



HAL
open science

Anguille. Analyse des données d'argentine acquises en France

Laurent Beaulaton, Cédric Briand, Pierre-Marie Chapon

► **To cite this version:**

Laurent Beaulaton, Cédric Briand, Pierre-Marie Chapon. Anguille. Analyse des données d'argentine acquises en France. [Rapport de recherche] Onema; INRA; IAV. 2015. hal-03133214

HAL Id: hal-03133214

<https://hal.science/hal-03133214>

Submitted on 5 Feb 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



ANGUILLE

Analyse des données d'argentine acquises en France

Document final

*BEULATON Laurent (Pôle Onema-Inra Gest'Aqua)
BRIAND Cédric (IAV)
CHAPON Pierre-Marie (Pôle Onema-Inra Gest'Aqua)*

2015

SOMMAIRE

I – Tables et figures.....	3
II – Introduction.....	5
III – Sélection des données utilisées.....	5
III.1 – Taille.....	6
III.2 – Poids.....	7
III.3 – Longueur de la nageoire pectorale.....	14
III.4 – Diamètres oculaires.....	17
III.4.1 – Diamètres oculaires horizontaux.....	17
III.4.2 – Diamètres oculaires verticaux.....	20
III.4.3 – Comparaison des diamètres oculaires horizontaux et verticaux.....	23
III.5 – Géolocalisation et caractéristiques des stations.....	27
III.6 – Synthèse.....	28
IV – Analyse des données d'argenture.....	29
IV.1 – Analyse globale.....	29
IV.2 – Influence de la précision de mesure.....	35
IV.3 – Analyse par classe de taille.....	36
V – Conclusion et perspective.....	51
VI – Remerciements.....	52
VII – Bibliographie.....	52

I – TABLES ET FIGURES

Index des illustrations

Figure 1 : nombre d'opérations retenues par année.....	6
Figure 2 : distribution cumulée des tailles et histogramme (encart).....	7
Figure 3 : taille-poids par type de mesure.....	9
Figure 4 : distribution cumulée des poids réellement mesurés et histogramme (encart).....	10
Figure 5 : relation taille-poids (poids réellement mesuré et régression quantile, voir texte).....	11
Figure 6 : distribution cumulée des poids relatif (W_r) et histogramme (encart). Graphique limité à $W_r < 400$ (voir texte).....	13
Figure 7 : distribution des poids réellement mesurés. En rouge, les mesures exclues.....	14
Figure 8 : distribution cumulée des longueurs de la nageoire pectorale et histogramme (encart).....	15
Figure 9 : distribution des longueurs de la nageoire pectorale en fonction de la taille. Courbe rouge : régression quantile (voir texte).....	16
Figure 10 : distribution des longueurs de la nageoire pectorale en fonction de la taille : écart à la médiane (en rouge +/- 50 %, limite choisie pour exclure des données, voir texte).....	17
Figure 11 : distribution cumulée des diamètres oculaires horizontaux et histogramme (encart).....	18
Figure 12 : distribution des diamètres oculaires horizontaux en fonction de la taille. Courbe rouge : régression quantile (voir texte).....	19
Figure 13 : distribution des diamètres oculaires horizontaux en fonction de la taille : écart à la médiane.....	20
Figure 14 : distribution cumulée des diamètres oculaires verticaux et histogramme (encart).....	21
Figure 15 : distribution des diamètres oculaires verticaux en fonction de la taille. Courbe rouge : régression quantile (voir texte).....	22
Figure 16 : distribution des diamètres oculaires verticaux en fonction de la taille : écart à la médiane.....	23
Figure 17 : distribution des diamètres oculaires verticaux (bleu) et horizontaux (rouge).....	24
Figure 18 : relation entre les diamètres oculaires verticaux et horizontaux. La courbe verte représente des diamètres horizontaux et verticaux égaux.....	25
Figure 19 : exemple d'ellipse en fonction de l'excentricité (e).....	26
Figure 20 : distribution cumulée de l'excentricité mesurée et histogramme (encart).....	27
Figure 21 : répartition des stations utilisées.....	28
Figure 22 : distribution des stades de maturité de Durif et al. (2009) en fonction de la taille et des indices oculaire de Pankhurst (1982). Les lignes grises représentent les différentes valeurs utilisées pour l'analyse des indices oculaires (voir texte).....	30
Figure 23 : distribution de l'indice oculaire en fonction des stades de maturité de Durif et al. (2009). Les lignes grises représentent les différentes valeurs utilisées pour l'analyse des indices oculaires (voir texte).....	31
Figure 24 : distribution de l'indice oculaire en fonction des stades de maturité reclassé. Les lignes grises représentent les différentes valeurs utilisées pour l'analyse des indices oculaires (voir texte).....	33
Figure 25 : nombre d'anguilles argentées en fonction de la précision de mesure des diamètres oculaires et de la nageoire pectorale.....	36
Figure 26 : proportion d'anguilles argentées par classe de taille et de distance à la mer, résultat brut.....	39
Figure 27 : effet de la variable année sur la probabilité d'argenteure (voir texte).....	42
Figure 28 : effet de la variable mois sur la probabilité d'argenteure (voir texte).....	43
Figure 29 : effet de la variable taille sur la probabilité d'argenteure (voir texte).....	44
Figure 30 : effet de la variable densité des [300, 450] sur la probabilité d'argenteure de chacune des classes de	

taille (voir texte). Les tirets représentent en bas, les anguilles non argentées, en haut les anguilles argentées.	45
Figure 31 : proportion d'argentée de la classe]300, 450] prédit (voir texte) sur le réseau hydrographique français.	46
Figure 32 : proportion d'argentée de la classe]450, 600] prédit (voir texte) sur le réseau hydrographique français.	47
Figure 33 : proportion d'argentée de la classe]600, 750] prédit (voir texte) sur le réseau hydrographique français.	48
Figure 34 : proportion d'argentée de la classe 750+ prédit (voir texte) sur le réseau hydrographique français.	49
Figure 35 : sex-ratio : proportion d'argentée femelles.	50
Figure 36 : proportion d'argentée femelles de petites tailles (<600 mm).	51

Index des tables

Tableau 1 : Type de mesure de poids.	8
Tableau 2 : coefficients de la régression quantile (75%) du poids en fonction de la taille.	12
Tableau 3 : comparaison entre les poids (g) mesurées et ceux calculés (W_s) avec la régression quantile (75%).	12
Tableau 4 : coefficients de la régression quantile (50%) de la longueur de la nageoire pectorale en fonction de la taille.	16
Tableau 5 : coefficients de la régression quantile (50%) du diamètre oculaire horizontal en fonction de la taille.	19
Tableau 6 : coefficients de la régression quantile (50%) du diamètre oculaire vertical en fonction de la taille.	22
Tableau 7 : synthèse des critères d'exclusion et nombre d'enregistrements exclus.	29
Tableau 8 : Réanalyse de la puissance de classification de Durif et al. (2009).	32
Tableau 9 : statistiques sommaires des tailles (en mm) par stade.	34
Tableau 10 : statistiques sommaires des poids (en g) par stade.	34
Tableau 11 : statistiques sommaires des poids relatifs W_r (en g, voir III.2) par stade.	34
Tableau 12 : statistiques sommaires des indices oculaires par stade.	34
Tableau 13 : statistiques sommaires des longueurs des nageoires pectorale (en % de la taille) par stade.	35
Tableau 14 : répartition par stade des anguilles en fonction de la précision de mesure des diamètres oculaires et de la nageoire pectorale.	35
Tableau 15 : nombre et proportion d'anguilles sélectionnées par classe de taille (en mm, ligne) et de distance à la mer (en km, colonne).	37
Tableau 16 : répartition des anguilles par classe de taille (en mm, ligne) et stade (colonne) pour la classe de distance à la mer "<100 km".	37
Tableau 17 : distribution de la taille (en mm) des anguilles jaunes par classe de taille.	37
Tableau 18 : distribution du poids (en g) des anguilles jaunes par classe de taille.	38
Tableau 19 : distribution de la taille (en mm) des anguilles argentées par classe de taille.	38
Tableau 20 : distribution du poids (en g) des anguilles argentées par classe de taille.	38
Tableau 21 : performance (AIC) des modèles testés pour analyser la proportion d'anguilles argentées (voir texte).	40

II – INTRODUCTION

Compte tenu de l'état du stock d'anguille européenne, classée en danger critique d'extinction (CR) par l'UICN (Jacoby et al., 2015) et à l'annexe II de la CITES, un règlement de l'Union Européenne (1100/2007) a été édicté et demande à chaque État Membre de produire un plan de gestion de l'espèce. Ce règlement donne en particulier un objectif quantitatif à atteindre en termes de biomasse d'anguilles argentée (article 2.4).

Il existe en France environ 1200 bassins versants et il est illusoire de pouvoir suivre sur chacun les dévalaisons d'anguilles argentées. Aussi il a été décidé d'évaluer la biomasse d'anguilles argentées à partir des données de pêche électrique et d'un modèle (Eel Density Analysis : EDA) (*Plan de gestion anguille de la France. Application du règlement R(CE) n°1100/2007 du 18 septembre 2007. Volet national.*, 2010). Les pêches électriques capturant, *a priori*, essentiellement des anguilles jaunes, le modèle EDA utilise un taux de conversion donnant la proportion d'anguilles argentées au sein de ces anguilles. Jusqu'à présent, ce taux était considéré comme constant (5%, Jouanin *et al.*, 2012).

Afin d'améliorer ce paramètre, il a été décidé de collecter des données sur la composition réelle de chacun des stades d'anguilles capturées au cours des pêches électriques du réseau RCS, suivant le protocole établi par Beaulaton et Pénil (2009).

Ce document a pour objet d'analyser ces données, en particulier dans un objectif d'obtenir un taux de conversion plus réaliste pour EDA.

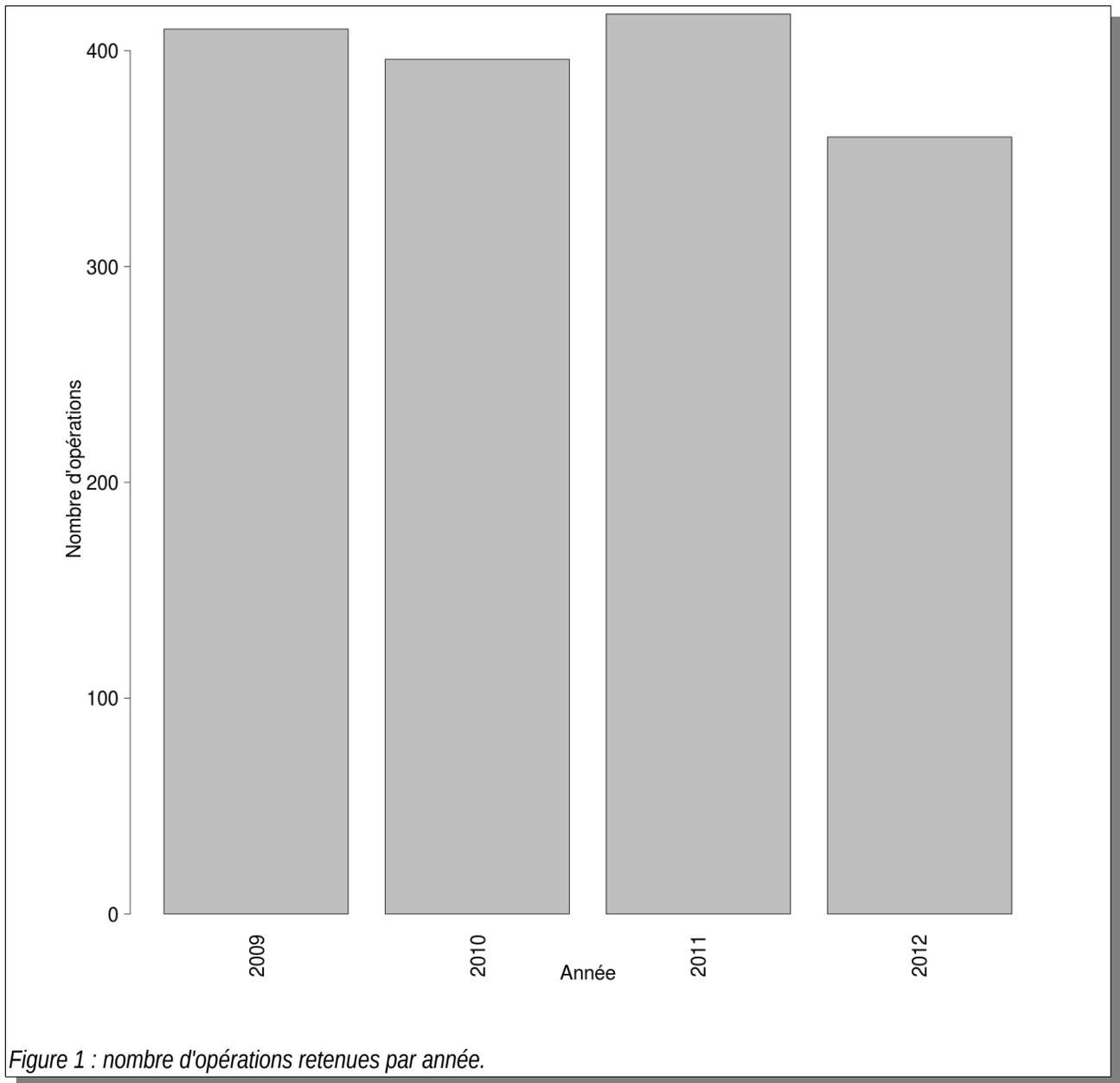
III – SÉLECTION DES DONNÉES UTILISÉES

Ce rapport a été rédigé à partir de données extraites de la base de données BDMAP le 20/06/2014.

Nous avons sélectionné les données acquises depuis le 01/01/2009.

Nous avons sélectionné les anguilles mesurées individuellement (32446).

Les données d'indice oculaire sont disponibles sur 1583 opérations réparties sur 797 stations (Figure 1).



Nous avons effectué quelques vérifications de données afin d'écartier les données erronées (a minima suspectes).

III.1 – Taille

Il y a 32444 mesures de taille. La Figure 2 donne la distribution de ces mesures ; 7 anguilles ont une mesure de moins de 55 mm et 2 n'ont pas de taille, elles sont exclues.

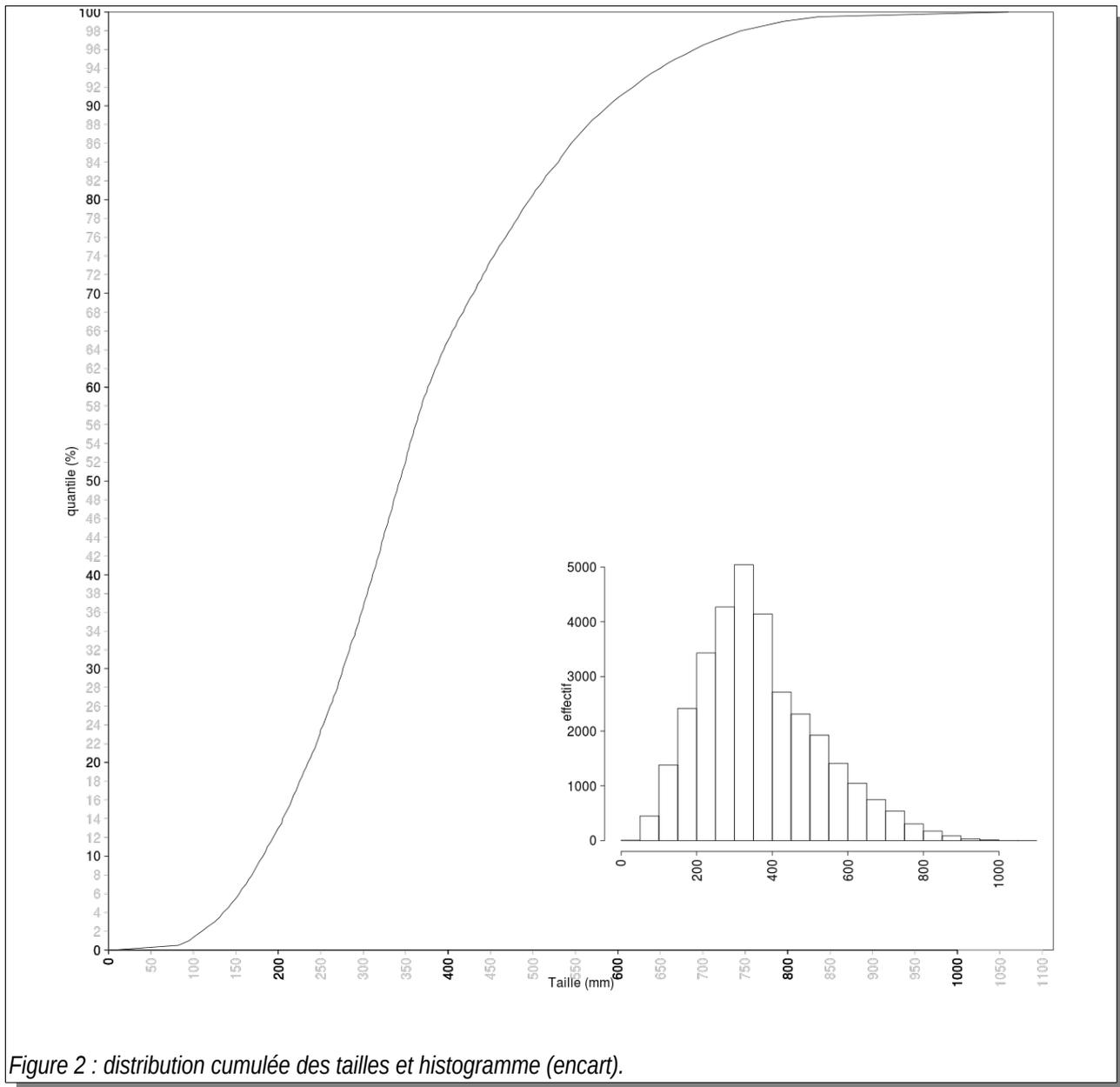


Figure 2 : distribution cumulée des tailles et histogramme (encart).

III.2 – Poids

Les différents types de poids mesurés sont donnés au Tableau 1. L'examen des courbes taille-poids (Figure 3) montre que :

- les poids catégorisés comme « autre cas » semblent être en fait des poids calculés à partir d'une relation taille-poids ;
- au moins deux relations taille-poids ont été utilisées pour les poids « estimé à partir de stations de la DR », dont une est manifestement erronée (poids d'environ 500 g pour des anguilles de 800 mm) ;
- les poids catégorisés comme « non renseigné » semble être des poids mesurés (nous les considérons comme tels par la suite) ;
- il existe manifestement des poids erronés dans les poids mesurés (par exemple des poids d'environ 100 g pour des anguilles de moins de 200 mm).

Parmi les 32446 anguilles, 590 ont un poids de 0 g et 31 n'ont pas de poids. Les poids ont été réellement mesurés (« Mesure réelle » et « Non renseigné ») sur 28509 anguilles.

Tableau 1 : Type de mesure de poids.

Type de mesure	nombre d'anguilles
autre cas	188
Estimé à partir de stations de la DR	2260
Estimé à partir de stations du même département	884
Mesure réelle	24611
Non renseigné	4503

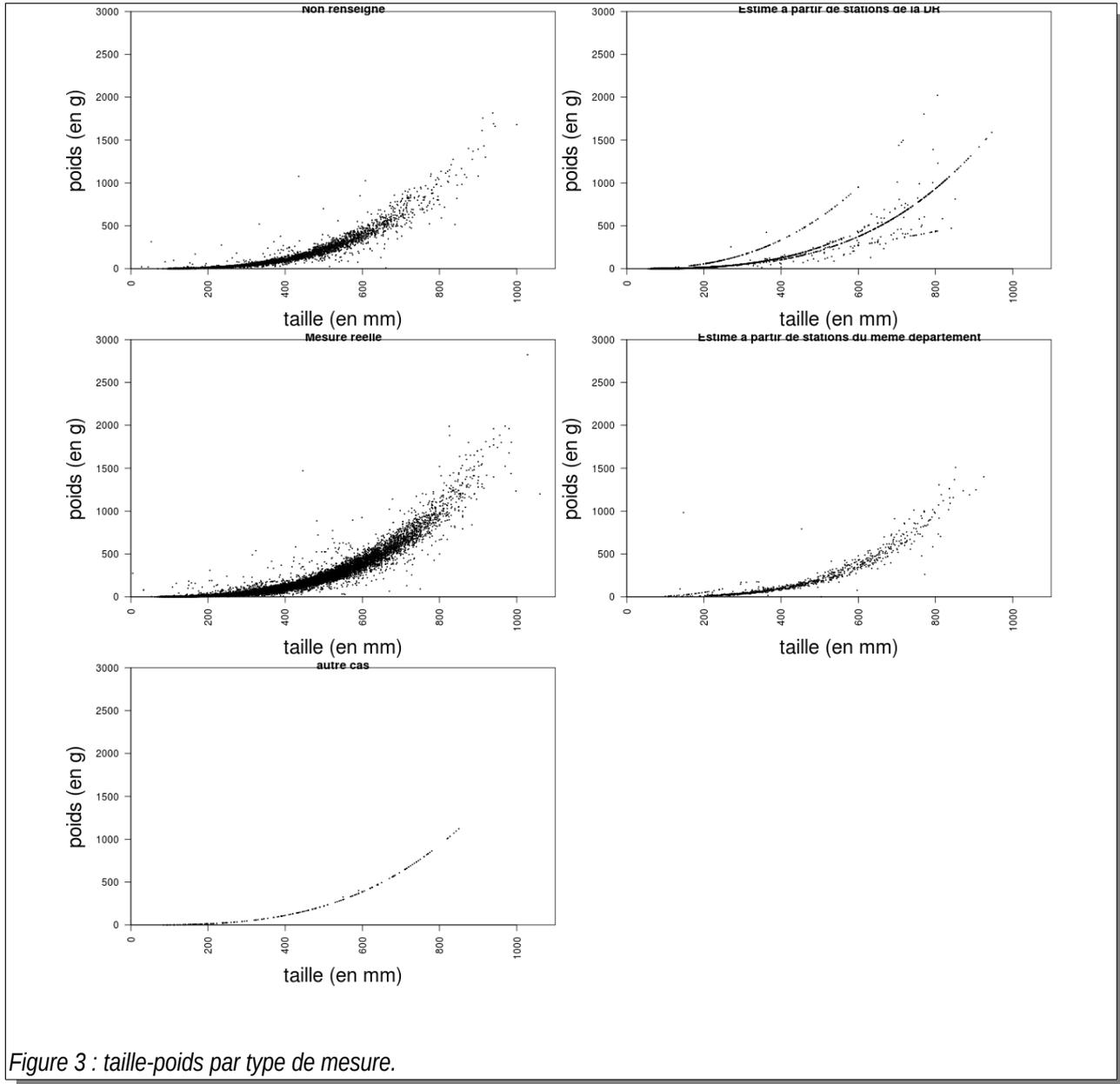


Figure 3 : taille-poids par type de mesure.

