



VOILET POISSONS MIGRATEURS 2015-2021

DYNAMIQUE DE LA POPULATION DE MULET PORC CHELON RAMADA DANS LE BASSIN VERSANT DE LA VILAINE

2019



Anguille jaune
(© G. Germis, BGM)



Saumon mâle (© G. Germis, BGM)



Grande alose (© FD56)



Lamproie marine
(© F. Guérineau, FD35)



Truite de mer (© A. Langlois, Syndicat Horn)

Maître d'ouvrage :



Alice LEMONNIER

Edition :

Septembre 2019

**Etude réalisée avec le concours
financier de :**

Soutiennent les actions du volet "poissons migrateurs" :

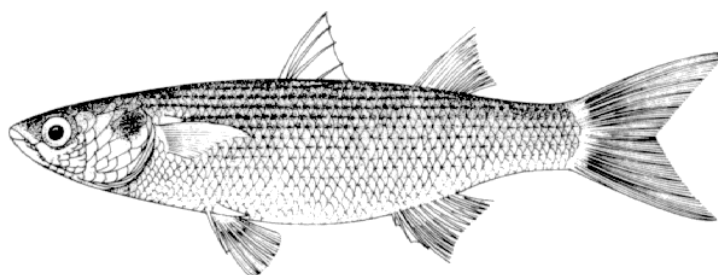


Etablissement public du ministère
chargé du développement durable

MASTER 2 PNB : PATRIMOINE NATUREL ET BIODIVERSITÉ

RAPPORT DE STAGE - SEPTEMBRE 2019

ALICE LEMONNIER



FAO

Dynamique de la population de Mulet porc *Chelon ramada* (Risso, 1827) dans le bassin de la Vilaine (Bretagne, France).

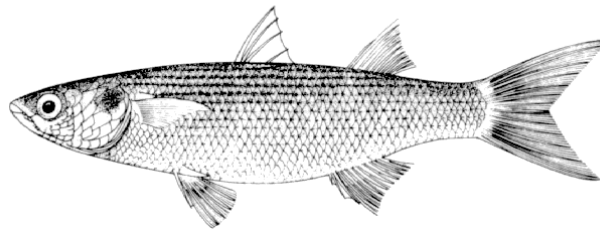
*Premiers essais d'estimation des paramètres
démographiques et biologiques du stock*

STRUCTURE D'ACCUEIL : EPTB VILAINE - INRA (RENNES)

Responsables du stage : **Cédric BRIAND**, Responsable Pôle Milieux Naturels (EPTB Vilaine) & **Jean-Luc BAGLINIERE**, Directeur de recherche UMR Ecologie et santé des écosystèmes (INRA Rennes)

Co-Responsables Master PNB : **Maryvonne CHARRIER**, **Anne-Marie COR-
TESERO**, **Sébastien DUGRAVOT**, **Frédéric YSNEL**

Dynamique de la population de Mulet porc
***Chelon ramada* (Risso, 1827)**
dans le bassin de la Vilaine (Bretagne, France).
Premiers essais d'estimation des paramètres
démographiques et biologiques du stock



FAO
Maîtres de stage :

CÉDRIC BRIAND
(EPTB-VILAINE) &
Jean-Luc BAGLINIÈRE
(INRA)

Présenté par :

ALICE LEMONNIER
Master 2 Patrimoine
Naturel et Biodiversité
Université de Rennes 1

Co-Responsables Master

PNB :

MARYVONNE CHARRIER,
ANNE-MARIE
CORTESERO,
SÉBASTIEN DUGRAVOT,
FRÉDÉRIC YSNEL

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier mes maîtres de stage **Cédric Briand** et **Jean-Luc Baglinière** qui m'ont permis de réaliser ce stage de fin d'études passionnant et enrichissant. Cédric, je te remercie de m'avoir fait confiance, de m'avoir sollicitée pour ce sujet ambitieux et de m'avoir soutenue dans toutes les étapes de ce stage. Merci pour ton aide précieuse dans la planification, la rédaction, la formation aux logiciels et la partie statistique. Merci également de m'avoir accordé autant de temps durant ces six mois, même pendant tes soirées, tes week-ends et tes vacances ! Jean-Luc, merci d'avoir accepté ton rôle de deuxième encadrant et de m'avoir grandement aidée pour l'analyse d'écailles, que ce soit pour l'établissement du protocole, la lecture, l'estimation des paramètres finaux et la relecture du rapport. Je vous remercie tous les deux pour le temps que vous avez partagé avec moi, malgré votre emploi du temps très chargé. Vos précieux conseils, votre gentillesse et votre bonne humeur m'ont permis de m'épanouir dans ce stage. Alors merci !

Je souhaite également remercier **Brice Sauvaget** et **Gérard Eriau**, qui en plus d'être des collègues du pôle "Migrateurs" en or, ont été un réel soutien durant la phase technique du stage. Merci à toi Brice, pour avoir dégagé autant de temps dans ton travail et aidé sur l'ensemble du stage. Merci pour les moments de terrain mais aussi du quotidien, qui en plus d'être enrichissants, ont été dans la bonne humeur. Merci à toi Gérard, pour ton aide sur le terrain et ta sympathie à toute épreuve. Merci pour ta générosité et ta gentillesse durant ces six mois. J'ai appris beaucoup avec vous et j'ai passé de très bons moments au sein de l'équipe, merci à vous deux.

Merci à l'ensemble de **l'équipe de l'EPTB Vilaine** pour leur accueil chaleureux et leur sympathie quotidienne. Travailler avec vous tous aura été un réel plaisir ! Je remercie notamment **Christine Morvan**, une collègue avec qui j'ai eu le plaisir de passer de très bons moments !

Je souhaite remercier Monsieur **Didier Macé** qui a été volontaire, de bon conseil et d'une grande générosité sur ce projet. Merci d'avoir travaillé avec nous et de nous avoir permis de prélever des écailles sur certaines de vos captures, ce qui nous a fait gagner un temps précieux.

Je remercie Monsieur **Thomas Trancart** du Muséum National d'Histoire Naturelle (Station biologique de Dinard) de nous avoir aidés dans l'établissement du protocole de marquage et de nous avoir prêté une partie du matériel utilisé durant ce stage. Merci également à Monsieur **Alexandre Carpentier** de la même structure et maître de conférences à Rennes 1, qui m'a conseillée durant ce stage et permis l'acquisition de juvéniles de la Seine.

Merci à l'équipe de l'Institut National de la Recherche en Agronomie de Rennes pour leur

accueil et leur partage de connaissances. Un grand merci à **Jean-Pierre Destouches** pour nous avoir aidés dans l'installation de l'antenne RFID. Merci à **Nicolas Jeannot** et **Yoann Guilloux** pour leur accueil au pont Scorff et leurs conseils. Merci à **Ludivine Lamireau** pour son temps passé pour les photographies d'écailles. Merci à **Violette Silve**, stagiaire à l'INRA pour son partage de connaissances en matière de rétrocalcul.

J'aimerais remercier ma famille qui m'a toujours souhaité la réussite pendant ce stage. Merci pour votre précieux soutien au quotidien.

