (sud-ouest de la France) (Amilhat et al., 2014, 2008), certaines lagunes mésohalines en Italie affichent un sex-ratio pouvant atteindre 100 % en faveur des femelles (Capoccioni et al., 2014b). Le complexe lagunaire du Vaccarès, caractérisé par une diversité de sous-populations favorisant à la fois les mâles (milieux salés) et les femelles (milieux d'eau douce), constitue un environnement propice à la production de futurs géniteurs des deux sexes.

Traits d'histoire de vie : Taux de croissance, âge et taille à l'argenture

Des différences significatives en taille, en âge à l'argenture et en taux de croissance des anguilles ont été observées entre quatre sous-populations en Camargue (**partie 3.2**). Les anguilles vivant dans des milieux ouverts, tels que l'étang du Vaccarès et le domaine des Grandes Cabanes, présentaient une croissance plus rapide, avec un âge et une taille à l'argenture inférieurs, ainsi qu'un taux de croissance supérieur, par rapport à celles des canaux d'eau douce (Tableau 6.1).

Nos résultats (**partie 3.2**) ont confirmé que la croissance des anguilles dans les complexes lagunaires méditerranéens est nettement plus rapide que dans d'autres types d'habitats (par ex., rivières, fleuves, estuaires), surtout ceux situés dans le nord de l'Europe (Correia et al., 2021 ; Vøllestad, 1992) (Tableau 6.1). De plus, cette étude a mis en évidence la diversité des traits d'histoire de vie des anguilles, tant au sein d'un même complexe lagunaire que parmi différents complexes lagunaires (Tableau 6.1). Par exemple, entre deux lagunes euhalines, une anguille mâle mettra moins de 3 ans pour s'argenter à une taille d'environ 388 mm dans l'étang de Bages (France) (Amilhat et al., 2014) et plus du double du temps (8 ans) pour une taille similaire (373 mm) dans la lagune de Caprolace (Italie) (Capoccioni et al., 2020) (Tableau 6.1). Ces différences de croissance reflètent la forte hétérogénéité des habitats présents au sein et entre les complexes lagunaires avec des conditions locales telles que la productivité du milieu, qui peuvent fortement varier (Capoccioni et al., 2020; Teichert et al., 2023).

Tableau 6.1 : Données sur l'anguille européenne provenant de 23 sous-populations d'anguilles associés à différents types d'habitats au sein de complexes lagunaires. Les systèmes qui ne font pas partis du bassin méditerranéen sont surlignés en gris et les résultats de ces travaux de thèse sont inscrits en rose. Les informations associées aux mâles sont écrites en bleu. Les sites sont classés par leur position latitudinale. Les salinités sont classées à partir de la classification de Venise : OH - oligohalin, MH - mésohalin, PH - polyhalin, EH - euhalin et HH - hyperhalin. Les références sont annotées : a - Svedäng et al. (1996) ; b - Colombo and Rossi (1978) ; c - De Leo and Gatto (1995) ; d - Melià et al. (2006b) ; e - Castaldelli et al. (2014) ; f - Emmanuele et al. (2019) ; g - notre étude ; h - Acou et al. (2003) ; i - Amilhat et al. (2014) ; j - Rossi and Villani (1980) ; k - Capoccioni et al. (2014) ; l - Bettinetti et al. (2011); m - Capoccioni et al. (2020) ; n - Rossi and Cannas (1984) ; o - Correia et al. (2021) ; p - Barcala et al. (2022) ; q - Tahri and Panfili (2023) ; r - Abdalhamid et al. (2018) ; s - Mahmoud et al. (2024).

Hydrosystème - Mer (Pays)	Lat	Long	Système	Salinité	Sexe	Age à l'argenture			Taille à l'argenture			Taux de croissance (mm.an ⁻¹)	Coeffici ent de croissance (K) (an ⁻¹)	Taille asymptotique (mm)	Sex-ratio	Réf
						moy.	min	max	moy.	mi n	max					
Mer baltique (Suède)	60.33	18.52	Forsmark	MH	F	13 ± 2.5	10	17	782	648	916	44-47				a
	59.69	19.14	Väddö	MH	F	19 ± 3.9	11	29	868	647	1007	44-47				a
	58.05	16.81	Kvädöfjärden	MH	F	18 ± 4.1	11	27	833	665	957	44-47				a
	57.41	16.67	Simpevarp	MH	F	12 ± 4.0	7	19	797	639	1013	44-47				a
5 lagunes du Delta de Po et Venise - Mer adriatique (Italie)	45	12	Po Delta and Venice	PH	M	4.8 ± 2.6	1.5	10.5	424 ± 47	360	480				5 - 10	b
				PH	F	6.9 ± 1.9	4.5	14.5	594 ± 48	470	800				90 - 95	b
Lagune vénitienne - Mer adriatique (Italie)	45	16	Valle Nuova	MH	M	4.2 ± 0.2	3.5	7.5	466 ± 6	420	546				7	b
				MH	F	4.6 ± 0.1	3.5	9.5	655 ± 2	560	780				93	b
Valli di Comacchio - Mer adriatique (Italie)	45	12	Comacchio	PH	M	4.7 ± 0.1	3.5	9.5	431 ± 2	370	520				24	b
				PH	F	7.1 ± 0.1	3.5	14.5	561 ± 4	390	1000				76	b
				PH-EH	M		3	7		300	450	0.35 ± 0.06	418 ± 23	3	c	
				PH-EH	F		5	> 8		450	885	0.23 ± 0.01	762 ± 14	97	c	
				PH-EH	M			12		123	709	0.86 ± 2.57	429.87 ± 2.22		d	
				PH-EH	F			12		123	709	0.52 ± 0.05	547.61 ± 4.28		d	
				PH-EH	F		4.5	10.5		405	1050	0.124 ± 0.01	1259.7	99	e	
Valle Campo	PH-EH	M	~5	5	8	432 ± 32							14.5	f		
	PH-EH	F	~8	5	10	834 ± 40						0.22 ± 0.01		85.5	f	

Hydrosystème du Vaccarès - Mer méditerranée (France)	43	4.3	Vaccarès	PH-EH	F	5.05 ± 0.35	2	14	611.8 ± 10	484	864	97 ± 37	0.17 ± 0.01	948.80 ± 3.45	g		
			Vaccarès- Impériaux	OH-MH OH-MH	M F			3 6	342 ± 31 423 ± 95	300 300	476 722			1.10 ± 0.61 0.63 ± 0.18	387.84 ± 12.77 579.73 ± 50.35	d d	
			Vaccarès	MH	F	4.17 ± 0.73	3	6					90			45.6	h
			Fumemorte	OH	F	9.37 ± 0.46	4	15	727.1 ± 12.5	556	850	74 ± 25	0.12 ± 0.01	917.00 ± 4.18	g		
			Fumemorte	OH	M			11			120	685		1.47 ± 2.33	396.27 ± 13.15	d	
				OH	F									0.39 ± 0.05	515.91 ± 17.84	d	
				OH	F	7.75 ± 0.82	7	11					46			81.6	h
			Sigoulette	OH	F	8.00 ± 0.46	5	11	693.1 ± 15.6	602	813	79 ± 22	0.15 ± 0.02	878.90 ± 3.77	g		
Grandes Cabanes	OH-MH	F	5.57 ± 0.22	4	7	658.3 ± 13.3	543	759	101 ± 24	0.16 ± 0.01	937.00 ± 4.13	g					
Étang de Bages-Sigean - Mer méditerranée (France)	43.03	2.59	Bages	EH (PH-EH)	M	2.8 ± 0.7	2	5	388 ± 21	344	465				i		
Étang de Salses-Leucate - Mer méditerranée (France)	42.83	2.99	Salses	EH (PH-EH)	M	4.2 ± 1.3	2	8	355 ± 27	295	403				i		
Étang de Canet-Saint-Nazaire - Mer méditerranée (France)	42.67	3.03	Canet	PH (OH-HH)	M	2.8 ± 0.8	2	5	373 ± 31	327	461				i		
Lago di Varano - Mer adriatique (Italie)	42	16	Varanao	PH	M	2.6 ± 0.02	1.5	7.5	405 ± 1	310	480		0.183 ± 0.001	405 ± 1	93	j	
				PH	F	3.8 ± 0.1	3.5	5.5	576 ± 12	510	720		0.193 ± 0.003	576 ± 12	7	j	
Lago di Lesina - Mer adriatique (Italie)	42	15	Lesina	MH-PH	M	2.5 ± 0.03	1.5	6.5	426 ± 2	330	510		0.179 ± 0.001	426 ± 2	82	j	
				MH-PH	F	3.4 ± 0.1	2.5	6.5	607 ± 7	510	740		0.191 ± 0.002	607 ± 7	18	j	
				MH	MF	4.6 ± 1.8	1	12	432 ± 111	270	710	85 ± 29			100 (F)	k	

Discussion, Conclusion et Perspectives

				NA	MF	6 ± 1.2			587 ± 132						100 (F)	l
Lago di Fogliano - Mer tyrrhénienne (Italie)	41.24	12.54	Fogliano	HH	M	7.4 ± 0.6			373 ± 8				53 ± 3			m
				HH	F	9.8 ± 0.5			695 ± 42			74 ± 7				m
Lago di Caprolace - Mer tyrrhénienne (Italie)	41.21	12.58	Caprolace	HH (EH- HH)	MF	7 ± 1.9			373 ± 130						40 (F)	l
				EH	MF	8 ± 2.4	4	16	410 ± 102	270	720			79.5 (F)	k	
				EH	M	8.2 ± 0.3			368 ± 12			46 ± 3			m	
				EH	F	11.1 ± 0.5			512 ± 26			47 ± 3			m	
Stagno di Porto Pino - Mer méditerranée (Italie, Sardaigne)	39	8.6	Porto Pino	HW	M	5.1 ± 0.7			415 ± 26				0.337 ± 0.014	501 ± 7	40	n
				HW	F	6.4 ± 1.2		10	585 ± 66			0.336 ± 0.083	728 ± 41	60	n	
Lagoa de Santo André - Océan atlantique (Portugal)	38	-8	Santo André	OH-PH	M	~2-3		6	353.6 ± 21.7	305	419	57.5 ± 21.8	1.24	342.94	71	o
				OH-PH	F	~4-5		9	611.4 ± 127.9	337	916	133.0 ± 54.0	0.42	711.97	29	o
Lagune de Mar Menor - Mer méditerranée (Espagne)	38	-1	Mar menor	HH	M				349.5 ± 8.3							p
				HH	F	~3		10	563.9 ± 5.5	215	836	89.86 11.12	±	0.2	830	96.6
Lagune de Mellah – Mer méditerranée (Algérie)	36.54	8.20	Lagune de Mellah	PH-EH	MF	2.3± 0.8	0.75	4.5	460± 86	251	1130		0.75	735	23 (M)	q
Lake Tonga – Mer méditerranée (Algérie)	36.53	8.31	Lake Tonga	OH	MF	3.3± 1	0.67	5.5	511 ± 80	254	670		0.47	709	25 (F)	q
Estuaire de Mafragh – Mer méditerranée (Algérie)	36.50	7.56	Estuaire de Mafragh	PH	MF	3.1± 0.9	0.75	5.5	461 ± 103	246	702		0.73	656	33 (F)	q
Lake Oubeïra – Mer méditerranée (Algérie)	36.50	8.23	Lake Oubeïra	OH	MF	3.3± 1.7	0.67	6.58	601 ± 125	173	895		0.83	683	46 (F)	q

Golfe de Bomba, Lagune d'Umm Hufayan - Mer méditerranée (Libye)	32.33	23.05	Umm Hufayan	PH	MF	231	444	r
Lagune de Bardawil - Mer méditerranée (Egypte)	31	33	Bardawil	HH	M	334	643	s
				HH	F	331	622	s

6.2.3. La condition des individus en Camargue

Au cours de sa migration vers la zone de reproduction, l'anguille ne se nourrit pas, et puise dans ses réserves d'énergie accumulées lors de la phase de croissance. Lors de la mobilisation de ses ressources énergétiques, l'anguille libère des substances toxiques, comme des métaux lourds, accumulées dans ses tissus (Freese et al., 2019). Par ailleurs, des recherches épidémiologiques ont révélé que l'infestation par le nématode *A. crassus* pouvait altérer sa capacité de nage, compromettant ainsi sa migration (Palstra et al., 2007). L'évaluation de la condition physique et sanitaire des anguilles est donc essentielle pour déterminer si elles sont aptes à migrer et à parvenir à se reproduire et à perpétuer l'espèce.

Indice de condition corporelle

La condition corporelle de l'anguille varie en fonction du site de capture et du stade de vie (**partie 3.1**). Un indice de condition corporelle positif signifie qu'un individu pèse plus que la moyenne des anguilles échantillonnées en Camargue pour une taille donnée. Pour tous les stades de vie, les sous-populations des étangs du Vaccarès et des Impériaux affichaient en moyenne des indices de condition corporelle positifs, tandis que celle de l'étang de Beauduc présentait des indices négatifs. Quel que soit le stade de vie, les anguilles du canal du Fumemorte possédaient un indice de condition corporelle nul (c.-à-d., la relation taille/poids des individus du canal du Fumemorte correspondait en moyenne à celle de tous les individus échantillonnés). Ces résultats soutiennent précédentes études qui ont mis en évidence l'influence de l'habitat sur la condition corporelle de l'anguille (Teichert et al., 2023). En effet, parmi les deux étangs euhalins, les anguilles provenant de celui des Impériaux se distinguaient par les meilleures conditions corporelles à tous les stades de vie, tandis que celles de l'étang de Beauduc présentaient les moins bonnes. Des recherches complémentaires sur la caractérisation de ces habitats telles que la quantification des ressources trophiques seraient nécessaires pour mieux comprendre les différences observées.

Qualité des anguilles

Contamination par les POPs et les TEs

De précédentes études ont examiné séparément la présence de polluants tels que des organochlorés et des métaux lourds chez les anguilles provenant de l'étang du Vaccarès et du canal du Fumemorte (Oliveira Ribeiro et al., 2005; Roche, 2000; Roche et al., 2002). La comparaison de nos résultats avec ces études n'a pas permis de dégager des tendances claires concernant les concentrations des contaminants chez l'anguille. Par exemple, la concentration de lindane, un pesticide organochloré autrefois utilisé en agriculture, était 100 fois plus faible dans nos échantillons d'anguilles capturées dans l'étang du Vaccarès que ceux prélevés dans l'étude de Roche (2000). À l'inverse, entre 1996-1997 (Roche, 2000) et 2021 (**chapitre 5**), une augmentation de la concentration de 3 à 6 fois du pp-DDE, un métabolite du DDT substance interdite depuis 1971 en France, a été observée

dans les muscles des anguilles. Par ailleurs, les méthodes de quantification des polluants se sont améliorées, permettant des mesures plus précises qu'il y a vingt ans. Cette amélioration complique, dans certains cas, l'interprétation des données, rendant difficile la distinction entre une véritable augmentation des concentrations de polluants et un simple effet de la sensibilité accrue des outils de détection.

Les résultats présentés dans le **chapitre 5** montrent des différences significatives de concentration des TEs entre les sites, révélant une contamination relativement localisée. En revanche, la contamination par les POPs variait selon le site et les caractéristiques biométriques des anguilles, notamment leur âge et leur taille. A l'échelle de la Camargue, les anguilles provenant du site poldérisé, alimenté par l'eau du Petit Rhône et dédié à la conservation de la faune sauvage (site des Grandes Cabanes), présentaient des niveaux de pollution inférieurs à ceux des anguilles capturées dans l'hydrosystème du Vaccarès, qui réceptionnent les eaux de drainage fortement polluées des bassins cultivés (Hemery et al., 2022).

Une analyse comparative des niveaux de pollution dans plusieurs complexes lagunaires méditerranéens en Italie, en Espagne et en France a révélé que les anguilles argentées de Camargue affichent des niveaux de contamination relativement élevés, notamment en ce qui concerne les POPs, le cuivre (Cu) et le zinc (Zn) (Amilhat et al., 2014; Capoccioni et al., 2020; Ferrante et al., 2010; Martínez-Gómez et al., 2023; Quadroni et al., 2013). En Camargue, des concentrations élevées de DDT, notamment de pp-DDT, ont été détectées chez les anguilles, surpassant celles observées dans d'autres environnements fortement pollués, comme en Belgique. En effet, la forte activité agricole dans cette région se traduirait par des concentrations importantes de DDTs, d'HCHs et de Cu chez les anguilles. Bien que le DDT ait été interdit en France et en Italie depuis les années 1970-1980, il persiste à des concentrations similaires dans de nombreux complexes lagunaires du sud-ouest de la France (Amilhat et al., 2014) et de l'ouest de l'Italie (Capoccioni et al., 2020). Cette détection témoigne de la persistance de ce contaminant dans l'environnement et de sa bioaccumulation au sein des chaînes trophiques. Amilhat et al. (2014) ont également souligné que la faible profondeur, la connexion limitée avec la mer et les vents forts pourraient favoriser la remise en suspension des contaminants accumulés dans les sédiments.

Bien que notre étude ait permis de quantifier plus de 50 contaminants, il convient de souligner que ceux-ci ne représentent qu'un aperçu limité de l'état sanitaire des anguilles, tant la diversité des polluants présents dans l'environnement est vaste. En effet, les nombreuses activités anthropiques, telles que la pharmacie, l'industrie et l'agriculture, contribuent à une grande variété et abondance de polluants, dont certains sont interdits et beaucoup sont émergents (Bourillon, 2021). La présence du DDT souligne l'importance de continuer la surveillance des substances prohibées et d'améliorer la qualité des masses d'eau comme l'ont déjà suggéré plusieurs études (Belpaire et al., 2019; Bourillon et al., 2020; ICES, 2015, 2013). Par ailleurs, il est essentiel de considérer le contexte local lors du choix des contaminants à analyser, car certains produits interdits, comme le benzobicyclon, peuvent bénéficier de dérogations malgré leur toxicité pour la vie aquatique comme c'est le cas en Camargue (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2021).

Infestation par le nématode Anguillicola crassus

Au sein du complexe lagunaire du Vaccarès, les anguilles plus âgées ont présenté un taux d'infestation plus élevé par le nématode de la vessie natatoire, *A. crassus* (**chapitre 5**).

Aucune différence significative concernant les critères d'infestation parasitaire (SDI et abondance d'*A. crassus*) n'a été observée entre les différents milieux dans notre étude (**chapitre 5**). Cependant, Lefebvre et al. (2003) avaient noté une différence significative de l'abondance de ce nématode entre les anguilles capturées dans l'étang du Vaccarès et celles du canal du Fumemorte. Dans notre étude, seuls 20 individus ont été échantillonnés par site afin d'évaluer leur état sanitaire (**chapitre 5**) en raison des coûts élevés des analyses écotoxicologiques (~300 €/individu TTC), limitant la représentativité de la sous-population. En revanche, une analyse épidémiologique menée sur un échantillon plus large (59 anguilles de l'étang du Vaccarès, 37 du canal du Fumemorte, 31 des Grandes Cabanes et 28 du canal de la Sigoulette) a révélé que l'abondance et la prévalence d'*A. crassus* étaient significativement plus faibles chez les anguilles de l'étang du Vaccarès (Annexe C). Ces résultats corroborent les études précédentes (Lefebvre et al., 2003) et soulignent l'importance d'échantillonner un nombre suffisant d'individus pour garantir la représentativité de la sous-population. Par ailleurs, comme déjà mentionné, il serait opportun de vérifier dans quel type de milieu les individus analysés ont grandi (**chapitre 4**) pour savoir si leur taux de parasitisme reflètent effectivement leur milieu de capture (Marohn et al., 2013).

La présence du parasite *A. crassus* varie selon la localisation des complexes lagunaires méditerranéens, avec une pression parasitaire généralement plus élevée à l'est qu'à l'ouest (Fazio et al., 2008). La salinité joue également un rôle crucial dans le taux d'infestation (Giari et al., 2021; Kirk et al., 2000a; Lefebvre et al., 2003). Lefebvre et Crivelli (2012) ont montré que des niveaux de salinité supérieurs à 15 g.L⁻¹ altéraient considérablement la santé et le cycle de vie d'*A. crassus*. Cela pourrait expliquer les faibles niveaux d'infestation observés dans certaines lagunes méditerranéennes, telles que celles de Comacchio (polyhaline) et Fogliano (hyperhaline) (Italie) (Capoccioni et al., 2020; Giari et al., 2021) et Bages-Sigean (polyhaline à euhaline) (France) (Amilhat et al., 2014). Giari et al. (2021) ont suggéré que la gestion de la lagune de Comacchio, en évitant les mesures de repeuplement, a contribué à limiter l'introduction du parasite.

L'étang mésohalin à euhalin du Vaccarès est approvisionné par des canaux d'eau douce où une forte abondance d'*A. crassus* a été observée (Lefebvre et al., 2003; Lefebvre and Crivelli, 2004). Les anguilles échantillonnées dans l'étang du Vaccarès présentaient une prévalence d'*A. crassus* inférieure à 50 % tandis qu'elle est supérieure à 75 % dans les autres sites d'eau douce (Annexe C). Les canaux d'eau douce, tel que le canal du Fumemorte, pourraient constituer des compartiments favorables à la réalisation du cycle de vie d'*A. crassus* (Kirk et al., 2000a; Lefebvre and Crivelli, 2004). Bien que la salinité de l'étang du Vaccarès soit moins propice à son développement, la connexion entre ces deux systèmes maintiendrait la présence d'*A. crassus* dans cet étang. Plus de 30 % des anguilles de l'hydrosystème lagunaire du Vaccarès utilisent des habitats d'eau douce, saumâtre

et/ou salée durant leur croissance (**chapitre 4**). Ces comportements pourraient favoriser la propagation du parasite entre ces habitats. Plusieurs études (Marohn et al., 2013; Teichert et al., 2023) ont montré que les individus vivant en eau saumâtre ou migrant entre eau douce et saumâtre présentaient une abondance du parasite plus faible. Ainsi, sur la base des données déjà acquises, une analyse complémentaire pourrait étudier l'abondance d'*A. crassus* chez les anguilles en fonction de leur tactique d'utilisation de l'habitat.

Etat sanitaire global

Nos résultats ont montré que la dégradation de l'état sanitaire de l'anguille variait selon son milieu de croissance et ses caractéristiques biométriques. Les petites anguilles plus âgées présentaient des concentrations plus élevées en POPs, et le degré d'infestation parasitaire par *A. crassus* augmentait avec l'âge. En résumé, l'état sanitaire des anguilles a été observé se détériorer avec l'âge, sans variations significatives entre les sites étudiés (**chapitre 5**).

Bien que les lagunes méditerranéennes soient généralement soumises à de fortes pollutions (Martínez-Megías and Rico, 2022), la croissance rapide de l'anguille (c.-à-d., taux de croissance élevés et un âge et une taille à l'argenture faibles) (Tableau 6.1) lui permettraient de limiter la dégradation de son état sanitaire. Par exemple, si les anguilles de l'étang du Vaccarès et du canal du Fumemorte étaient exposées au même degré de pollution du milieu (POPs, TEs, et parasitisme par *A. crassus*), celles de l'étang du Vaccarès, atteignant le stade argenté plus rapidement (**chapitre 3**), présenteraient un meilleur état sanitaire.

Bien que plusieurs indicateurs aient été développés pour évaluer l'état de santé de l'anguille et la qualité de son environnement, en se basant sur les concentrations de contaminants (TEs et POPs) et les critères d'infestation parasitaire (*A. crassus*) (Amilhat et al., 2014; Belpaire and Goemans, 2007; Bourillon et al., 2020; ICES, 2015), aucun d'eux ne s'applique de manière adéquate aux lagunes méditerranéennes. La classification de la qualité des anguilles (EQC), défini par Belpaire and Goemans (2007), est la classification la plus utilisée pour comparer la qualité des anguilles au sein de leur aire de distribution. Cependant, ce critère repose sur des valeurs seuils établies à partir d'anguilles provenant de Belgique. Nos résultats, ainsi que ceux d'autres études (Amilhat et al., 2014) montrent d'importantes différences dans les sources de contamination entre ces deux zones géographiques. De plus, ce critère, fondé sur une approche univariée, ne prend en compte qu'une trentaine de contaminants. Plus récemment, une approche multivariée proposée par Bourillon et al. (2020) inclut une plus grande diversité de contaminants, rendant son application à nos sites d'étude difficile. Leur indice repose également sur une approche relative, c'est-à-dire qu'ils ont comparé l'état sanitaire des anguilles entre les différents sites de leur étude. Dans cette optique, afin de mieux comprendre l'état sanitaire et les sources potentielles de dégradation de l'état sanitaire au sein de la Camargue, nous avons également opté pour une approche multivariée. Cependant, il serait pertinent de développer un indice adapté aux lagunes méditerranéennes afin de pouvoir comparer nos

résultats avec d'autres études menés dans ces écosystèmes (par ex., Amilhat et al., 2014; Capoccioni et al., 2020).

Maes et al. (2005) ont établi une forte corrélation entre la bioaccumulation de certains éléments traces et la diminution de la condition physique des populations d'anguilles résidentes. Dans le cadre de cette thèse, la relation entre l'état sanitaire et la condition corporelle des individus est délicate car les analyses n'ont pas été réalisées sur les mêmes lots d'individus (**chapitres 3 et 5**). Néanmoins, il ressort que les anguilles de l'étang du Vaccarès présentaient un état sanitaire similaire à celles du canal du Fumemorte (**chapitre 5**), mais elles avaient un meilleur indice de condition corporelle (relation taille/poids) et des taux de croissance plus élevés (**chapitre 3**). En fonction des sites lagunaires, les contaminants semblent impacter différemment la croissance des anguilles (Maes et al., 2005). Par exemple, les anguilles de la lagune de Caprolace présentaient un taux de croissance plus faible, des réserves lipidiques plus élevées, en vivant dans un environnement plus pollué, d'après l'EQC, que celles de la lagune de Fogliano (Tableau 6.1) (Capoccioni et al., 2020). Malgré une plus faible contamination, le taux lipidique moyen de 18 % quantifié chez les anguilles femelles de la lagune de Fogliano serait insuffisant pour leur permettre d'atteindre leur site de reproduction (Boetius and Boetius, 1980; van den Thillart et al., 2007).

Un taux lipidique supérieur à 20 % est considéré comme un minimum requis pour que les anguilles argentées puissent rejoindre leur zone de frai et murer leurs gonades (Boetius and Boetius, 1980; van den Thillart et al., 2007). Palstra et al. (2006) avait estimé ce minimum énergétique à 13.5 %. Dans notre étude (**chapitre 5**), 80 % des anguilles de Camargue ont affiché un taux lipidique supérieur à 20 %, tandis que 12 individus, principalement issus du canal du Fumemorte et du site des Grandes Cabanes, présentaient des taux compris entre 15 et 20 %. Ainsi, selon Palstra et al. (2006), toutes les anguilles argentées échantillonnées dans l'hydrosystème du Vaccarès disposeraient de réserves énergétiques suffisantes pour murer leurs gonades et rejoindre la zone de frai.

Des anguilles en condition anormale ?