La Figure 4 montre la distribution des poids réellement mesurés.

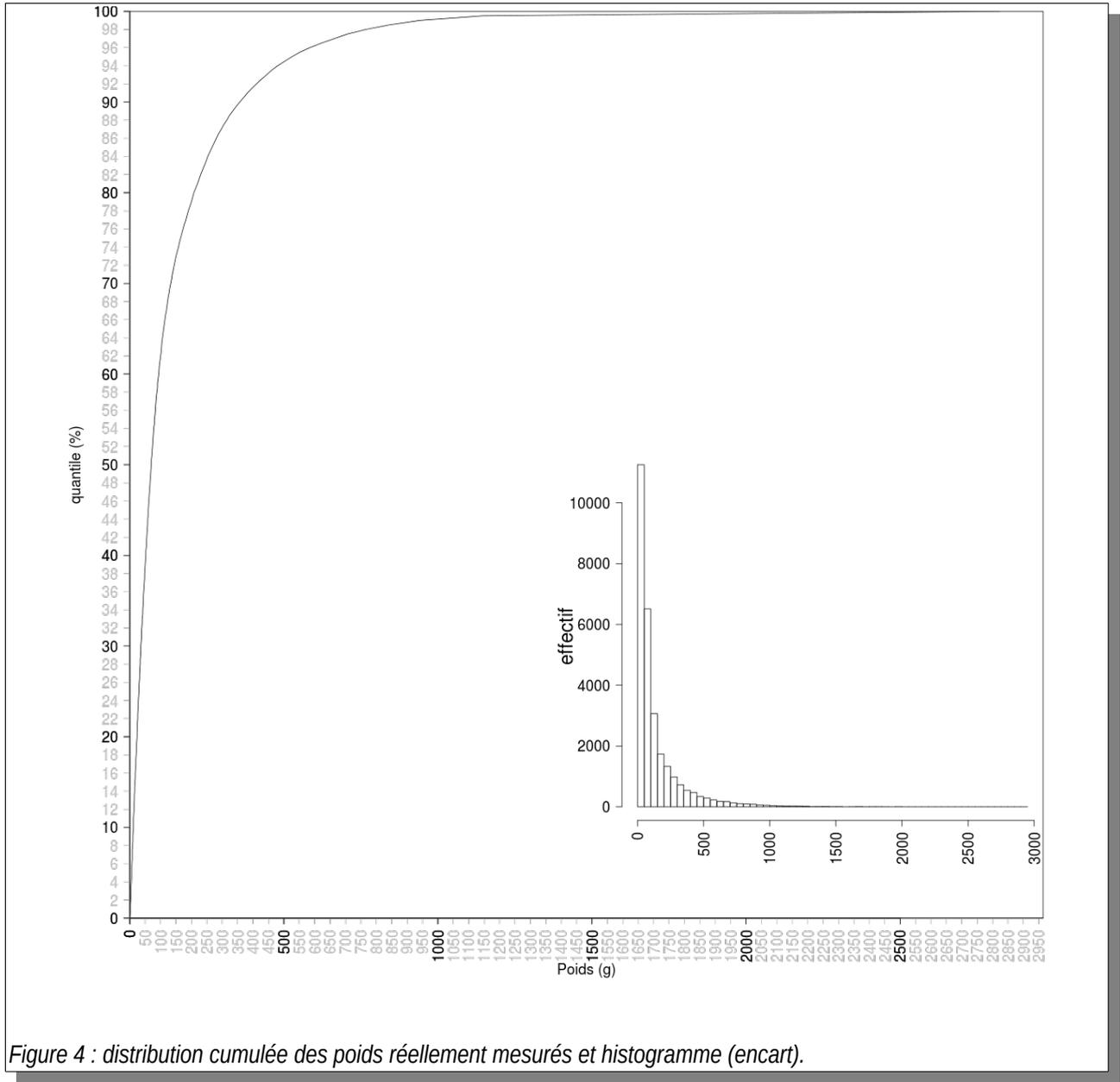
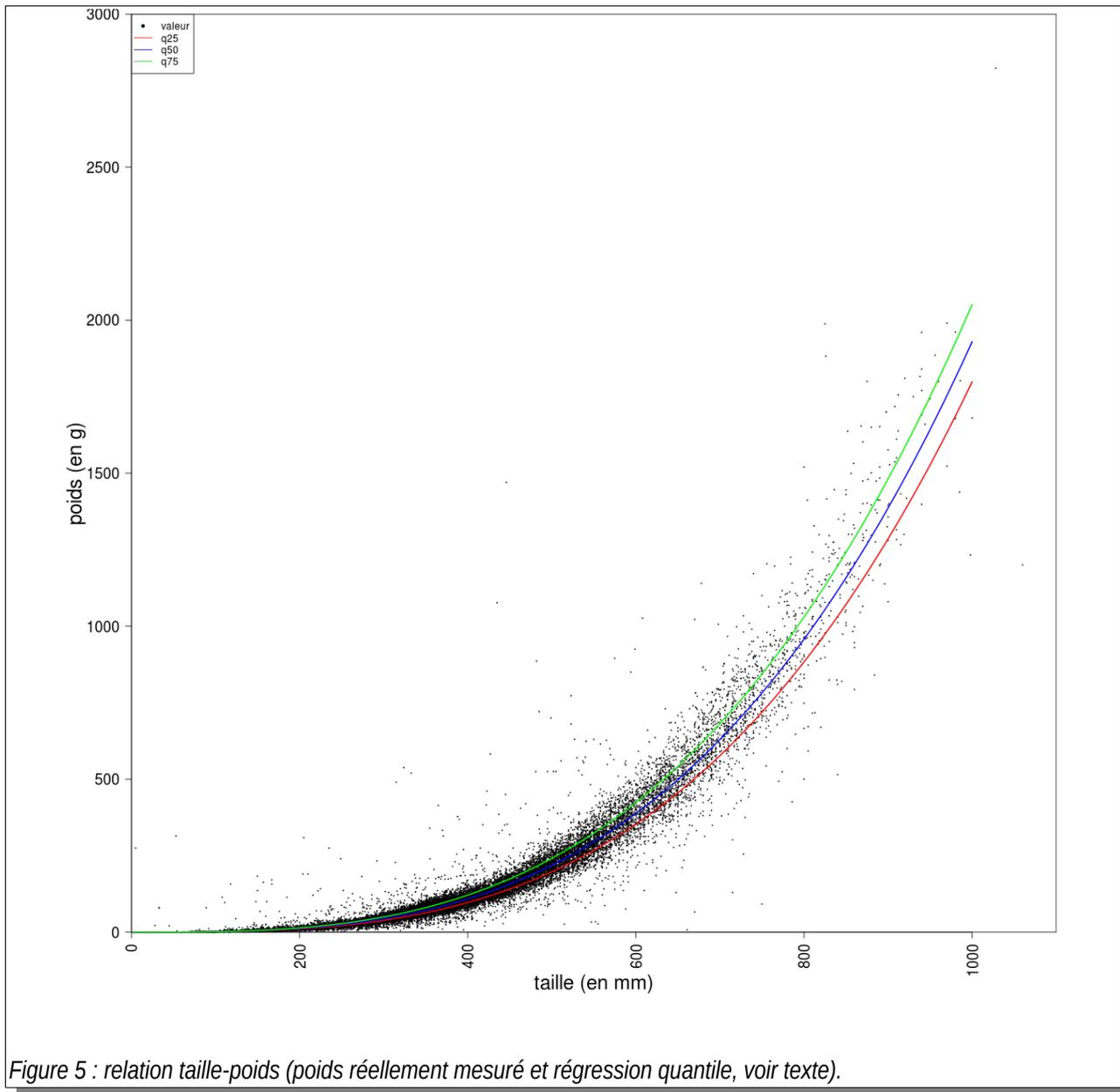


Figure 4 : distribution cumulée des poids réellement mesurés et histogramme (encart).

La courbe taille-poids a été ajustée par une régression quantile (bibliothèque quantreg : Koenker, 2013) du logarithme népérien du poids en fonction du logarithme népérien de la taille. Nous utilisons les quantiles 25 %, 50 % et 75 % pour la représentation graphique (Figure 5).



Le coefficient de condition est calculé en faisant le rapport du poids mesuré à un poids standard (calculé à partir d'une équation prenant en compte la taille). Nous utiliserons la méthode conseillée par Blackwell *et al.* (2000), à savoir le poids relatif (relative weight, W_r), qui utilise la régression quantile 75 % pour calculer le poids standard (W_s). Les coefficients de la régression sont donnés au Tableau 2 et les résultats par classe de taille au Tableau 3 et sur la courbe verte de la Figure 5.

Tableau 2 : coefficients de la régression quantile (75%) du poids en fonction de la taille.

	Value	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-13.703	0.022	-636.277	0.000
log(lo_taille)	3.088	0.004	861.770	0.000

Tableau 3 : comparaison entre les poids (g) mesurées et ceux calculés (W_s) avec la régression quantile (75%).
*pour les poids mesurés +/- 10mm ; ** quantile 5 % et quantile 95 %

taille (en mm)*	nombre de mesures	médiane	min - max **	quantile 75	W_s
100	174	2.0	[1 - 3.3]	2.0	1.7
150	567	5.0	[2.3 - 10]	6.0	5.9
200	832	12.0	[8 - 18.4]	14.0	14.2
250	1283	24.0	[16 - 35]	28.0	28.4
300	1651	44.0	[30 - 60]	49.5	49.8
350	1768	72.5	[51.4 - 98]	82.0	80.2
400	1029	107.0	[77 - 142]	119.0	121.1
450	847	154.0	[112 - 195]	171.0	174.2
500	700	218.0	[162 - 284]	243.0	241.2
550	561	296.0	[223 - 380]	324.0	323.8
600	342	388.0	[297.1 - 494.9]	431.5	423.6
650	252	497.5	[366 - 636.2]	540.0	542.3
700	181	656.0	[506 - 814]	714.0	681.8
750	98	802.0	[667.7 - 952.1]	861.0	843.6
800	52	962.5	[669.3 - 1176.5]	1060.2	1029.6
850	36	1200.5	[980.8 - 1507.2]	1307.8	1241.6
900	14	1397.0	[1117.7 - 1706.3]	1566.2	1481.2
950	3	1743.0	[1668.3 - 1870.8]	1814.0	1750.3
1000	2	1456.5	[1255.3 - 1657.7]	1568.2	2050.7

La Figure 6 montre la distribution des poids relatifs. À noter que pour des raisons de lisibilité, les poids relatifs supérieur à 400 ne sont pas affichés. Cela concerne 61 individus. Compte tenu de la distribution et du mode de calcul, nous décidons d'exclure les individus dont le W_r est inférieur à 25 (76 anguilles) ou supérieur à 200 (247 anguilles). Soit ces individus sont extrêmement atypiques, soit il y a une erreur de relevé ou de saisie du poids et / ou de la taille. La Figure 7 illustre les individus exclus.

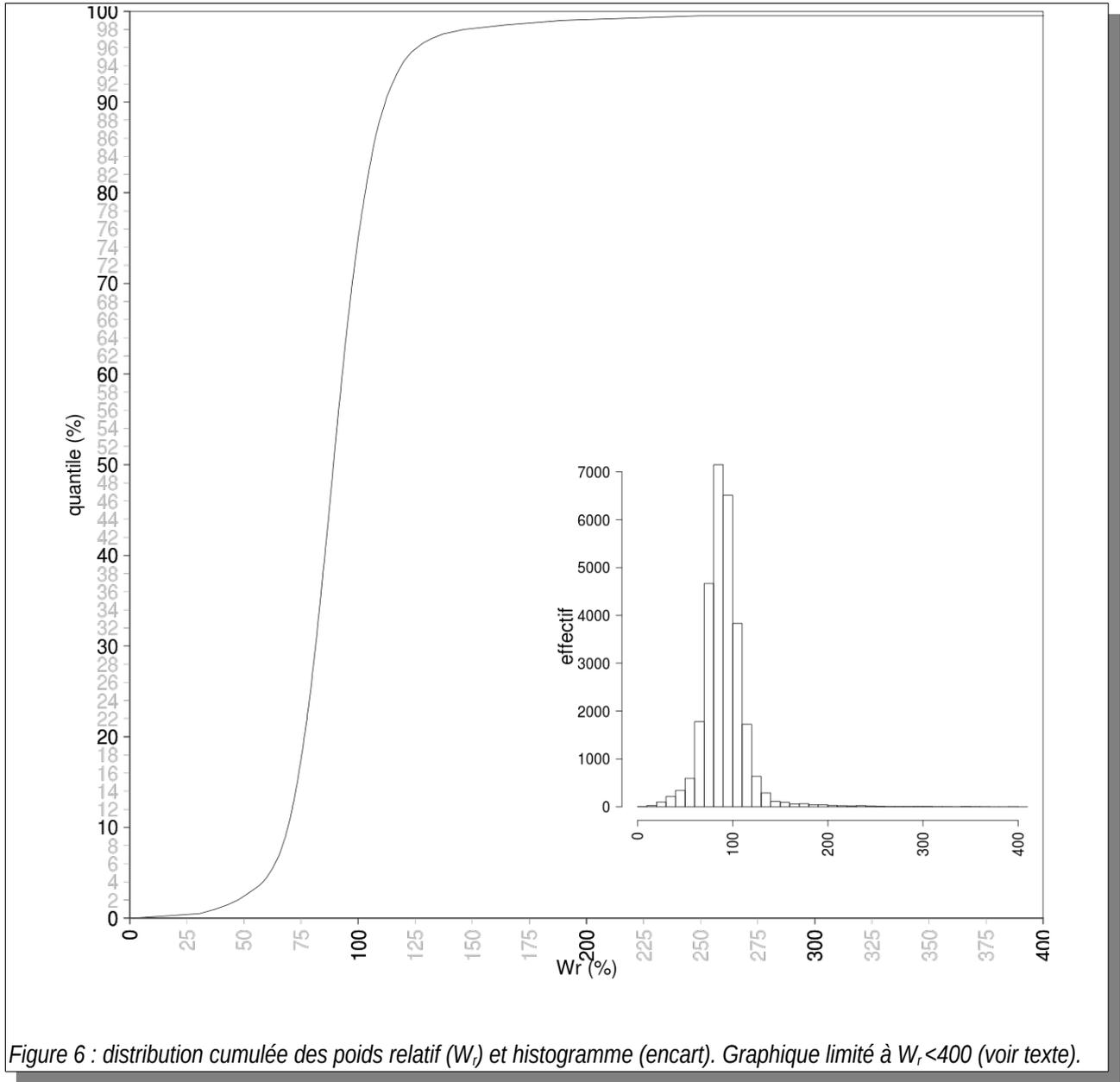
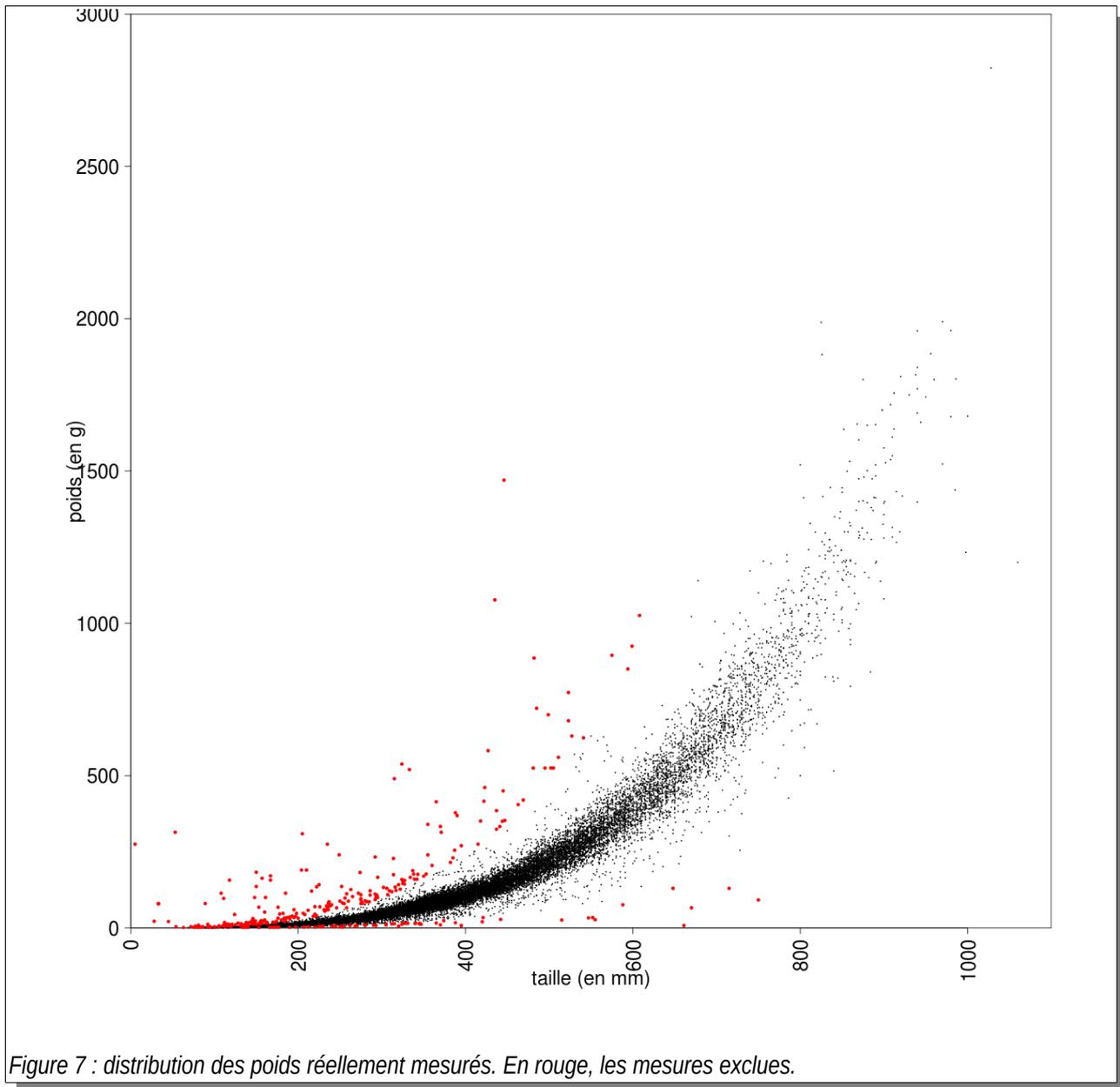


Figure 6 : distribution cumulée des poids relatif (W_r) et histogramme (encart). Graphique limité à $W_r < 400$ (voir texte).



III.3 – Longueur de la nageoire pectorale

La longueur de la nageoire pectorale a été mesurée 19329 anguilles. Parmi celles-ci, 30 ont une longueur de nageoire pectorale supérieure à 100 mm. Elles sont exclues des traitements ultérieurs. De même, 102 anguilles mesurent moins de 250 mm, taille minimale des anguilles devant faire l'objet du protocole indice oculaire (Beaulaton and Pénil, 2009).

La distribution de ces mesures est donnée à la Figure 8. La longueur de la nageoire pectorale en fonction de la taille est donnée à la Figure 9. Nous calibrons une régression quantile (50%) sur cette relation (Tableau 4).

Nous quantifions l'écart à la médiane (quantile 50%), exprimé en pourcentage, comme : $\frac{L_n - L_{np}}{L_{np}}$, avec L_n la mesure et L_{np} la prédiction avec la régression quantile (Figure 10). L'analyse de la distribution nous conduit à

exclure les individus ayant une longueur de nageoire pectorale présentant un écart à la médiane de plus de 50 %.
 Ce sont ainsi en tout 386 mesures qui sont exclues.

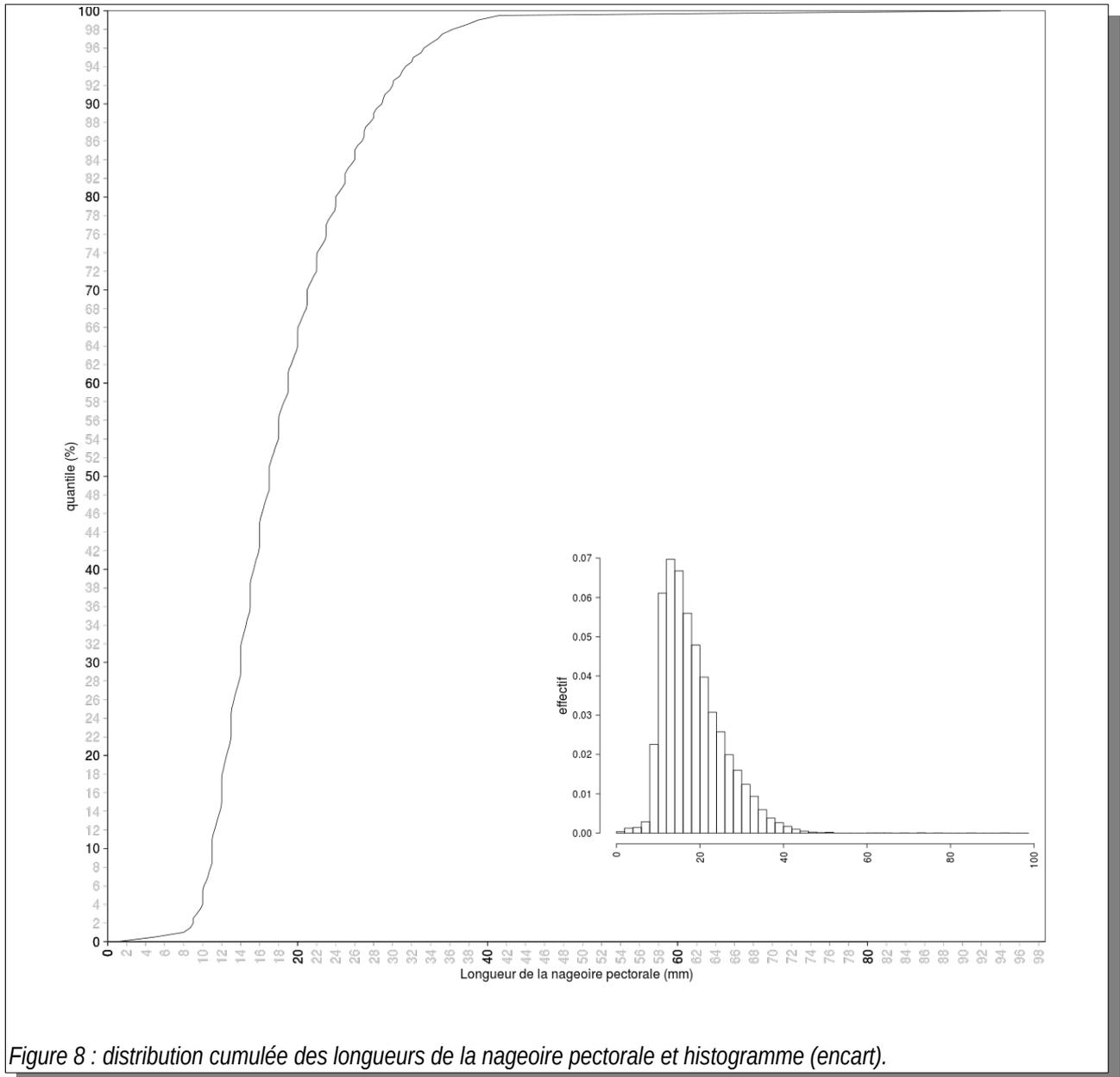


Figure 8 : distribution cumulée des longueurs de la nageoire pectorale et histogramme (encart).