Table des matières

1	Introduction	1
2	Matériel & Méthodes	4
2.1	Site d'étude	4
2.2	Modèle biologique	4
2.3	Interprétation des écailles	5
2.3.1	Méthode de prélèvements	5
2.3.2	Estimation de l'âge et de la croissance	6
2.4	Suivi vidéo	7
2.5	Analyses statistiques	7
2.5.1	Scalimétrie et estimation des paramètres démographiques	7
2.5.2	Analyse des migrations issue des suivis de comptage	9
3	Résultats	11
3.1	Scalimétrie et estimation des paramètres démographiques	11
3.1.1	Ages et anneaux hivernaux masqués	11
3.1.2	Détermination de la zone optimale de prélèvement d'écailles	12
3.1.3	Relation taille de l'écaille - taille de l'individu	12
3.1.4	Croissance	14
3.2	Analyse des migrations issue des suivis de comptage	15
3.2.1	Effectifs des migrations	15
3.2.2	Modélisation de la structure en classe de taille	16
3.2.3	Mortalité	17
4	Discussion	19
4.1	Scalimétrie et estimation des paramètres démographiques	19
4.1.1	Age et analyse des anneaux hivernaux masqués	19
4.1.2	Détermination de la zone optimale de prélèvements d'écailles	20
4.1.3	Relation taille de l'écaille - taille de l'individu	21
4.1.4	Croissance	22
4.2	Analyse des migrations issue des suivis de comptage	23
4.2.1	Effectifs des migrations	23
4.2.2	Modélisation de la structure en classe de taille	23
4.2.3	Mortalité	25

Introduction

Les poissons migrateurs amphihalins réalisent des migrations entre les eaux douces et les eaux marines, soit après une phase de croissance en mer avant migration en eau douce pour la reproduction (poissons anadromes ou potamotoques), soit après une phase de croissance en eau douce pour une reproduction en mer (poissons catadromes ou thalassotoques) (McDowall, 1997). Cette caractéristique les a rendu plus vulnérables aux impacts anthropiques que les autres espèces ichtyologiques, car celles-ci possèdent de fortes exigences écologiques par le besoin de libre circulation sur l'ensemble de leur route migratoire notamment (Steinbach, 2001). Les pertes d'habitats (construction de barrages et fragmentation progressive des cours d'eau) (Liermann *et al.*, 2012; Grill *et al.*, 2019), la surpêche, la pollution, les changements climatiques (Lassalle & Rochard, 2009) et l'aquaculture ont contribué au déclin de ces espèces (Limburg & Waldman, 2009). Ainsi dans l'Atlantique Nord, la majorité des stocks de poissons diadromes a connu une chute de plus de 90 % depuis le 18ème siècle (Limburg & Waldman, 2009).

Ce constat est partagé en France (DREAL-Centre, 2014) où le statut des espèces varie de quasi-menacé (Saumon Atlantique (*Salmo salar*, Linnaeus, 1758)) à en danger critique d'extinction (Anguille européenne (*Anguilla anguilla*, Linnaeus, 1758)). La situation des poissons migrateurs amphihalins, déjà préoccupante lors de la première évaluation en 2010 en France (Nieto, 2015), s'est confirmée lors de la dernière évaluation en 2019 : neuf espèces sur treize sont menacées ou quasi menacées et une autre a disparu. Néanmoins, parmi celles-ci, le Mulet porc (*Chelon ramada*, Risso, 1827) reste une espèce à préoccupation mineure (Site de l'IUCN Redlist, Baglinière, comm. pers., 2019).

Les poissons migrateurs contribuent à la fourniture des services écosystémiques et sont également considérés comme des espèces parapluie, sentinelles de la qualité de l'eau, des habitats et donc du bon fonctionnement des écosystèmes aquatiques (DREAL-Centre, 2014). Le déclin de ces espèces a conduit à une diminution de leur intérêt économique pour la pêche professionnelle et sportive. Néanmoins, certaines espèces restent encore exploitées par la pêche sportive (saumons, anguilles, aloses) (Castelnaud, 2001). De nombreuses tentatives de restauration des stocks de ces poissons ont vu le jour depuis une quarantaine d'années, sans réel succès (Larinier & Travade, 1992; DREAL-Centre, 2014).

Pour l'ensemble de ces raisons, la plupart des espèces migratrices amphihalines bénéficient aujourd'hui de fortes mesures de protection (conventions internationales et réglementations spécifiques) et de programmes de gestion des stocks (comités de gestion des poissons migrateurs ou COGEPOMI) (DREAL-Bretagne, 2018). Cependant, des exceptions existent telles que le Mulet

Porc qui représente l'une des dernières espèces migratrices catadromes à ne bénéficier d'aucune protection juridique spécifique¹ (Davidson, 1997 dans Khaled, 2018).

Chelon ramada est une espèce euryèce² euryhaline³ avec une grande capacité d'adaptation (comportements alimentaires et salinité) (Almeida, 2003; Daverat *et al.*, 2011; Carpentier *et al.*, 2013). Il est considéré en France comme l'espèce de Mugilidés la plus ubiquiste tant en cours d'eau qu'en zone côtière (Farrugio & Quignard, 1974; Gautier & Hussenot, 2005). Bien que son intérêt pour les pêcheries commerciales en France soit limité (Gautier & Hussenot, 2005; Khaled, 2018), la régression alarmante des stocks des autres espèces exploitées semble conduire le Mulet porc à devenir l'une des dernières espèces exploitées par la pêche professionnelle fluviale ou estuarienne.

Pour autant, les espèces de muges telles que le Mulet porc autrefois très abondantes dans certaines zones de l'Europe sont aujourd'hui en régression notamment causée par une exploitation et une pollution chimique de l'eau (Bartulović *et al.*, 2011). Ainsi, *Chelon ramada* se retrouve inscrit depuis quelques années dans le Plan d'actions de gestion des poissons migrateurs en raison du manque de connaissances biologiques et écologiques sur cette espèce (DREAL-Bretagne, 2018) afin d'optimiser durablement la ressource (Khaled, 2018).

En Bretagne, peu de données sont disponibles sur la répartition, l'écologie et la dynamique du Mulet porc, en dépit d'une présence importante sur les côtes et dans les estuaires (Lam Hoai Thong, 1969 dans Gautier & Hussenot, 2005). Le barrage d'Arzal, ayant été édifié pour assurer notamment la qualité de l'eau potable et limiter les inondations (site officiel de l'EPTB Vilaine), bloque la migration des espèces sténohalines dès l'entrée en Vilaine⁴ (Briand *et al.*, 2018). Il a été équipé en 1995 d'une passe à bassins (multi-espèces) pour tenter de contrebalancer ce frein migratoire. Cette passe possède une localisation aval très intéressante pour étudier les comportements migratoires des espèces de la Vilaine étant à la limite estuarienne entre l'eau douce et l'eau salée (Briand *et al.*, 2018). Les suivis réalisés ont montré la présence d'une abondante population de Mulet porc (plusieurs centaines de milliers d'individus chaque année). Mais, jusqu'à présent, aucune étude n'a été menée sur l'écologie de cette espèce et la pérennité de son stock en Vilaine (Gautier & Hussenot, 2005; Khaled, 2018).

Ainsi, l'objectif principal de ce travail est (1) d'améliorer les connaissances relatives au cycle de vie et (2) d'estimer le niveau d'abondance de cette population de la Vilaine et de pouvoir suivre son évolution. Ce travail étant le premier réalisé en Vilaine sur cette espèce, il doit permettre de développer une méthode transposable et standardisée pour suivre le devenir de la po-

1. mention non spécifique dans l'UNCLOS (Convention des Nations Unies sur le droit de la mer)

2. espèce pouvant coloniser de nombreux habitats de par leur résistance ou adaptation large aux conditions biotiques et abiotiques

3. capacité de survie en eaux de salinité variable

4. espèces ayant besoin d'une adaptation entre des milieux de salinité variables

pulation en Vilaine et ailleurs en France.

Cet objectif se décline en plusieurs axes :

1. Analyse de la structure démographique de la population.

L'âge et la croissance seront estimés à partir des écailles en utilisant notamment la retromesure. Compte tenu du faible nombre de travaux réalisés en France et en Bretagne (Lam Hoai Thong, 1987 dans Bagliniere & Le Louarn, 1987; Quignard & Authem, 1981; Bagliniere & Le Louarn, 1987), l'utilisation des écailles chez cette espèce est considérée comme un travail exploratoire.