L'analyse microchimique des otolithes (**partie 4.2**) a révélé des pics de certains éléments (c.-à-d., Sr:Ca et Ba:Ca) de manière concomitante avec ceux de Mn:Mg. Ces pics ont été interprétés comme de phénomènes anormaux chez l'anguille, potentiellement causés par des événements d'anoxie du milieu. Dans les lagunes méditerranéennes, les événements d'eutrophisation, pouvant aboutir à des conditions anoxiques, sont fréquemment observés, surtout en été lorsque les températures sont élevées et les précipitations faibles. Des études ont suggéré que l'anguille cherche à fuir ces phénomènes et serait alors plus facile à capturer dans de telles conditions (Barcala et al., 2022; Charrier et al., 2012). Cependant, la détection de ces phénomènes par l'analyse microchimique des otolithes suggère que l'anguille a subi ces conditions plutôt que de les fuir. Environ 80 % des anguilles capturées dans l'étang du Vaccarès ont subi au moins un événement considéré comme anormal. Ce milieu connaît d'importantes perturbations environnementales ces dernières années, telles qu'une salinisation, de l'eutrophisation et la disparition d'herbiers à zostères (entre 2017 et 2020) (Hemery et al., 2022). Ces

facteurs pourraient expliquer la prévalence accrue des événements anormaux pour les anguilles capturées dans l'étang du Vaccarès. Des données supplémentaires sur les conditions environnementales des milieux de croissance des anguilles sont indispensables pour mieux comprendre ces phénomènes. Il serait particulièrement pertinent de suivre simultanément les paramètres physico-chimiques et biologiques de l'eau et des sédiments, afin de les corrélés avec la composition microchimique des otolithes.

De manière simultanée, des valeurs élevées des ratios Sr:Ca et Ba:Ca ont été observées chez de nombreux individus. Certaines cyanobactéries pourraient perturber localement les concentrations de strontium et baryum dans les milieux où elles se développent (Mehta et al., 2023). L'étude de deux formes méthoxylées 2-MeODBE68 et 6-MeO-BDE47 contenues dans le muscle de l'anguille et d'origine naturelle (produits d'algues, de cyanobactéries, etc.) pourrait apporter de nouveaux éléments de compréhension. Une piste intéressante serait d'examiner les concentrations de ces composés chez l'anguille en fonction de son exposition à des événements à des conditions anormales, afin de déterminer s'il existe une possible relation entre les deux.

6.2.4. Habitat et croissance de l'anguille

Nos résultats ont montré que l'anguille est capable de se développer dans une grande diversité d'habitats, allant des milieux oligohalins à euhalins au sein d'un complexe lagunaire. Sa croissance est fortement influencée par le type d'habitat dans lequel elle évolue (Daverat et al., 2012; Teichert et al., 2023).

Selon Mateo (2017), le choix de l'habitat de croissance résulte de l'interaction entre les caractéristiques de l'environnement, le génotype de l'individu et la compétition intraspécifique. Cette thèse a mis en évidence différentes sous-populations en termes d'abondance, de sex-ratio, de traits d'histoire de vie et de conditions des individus. Cette importante variabilité des réponses de l'anguille aux conditions environnementales au sein du complexe lagunaire du Vaccarès montre que préserver la diversité des habitats garantit aussi la diversité génétique et des traits d'histoire de vie (Mateo et al., 2017).

Les lagunes mésohalines à euhalines

Les sous-populations d'anguilles des milieux euhalins du complexe lagunaire du Vaccarès montraient des différences significatives en termes d'abondance et de condition corporelle, tout en affichant un sex-ratio en faveur des mâles. La sous-population de l'étang des Impériaux a été caractérisée par l'abondance la plus faible parmi les habitats mésohalins à euhalins, mais les anguilles y avaient les meilleures conditions corporelles, quel que soit leur stade de vie. En revanche, l'étang de Beauduc abritait la plus forte abondance d'anguilles, mais celles-ci affichaient la condition corporelle la plus faible par rapport à toutes les autres sous-populations étudiées. Ce site est localisé à proximité immédiate d'une connexion permanente à la mer, et à proximité d'une zone industrielle de production de sels. Il serait intéressant d'étudier les tactiques d'utilisation de l'habitat ainsi que la condition sanitaire de cette sous-population, afin d'expliquer cette moins bonne condition corporelle.

L'étang saumâtre du Vaccarès se distinguait par une forte abondance d'anguilles, avec un sex-ratio majoritairement en faveur des mâles, et un taux de croissance rapide (**chapitre 3**). Cela se traduit par des anguilles argentées jeunes, de petite taille, mais présentant un bon indice de condition corporelle et de faible taux d'infestation par *A. crassus*. Malgré leur plus petite taille à l'argenture comparé à celles d'autres habitats, ces anguilles maintenaient un taux lipidique supérieur à 20 %, suffisant pour accomplir leur migration vers la zone de reproduction (**chapitre 5**) (Boetius and Boetius, 1980; van den Thillart et al., 2007). Ces anguilles présentaient des niveaux élevés de contaminants (POPs et TEs), supérieurs à ceux observés pour les anguilles associées au milieu poldérisé des Grandes Cabanes. Néanmoins, leur jeune âge à l'argenture réduirait à la fois leur exposition prolongée aux polluants et à l'infestation par le parasite *A. crassus*. L'amélioration de la qualité de l'eau de l'hydrosystème du Vaccarès reste cependant une mesure de gestion essentielle qui permettrait d'assurer une meilleure condition sanitaire aux nombreux futurs reproducteurs qui y grandissent.

Comparer nos résultats relatifs à l'état sanitaire des anguilles aux normes de consommation humaine n'était pas l'objet de cette thèse. Toutefois, étant donné que la pêche à l'anguille est autorisée dans les étangs du Vaccarès et des Impériaux, ces données seraient utiles à considérer pour évaluer la question de leur consommation. Cependant, dans une perspective de conservation, il est recommandé de suspendre la pêche à l'anguille afin de favoriser la restauration de cette espèce en danger critique d'extinction (Ciccotti and Morello, 2023).

Le bassin ' poldérisé' des Grandes Cabanes

Le domaine des Grandes Cabanes, constitué de marais et de canaux oligohalins à mésohalins, abrite une forte abondance d'anguilles avec un sex-ratio en faveur des femelles, bien que cette abondance n'ait pas encore été quantifiée précisément (pers. comm.). Les anguilles argentées de ce site avaient un âge à l'argenture et un taux de croissance comparables à ceux des individus de l'étang saumâtre du Vaccarès (**partie 3.2**). Elles étaient donc plus jeunes et grandissaient plus rapidement que les anguilles des autres milieux d'eau douce, comme le canal du Fumemorte et celui de la Sigoulette. Toutefois, elles atteignaient une longueur à l'argenture supérieure à celle des anguilles du Vaccarès. Une partie de ces anguilles affichait un taux lipidique inférieur à 20 %, suggérant que ces milieux pourraient être moins productifs (**chapitre 5**). Cette différence pourrait impliquer que les anguilles doivent croître davantage pour accumuler la même quantité d'énergie. Cependant, des données environnementales supplémentaires sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse. Bien qu'une forte infestation parasitaire fût présente chez cette sous-population (Annexe C), elle était moins exposée aux POPs et TEs, se distinguant ainsi favorablement par rapport aux autres habitats de la Camargue en termes de contamination. Cet environnement est donc globalement propice à la croissance des anguilles. Toutefois, la déconnexion historique de ces bassins de l'hydrosystème du Vaccarès a longtemps empêché les déplacements des anguilles vers d'autres zones (Lambremon and Rivoallan, 2021). Depuis l'été 2023, le bassin des Grandes Cabanes est

directement relié à l'étang du Vaccarès, permettant dorénavant aux anguilles de migrer vers la mer.

Les canaux de drainage oligohalins

Les anguilles capturées dans le canal du Fumemorte et dans celui de la Sigoulette présentaient les taux de croissance les plus faibles, avec un âge à l'argenture plus avancé et des longueurs à l'argenture supérieures (**partie 3.2**). La sous-population du canal du Fumemorte se caractérisait par la plus faible abondance et un sex-ratio en faveur des femelles (**partie 3.1**). Bien que les individus de ce canal affichassent un indice de condition corporelle comparable à celui estimé avec l'ensemble des individus échantillonnés en Camargue, leur état sanitaire était fortement dégradé, tant par la présence de contaminants que par celle des parasites (**chapitre 5**). Ce canal d'eau douce reçoit les eaux de drainage d'un bassin agricole, largement exploité par l'agriculture intensive. L'amélioration des pratiques agricoles en termes d'utilisations de produits phytosanitaires permettrait d'améliorer la qualité des eaux et l'état de santé des anguilles qui y résident.

Les premiers résultats ont montré des similitudes dans les traits d'histoire de vie des sous-populations du canal du Fumemorte et de celui de la Sigoulette (**partie 3.2**). Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour mieux caractériser la sous-population de la Sigoulette et ainsi identifier si les anguilles grandissant dans les canaux d'eau douce présentent des traits d'histoire de vie similaires.

Caractérisation des milieux

Dans cette thèse, les anguilles provenant de sept habitats distincts ont été étudiées. Ces habitats se distinguent par leur structure géomorphologique, leur dynamique hydrologique, leurs caractéristiques physico-chimiques et leur biodiversité. Néanmoins, cette thèse les a principalement considérés en fonction de leur classe de salinité.

La salinité est reconnue comme le principal facteur structurant les communautés biologiques, en particulier chez les poissons (Helfman et al., 2009). L'anguille, espèce catadrome dotée d'une forte plasticité phénotypique, peut exploiter une large gamme d'habitats à salinité variable tout au long de son cycle de vie (Daverat et al., 2012). De nombreuses études, y compris celle-ci, ont montré que la salinité influence les comportements et les traits d'histoire de vie de l'anguille (par ex., Daverat et al., 2012; Daverat and Tomás, 2006; Teichert et al., 2023).

Cependant, certains résultats interrogent sur l'influence d'autres paramètres caractérisant les habitats de croissance de l'anguille (**chapitre 3**). Par exemple, des différences d'abondance et de condition corporelle ont été observées entre les sous-populations des milieux euhalins. De même, des taux de croissance différents ont été notés pour les milieux d'eau douce. L'étude de Laffaille et al. (2004), sur la distribution des microhabitats de l'anguille dans des marais assainis sur la façade atlantique, a révélé que les densités d'anguilles étaient significativement influencées par la largeur des fossés, la profondeur des sédiments et la densité des plantes émergentes. Leur étude a montré

que les petites anguilles étaient plus largement distribuées que les plus grandes, qui étaient souvent absentes des fossés peu profonds, ensablés et à végétation dense (Laffaille et al., 2004). Obtenir ces informations sur nos sites pourrait contribuer à une meilleure compréhension des variations d'abondance selon les stades de vie d'un site à l'autre. De plus, les déplacements des anguilles entre habitats durant leur phase continentale semblent dépendre davantage des conditions écologiques locales, notamment de la disponibilité de nourriture, que de variations de la salinité (Capoccioni et al., 2014b; Parzanini et al., 2021). Ainsi, ces études soulignent l'importance de mieux caractériser les milieux étudiés pour comprendre les paramètres influençant la croissance de cette espèce.

Par ailleurs, la mise en place et le maintien de suivis à long terme sont essentiels pour appréhender la biologie des sous-populations d'anguilles dans des environnements en constante évolution, tels que les milieux lagunaires. Nos résultats ont révélé que la sous-population d'anguilles de l'étang des Impériaux présentait une abondance relativement faible mais en bonne condition. Ces dernières années, l'ensemble du delta du Rhône a connu une série d'années très sèches qui s'est traduite par une augmentation considérable de la salinité (**partie 3.1** ; Boutron et al., 2021). Ces conditions entraînent une extension des zones d'assecs et des périodes d'hypersalinité dans l'étang des Impériaux, qui peut alors se retrouver, au moins temporairement, déconnecté des milieux amont (étang du Vaccarès). Pendant ces épisodes extrêmes, le pertuis de la Fourcade reste fermé pour éviter l'entrée des eaux marines et une accentuation de la salinisation du delta. De ce fait, en l'absence de zones de refuge moins salées, lors de ces épisodes, les anguilles de l'étang des Impériaux pourraient se retrouver piégées, mettant en péril leur survie. Ces conditions engendrent également des barrières physique (assec) et osmotique (hypersalinité) défavorables à la migration de dévalaison des anguilles ayant grandi à l'amont de cet étang. En effet, les épisodes d'hypersalinité surviennent de plus en plus à l'automne, coïncidant avec la période attendue de migration vers la mer (Boutron et al., 2021; Lagarde et al., 2023). La même problématique se retrouve pour l'autre voie de dévalaison via le *pertuis de la Comtesse* et les EMSC, pour rejoindre la mer. Une meilleure compréhension des déplacements de l'anguille durant la dévalaison permettrait de mieux évaluer les obstacles qu'elles rencontrent.

Le complexe lagunaire du Vaccarès

Les résultats de cette thèse soutiennent les conclusions d'Amilhat et al. (2014), qui identifiaient les complexes lagunaires méditerranéens comme des réservoirs importants d'anguilles mâles, non seulement en termes de quantité (Amilhat et al., 2008; Charrier et al., 2012), mais aussi de qualité (Capoccioni et al., 2020). Sachant que les anguilles en Camargue disposeraient de l'énergie nécessaire pour effectuer leur migration, améliorer leur état sanitaire permettrait de garantir une production abondante et de qualité des futurs reproducteurs des deux sexes (Figure 6.1).

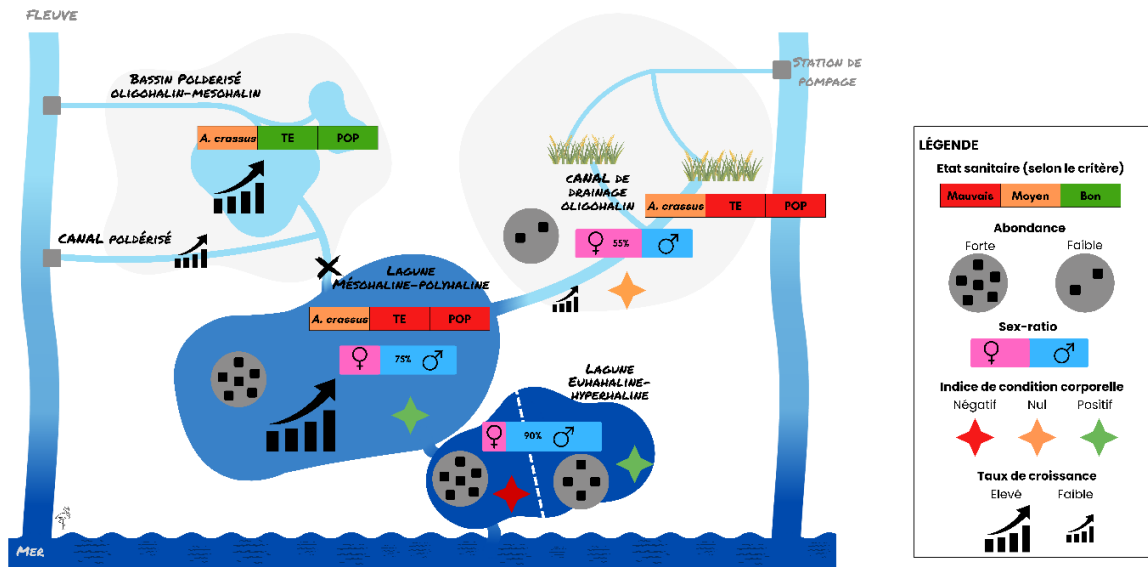


Figure 6.1 : Résumé condensé et simplifié des principaux résultats de cette thèse par type d'habitat au sein du complexe lagunaire du Vaccarès.

6.3. Perspectives pour une meilleure gestion des habitats en faveur de l'anguille

L'élaboration de politiques de conservation efficaces pour les espèces menacées nécessite une compréhension approfondie des menaces qui affectent la viabilité des populations, d'identifier les leviers d'action pour garantir leur pérennité et de prévoir la réponse de la dynamique des populations face aux mesures de gestion (par ex., Bevacqua et al., 2019; Conlisk et al., 2012).

La phase de croissance de l'anguille en milieu continental est essentielle dans son cycle de vie car c'est durant cette période, que les individus accumulent les réserves nécessaires pour leur migration transocéanique et leur reproduction. Cette espèce, majoritairement sédentaire (**Chapitre 4**; Capoccioni et al., 2014; Daverat and Tomás, 2006; Panfili et al., 2012), passe entre 2 et plus de 30 ans de sa vie dans un habitat continental (**Chapitre 3**; Acou et al., 2003; Durif et al., 2020). La qualité de cet habitat de croissance impacte directement la condition corporelle et l'état sanitaire des anguilles (**Chapitre 5**; Bourillon et al., 2020; Teichert et al., 2023), et donc indirectement leur fécondité et leur survie. Durant cette phase, les anguilles sont confrontées à de multiples menaces d'origine anthropique, telles que la fragmentation de l'habitat, la pollution chimique et la surexploitation (Drouineau et al., 2018). Par ailleurs, c'est pendant cette phase de croissance en milieu continental que l'anguille est plus accessible et qu'il est plus facilement envisageable de l'étudier, de l'évaluer et de mettre en œuvre des actions en faveur de sa sauvegarde.

L'objectif du règlement européen (CE n° 1100/2007) est de favoriser la production de futurs géniteurs en nombre et de bonne qualité (DREAL et al., 2021; MEEDM, 2018). Les connaissances acquises au cours de cette thèse constituent une base de référence pour

envisager les actions à entreprendre afin d'améliorer la production d'anguilles en bonne condition corporelle et sanitaire, en tenant compte du type d'habitat. Dans le cadre de la priorisation des mesures de gestion, plusieurs questions clés se posent : Quels habitats favorisent la production d'anguilles argentées en bonne santé ? De quel sexe ? Est-il pertinent d'améliorer la connectivité des bassins poldérisés pour faciliter le retour des anguilles à la mer ? A quel point est-il nécessaire d'améliorer la qualité de l'eau du point de vue de la physico-chimie (salinité) ou de la contamination chimique ? Quels sont les habitats sur lesquels il serait essentiel de concentrer les efforts en priorité ?

6.3.1. Vers une classification des types d'habitat

De nombreuses informations très diversifiées, relatives à la croissance de l'anguille en fonction du type d'habitat, ont été récoltées durant cette thèse. Pour aider à classer les habitats de croissance de l'anguille, du plus au moins favorable, il serait pertinent de calculer un score représentant l'état général de chaque individu examiné, en tenant compte de ses traits d'histoire de vie et de son état sanitaire. C'est ce que la méthode TOPSIS (Technique d'Ordre de Préférence par Similitude avec la Solution Idéale), utilisée dans le **chapitre 5**, permettrait de fournir (Hwang and Yoon, 1981). Selon cette méthode, chaque individu reçoit un score représentant son état global, calculé selon sa distance par rapport à la « solution optimale » et à la « solution la plus défavorable ». La « solution optimale » correspond au score obtenu pour un individu qui aurait le plus fort taux de croissance, l'âge à l'argenture le plus jeune, les plus faibles taux de contamination et d'infection parasitaire, et l'indice de condition corporelle le plus élevé. Tandis que la « solution la plus défavorable » correspond aux valeurs extrêmes à l'opposé. Les scores individuels seraient ensuite regroupés selon l'habitat de croissance préférentiel, en se basant sur les tactiques d'utilisation de l'habitat (**chapitre 4**), et non pas uniquement sur le site de capture. Les habitats seraient donc ensuite classés en fonction de la moyenne ou de la somme des scores individuels obtenus.

Avant de procéder à cette analyse, il semblerait pertinent d'examiner l'indice de condition corporelle des individus en fonction de leur état sanitaire, et notamment de leur degré d'infestation par *A. crassus*. En général, un indice de condition corporelle élevé est supposé refléter une bonne condition physique. Toutefois, certaines études ont signalé une diminution de la condition corporelle chez les anguilles infestées par *A. crassus* dans la région méditerranéenne (Abdelmonem et al., 2010; Costa-Dias et al., 2010), tandis que d'autres ont, au contraire, montré une corrélation positive (François Lefebvre et al., 2013). Cette relation positive pourrait s'expliquer par la transmission trophique : les individus qui se nourrissent davantage, prennent plus de poids et augmentent donc leur risque d'infestation. Par conséquent, il pourrait être judicieux de nuancer l'importance attribuée aux individus ayant un indice de condition corporelle élevé dans le calcul du score individuel TOPSIS,

Cette thèse a montré des différences de croissance chez l'anguille européenne selon le type d'habitat. L'étude de différents habitats au sein du même complexe lagunaire permet de réduire les variations liées à des facteurs environnementaux tels que la saisonnalité, la météo ou la température, bien que des différences locales peuvent exister. Cependant, de nombreux paramètres, comme la salinité, le niveau d'eau, le temps de rétention et la

productivité, varient considérablement entre ces milieux. La plupart de ces informations sont déjà disponibles. En effet, l'hydrosystème du Vaccarès est relativement bien documenté par rapport à d'autres lagunes méditerranéennes (Soria et al., 2022). Des chercheurs de divers domaines tels que l'hydromorphologie, la géomorphologie, l'épidémiologie et l'écotoxicologie, travaillent à mieux comprendre ce complexe lagunaire. Par exemple, débutée en 2022, la thèse de R. Rodier vise à développer un modèle intégré permettant de simuler les dynamiques agricoles et de gestion de l'eau ainsi que leurs impacts sur la biodiversité dans l'hydrosystème lagunaire du Vaccarès. L'intégration de données géomorphologiques, hydrologiques, physico-chimiques et biologiques pourrait donc ouvrir de nouvelles perspectives sur les facteurs influençant la croissance de l'anguille.

6.3.2. De l'observation à la modélisation

Les modèles démographiques constituent de précieux outils pour mieux comprendre l'impact des différentes politiques de gestion sur la conservation des anguilles. Des progrès significatifs ont été réalisés au cours des 50 dernières années dans la modélisation de la démographie continentale des anguilles. Cependant, peu de ces modèles sont adaptés pour une gestion pratique des stocks d'anguilles. Beaucoup se concentrent uniquement sur certains traits d'histoire de vie (Bevacqua et al., 2011; Drouineau et al., 2016), limitant leur usage hors du cadre académique, tandis que d'autres ne sont pas calibrés avec des données de terrain issues de séries temporelles à long terme (Aschonitis et al., 2017; De Leo and Gatto, 1995; Schiavina et al., 2015), ne permettant pas d'avoir une tendance liée aux données empiriques de la dynamique de population. Cela met en évidence la nécessité de disposer de données empiriques, notamment à travers des suivis à long terme, pour effectuer des modélisations fiables. Ces données peuvent non seulement servir à calibrer les modèles, mais également à les valider, en comparant les résultats des modèles et les observations réelles. Ce type d'exercice permet d'améliorer la compréhension du fonctionnement du système modélisé.

Le modèle structuré par âge et par taille de l'anguille européenne, développé par Bevacqua et al. (2019), intègre des aspects clés du cycle de vie de l'espèce. Basé sur le modèle de De Leo and Gatto (1995), il inclut des informations sur le recrutement, les stratégies de colonisation, la détermination du sexe selon la densité, et les taux de mortalité qui varient selon la taille et la température. Ce modèle hiérarchique utilise plus de 15 ans de données collectées en Camargue et intègre des sous-modèles qui permettent d'estimer différents paramètres, comme les taux de survie, souvent difficiles à mesurer directement. Dans cette thèse (**chapitre 3**), ces taux ont été estimés de manière empirique grâce à un suivi de CMR à long terme. La comparaison des résultats obtenus par modélisation avec les données empiriques permettra d'affiner et d'ajuster le modèle pour une meilleure précision.

Bevacqua et al. (2019) avaient également envisagé de diviser leur modèle en compartiments, chacun représentant une sous-population avec des paramètres spécifiques, comme les taux de croissance, la mortalité naturelle et par pêche, et la densité des anguilles. Les résultats de cette thèse permettraient de paramétrer ces compartiments avec des données actualisées sur les taux de croissance (**chapitre 3**), qui

différent de ceux utilisés dans le modèle provenant de l'étude de Melià et al. (2006). Les informations issues des tactiques d'utilisation de l'habitat (**chapitre 4**) permettraient également d'alimenter le modèle sur les déplacements des anguilles entre compartiments. Enfin, la notion d'état sanitaire pourrait être ajoutée, apportant ainsi des données supplémentaires sur la qualité des futurs géniteurs selon l'habitat (**chapitre 5**). Une comparaison entre un modèle à l'échelle de la Camargue et un modèle compartimenté permettrait de mieux comprendre l'impact des simplifications des modèles à grande échelle sur la gestion des stocks d'anguilles.

Des études ont proposé des solutions efficaces pour améliorer l'échappement des anguilles argentées (Bevacqua et al., 2019, 2007; Schiavina et al., 2015). Par exemple, d'après l'étude de Schiavina et al. (2015), changer la taille des mailles des filets de 6 mm à 14 mm permettrait d'augmenter de 6 % les rendements de pêche tout en améliorant de 47 % l'échappement des géniteurs, conformément aux objectifs du règlement européen (CE n° 1100/2007). Cependant, la migration des anguilles peut être fortement réduite, voire bloquée, par des obstacles anthropiques (Trancart et al., 2017). En Camargue, il faudrait en moyenne qu'au moins trois vannes soient ouvertes chaque mois pour permettre la migration des anguilles argentées (Bevacqua et al., 2019; Schiavina et al., 2015). Or, la gestion des vannes se concentre principalement sur la prévention des inondations, la protection des cultures environnantes, et plus récemment, sur la prévention de l'hypersalinisation de l'hydrosystème. Si les vannes restent fermées trop longtemps, les anguilles sont contraintes de retarder leur migration (Bevacqua et al., 2019), augmentant leur vulnérabilité à la pêche. En effet, en cherchant d'autres voies de sortie, les anguilles argentées augmentent leur chance de se faire capturer par les filets de pêche (**chapitres 3 et 4**). Cela illustre le compromis entre la gestion locale de l'eau et la conservation des espèces, qui nécessite de concilier des enjeux à la fois locaux et globaux. Au niveau local, des mesures supplémentaires, telles que l'installation de passes à anguilles pour la dévalaison, sont nécessaires pour permettre aux anguilles du complexe lagunaire du Vaccarès de rejoindre leur site de reproduction. Il est d'ailleurs prévu d'installer une passe à poisson inédite au niveau du *pertuis de la Fourcade*, principale connexion à la mer, d'ici quelques années.

Pour conclure, le complexe lagunaire du Vaccarès constitue un terrain d'étude privilégié pour analyser la croissance de l'anguille. L'anguille réagit de manière sensible aux menaces qui pèsent sur ces milieux, telles que l'eutrophisation, la fragmentation de l'habitat et la pollution, et représente ainsi une espèce sentinelle pour surveiller l'état de santé de ces écosystèmes. Son étude permet de mieux comprendre l'impact des pressions environnementales et de révéler les enjeux écologiques auxquels ces écosystèmes sont confrontés. Ce travail a démontré que le complexe lagunaire de Camargue constitue un environnement propice à la croissance des anguilles ainsi qu'à l'expression d'une grande diversité de traits d'histoire de vie. Il met en avant le besoin urgent d'améliorer la qualité des individus pour s'assurer d'une condition optimale et promouvoir leur chance de parvenir à leur zone de reproduction et de réussir à se reproduire avec succès, au moins sur un principe de précaution. De plus, les conditions environnementales observées ces dernières années (faibles précipitations, faibles niveaux d'eau, hypersalinité) interrogent sur la capacité des anguilles à rejoindre la mer. Bevacqua et al. (2019) avaient déjà

souligné que les anguilles rencontraient des difficultés pour s'échapper par le *pertuis de la Fourcade*, principale connexion à la mer. L'utilisation de nouvelles méthodes, telles que le suivi télémétrique (RFID ou acoustique), permettrait de mieux tracer les déplacements des anguilles au sein du complexe lagunaire et de mettre en lumière les enjeux de connectivité (Trancart et al., 2018, 2017). Depuis 2021, le projet « [COLAGANG](#) » a justement pour objectif d'étudier les déplacements de l'anguille européenne à l'intérieur de ce système lagunaire. Une meilleure compréhension de la dynamique de dévalaison des anguilles argentées à l'échelle du delta du Rhône permettrait de fournir des informations essentielles pour optimiser les mesures de gestion (par ex. manipulation d'ouvrages, apports d'eau douce) en faveur de leur retour en mer.