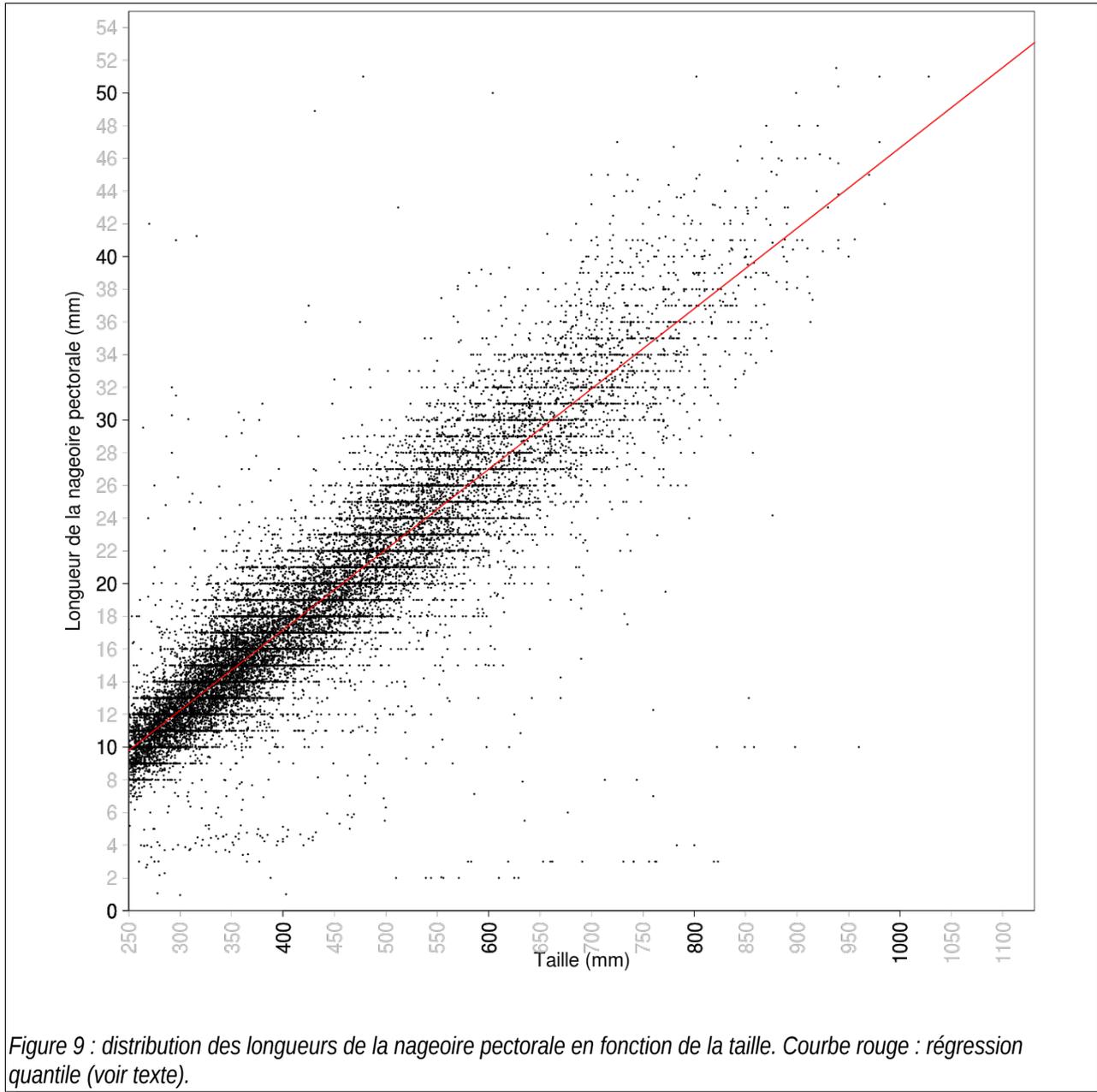


Tableau 4 : coefficients de la régression quantile (50%) de la longueur de la nageoire pectorale en fonction de la taille.

	Value	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-2.499	0.068	-36.479	0.000
lo_taille	0.049	0.000	268.984	0.000

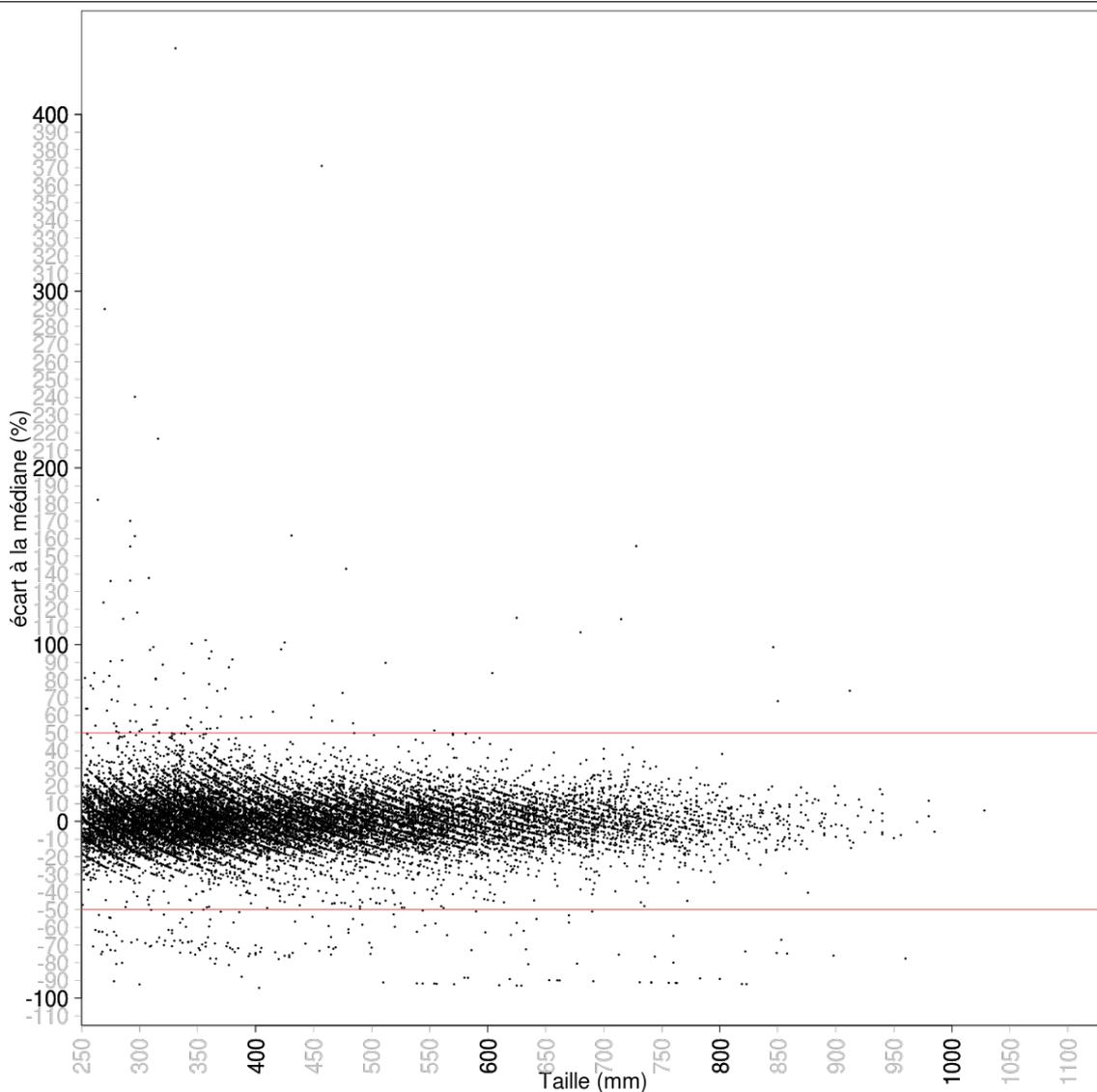


Figure 10 : distribution des longueurs de la nageoire pectorale en fonction de la taille : écart à la médiane (en rouge -/ + 50 %, limite choisie pour exclure des données, voir texte).

III.4 – Diamètres oculaires

III.4.1 – Diamètres oculaires horizontaux

Le diamètre horizontal a été mesuré sur 19331 anguilles. Parmi celles-ci, 39 ont un diamètre oculaire horizontal supérieure à 20 mm. Elles sont exclus des traitements ultérieurs. De même, 103 anguilles mesurent moins de 250 mm, taille minimale des anguilles devant faire l'objet du protocole indice oculaire (Beaulaton and Pénil, 2009).

La distribution de ces mesures est donnée à la Figure 11. Le diamètre oculaire horizontal en fonction de la

taille est donnée à la Figure 12. À partir d'une régression quantile (50%) sur cette relation (Tableau 5), nous quantifions l'écart à la médiane (quantile 50%), exprimé en pourcentage, comme : $\frac{O_h - O_{hp}}{O_{hp}}$, avec O_h la mesure et O_{hp} la prédiction avec la régression quantile (Figure 13). Au vu des données, nous excluons 146 anguilles ayant une longueur de nageoire pectorale présentant un écart à la médiane de plus de 150 %.

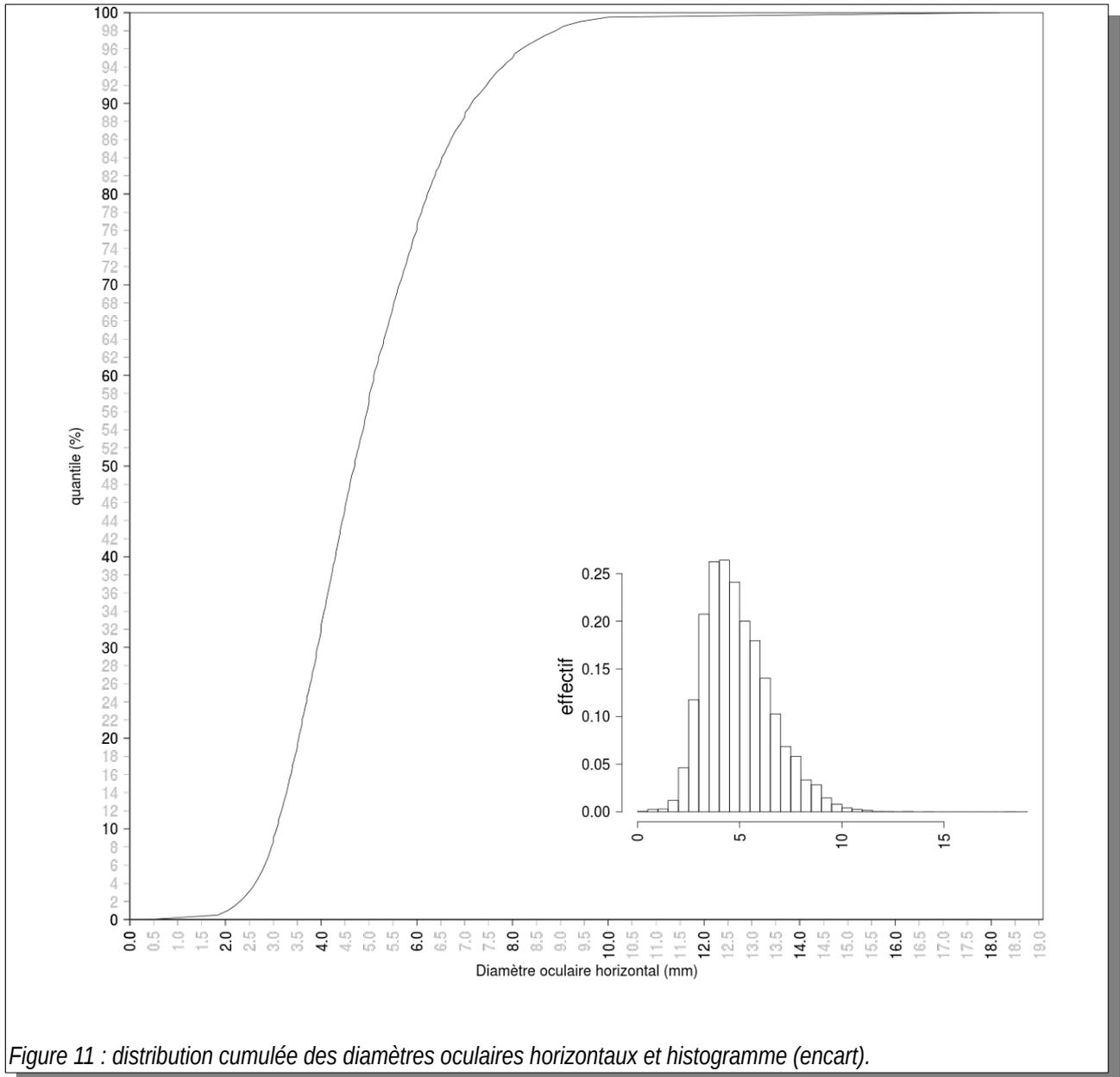


Figure 11 : distribution cumulée des diamètres oculaires horizontaux et histogramme (encart).

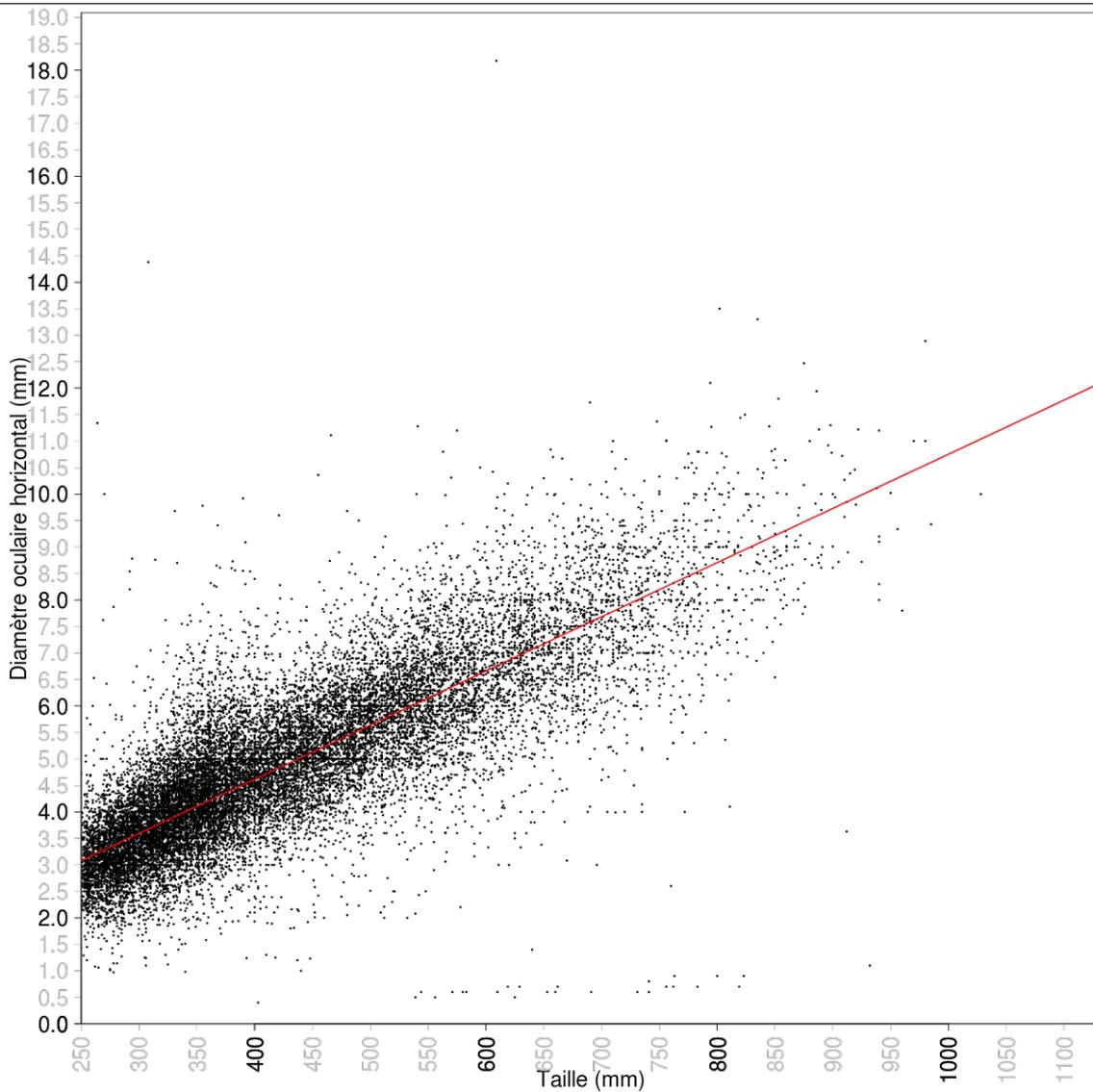


Figure 12 : distribution des diamètres oculaires horizontaux en fonction de la taille. Courbe rouge : régression quantile (voir texte).

Tableau 5 : coefficients de la régression quantile (50%) du diamètre oculaire horizontal en fonction de la taille.

	Value	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.525	0.025	20.998	0.000
lo_taille	0.010	0.000	164.737	0.000

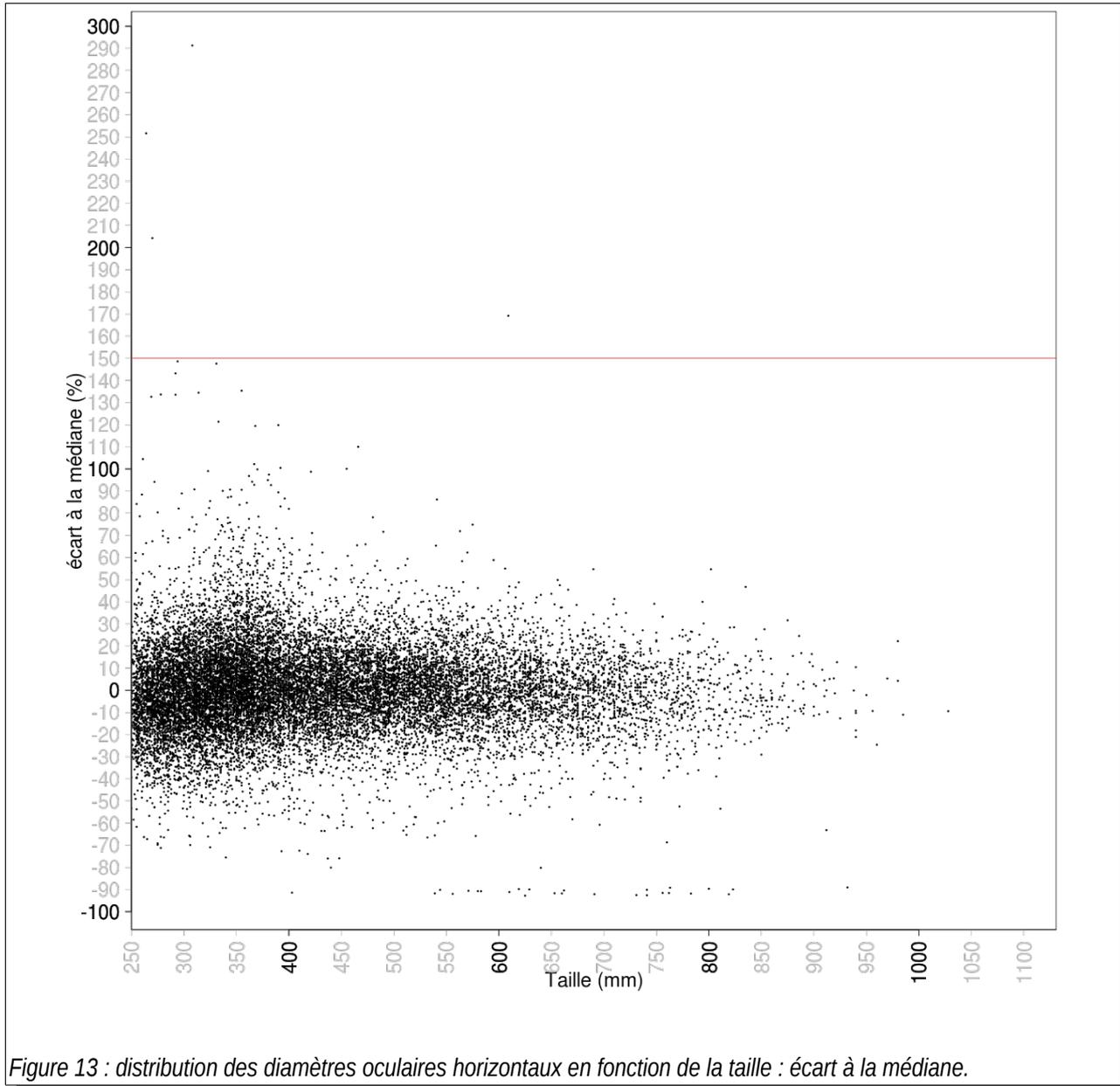


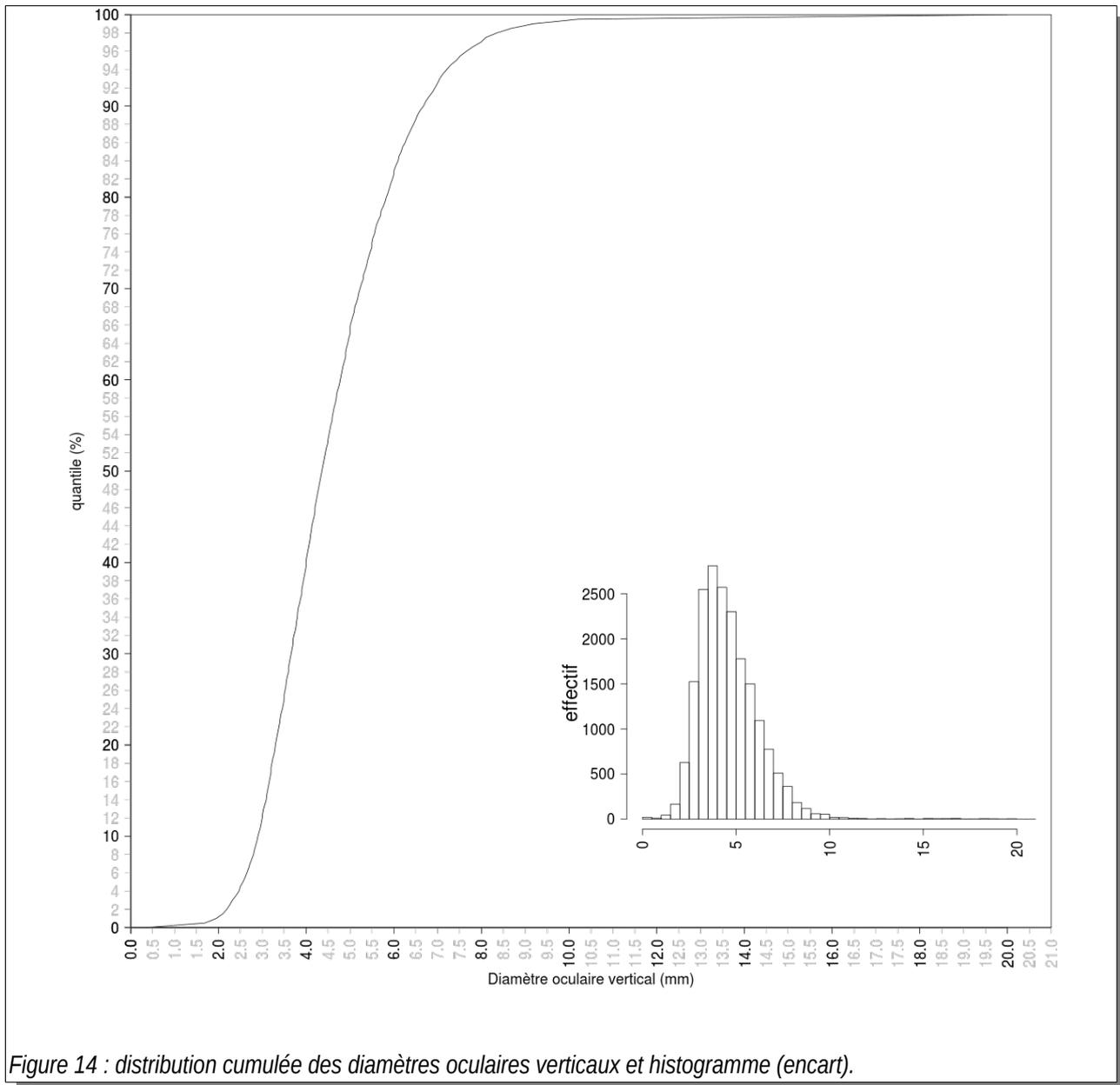
Figure 13 : distribution des diamètres oculaires horizontaux en fonction de la taille : écart à la médiane.