2. Caractérisation du flux migratoire.

L'analyse des données recueillies entre 2013-2019 sur les dispositifs de comptage au barrage d'Arzal (comptages vidéos) permet une première approche des caractéristiques migratoires. En particulier, l'activité de migration et sa variation dans le temps seront analysées afin de pouvoir cerner l'impact des deux facteurs : une exploitation récente ciblée sur cette espèce par les pêcheurs professionnels en eau douce (Macé, comm. pers. 2019) et la présence du Silure glane (*Silurus glanis*, Linnaeus, 1758) prédateur invasif (Guillaume, 2012; Pelloté *et al.*, 2019).

Matériel & Méthodes

2.1 Site d'étude

La Vilaine, fleuve breton, couvre une superficie amont de 10 100 km² et se jette dans le Golfe de Gascogne. Dans sa partie Est, ce fleuve irrigue un territoire de faible altitude alors que son principal affluent l'Oust descend des monts d'Arrée à l'Ouest. La Vilaine a un débit moyen (module) de 71.90 m³ s⁻¹ ¹ (site officiel de Eaufrance) . Le barrage d'Arzal ² a été édifié à 12 km de l'embouchure de l'estuaire de la Vilaine. Il bloque l'onde de marée et sert à la fois à réguler le niveau du fleuve en empêchant l'intrusion de l'onde de marée en période de crue et de réserve d'eau potable (Briand *et al.*, 2018). La passe à bassins du barrage d'Arzal a été mise en service entre 1995. En fonction de l'importance de la différence entre la Vilaine et l'estuaire, la passe est composée de 3 à 11 bassins successifs reliés entre eux par des fentes verticales. Des chutes s'établissent entre les bassins et permettent de passer de la côte de l'estuaire à la côte du plan d'eau amont. La passe à bassins subit des contraintes liées aux marées et ne fonctionne que lorsque le niveau de la mer est inférieur au niveau amont (Briand *et al.*, 2018).

2.2 Modèle biologique

Le Mulet porc ou *Chelon ramada* (Risso, 1827) appartient à la famille des Mugilidés (Ordre des Mugiliformes, Classe des Actinoptérygiens, Infra-Classe des Téléostéens). Cette espèce euryhaline possède une large répartition à l'échelle européenne (Gautier & Hussenot, 2005) (Figure 2.1). Son caractère euryèce, et sa grande capacité d'adaptation (comportements alimentaires et osmorégulation) (Almeida, 2003; Daverat *et al.*, 2011; Carpentier *et al.*, 2013), lui permettent de coloniser les espaces fluviaux.

Les mulets sont des poissons à croissance rapide pendant les deux premières années de vie, puis ralentie une fois la maturité sexuelle atteinte (entre 3 et 5 ans selon les localités) (Farrugio & Quignard, 1974; Koutrakis & Sinis, 1994). La taille maximale retrouvée chez le Mulet porc est de 70 cm (longueur totale) pour un âge maximal d'une dizaine d'années (Quéro et Vayne, 1997 dans Gautier & Hussenot, 2005). Il n'y a pas de dimorphisme sexuel (Gautier & Hussenot, 2005). Les

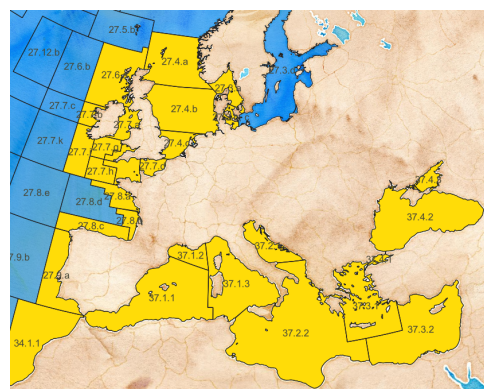


FIGURE 2.1 – Carte de répartition de (*Chelon ramada*) (issus des sites officiels de l'IUCN et de la FAO)

1. en étiage (Q0.05) débit de 5.11 m³ s⁻¹, en crue (Q95) de 277 m³ s⁻¹

2. 47° 29' 59" Nord, 2° 22' 56" Ouest, Morbihan, France

mulets sont itéropares³ et effectuent ainsi plusieurs cycles de migration mer-estuaire (Daverat *et al.*, 2011). Ils se reproduisent sur la zone littorale (Lam Hoai Thong, 1969 dans Gautier & Hussenot, 2005; Hickling, 1970) à des faibles distances de l'estuaire en Atlantique (Trancart, 2011; Khaled, 2018). Ils ne se reproduisent qu'une fois par an fin automne-début hiver (Kasımoğlu *et al.*, 2011).

L'identification des individus a été effectuée à l'aide des clés d'identification par stade (Gautier & Hussenot, 2005).

2.3 Interprétation des écailles

Les écailles des Mugilidés sont polygonales et striées de façon parallèle à leur bord. Les *circuli*⁴ sont présents dans les champs latéraux et antérieurs et augmentent dans la partie antérieure de l'écaille (Bagliniere & Le Louarn, 1987) (Figure 2.3a). Le ralentissement hivernal se reconnaît par une bande étroite à *circuli* resserrés (anneau hivernal ou *annulus*) et leur nombre permet d'estimer l'âge (Ombredane & Baglinière, 1992). Cet anneau apparaît en mai-juin (Quignard & Authem, 1981). Le focus⁵ migre dans le champ postérieur avec la croissance. Chez les individus âgés, le centre de l'écaille disparaît et est remplacé par un espace granulé, pouvant effacer le ou les premiers anneaux hivernaux et le focus (Quignard & Authem, 1981).

2.3.1 Méthode de prélèvements

Deux zones de prélèvement ont été choisies pour l'ensemble des individus (Figure 2.2) : (1) derrière la pectorale et (2) en haut de la diagonale pectorale-début de la première dorsale. Ce choix a été fait afin de déterminer la meilleure des deux zones habituellement utilisées dans la littérature scientifique pour *Chelon ramada* pour la lecture d'âge (fort taux de lisibilité et faible taux de régénération) (Figure 2.2). 3 à 7 écailles ont été prélevées sur chaque zone. Les écailles ont été nettoyées à sec puis à l'eau claire (Bagliniere & Le Louarn, 1987; Ombredane & Baglinière, 1992). Les écailles ont été montées à sec entre deux lames (Figure 2.3a) (Bagliniere & Le Louarn, 1987).

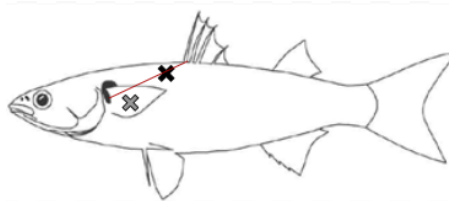


FIGURE 2.2 – Zones de prélèvement d'écailles utilisées (croix grise= pectorale, croix noire= dorsale).

3. capables de se reproduire plusieurs fois au cours de leur cycle de vie

4. crêtes sécrétées par une forte sécrétion de matrice osseuse minéralisée

5. centre de l'écaille

114 poissons ont été prélevés entre avril et juillet à Arzal et en amont de la passe (Vilaine) à l'aide d'épuisettes grandes mailles et carrelets (1m² ou 2m²). Tous les individus ont été mesurés (longueur fourche) et seulement 52 ont été pesés. Pour les besoins de l'analyse, cet échantillon d'individus a été complété avec 23 individus provenant de la Seine (8 juvéniles de juillet à septembre 2017), de la Sélune (7 sub-adultes et adultes de juin 2019) et de Mesquer (8 juvéniles de juillet 2019). Compte tenu de leur localisation, seuls les individus du Mesquer considérés comme issus du même stock que celui de la Vilaine ont été intégrés aux résultats finaux de cette étude (croissance, mortalité, structure d'âge en Vilaine).