Bibliographie

A

- Aalto, E., Capoccioni, F., Terradez Mas, J., Schiavina, M., Leone, C., De Leo, G., Ciccotti, E., 2016. Quantifying 60 years of declining European eel (*Anguilla anguilla* L., 1758) fishery yields in Mediterranean coastal lagoons. *ICES J. Mar. Sci.* 73, 101–110. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv084>
- Abdalhamid, A.H.A., Ramadan, A.S.A., Mor, M.E.E., Elawad, A.N., 2018. Study of some ecological and biological parameters on European eel *Anguilla anguilla* in Umm Hufayan brackish lagoon, Eastern Libya Mediterranean Sea.
- Abdelmonem, A.A., Metwally, M.M., Hussein, H.S., Elsheikha, H.M., 2010. Gross and microscopic pathological changes associated with parasitic infection in European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus 1758). *Parasitol. Res.* 106, 463–469. <https://doi.org/10.1007/s00436-009-1688-2>
- Acou, A., 2006. Bases biologiques d'un modèle pour estimer la biomasse féconde de l'anguille européenne en fonction des recrues fluviales et du contexte de croissance : approche comparative à l'échelle de petits bassins versants (These de doctorat). Rennes 1.
- Acou, A., Boury, P., Laffaille, P., Crivelli, A.J., Feunteun, E., 2005. Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Arch. Hydrobiol.* 164, 237–255. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2005/0164-0237>
- Acou, A., Gaele, G., Laffaille, P., E., E., 2009a. Differential Production and Condition Indices of Premigrant Eels in Two Small Atlantic Coastal Catchments of France.
- Acou, A., Laffaille, P., Legault, A., Feunteun, E., 2008. Migration pattern of silver eel (*Anguilla anguilla*, L.) in an obstructed river system. *Ecol. Freshw. Fish* 17, 432–442. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00295.x>
- Acou, A., Lefebvre, F., Contournet, P., Poizat, G., Panfili, J., Crivelli, A.J., 2003. Silvering of female eels (*Anguilla anguilla*) in two sub-populations of the Rhone Delta. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 55–68. <https://doi.org/10.1051/kmae:2003036>
- Acou, A., Legault, A., Laffaille, P., Feunteun, E., 2009b. Environmental determinism of year-to-year recruitment variability of European eel *Anguilla anguilla* in a small coastal catchment, the Frémur River, north-west France. *J. Fish Biol.* 74, 1985–2001. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02288.x>
- Acou, A., Poizat, G., Crivelli, Alain.J., 2006. Errors in ocular index measurements in European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Ecol. Freshw. Fish* 15, 578–582. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00189.x>
- Acou, A., Rivot, E., Van Gils, J.A., Legault, A., Ysnel, F., Feunteun, E., 2011. Habitat carrying capacity is reached for the European eel in a small coastal catchment: evidence and implications for managing eel stocks: Carrying capacity limitation for an eel population. *Freshw. Biol.* 56, 952–968. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02540.x>
- Acou, A., Rivot, E., Van Gils, J.A., Legault, A., Ysnel, F., Feunteun, E., 2010. Habitat carrying capacity is reached for the European eel in a small coastal catchment: evidence and

- implications for managing eel stocks. *Freshw. Biol.* 56, 952–968. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02540.x>
- Aho, K., Derryberry, D., Peterson, T., 2014. Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology* 95, 631–636.
- Ålagille, 2023. . Wikipedia.
- Albert, V., Jónsson, B., Bernatchez, L., 2006. Natural hybrids in Atlantic eels (*Anguilla anguilla* , *A. rostrata*): evidence for successful reproduction and fluctuating abundance in space and time. *Mol. Ecol.* 15, 1903–1916. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02917.x>
- Aliaume, C., Do Chi, T., Viaroli, P., Zaldívar, J.M., 2007. Coastal lagoons of Southern Europe: recent changes and future scenarios. *Transitional Waters Monogr.* 1, 1–12. <https://doi.org/10.1285/i18252273v1n1p1>
- Allen, B.L., Bobier, C., Dawson, S., Fleming, P.J.S., Hampton, J., Jachowski, D., Kerley, G.I.H., Linnell, J.D.C., Marnewick, K., Minnie, L., Muthersbaugh, M., O’Riain, M.J., Parker, D., Proulx, G., Somers, M.J., Titus, K., 2023. Why humans kill animals and why we cannot avoid it. *Sci. Total Environ.* 896, 165283. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.165283>
- Allouche, A., Dervieux, A., Nicolas, L., 2015. Adaptation aux changements par renaturation dans une zone humide littorale, le delta du Rhône (France du sud). Une réponse à l’épuisement d’une gestion concertée de l’eau ? *Territ. En Mouv. Rev. Géographie Aménage. Territ. Mov. J. Geogr. Plan.* <https://doi.org/10.4000/tem.2768>
- Als, T.D., Hansen, M.M., Maes, G.E., Castonguay, M., Riemann, L., Aarestrup, K., Munk, P., Sparholt, H., Hanel, R., Bernatchez, L., 2011. All roads lead to home: panmixia of European eel in the Sargasso Sea. *Mol. Ecol.* 20, 1333–1346. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05011.x>
- Amilhat, E., Farrugio, H., Lecomte-Finiger, R., Simon, G., Sasal, P., 2008. Silver eel population size and escapement in a Mediterranean lagoon: Bages-Sigean, France. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 05. <https://doi.org/10.1051/kmae/2009005>
- Amilhat, E., Fazio, G., Simon, G., Manetti, M., Paris, S., Delahaut, L., Farrugio, H., Lecomte-Finiger, R., Sasal, P., Faliex, E., 2014. Silver European eels health in Mediterranean habitats. *Ecol. Freshw. Fish* 23, 49–64. <https://doi.org/10.1111/eff.12077>
- Anderson, C.N.K., Hsieh, C., Sandin, S.A., Hewitt, R., Hollowed, A., Beddington, J., May, R.M., Sugihara, G., 2008. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature* 452, 835–839. <https://doi.org/10.1038/nature06851>
- Anderson, T.W., Darling, D.A., 1952. Asymptotic Theory of Certain “Goodness of Fit” Criteria Based on Stochastic Processes. *Ann. Math. Stat.* 23, 193–212.
- Antonio, R.R., Agostinho, A.A., Pelicice, F.M., Bailly, D., Okada, E.K., Dias, J.H.P., 2007. Blockage of migration routes by dam construction: can migratory fish find alternative routes? *Neotropical Ichthyol.* 5, 177–184. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252007000200012>
- Arai, T., Kotake, A., Harrod, C., Morrissey, M., McCarthy, T.K., 2019. Ecological plasticity of the European eel *Anguilla anguilla* in a tidal Atlantic lake system in Ireland. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 99, 1189–1195. <https://doi.org/10.1017/S0025315419000031>
- Arendt, J.D., 1997. Adaptive Intrinsic Growth Rates: An Integration Across Taxa. *Q. Rev. Biol.* 72, 149–177. <https://doi.org/10.1086/419764>
- Arevalo, E., Lassalle, G., Tétard, S., Maire, A., Sauquet, E., Lambert, P., Paumier, A., Villeneuve, B., Drouineau, H., 2020. An innovative bivariate approach to detect joint temporal trends in environmental conditions: Application to large French rivers and diadromous fish. *Sci. Total Environ.* 748, 141260. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141260>

- Aroua, S., Schmitz, M., Baloché, S., Vidal, B., Rousseau, K., Dufour, S., 2006. Endocrine Evidence that Silvering, a Secondary Metamorphosis in the Eel, Is a Pubertal Rather than a Metamorphic Event. *Neuroendocrinology* 82, 221–232. <https://doi.org/10.1159/000092642>
- Aschonitis, V.G., Castaldelli, G., Lanzoni, M., Merighi, M., Gelli, F., Giari, L., Rossi, R., Fano, E.A., 2017. A size-age model based on bootstrapping and Bayesian approaches to assess population dynamics of *Anguilla anguilla* L. in semi-closed lagoons. *Ecol. Freshw. Fish* 26, 217–232. <https://doi.org/10.1111/eff.12269>
- Åström, M., Dekker, W., 2007. When will the eel recover? A full life-cycle model. *ICES J. Mar. Sci.* 64, 1491–1498. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm122>

B

- Baisez, A., 2001. Optimisation des suivis des indices d'abondances et des structures de taille de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.) dans un marais endigué de la côte atlantique: relations espèce - habitat (phdthesis). Doctorat Ecologie aquatique, Université de Toulouse III.
- Baraj, B., Niencheski, L.F., Fillmann, G., Hermanns, L., 2009. Biochemical normalization of trace metals in *Arctocephalus australis*. *Braz. J. Oceanogr.* 57, 1–6.
- 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, in: Lagardère, J.-P., Anras, M.-L.B., Claireaux, G. (Eds.), *Advances in Invertebrates and Fish Telemetry*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 187–198. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5090-3_22
- Barbarossa, V., Schmitt, R.J.P., Huijbregts, M.A.J., Zarfl, C., King, H., Schipper, A.M., 2020. Impacts of current and future large dams on the geographic range connectivity of freshwater fish worldwide. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 3648–3655. <https://doi.org/10.1073/pnas.1912776117>
- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C., Silliman, B.R., 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol. Monogr.* 81, 169–193. <https://doi.org/10.1890/10-1510.1>
- Barbin, G.P., McCleave, J.D., 1997. Fecundity of the American eel *Anguilla rostrata* at 45° N in Maine, U.S.A. *J. Fish Biol.* 51, 840–847. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb02004.x>
- Barcala, E., Romero, D., Bulto, C., Boza, C., Peñalver, J., María-Dolores, E., Muñoz, P., 2022. An endangered species living in an endangered ecosystem: Population structure and growth of European eel *Anguilla anguilla* in a Mediterranean coastal lagoon. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 50, 102163. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102163>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.11.009>
- Bartlett, M.S., 1937. The Statistical Conception of Mental Factors. *Br. J. Psychol. Gen. Sect.* 28, 97–104. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1937.tb00863.x>
- Basset, A., Arima, S., Bastianini, M., Bernardi Aubry, F., Cardone, F., Cavarro, F., Cecere, E., Corriero, G., D'Onghia, G., Finoito, S., Fiore, N., Franzoi, P., Gaudio, L., Giangrande, A., Jona Lasinio, G., Keppel, E., Longo, C., Ludovisi, A., Malavasi, S., Mastrototaro, F., Mistri, M., Munari, C., Nonnis Marzano, C., Pollice, A., Petrocelli, A., Pierri, C., Pinna, M., Pugnetti, A., Rosati, I., Roselli, L., Sfriso, A., Sigovini, M., Sorino, R., Stanca, E.,

- Tagliapietra, D., Zucchetta, M., 2013. Lagoon and Habitat (EUNIS) fragility to alien species in Mediterranean lagoons. EuroMedLag-Lagunet.
- Basset, A., Sabetta, L., Fonnesu, A., Mouillot, D., Chi, T.D., Viaroli, P., Giordani, G., Reizopoulou, S., Abbiati, M., Carrada, G.C., 2006. Typology in Mediterranean transitional waters: new challenges and perspectives.
- Baudron, A.R., Needle, C.L., Marshall, C.T., 2011. Implications of a warming North Sea for the growth of haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *J. Fish Biol.* 78, 1874–1889. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02940.x>
- Baudron, A.R., Needle, C.L., Rijnsdorp, A.D., Tara Marshall, C., 2014. Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes. *Glob. Change Biol.* 20, 1023–1031. <https://doi.org/10.1111/gcb.12514>
- Beaulaton, L., Pénil, C., 2009. Protocoles spécifiques anguille pour l'onema (Research Report). Onema.
- Beckvar, N., Lotufo, G.R., 2011. DDT and other organohalogen pesticides in aquatic organisms. *Environmental Contaminants in Biota: Interpreting Tissue Concentrations 2*.
- Belletti, B., Garcia de Leaniz, C., Jones, J., Bizzi, S., Börger, L., Segura, G., Castelletti, A., van de Bund, W., Aarestrup, K., Barry, J., Belka, K., Berkhuisen, A., Birnie-Gauvin, K., Bussettini, M., Carolli, M., Consuegra, S., Dopico, E., Feierfeil, T., Fernández, S., Fernandez Garrido, P., Garcia-Vazquez, E., Garrido, S., Giannico, G., Gough, P., Jepsen, N., Jones, P.E., Kemp, P., Kerr, J., King, J., Łapińska, M., Lázaro, G., Lucas, M.C., Marcello, L., Martin, P., McGinnity, P., O'Hanley, J., Olivo del Amo, R., Parasiewicz, P., Pusch, M., Rincon, G., Rodriguez, C., Royte, J., Schneider, C.T., Tummers, J.S., Vallesi, S., Vowles, A., Verspoor, E., Wannigen, H., Wantzen, K.M., Wildman, L., Zalewski, M., 2020. More than one million barriers fragment Europe's rivers. *Nature* 588, 436–441. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-3005-2>
- Belpaire, C., Geeraerts, C., Roosens, L., Neels, H., Covaci, A., 2011. What can we learn from monitoring PCBs in the European eel? A Belgian experience. *Environ. Int.* 37, 354–364. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2010.10.006>
- Belpaire, C., Goemans, G., 2007. The European eel *Anguilla anguilla*, a rapporteur of the chemical status for the Water Framework Directive? *Vie Milieu*.
- Belpaire, C., Goemans, G., Geeraerts, C., Quataert, P., Parmentier, K., 2008. Pollution fingerprints in eels as models for the chemical status of rivers. *ICES J. Mar. Sci.* 65, 1483–1491. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn112>
- Belpaire, C., Hodson, P., Pierron, F., Freese, M., 2019. Impact of chemical pollution on Atlantic eels: Facts, research needs, and implications for management. *Curr. Opin. Environ. Sci. Health, Environmental Pollution: Wildlife* 11, 26–36. <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2019.06.008>
- Belpaire, C.G.J., Goemans, G., Geeraerts, C., Quataert, P., Parmentier, K., Hagel, P., De Boer, J., 2009. Decreasing eel stocks: survival of the fattest? *Ecol. Freshw. Fish* 18, 197–214. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00337.x>
- Béranger, F., 2024. Trafic de civelles : quel impact sur la survie de l'anguille européenne ? [WWW Document]. *Fr. 3 Pays Loire*. URL <https://france3-regions.francetvinfo.fr/pays-de-la-loire/loire-atlantique/nantes/trafic-de-civelles-quel-impact-sur-la-survie-de-l-anguille-europeenne-2950808.html> (accessed 8.20.24).
- Bernotas, P., Öğlü, B., Nöges, P., 2020. How do environmental factors affect the yield of European eel (*Anguilla anguilla*) in a restocked population? *Fish. Res.* 230, 105649. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105649>
- Berny, P., Sadoul, N., Dol, S., Videman, B., Kayser, Y., Hafner, H., 2002. Impact of local agricultural and industrial practices on organic contamination of little egret

- (*Egretta garzetta*) eggs in the Rhône Delta, Southern France. *Environ. Toxicol. Chem.* 21, 520–526. <https://doi.org/10.1002/etc.5620210308>
- Bertin, L., 1951. *Les anguilles: variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses.*, 2. éd. mise au courant des travaux les plus récents. ed. Payot, Paris.
- Bertolini, F., Rohtla, M., Parzanini, C., Tomkiewicz, J., Durif, C.M.F., 2022. Blood-based gene expression as non-lethal tool for inferring salinity-habitat history of European eel (*Anguilla anguilla*). *Sci. Rep.* 12, 22142. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26302-y>
- Bettinetti, R., Galassi, S., Quadroni, S., Volta, P., Capoccioni, F., Ciccotti, E., De Leo, G.A., 2011. Use of *Anguilla anguilla* for Biomonitoring Persistent Organic Pollutants (POPs) in Brackish and Riverine Waters in Central and Southern Italy. *Water. Air. Soil Pollut.* 217, 321–331. <https://doi.org/10.1007/s11270-010-0590-y>
- Bevacqua, D., Melià, P., Alain, C., De Leo, G., Haro, A., Smith, K., Rulifson, R., Moffitt, C., Klauda, R., Dadswell, M., Cunjak, R., Cooper, J., Beal, K., Avery, T., 2009. Assessing Management Plans for the Recovery of the European Eel: A Need for Multi-Objective Analyses. *Chall. Diadromous Fishes Dyn. Glob. Environ.* 69, 637–647.
- Bevacqua, D., Melià, P., Crivelli, A.J., Gatto, M., De Leo, G.A., 2007. Multi-objective assessment of conservation measures for the European eel (*Anguilla anguilla*): an application to the Camargue lagoons. *ICES J. Mar. Sci.* 64, 1483–1490. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm126>
- Bevacqua, D., Melià, P., De Leo, G.A., Gatto, M., 2011. Intra-specific scaling of natural mortality in fish: the paradigmatic case of the European eel. *Oecologia* 165, 333–339. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1727-9>
- Bevacqua, D., Melià, P., Gatto, M., De Leo, G.A., 2015. A global viability assessment of the European eel. *Glob. Change Biol.* 21, 3323–3335. <https://doi.org/10.1111/gcb.12972>
- Bevacqua, D., Melià, P., Schiavina, M., Crivelli, A.J., De Leo, G.A., Gatto, M., Durif, C., 2019. A demographic model for the conservation and management of the European eel: an application to a Mediterranean coastal lagoon. *ICES J. Mar. Sci.* fsz118, 15. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz118>
- Blanca, A., Ceballos, M., 2016. MCDM: Multi-Criteria Decision Making Methods for Crisp Data. R Softw. Package Version 1.
- Blanchard, J.L., Novaglio, C., 2024. Climate change risks to marine ecosystems and fisheries – Projections to 2100 from the Fisheries and Marine Ecosystem Model Intercomparison Project, FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper. FAO, Rome.
- Blanchet-Letrouvé, I., Zalouk-Vergnoux, A., Vénisseau, A., Couderc, M., Le Bizec, B., Elie, P., Herrenknecht, C., Mouneyrac, C., Poirier, L., 2014. Dioxin-like, non-dioxin like PCB and PCDD/F contamination in European eel (*Anguilla anguilla*) from the Loire estuarine continuum: Spatial and biological variabilities. *Sci. Total Environ.* 472, 562–571. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.11.037>
- Blondel, J., Barruol, G., Vianet, R., 2019. *L'encyclopédie de la Camargue*, Nouvelle éd. ed. Buchet-Chastel, Paris.
- Boët, P., Belliard, J., Berrebi-dit-Thomas, R., Tales, E., 1999. Multiple human impacts by the City of Paris on fish communities in the Seine river basin, France, in: Garnier, J., Mouchel, J.-M. (Eds.), *Man and River Systems: The Functioning of River Systems at the Basin Scale*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 59–68. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2163-9_7

- Boetius, I., Boetius, J., 1980. Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*: estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana Den.* 1.
- Boettiger, C., Lang, D.T., Wainwright, P.C., 2012. rfishbase: exploring, manipulating and visualizing FishBase data from R. *J. Fish Biol.* 81, 2030–2039. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03464.x>
- Bœuf, G., Payan, P., 2001. How should salinity influence fish growth? *Comp. Biochem. Physiol. Part C Toxicol. Pharmacol.* 130, 411–423. [https://doi.org/10.1016/S1532-0456\(01\)00268-X](https://doi.org/10.1016/S1532-0456(01)00268-X)
- Bonhommeau, S., Castonguay, M., Rivot, E., Sabatié, R., Le Pape, O., 2010. The duration of migration of Atlantic *Anguilla* larvae. *Fish Fish.* 11, 289–306. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2010.00362.x>
- Bonhommeau, S., Chassot, E., Planque, B., Rivot, E., Knap, A.H., Pape, O.L., 2008a. Impact of climate on eel populations of the Northern Hemisphere. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 373, 71–80. <https://doi.org/10.3354/meps07696>
- Bonhommeau, S., Chassot, E., Rivot, E., 2008b. Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fish. Oceanogr.* 17, 32–44. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2007.00453.x>
- Bonhommeau, S., Le Pape, O., Gascuel, D., Blanke, B., Tréguier, A.-M., Grima, N., Vermard, Y., Castonguay, M., Rivot, E., 2009. Estimates of the mortality and the duration of the trans-Atlantic migration of European eel *Anguilla anguilla* leptocephali using a particle tracking model. *J. Fish Biol.* 74, 1891–1914. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02298.x>
- Bouchard, C., Drouineau, H., Lambert, P., Boutron, O., Nicolas, D., 2022. Spatio-temporal variations in glass eel recruitment at the entrance pathways of a Mediterranean delta. *ICES J. Mar. Sci.* 79, 1874–1887. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac122>
- Bouchereau, J.L., Joyeux, J.C., Quignard, J.P., 1989. Structure of the population of *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838), Gobiids Fish, Mauguio lagoon (France). *Vie Milieu* 19–28.
- Bouchereau, J.-L., Marques, C., Pereira, P., Guélorget, O., Vergne, Y., 2009. Food of the European eel *Anguilla anguilla* in the Mauguio lagoon (Mediterranean, France). *Acta Adriat.* 50, 159–170.
- Bouchereau, J.-L., Marques, C., Pereira, P., Guelorget, O., Vergne, Y., 2006. Trophic characterization of the Prévost lagoon (Mediterranean Sea) by the feeding habits of the European eel *Anguilla anguilla*. *Cah. Biol. Mar.* 47, 133.
- Boulenger, C., Acou, A., Gimenez, O., Charrier, F., Tremblay, J., Feunteun, E., 2016a. Factors determining survival of European eels in two unexploited sub-populations. *Freshw. Biol.* 61, 947–962. <https://doi.org/10.1111/fwb.12759>
- Boulenger, C., Crivelli, A.J., Charrier, F., Roussel, J.-M., Feunteun, E., Acou, A., 2016b. Difference in factors explaining growth rate variability in European eel subpopulations: the possible role of habitat carrying capacity. *Ecol. Freshw. Fish* 25, 281–294. <https://doi.org/10.1111/eff.12209>
- Bourillon, B., 2021. Variations biogéographiques et temporelles des traits de vie des anguilles argentées (*Anguilla anguilla*) en réponse aux changements environnementaux et à la contamination chimique.
- Bourillon, B., Acou, A., Trancart, T., Belpaire, C., Covaci, A., Bustamante, P., Faliex, E., Amilhat, E., Malarvannan, G., Virag, L., Aarestrup, K., Bervoets, L., Boisneau, C., Boulenger, C., Gargan, P., Becerra-Jurado, G., Lobón-Cerviá, J., Maes, G.E., Pedersen, M.I., Poole, R., Sjöberg, N., Wickström, H., Walker, A., Righton, D., Feunteun, É., 2020. Assessment of the quality of European silver eels and tentative approach to trace

- the origin of contaminants - A European overview. *Sci. Total Environ.* 743, 140675. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140675>
- Bourillon, B., Feunteun, E., Acou, A., Trancart, T., Teichert, N., Belpaire, C., Dufour, S., Bustamante, P., Aarestrup, K., Walker, A., Righton, D., 2022. Anthropogenic Contaminants Shape the Fitness of the Endangered European Eel: A Machine Learning Approach. *Fishes* 7, 274. <https://doi.org/10.3390/fishes7050274>
- Boutron, O., Bertrand, O., Fiandrino, A., Höhener, P., Sandoz, A., Chérain, Y., Coulet, E., Chauvelon, P., 2015. An Unstructured Numerical Model to Study Wind-Driven Circulation Patterns in a Managed Coastal Mediterranean Wetland: The Vaccarès Lagoon System. *Water* 7, 5986–6016. <https://doi.org/10.3390/w7115986>
- Boutron, O., Paugam, C., Luna-Laurent, E., Chauvelon, P., Sous, D., Rey, V., Meulé, S., Chérain, Y., Cheiron, A., Migne, E., 2021. Hydro-Saline Dynamics of a Shallow Mediterranean Coastal Lagoon: Complementary Information from Short and Long Term Monitoring. *J. Mar. Sci. Eng.* 9, 701. <https://doi.org/10.3390/jmse9070701>
- Bragigand, V., Amiard-Triquet, C., Parlier, E., Boury, P., Marchand, P., El Hourch, M., 2006. Influence of biological and ecological factors on the bioaccumulation of polybrominated diphenyl ethers in aquatic food webs from French estuaries. *Sci. Total Environ.* 368, 615–626. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.04.001>
- Briand, C., Fatin, D., Fontenelle, G., Feunteun, E., 2005. EFFECT OF RE-OPENING OF A MIGRATORY PATHWAY FOR EEL (*ANGUILLA ANGUILLA*, L.) AT A WATERSHED SCALE. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 67–86. <https://doi.org/10.1051/kmae:2005004>
- Brierley, A.S., 2014. Diel vertical migration. *Curr. Biol.* 24, R1074–R1076. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.08.054>
- Brosset, P., Lloret, J., Muñoz, M., Fauvel, C., Van Beveren, E., Marques, V., Fromentin, J.-M., Ménard, F., Saraux, C., 2016. Body reserves mediate trade-offs between life-history traits: new insights from small pelagic fish reproduction. *R. Soc. Open Sci.* 3, 160202. <https://doi.org/10.1098/rsos.160202>
- Brujjs, M.C.M., Durif, C.M.F., 2009. Silver Eel Migration and Behaviour, in: van den Thillart, G., Dufour, S., Rankin, J.C. (Eds.), *Spawning Migration of the European Eel: Reproduction Index, a Useful Tool for Conservation Management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 65–95. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9095-0_4
- Bruslé, J., 1994. L'anguille européenne *Anguilla anguilla*, un poisson sensible aux stress environnementaux et vulnérable à diverses atteintes pathogènes. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 237–260. <https://doi.org/10.1051/kmae:1994015>
- Bryan, G.W., Waldichuck, M., Pentreath, R.J., Darracott, A., Cole, H.A., 1997. Bioaccumulation of marine pollutants. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 286, 483–505. <https://doi.org/10.1098/rstb.1979.0042>
- Burkart, L., Olivier, A., Lourdais, O., Vittecoq, M., Blouin-Demers, G., Alliot, F., Le Gac, C., Martin, N., Goutte, A., 2021. Determinants of Legacy Persistent Organic Pollutant Levels in the European Pond Turtle (*Emys orbicularis*) in the Camargue Wetland, France. *Environ. Toxicol. Chem.* 40, 2261–2268. <https://doi.org/10.1002/etc.5077>
- Bürkner, P.-C., 2017. **brms** : An R Package for Bayesian Multilevel Models Using *Stan*. *J. Stat. Softw.* 80. <https://doi.org/10.18637/jss.v080.i01>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (Eds.), 2002. *Advanced Issues and Deeper Insights, in: Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York, NY, pp. 267–351. https://doi.org/10.1007/978-0-387-22456-5_6