III.4.2 – Diamètres oculaires verticaux

Le diamètre vertical a été mesuré 19331 anguilles. Parmi celles-ci, 69 ont un diamètre oculaire vertical supérieure à 20 mm. Elles sont exclus des traitements ultérieures. De même, 103 anguilles mesurent moins de 250 mm, taille minimale des anguilles devant faire l'objet du protocole indice oculaire (Beaulaton and Penil 2009).

La distribution de ces mesures est donnée à la Figure 14. Le diamètre oculaire vertical en fonction de la taille est donnée à la Figure 15. Nous calibrons une régression quantile (50%) sur cette relation (Tableau 6). Nous quantifions l'écart à la médiane (quantile 50%), exprimé en pourcentage, comme : $\frac{O_v - O_{vp}}{O_{vp}}$, avec O_v la mesure et O_{vp} la prédiction avec la régression quantile (Figure 16). Au vu des données, nous excluons les

individus ayant une longueur de nageoire pectorale présentant un écart à la médiane de plus de 150 %. Ce sont ainsi en tout 244 mesures qui sont exclues.



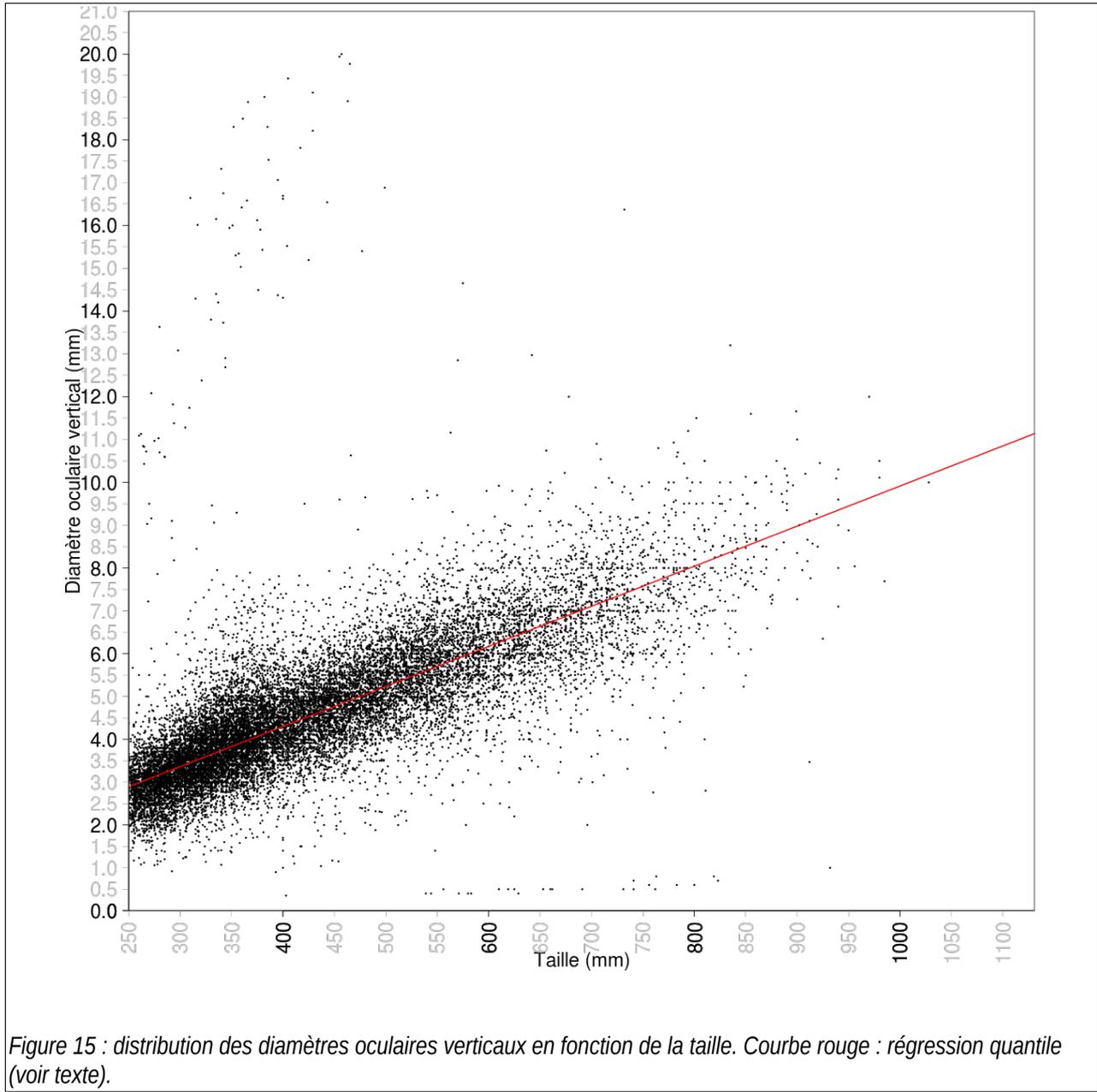
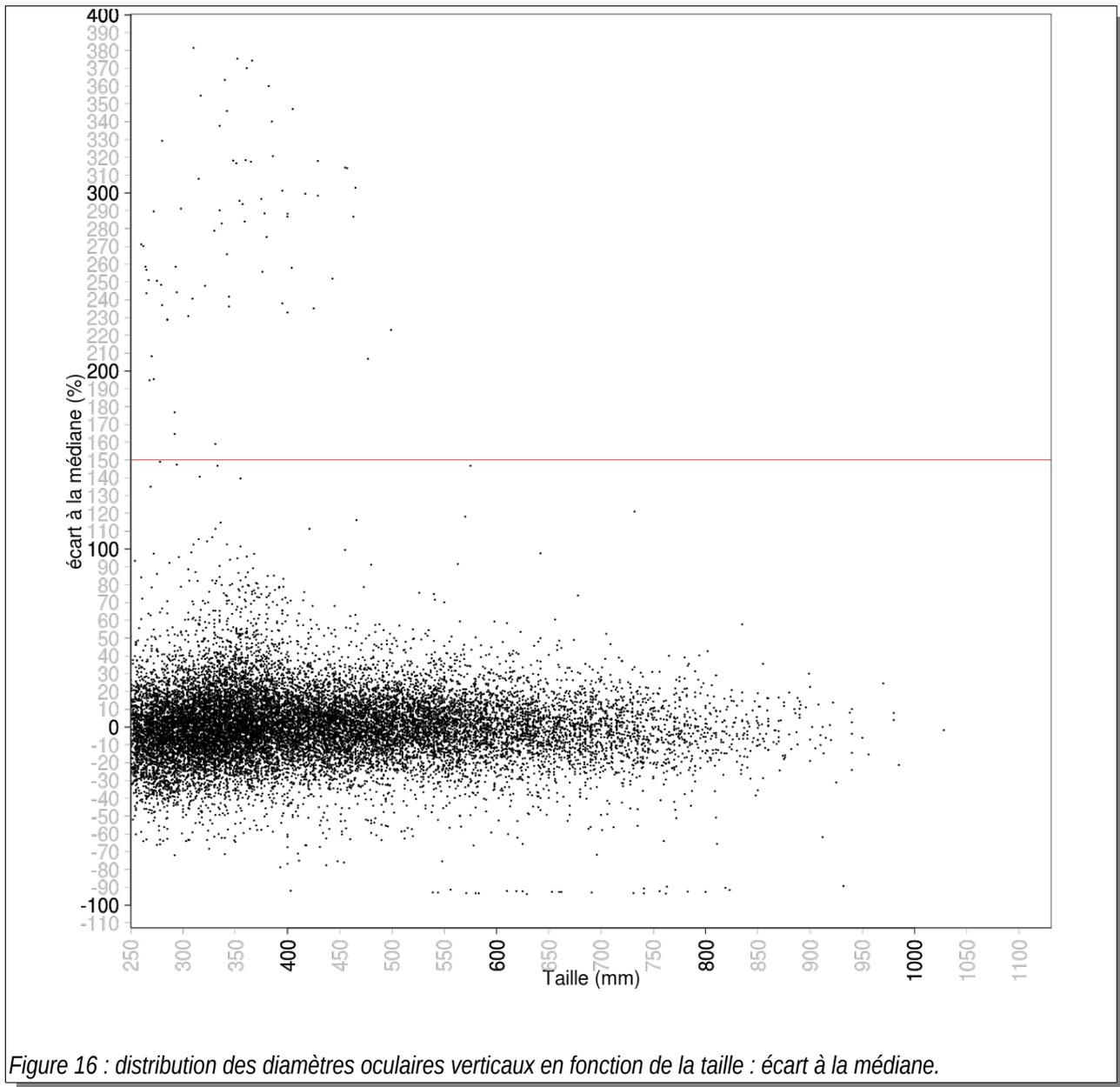


Tableau 6 : coefficients de la régression quantile (50%) du diamètre oculaire vertical en fonction de la taille.

	Value	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.555	0.022	24.830	0.000
lo_taille	0.009	0.000	169.269	0.000



III.4.3 – Comparaison des diamètres oculaires horizontaux et verticaux

La distribution des diamètres oculaires horizontaux et verticaux montre que les diamètres horizontaux sont en général légèrement supérieurs aux diamètres verticaux (Figure 17 et Figure 18). D'après ces mesures, l'œil de l'anguille n'est donc pas parfaitement rond. Nous allons donc considérer qu'il forme une ellipse dont les diamètres mesurés sont les deux axes. La forme d'une ellipse peut être caractérisé par son excentricité (notée e). Ce nombre est compris entre 0 (pour un cercle) et 1 (aplatissement infini) (Figure 19). La Figure 20 montre la distribution de l'excentricité tel que mesurée sur les anguilles. Nous excluons les mesures de diamètres oculaires dont l'excentricité est supérieure à 0,8 (63 individus).

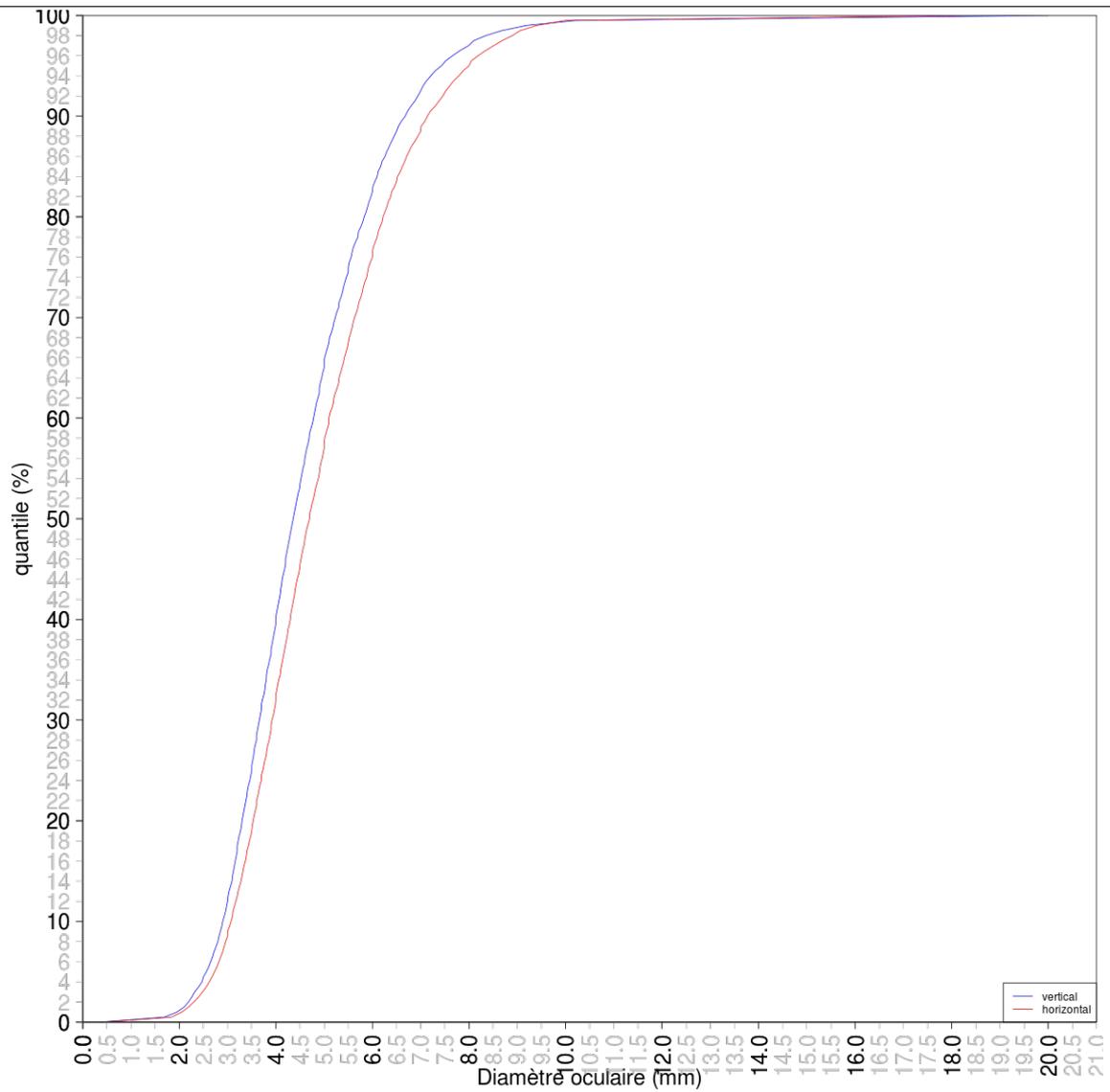


Figure 17 : distribution des diamètres oculaires verticaux (bleu) et horizontaux (rouge).

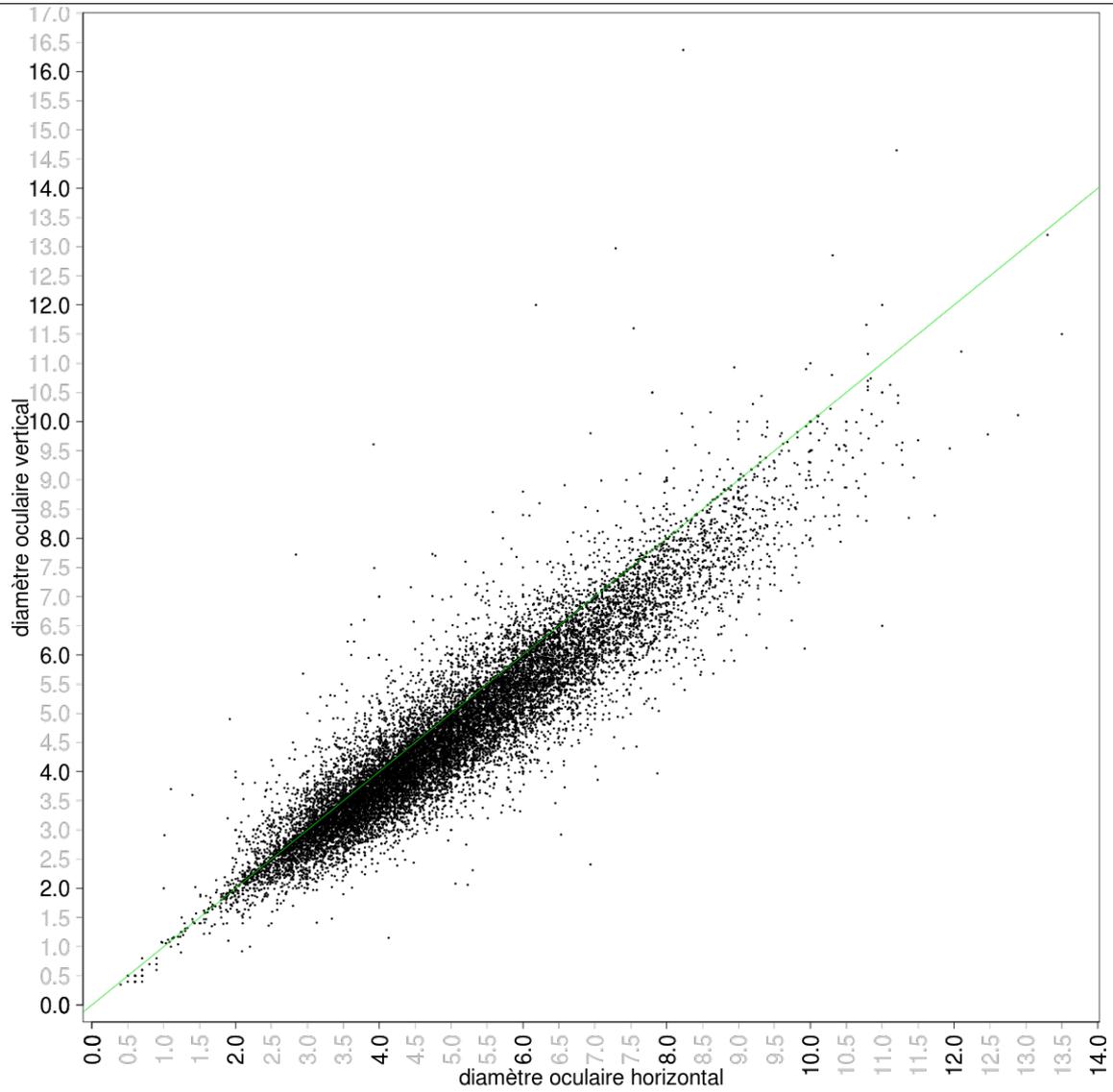


Figure 18 : relation entre les diamètres oculaires verticaux et horizontaux. La courbe verte représente des diamètres horizontaux et verticaux égaux.

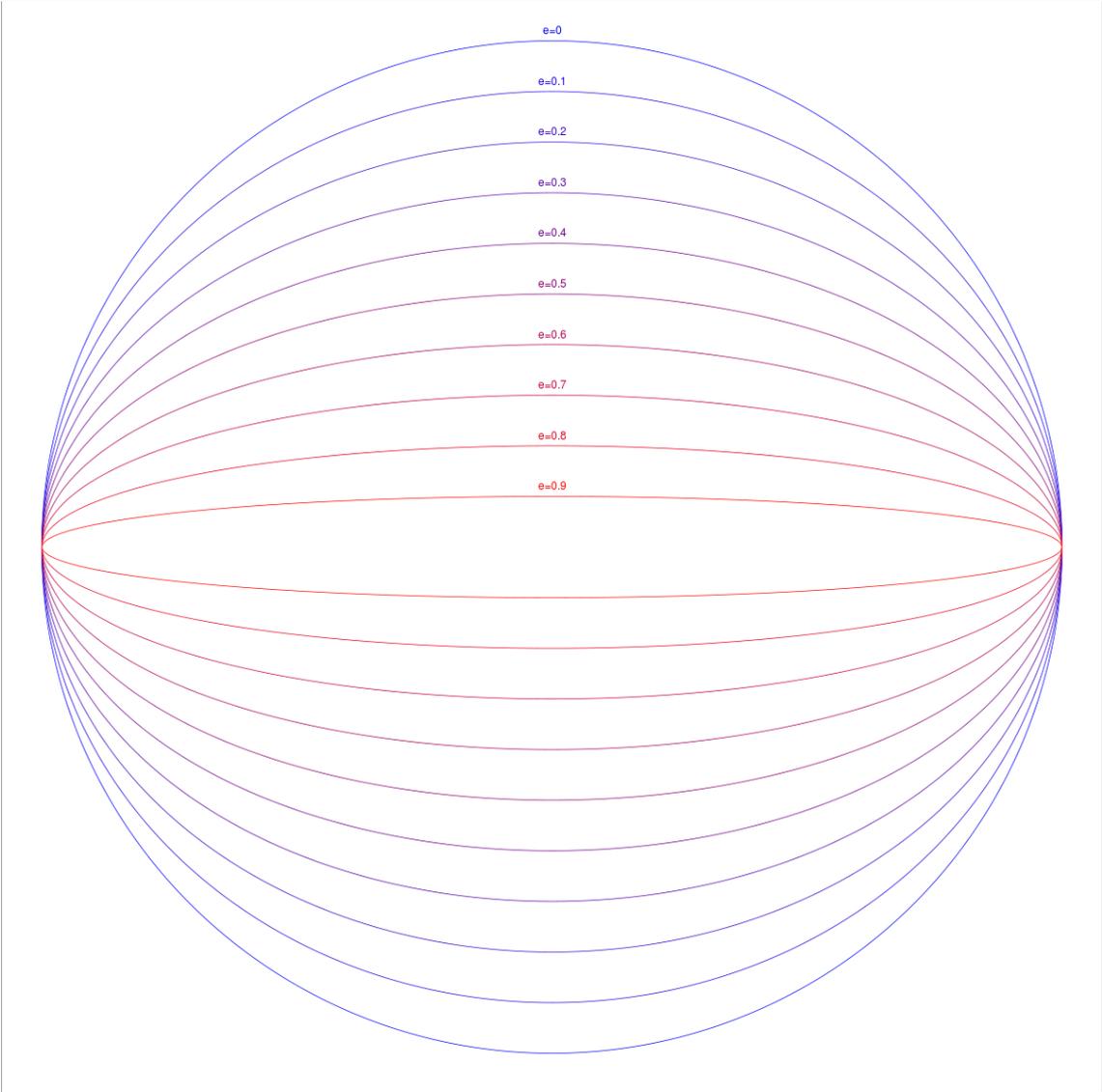


Figure 19 : exemple d'ellipse en fonction de l'excentricité (e).