2.3.2 Estimation de l'âge et de la croissance

L'âge est estimé en comptabilisant le nombre d'*annuli* présents dans la partie antérieure de l'écaille (Ombredane & Baglinière, 1992). L'estimation de l'âge s'est effectuée sur l'écaille la plus lisible de chaque zone à la loupe binoculaire ainsi que sur photographie faite au stéréomicroscope ZEISS (Discovery V.8). Le taux de régénération⁶ et la qualité de lecture ont été pris en compte (Ombredane & Baglinière, 1992). Les faux anneaux ont été identifiés lorsqu'ils n'étaient pas continus dans la partie antérieure. Chaque écaille a été lue avec un lecteur de microfiche, puis relue avec le logiciel Image J (64-bit Java 1.8.0-112) pour le rétrocalcul des tailles (mesures distances *annuli*-focus). Lors de deux lectures, seule la deuxième a été prise en compte, considérée comme la meilleure (expérience acquise en utilisant tous les échantillons). L'âge des poissons a été noté Nans ou Nans+ correspondant au nombre d'*annuli* et il est accompagné d'un signe "+" signifiant une reprise de croissance après le dernier anneau hivernal (Figure 2.3). Pour estimer la croissance par rétro mesure, l'écaille a été mesurée sur son plus grand rayon antérieur⁷ (Figure 2.3) (Ombredane & Baglinière, 1992). Puis c'est sur ce rayon qu'ont été mesurées les distances des anneaux hivernaux au centre de l'écaille sous Image J.

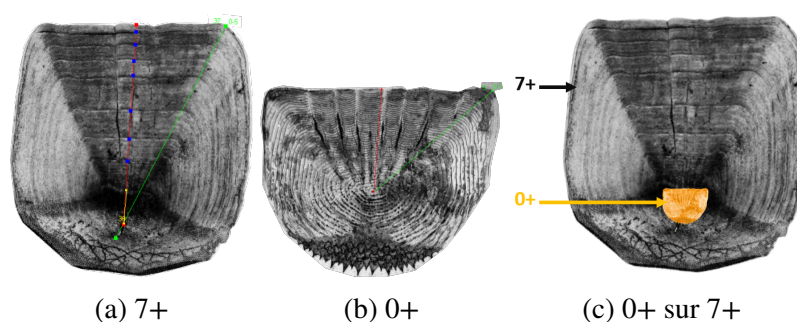


FIGURE 2.3 – Individu (a) de 7+ ans et (b) 0+ an de *Chelon ramada* et (c) superposition des deux (Image J) permettant de localiser la première année de croissance sur une écaille d'adulte. Traits : vert = Diagonale utilisée pour placer le focus ; rouge = Rayon antérieur ; jaune = Longueur partie granulée. Points bleus = Anneaux hivernaux. Partie antérieure en haut.

6. sur l'ensemble des écailles par zone

7. distance entre le focus et le bord antérieur de l'écaille

2.4 Suivi vidéo

Le suivi vidéo des mulets est réalisé à la passe à l'aide d'une caméra (noir et blanc) relié à un dispositif de traitement numérique d'images développé sous Java (saisie des données) et R (traitement graphique) (Briand *et al.*, 2018). Ce système est installé à la sortie de la passe à bassins qui se termine par un couloir vitré. Les poissons sont filmés en ombres chinoises sur un fond clair. Le système d'acquisition, de dépouillement et d'intégration des données vidéos est réalisé de manière numérique (Briand *et al.*, 2018). Les effectifs estimés par comptages vidéos sont minimaux car le passage des poissons ne se fait pas uniquement via la passe (vannes ou éclusage) (Briand *et al.*, 2018). Le suivi numérique est lancé généralement début mars, et jusqu'à octobre-novembre (peu de passages l'hiver) (Briand *et al.*, 2018). Les comptages de mulets n'ont pas été systématiques. Les données traitées ici vont de 2013-2019, période de mise en place de mesures de mulets (50 individus par 2 semaines jusqu'en 2018, par semaine en 2019) et de comptages systématiques. Aucune mesure de taille n'a été effectuée entre août 2013 et fin 2014.

2.5 Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (3.5.2). Pour l'ensemble de ces analyses, le seuil de significativité choisi est de 0,05 (* : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).

2.5.1 Scalimétrie et estimation des paramètres démographiques

Analyse des âges et anneaux hivernaux masqués

Certains *annuli* pouvant être masqués par la zone granulée, l'âge des mulets A comptabilisé à partir du nombre d'*annuli* visibles $\ddot{A}$ a été corrigé. Cette correction s'est faite sur la base de la mesure, d'abord de la position des deux premiers *annuli* S_0 et S_1 observés sur les écailles de juvénile et ensuite de la taille de la zone granulée Lg . Un décalage de l'âge D de α ($D = \alpha A = \ddot{A} + D$) a été introduit lorsque la zone granulée recouvre la position moyenne des premiers *annuli* $Lg > S_\alpha$ quelque soit la zone de prélèvement. Une pondération faible a été utilisée pour les âges plus grands, pour limiter les écarts entre les courbes (traduisant des croissances faibles ou fortes) (Figure B 3.1).

A partir de ce décalage initial, un modèle a été utilisé pour relier la distance sur l'écaille de chaque marque S_α , l'âge A et la zone de prélèvement Z . Des résidus pondérés par l'âge ont été calculés pour chaque individu n , pour donner plus de poids aux résidus importants dans les premiers âges (Formule 2.1). L'utilisation de ce modèle GAM a permis de réajuster les années

masquées (+1 ou 0 ou -1 année) en fonction des résidus du modèle.

$$\begin{aligned}\widehat{S}_\alpha &\sim f(A) + Z + \epsilon \\ R_\alpha &= \widehat{S}_\alpha - S_\alpha \\ Rp_n &= \sum_{S_\alpha \in n} \frac{R_\alpha \pi_\alpha}{\sum \pi_\alpha} \quad \text{avec } \pi_\alpha = \max \begin{cases} 1.1 - 0.1\alpha \\ 0 \end{cases}\end{aligned}\quad (2.1)$$

Les individus ayant des résidus pondérés Rp inférieurs aux quantiles 0,1 (sous les autres courbes de la Figure 3.1 B) et dont l'*annulus* de l'âge en cours pourrait avoir été interprété à tort comme masqué précédemment ($D > 0$) ont eu une année en moins (Formule 2.2). A l'inverse, les individus ayant des résidus pondérés Rp supérieurs aux quantiles 0,9 pour les premiers âges et dont la zone granulée est susceptible d'avoir masqué l'anneau suivant⁸ ont été décalés vers la droite (Formule 2.3) ont eu 1 nouvelle année supplémentaire. Une nouvelle relation (Formule 2.1) est calée à partir de ce nouveau décalage, de manière itérative jusqu'à l'absence de décalage.

$$A = A-1 \text{ et } D = D-1 \text{ si } \begin{cases} Rp < Q_{0,1} \\ Lg < \widehat{S}_\alpha + 2SE_\alpha \\ D > 0 \end{cases} \quad A = A+1 \text{ et } D = D+1 \text{ si } \begin{cases} Rp > Q_{0,9} \\ Lg > \widehat{S}_{\alpha+1} - 2SE_{\alpha+1} \end{cases}\quad (2.2)$$

Des tests de comparaison des maximums de vraisemblance ont ensuite été réalisés sur 4 modèles GAM (Generalized Additive Model, (Hastie & Tibshirani, 1987)) différents, avec ou sans effet mixte (effet "individu") pour identifier le meilleur (package "mgcv", (Wood, 2011)).