C

- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02290.x>
- Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.), 2008. *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*, 1st ed. Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781444302516>
- Campana, S.E., 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 188, 263–297. <https://doi.org/10.3354/meps188263>
- Capoccioni, F., Costa, C., Canali, E., Aguzzi, J., Antonucci, F., Ragonese, S., Bianchini, M.L., 2014a. The potential reproductive contribution of Mediterranean migrating eels to the *Anguilla anguilla* stock. *Sci. Rep.* 4, 7188. <https://doi.org/10.1038/srep07188>
- Capoccioni, F., Leone, C., Belpaire, C., Malarvannan, G., Poma, G., De Matteis, G., Tancioni, L., Contò, M., Failla, S., Covaci, A., Ciccotti, E., 2020. Quality assessment of escaping silver eel (*Anguilla anguilla* L.) to support management and conservation strategies in Mediterranean coastal lagoons. *Environ. Monit. Assess.* 192, 570. <https://doi.org/10.1007/s10661-020-08533-6>
- Capoccioni, F., Lin, D.-Y., Iizuka, Y., Tzeng, W.-N., Ciccotti, E., 2014b. Phenotypic plasticity in habitat use and growth of the European eel (*Anguilla anguilla*) in transitional waters in the Mediterranean area. *Ecol. Freshw. Fish* 23, 65–76. <https://doi.org/10.1111/eff.12049>
- Caron, A., Pannetier, P., Rosabal, M., Budzinski, H., Lauzent, M., Labadie, P., Nasri, B., Pierron, F., Baudrimont, M., Couture, P., 2016. Organic and inorganic contamination impacts on metabolic capacities in American and European yellow eels. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73, 1557–1566. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0473>
- Castaldelli, G., Aschonitis, V., Lanzoni, M., Gelli, F., Rossi, R., Fano, E.A., 2014. An update of the length–weight and length–age relationships of the European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus 1758) in the Comacchio Lagoon, northeast Adriatic Sea, Italy. *J. Appl. Ichthyol.* 30, 558–559. <https://doi.org/10.1111/jai.12392>
- Cataudella, S., Crosetti, D., Massa, F., 2015. Mediterranean coastal lagoons: sustainable management and interactions among aquaculture, capture fisheries and the environment. *Studies and Reviews General Fisheries Commission for the Mediterranean. GFCM Stud. Rev.*, Rome, FAO 95.
- Catianis, I., Secrieru, D., Pojar, I., Grosu, D., Scriciu, A., Pavel, A.B., Vasiliu, D., 2018. Water Quality, Sediment Characteristics and Benthic Status of the Razim-Sinoie Lagoon System, Romania. *Open Geosci.* 10, 12–33. <https://doi.org/10.1515/geo-2018-0002>
- Chabot, D., Dutil, J.-D., 1999. Reduced growth of Atlantic cod in non-lethal hypoxic conditions. *J. Fish Biol.* 55, 472–491. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00693.x>
- Chang, Y.-L.K., Feunteun, E., Miyazawa, Y., Tsukamoto, K., 2020. New clues on the Atlantic eels spawning behavior and area: the Mid-Atlantic Ridge hypothesis. *Sci. Rep.* 10, 15981. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72916-5>
- Charlton, M.B., Bowes, M.J., Hutchins, M.G., Orr, H.G., Soley, R., Davison, P., 2018. Mapping eutrophication risk from climate change: Future phosphorus concentrations in

- English rivers. *Sci. Total Environ.* 613–614, 1510–1526. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.07.218>
- Charmantier, A., Gienapp, P., 2014. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evol. Appl.* 7, 15–28. <https://doi.org/10.1111/eva.12126>
- Charrier, F., Mazel, V., Caraguel, J.-M., Abdallah, Y., Le Gurun, L.L., Legault, A., Laffaille, P., 2012. Escapement of silver-phase European eels, *Anguilla anguilla*, determined from fishing activities in a Mediterranean lagoon (Or, France). *ICES J. Mar. Sci.* 69, 30–33. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr169>
- Chauvelon, P., 1998. A wetland managed for agriculture as an interface between the Rhône river and the Vaccarès lagoon (Camargue, France): transfers of water and nutrients. *Hydrobiologia* 373, 181–191. <https://doi.org/10.1023/A:1017012531905>
- Cheiron, A., 2019. Rapport d'activité 2018 de la Réserve naturelle nationale de Camargue. Société nationale de protection de la nature – Réserve Naturelle Nationale de Camargue.
- Cheiron, A., Befeld, S., Bricault, B., Cherain, Y., Demi, C., Dubuis, C., Lescuyer, F., Moyne, L., Paliard, V., Portas, M., Vandewalle, P., 2018. Rapport d'activité 2017 de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue. Société nationale de protection de la nature - Réserve Naturelle Nationale de Camargue.
- Cheiron, A., Befeld, S., Bricault, B., Cherain, Y., Dubuis, C., Lescuyer, F., Moyne, L., Paliard, V., Portas, M., Vandewalle, P., 2016a. Rapport d'activité 2016 de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue. Société nationale de protection de la nature - Réserve Naturelle Nationale de Camargue.
- Cheiron, A., Befeld, S., Cherain, Y., Dubuis, C., Gibert, M., Lescuyer, F., Moyne, L., Paliard, V., Vandewalle, P., Bricault, B., 2015. Bilan annuel d'activités 2014. Société nationale de protection de la nature - Réserve Naturelle Nationale de Camargue.
- Cheiron, A., Bricault, B., 2020. Rapport d'activité 2019 de la Réserve naturelle nationale de Camargue. Société nationale de protection de la nature – Réserve naturelle nationale de Camargue.
- Cheiron, A., Cherain, Y., Befeld, S., Bricault, B., Portas, M., Vandewalle, P., 2016b. Suivi qualitatif des étangs de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue. Années 2014 à 2016. SNPN - Laboratoire Ecologie Fonctionnelle de l'Université de Toulouse.
- Cheiron, A., Coulet, E., Befeld, S., Dubuis, C., Gibert, M., Lescuyer, F., Moyne, L., Paliard, V., Vandewalle, P., 2013. Suivi Scientifique 2011-2012 - Réserve Naturelle Nationale de Camargue.
- Cheung, W.W.L., Sarmiento, J.L., Dunne, J., Frölicher, T.L., Lam, V.W.Y., Deng Palomares, M.L., Watson, R., Pauly, D., 2013. Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nat. Clim. Change* 3, 254–258. <https://doi.org/10.1038/nclimate1691>
- Chevin, L.-M., Lande, R., Mace, G.M., 2010. Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *PLOS Biol.* 8, e1000357. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>
- Christensen, V., Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Buszowski, J., Pauly, D., 2014. A century of fish biomass decline in the ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 512, 155–166. <https://doi.org/10.3354/meps10946>
- Ciccotti, E. (ed), Morello, E.B. (ed), 2023. European eel in the Mediterranean Sea – Outcomes of the GFCM Research programme., (General Fisheries Commission for the Mediterranean). ed, Studies and Reviews. FAO, Rome.
- Clark, R.A., Frid, C.L., 2011. Long-term changes in the North Sea ecosystem. *Environ. Rev.* <https://doi.org/10.1139/a01-005>

- Clevestam, P.D., Ogonowski, M., Sjöberg, N.B., Wickström, H., 2011. Too short to spawn? Implications of small body size and swimming distance on successful migration and maturation of the European eel *Anguilla anguilla*. *J. Fish Biol.* 78, 1073–1089. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02920.x>
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 210, 223–253. <https://doi.org/10.3354/meps210223>
- Cobo, F., Sánchez-Hernández, J., Vieira, R., Servia, M.J., 2014. Seasonal downstream movements of the European eel in a Southwestern Europe river (River Ulla, NW Spain). *Nova Acta Científica Compostel.* 21.
- Collins, J.P., 1981. Distribution, Habitats and Life History Variation in the Tiger Salamander, *Ambystoma tigrinum*, in East-Central and Southeast Arizona. *Copeia* 1981, 666. <https://doi.org/10.2307/1444572>
- Colombo, G., Rossi, R., 1978. Environmental influences on growth and sex ratio in different eels populations (*Anguilla anguilla* L.) of Adriatic coasts, in: *Physiology and Behaviour of Marine Organisms*. Elsevier, pp. 313–320. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-021548-8.50043-7>
- Comoretto, L., Arfib, B., Chiron, S., 2007. Pesticides in the Rhône river delta (France): basic data for a field-based exposure assessment. *Sci. Total Environ.* 380, 124–132. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.11.046>
- Comoretto, L., Arfib, B., Talva, R., Chauvelon, P., Pichaud, M., Chiron, S., Höhener, P., 2008. Runoff of pesticides from rice fields in the Ile de Camargue (Rhône river delta, France): field study and modeling. *Environ. Pollut. Barking Essex* 1987 151, 486–493. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.04.021>
- Conlisk, E., Syphard, A.D., Franklin, J., Flint, L., Flint, A., Regan, H., 2012. Uncertainty in assessing the impacts of global change with coupled dynamic species distribution and population models. *Glob. Change Biol.* 19, 858–869. <https://doi.org/10.1111/gcb.12090>
- Copp, G.H., Daverat, F., Bašić, T., 2021. The potential contribution of small coastal streams to the conservation of declining and threatened diadromous fishes, especially the European eel. *River Res. Appl.* 37, 111–115. <https://doi.org/10.1002/rra.3746>
- Correia, M.J., Domingos, I., De Leo, G.A., Costa, J.L., 2021. A comparative analysis of European eel's somatic growth in the coastal lagoon Santo André (Portugal) with growth in other estuaries and freshwater habitats. *Environ. Biol. Fishes* 104, 837–850. <https://doi.org/10.1007/s10641-021-01123-6>
- Costa, J.L., Domingos, I., Assis, C.A., Almeida, P.R., Moreira, F., Feunteun, E., Costa, M.J., 2008. Comparative ecology of the European eel, *Anguilla anguilla* (L., 1758), in a large Iberian river. *Environ. Biol. Fishes* 81, 421–434. <https://doi.org/10.1007/s10641-007-9229-2>
- Costa-Dias, S., Dias, E., Lobón-Cerviá, J., Antunes, C., Coimbra, J., 2010. Infection by *Anguillicoloides crassus* in a riverine stock of European eel, *Anguilla anguilla*. *Fish. Manag. Ecol.* 17, 485–492. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2010.00746.x>
- Costanza, R., Kubiszewski, I., Ervin, D., Bluffstone, R., Boyd, J., Brown, D., Chang, H., Dujon, V., Granek, E., Polasky, S., Shandas, V., Yeakley, A., 2011. Valuing ecological systems and services. *F1000 Biol. Rep.* 3, 14. <https://doi.org/10.3410/B3-14>
- Côté, C.L., Castonguay, M., Kalujnaia, M.S., Cramb, G., Bernatchez, L., 2014. In absence of local adaptation, plasticity and spatially varying selection rule: a view from genomic reaction norms in a panmictic species (*Anguilla rostrata*). *BMC Genomics* 15, 403. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-403>
- Côté, C.L., Pavey, S.A., Stacey, J.A., Pratt, T.C., Castonguay, M., Audet, C., Bernatchez, L., 2015. Growth, Female Size, and Sex Ratio Variability in American Eel of Different Origins in Both Controlled Conditions and the Wild: Implications for Stocking Programs.

- Council of the European Union, 2007. Council Regulation: No 1100/2007 of 18 September 2007 establishing measures for the recovery of the stock of European eel, 1100/2007. Official Journal of the European Union.
- Cresci, A., 2020. A comprehensive hypothesis on the migration of European glass eels (*Anguilla anguilla*). *Biol. Rev.* 95, 1273–1286. <https://doi.org/10.1111/brv.12609>
- Crook, V., Nakamura, M., 2013. Assessing supply chain and market impacts of a CITES listing on *Anguilla* species.

D

- D'Agostino, R.B., 2017. Goodness-of-Fit-Techniques. Routledge.
- Dannewitz, J., Maes, G.E., Johansson, L., Wickström, H., Volckaert, F.A.M., Järvi, T., 2005. Panmixia in the European eel: a matter of time.... *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 1129–1137. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3064>
- Danto, A., 2018. La pêche à l'anguille (*Anguilla anguilla*). Regards croisés sur les mutations de pratiques de pêche d'une espèce vulnérable en Atlantique français et Baltique allemande. *Norais Environ. Aménagement. Société, Eaux, marais, lac, étang, pêche* 75–92. <https://doi.org/10.4000/norais.6363>
- Darrah, S.E., Shennan-Farpon, Y., Loh, J., Davidson, N.C., Finlayson, C.M., Gardner, R.C., Walpole, M.J., 2019. Improvements to the Wetland Extent Trends (WET) index as a tool for monitoring natural and human-made wetlands. *Ecol. Indic.* 99, 294–298. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.12.032>
- Daverat, F., Beaulaton, L., Poole, R., Lambert, P., Wickström, H., Andersson, J., Aprahamian, M., Hizem, B., Elie, P., Yalçın-Özdilek, S., Gumus, A., 2012. One century of eel growth: changes and implications. *Ecol. Freshw. Fish* 21, 325–336. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00541.x>
- Daverat, F., Limburg, K.E., Thibault, I., Shiao, J.-C., Dodson, J.J., Caron, F., Tzeng, W.-N., Iizuka, Y., Wickström, H., 2006. Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species, *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 308, 231–241. <https://doi.org/10.3354/meps308231>
- Daverat, F., Martin, J., Fablet, R., Pécheyran, C., 2011. Colonisation tactics of three temperate catadromous species, eel *Anguilla anguilla*, mullet *Liza ramada* and flounder *Platyichthys flesus*, revealed by Bayesian multielemental otolith microchemistry approach: Colonisation tactics of juvenile catadromous species. *Ecol. Freshw. Fish* 20, 42–51. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00454.x>
- Daverat, F., Tomás, J., 2006. Tactics and demographic attributes in the European eel *Anguilla anguilla* in the Gironde watershed, SW France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 307, 247–257. <https://doi.org/10.3354/meps307247>
- Daverat, F., Tomas, J., Lahaye, M., Palmer, M., Elie, P., 2005. Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios: validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde - Garonne - Dordogne watershed. *Mar. Freshw. Res.* 56, 619. <https://doi.org/10.1071/MF04175>
- Davey, A.J.H., Jellyman, D.J., 2005. Sex Determination in Freshwater Eels and Management Options for Manipulation of Sex. *Rev. Fish Biol. Fish.* 15, 37–52. <https://doi.org/10.1007/s11160-005-7431-x>

- de Boer, J., Hagel, P., 1994. Spatial differences and temporal trends of chlorobiphenyls in yellow eel (*Anguilla anguilla*) from inland waters of the Netherlands. *Sci. Total Environ.* 141, 155–174. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(94\)90025-6](https://doi.org/10.1016/0048-9697(94)90025-6)
- De Leo, G.A., Gatto, M., 1995. A size and age-structured model of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 1351–1367. <https://doi.org/10.1139/f95-131>
- De Meyer, J., Christiaens, J., Adriaens, D., 2016. Diet-induced phenotypic plasticity in European eel (*Anguilla anguilla*). *J. Exp. Biol.* 219, 354–363. <https://doi.org/10.1242/jeb.131714>
- de Pontual, H., Geffen, A.J., 2002. Chapitre VII. Microchimie de l'otolithe, in: Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H., Wright, P.J. (Eds.), *Manuel de sclérochronologie des poissons*. IRD Éditions, pp. 243–303. <https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.21009>
- de Valpine, P., Turek, D., Paciorek, C.J., Anderson-Bergman, C., Lang, D.T., Bodik, R., 2017. Programming with models: writing statistical algorithms for general model structures with NIMBLE. *J. Comput. Graph. Stat.* 26, 403–413. <https://doi.org/10.1080/10618600.2016.1172487>
- de Wit, R., 2011. Biodiversity of coastal lagoon ecosystems and their vulnerability to global change, in: *Ecosystems Biodiversity*. Rijeka, Croatia, pp. 29–40.
- Degani, G., Levanon, D., 1983. The influence of low density on food adaptation, cannibalism and growth of eels (*Anguilla anguilla* (L.)). *Isr. J. Aquaculture* 35, 53–60.
- Dekker, W., 2019. The history of commercial fisheries for European eel commenced only a century ago. *Fish. Manag. Ecol.* 26, 6–19. <https://doi.org/10.1111/fme.12302>
- Dekker, W., 2004. Slipping through our hands : population dynamics of the European eel.
- Dekker, W., 2003. On the distribution of the European eel (*Anguilla anguilla*) and its fisheries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60, 787–799. <https://doi.org/10.1139/f03-066>
- Delgard, M., Deflandre, B., Bernard, G., Richard, M., Kochoni, E., Charbonnier, C., Cesbron, F., Metzger, E., Grémare, A., Anschutz, P., 2016. Benthic oxygen exchange over a heterogeneous *Zostera noltei* meadow in a temperate coastal ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 543, 55–71. <https://doi.org/10.3354/meps11570>
- Démantèlement d'un réseau international de trafic de civelles [WWW Document], 2023. . Drupal. URL <https://www.ofb.gouv.fr/actualites/demantelement-dun-reseau-international-de-traffic-de-civelles> (accessed 8.20.24).
- Dendievel, A.-M., Mourier, B., Dabrin, A., Delile, H., Coynel, A., Gosset, A., Liber, Y., Berger, J.-F., Bedell, J.-P., 2020. Metal pollution trajectories and mixture risk assessed by combining dated cores and subsurface sediments along a major European river (Rhône River, France). *Environ. Int.* 144, 106032. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2020.106032>
- Denechaud, C., Smoliński, S., Geffen, A.J., Godiksen, J.A., Campana, S.E., 2020. A century of fish growth in relation to climate change, population dynamics and exploitation. *Glob. Change Biol.* 26, 5661–5678. <https://doi.org/10.1111/gcb.15298>
- Denis, J., Rabhi, K., Le Loc'h, F., Ben Rais Lasram, F., Boutin, K., Kazour, M., Diop, M., Gruselle, M.-C., Amara, R., 2022. Role of estuarine habitats for the feeding ecology of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *PLOS ONE* 17, e0270348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0270348>
- Dervieux, A., Jolly, G., Allouche, A., 2006. Gestion de l'eau et projet de territoire : vers une gestion intégrée du delta du Rhône. *Vertigo - Rev. Électronique En Sci. Environ.* <https://doi.org/10.4000/vertigo.1908>

- Desprez, M., Crivelli, A.J., Lebel, I., Massez, G., Gimenez, O., 2013. Demographic assessment of a stocking experiment in European eels. *Ecol. Freshw. Fish* 22, 412–420. <https://doi.org/10.1111/eff.12035>
- DeWitt, T.J., Scheiner, S.M., 2004. Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches. Oxford University Press.
- Díaz, E., Korta, M., Pórtoles, J., Monjo, R., Gaitán, E., Ribalaygua, J., Chust, G., 2018. Eels of southern Europe under future climate change. *UHINAK* 6–7.
- Domingos, I., Costa, J.L., Costa, M.J., 2006. Factors determining length distribution and abundance of the European eel, *Anguilla anguilla*, in the River Mondego (Portugal). *Freshw. Biol.* 51, 2265–2281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01656.x>
- DREAL, COGEPOMI, OFB, MRM, 2021. Plan de gestion des poissons migrateurs (PLAGPOMI) 2022-2027 Bassin Rhône-Méditerranée.
- Drouineau, H., Briand, C., Lambert, P., Beaulaton, L., 2016. GEREM (Glass Eel Recruitment Estimation Model): A model to estimate glass eel recruitment at different spatial scales. *Fish. Res.* 174, 68–80. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.09.003>
- Drouineau, H., Durif, C., Castonguay, M., Mateo, M., Rochard, E., Verreault, G., Yokouchi, K., Lambert, P., 2018. Freshwater eels: A symbol of the effects of global change. *Fish Fish.* 19, 903–930. <https://doi.org/10.1111/faf.12300>
- Dunn, O.J., 1964. Multiple Comparisons Using Rank Sums. *Technometrics* 6, 241–252. <https://doi.org/10.1080/00401706.1964.10490181>
- Dupont, F., Petter, A.J., 1988. Anguillicola, une épizootie plurispécifique en Europe: apparition de *Anguillicola crassa* (Nematoda, Anguillicolidae) chez l'anguille européenne *Anguilla anguilla* en Camargue, sud de la France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 61, 38–41.
- Durif, C., Dufour, S., Elie, P., 2005. The silvering process of *Anguilla anguilla*: a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *J. Fish Biol.* 66, 1025–1043. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00662.x>
- Durif, C., Guibert, A., Elie, P., Casselman, J.M., Cairns, D., 2009. Morphological Discrimination of the Silvering Stages of the European Eel. *Eels Edge Sci. Status Conserv. Concerns AFS* 103.
- Durif, C.M.F., Diserud, O.H., Sandlund, O.T., Thorstad, E.B., Poole, R., Bergesen, K., Escobar-Lux, R.H., Shema, S., Vøllestad, L.A., 2020. Age of European silver eels during a period of declining abundance in Norway. *Ecol. Evol.* 10, 4801–4815. <https://doi.org/10.1002/ece3.6234>
- Durif, C.M.F., Elie, P., 2008. Predicting downstream migration of silver eels in a large river catchment based on commercial fishery data. *Fish. Manag. Ecol.* 15, 127–137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2008.00593.x>
- Durif, C.M.F., Gjøsaeter, J., Vøllestad, L.A., 2010. Influence of oceanic factors on *Anguilla anguilla* (L.) over the twentieth century in coastal habitats of the Skagerrak, southern Norway. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 464–473. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1547>
- Dutil, J.-D., Jabouin, C., Larocque, R., Desrosiers, G., Blier, P.U., 2008. Atlantic cod (*Gadus morhua*) from cold and warm environments differ in their maximum growth capacity at low temperatures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65, 2579–2591. <https://doi.org/10.1139/F08-159>

E

- Edeline, E., 2007. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 341, 229–232. <https://doi.org/10.3354/meps341229>
- Edeline, E., Dufour, S., Elie, P., 2009. Proximate and Ultimate Control of Eel Continental Dispersal, in: van den Thillart, G., Dufour, S., Rankin, J.C. (Eds.), *Spawning Migration of the European Eel: Reproduction Index, a Useful Tool for Conservation Management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 433–461. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9095-0_18
- Egevang, C., Stenhouse, I.J., Phillips, R.A., Petersen, A., Fox, J.W., Silk, J.R.D., 2010. Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 2078–2081. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909493107>
- Elsdon, T. S., Gillanders, B.M., 2005. Consistency of patterns between laboratory experiments and field collected fish in otolith chemistry: an example and applications for salinity reconstructions. *Mar. Freshw. Res.* 56, 609–617. <https://doi.org/10.1071/MF04146>
- Elsdon, Travis S., Gillanders, B.M., 2005. Strontium incorporation into calcified structures: separating the effects of ambient water concentration and exposure time. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 285, 233–243. <https://doi.org/10.3354/meps285233>
- Elshinnawy, I.A., Almaliki, A.H., 2021. Al Bardawil Lagoon Hydrological Characteristics. *Sustainability* 13, 7392. <https://doi.org/10.3390/su13137392>
- Emmanuele, P., Casalini, A., Pisati, D., Andreini, R., Guercilena, N., Parmeggiani, A., Zaccaroni, A., Mordenti, O., 2019. Artificial reproduction of *Anguilla anguilla*: evaluation of biometrics characteristics of a population from Valle Campo Lagoon, Comacchio (Italy). *Aquac. Int.* 28, 777–790. <https://doi.org/10.1007/s10499-019-00494-z>
- Engle, C., Kumar, G., 2022. *Ictalurus punctatus* (channel catfish). <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.79127>
- Esteve, C., Alcaide, E., Ureña, R., 2012. The effect of metals on condition and pathologies of European eel (*Anguilla anguilla*): In situ and laboratory experiments. *Aquat. Toxicol.* 109, 176–184. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.10.002>

F

- Fablet, R., Daverat, F., Pontual, H.D., 2007. Unsupervised Bayesian reconstruction of individual life histories from otolith signatures: case study of Sr:Ca transects of European eel (*Anguilla anguilla*) otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64, 152–165. <https://doi.org/10.1139/f06-173>
- Faliex, E., Antunes, C., Bardonnet, A., Costarrosa, A., Diaz, E., De Miguel, R., Domingos, I., Fernandez-Delgado, C., Herrera, M., Korta, M., Lagarde, R., Mercader, M., Monteiro, R., Moura, A., Portela, T., Prellwitz, F., Regli, N., Rives, J., Simon, G., Zamora Hernández, L., Amilhat, E., 2022. *Anguillicola crassus* Infection in Different Ecosystems of the Southwestern European Area. *Biol. Life Sci. Forum* 13, 141. <https://doi.org/10.3390/blsf2022013141>
- Fazio, G., Sasal, P., Lecomte-Finiger, R., Silva, C.D., Fumet, B., Moné, H., 2008. Macroparasite communities in European eels, *Anguilla anguilla*, from French Mediterranean lagoons, with special reference to the invasive species *Anguillicola crassus* and

- Pseudodactylogyrus* spp. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 06. <https://doi.org/10.1051/kmae/2009006>
- Fenkes, M., Shiels, H.A., Fitzpatrick, J.L., Nudds, R.L., 2016. The potential impacts of migratory difficulty, including warmer waters and altered flow conditions, on the reproductive success of salmonid fishes. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 193, 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.11.012>
- Ferrante, M.C., Clausi, M.T., Meli, R., Fusco, G., Naccari, C., Lucisano, A., 2010. Polychlorinated biphenyls and organochlorine pesticides in European eel (*Anguilla anguilla*) from the Garigliano River (Campania region, Italy). *Chemosphere* 78, 709–716. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.11.026>
- Festival gastronomique de l'Angula. Soto del Barco [WWW Document], n.d. . Tur. Astur. URL <https://www.turismoasturias.es/fr/agenda-de-asturias/-/calendarsuite/event/festival-gastronomico-de-la-angula-soto-del-barco/4093603/JXvXAPSD7JC0> (accessed 8.27.24).
- Feunteun, E., 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): An impossible bargain. *Ecol. Eng.* 18, 575–591. [https://doi.org/10.1016/S0925-8574\(02\)00021-6](https://doi.org/10.1016/S0925-8574(02)00021-6)
- Feunteun, E., Acou, A., Laffaille, P., Legault, A., 2000. European eel (*Anguilla anguilla*): prediction of spawner escapement from continental population parameters 57.
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J.-M., Acou, A., 2003. A Review of Upstream Migration and Movements in Inland Waters by Anguillid Eels: Toward a General Theory, in: Aida, K., Tsukamoto, K., Yamauchi, K. (Eds.), *Eel Biology*. Springer Japan, Tokyo, pp. 191–213. https://doi.org/10.1007/978-4-431-65907-5_14
- Fonseca, V.F., Cabral, H.N., 2007. Are fish early growth and condition patterns related to life-history strategies? *Rev. Fish Biol. Fish.* 17, 545–564. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9054-x>
- Forsman, A., Tibblin, P., Berggren, H., Nordahl, O., Koch-Schmidt, P., Larsson, P., 2015. Pike *Esox lucius* as an emerging model organism for studies in ecology and evolutionary biology: a review. *J. Fish Biol.* 87, 472–479. <https://doi.org/10.1111/jfb.12712>
- Fraixedas, S., Galewski, T., Ribeiro-Lopes, S., Loh, J., Blondel, J., Fontès, H., Grillas, P., Lambret, P., Nicolas, D., Olivier, A., Geijzendorffer, I.R., 2019. Estimating biodiversity changes in the Camargue wetlands: An expert knowledge approach. *PLOS ONE* 14, e0224235. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224235>
- Franco, N.H., 2016. Killing of animals in science – is it always inevitable? Brill. https://doi.org/10.3920/978-90-8686-834-6_76
- Frankham, R., 2005. Genetics and extinction. *Biol. Conserv.* 126, 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.002>
- Frans Snyders – Fish Stall (1618-1621) – Size Of Art, n.d. URL <https://sizeofart.com/dose-of-art-32-frans-snyders-fish-stall-1618-1621/> (accessed 9.26.24).
- Freese, M., Rizzo, L.Y., Pohlmann, J.-D., Marohn, L., Witten, P.E., Gremse, F., Rütten, S., Güvener, N., Michael, S., Wysujack, K., Lammers, T., Kiessling, F., Hollert, H., Hanel, R., Brinkmann, M., 2019. Bone resorption and body reorganization during maturation induce maternal transfer of toxic metals in anguillid eels. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 11339–11344. <https://doi.org/10.1073/pnas.1817738116>
- Friedland, K.D., Miller, M.J., Knights, B., 2007. Oceanic changes in the Sargasso Sea and declines in recruitment of the European eel. *ICES J. Mar. Sci.* 64, 519–530. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm022>
- Froese, R., Torres, A., 1999. Fishes Under Threat: An Analysis of the Fishes. *Policies Conserv. Sustain. Use Aquat. Genet. Resour.* 59, 131.