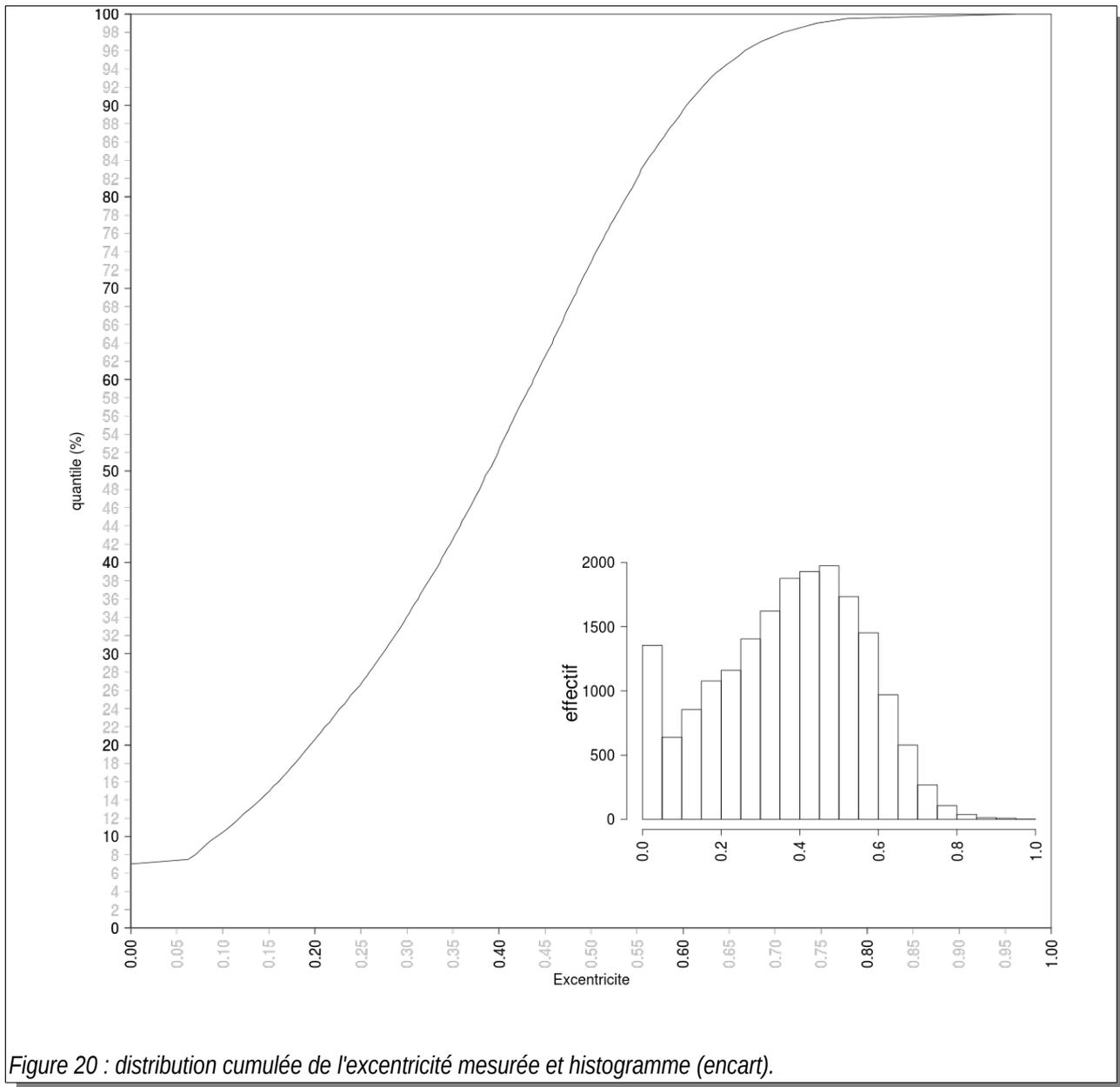


Figure 20 : distribution cumulée de l'excentricité mesurée et histogramme (encart).

III.5 – Géolocalisation et caractéristiques des stations

Pour pouvoir extrapoler les données à tout le territoire ou analyser la répartition spatiale des anguilles argentées, il est nécessaire de disposer d'information sur les caractéristiques environnementale et biologique des stations, telles que la distance à la mer ou à la source, l'altitude, les densités d'anguilles, ...

Pour cela, nous avons croisé la position géographique des stations avec le RHT et EDA. Parmi les 797 stations avec données oculaires, nous avons pu recueillir les informations sur les caractéristiques des stations sur 783 stations, ce qui représente 29030 anguilles.

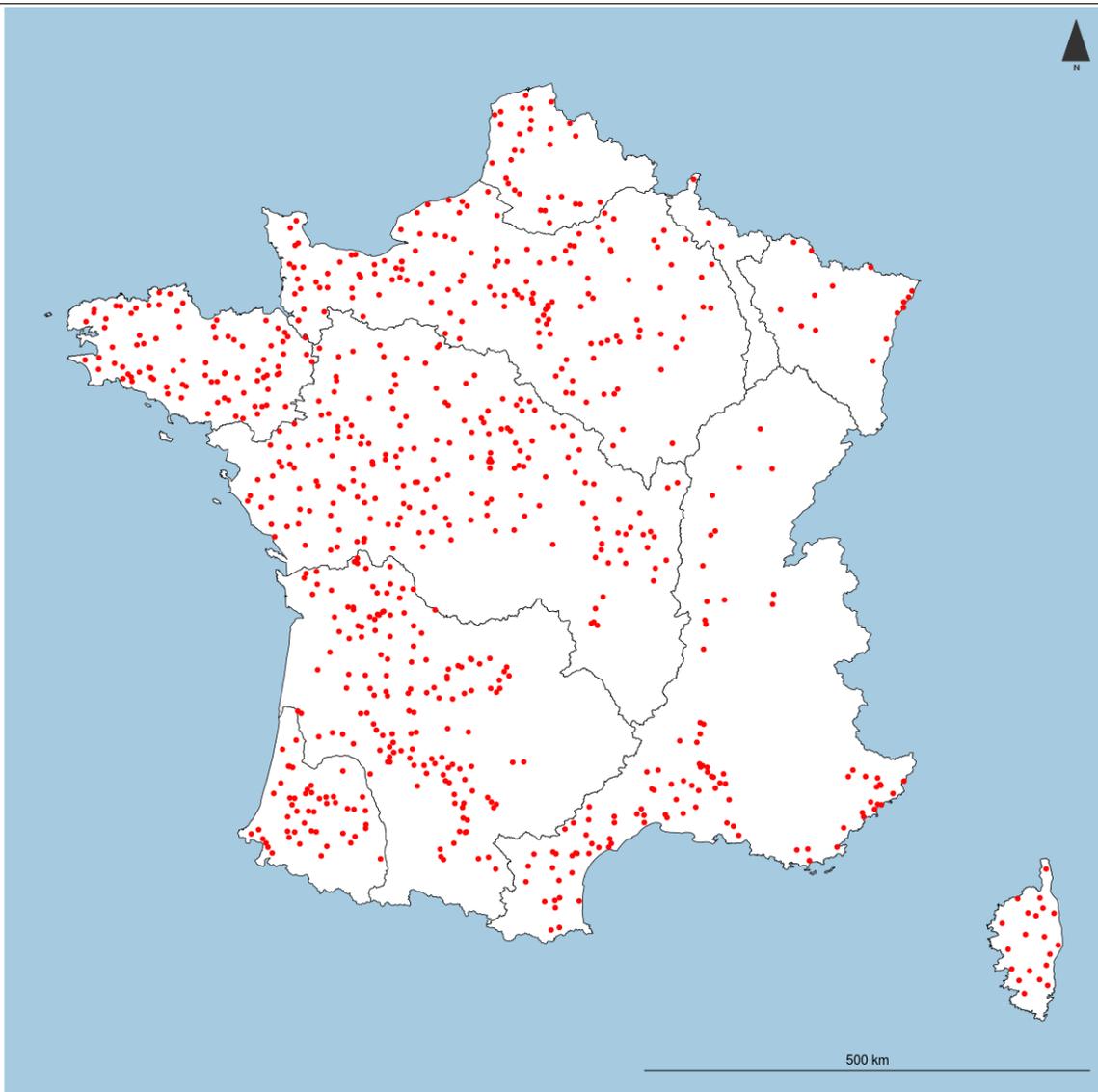


Figure 21 : répartition des stations utilisées.

III.6 – Synthèse

Le Tableau 7 synthétise les critères d'exclusion utilisés et le nombre d'enregistrements ainsi exclus. Sur les 32446 anguilles mesurées, 14536 n'ont pas toutes les mesures requises pour appliquer les formules de stade d'argenture et 782 ne satisfont pas à nos critères de sélections. Au total, ce sont donc 17128 anguilles que nous allons utiliser dans la suite du rapport.

Tableau 7 : synthèse des critères d'exclusion et nombre d'enregistrements exclus

critere	na	mauvais	bon
taille	2	7	32437
poids	3937	319	28190
pectorale	13117	386	18943
diah	13115	146	19185
diav	13115	244	19087
excentricite	13382	63	19001
géolocalisation	3416	0	29030
total	14536	782	17128

IV – ANALYSE DES DONNÉES D'ARGENTURE

IV.1 – Analyse globale

Il existe plusieurs manières de qualifier le stade d'argenture des anguilles à partir des données disponibles.

Pankhurst (1982) a défini l'indice oculaire comme suit :
$$IO = \left[\frac{\left(\frac{DO_H + DO_V}{4} \right)^2 \pi}{L_t} \right] \times 100$$
, avec DO_H et

DO_V , respectivement les diamètres oculaires horizontaux et verticaux et L_t la longueur totale de l'anguille. Il considère que les anguilles maturantes ont un indice oculaire supérieur à 6,5, la taille de 50 cm séparant les femelles des mâles.

Marchelidon *et al.* (1999) et Acou *et al.* (2003) considèrent que les femelles argentées se distinguent par une taille supérieure à 45 cm et à un indice oculaire supérieur à 8.

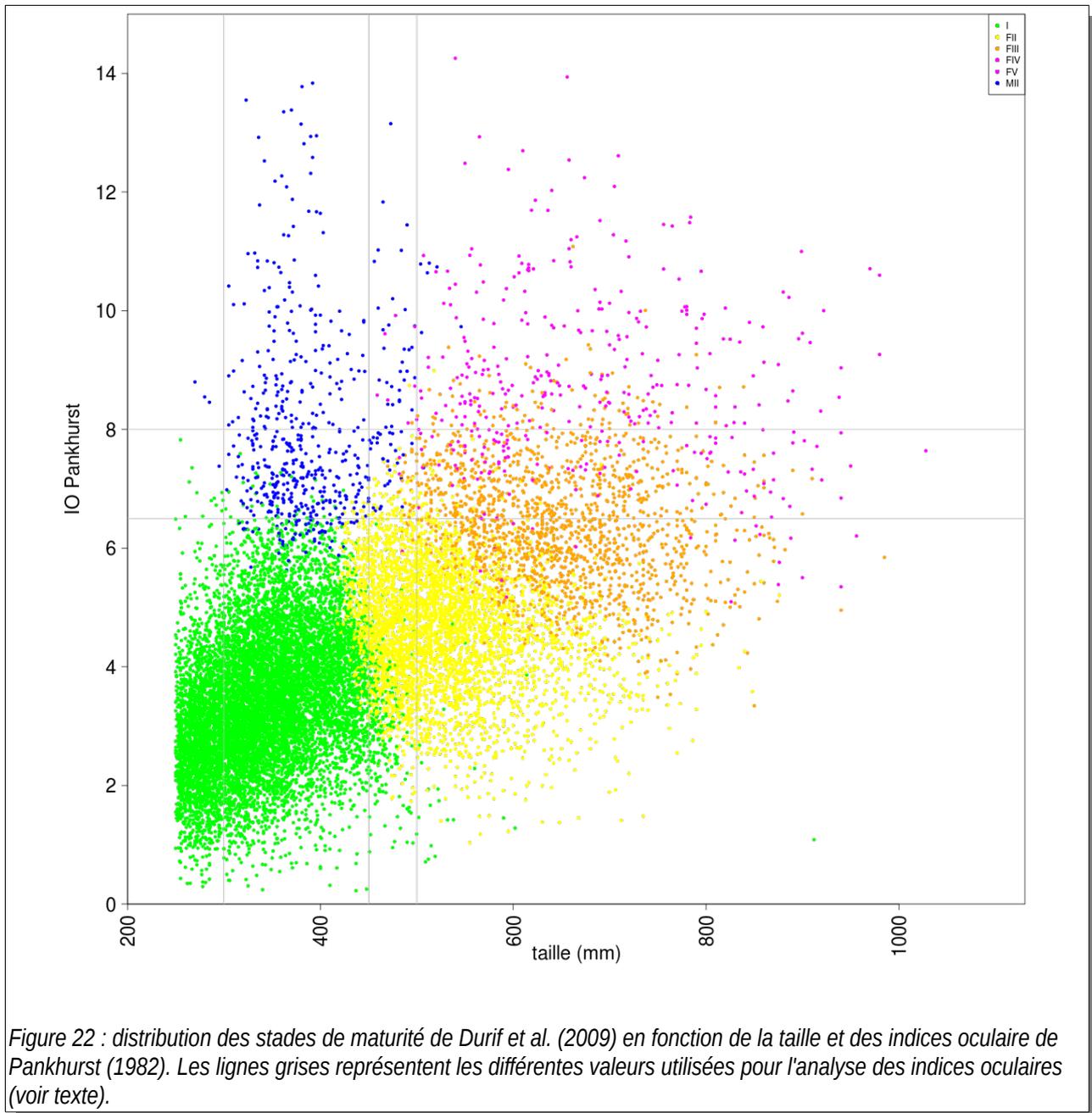
Durif *et al.* (2009) ont, quant à eux, mis au point des critères basés sur l'ensemble des données qui ont été collectées. Par ailleurs, ces auteurs distinguent différents stade de maturité (Durif and Elie, 2005) :

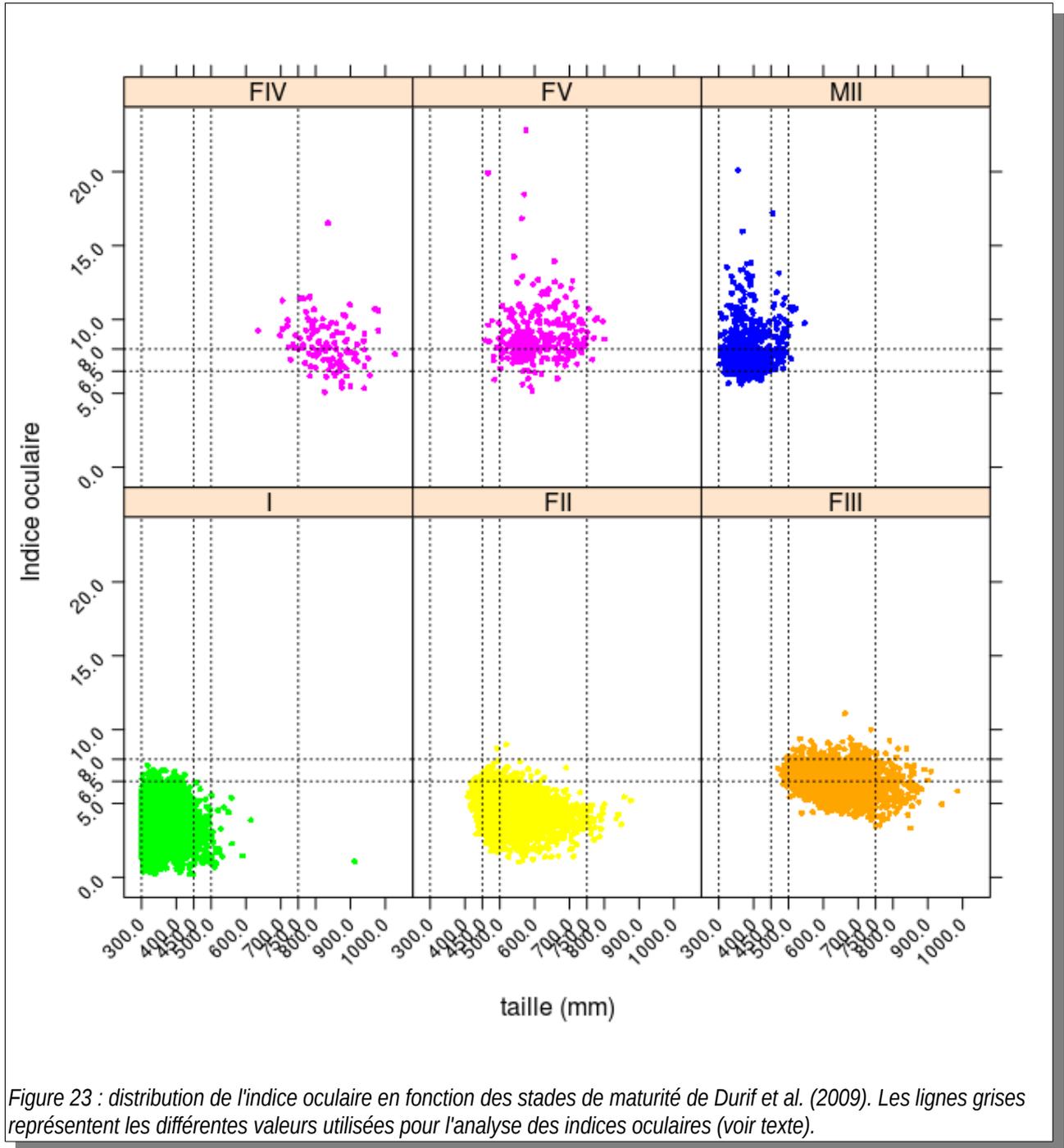
- les indifférenciés (I)
- pour les femelles, un stade en croissance (FII), un stade de pré-migrants (FIII) et deux stades de migrants (FIV et FV)
- pour les mâles, un seul stade de migrant (MII)

Les anguilles argentées seront celles aux stades FIV ou FV pour les femelles et au stade MII pour les mâles. Enfin, Acou *et al.* (2005) ont également mis au point un protocole qui, en plus des diamètres oculaires et de la longueur totale, nécessitent de déterminer la présence de neuromastes sur la ligne latérale et d'un contraste de couleur entre la partie ventrale et dorsale. Néanmoins nous n'avons pas collecté ces deux dernières informations.

Les figures 22 et 23 permettent de comparer les résultats obtenus en appliquant les critères des différents auteurs. Parmi les potentiels incohérences, nous noterons :

- l'indice oculaire augmente avec la taille, indépendamment du stade d'argenture
- des anguilles classées indifférenciées (I) malgré une taille importante (jusqu'à 900 mm) ou des indices oculaires relativement élevé (jusqu'à 8)
- des femelles jaunes (FII) pouvant avoir un indice oculaire relativement élevé (jusqu'à 8)
- des argentées (FIV, FV ou MII) pouvant avoir des indices oculaires relativement faible (jusqu'à 5)
- des mâles pouvant être relativement grands (jusqu'à 550 mm)





Durif et al. (2009) et Acou et al. (2005) indiquent clairement qu'aucune méthode de détermination des stades d'argenteur à partir de critères externes n'est fiable à 100 %. En ré-analysant le tableau 3 de Durif et al. (2009), on peut avoir une idée de la puissance de classification de cette méthode (Tableau 8). En regroupant les stades, les anguilles jaunes, pré-migrantes et migrantes prédites sont respectivement à 98 %, 47 % et 93 % réellement des anguilles jaunes, pré-migrantes et migrantes. Si les pré-migrantes sont reclassées avec les jaunes, les anguilles jaunes sont bien classés à 96 %. Si au contraire, elles sont classées avec les migrantes, le pourcentage d'anguilles bien classées tombe à 82 %.

Tableau 8 : Réanalyse de la puissance de classification de Durif et al. (2009).

		Prédiction					
		I	FII	FIII	FIV	FV	MII
Réalité	I	206	30	0	0	0	4
	FII	21	221	18	0	0	3
	FIII	0	6	32	2	6	0
	FIV	0	0	5	12	5	0
	FV	0	2	13	19	100	2
	MII	0	0	0	0	1	60
Total		227	259	68	33	112	69
Bien classé		91%	85%	47%	36%	89%	87%

Compte tenu de ces constats, nous décidons de :

- d'utiliser les regroupements de stade en jaunes, pré-migrants et migrants proposés par Durif et al. (2009)
- de reclasser les anguilles jaunes (n=2) ayant un indice oculaire supérieur à 8 en anguilles pré-migrantes
- de reclasser les mâles migrants de plus de 45 cm (n=70) en femelles migrantes

Les résultats sont donnés à la figure 24 et les tableaux 9 à 13 synthétisent quelques données biométriques par stades. On retiendra en particulier :

- les tailles moyennes des migrants mâles (374 mm) et femelles (646 mm), proches de celles données par Vollestad (1992) et les poids moyens associés (102 et 622 g respectivement)
- l'indice oculaire, la longueur de la nageoire pectorale (en % de la taille) et le poids relatif augmentant clairement entre :
 - les jaunes (en moyenne respectivement 3.8, 4.2 % et 89)
 - les pré-migrantes (6.4, 4.7 % et 95)
 - les migrants (pour les mâles 8.0, 5.0 % et 102 ; pour les femelles 8.8, 5.1 % et 101)

Cependant, sur ce dernier point, on notera que ces données servent en partie à l'identification des stades.