Relation taille de l'écaille - taille de l'individu

Plusieurs modèles ont été testés afin d'estimer au mieux la relation taille de l'écaille (S) - taille de l'individu (L) selon la distribution des données d'écailles et de captures (Lc et Sc). Trois modèles ont été construits selon les hypothèses suivantes :

1. "La dimension de l'écaille croît proportionnellement à la longueur totale de l'individu et la droite passe par l'origine" (modèle de Dahl-Lea" (Lea, 1910 dans Vigliola & Meekan, 2009)) : $L = 0 + bS$
2. "Idem mais la droite ne passe pas par l'origine" (modèle de Fraser-Lee (Fraser, 1915 dans Vigliola & Meekan, 2009)) : $L = a + bS$

8. Lg tombe dans l'intervalle probable de présence de l'*annulus* marquant l'âge suivant

3. "La relation n'est pas linéaire et la courbe ne passe pas par l'origine" (Modèle GAM, présente étude) : $L = f(S) + \epsilon$

Les modèles linéaires Dahl-Lea et Fraser-Lee ont été comparés (en format GAM, package "mgvc" dans Wood (2011)) au GAM à partir d'un Akaike Indice Criterion (AIC) (Akaike, 1987).

Détermination de la zone optimale de prélèvement d'écailles

La détermination de la meilleure zone de lecture a été effectuée à partir d'une note globale de chaque zone selon : (1) le taux moyen de régénération, (2) la qualité moyenne de lecture, (3) la corrélation entre la taille de l'écaille et la taille de l'individu (Tests de Spearman, $n=68$ dans Spearman (1910)) et (4) les taux d'occultation d'anneaux par la partie granulée ($n=66$ pour zone pectorale, $n=69$ pour zone dorsale). Un GLM (Modèle Linéaire Généralisé, dans Nelder (1974)) Binomial a été construit ($n=225$), afin de savoir si l'âge estimé diffère entre première et deuxième lecture, entre deuxième lecture et lecture sous logiciel et entre les deux zones.

Estimation de la Croissance

Une relation taille-âge a été ajustée. Cette relation a été faite à partir des données de rétrocalcul de scalimétrie et permet d'obtenir une taille théorique par âge. Afin de pouvoir ajouter les tailles réelles, les tailles observées et les âges maximaux du jeu de données ont été utilisés. L'équation de croissance de Von Bertalanffy (Von Bertalanffy, 1938) a été calée à partir de sa forme modifiée du package FSA (Formule 2.4) (Ogle *et al.*, 2018). Une fois les données intégrées dans l'équation, un modèle non linéaire NLS (Nonlinear Least Squares, (Hartley & Booker, 1965)) a été construit pour estimer les paramètres de l'équation en Vilaine. Un modèle par zone de prélèvement a été construit (Formule 2.5). Un intervalle de confiance a été ajouté par la suite (± 2 erreurs standards du GAM des rétrocalculs utilisés précédemment).

$$L_t = L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right) \quad (2.4) \quad L_t = L_0 - (L_\infty - L_0) e^{-Kt} \quad (2.5)$$

Avec L_t = Taille au temps t , L_∞ = Valeur de L_t quand le taux d'accroissement est nul, K = Taille asymptotique, t = Age et t_0 = temps pour $L_t = 0$.

2.5.2 Analyse des migrations issue des suivis de comptage

Effectifs migrants et modélisation des tailles

L'effectif des migrations a été calculé par année et par mois de comptage entre 2013 et 2019 (package "Stacomir" dans Briand *et al.* (2019)). Pour comparer les effectifs, le total par année a été arrêté au 30 Juillet. Un GAM a été réalisé sur l'ensemble des mesures journalières (d

= jour) pour simuler l'évolution saisonnière de la taille des mulets. A partir des prédictions du modèle, la taille moyenne a été estimée par année jusqu'à fin Juillet sur 2013-2019, ainsi que la biomasse migrante.

Pour simuler l'évolution des tailles, plusieurs modèles ont été testés. Ces derniers comportent une combinaison de : (1) Un modèle saisonnier avec composante cyclique ($f_{saisonner}$) pour forcer la taille en début de saison à correspondre à celle de fin de saison précédente ; (2) Une tendance de long terme calculée sur le nombre de jour depuis le début de la période ($f_{tendance}$) et (3) Un effet horaire (ϵ). Une comparaison des Modèles GAM (différentes combinaisons de facteurs (fonction gam, package "mgcv")) a été réalisée par des ANOVA (fonction ANOVA.gam, package "itsadug" (Rij *et al.*, 2017)).

Mortalité

La mortalité totale (Z) a été estimée par la relation âge-taille des individus de Vilaine entre 2013-2019. Une matrice a été construite afin d'attribuer un intervalle de tailles pour un âge donné (données issues du NLS, Formule 2.5). A l'aide des effectifs annuels jusqu'au 30 juillet, un produit matriciel a permis d'obtenir l'effectif total par âge et par année. Une transformation logarithmique des effectifs au cours du temps a permis d'estimer la mortalité totale des mulets par an (valeur de la pente Z , Formule 2.6). Cette valeur a été calculée par un GLM ($\ln(N_t) \sim t$). Chaque mortalité a été estimée jusqu'à la fin juillet (population passante à la montaison). Deux relations ont été réalisées, à partir du modèle de prédictions taille-âge des écailles dorsales et pectorales. Pour estimer la mortalité non naturelle, une estimation du tonnage capturé a été effectuée à l'aide de l'équation de Baranov (F , originellement par pêcheries) avec une mortalité naturelle M fixée arbitrairement à 0,2 (m) (Formule 2.7) pour l'année 2019 (deux valeurs selon le modèle de prédiction taille-âge dorsal ou pectoral) :

$$Nt = N_0 e^{-Zt}$$

$$\ln(Nt) = \ln(N_0) + \ln(e^{-Zt})$$

$$\ln(Nt) = a + Zt$$

(2.6)

$$F = \frac{Z - M}{Z} (1 - e^{-Zt}) N_0 \quad (2.7)$$

où Z = Mortalité totale, Nt = Effectif au temps t , N_0 = Effectif initial (total de 2019 = 189 321) t = Temps. m = Coefficient de la mortalité naturelle ($m=0,20$) et F = Coefficient de la mortalité non naturelle.

Résultats

3.1 Scalimétrie et estimation des paramètres démographiques

3.1.1 Ages et anneaux hivernaux masqués

Le spectre de lecture d'âge brute de la population échantillonnée s'étend de 0+ à 11 ans, avec une majorité d'individus de plus 5 ans. Après correction itérative des âges, le spectre s'étend de 0+ à 13 ans (Figure 3.1). Peu d'individus de 1 à 4 ans ont été retrouvés (individus de 2 et 3 ans retrouvés sur la Sélune). Après avoir retirés les individus hors Vilaine, la lecture corrigée des écailles dorsales et pectorales conduit à une majorité d'individus entre 5 et 11 ans zones confondues (pectorale et dorsale, Figure 3.1). Peu d'individus de plus de 11 ans ont été retrouvés. 45 individus âgés de 0+ s'ajoutent à l'estimation de la structure d'âge.

Des années supplémentaires ont été ajoutées sur 89 écailles après le décalage initial sur les deux zones confondues (80 écailles à +1 an et 9 à +2 ans). 63 écailles n'ont bénéficié d'aucun ajout (Figure 3.1B). Après ajustement avec le modèle GAM, il a été retiré une année ajoutée à tort à 22 écailles (toutes zones confondues). Les courbes du modèle ajusté sont plus resserrées entre elles que le modèle initial (Figure 3.1E contre Figure 3.1B), ce qui montre une amélioration du modèle dans les prédictions d'âges. Le graphique de la zone pectorale possède une distribution des courbes plus large autour des prédictions du modèle dont certaines bien au-dessus de l'intervalle de confiance (Figure 3.1E). En somme, 63 écailles ont eu une estimation de l'âge brut correct, 67 ont reçu une correction initiale de l'âge correcte et 22 écailles ont eu une modification de la correction initiale (passages de 3 à 2, 2 à 1 ou 1 à 0 années masquées).