G

- Galewski, T., Devictor, V., 2016. When Common Birds Became Rare: Historical Records Shed Light on Long-Term Responses of Bird Communities to Global Change in the Largest Wetland of France. *PLOS ONE* 11, e0165542. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165542>
- Garant, D., Forde, S.E., Hendry, A.P., 2007. The Multifarious Effects of Dispersal and Gene Flow on Contemporary Adaptation. *Funct. Ecol.* 21, 434–443.
- Geeraerts, C., Belpaire, C., 2010. The effects of contaminants in European eel: a review. *Ecotoxicology* 19, 239–266. <https://doi.org/10.1007/s10646-009-0424-0>
- Geffroy, B., 2012. Déterminisme environnemental du sexe chez l'anguille. Thèse 2012.
- Geffroy, B., Bardonnnet, A., 2012. Differential effects of behaviour, propensity to migrate and recruitment season on glass eels and elvers' growing performance: Young eel behaviour and growth pattern. *Ecol. Freshw. Fish* 21, 469–482. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2012.00566.x>
- Gelman, A., Hwang, J., Vehtari, A., 2014. Understanding predictive information criteria for Bayesian models. *Stat. Comput.* 24, 997–1016. <https://doi.org/10.1007/s11222-013-9416-2>
- Giari, L., Castaldelli, G., Gavioli, A., Lanzoni, M., Fano, E.A., 2021. Long-term ecological analysis of *Anguillicola crassus* occurrence and impact on the European eel population in a Mediterranean lagoon (North Italy). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 249, 107117. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.107117>
- Girden, E.R., 1992. ANOVA. SAGE Publications, Inc. <https://doi.org/10.4135/9781412983419>
- Gobler, C.J., 2020. Climate Change and Harmful Algal Blooms: Insights and perspective. *Harmful Algae* 91, 101731. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101731>
- Gollock, M.J., Kennedy, C.R., Brown, J.A., 2005. European eels, *Anguilla anguilla* (L.), infected with *Anguillicola crassus* exhibit a more pronounced stress response to severe hypoxia than uninfected eels. *J. Fish Dis.* 28, 429–436. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2005.00649.x>
- Grassi, G.B., 1897. The reproduction and metamorphosis of the common eel (*Anguilla vulgaris*). *Proc. R. Soc. Lond.* 60, 260–271. <https://doi.org/10.1098/rspl.1896.0045>
- Green, B.S., Mapstone, B.D., Carlos, G., Begg, G.A. (Eds.), 2009. Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5775-5>
- Grillo, O., Venora, G., 2011. Ecosystems Biodiversity. BoD – Books on Demand.
- Gross, M.R., Coleman, R.M., McDowall, R.M., 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* 239, 1291–1293. <https://doi.org/10.1126/science.239.4845.1291>
- Guay, C.K., Kenison Falkner, K., 1998. A survey of dissolved barium in the estuaries of major Arctic rivers and adjacent seas. *Cont. Shelf Res.* 18, 859–882. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(98\)00023-5](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(98)00023-5)
- Guillerault, N., Bouletreau, S., Iribar, A., Valentini, A., Santoul, F., 2017. Application of DNA metabarcoding on faeces to identify European catfish *Silurus glanis* diet. *J. Fish Biol.* 90, 2214–2219. <https://doi.org/10.1111/jfb.13294>

H

- Hall, C.J., Jordaan, A., Frisk, M.G., 2011. The historic influence of dams on diadromous fish habitat with a focus on river herring and hydrologic longitudinal connectivity. *Landsc. Ecol.* 26, 95–107. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9539-1>
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319, 948–952. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Hanel, R., Marohn, L., Westerberg, H., 2022. No new evidence for an Atlantic eels spawning area outside the Sargasso Sea. *Sci. Rep.* 12, 11778. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14882-8>
- Heimbrand, Y., Limburg, K., Hüsey, K., Næraa, T., Casini, M., 2024. Cod otoliths document accelerating climate impacts in the Baltic Sea. *Sci. Rep.* 14, 16750. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-67471-2>
- Heino, M., Pauli, B.D., Dieckmann, U., 2015. Fisheries-Induced Evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 461–480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054339>
- Helfman, G.S., Collette, B.B., Facey, D.E., Bowen, B.W., 2009. *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. John Wiley & Sons.
- Helfman, G.S., Facey, D.E., Hales Jr, L.S., Bozeman Jr, E.L., 1987. Reproductive ecology of the American eel. *Am. Fish. Soc. Symp.*, New York, NY, USA: American Fisheries Society. 1, 42–56.
- Hemery, G., Belenguier, L., Jussiau, F., Stamm, E., Lescuyer, F., Befeld, S., Moyne, L., Dubuis, C., Portas, M., Migne, E., Demi, C., 2022. Rapport d'activités 2022 de la Réserve naturelle nationale de Camargue.
- Hendry, A.P., Day, T., Taylor, E.B., 2001. POPULATION MIXING AND THE ADAPTIVE DIVERGENCE OF QUANTITATIVE TRAITS IN DISCRETE POPULATIONS: A THEORETICAL FRAMEWORK FOR EMPIRICAL TESTS. *Evolution* 55, 459–466. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00780.x>
- Höglund, J., Andersson, J., Härdig, J., 1992. Haematological responses in the European eel, *Anguilla anguilla* L., to sublethal infestation by *Anguillicola crassus* in a thermal effluent of the Swedish Baltic. *J. Fish Dis.* 15, 507–514. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1992.tb00682.x>
- Hoste, A., Bouchard, C., Poggiale, J.-C., Nicolas, D., 2024. European eel (*Anguilla anguilla*) survival modelling based on a 22-year capture-mark-recapture survey of a Mediterranean subpopulation. *J. Fish Biol.* <https://doi.org/10.1002/JFB.15939>
- Hutchings, J.A., 2021. *A primer of life histories: ecology, evolution, and application*. Oxford University Press, Oxford ; New York, NY.
- Hwang, C.-L., Yoon, K., 1981. Methods for Multiple Attribute Decision Making, in: Hwang, C.-L., Yoon, K. (Eds.), *Multiple Attribute Decision Making: Methods and Applications A State-of-the-Art Survey*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 58–191. https://doi.org/10.1007/978-3-642-48318-9_3
- Hyndman, R.J., Athanasopoulos, G., Bergmeir, C., Caceres, G., Chhay, L., O'Hara-Wild, M., Petropoulos, F., Razbash, S., Wang, E., 2020. Package 'forecast.'

I

- ICCAT, 2019. INTERNATIONAL COMMISSION for the CONSERVATION of ATLANTIC TUNAS: BASIC TEXTS. Madrid.
- ICES, 2023. Report of the Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eels (WGEEL) (report). ICES Scientific Reports. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.24420868.v1>
- ICES, 2022. Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eels (WGEEL). ICES Scientific Reports. <https://doi.org/10.17895/ICES.PUB.20418840>
- ICES, 2020. Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eels. <https://doi.org/10.17895/ICES.PUB.5982>
- ICES, 2015. Report of the Workshop of a Planning Group on the Monitoring of Eel Quality under the subject “Development of standardized and harmonized protocols for the estimation of eel quality” (WKPGMEQ) (report). ICES Expert Group reports (until 2018). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8409>
- ICES, 2013. Report of the Joint EIFAAC/ICES Working Group on Eels (WGEEL) and Country Reports 2012/2013 (report). ICES Expert Group reports (until 2018). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.19282142.v1>
- ICES, 2011. Report of the Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA2) (report). ICES Expert Group reports (until 2018). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.19280858.v1>
- ICES, 2009a. Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA) (report). ICES Expert Group reports (until 2018). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.19280528.v1>
- ICES, 2009b. Report of the Study Group on Anguillid Eels in Saline Waters (SGAESAW). <https://doi.org/10.17895/ICES.PUB.8775>
- ICES, 2009c. Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA) (report). ICES Expert Group reports (until 2018). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.19280528.v1>
- ICES, 2007. Report of the 2007 session of the Joint EIFAAC/ICES Working Group on Eels.
- Inglis, M., 2016. Killing for Conservation: The Ethics of Life and Death in Conservation Policy. (phd). University of Sheffield.
- IUCN, 2024. The IUCN Red List of Threatened Species [WWW Document]. IUCN Red List Threat. Species. URL <https://www.iucnredlist.org/en> (accessed 8.26.24).

J

- Jacoby, D.M.P., Casselman, J.M., Crook, V., DeLucia, M.-B., Ahn, H., Kaifu, K., Kurwie, T., Sasal, P., Silfvergrip, A.M.C., Smith, K.G., Uchida, K., Walker, A.M., Gollock, M.J., 2015. Synergistic patterns of threat and the challenges facing global anguillid eel conservation. *Glob. Ecol. Conserv.* 4, 321–333. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.07.009>
- Jager, H.I., Chandler, J.A., Lepla, K.B., Van Winkle, W., 2001. A Theoretical Study of River Fragmentation by Dams and its Effects on White Sturgeon Populations. *Environ. Biol. Fishes* 60, 347–361. <https://doi.org/10.1023/A:1011036127663>
- Jakob, E., Walter, T., Hanel, R., 2016. A checklist of the protozoan and metazoan parasites of European eel (*Anguilla anguilla*): checklist of *Anguilla anguilla* parasites. *J. Appl. Ichthyol.* 32, 757–804. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01345.x>

- Jessop, B.M., 2010. Geographic effects on American eel (*Anguilla rostrata*) life history characteristics and strategies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67, 326–346. <https://doi.org/10.1139/F09-189>
- Jones, C.M., 2006. Estuarine and Diadromous Fish Metapopulations, in: *Marine Metapopulations*. Elsevier, pp. 119–154. <https://doi.org/10.1016/B978-012088781-1/50007-8>
- Jousseume, T., Roussel, J.-M., Beaulaton, L., Bardonnnet, A., Faliex, E., Amilhat, E., Acou, A., Feunteun, E., Launey, S., 2021. Molecular detection of the swim bladder parasite *Anguillicola crassus* (Nematoda) in fecal samples of the endangered European eel *Anguilla anguilla*. *Parasitol. Res.* 120, 1897–1902. <https://doi.org/10.1007/s00436-021-07100-3>

K

- Kara, M.H., Quignard, J.-P., 2018. *Fishes in Lagoons and Estuaries in the Mediterranean 1: Diversity, Bioecology and Exploitation*. John Wiley & Sons.
- Kawecki, T.J., Ebert, D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecol. Lett.* 7, 1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- Kennedy, C.R., 2007. The pathogenic helminth parasites of eels. *J. Fish Dis.* 30, 319–334. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2007.00821.x>
- Kennish, M.J., 2002. Environmental threats and environmental future of estuaries. *Environ. Conserv.* 29, 78–107. <https://doi.org/10.1017/S0376892902000061>
- Kettle, A.J., Asbjørn Vøllestad, L., Wibig, J., 2011. Where once the eel and the elephant were together: decline of the European eel because of changing hydrology in southwest Europe and northwest Africa? *Fish Fish.* 12, 380–411. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2010.00400.x>
- Kettle, A.J., Bakker, D.C.E., Haines, K., 2008a. Impact of the North Atlantic Oscillation on the trans-Atlantic migrations of the European eel (*Anguilla anguilla*). *J. Geophys. Res. Biogeosciences* 113. <https://doi.org/10.1029/2007JG000589>
- Kettle, A.J., Heinrich, D., Barrett, J.H., Benecke, N., Locker, A., 2008b. Past distributions of the European freshwater eel from archaeological and palaeontological evidence. *Quat. Sci. Rev.* 27, 1309–1334. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.03.005>
- Kirk, R.S., Kennedy, C.R., Lewis, J.W., 2000a. Effect of salinity on hatching, survival and infectivity of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) larvae. *Dis. Aquat. Organ.* 40, 211–218. <https://doi.org/10.3354/dao040211>
- Kirk, R.S., Lewis, J.W., Kennedy, C.R., 2000b. Survival and transmission of *Anguillicola crassus* Kuwahara, Niimi & Itagaki, 1974 (Nematoda) in seawater eels. *Parasitology* 120, 289–295. <https://doi.org/10.1017/S0031182099005399>
- Kjerfve, B., 1994. Chapter 1 Coastal Lagoons, in: Kjerfve, B. (Ed.), *Elsevier Oceanography Series, Coastal Lagoon Processes*. Elsevier, pp. 1–8. [https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(08\)70006-0](https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70006-0)
- Knights, B., 2003. A review of the possible impacts of long-term oceanic and climate changes and fishing mortality on recruitment of anguillid eels of the Northern Hemisphere. *Sci. Total Environ., Detecting Environmental Change: Science and Society* 310, 237–244. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(02\)00644-7](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(02)00644-7)
- Kolmogorov, A., 1933. Sulla determinazione empirica di una legge di distribuzione. *Giorn. Dell'ist. Ital. Degli Att* 4, 89–91.

- Kruskal, W.H., Wallis, W.A., 1952. Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *J. Am. Stat. Assoc.* 47, 583–621. <https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>
- Kuglitsch, F.G., Toreti, A., Xoplaki, E., Della-Marta, P.M., Zerefos, C.S., Türkeş, M., Luterbacher, J., 2010. Heat wave changes in the eastern Mediterranean since 1960. *Geophys. Res. Lett.* 37, 2009GL041841. <https://doi.org/10.1029/2009GL041841>

L

- La Sagra dell'Anguilla a Comacchio [WWW Document], n.d. URL <https://www.sagradellanguilla.it/sagra-anguilla-comacchio> (accessed 8.27.24).
- Laffaille, P., Acou, A., Guillouët, J., 2005. The yellow European eel (*Anguilla anguilla* L.) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. *Ecol. Freshw. Fish* 14, 191–196. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00092.x>
- Laffaille, P., Acou, A., Guillouët, J., Mounaix, B., Legault, A., 2006. Patterns of silver eel (*Anguilla anguilla* L.) sex ratio in a catchment. *Ecol. Freshw. Fish* 15, 583–588. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00195.x>
- Laffaille, P., Baisez, A., Rigaud, C., Feunteun, E., 2004. Habitat preferences of different European eel size classes in a reclaimed marsh: A contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands* 24, 642–651. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2004\)024\[0642:HPODEE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2004)024[0642:HPODEE]2.0.CO;2)
- Lagarde, R., Peyre, J., Amilhat, E., Bourrin, F., Prellwitz, F., Simon, G., Faliex, E., 2021. Movements of Non-Migrant European Eels in an Urbanised Channel Linking a Mediterranean Lagoon to the Sea. *Water* 13, 839. <https://doi.org/10.3390/w13060839>
- Lagarde, R., Peyre, J., Koffi-About, S., Amilhat, E., Bourrin, F., Simon, G., Faliex, E., 2023. Early or late? Just go with the flow: Silver eel escapement from a Mediterranean lagoon. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 289, 108379. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108379>
- Lambremon, J., Nicolas, D., Crivelli, A.J., Contournet, P., Campton, P., 2021. Étude du recrutement en civelles et de leur devenir dans l'étang du Vaccarès. Campagne d'études 2019-2020. Association Migrateurs Rhône-Méditerranée et Fondation Tour du Valat.
- Lambremon, J., Rivoallan, D., 2021. Influence des stations de pompage du Rhône sur les anguilles en migration. Campagne d'Études 2020. Association Migrateurs Rhône Méditerranée.
- Larsson, P., Hamrin, S., Okla, L., 1990. Fat content as a factor inducing migratory behavior in the eel (*Anguilla anguilla* L.) to the Sargasso Sea. *Naturwissenschaften* 77, 488–490. <https://doi.org/10.1007/BF01135929>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00307.x>
- Laverty, C., Green, K.D., Dick, J.T.A., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P.J., Médoc, V., Spataro, T., Caffrey, J.M., Lucy, F.E., Boets, P., Britton, J.R., Pegg, J., Gallagher, C., 2017. Assessing the ecological impacts of invasive species based on their functional responses and abundances. *Biol. Invasions* 19, 1653–1665. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1378-4>
- Law, R.J., Allchin, C.R., De Boer, J., Covaci, A., Herzke, D., Lepom, P., Morris, S., Tronczynski, J., De Wit, C.A., 2006. Levels and trends of brominated flame retardants in the European environment. *Chemosphere* 64, 187–208. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2005.12.007>

- Lawrence, A.J., Elliott, M., 2003. Introduction and Conceptual Model, in: Effects of Pollution on Fish. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 1–13. <https://doi.org/10.1002/9780470999691.ch1>
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R., 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecol. Monogr.* 62, 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- 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. <https://doi.org/10.1007/BF00349520>
- Lefebvre, F., Acou, A., Poizat, G., Crivelli, A.J., Contournet, P., 2003. Anguillicolosis among silver eels: a 2-year survey in 4 habitats from Camargue (Rhône Delta, South of France). *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 97–108. <https://doi.org/10.1051/kmae:2003039>
- Lefebvre, F., Contournet, P., Crivelli, A., 2007. Interaction between the severity of the infection by the nematode *Anguillicola crassus* and the tolerance to hypoxia in the European eel *Anguilla anguilla*. *Acta Parasitol.* 52, 171–175. <https://doi.org/10.2478/s11686-007-0013-4>
- Lefebvre, F., Contournet, P., Crivelli, A.J., 2002a. The health state of the eel swimbladder as a measure of parasite pressure by *Anguillicola crassus*. *Parasitology* 124, 457–463. <https://doi.org/10.1017/S0031182001001378>
- Lefebvre, F., Contournet, P., Priour, F., Soulas, O., Crivelli, A.J., 2002b. Spatial and temporal variation in *Anguillicola crassus* counts: results of a 4 year survey of eels in Mediterranean lagoons. *Dis. Aquat. Organ.* 50, 181–188. <https://doi.org/10.3354/dao050181>
- Lefebvre, F., Crivelli, A., 2012. Salinity effects on anguillicolosis in Atlantic eels: a natural tool for disease control. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 471, 193–202. <https://doi.org/10.3354/meps10032>
- Lefebvre, F., Crivelli, A., 2004. Anguillicolosis: dynamics of the infection over two decades. *Dis. Aquat. Organ.* 62, 227–232. <https://doi.org/10.3354/dao062227>
- Lefebvre, F., Fazio, G., Mounaix, B., Crivelli, A.J., 2013. Is the continental life of the European eel *Anguilla anguilla* affected by the parasitic invader *Anguillicoloides crassus*? *Proc Roy Soc B Biol Sci* 2801754 Online First.
- Lefebvre, François, Fazio, G., Mounaix, B., Crivelli, A.J., 2013. Is the continental life of the European eel *Anguilla anguilla* affected by the parasitic invader *Anguillicoloides crassus*? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20122916. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2916>
- Lefebvre, F., Mounaix, B., Poizat, G., Crivelli, A.J., 2004. Impacts of the swimbladder nematode *Anguillicola crassus* on *Anguilla anguilla*: variations in liver and spleen masses. *J. Fish Biol.* 64, 435–447. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00309.x>
- Lefebvre, François, Sergent, E., Acou, A., Lecomte-Finiger, R., Crivelli, A., 2003. Recruitment of glass eels (*Anguilla anguilla*) on the french mediterranean coast: A comparative analysis of biometric and pigmentation characteristics during the 1974-75 and 2000-01 sampling seasons. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 85–96. <https://doi.org/10.1051/kmae:2003038>
- Lemaire, S., Tamisier, A., Gagnier, F., 1987. Surface, distribution et diversité des principaux milieux de Camargue : leur évolution de 1942 à 1984. *Rev. D'Écologie Sup*4, 47–56.
- Lenoir, J., Bertrand, R., Comte, L., Bourgeaud, L., Hattab, T., Murienne, J., Grenouillet, G., 2020. Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nat. Ecol. Evol.* 4, 1044–1059. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1198-2>
- Leone, C., Capoccioni, F., Belpaire, C., Malarvannan, G., Poma, G., Covaci, A., Tancioni, L., Contò, M., Ciccotti, E., 2020. Evaluation of Environmental Quality of Mediterranean

- Coastal Lagoons Using Persistent Organic Pollutants and Metals in Thick-Lipped Grey Mullet. *Water* 12, 3450. <https://doi.org/10.3390/w12123450>
- Lepage, O., Øverli, Ø., Petersson, E., Järvi, T., Winberg, S., 2001. Differential Stress Coping in Wild and Domesticated Sea Trout. *Brain. Behav. Evol.* 56, 259–268. <https://doi.org/10.1159/000047209>
- Levin, L.A., Boesch, D.F., Covich, A., Dahm, C., Erséus, C., Ewel, K.C., Kneib, R.T., Moldenke, A., Palmer, M.A., Snelgrove, P., Strayer, D., Weslawski, J.M., 2001. The Function of Marine Critical Transition Zones and the Importance of Sediment Biodiversity. *Ecosystems* 4, 430–451. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0021-4>
- Liber, Y., Mourier, B., Marchand, P., Bichon, E., Perrodin, Y., Bedell, J.-P., 2019. Past and recent state of sediment contamination by persistent organic pollutants (POPs) in the Rhône River: Overview of ecotoxicological implications. *Sci. Total Environ.* 646, 1037–1046. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.340>
- Limburg, K.E., Casini, M., 2018. Effect of Marine Hypoxia on Baltic Sea Cod *Gadus morhua*: Evidence From Otolith Chemical Proxies. *Front. Mar. Sci.* 5, 482. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00482>
- Limburg, K.E., Olson, C., Walther, Y., Dale, D., Slomp, C.P., Høie, H., 2011. Tracking Baltic hypoxia and cod migration over millennia with natural tags. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100684108>
- Limburg, K.E., Waldman, J.R., 2009. Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience* 59, 955–965. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.7>
- Lloret, J., Marín, A., Marín-Guirao, L., 2008. Is coastal lagoon eutrophication likely to be aggravated by global climate change? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78, 403–412. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.01.003>
- Lobón-Cerviá, J., Iglesias, T., 2008. Long-term numerical changes and regulation in a river stock of European eel *Anguilla anguilla*. *Freshw. Biol.* 53, 1832–1844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02008.x>
- Lorenzen, K., Enberg, K., 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269, 49–54. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1853>
- Lortholarie, M., Zalouk-Vergnoux, A., Couderc, M., Kamari, A., François, Y., Herrenknecht, C., Poirier, L., 2020. Rare earth element bioaccumulation in the yellow and silver European eel (*Anguilla anguilla*): A case study in the Loire estuary (France). *Sci. Total Environ.* 719, 134938. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134938>
- Louiz, I., Ben-Attia, M., Ben-Hassine, O.K., 2009. Gonadosomatic index and gonad histopathology of *Gobius niger* (Gobiidea, Teleost) from Bizerta lagoon (Tunisia): Evidence of reproduction disturbance. *Fish. Res.* 100, 266–273. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.08.009>
- Lovatelli, A., Holthus, P.F., 2008. Capture-based aquaculture: global overview, FAO fisheries technical paper. FAO, Rome.
- Lymbery, A.J., Morine, M., Kanani, H.G., Beatty, S.J., Morgan, D.L., 2014. Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 3, 171–177. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.04.002>

M

- Maes, G.E., Raeymaekers, J.A.M., Pampoulie, C., Seynaeve, A., Goemans, G., Belpaire, C., Volckaert, F.A.M., 2005. The catadromous European eel *Anguilla anguilla* (L.) as a

- model for freshwater evolutionary ecotoxicology: Relationship between heavy metal bioaccumulation, condition and genetic variability. *Aquat. Toxicol.* 73, 99–114. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2005.01.010>
- Maes, J., Belpaire, C., Goemans, G., 2008. Spatial variations and temporal trends between 1994 and 2005 in polychlorinated biphenyls, organochlorine pesticides and heavy metals in European eel (*Anguilla anguilla* L.) in Flanders, Belgium. *Environ. Pollut., Chelating Agents in the Environment* 153, 223–237. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.07.021>
- Maes, J., Stevens, M., Breine, J., 2007. Modelling the migration opportunities of diadromous fish species along a gradient of dissolved oxygen concentration in a European tidal watershed. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 75, 151–162. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.036>
- Mahmoud, A.A., Salem, M., Osman, M.F., El Ganainy, A.A., 2024. Length-Weight Relationship and Condition of the European Eel *Anguilla anguilla* in the Mediterranean Coastal Bardawil Lagoon, Egypt. *Egypt. J. Aquat. Biol. Fish.* <https://doi.org/10.21608/ejabf.2024.341745>
- Malarvannan, G., Belpaire, C., Geeraerts, C., Eulaers, I., Neels, H., Covaci, A., 2014. Assessment of persistent brominated and chlorinated organic contaminants in the European eel (*Anguilla anguilla*) in Flanders, Belgium: Levels, profiles and health risk. *Sci. Total Environ.* 482–483, 222–233. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.127>
- Mallekh, R., Lagardère, J.P., 2002. Effect of temperature and dissolved oxygen concentration on the metabolic rate of the turbot and the relationship between metabolic scope and feeding demand. *J. Fish Biol.* 60, 1105–1115. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01707.x>
- Mann, H.B., Whitney, D.R., 1947. On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *Ann. Math. Stat.* 18, 50–60. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491>
- Marchessaux, G., Nicolas, D., Crivelli, A., Befeld, S., Contournet, P., Thibault, D., 2020. Presence of the introduced ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in a lagoon system within the River Rhône delta (southeast France). *BioInvasions Rec.* 9, 471–481. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.3.03>
- Marohn, L., Jakob, E., Hanel, R., 2013. Implications of facultative catadromy in *Anguilla anguilla*. Does individual migratory behaviour influence eel spawner quality? *J. Sea Res.* 77, 100–106. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.10.006>
- Martínez-Gómez, C., Fernández, B., Barcala, E., García-Aparicio, V., Jumilla, E., Gea-Pacheco, Á., León, V.M., 2023. The impact of chemical pollution on the European eel (*Anguilla anguilla*) from a Mediterranean hypersaline coastal lagoon. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 30, 80106–80122. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-27871-9>
- Martínez-Megías, C., Rico, A., 2022. Biodiversity impacts by multiple anthropogenic stressors in Mediterranean coastal wetlands. *Sci. Total Environ.* 818, 151712. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151712>
- Mateo, M., 2017. Réponses adaptatives des anguilles tempérées à l'hétérogénéité environnementale: mécanismes évolutifs, menaces liées au changement global et conséquences pour la conservation. Univ. Bordx.
- Mateo, M., Lambert, P., Tetard, S., Castonguay, M., Ernande, B., Drouineau, H., 2017. Cause or consequence? Exploring the role of phenotypic plasticity and genetic polymorphism in the emergence of phenotypic spatial patterns of the European eel. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74, 987–999. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0214>