Sur les 17128 anguilles, 85.2 % sont classées comme jaunes, 9.3 % pré-migrantes et 5.5 % migrants (948 anguilles), dont 49.2 % sont des femelles.

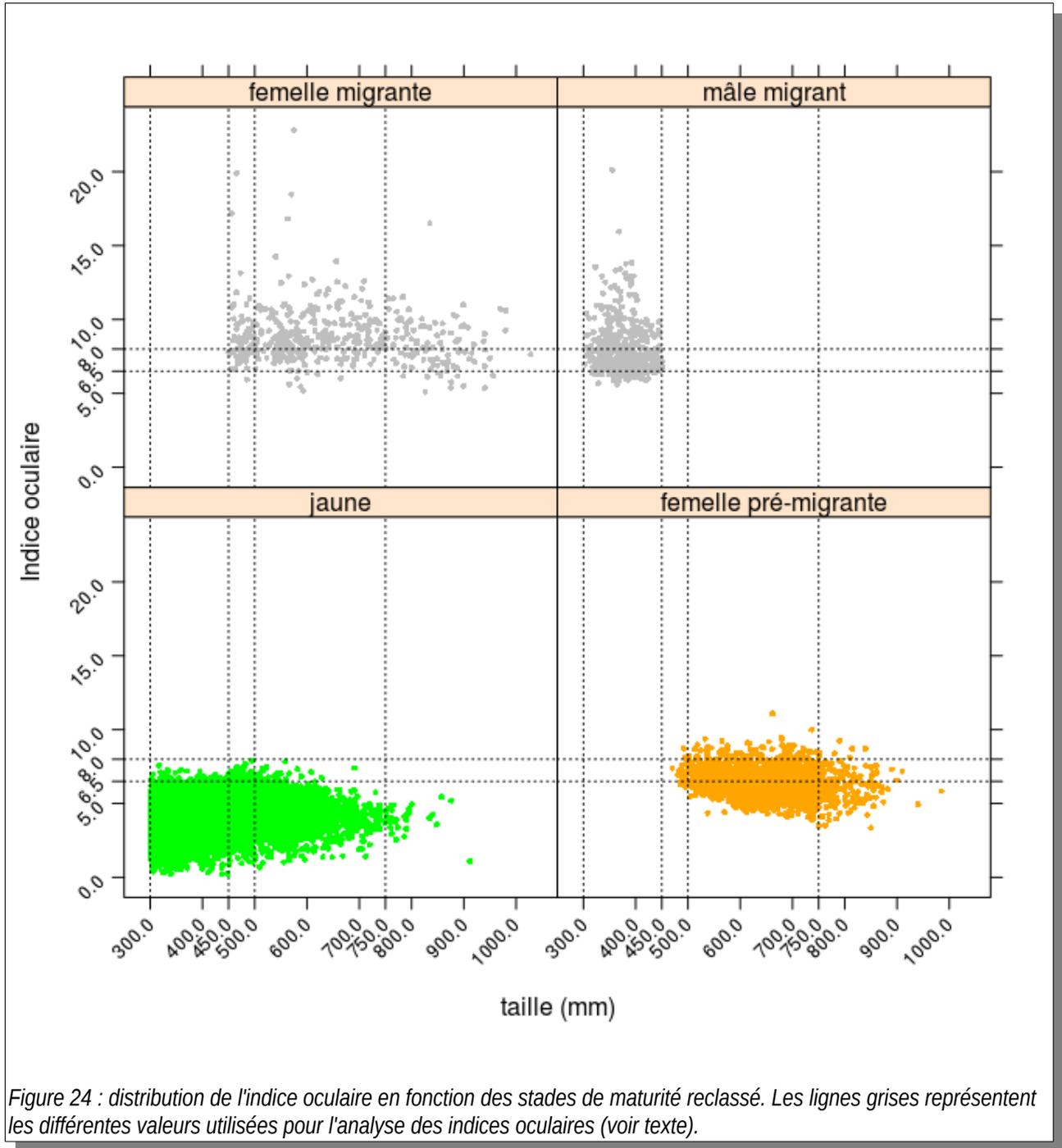


Figure 24 : distribution de l'indice oculaire en fonction des stades de maturité reclassé. Les lignes grises représentent les différentes valeurs utilisées pour l'analyse des indices oculaires (voir texte).

Tableau 9 : statistiques sommaires des tailles (en mm) par stade.

	min	25%	médiane	moyenne	75%	max
jaune	250.0	315.0	370.0	394.6	461.0	912.0
femelle pré-migrante	470.0	584.0	642.0	648.0	706.0	985.0
femelle migrante	451.0	547.0	620.0	646.4	739.5	1028.0
mâle migrant	270.0	351.0	372.0	374.4	398.0	450.0

Tableau 10 : statistiques sommaires des poids (en g) par stade.

	min	25%	médiane	moyenne	75%	max
jaune	8.0	50.0	86.0	127.6	165.0	1756.0
femelle pré-migrante	76.0	360.0	497.0	533.8	670.0	1438.0
femelle migrante	84.0	296.2	447.0	621.7	868.5	2823.0
mâle migrant	26.0	80.0	100.0	102.4	120.0	319.0

Tableau 11 : statistiques sommaires des poids relatifs W_r (en g, voir III.2) par stade.

	min	25%	médiane	moyenne	75%	max
jaune	25.0	79.2	88.3	88.7	97.8	199.1
femelle pré-migrante	30.3	86.6	94.5	94.5	103.0	183.2
femelle migrante	41.5	89.1	100.2	100.5	110.3	165.6
mâle migrant	31.9	91.8	99.8	101.5	109.8	198.2

Tableau 12 : statistiques sommaires des indices oculaires par stade.

	min	25%	médiane	moyenne	75%	max
jaune	0.2	2.9	3.7	3.8	4.6	7.9
femelle pré-migrante	3.3	5.7	6.3	6.4	7.1	11.1
femelle migrante	5.1	7.7	8.6	8.8	9.7	22.8
mâle migrant	5.6	6.8	7.4	8.0	8.7	20.1

Tableau 13 : statistiques sommaires des longueurs des nageoires pectorale (en % de la taille) par stade.

	min	25%	médiane	moyenne	75%	max
jaune	2.1	3.9	4.2	4.2	4.5	6.5
femelle pré-migrante	2.4	4.4	4.7	4.7	5.0	6.7
femelle migrante	2.4	4.8	5.1	5.1	5.5	6.7
mâle migrant	3.2	4.6	5.0	5.0	5.4	6.3

IV.2 – Influence de la précision de mesure

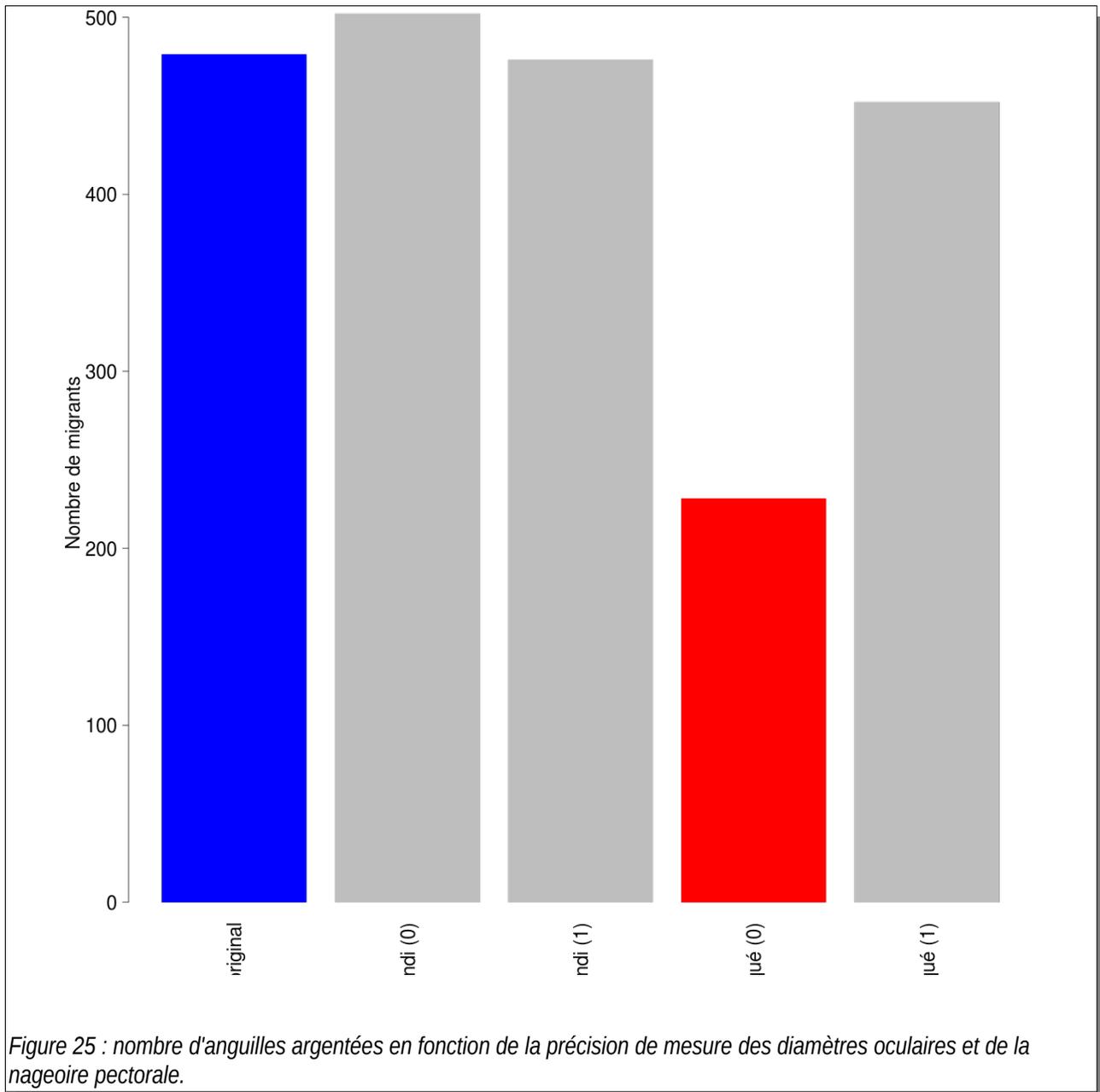
Le protocole (Beaulaton and Pénil, 2009) spécifie que les diamètres oculaires et la longueur de la nageoire pectorale doivent être mesurés à 0,01 mm près. Pour diverses raisons (non respect du protocole, défaillance des pieds à coulisse, erreur lors de la prise de note ou de la saisie, problème lors des transferts entre bases de données), certaines mesures apparaissent arrondies ou tronquées à 0,1 mm voire 1 mm près. Sur les 17128 anguilles retenues, 8364 semblent posséder des mesures ayant une précision moins grande que celle prévue par le protocole pour au moins l'un des paramètres.

Pour tester l'impact de ce manque de précisions, nous avons pris les 8764 ayant la précision requise et avons soit arrondi, soit tronqué les mesures de diamètres oculaires et de longueur de nageoire pectorale à 0,1 mm ou 1 mm près. Le Tableau 14 donne la répartition par stade avec les mesures originales, tronquées ou arrondies. La Figure 25 donne en particulier l'impact de la précision sur le nombre de migrants.

Nous constatons que seul le cas de la troncature à 1 mm près change de manière notable (divise par 2 approximativement) le nombre de migrants qui est la variable qui nous intéresse. Ce cas n'étant vraisemblablement pas celui rencontré dans nos données, nous considérons dans la suite que toutes les mesures sont valables. Ce point doit néanmoins rester un point de vigilance pour d'éventuelles prochaines campagnes.

Tableau 14 : répartition par stade des anguilles en fonction de la précision de mesure des diamètres oculaires et de la nageoire pectorale.

	jaunes	pré-migrants	migrants
original	7521	764	479
arrondi (0)	7507	755	502
arrondi (1)	7519	769	476
tronqué (0)	7953	583	228
tronqué (1)	7555	757	452



IV.3 – Analyse par classe de taille

Parmi les anguilles de moins de 300 mm, les anguilles argentées (mâles) ne représentent qu'une très faible proportion (0.3 %), et ces dernières sont toujours situées à moins de 100 km de la mer (Tableau 16). Ce pourcentage est en fait sous évalué car il faudrait l'estimer en lui adjoignant les anguilles de 250 mm qui n'ont pas été mesurée (Tableau 15). En conséquence, pour la suite nous considérerons que toutes les anguilles de moins de 300 mm sont des anguilles jaunes.

Tableau 15 : nombre et proportion d'anguilles sélectionnées par classe de taille (en mm, ligne) et de distance à la mer (en km, colonne).

]0, 100]]100, 200]]200, 350]]350, 500]	500+
]250, 300]	1841 (22%)	470 (33%)	236 (35%)	154 (74%)	3 (50%)
]300, 450]	5295 (76%)	1675 (85%)	742 (65%)	589 (92%)	67 (61%)
]450, 600]	1953 (83%)	1046 (86%)	629 (70%)	430 (91%)	119 (65%)
]600, 750]	366 (82%)	425 (93%)	346 (65%)	257 (88%)	165 (62%)
750+	30 (86%)	43 (88%)	97 (67%)	57 (74%)	93 (62%)

Tableau 16 : répartition des anguilles par classe de taille (en mm, ligne) et stade (colonne) pour la classe de distance à la mer "<100 km".

	jaune	femelle pré-migrante	femelle migrante	mâle migrant
]250, 300]	1835	0	0	6
]300, 450]	4902	0	0	393
]450, 600]	1557	249	147	0
]600, 750]	95	202	69	0
750+	3	12	15	0

Les tableaux 17 et 18 donnent les distributions de la taille et du poids des anguilles jaune au sein de chaque classe de taille. Pour les classes de taille inférieure à 300 mm nous avons utilisés le même jeu de données que le Tableau 3.

Tableau 17 : distribution de la taille (en mm) des anguilles jaunes par classe de taille.

	min	25%	médiane	moyenne	75%	max
]0, 150]	5	111	129	125	141	150
]150, 300]	151	206	245	238	274	299
]300, 450]	301	331	360	366	399	450
]450, 600]	451	477	505	511	541	600
]600, 750]	601	618	640	649	675	750
750+	751	762	773	791	795	912

Tableau 18 : distribution du poids (en g) des anguilles jaunes par classe de taille.

	min	25%	médiane	moyenne	75%	max
]0, 150]	1	2	3	5	4	314
]150, 300]	1	13	22	24	32	309
]300, 450]	14	58	78	85	106	254
]450, 600]	57	183	225	237	280	630
]600, 750]	201	411	473	497	562	918
750+	426	804	891	930	958	1756

Les tableaux 19 et 20 donnent les distributions de la taille et du poids des argentées au sein de chaque classe de taille.

Tableau 19 : distribution de la taille (en mm) des anguilles argentées par classe de taille.

	min	25%	médiane	moyenne	75%	max
]300, 450]	303	352	372	376	398	450
]450, 600]	451	484	538	528	568	600
]600, 750]	601	633	670	671	708	750
750+	751	791	835	842	885	1028

Tableau 20 : distribution du poids (en g) des anguilles argentées par classe de taille.

	min	25%	médiane	moyenne	75%	max
]300, 450]	26	81	100	103	120	319
]450, 600]	84	217	287	291	356	580
]600, 750]	286	461	571	593	695	1172
750+	698	1080	1222	1298	1485	2823

La figure 26 donne la proportion d'anguilles argentées, dans les données brutes, pour chacune des classes de taille en fonction de la distance à la mer. Elle montre que, quelle que soit la classe de taille, la proportion d'argentée semble plus forte à proximité de la mer. Elle montre également que cette proportion est plus forte pour les classes de taille les plus grandes.

Sur la base de ces constatations, nous analysons la proportion d'anguilles argentées en fonction de la distance à la mer, ou de variables liées (distance à la source, distance relative, densité) et avec la possibilité d'avoir une relation différente par classe de taille. Les essais préliminaires montrent également une variabilité de la proportion d'anguilles argentées en fonction du mois et de l'année échantillonnage ; ces deux variables sont donc également incluses. Les analyses sont menées à l'aide de modèle additif généralisé (GAM ; Hastie and Tibshirani, 1990) de type logistique (lien logit et distribution binomiale) du package mgcv (Wood, 2011) et leur performance relative est mesurée à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC ; Akaike, 1973). Les GAM

testés utilisent les données individuelles et expliquent le fait d'être anguille argentée par la classe de taille, le mois (en variable catégorielle), l'année (en variable catégorielle) et soit une variable liée à la distance à mer soit à la densité en interaction avec la classe de taille. Le tableau 21 donne les résultats des différents modèles testés.

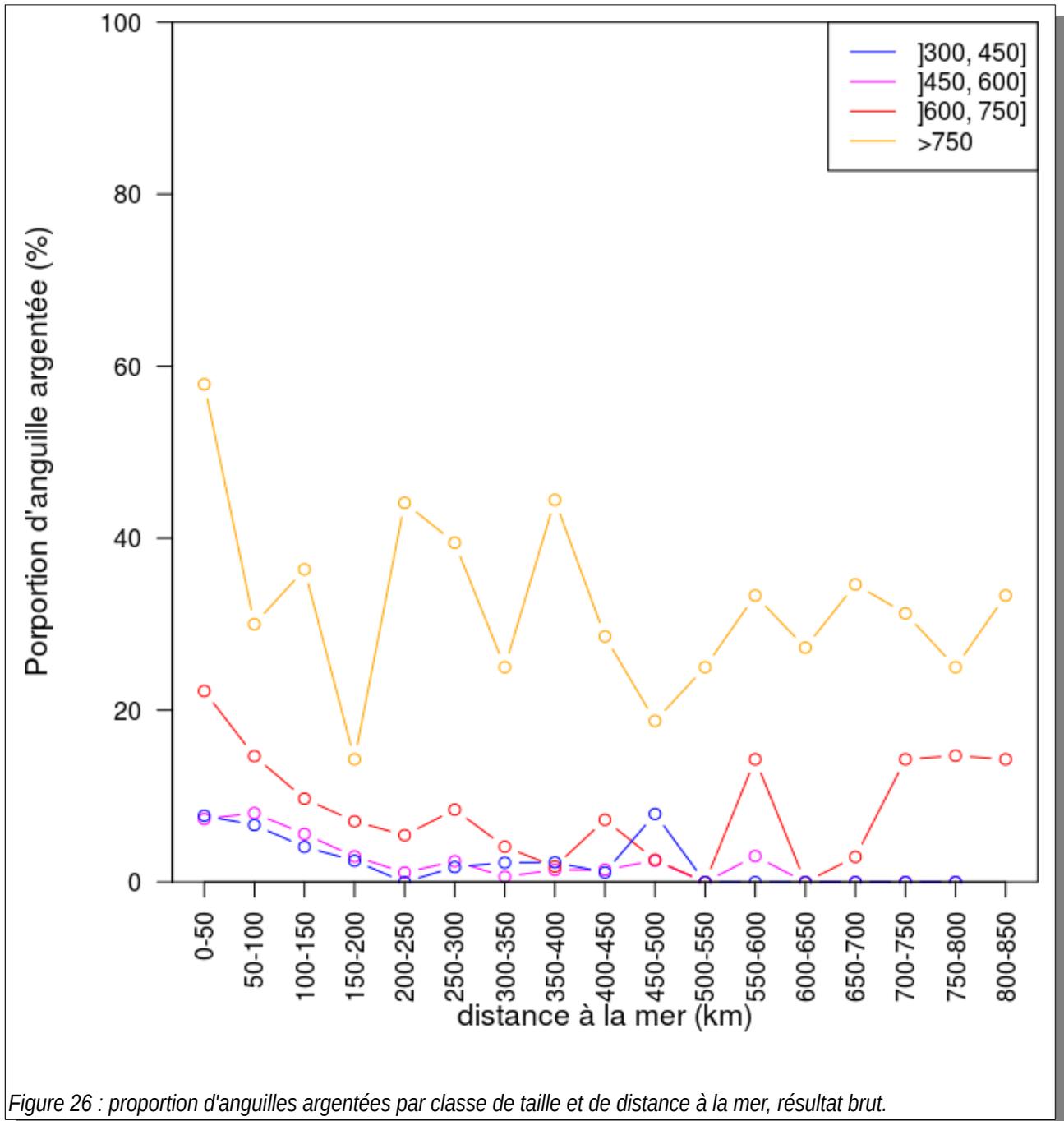


Figure 26 : proportion d'anguilles argentées par classe de taille et de distance à la mer, résultat brut.

Tableau 21 : performance (AIC) des modèles testés pour analyser la proportion d'anguilles argentées (voir texte).

Variable Testée	AIC
densite 300-450	6409
densite 300+	6415
totale	6419
distance à la mer	6425
densite 450-600	6437
densite de la même classe	6448
densite de la même classe ou plus	6466
densite 450+	6499
densite 750+	6538
distance à la source	6571
densite 600-750	6575
densite 600+	6576
distance relative	6586

Le modèle retenu est donc le modèle utilisant la densité de la classe 300-450 mm. Ce modèle s'écrit :

$s(\text{densite_300_450}, k=4, \text{by} = \text{classe_taille}) + \text{classe_taille} + \text{fmois} + \text{fannee}$

Il explique 5.7 % de la déviance. Cela peut paraître faible, mais l'individu statistique est l'anguille et les variables explicatives sont mesurées au niveau de l'opération de pêche.

Malheureusement, il existe une grande différence entre la répartition de la variable densité dans le jeu de données de calibration (les pêches) et sur le réseau hydrographique (application d'EDA 2.2 à toute la France ; Briand et al., 2015). En particulier, sur l'ensemble du réseau hydrographique les densités des 300-450 mm peuvent aller jusqu'à 62.3 anguilles/100m², alors qu'elles ne vont que jusqu'à 22.5 anguilles/100m² dans le jeu de données de calibration. Inclure l'ensemble de la gamme de densité du jeu d'application du modèle pourrait conduire à des valeurs aberrantes pour les fortes densités (zone d'extrapolation). En conséquence, nous décidons de recalibrer le modèle avec une variable densité modifiée, à savoir une limitation des densités à 10 anguilles/100m² (toutes les valeurs au-dessus sont ramenées à 10, soit 8.1 % dans le jeu de calibration et 3 % dans le réseau hydrographique français). Cette modification entraîne même une amélioration du modèle puisque l'AIC est désormais de 6407.

Le package "visreg" (Breheny and Burchett, 2013) permet de visualiser l'effet de chaque variable du modèle en fixant les valeurs des autres variables. Pour les graphiques suivants, les valeurs sont fixés à l'année 2012, le mois d'octobre, la classe de taille [450, 600] et la densité des [300, 450] de 2.5 anguilles/100m².