D'après les différents modèles testés à la fin des étapes d'ajustement d'âge, le modèle mixte GAMM (Formule 3.1) est le meilleur (ML, DF=77,6, $R^2_{adj}=0,9$, $p=2,2e-16$) (Figure 3.1E). En effet, les données sont davantage expliquées par un modèle non linéaire, avec effet mixte "individu" (GAMM>GAM, ML, DF=1, $p=2,2e-16$). L'âge lisible sur les écailles est donc différent selon l'individu mesuré, et selon l'âge des individus (Figure 3.1).

$$\begin{aligned}\widehat{S}_\alpha &\sim f(A) + Z + f_{ind}(S_\alpha) + \epsilon \quad \epsilon \sim N(0, \sigma^2) \\ f_{ind} &\sim s(bs = re) \text{ effet mixte individuel}\end{aligned}\tag{3.1}$$

Au final, le nombre d'*annuli* masqués maximal retrouvé après réajustement est de 2 années sur les deux zones (Figure 3.1F). Jusqu'à 4 ans, aucune année n'a été rajoutée (Figure 3.1F). Les écailles pectorales cachent davantage une année (30 individus en pectorales contre 23 en dorsales au total), un plus grand nombre d'années (4 écailles avec 2 années masquées contre 2 en dorsales) mais également plus tôt (1 individu de 5 ans à +1 an contre 0 en dorsale et 2

individus de 9 ans à +2 ans contre 0 en dorsale) sur l'échantillon de Vilaine (Figure 3.1F).

Dans l'ensemble de ces analyses, les écailles dorsales ont un plus faible nombre d'années potentiellement masquées avec des courbes écaïlle-âge plus resserrées et donc plus corrélées à la prédiction du modèle GAM (Figures 3.1).

3.1.2 Détermination de la zone optimale de prélèvement d'écailles

Sur les différents individus prélevés, les écailles de la diagonale pectorale-première dorsale ont un taux inférieur de régénération (20% contre 29% en moyenne), une qualité supérieure pour la lecture d'âge (2,22/4 contre 2,17/4) et une corrélation plus forte de la taille de l'écaïlle par rapport à la taille de l'individu (78% contre 72%, tests de Spearman, $S=11348$, $p=2,9e^{-15}$ (dorsale) et $S=15347$, $p=3,2e^{-17}$ (pectorale)) (Tableau 3.1). De plus, le nombre d'anneaux hivernaux masqués est moins important sur les écailles dorsales (46 individus avec 0 anneau masqué contre 23 individus masqués d'1 ou 2 anneaux) par rapport aux écailles pectorales (37 individus avec 0 anneau changé contre 30 individus masqués d'1 ou 2 anneaux) (Tableau 3.1).

TABLEAU 3.1 – Comparaison de deux zones de prélèvements d'écailles (taux moyen de régénération, de qualité moyenne des écailles, taux de corrélation taille individu (L_c) - taille écaïlle (S)). Nombre d'*annuli* masqués calculé en Partie 3.1.1. *** : $p < 0,001$.

Zone	Taux de régénération	Qualité écailles	$L_c \sim S$	Nb d'annuli masqués		
				0	1	2
Pectorale	0,29	2,17	0,72***	37	26	4
Dorsale	0,20	2,22	0,78***	46	21	2

D'après le GLM Binomial, seule l'estimation de l'âge diffère en fonction de la zone de prélèvement sur près de 56% des écailles en moyenne (GLMb, $z=6,33$, $p=2,54e^{-10}$). Aucune différence significative entre lectures ou entre la deuxième lecture et le logiciel n'a été démontrée (GLMb, $0,43 < z < 1,1$, $p > 0,05$).

3.1.3 Relation taille de l'écaïlle - taille de l'individu

Le GAM est le meilleur modèle d'ajustement pour la relation taille de l'écaïlle - taille de l'individu (DF=9,36, AIC=2243,6) comparé aux modèles linéaires Fraser-Lee (DF=5, AIC=2333,1) et Dahl-Lea (DF=3, AIC=2374,5) sur les deux zones de prélèvements. La relation taille écaïlle - taille individu n'est donc pas linéaire (Figure 3.2). Globalement, la taille semble croître de façon linéaire avec l'écaïlle jusqu'à une taille d'écaïlle de 8-9 mm (7-8 ans en moyenne). Au delà, la relation se rompt par des individus de tailles équivalentes avec de plus grandes écailles (Figure 3.2). La rupture de la relation est plus forte avec les écailles dorsales que pectorales, avec un