- Mathevet, R., Peluso, N.L., Couespel, A., Robbins, P., 2015. Using historical political ecology to understand the present: water, reeds, and biodiversity in the Camargue Biosphere Reserve, southern France. *Ecol. Soc.* 20.
- Mathevet, R., Tourenq, C., Mesléard, F., 2002. Agricultural policies, land-use and waterbird conservation: the case study of a major Mediterranean wetland, the Camargue. *Cybergeo Eur. J. Geogr.* <https://doi.org/10.4000/cybergeo.3755>
- Matondo, B.N., Ovidio, M., 2016. Dynamics of upstream movements of the European eel *Anguilla anguilla* in an inland area of the River Meuse over the last 20 years. *Environ. Biol. Fishes* 99, 223–235. <https://doi.org/10.1007/s10641-016-0469-x>
- McDowall, R.M., 2001. Diadromy, diversity and divergence: implications for speciation processes in fishes. *Fish Fish.* 2, 278–285. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2960.2001.00050.x>
- McDowall, R.M., 1992. Particular problems for the conservation of diadromous fish. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 2, 351–355. <https://doi.org/10.1002/aqc.3270020405>
- McKenzie, D.J., Piraccini, G., Piccolella, M., Steffensen, J.F., Bolis, C.L., Taylor, E.W., 2000. Effects of dietary fatty acid composition on metabolic rate and responses to hypoxia in the European eel (*Anguilla anguilla*). *Fish Physiol. Biochem.* 22, 281–296. <https://doi.org/10.1023/A:1007865327923>
- MEEDM, 2018. Plan de gestion anguille de la France: rapport de mise en oeuvre. Article 9 du R(CE) n°1100/2007.
- Mehta, N., Coutaud, M., Bouchez, J., Van Zuilen, K., Bradbury, H.J., Moynier, F., Gorge, C., Skouri-Panet, F., Benzerara, K., 2023. Barium and strontium isotope fractionation by cyanobacteria forming intracellular carbonates. *Geochim. Cosmochim. Acta* 356, 165–178. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2023.07.014>
- Melià, P., Bevacqua, D., Crivelli, A.J., De Leo, G.A., Panfili, J., Gatto, M., 2006a. Age and growth of *Anguilla anguilla* in the Camargue lagoons. *J. Fish Biol.* 68, 876–890. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00975.x>
- Melià, P., Bevacqua, D., Crivelli, A.J., Panfili, J., De Leo, G.A., Gatto, M., 2006b. Sex differentiation of the European eel in brackish and freshwater environments: a comparative analysis. *J. Fish Biol.* 69, 1228–1235. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01170.x>
- Melià, P., Bevacqua, D., Crivelli, A.J., Panfili, J., De Leo, G.A., Gatto, M., 2006c. Sex differentiation of the European eel in brackish and freshwater environments: a comparative analysis. *J. Fish Biol.* 69, 1228–1235. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01170.x>
- Merg, M.-L., Dézerald, O., Kreutzenberger, K., Demski, S., Reyjol, Y., Usseglio-Polatera, P., Belliard, J., 2020. Modeling diadromous fish loss from historical data: Identification of anthropogenic drivers and testing of mitigation scenarios. *PLOS ONE* 15, e0236575. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236575>
- Messineo, G., Durieux, B., Moulin, A., 2018. Rapport d'interprétation des résultats d'analyses des sédiments Septembre 2018 Canal – Les Grandes Cabanes du Vaccarès Sud. OFB - Galatea, Saintes-Maries-de-la-Mer.
- Metzger, E., Simonucci, C., Viollier, E., Sarazin, G., Prévot, F., Jézéquel, D., 2007. Benthic response to shellfish farming in Thau lagoon: Pore water signature. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 72, 406–419. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.11.011>
- Miège, C., Peretti, A., Labadie, P., Budzinski, H., Le Bizec, B., Vorkamp, K., Tronczyński, J., Persat, H., Coquery, M., Babut, M., 2012. Occurrence of priority and emerging organic compounds in fishes from the Rhone River (France). *Anal. Bioanal. Chem.* 404, 2721–2735. <https://doi.org/10.1007/s00216-012-6187-0>

- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Humans Well-being: Synthesis*, Island press, Washington DC.
- Miller, M., 2009. Ecology of Anguilliform Leptocephali: Remarkable Transparent Fish Larvae of the Ocean Surface Layer. *Aqua-Biosci. Monogr.* 2. <https://doi.org/10.5047/absm.2009.00204.0001>
- Miller, M.J., Bonhommeau, S., Munk, P., Castonguay, M., Hanel, R., McCleave, J.D., 2015. A century of research on the larval distributions of the Atlantic eels: a re-examination of the data. *Biol. Rev.* 90, 1035–1064. <https://doi.org/10.1111/brv.12144>
- Miller, M.J., Feunteun, E., Tsukamoto, K., 2016. Did a “perfect storm” of oceanic changes and continental anthropogenic impacts cause northern hemisphere anguillid recruitment reductions? *ICES J. Mar. Sci.* 73, 43–56. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv063>
- Miller, M.J., Hanel, R., Feunteun, E., Tsukamoto, K., 2020. The food source of Sargasso Sea leptocephali. *Mar. Biol.* 167, 57. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-3662-6>
- Mills, C.A., 1991. Reproduction and life history, in: Winfield, I.J., Nelson, J.S. (Eds.), *Cyprinid Fishes: Systematics, Biology and Exploitation*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 483–508. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_17
- Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation, 2021. Décision d’autorisation de mise sur le marché d’un produit phytopharmaceutique au titre de l’article 53 du règlement (CE) n°1107/2009.
- Morat, F., Wicquart, J., Schiettekatte, N.M.D., de Sinéty, G., Bienvenu, J., Casey, J.M., Brandl, S.J., Vii, J., Carlot, J., Degregori, S., Mercière, A., Fey, P., Galzin, R., Letourneur, Y., Sasal, P., Parravicini, V., 2020. Individual back-calculated size-at-age based on otoliths from Pacific coral reef fish species. *Sci. Data* 7, 370. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00711-y>
- Moriarty, C. (ed), Dekker, W. (ed), 1997. *Management of the European Eel (Technical Report)*. Marine Institute.
- Mozsár, A., Boros, G., Sály, P., Antal, L., Nagy, S.A., 2015. Relationship between Fulton’s condition factor and proximate body composition in three freshwater fish species. *J. Appl. Ichthyol.* 31, 315–320. <https://doi.org/10.1111/jai.12658>
- Murchie, K.J., Hair, K.P.E., Pullen, C.E., Redpath, T.D., Stephens, H.R., Cooke, S.J., 2008. Fish response to modified flow regimes in regulated rivers: research methods, effects and opportunities. *River Res. Appl.* 24, 197–217. <https://doi.org/10.1002/rra.1058>
- Musing, L., Shiraishi, H., Crook, V., Gollock, M., Levy, E., Kecse-Nagy, K., 2018. Implementation of the CITES Appendix II listing of European Eel *Anguilla anguilla*.
- Myers, G.S., 1949. Usage of Anadromous, Catadromous and Allied Terms for Migratory Fishes. *Copeia* 1949, 89. <https://doi.org/10.2307/1438482>

N

- Naiman, R.J., Bilby, R.E., Schindler, D.E., Helfield, J.M., 2002. Pacific Salmon, Nutrients, and the Dynamics of Freshwater and Riparian Ecosystems. *Ecosystems* 5, 399–417. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0083-3>
- Natura 2000 - European Commission [WWW Document], 2024. URL https://environment.ec.europa.eu/topics/nature-and-biodiversity/natura-2000_en (accessed 10.11.24).
- Newton, A., Brito, A.C., Icely, J.D., Derolez, V., Clara, I., Angus, S., Schernewski, G., Inácio, M., Lillebø, A.I., Sousa, A.I., Béjaoui, B., Solidoro, C., Tosic, M., Cañedo-Argüelles, M.,

- Yamamuro, M., Reizopoulou, S., Tseng, H.-C., Canu, D., Roselli, L., Maanan, M., Cristina, S., Ruiz-Fernández, A.C., Lima, R.F. de, Kjerfve, B., Rubio-Cisneros, N., Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pastres, R., Pranovi, F., Snoussi, M., Turpie, J., Tuchkovenko, Y., Dyack, B., Brookes, J., Povilanskas, R., Khokhlov, V., 2018. Assessing, quantifying and valuing the ecosystem services of coastal lagoons. *J. Nat. Conserv.* 44, 50–65. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.02.009>
- Newton, A., Icely, J., Cristina, S., Brito, A., Cardoso, A.C., Colijn, F., Riva, S.D., Gertz, F., Hansen, J.W., Holmer, M., Ivanova, K., Leppäkoski, E., Canu, D.M., Mocenni, C., Mudge, S., Murray, N., Pejrup, M., Razinkovas, A., Reizopoulou, S., Pérez-Ruzafa, A., Schernewski, G., Schubert, H., Carr, L., Solidoro, C., Pierluigi Viaroli, Zaldívar, J.-M., 2014. An overview of ecological status, vulnerability and future perspectives of European large shallow, semi-enclosed coastal systems, lagoons and transitional waters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 140, 95–122. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.05.023>
- Noia, M.D., Poole, R., Kaufmann, J., Waters, C., Adams, C., McGinnity, P., Llewellyn, M., 2022. Towards an in situ non-lethal rapid test to accurately detect the presence of the nematode parasite, *Anguillicoloides crassus*, in European eel, *Anguilla anguilla*. *Parasitology* 149, 605–611. <https://doi.org/10.1017/S0031182021002146>

O

- Oliveira, K., 1999. Life history characteristics and strategies of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 795–802. <https://doi.org/10.1139/f99-001>
- Oliveira, K., McCleave, J.D., 2002. Sexually Different Growth Histories of the American Eel in Four Rivers in Maine. *Trans. Am. Fish. Soc.* 131, 203–211. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2002\)131<0203:SDGHOT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131<0203:SDGHOT>2.0.CO;2)
- Oliveira Ribeiro, C.A., Vollaie, Y., Coulet, E., Roche, H., 2008. Bioaccumulation of polychlorinated biphenyls in the eel (*Anguilla anguilla*) at the Camargue Nature Reserve – France. *Environ. Pollut.* 153, 424–431. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.08.010>
- Oliveira Ribeiro, C.A., Vollaie, Y., Sanchez-Chardi, A., Roche, H., 2005. Bioaccumulation and the effects of organochlorine pesticides, PAH and heavy metals in the Eel (*Anguilla anguilla*) at the Camargue Nature Reserve, France. *Aquat. Toxicol.* 74, 53–69. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2005.04.008>
- Oliver, T.H., Isaac, N.J.B., August, T.A., Woodcock, B.A., Roy, D.B., Bullock, J.M., 2015. Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nat. Commun.* 6, 10122. <https://doi.org/10.1038/ncomms10122>

P

- Palm, S., Dannewitz, J., Prestegard, T., Wickström, H., 2009. Panmixia in European eel revisited: no genetic difference between maturing adults from southern and northern Europe. *Heredity* 103, 82–89. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.51>
- Paloheimo, J.E., Dickie, L.M., 1966. Food and Growth of Fishes.: III. Relations Among Food, Body Size, and Growth Efficiency. *J. Fish. Res. Board Can.* 23, 1209–1248. <https://doi.org/10.1139/f66-111>

- Palstra, A.P., Heppener, D.F.M., van Ginneken, V.J.T., Székely, C., van den Thillart, G.E.E.J.M., 2007. Swimming performance of silver eels is severely impaired by the swim-bladder parasite *Anguillicola crassus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 352, 244–256. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.003>
- Palstra, A.P., van den Thillart, G.E.E.J.M., 2010. Swimming physiology of European silver eels (*Anguilla anguilla* L.): energetic costs and effects on sexual maturation and reproduction. *Fish Physiol. Biochem.* 36, 297–322. <https://doi.org/10.1007/s10695-010-9397-4>
- Palstra, A.P., van Ginneken, V.J.T., Murk, A.J., van den Thillart, G.E.E.J.M., 2006. Are dioxin-like contaminants responsible for the eel (*Anguilla anguilla*) drama? *Naturwissenschaften* 93, 145–148. <https://doi.org/10.1007/s00114-005-0080-z>
- Panfili, J., Boulenger, C., Musseau, C., Crivelli, A.J., 2022. Extreme variability in European eel growth revealed by an extended mark and recapture experiment in southern France and implications for management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 79, 631–641. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0419>
- Panfili, J., Darnaude, A., Lin, Y., Chevalley, M., Iizuka, Y., Tzeng, W., Crivelli, A., 2012. Habitat residence during continental life of the European eel *Anguilla anguilla* investigated using linear discriminant analysis applied to otolith Sr:Ca ratios. *Aquat. Biol.* 15, 175–185. <https://doi.org/10.3354/ab00414>
- Panfili, J., Ximénès, M.C., 1994. Évaluation de l'âge et de la croissance de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) en milieu continental: méthodologies, validation, application en Méditerranée et comparaisons en Europe. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 43–66. <https://doi.org/10.1051/kmae:1994004>
- Panfili, J., Ximénès, M.-C., Crivelli, A.J., 1994. Sources of Variation in Growth of the European Eel (*Anguilla anguilla*) Estimated from Otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 506–515. <https://doi.org/10.1139/f94-053>
- Pankhurst, N.W., 1982a. Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *J. Fish Biol.* 21, 127–140. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1982.tb03994.x>
- Pankhurst, N.W., 1982b. Changes in body musculature with sexual maturation in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). *J. Fish Biol.* 21, 417–428. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1982.tb02847.x>
- Pankhurst, N.W., Sorensen, P.W., 1984. Degeneration of the alimentary tract in sexually maturing European *Anguilla anguilla* (L.) and American eels *Anguilla rostrata* (LeSueur). *Can. J. Zool.* 62, 1143–1149. <https://doi.org/10.1139/z84-165>
- Partridge, L., Harvey, P.H., 1988. The Ecological Context of Life History Evolution. *Science* 241, 1449–1455. <https://doi.org/10.1126/science.241.4872.1449>
- Parzanini, C., Arts, M.T., Rohtla, M., Koprivnikar, J., Power, M., Skiftesvik, A.B., Browman, H.I., Milotic, D., Durif, C.M.F., 2021. Feeding habitat and silvering stage affect lipid content and fatty acid composition of European eel *Anguilla anguilla* tissues. *J. Fish Biol.* 99, 1110–1124. <https://doi.org/10.1111/jfb.14815>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., 2012. Fisheries in coastal lagoons: An assumed but poorly researched aspect of the ecology and functioning of coastal lagoons. *Estuar. Coast. Shelf Sci., Coastal Lagoons in a changing environment: understanding, evaluating and responding* 110, 15–31. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.05.025>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., Pérez-Marcos, M., 2011. Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *J. Coast. Conserv.* 15, 369–392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>
- Pérez-Ruzafa, A., Mompeán, M.C., Marcos, C., 2007. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577, 107–125. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>

- Pérez-Ruzafa, A., Pérez-Ruzafa, I.M., Newton, A., Marcos, C., 2019. Coastal Lagoons: Environmental Variability, Ecosystem Complexity, and Goods and Services Uniformity, in: Coasts and Estuaries. Elsevier, pp. 253–276. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814003-1.00015-0>
- Persson, L., 1988. Asymmetries in Competitive and Predatory Interactions in Fish Populations, in: Ebenman, B., Persson, Lennart (Eds.), Size-Structured Populations. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 203–218. https://doi.org/10.1007/978-3-642-74001-5_14
- Pfennig, D.W., Wund, M.A., Snell-Rood, E.C., Cruickshank, T., Schlichting, C.D., Moczek, A.P., 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 25, 459–467. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.05.006>
- Pike, C., Crook, V., Gollock, M., 2020. IUCN Red List of Threatened Species: *Anguilla anguilla*. IUCN Red List Threat. Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T60344A152845178.en>
- Podda, C., Palmas, F., Frau, G., Chessa, G., Culurgioni, J., Diciotti, R., Fois, N., Sabatini, A., 2020. Environmental influences on the recruitment dynamics of juvenile European eels, *Anguilla anguilla*, in a small estuary of the Tyrrhenian Sea, Sardinia, Italy. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 30, 1638–1648. <https://doi.org/10.1002/aqc.3362>
- Poff, N.L., Zimmerman, J.K.H., 2010. Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows. *Freshw. Biol.* 55, 194–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02272.x>
- Polak-Juszczak, L., Robak, S., 2015. Mercury toxicity and the protective role of selenium in eel, *Anguilla anguilla*. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22, 679–688. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3382-x>
- Poloczanska, E.S., Brown, C.J., Sydeman, W.J., Kiessling, W., Schoeman, D.S., Moore, P.J., Brander, K., Bruno, J.F., Buckley, L.B., Burrows, M.T., Duarte, C.M., Halpern, B.S., Holding, J., Kappel, C.V., O'Connor, M.I., Pandolfi, J.M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S.A., Richardson, A.J., 2013. Global imprint of climate change on marine life. *Nat. Clim. Change* 3, 919–925. <https://doi.org/10.1038/nclimate1958>
- Poloczanska, E.S., Burrows, M.T., Brown, C.J., García Molinos, J., Halpern, B.S., Hoegh-Guldberg, O., Kappel, C.V., Moore, P.J., Richardson, A.J., Schoeman, D.S., Sydeman, W.J., 2016. Responses of Marine Organisms to Climate Change across Oceans. *Front. Mar. Sci.* 3. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00062>
- Pons-Hernandez, M., 2024. “Missing the Trees for the Forest?” An Analysis of the Harms to European Eels Caused by Their Trafficking and Trade. *Crit. Criminol.* 32, 77–95. <https://doi.org/10.1007/s10612-024-09765-5>
- Por, F.D., 1980. A Classification of Hypersaline Waters, Based on Trophic Criteria. *Mar. Ecol.* 1, 121–131. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1980.tb00214.x>
- Puigserver, C., Sabatier, F., Larroude, P., Boutron, O., 2023. Realignment strategy in the rhone delta: consequences for geomorphological dynamics in a context of climate change, in: *Coastal Sediments 2023*. WORLD SCIENTIFIC, pp. 2293–2306. https://doi.org/10.1142/9789811275135_0211
- Pujolar, J.M., Jacobsen, M.W., Als, T.D., Frydenberg, J., Munch, K., Jónsson, B., Jian, J.B., Cheng, L., Maes, G.E., Bernatchez, L., Hansen, M.M., 2014. Genome-wide single-generation signatures of local selection in the panmictic European eel. *Mol. Ecol.* 23, 2514–2528. <https://doi.org/10.1111/mec.12753>

Q

Quadroni, S., Galassi, S., Capoccioni, F., Ciccotti, E., Grandi, G., De Leo, G.A., Bettinetti, R., 2013. Contamination, parasitism and condition of *Anguilla anguilla* in three Italian stocks. *Ecotoxicology* 22, 94–108. <https://doi.org/10.1007/s10646-012-1006-0>

R

R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ramsar, convention, 1971. Convention on wetlands of international importance especially as waterfowl habitat., UN Treaty Series No. 14583. As amended by the Paris Protocol, 3 December 1982, and Regina Amendments, 28 May 1987. Ramsar (Iran).

Rankin, J.C., 2009. Acclimation to Seawater in the European Eel *Anguilla anguilla*: Effects of Silvering, in: van den Thillart, G., Dufour, S., Rankin, J.C. (Eds.), *Spawning Migration of the European Eel: Reproduction Index, a Useful Tool for Conservation Management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 129–145. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9095-0_6

Reporterre, 2024. L'anguille française victime d'un vaste trafic international [WWW Document]. Reporterre Média Lécologie - Indép. En Accès Libre. URL <https://reporterre.net/L-anguille-francaise-victime-d-un-vaste-traffic-international> (accessed 8.27.24).

Richards, J.L., Sheng, V., Yi, C.W., Ying, C.L., Ting, N.S., Sadovy, Y., Baker, D., 2020. Prevalence of critically endangered European eel (*Anguilla anguilla*) in Hong Kong supermarkets. *Sci. Adv.* 6, eaay0317. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aay0317>

Righton, D., Westerberg, H., Feunteun, E., Økland, F., Gargan, P., Amilhat, E., Metcalfe, J., Lobon-Cervia, J., Sjöberg, N., Simon, J., Acou, A., Vedor, M., Walker, A., Trancart, T., Brämick, U., Aarestrup, K., 2016. Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea. *Sci. Adv.* 2, e1501694. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501694>

Robinet, T.T., Feunteun, E.E., 2002. Sublethal Effects of Exposure to Chemical Compounds: A Cause for the Decline in Atlantic Eels? *Ecotoxicology* 11, 265–277. <https://doi.org/10.1023/A:1016352305382>

Roche, H., 2000. Organochlorine residues in european eel (*Anguilla anguilla*), crucian carp (*Carassius carassius*) and catfish (*Ictalurus nebulosus*) from Vaccarès lagoon (French National Nature Reserve of Camargue) – effects on some physiological parameters. *Aquat. Toxicol.* 48, 443–459. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(99\)00061-2](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(99)00061-2)

Roche, H., Buet, A., Ramade, F., 2002. Accumulation of Lipophilic Microcontaminants and Biochemical Responses in Eels from the Camargue Biosphere Reserve. *Ecotoxicology* 11, 155–164. <https://doi.org/10.1023/A:1015418714492>

Roff, D., 1993. *Evolution Of Life Histories: Theory and Analysis*. Springer Science & Business Media.

Roff, D.A., Fairbairn, D.J., 2007. The evolution of trade-offs: where are we? *J. Evol. Biol.* 20, 433–447. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01255.x>

- Rohtla, M., Daverat, F., Arts, M.T., Browman, H.I., Parzanini, C., Skiftesvik, A.B., Thorstad, E.B., van der Meeren, T., Vøllestad, L.A., Durif, C.M.F., 2023. Habitat use and growth of yellow-stage European eel in coastal and freshwater ecosystems in Norway. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 80, 14–26. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2022-0033>
- Romero, D., Barcala, E., María-Dolores, E., Muñoz, P., 2020. European eels and heavy metals from the Mar Menor lagoon (SE Spain). *Mar. Pollut. Bull.* 158, 111368. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111368>
- Rosecchi, E., Chauvelon, P., Poizat, G., Crivelli, A.J., 1998. Conséquences de la variabilité hydro-saline d'un complexe lagunaire méditerranéen, induite par la gestion hydraulique et les contraintes climatiques, sur ses peuplements piscicoles: Le cas du système Vaccarès.
- Rosecchi, E., Poizat, G., Crivelli, A.J., 1997. Introductions de poissons d'eau douce et d'écrevisses en Camargue : historique, origines et modifications des peuplements. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 221–232. <https://doi.org/10.1051/kmae:1997024>
- Rossi, R., Cannas, A., 1984. Eel fishing management in a hypersaline lagoon of southern Sardinia. *Fish. Res.* 2, 285–298. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(84\)90031-6](https://doi.org/10.1016/0165-7836(84)90031-6)
- Rossi, R., Villani, P., 1980. A biological analysis of eel catches, *Anguilla anguilla* L., from the lagoons of Lesina and Varano, Italy. *J. Fish Biol.* 16, 413–423. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb03719.x>
- Rueden, C.T., Schindelin, J., Hiner, M.C., DeZonia, B.E., Walter, A.E., Arena, E.T., Eliceiri, K.W., 2017. ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. *BMC Bioinformatics* 18, 529. <https://doi.org/10.1186/s12859-017-1934-z>

S

- Saborido-Rey, F., Kjesbu, O.S., 2012. Growth and maturation dynamics.
- Samaniego, F.J., 2011. Bayesian vs. Classical Point Estimation: A Comparative Overview, in: Lovric, M. (Ed.), *International Encyclopedia of Statistical Science*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 136–138. https://doi.org/10.1007/978-3-642-04898-2_140
- Scheiner, S.M., Goodnight, C.J., 1984. The Comparison of Phenotypic Plasticity and Genetic Variation in Populations of the Grass *Danthonia spicata*. *Evolution* 38, 845–855. <https://doi.org/10.2307/2408395>
- Schiavina, M., Bevacqua, D., Melià, P., Crivelli, A.J., Gatto, M., De Leo, G.A., 2015. A user-friendly tool to assess management plans for European eel fishery and conservation. *Environ. Model. Softw.* 64, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2014.10.008>
- Schmidt, Johs., 1923. Breeding Places and Migrations of the Eel. *Nature* 111, 51–54. <https://doi.org/10.1038/111051a0>
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9, 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Sébert, P., Scaion, D., Belhomme, M., 2009. High hydrostatic pressure improves the swimming efficiency of European migrating silver eel. *Respir. Physiol. Neurobiol.* 165, 112–114. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2008.09.011>
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B., 1965. An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika* 52, 591. <https://doi.org/10.2307/2333709>
- Shatunovskii, M.I., Ruban, G.I., 2013. Intraspecies variation of reproductive strategies in perch (*Perca fluviatilis*). *Biol. Bull.* 40, 70–77. <https://doi.org/10.1134/S1062359013010135>

- Smirnov, N.V., 1939. Estimate of deviation between empirical distribution functions in two independent samples. *Bull. Mosc. Univ.* 2, 3–16.
- Soria, J., Pérez, R., Sòria-Pepinyà, X., 2022. Mediterranean Coastal Lagoons Review: Sites to Visit before Disappearance. *J. Mar. Sci. Eng.* 10, 347. <https://doi.org/10.3390/jmse10030347>
- Soulé, M.E., 1991. Conservation: Tactics for a Constant Crisis. *Science* 253, 744–750. <https://doi.org/10.1126/science.253.5021.744>
- Stearns, S.C., 1998. *The Evolution Of Life Histories*. Oxford University Press Oxford. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198577416.001.0001>
- Stearns, S.C., 1989. Trade-Offs in Life-History Evolution. *Funct. Ecol.* 3, 259. <https://doi.org/10.2307/2389364>
- Stearns, S.C., 1976. Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *Q. Rev. Biol.* 51, 3–47. <https://doi.org/10.1086/409052>
- Steendam, C., Verhelst, P., Van Wassenbergh, S., De Meyer, J., 2020. Burrowing behaviour of the European eel (*Anguilla anguilla*): Effects of life stage. *J. Fish Biol.* 97, 1332–1342. <https://doi.org/10.1111/jfb.14481>
- Student, 1908. The Probable Error of a Mean. *Biometrika* 6, 1–25. <https://doi.org/10.2307/2331554>
- Sühring, R., Busch, F., Fricke, N., Kötke, D., Wolschke, H., Ebinghaus, R., 2016. Distribution of brominated flame retardants and dechloranes between sediments and benthic fish — A comparison of a freshwater and marine habitat. *Sci. Total Environ.* 542, 578–585. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.10.085>
- Sühring, R., Byer, J., Freese, M., Pohlmann, J.-D., Wolschke, H., Möller, A., Hodson, P.V., Alae, M., Hanel, R., Ebinghaus, R., 2014. Brominated flame retardants and Dechloranes in European and American eels from glass to silver life stages. *Chemosphere, Flame Retardants in the Environment - Papers presented at 6th International Symposium on Flame Retardants (BFR2013), San Francisco from April 7-10* 116, 104–111. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.10.096>
- Sultan, S.E., Spencer, H.G., 2002. Metapopulation Structure Favors Plasticity over Local Adaptation. *Am. Nat.* 160, 271–283. <https://doi.org/10.1086/341015>
- Svedäng, H., Neuman, E., Wickström, H., 1996. Maturation patterns in female European eel: age and size at the silver eel stage. *J. Fish Biol.* 48, 342–351. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01432.x>
- Svensson, P., 2020. *The book of eels: our enduring fascination with the most mysterious creature in the natural world*, First edition. ed. Ecco, New York.
- Székely, C., Palstra, A., Molnár, K., van den Thillart, G., 2009. Impact of the Swim-Bladder Parasite on the Health and Performance of European Eels, in: van den Thillart, G., Dufour, S., Rankin, J.C. (Eds.), *Spawning Migration of the European Eel: Reproduction Index, a Useful Tool for Conservation Management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 201–226. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9095-0_9
- Szlinder-Richert, J., Ruczynska, W., Nermer, T., Usydus, Z., Robak, S., 2014. The occurrence of organic contaminants in European eel (*Anguilla anguilla*) in Poland: An environmental quality assessment. *Chemosphere* 114, 282–290. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.04.042>