La figure 27 montre l'effet de l'année. On peut constater que d'une année à l'autre, la proportion d'argentée peut varier de manière notable. Ceci peut être dû à des conditions de croissance finale pouvant inhiber, ou au contraire stimuler, la prise d'argenture, et/ou des conditions hydrologiques des années antérieures ayant pu être favorables (ou au contraire défavorables) à la dévalaison, diminuant ainsi (ou augmentant) le stock d'anguilles susceptibles de s'argenter. L'année 2012, choisie comme référence pour les graphiques et les

prédictions, outre que c'est la dernière année disponible, semble être médiane parmi les 4 années dont nous disposons.

La figure 28 montre l'évolution de la proportion d'argentée au cours des mois. La proportion d'argentée diminue de mai à juillet pour augmenter ensuite jusqu'en octobre où elle est maximale. Le phénomène d'argenteure est un phénomène continu et progressif qui peut s'étaler dans le temps (Durif and Elie, 2005; Durif et al., 2009). La valeur importante du mois de mai reste à expliquer, notamment en comparaison avec les mois hivernaux et printanniers, manquant ici.

La figure 29 illustre l'effet de la taille, indépendamment de son interaction avec la densité, sur la proportion d'argenteure. Cette proportion est de l'ordre de 5 % pour les mâles (<450 mm) et les petites femelles (<600 mm) puis augmente sensiblement avec la taille (entre 40 et 50 % pour les plus de 750 mm). Ceci semble assez cohérent avec le fait que les grandes anguilles (>750 mm) restent une exception plutôt qu'une règle et un tel résultat a été montré par Bevacqua *et al.* (2006). Néanmoins ce résultat pourrait être biaisé, soit par l'échantillonnage (milieu prospecté), soit par la méthode de détermination des stades elle-même qui n'a considéré qu'un faible nombre d'individus de grande taille (Durif and Elie, 2005; Durif et al., 2009).

La figure 30 illustre l'effet de la densité des]300, 450] sur la proportion d'argentée et en fonction de la classe de taille. Hormis le niveau différent pour chaque classe de taille déjà mentionné plus haut, nous noterons que plus la densité est élevée, plus le niveau d'argentées augmente, quelle que soit la classe de taille. Ce résultat est obtenu, alors que le modèle, tel que formulé, autorisait des patrons d'évolution différents (voire contraire) d'une classe de la taille à l'autre (interaction en ces deux variables). D'ailleurs un modèle sans interaction entre la densité et la taille est presque aussi performant que le modèle avec interaction ($\Delta AIC = 0.95$). Les densités étant plus importantes à l'aval (Briand et al., 2015), cela signifie que la proportion d'argentée est plus importante dans ces zones. Ceci se vérifie sur les cartes des figures 31 à 34. Cela semble logique, compte tenu du fait que la croissance est plus importante dans ces zones aval (Daverat *et al.*, 2012) et que donc le "turn-over" doit être plus important dans ces zones.

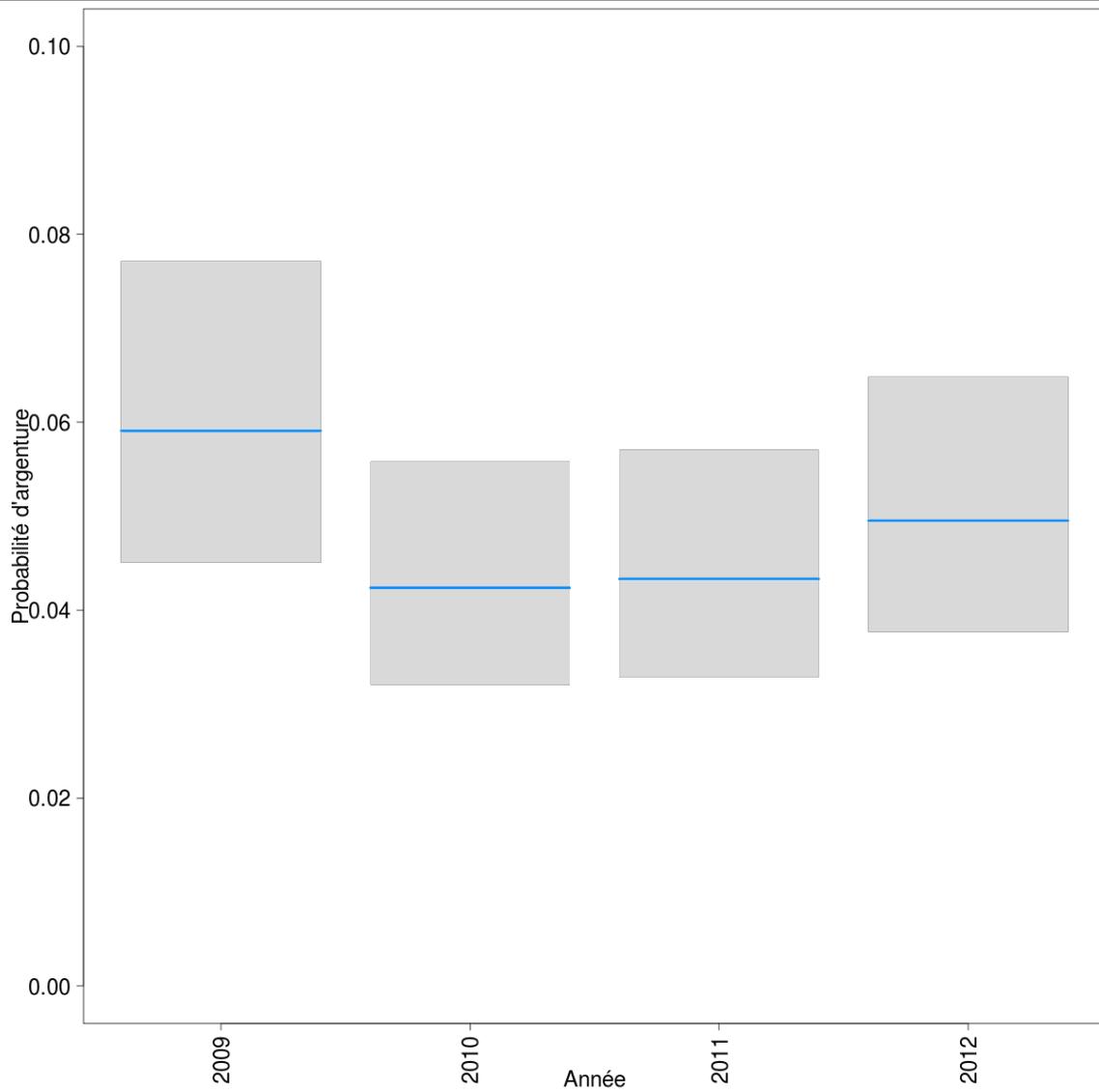


Figure 27 : effet de la variable année sur la probabilité d'argenture (voir texte).

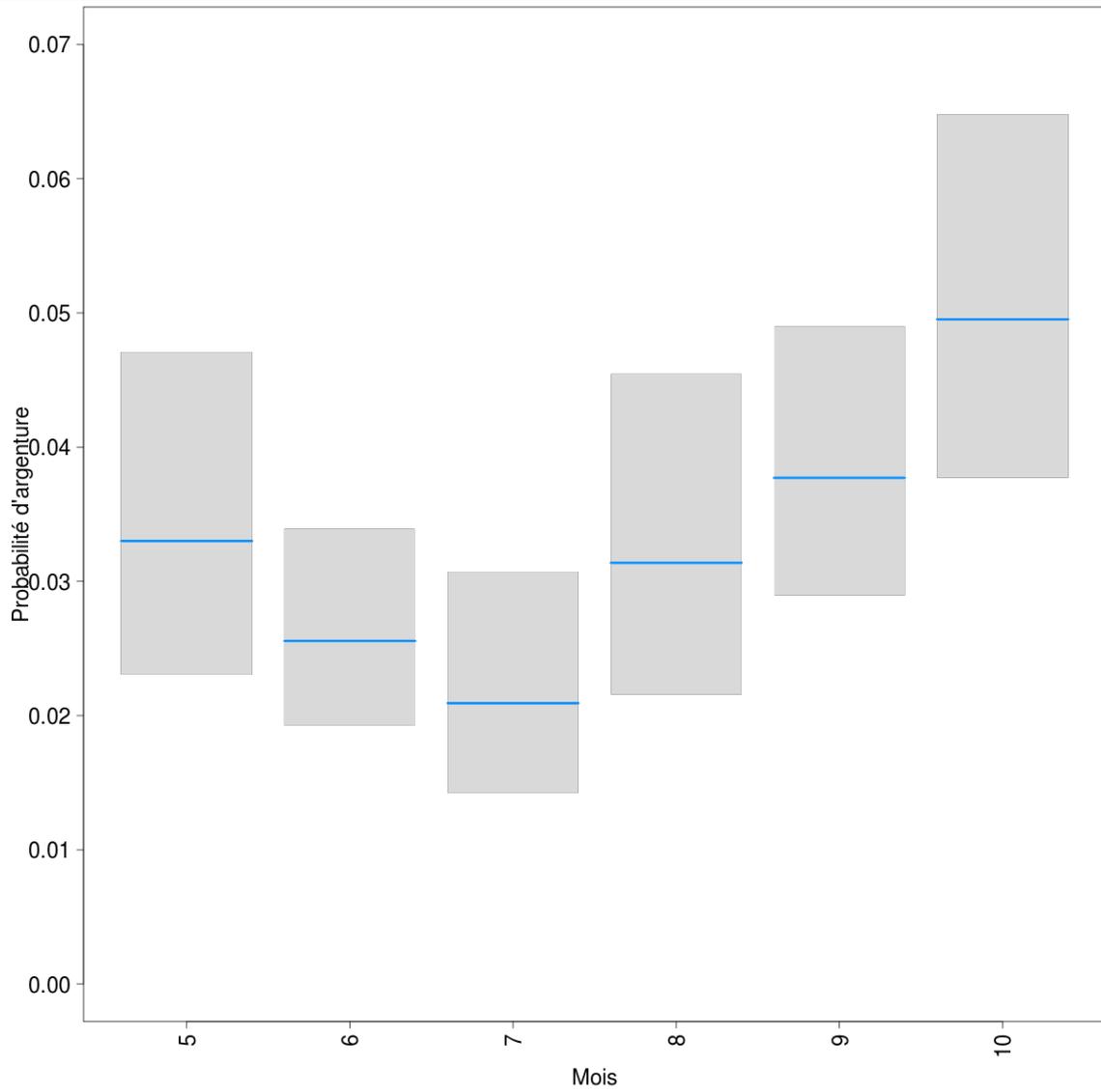


Figure 28 : effet de la variable mois sur la probabilité d'argenture (voir texte).

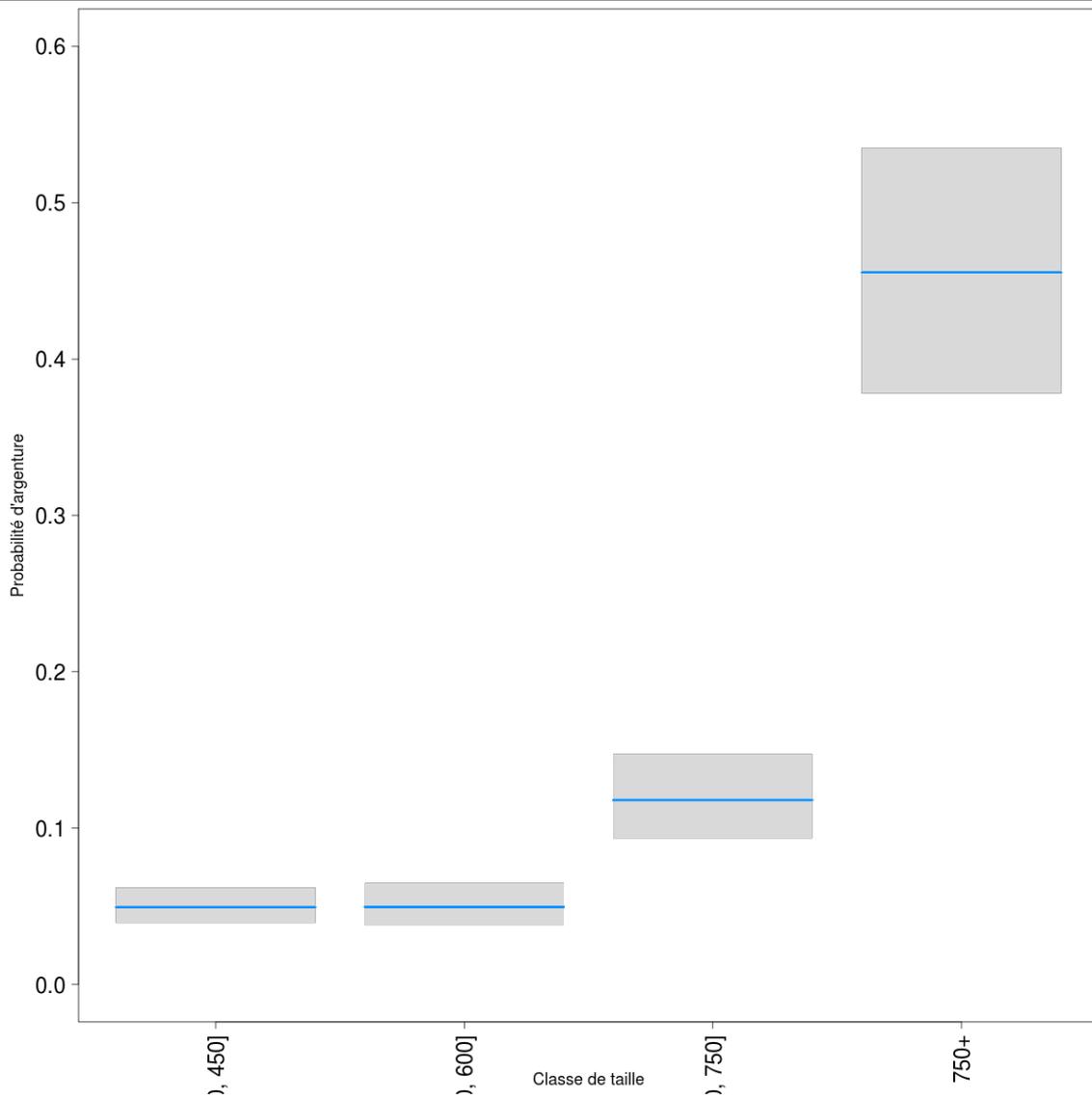
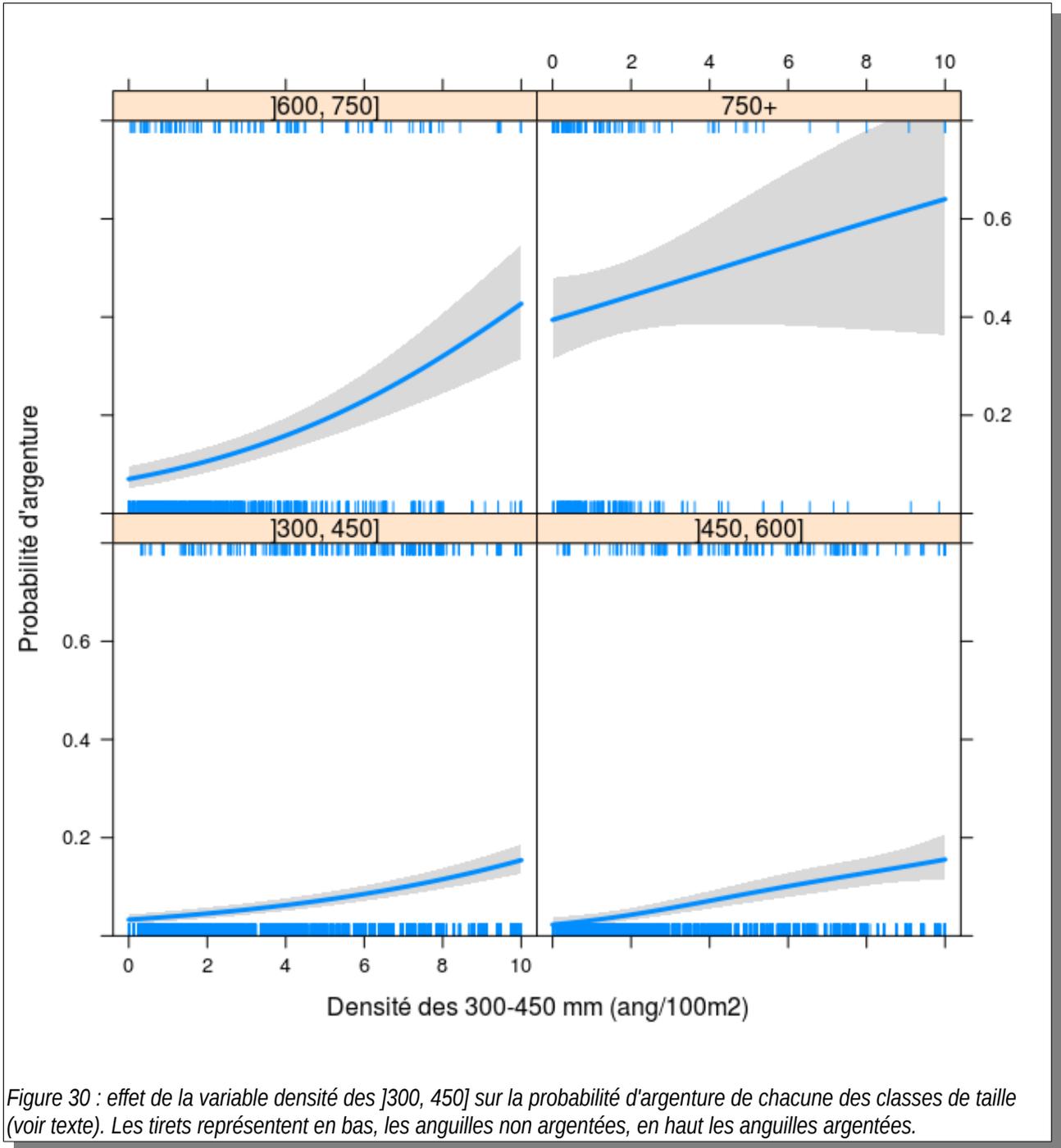
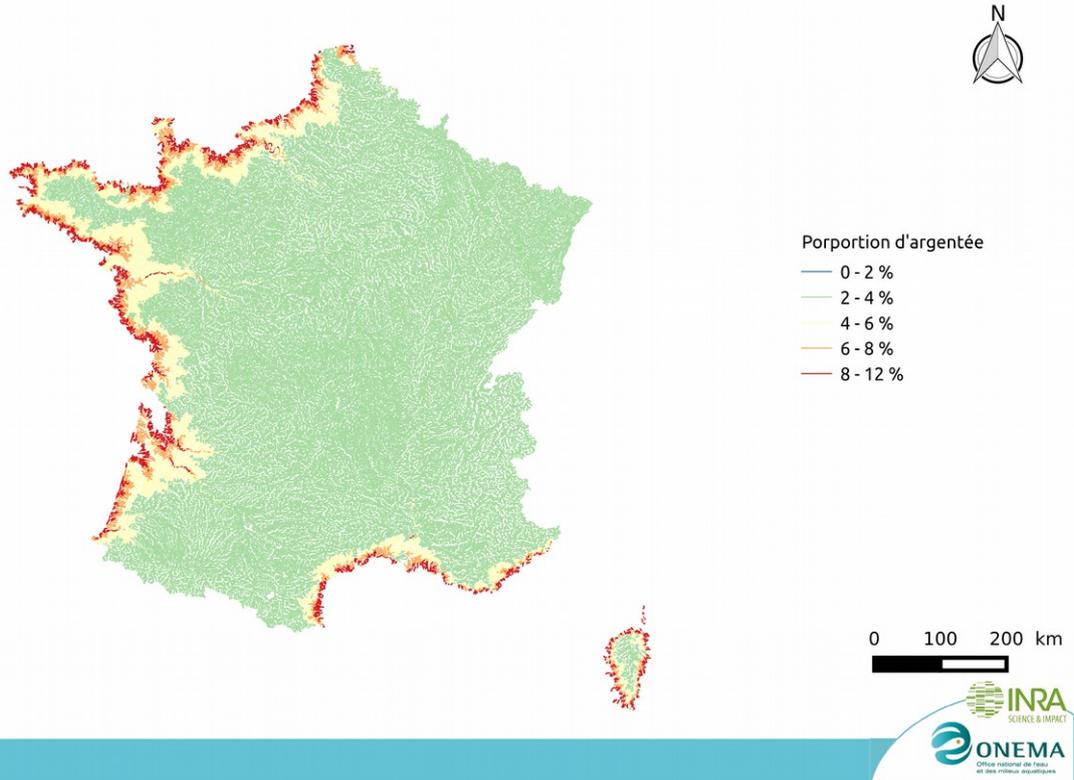


Figure 29 : effet de la variable taille sur la probabilité d'argenture (voir texte).



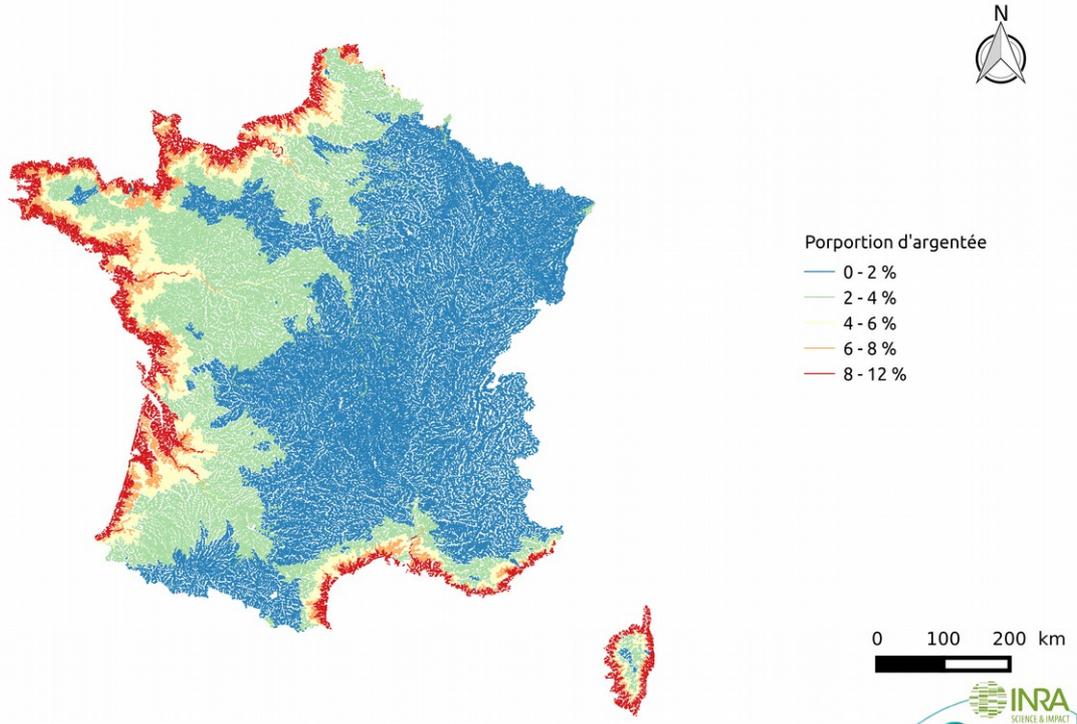
Proportion d'argentée pour la classe]300, 450]



Source des données :
BEAULATON et al. (2015)

Figure 31 : proportion d'argentée de la classe]300, 450] prédit (voir texte) sur le réseau hydrographique français.