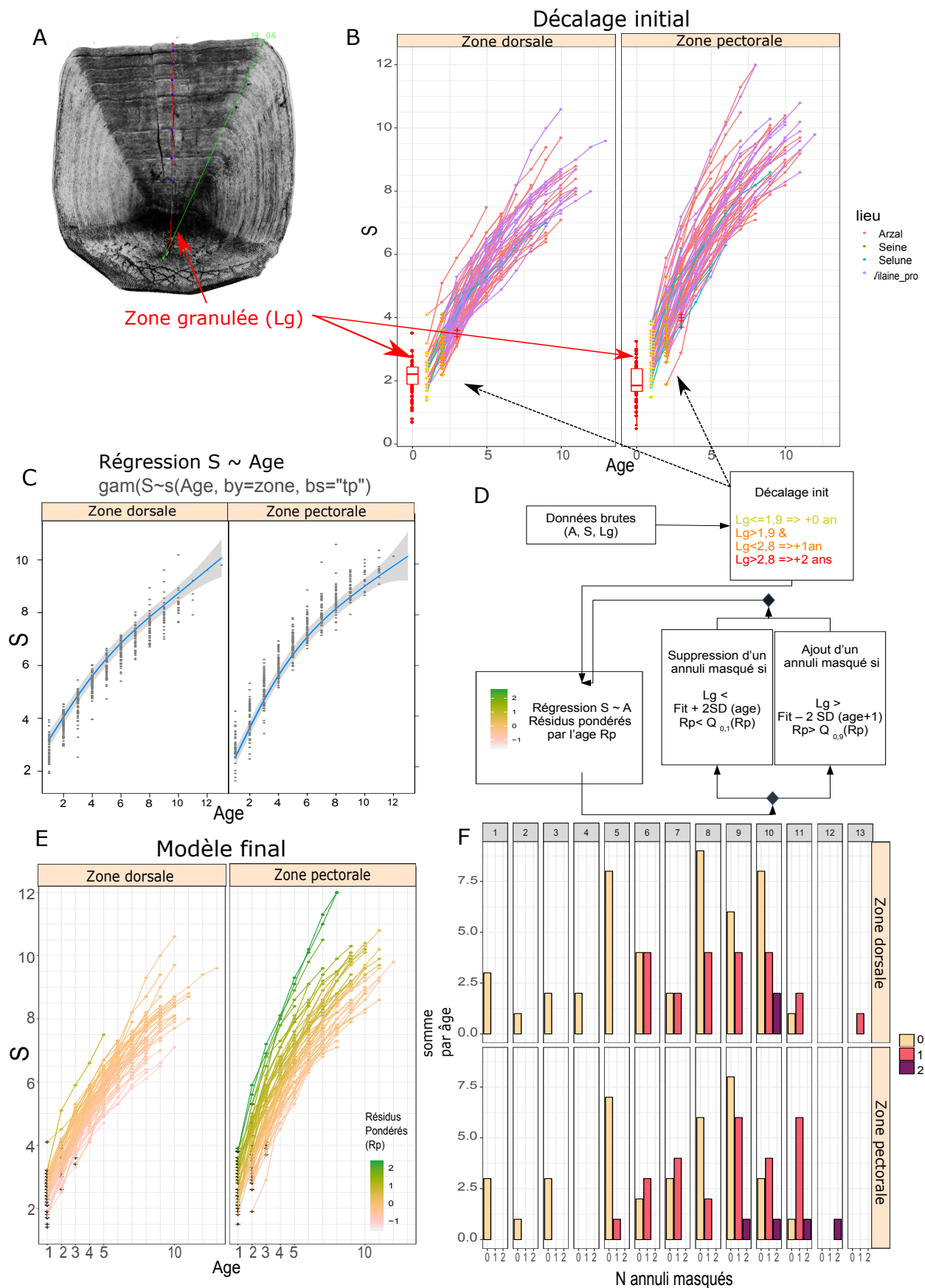


FIGURE 3.1 – Nombre d'annuli masqués par la zone granulée sur tous les individus par zone de prélèvement. A. Ecaille et zone granulée. B. Longueur d'écaille S_a en fonction de l'âge après décalage initial. C. Modèle GAM utilisé pour le réajustement du décalage initial (Formule 2.1). D. Schéma explicatif du traitement. E. Modèle final, croix noires= première année théorique, couleurs= valeurs des résidus pondérés du modèle GAM. F. Nombre d'annuli masqués par âge.

écart type plus grand à partir d'une taille d'écaïlles de 8-9 mm (Figure 3.1). Les trois individus en fin de courbes semblent tirer davantage la relation en dorsale qu'en pectorale. Certains individus à partir d'une taille d'écaïlle supérieure à 9 mm ont une taille du corps similaire à ceux de tailles d'écaïlles inférieures (Figure 3.2). Néanmoins, jusqu'à cette taille, la relation est très semblable quelle que soit la zone.

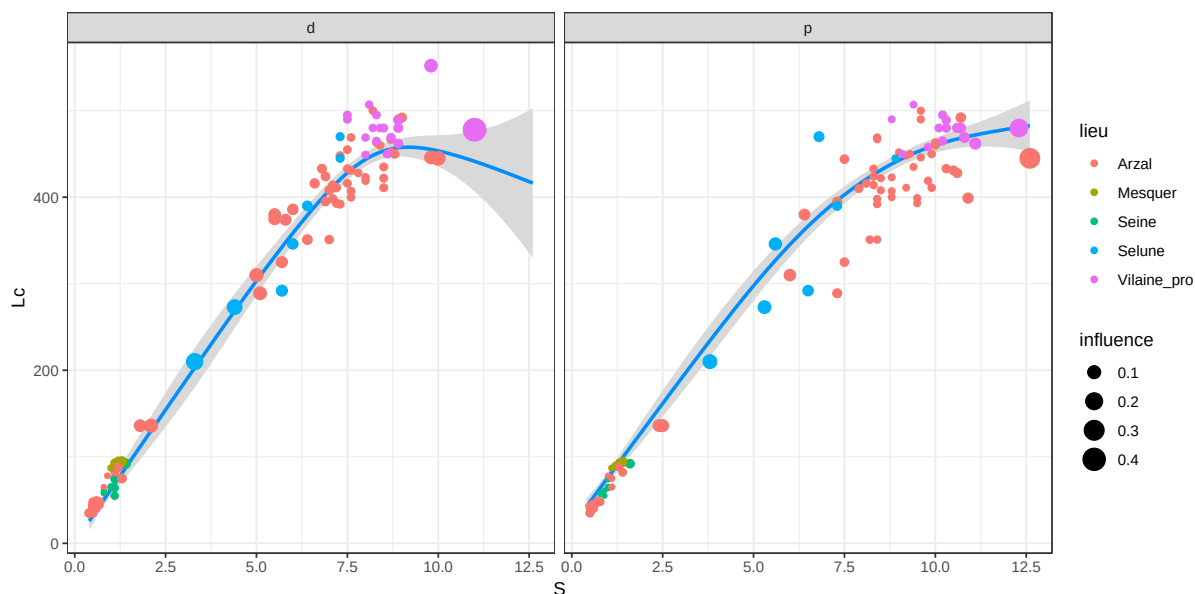


FIGURE 3.2 – Représentation de la taille de l'individu à la capture (L_c) par rapport à la taille de son écaïlle (S) en dorsale (à gauche) et en pectorale (à droite) à partir du modèle GAM ($L = f(S)$). 1 point= 1 individu. 1 couleur= 1 localisation. Ligne bleue= courbe du modèle, zone grisée= IC à 95% du GAM. Taille des points= influence dans la construction du modèle.

3.1.4 Croissance

Les résultats de la NLS pour l'équation de Von Bertalanffy donnent pour la zone dorsale une taille infinie de 51,4 cm (L_∞) pour une constante de croissance asymptotique de $0,205 \text{ an}^{-1}$. Pour la zone pectorale, la valeur des paramètres change : L_∞ vaut 47,4 cm pour une constante de croissance à $0,287 \text{ an}^{-1}$. La valeur des paramètres est ajustée en fonction de la zone de l'écaïlle étudiée. Néanmoins, la croissance lue à partir des rétrocalculs d'âge est similaire sur les écaïlles des deux zones (Figure 3.3). Ainsi, les individus de 5 ans font environ 38 cm atteignant 75% de leur taille maximale. Cependant, comme la constante de croissance est supérieure pour la zone pectorale, la taille asymptotique est donc atteinte plus vite (vers 10-11 ans contre 12-13 ans en dorsale) (Figure 3.3). La première année de vie correspond à la vitesse de croissance maximale pour les deux zones. Le premier ralentissement de croissance semble arriver vers 2,5-3 ans toutes zones confondues (Figure 3.3). L'apparition des écaïlles sur les deux zones a été estimée pour une taille d'individus L_0 de 60 mm.

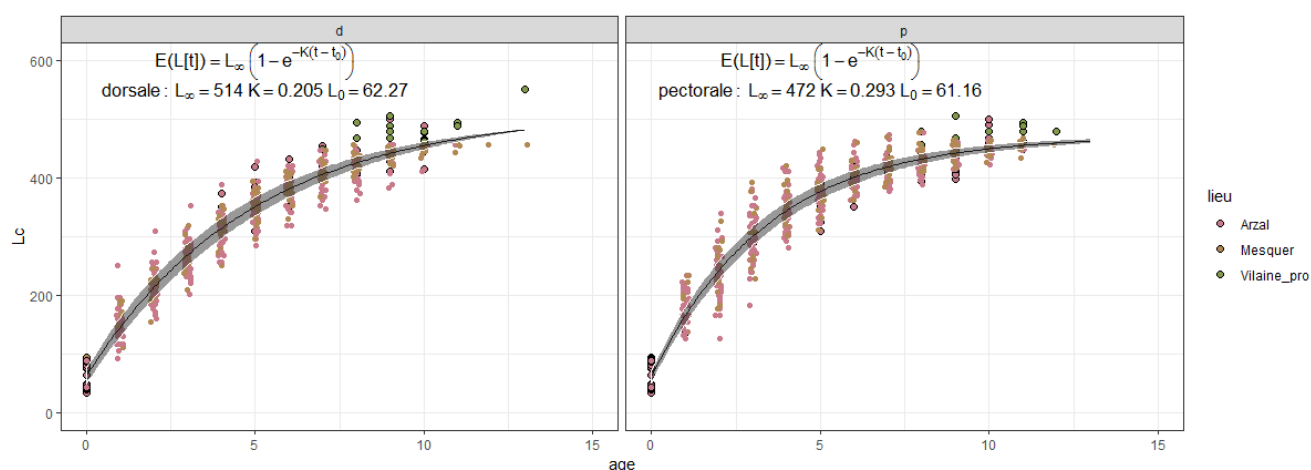


FIGURE 3.3 – Croissance de *Chelon ramada* en Vilaine (estimée sur zones (d) dorsale et (p) pectorale). Equation de Von Bertalanffy. Zone grise= IC à 95% à partir du GAM de rétrocalcul (Formule 2.5). Points entourés= données brutes. Points colorés= données rétrocalculées.