T

- Tabouret, H., Bareille, G., Claverie, F., Pécheyrans, C., Prouzet, P., Donard, O.F.X., 2010. Simultaneous use of strontium:calcium and barium:calcium ratios in otoliths as markers of habitat: Application to the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Adour basin, South West France. *Mar. Environ. Res.* 70. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2010.02.006>
- Tagliapietra, D., Sigovini, M., Ghirardini, A.V., 2009. A review of terms and definitions to categorise estuaries, lagoons and associated environments. *Mar. Freshw. Res.* 60, 497–509. <https://doi.org/10.1071/MF08088>
- Tahri, M., Panfili, J., 2023. 13-year population survey of the critically endangered European eel in the southern Mediterranean region (Algeria). *J. Fish Biol.* 102, 1492–1502. <https://doi.org/10.1111/jfb.15396>
- Tapie, N., Menach, K.L., Pasquaud, S., Elie, P., Devier, M.H., Budzinski, H., 2011. PBDE and PCB contamination of eels from the Gironde estuary: From glass eels to silver eels. *Chemosphere* 83, 175–185. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2010.12.044>
- Taylor, J.C., Miller, J.M., 2001. Physiological performance of juvenile southern flounder, *Paralichthys lethostigma* (Jordan and Gilbert, 1884), in chronic and episodic hypoxia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 258, 195–214. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00215-5](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00215-5)
- Taylor, N.G., Grillas, P., Al Hreisha, H., Balkız, Ö., Borie, M., Boutron, O., Catita, A., Champagnon, J., Cherif, S., Çiçek, K., Costa, L.T., Dakki, M., Fois, M., Galewski, T., Galli, A., Georgiadis, N.M., Green, A.J., Hermoso, V., Kapedani, R., Lange, M.A., Mateljak, Z., Osta, M., Papastergiadou, E., Papazoglou, C., Sabater, S., Samraoui, B., Samraoui, F., Bachir, A.S., Tankovic, E., Thévenet, M., Troya, A., Sutherland, W.J., 2021. The future for Mediterranean wetlands: 50 key issues and 50 important conservation research questions. *Reg. Environ. Change* 21, 33. <https://doi.org/10.1007/s10113-020-01743-1>
- Teichert, N., Bourillon, B., Suzuki, K., Acou, A., Carpentier, A., Kuroki, M., Righton, D., Trancart, T., Virag, L.-S., Walker, A., Otake, T., Feunteun, E., 2023. Biogeographical snapshot of life-history traits of European silver eels: insights from otolith microchemistry. *Aquat. Sci.* 85, 39. <https://doi.org/10.1007/s00027-023-00940-4>
- Teichert, N., Lizé, A., Tabouret, H., Gérard, C., Bareille, G., Acou, A., Carpentier, A., Trancart, T., Virag, L.-S., Robin, E., Druet, M., Prod'Homme, J., Feunteun, E., 2022. A multi-approach study to reveal eel life-history traits in an obstructed catchment before dam removal. *Hydrobiologia* 849, 1885–1903. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04833-9>
- Teichert, N., Tétard, S., Trancart, T., de Oliveira, E., Acou, A., Carpentier, A., Bourillon, B., Feunteun, E., 2020. Towards transferability in fish migration models: A generic operational tool for predicting silver eel migration in rivers. *Sci. Total Environ.* 739, 140069. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140069>
- Tesch, F.-W., 2003. *The Eel*, 1st ed. Wiley. <https://doi.org/10.1002/9780470995389>
- Thibault, I., Dodson, J.J., Caron, F., Tzeng, W.-N., Iizuka, Y., Shiao, J.-C., 2007. Facultative catadromy in American eels: testing the conditional strategy hypothesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 344, 219–229. <https://doi.org/10.3354/meps06944>
- Thorstad, E.B., Økland, F., Aarestrup, K., Heggberget, T.G., 2008. Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human

- impacts. *Rev. Fish Biol. Fish.* 18, 345–371. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9076-4>
- Trancart, T., Feunteun, E., Danet, V., Carpentier, A., Mazel, V., Charrier, F., Druet, M., Acou, A., 2017. Migration behaviour and escapement of European silver eels from a large lake and wetland system subject to water level management (Grand-Lieu Lake, France): New insights from regulated acoustic telemetry data. *Ecol. Freshw. Fish* 27, 570–579. <https://doi.org/10.1111/eff.12371>
- Trancart, T., Lambert, P., Daverat, F., Rochard, E., 2014. From selective tidal transport to counter-current swimming during watershed colonisation: an impossible step for young-of-the-year catadromous fish? *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 04. <https://doi.org/10.1051/kmae/2013086>
- Trancart, T., Tétard, S., Acou, A., Feunteun, E., Schaeffer, F., de Oliveira, E., 2018. Silver eel downstream migration in the River Rhine, route choice, and its impacts on escapement: A 6-year telemetry study in a highly anthropized system. *Ecol. Eng.* 123, 202–211. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.09.002>
- Tsukamoto, K., Miller, M.J., 2021. The mysterious feeding ecology of leptocephali: a unique strategy of consuming marine snow materials. *Fish. Sci.* 87, 11–29. <https://doi.org/10.1007/s12562-020-01477-3>
- Tukey, J.W., 1977. *Exploratory Data Analysis*.
- Tzeng, W., Severin, K., Wickström, H., 1997. Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 149, 73–81. <https://doi.org/10.3354/meps149073>
- Tzeng, W.N., Wang, C.H., Wickström, H., Reizenstein, M., 2000. Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Mar. Biol.* 137, 93–98. <https://doi.org/10.1007/s002270000330>

V

- Van Beveren, E., Bonhommeau, S., Fromentin, J.-M., Bigot, J.-L., Bourdeix, J.-H., Brosset, P., Roos, D., Saraux, C., 2014. Rapid changes in growth, condition, size and age of small pelagic fish in the Mediterranean. *Mar. Biol.* 161, 1809–1822. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2463-1>
- van den Thillart, G., Palstra, A., Ginneken, V.V., 2007. Simulated migration of European silver eel; swim capacity and cost of transport. *J. Mar. Sci. Technol.* 15. <https://doi.org/10.51400/2709-6998.2053>
- van den Thillart, G., van den Dufour, S., Rankin, J.C. (Eds.), 2009. Spawning migration of the European eel: reproduction index, a useful tool for conservation management, *Fish & fisheries series*. Springer, Dordrecht.
- van Ginneken, V., Ballieux, B., Willemze, R., Coldenhoff, K., Lentjes, E., Antonissen, E., Haenen, O., van den Thillart, G., 2005. Hematology patterns of migrating European eels and the role of EVEX virus. *Comp. Biochem. Physiol. Part C Toxicol. Pharmacol.* 140, 97–102. <https://doi.org/10.1016/j.cca.2005.01.011>
- van Ginneken, V., Durif, C., Balm, S.P., Boot, R., Verstegen, M., Antonissen, E., van den Thillart, G., 2007. Silvering of European eel (*Anguilla anguilla* L.): seasonal changes of morphological and metabolic parameters. *Anim. Biol.* 57, 63–77. <https://doi.org/10.1163/157075607780002014>
- van Ginneken, V.J.T., van den Thillart, G.E.E.J.M., 2000. Eel fat stores are enough to reach the Sargasso. *Nature* 403, 156–157. <https://doi.org/10.1038/35003110>

- Vasilakopoulos, P., Maravelias, C.D., Tserpes, G., 2014. The Alarming Decline of Mediterranean Fish Stocks. *Curr. Biol.* 24, 1643–1648. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.05.070>
- Vautard, R., Gobiet, A., Sobolowski, S., Kjellström, E., Stegehuis, A., Watkiss, P., Mendlik, T., Landgren, O., Nikulin, G., Teichmann, C., Jacob, D., 2014. The European climate under a 2 °C global warming. *Environ. Res. Lett.* 9, 034006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/3/034006>
- Velasco, A.M., Pérez-Ruzafa, A., Martínez-Paz, J.M., Marcos, C., 2018. Ecosystem services and main environmental risks in a coastal lagoon (Mar Menor, Murcia, SE Spain): The public perception. *J. Nat. Conserv.* 43, 180–189. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.11.002>
- Vey-Payre, H., 2022. Comparaison des sous-populations d'anguille européenne dans quatre milieux contrastés de Camargue par otolithométrie. Master 2 Ethologie Parcours Ethologie – Ecol. Delphine Nicolas, OFB / Tour du Valat / Université de Perpignan.
- Via, S., Lande, R., 1985. GENOTYPE-ENVIRONMENT INTERACTION AND THE EVOLUTION OF PHENOTYPIC PLASTICITY. *Evolution* 39, 505–522. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00391.x>
- Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M., Meekan, M.G., 2000. Comparison of techniques of back-calculation of growth and settlement marks from the otoliths of three species of *Diplodus* from the Mediterranean Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 1291–1299. <https://doi.org/10.1139/f00-055>
- Violi, L., Falcone, G., De Luca, A.I., Chies, L., 2015. Sustainability European Eel Population: A Statistical Survey on Production, Conservation Status and Market Trends, *Calitatea* 16.148.
- Visser, I., Speekenbrink, M., 2010. depmixS4: an R package for hidden Markov models. *J. Stat. Softw.* 36, 1–21.
- Vøllestad, L.A., 1992. Geographic Variation in Age and Length at Metamorphosis of Maturing European Eel: Environmental Effects and Phenotypic Plasticity. *J. Anim. Ecol.* 61, 41–48. <https://doi.org/10.2307/5507>
- 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. <https://doi.org/10.2307/5106>
- Vøllestad, L.A., Jonsson, B., Hvidsten, N.-A., Næesje, T.F., 1994. Experimental test of environmental factors influencing the seaward migration of European silver eels. *J. Fish Biol.* 45, 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb00930.x>
- Vøllestad, L.A., Jonsson, B., Hvidsten, N.A., Næsje, T.F., Haraldstad, Ø., Ruud-Hansen, J., 1986. Environmental Factors Regulating the Seaward Migration of European Silver Eels (*Anguilla anguilla*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, 1909–1916. <https://doi.org/10.1139/f86-236>

W

- Watanabe, S., 2021. WAIC and WBIC for mixture models. *Behaviormetrika* 48, 5–21. <https://doi.org/10.1007/s41237-021-00133-z>
- Watanabe, S., 2010. Asymptotic Equivalence of Bayes Cross Validation and Widely Applicable Information Criterion in Singular Learning Theory.

- Whitman, D., Agrawal, A., 2009. What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important?, in: Whitman, D., Ananthakrishnan, T. (Eds.), Phenotypic Plasticity of Insects. Science Publishers. <https://doi.org/10.1201/b10201-2>
- Wickham, H., 2011. The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *J. Stat. Softw.* 40. <https://doi.org/10.18637/jss.v040.i01>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H., 2019. Welcome to the Tidyverse. *J. Open Source Softw.* 4, 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wilcoxon, F., 1945. Some Uses of Statistics in Plant Pathology. *Biom. Bull.* 1, 41–45. <https://doi.org/10.2307/3002011>
- Willson, M.F., Halupka, K.C., 1995. Anadromous Fish as Keystone Species in Vertebrate Communities. *Conserv. Biol.* 9, 489–497.
- Wright, R.M., Piper, A.T., Aarestrup, K., Azevedo, J.M.N., Cowan, G., Don, A., Gollock, M., Rodriguez Ramallo, S., Velterop, R., Walker, A., Westerberg, H., Righton, D., 2022. First direct evidence of adult European eels migrating to their breeding place in the Sargasso Sea. *Sci. Rep.* 12, 15362. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-19248-8>

Y

- Yamada, Y., Zhang, H., Okamura, A., Tanaka, S., Horie, N., Mikawa, N., Utoh, T., Oka, H.P., 2001. Morphological and histological changes in the swim bladder during maturation of the Japanese eel. *J. Fish Biol.* 58, 804–814. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00532.x>

Z

- Zarfl, C., Lumsdon, A.E., Berlekamp, J., Tydecks, L., Tockner, K., 2015. A global boom in hydropower dam construction. *Aquat. Sci.* 77, 161–170. <https://doi.org/10.1007/s00027-014-0377-0>
- Zavadskas, E.K., Zakarevicius, A., Antucheviciene, J., 2006. Evaluation of Ranking Accuracy in Multi-Criteria Decisions. *Informatica* 17, 601–618. <https://doi.org/10.15388/Informatica.2006.158>
- Zhou, Yun, Wang, L., Zhou, Yanyan, Mao, X., 2020. Eutrophication control strategies for highly anthropogenic influenced coastal waters. *Sci. Total Environ.* 705, 135760. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135760>
- Zompola, S., Katselis, G., Koutsikopoulos, C., Cladas, Y., 2008. Temporal patterns of glass eel migration (*Anguilla anguilla* L. 1758) in relation to environmental factors in the Western Greek inland waters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 80, 330–338. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.08.007>

Table des figures

Figure 1.1 : Représentation des trois formes de diadromie (adapté de Helfman et al. (2009)).	24
Figure 1.2 : Photographies des différents stades de l’anguille européenne, <i>Anguilla anguilla</i> . A- Larve leptocéphale (©E. Feunteun), B- civelle (©F. Leborne), C- anguille jaune (©A. Hoste) et D- anguille argentée (©A. Hoste).	25
Figure 1.3 : Cycle de vie de l’anguille ainsi que son aire de distribution (carte provenant de l’UICN, illustration par C. Girard).	28
Figure 1.4 : Tableau de Frans Snyders, intitulé « Fish Stall » (“Dose of Art #32,” n.d.)	29
Figure 1.5 : Évolution des indices de recrutement A- en civelles (pour l’écorégion de la mer du Nord en vert et le reste de l’Europe en bleu) et B- en anguilles jaunes (en Europe, en rouge) exprimés en pourcentage par rapport aux données historiques de la période 1960-1979. Le groupe de travail sur les anguilles (WGEEL) du conseil international pour l’exploitation de la mer (ICES) ont estimé les indices en utilisant un modèle linéaire généralisé ajusté avec des données issues de 60 et 21 séries chronologiques pour les civelles et anguilles jaunes, respectivement. Les données proviennent des tableaux 2.2 et 2.3 du rapport ICES (2023).	33
Figure 1.6 : Causes du déclin suspectées (non hiérarchisées) en fonction du stade de vie de l’anguille (océanique et continental). D’après Belpaire et al. (2019); Bourillon (2021); Drouineau et al. (2018); Jacoby et al. (2015); Miller et al. (2016).	34
Figure 1.7 : Variation biogéographique des traits d’histoire de vie (THV) chez l’anguille européenne à l’échelle des aires de distributions (gradient de latitude) et à l’échelle des bassins versants (gradient amont-aval lié à la salinité). D’après Bourillon (2021), Daverat et al., (2012) et Teichert et al. (2023). Schéma adapté de Bourillon (2021).	39
Figure 1.8 : Carte extraite du travail de Martínez-Megías and Rico (2022), exposant les principales perturbations anthropiques (en couleur) des différents sites étudiés. Les points qui sont collés représentent la même zone d’étude.	43
Figure 1.9 : Schéma représentant le plan de la thèse.	47
Figure 2.1 : A - Carte de la Camargue avec les différents sites d’étude (étoile) et leur environnement (les contours de couleur), et B- carte de la France avec la zone d’étude (carré noir) et le Rhône (en bleu). <i>Le code couleur des sites est utilisé de manière récurrente tout au long de ces travaux pour maintenir une cohérence visuelle et faciliter la lecture des résultats.</i>	52
Figure 2.2 : Chronologie des différents suivis en Camargue.	55
Figure 2.3 : Techniques de pêche A,C- schéma et photographie de verveux (<i>tremail.fr</i> et ©K. Verbrugghe) et B,D- schéma et photographie d’une capétchade (<i>Bouchereau et al., (1989)</i> et ©A. Hoste).	60
Figure 2.4 : Photographies de la biométrie d’une anguille. A- Mesure de la longueur totale, B- identification de la présence de neuromastes et du contraste de couleur, C- mesure du diamètre oculaire et D- mesure de la nageoire pectorale. ©A. Hoste	61

Figure 2.5 : Prélèvements des différents échantillons en fonction des analyses.....	62
Figure 2.6 : Photographie d'une paire d'otolithes (à gauche) en coupe sagittale de l'otolithe droit et (à droite) transversale de l'otolithe gauche du même individu.....	65
Figure 3.1 : Boîtes à moustaches A- des longueurs (mm) et B- des âges à l'argenture (années) des anguilles argentées femelles. Les lettres représentent les différences significatives entre les groupes et N correspond au nombre d'individus échantillonnées pour chaque site.....	110
Figure 3.2 : Courbes de croissance du modèle de Von Bertalanffy appliquées aux longueurs (cm) retro calculées des anguilles femelles dans les sites échantillonnés.	111
Figure 4.1 : Carte du bassin du Fumemorte représentant les 5 secteurs regroupant plusieurs sites d'échantillonnage.....	141
Figure 4.2 : Schéma simplifié du modèle multisite représentant les probabilités de transition d'un individu capturé dans le secteur 3. Cet individu peut soit rester dans le même secteur (secteur 3), soit se déplacer dans le secteur 2 ou être recapturé dans le secteur 1.....	142
Figure 4.3 : Matrice des probabilités de transition entre les différents secteurs du canal du Fumemorte.	144
Figure 6.1 : Résumé condensé et simplifié des principaux résultats de cette thèse par type d'habitat au sein du complexe lagunaire du Vaccarès.	226

ANNEXES



©C. Lefebvre

A. Informations complémentaires sur le delta du Rhône et sa salinité

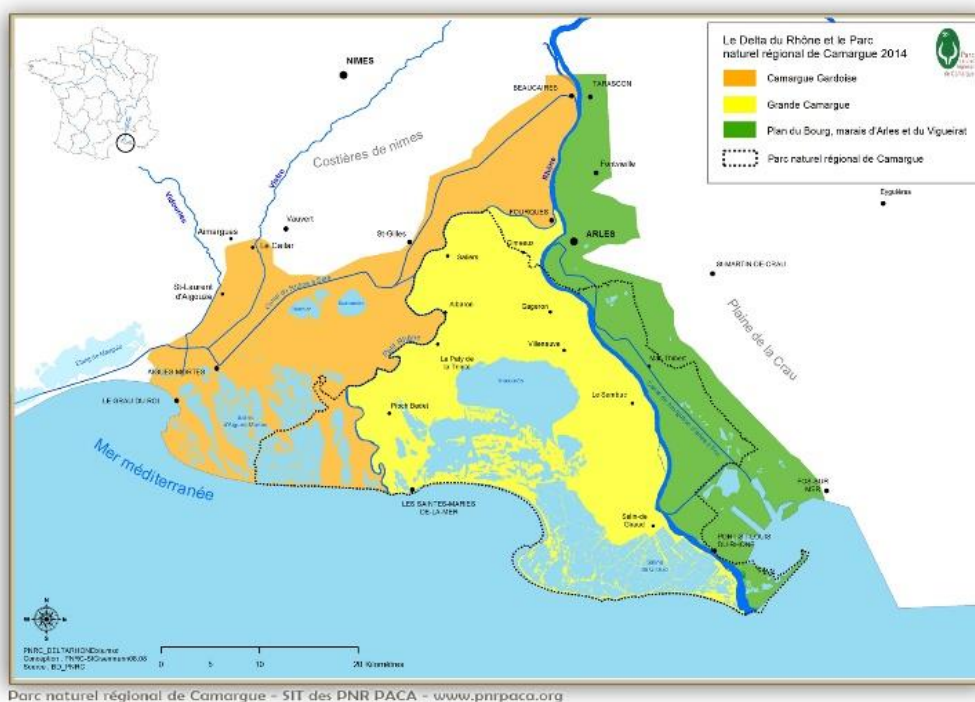


Figure A.1 : Carte du delta du Rhône (source : Parc naturel régional de Camargue)

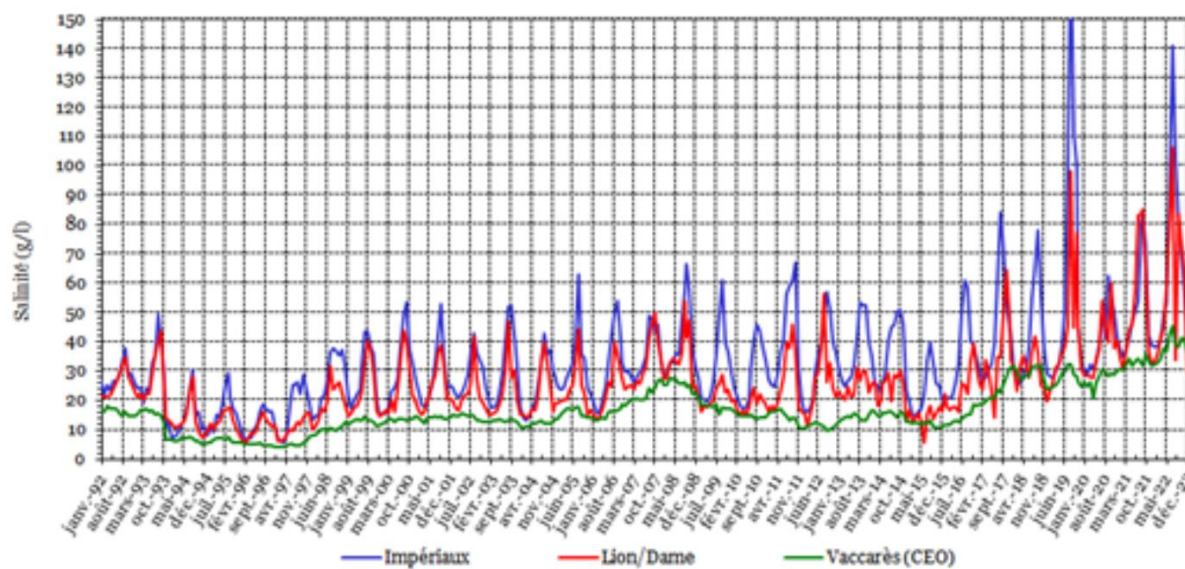


Figure A.2 : Évolution de la salinité dans les étangs du système Vaccarès depuis 1992 (Données SNPN Réserve naturelle de Camargue ; Hemery et al., 2022)

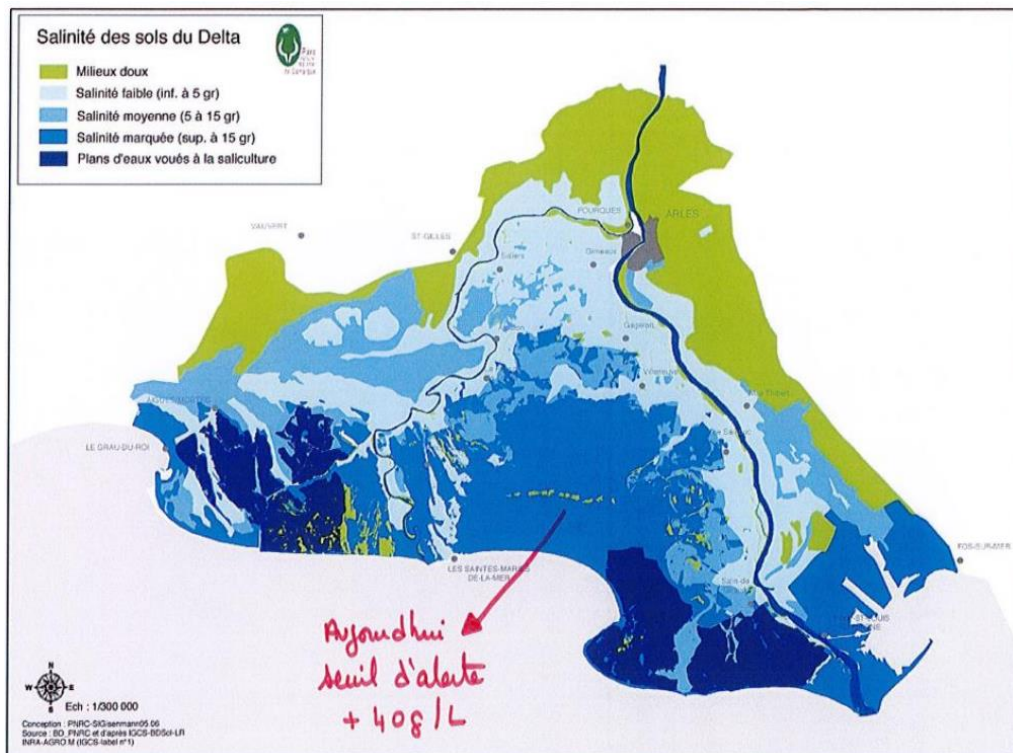


Figure A.3 : Carte des salinités du sols du delta du Rhône (source : Parc naturel régional de Camargue)

Tableau A.1 : Classe de salinité selon la classification de Venise

Classification de Venise	Salinité (g.L ⁻¹)
Oligohalin	0 - 5
Mésohalin	5 - 18
Polyhalin	18 - 30
Euhalin	30 - 40
Hyperhalin	> 40

B. Différence entre les méthodes et les observateurs pour déterminer l'âge des anguilles via la sclérochronologie des otolithes

Contexte

Plusieurs études mettent en évidence des erreurs possibles dans l'estimation de l'âge par la lecture des otolithes (Durif et al., 2020; Panfili et al., 1994). Une étude récente visant à valider l'estimation de l'âge par la lecture des otolithes, en utilisant des âges connus *a priori*, a révélé que les âges déterminés par lecture étaient sous-estimés dans 16 % des cas et inexacts dans 5 % des cas (Panfili et al., 2022).

Matériel & Méthode

Dans cette thèse, deux méthodes de lecture ont été utilisées : une sur coupe sagittale et une sur coupe transversale (chapitre 2).

La lecture d'âge sur coupe sagittale (CS) a été effectuée par deux observateurs en double aveugle, tandis que la lecture d'âge sur coupe transversale a été réalisée une première fois par une non-experte (CT-NE) et une seconde fois par une experte (CT-E).

Pour comparer les estimations d'âge entre les différentes méthodes et observateurs, des tests t de Student pour échantillons appariés ont été réalisés. Le test évalue si la moyenne de des différences entre les deux groupes est significativement différente de zéro.

Les conditions d'application ont été vérifiées, à savoir :

- La normalité des différences entre les âges quelques soient les comparaisons (CS / CT-E ; CS / CT-NE ; CT-E / CT-E).
- Les échantillons appariés : chaque individu a été âgé par chaque méthode (CS / CT-E ; CS / CT-NE ; CT-E / CT-E).
- L'indépendance des paires : Chaque méthode est différente et non influencées entre elles, elles sont donc considérées comme indépendantes entre elles.

Trois tests t de Student pour échantillons appariés ont été réalisés :

- 1) Entre les résultats de la lecture par coupe sagittale (CS) et celle par coupe transversale effectuée par l'experte (CT-E).
- 2) Entre les résultats de la lecture par coupe sagittale (CS) et celle par coupe transversale effectuée par la non-experte (CT-NE).
- 3) Entre les résultats de la lecture par coupe transversale par l'experte (CT-E) et par la non-experte (CT-NE), permettant de montrer l'effet de l'observateur pour une méthode donnée.

Résultat

Les résultats indiquent des différences significatives entre les âges déterminés par la lecture en coupe sagittale et ceux réalisés en coupe transversale que ce soit par l'experte ou la non-experte (Tableau B.1). Étonnamment, la plus grande différence dans la détermination des âges est entre la lecture en coupe sagittale et celle en coupe transversale réalisée par l'experte. En effet, une différence d'environ 0.3 an a été trouvée. En revanche, il n'y a pas de différence significative entre les âges déterminés entre deux observateurs d'une même méthode (c.-à-d., entre expert et non-expert) (Tableau B.1).

Cette rapide analyse confirme donc des différences significatives dans l'estimation de l'âge entre les deux méthodes (c.-à-d., coupe transversale et sagittale). Cependant au sein d'une méthode les observateurs, qu'ils soient experts ou non, aboutissent à la même estimation de l'âge pour un individu donné.