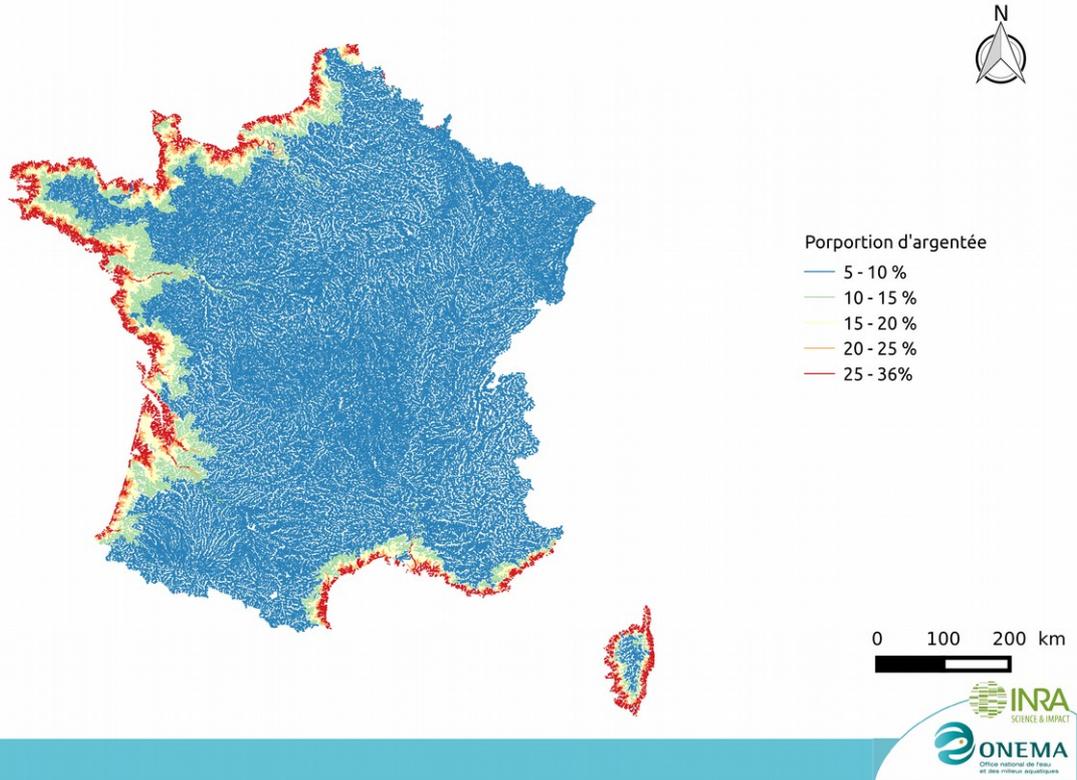
Proportion d'argentée pour la classe [450, 600]



Source des données :
BEAULATON et al. (2015)

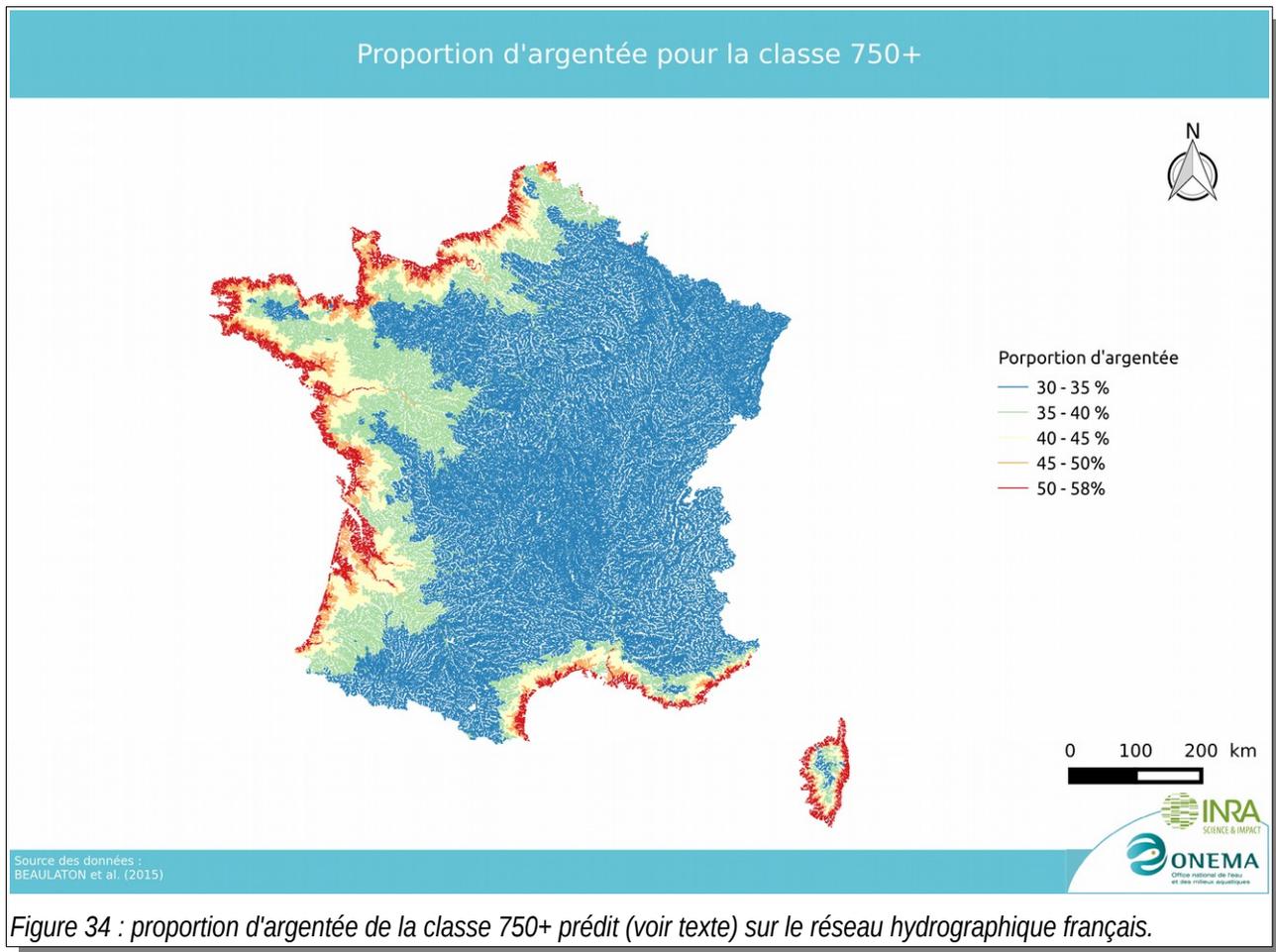
Figure 32 : proportion d'argentée de la classe [450, 600] prédit (voir texte) sur le réseau hydrographique français.

Proportion d'argentée pour la classe]600, 750]



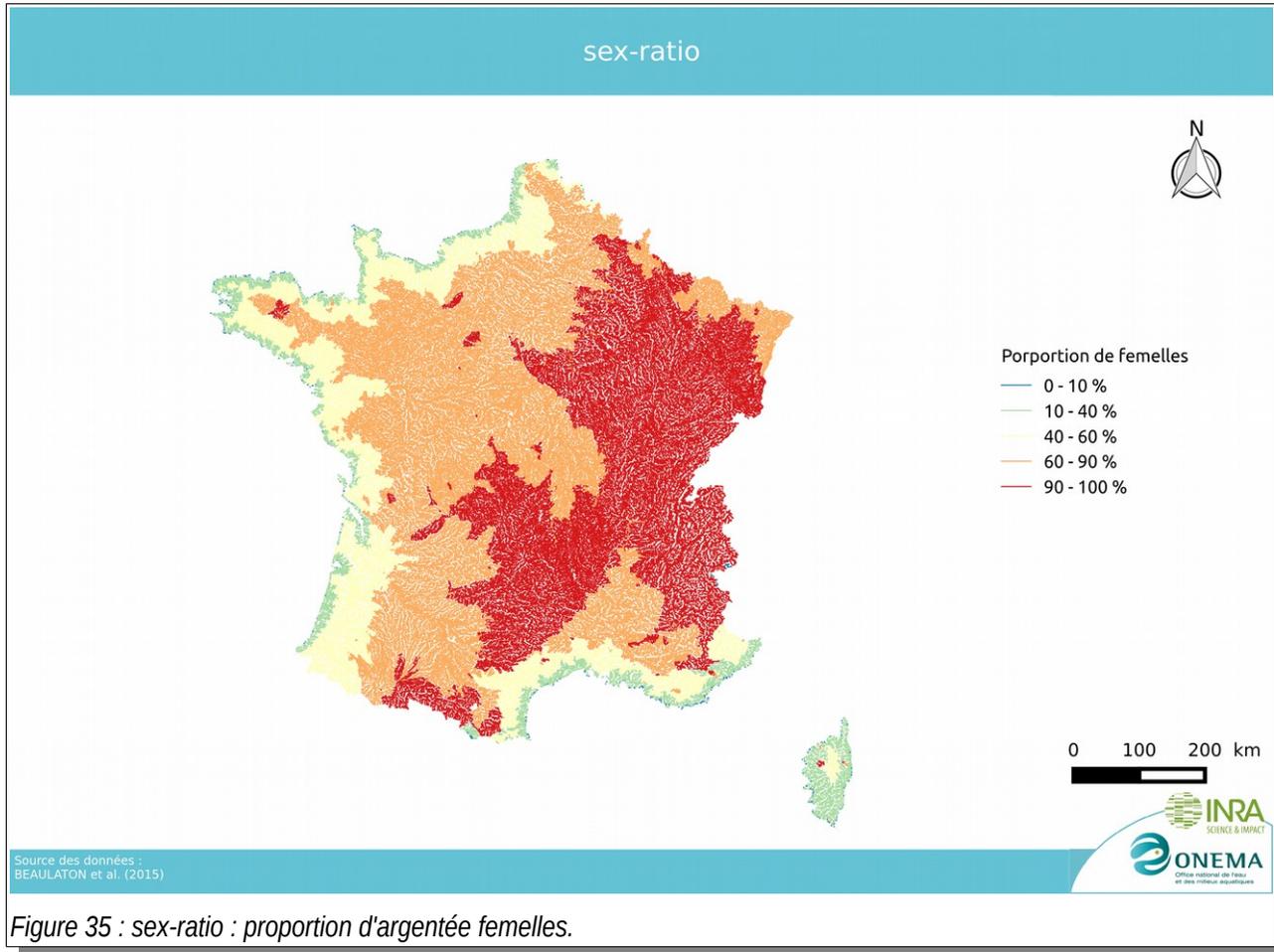
Source des données :
BEAULATON et al. (2015)

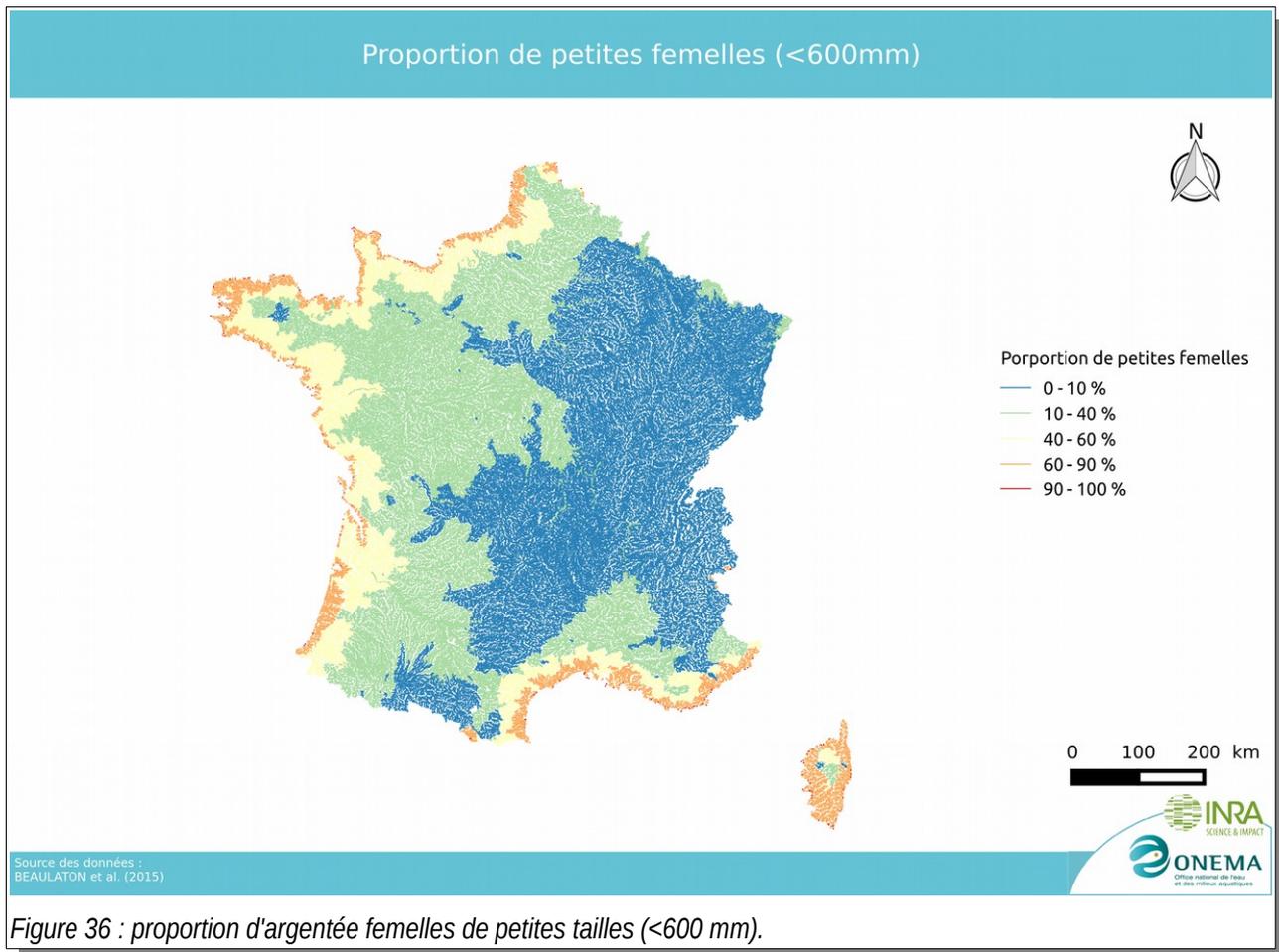
Figure 33 : proportion d'argentée de la classe]600, 750] prédit (voir texte) sur le réseau hydrographique français.



Comme nous disposons des densités par classe de taille (EDA 2.2 ; Briand et al., 2015), de la proportion d'argentée par classe de taille et que les anguilles de moins de 450 mm sont des mâles, nous pouvons établir une carte de sex-ratio (proportion de femelles ; figure 35). Le sex-ratio est déséquilibré vers les mâles proche de la mer et vers les femelles vers l'amont des cours d'eau. Cette observation rejoint les constats de Gandolfi-Hornyold (1929) et elle est conforme avec un déterminisme du sexe environnemental qui serait déterminé par la densité ou une variable liée (Davey and Jellyman, 2005).

De la même manière nous pouvons déterminer, parmi les femelles argentées, la proportion de petites femelles (< 600 mm ; figure 36). Nous constatons que les parties amont produisent pour l'essentiel des femelles de grande taille (> 600 mm), alors qu'à proximité de la mer la proportion de petites femelles devient très importantes. Néanmoins pour connaître où sont produits la majorité de femelles de petite ou grande taille, il faut croiser cette information avec les quantités d'anguilles produites dans chaque zone (voir Briand et al., 2015).





V – CONCLUSION ET PERSPECTIVE

L'application du protocole de Beaulaton et Pénil (2009) au cours de 4 années (2009 – 2012) a permis de récolter des informations exploitables sur un nombre important d'anguilles (14364). Néanmoins le processus de tri et de consolidation des données est long et conduit à écarter un nombre non négligeable de données. De plus, nous avons été confrontés à un problème de précisions dans la prise de mesure (ou la saisie). Enfin, malgré ce nombre important d'anguilles mesurées (et l'effort que cela demande pour récolter ces données), compte tenu de la faible proportion d'anguilles argentées (6.5 %), seulement 940 anguilles sont des argentées (total sur 4 années et sur l'ensemble du territoire).

Malgré tout, ces données nous permettent d'analyser la répartition spatiale de la proportion d'argentées par classe de taille et nous fournissent des renseignements inédits à une telle échelle, qui sont cohérentes avec nos connaissances de l'écologie de l'anguille : proportion de mâles et de petites femelles plus importante à l'aval, et proportion d'argentées augmentant avec la taille. Ces données vont permettre d'améliorer significativement la modélisation de la biomasse d'anguilles argentées en France grâce au modèle EDA qui ne considérait jusqu'à présent qu'un taux unique (5 %) d'argenture pour toute la France et quelque soit la taille (Jouanin *et al.*, 2012).

Les analyses ont montré que la proportion d'argentée est différente d'une année à l'autre. Un suivi sur le plus long terme permettrait de mieux quantifier ces variations, éventuellement de les expliquer (via des paramètres

environnementaux par exemple) et de les prendre en compte dans EDA. Les données acquises et le présent rapport peuvent servir de base pour élaborer un tel suivi, qui pourrait s'appuyer soit sur les pêches RCS, soit sur les réseaux spécifiques anguilles (RSA).

VI – REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué de près ou de loin à l'acquisition, la saisie, la bancarisation et la mise à disposition de ces données. Cela a en effet représenté un effort conséquent sur plusieurs années pour bon nombre de nos collègues.

VII – BIBLIOGRAPHIE

- Acou, A., Lefebvre, F., Contournet, P., Poizat, G., Panfili, J., and Crivelli, A. J. 2003. Silvering of female eels (*Anguilla anguilla*) in two sub-populations of the Rhône Delta. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*: 55–68.
- Acou, A., Boury, P., Laffaille, P., Crivelli, A. J., and Feunteun, E. 2005. Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Archiv für Hydrobiologie*, 164: 237–255.
- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *In* pp. 267–281. Ed. by B. N. Petrov and F. Csàki. *Akademiai Kiado*. reprinted in Kotz, S et Johnson, N.L.1992.
- Beaulaton, L., and Pénil, C. 2009. Protocoles spécifiques anguille pour l'Onema. Onema.
- Bevacqua, D., Melia, P., Crivelli, A. J., De Leo, G. A., and Gatto, M. 2006. Timing and rate of sexual maturation of European eel in brackish and freshwater environments. *Journal of Fish Biology*, 69: 200–208.
- Blackwell, B. G., Brown, M. L., and Willis, D. W. 2000. Relative weight W_r status and current use in fisheries assessment and management. *Reviews in Fisheries Science*, 8: 1–44.
- Breheny, P., and Burchett, W. 2013. Visualization of regression models using visreg. University of Kentucky.
- Briand, C., Beaulaton, L., Chapon, P.-M., Drouineau, H., and Lambert, P. 2015. Eel density analysis (EDA 2.2). Estimation de l'échappement en anguilles argentées (*Anguilla anguilla*) en France. Rapport 2015. IAV, Onema, Inra, Irstea. www.eptb-vilaine.fr/site/telechargement/migrateurs/eda2.2.pdf.
- Daverat, F., Beaulaton, L., Poole, R., Lambert, P., Wickström, H., Andersson, J., Aprahamian, M., *et al.* 2012. One century of eel growth: changes and implications. *Ecology of Freshwater Fish*, 21: 325–336.
- Davey, A., and Jellyman, D. 2005. Sex Determination in Freshwater Eels and Management Options for Manipulation of Sex. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15: 37–52.
- Durif, C., and Elie, P. 2005. The silvering process of the European eel: a new classification from the yellow resident stage to the silver migrating stage. *Journal of Fish Biology*, 66: 1025–1043.
- Durif, C., Guibert, A., and Elie, P. 2009. Morphological discrimination of the silvering stages of the European eel. *In* *Eels at the edge: science, status, and conservation concerns*, pp. 103–111. Ed. by J. Casselman and D. Cairns. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Gandolfi-Hornyold, A. 1929. Recherches sur le sexe et l'âge de la petite anguille jaune en Anjou. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, LIV: 214–245.
- Hastie, T. J., and Tibshirani, R. J. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall. 352 pp.
- Jacoby, D. M. P., Casselman, J. M., Crook, V., DeLucia, M.-B., Ahn, H., Kaifu, K., Kurwie, T., *et al.* 2015. Synergistic patterns of threat and the challenges facing global anguillid eel conservation. *Global*

Ecology and Conservation, 4: 321–333.

- Jouanin, C., Briand, C., Beaulaton, L., and Lambert, P. 2012. Eel Density Analysis (EDA 2.x). Un modèle statistique pour estimer l'échappement des anguilles argentées (*Anguilla anguilla*) dans un réseau hydrographique. Onema, Irstea. <http://cemadoc.irstea.fr/cemoa/PUB00036398>.
- Koenker, R. 2013. quantreg: Quantile Regression. R package version 4.98. <http://CRAN.R-project.org/package=quantreg>.
- Marchelidon, J., Le Belle, N., Hardy, A., Vidal, B., Sbaihi, M., Burzawa-Gérard, E., Schmitz, M., et al. 1999. Etude des variations de paramètres anatomiques et endocriniens chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) femelle, sédentaire et d'avalaison: application à la caractérisation du stade argenté. Bull. Fr. Pêche Piscic., 355: 349–368.
- 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.
- Plan de gestion anguille de la France. Application du règlement R(CE) n°1100/2007 du 18 septembre 2007. Volet national. 2010. . Ministère de l'écologie, du développement durable et de la mer; Onema; Ministère de l'alimentation, de l'agriculture et de la pêche.
- Vollestad, L. A. 1992. Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel - Environmental effects and phenotypic plasticity. Journal of Animal Ecology, 61: 41–48.
- Wood, S. N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology), 73: 3–36.