Les résultats préliminaires de la Figure B.1 ne suggèrent aucune corrélation entre l'âge des individus et la différence d'estimation entre les méthodes. En effet, selon la littérature, on s'attendait à ce que l'écart entre les méthodes augmente avec l'âge des individus, mais ces analyses exploratoires ne confirment pas cette hypothèse.

Tableau B.1 : Résultats des tests t de Student avec échantillons appariés

	Degré de liberté	Statistique t	p-value	Intervalle de confiance	Différence moyenne entre les deux groupes
CS / CT-E	169	3.88	1.52E-04	0.16-0.50	0.33
CS / CT-NE	168	3.11	2.20E-03	0.07-0.39	0.24
CT-E / CT-NE	175	-1.41	1.60E-01	-0.24-0.04	-0.10

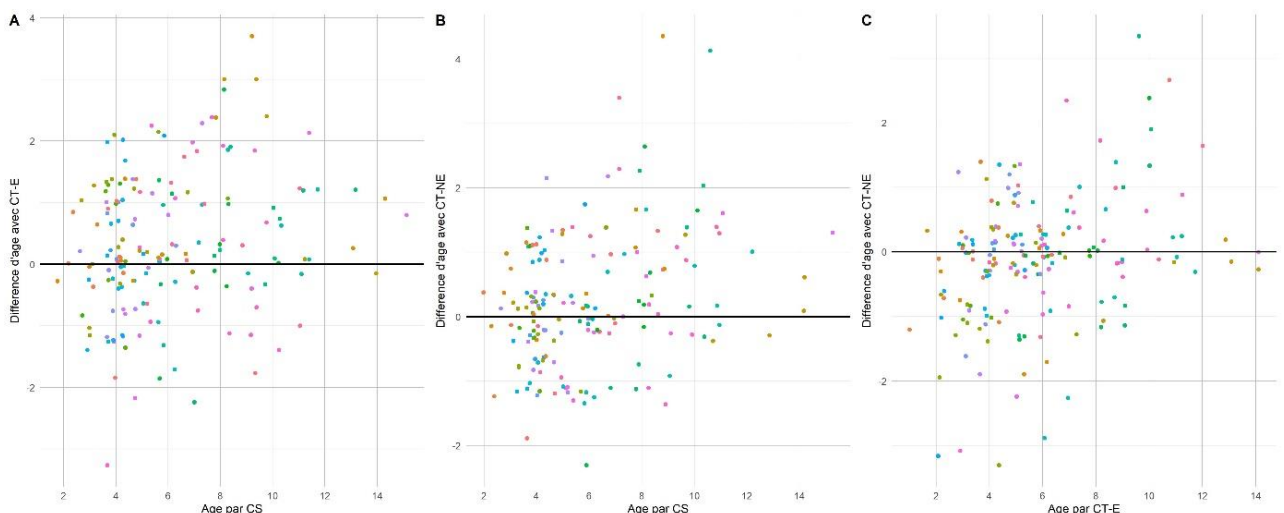


Figure B.1 : Comparaison entre les différentes méthodes de lecture d'âges des individus. A- La différence entre les âges déterminés par coupe sagittale (CS) et ceux par coupe transversale par l'experte (CT-E) en fonction des âges des individus en coupe sagittale (CS). B- La différence entre les âges déterminés par coupe sagittale (CS) et ceux par coupe transversale par la non-experte (CT-NE) en fonction des âges des individus en coupe sagittale (CS). C- La différence entre les âges déterminés par coupe transversale entre l'experte (CT-E) et la non-experte (CT-NE) en fonction des âges des individus en

coupe transversale par l'experte (CT-E). Les couleurs représentent les différents individus échantillonnés.

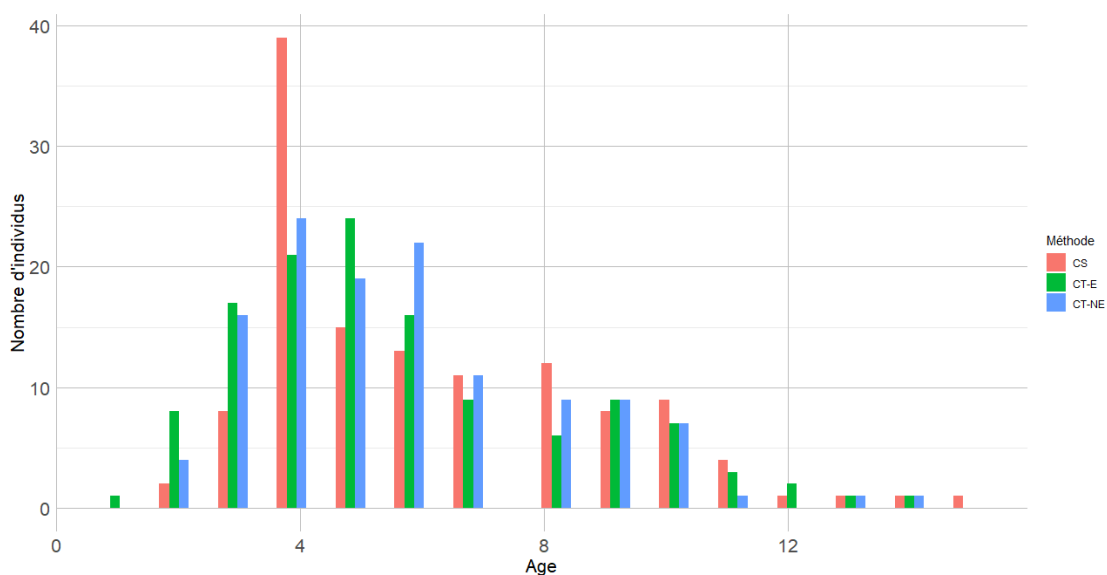


Figure B.2 : Nombre d'individus en fonction de leur âge selon les méthodes utilisées.

Conclusion

Aucun biais majeur n'a été mis en évidence selon la méthode. En effet, une répartition homogène des différents âges est observée (Figure B.2).

Le nombre d'individus estimés à 4 ans par la méthode CS est presque deux fois supérieur à celui des autres méthodes. Cela pourrait résulter d'un biais d'observation, où l'observateur, lors des lectures répétées, pourrait avoir tendance à attribuer plus fréquemment le même âge à des individus présentant des caractéristiques similaires.

Dans la littérature, il semblerait que la méthode de la coupe transversale permette plus facilement d'estimer l'âge des vieux individus. Cette rapide analyse ne confirme pas cette hypothèse. En effet, la répartition des individus âgés est similaire entre les méthodes (Figure 3).

Perspective

Une méthode alternative pour déterminer l'âge des individus consisterait à analyser les concentrations de certains éléments traces tels que le phosphore qui aurait un signal variant selon la saison (de Pontual and Geffen, 2002). Cette approche permettrait de fournir une estimation de l'âge indépendante de l'interprétation de l'observateur.

C. Analyse complémentaire sur l'infestation du nématode de la vessie natatoire *Anguillicola crassus* chez les anguilles provenant de quatre sites camarguais

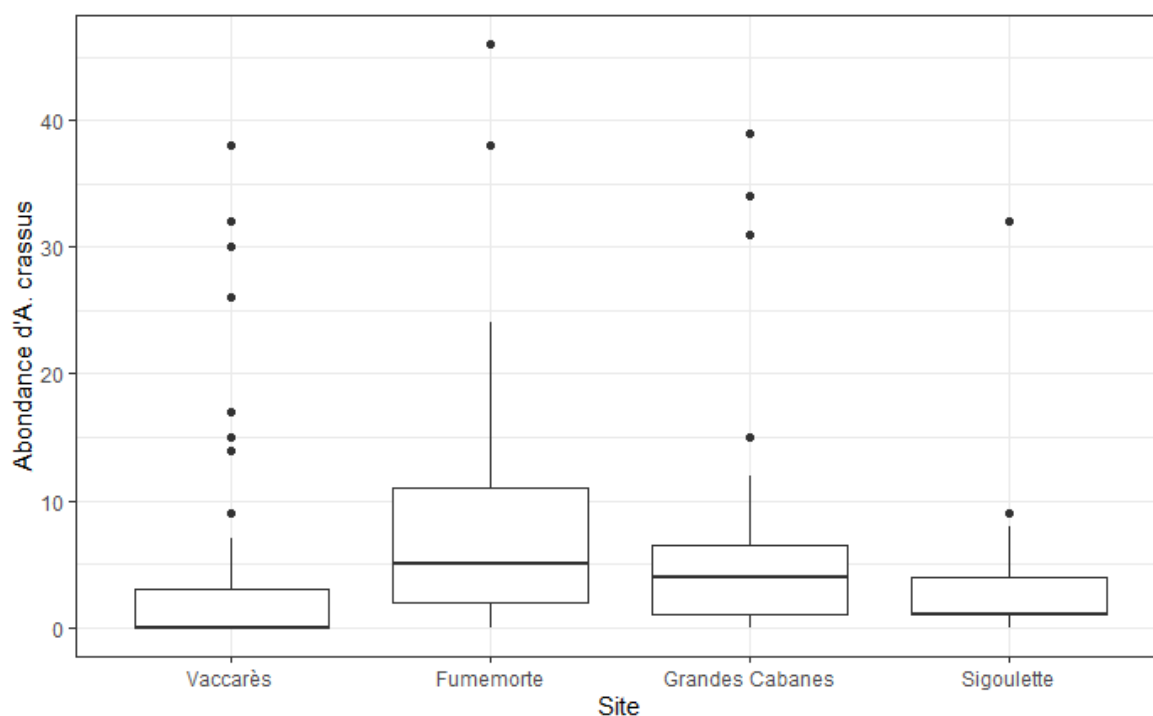


Figure C.1 : Abondance totale (larves et adultes) d'*A. crassus* présent dans la vessie natatoire des anguilles échantillonnées dans quatre sites camarguais. *A noter un individu de Sigoulette avec un total de 96 nématodes a été supprimé car il constituait un outlier comparé aux autres individus.*

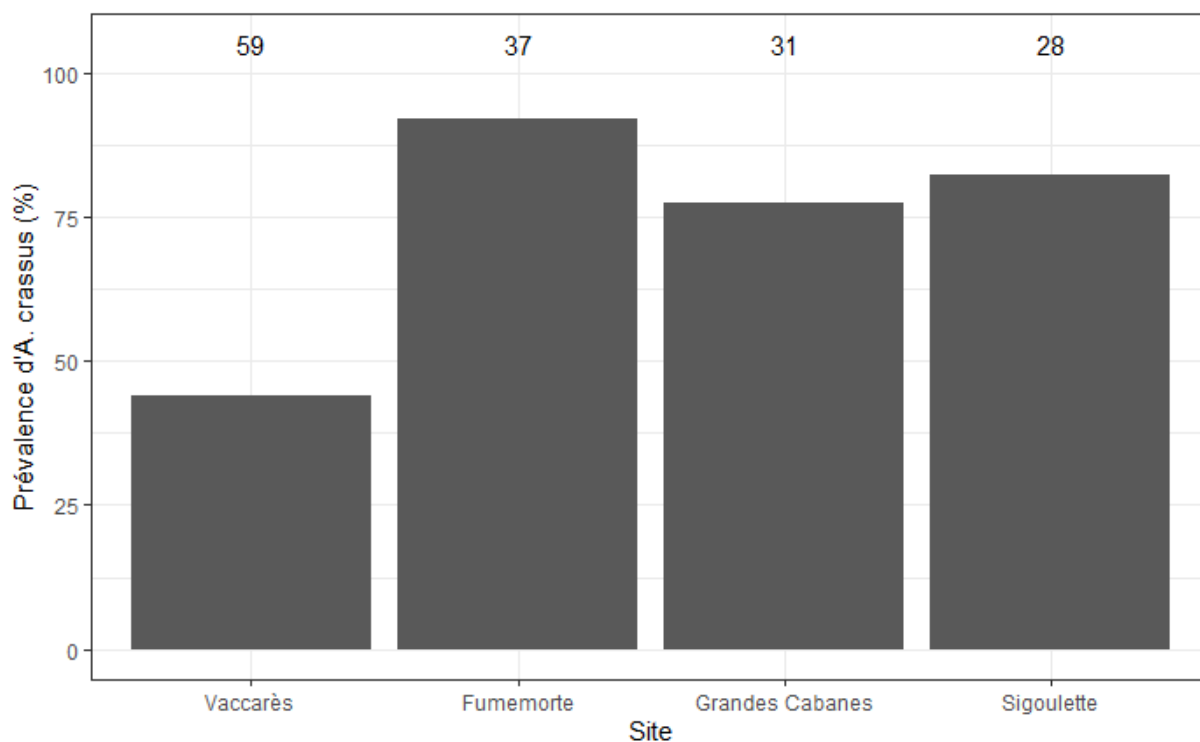


Figure C.2 : Proportion d'individus infestés par *A. crassus* en fonction des sites d'étude. Le nombre d'anguilles échantillonnées est indiqué en noir.

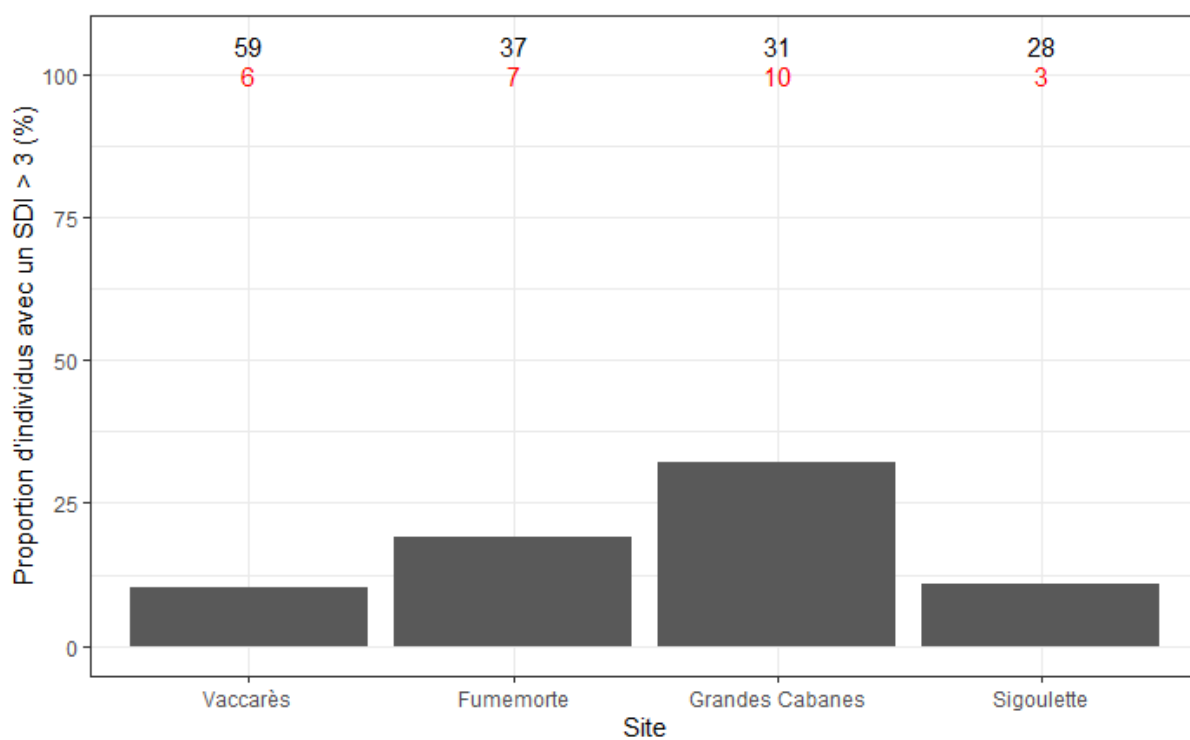


Figure C.3 : Proportion d'individus ayant un SDI > 3. Le nombre total d'anguilles échantillonnées est indiqué en noir et le nombre d'anguilles ayant un SDI > 3 en rouge.

D. Poster « Research cancer in wild fish ... leads to an evaluation of parasitism »

Research cancer in wild fish... leads to an evaluation of parasitism



Sophie Labrut¹, Jordan Meliani², Delphine Nicolas³, Amélie Hoste^{3,4}

¹ LABOCEA, Zoopole, Ploufragan, France – sophie.labrut@laboce.fr

² CREEC (Centre for Ecological and Evolutionary Cancer Research) MIVEGEC – UMR (IRD/CNRS/UM), Montpellier, France

³ Tour du Valat, Research Institute for the conservation of Mediterranean wetlands, Arles, France

⁴ Aix-Marseille Université, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO UM 110, Marseille, France



INTRODUCTION

Two different research studies, one concerning gudgeons (*Gobio gobio*) and common chubs (*Squalius cephalus*), the other one concerning european eels (*Anguilla anguilla*), were conducted in the south of France at different places (rivers near Toulouse (south west of France) and Camargue Delta (south east of France) respectively) and times, in order to detect tumors (by histopathology) in these wild fish living in different environments. These research studies were part of larger studies working on these species and environments.

MATERIAL, METHODS AND RESULTS

- Common chubs (17 animals) and gudgeons (83 animals)** for which only microscopical lesions were available
- **Granulomatous coelomitis** (epithelioid macrophages, few lymphocytes and rare neutrophils), multifocal, mild to moderate, associated to protozoans (consistent with coccidians of the genus *Eimeria*) (in 7.2% of gudgeons) or to metazoans (debris, unidentified) (in 1.2% of gudgeons; in 5.9% of common chubs) or to calcification (in 23,5% of common chubs).
 - Mononucleated to granulomatous **pancreatitis**, multifocal, mild to moderate associated to protozoans (consistent with coccidians of the genus *Eimeria*) (7.2% of gudgeons) ; same protozoans without any inflammation in 6% of gudgeons (Figure 1) ; or to metazoans (debris, unidentified) (in 11,8% of common chubs)
 - Granulomatous **enteritis**, multifocal, mild to moderate associated or not with metazoans (debris, unidentified) in 14,5 % of gudgeons and 47 % of common chubs.

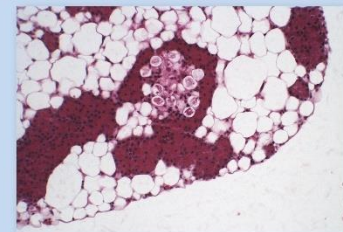


Figure 1. Pancreas. *Eimeria* sp. *Gobio gobio*. HES

European eels (208 animals) from 5 different sites (see map)

- **Anguillicoloides crassus** in swimbladder: noted in 70% of animals (Figure 2).
- **Intestinal cestodes and trematodes** in 26,9% of animals, with or without significant microscopic inflammation (Figure 3).
- **Branchial monogeneans** (consistent with *Pseudactylogyrus* sp.) in 25% of eels, with or without significant microscopic inflammation.
- **Branchial myxozoans** (consistent with *Myxidium* sp.) in 13,9% of eels, with or without (Figure 5) significant microscopic inflammation.
- Granulomatous gastritis/enteritis/dermatitis/pharyngitis, multifocal, mild to moderate, associated or not with metazoans (debris, unidentified) (Figure 4) in 2,9%,12,5% and 10,6% respectively.



Results site by site

	Swimbladder parasites	Intestinal metazoans	Branchial monogeneans	Branchial myxozoans	Granulomatous gastritis	Granulomatous enteritis	Granulomatous dermatitis/pharyngitis
Cabanes (66 animals)	44%	78.8%	3%	1.5%	1.5%	71.7%	0%
Fumemorte (37 animals)	92%	24.3%	35.1%	10.8%	2.7%	5.4%	8.1%
Grandès Cabanes (60 animals)	77%	20%	25.0%	35.2%	0%	3.7%	20%
Sigoulette (25 animals)	87%	37.1%	48.0%	8.0%	11.4%	5.7%	17.1%
Versadou (10 animals)	90%	30%	60%	20%	0%	60%	10%



Figure 2. *Anguillicoloides crassus* in and outside the swimbladder

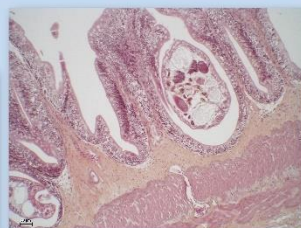


Figure 3. Intestinal cestodes. HES.

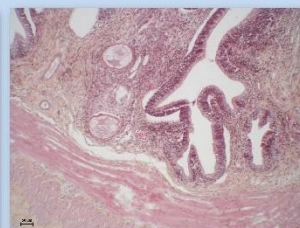


Figure 4. Granulomatous enteritis associated with metazoan parasites. HES.



Figure 5. Branchial myxozoans. HES.

DISCUSSION AND CONCLUSION

- Unfortunately, no tumor was detected in these species, but these studies were an opportunity to establish their health status, particularly their parasitic infestation. In some cases, parasitism was severe enough to affect the life of these animals, particularly in European eels, a critically endangered species, as already reported in other studies.
- More studies are necessary to clarify parasites species and to explain the origin, expansion and impact of parasitism in these wild fish.

References

1. Abdelmonem AA et al. Parasitol Res. 2010. 106 :463-469. DOI 10.1007/s00436-009-1688-2.
2. Filippi JJ et al. Parasitol Res 2013. 112 : 2959-2969. DOI 10.1007/s00436-013-3468-2
3. Lefebvre F et al. Proc R Soc B 280: 20122916. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2916>

Acknowledgements to Elsa Amilhat et Elisabeth Fallex du CEFREM, Perpignan Université for their contribution in the study of *A. crassus*, and to Gwénaële Rousseau and Eric Guilloux for the histological slides.

E. Matériel et méthode de la partie 3.2 sur la détermination de traits d'histoire de vie des anguilles femelles argentées en Camargue

Cette partie est extraite du rapport du stage de Master 2 réalisé par Hugo Vey-Payre en collaboration avec l'OFB, le CEFREM (Université de Perpignan) et la Tour du Valat (Vey-Payre, 2022).

Lecture des otolithes

Le protocole choisi consiste à faciliter la lecture des stries de croissance de l'otolithe pour estimer l'âge de l'anguille (ICES, 2020, 2011, 2009a), cette méthode de lecture des otolithes étant fréquemment décrite et utilisée chez l'anguille européenne (par ex., Durif et al., 2020; Melià et al., 2006; Panfili and Ximénès, 1994). L'otolithe est immergé dans de l'huile à immersion et observé sous la loupe binoculaire en lumière réfléchi sur fond noir, permettant l'observation *in toto* des stries de croissance. Un âge de 0 année est attribué aux civelles car seul l'âge continental est pris en compte ici. Le comptage des stries (blanches ici), qui correspondent aux périodes hivernales, nous permet d'avoir une estimation de l'âge. Un double comptage, par deux expérimentateurs en aveugle, a été réalisé pour confirmer l'estimation (Figure D.1). Les photos sont numérisées grâce à la caméra couplée à la loupe binoculaire (Leica, S9i) en utilisant le logiciel Leica Application Suite (LAS) v4.12 (Leica Microsystems, Switzerland).

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

Modèle de croissance

La distance entre les stries annuelles de croissance a été mesurée à l'aide du logiciel ImageJ (Schneider et al., 2012) à partir des photographies des otolithes immergés dans l'huile à immersion. Pour les otolithes difficiles à lire, les photographies *in toto* (Figure D.1) et les photographies des otolithes poncés et colorés (Figure D.1) ont été superposées afin de repérer les stries. Pour estimer la taille du poisson aux âges antérieurs, une méthode de rétrocalcul permettant de quantifier les incertitudes au niveau des estimations de taille obtenues (Green et al., 2009; Morat et al., 2020) a été utilisée.

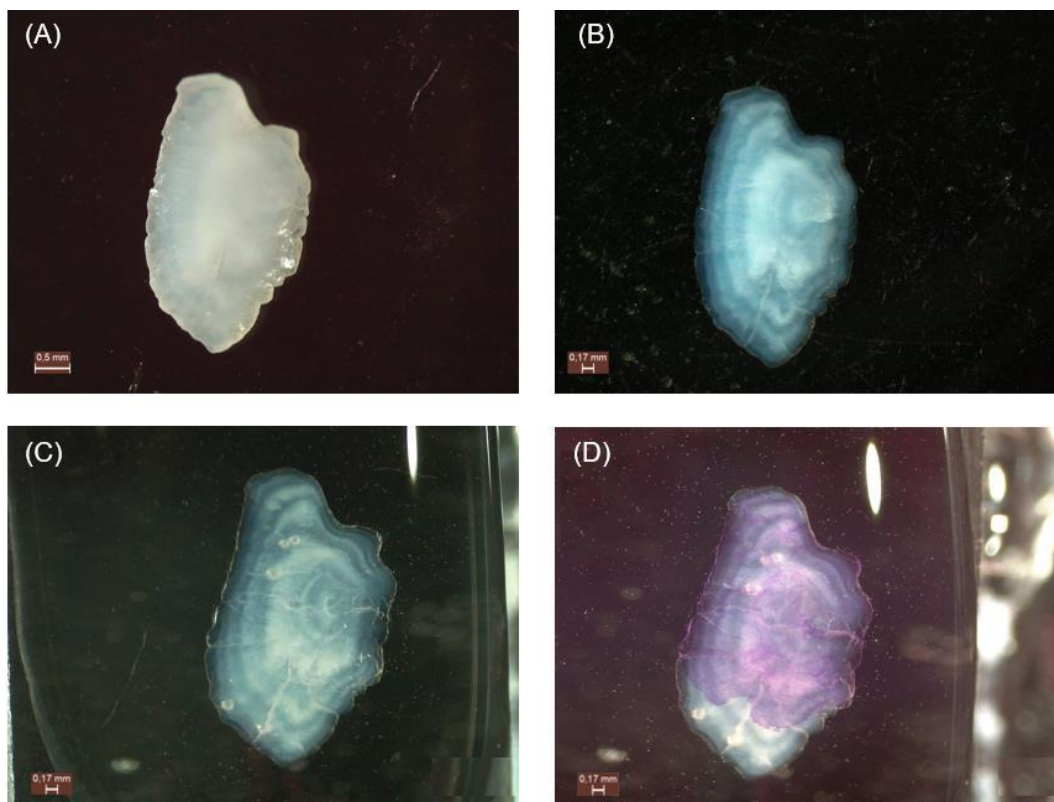


Figure D.1 : Photographies du même otolithe d'*A. anguilla* d'âge estimé de 5 ans et observé sous la loupe binoculaire en lumière réfléchiée (x2) sous différents traitements : (A) à sec ; (B) dans de l'huile à immersion ; (C) poncé ; (D) poncé et traité à l'EDTA 5 % et au bleu de toluidine.

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

$$L_{cpt} = L_{0p} - b \times R_{0p}^c + b \times R_{cpt}^c$$

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

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

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

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

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

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

$$L_T = L_{inf}(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

où L_T est la longueur du poisson estimée à l'âge i , L_{inf} est la longueur asymptotique estimée (longueur supposément atteinte si le poisson grandit indéfiniment), K est le coefficient de croissance et t_0 est l'âge quand la longueur estimée est de zéro. Un modèle bayésien hiérarchique permet de prendre en compte l'autocorrélation des données rétrocalculées de longueur en fonction de l'âge, en ajustant les courbes de croissance individuelle et la courbe de croissance moyenne d'une population. Dû au faible effectif d'individus mâles échantillonnés, seuls les modèles réalisés sur les femelles seront présentés.

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

Analyses statistiques

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

Préalablement à toute analyse, l'homoscédasticité et la normalité des données ont été testées respectivement par le test de Bartlett (Bartlett, 1937; Samaniego, 2011) et le test de Shapiro-Wilk (Shapiro and Wilk, 1965). La normalité de la distribution des paramètres K et L_{inf} a été testée avec le test de normalité d'Anderson-Darling (Anderson and Darling, 1952; D'Agostino, 2017).

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

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