3.2 Analyse des migrations issue des suivis de comptage

3.2.1 Effectifs des migrations

Le nombre de Mulets porc compté au barrage d'Arzal a varié de 389 175 à 189 321 entre le 1^{er} mars et le 30 Juillet de 2013 à 2019 (Tableau 3.2), le plus faible effectif étant observé cette année. Une tendance à la baisse des effectifs pendant cette période semble s'amorcer (Tableau 3.2). Cette année, la majorité des passages s'est effectuée au mois de mars (n=73 797) avec un pic journalier à 21 377 individus le 03 de ce mois (3.4). Cependant, le pic mensuel de migration se situe en mai entre 2013 et 2018 (Figure 3.4). En 2019, les amplitudes de migration (n=21 377) et les effectifs journaliers (n=1380 de moyenne), sont en dessous des moyennes sur les dernières années (amplitude moyenne 2013-2018 : n= 23 391 ; moyenne journalière 2013-2018 : n= 1843) (Figure 3.4 et Tableau 3.2). En 2019, seul l'effectif de migration de mars est au dessus de la moyenne historique (Figure 3.4), dès avril, les effectifs sont inférieurs aux effectifs des années précédentes (Figure 3.4). La biomasse ne montre pas de tendance entre 2013 et 2019 (240,8 t en 2015 à 175,3 t en 2019 au 30/07) (Tableau 3.2). La plus forte biomasse en migration est en 2015 : 389 175 individus pour 240,8 t. La taille moyenne pondérée des mulets a légèrement augmenté entre 2015 et 2019, passant de 38 cm en 2013 à 44 cm en 2019 (Tableau 3.2).

TABLEAU 3.2 – Bilan des effectifs et biomasse de *Chelon ramada* en Vilaine sur les différentes années de comptage au 30/07. Ø = pas de mesure des tailles.

Année	Période	Min-Max	Effectif	Effectif annuel	Biomasse (t)	Taille moyenne (cm)
2013	06/03-26/10	1-16 542	258 438	401 920	169,5	39
2014	11/03-10/11	1-18 815	218 829	329 475	Ø	Ø
2015	03/03-24/11	7-27 857	389 175	576 518	240,8	38
2016	24/03-15/10	4-19 260	271 708	327 000	195	40
2017	08/03-07/11	1-38 526	277 813	467 884	205,4	41
2018	09/04-08/11	1-19 366	255 782	289 022	208,4	42
2019	01/03-30/07	1-21 377	189 321	189 321	175,3	44

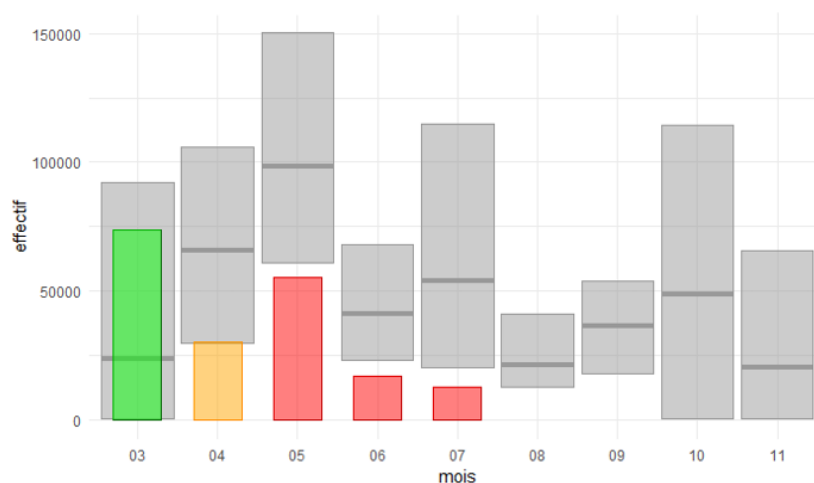


FIGURE 3.4 – Comparaison des effectifs de migration par mois entre 2019 et la période historique (2013-2018). Blocs : gris= intervalles et moyennes sur 2013-2018; vert= effectif > effectif moyen historique ; orange= effectifs < effectif moyen historique ; rouges= effectifs < minimum historique.

3.2.2 Modélisation de la structure en classe de taille

Pour recomposer la structure en taille de la migration, les tailles de mulets sont réparties par classes de taille τ de 5 mm sur l'ensemble de la période 2013-2019.

$$\tau_d \approx \beta_0 + f_{saison/an}(d) + f_{temps}(t) + \epsilon \quad \epsilon \sim N(0, \sigma^2)$$

$$f_{saison/an} \sim s(k = 8, bs = cc, by = an) \text{ composante cyclique, une courbe par an} \quad (3.2)$$

$$f_{temps} \sim s(k = 3, bs = tp) \text{ tin plate smoother ou courbe de lissage}$$

Parmi les modèles testés pour simuler la distribution des tailles 2013-2019, le GAM (Formule 3.2) avec une composante saisonnière (cyclique) et une courbe de lissage (non linéaire) est le meilleur modèle (ANOVA, Df= 35,91, $R^2 = 0,45$). Ainsi, en analysant la distribution en

taille des données observées (Figures A et B) et prédites du GAM (C), il apparaît une activité de migration modulée par la taille (Figure 3.5). Les individus de grandes tailles (plus de 40 cm) passent principalement le barrage au début du printemps et à la fin de l'automne (Mars-Avril et Septembre-Novembre) (Figures 3.5A et 3.5C). Les individus de tailles inférieures à 30 cm migrent pendant les mois les plus chauds (entre Juin et Août) (Figures 3.5A et 3.5C).

Les effectifs par classe de taille varient selon les années, sans donner de tendance nette (Figure 3.5B). En 2013 et 2018, la population migrante mesurée sur l'année est composée d'une majorité d'individus de grandes tailles (35-50 cm), et d'une minorité de moins de 35 cm. Les plus jeunes individus (moins de 30 cm) ont des effectifs importants sur ces deux années en juillet et août, par comparaison avec les autres périodes (Figure 3.5A et B). Ces deux années sont aussi caractérisées par une amplitude des tailles importante (plus de 55 cm à moins de 20 cm) (Figure 3.5C). En 2016, 2017 et 2019, le spectre de tailles diminue, la migration au fil de l'année est caractérisée par une majorité d'individus de tailles moyennes (autour de 40 cm) (Figures 3.5B et C). Les plus petits individus sont peu nombreux sur ces années (Figure 3.5A). Le suivi des effectifs réalisé en 2019 confirme les observations des années précédentes avec une forte densité de grands individus en début d'année. L'année 2015 est une année légèrement différente, avec des effectifs importants sur une gamme de tailles inférieure aux années 2013 et 2018 (Figures 3.5A, B et C). Les individus les plus petits passent en été, avec néanmoins la présence de gros individus (plus de 30 cm) (Figure 3.5A).

3.2.3 Mortalité

Le coefficient de mortalité totale (Z) des mulets en Vilaine est maximal en 2015 (-0,49 en dorsale et -0,34 en pectorale), et minimal en 2019 (-0,21 en dorsale et -0,18 en pectorale) (Figure 3.6). Bien que les valeurs du Z soient inférieures sur le modèle de prédictions des données des pectorales, la tendance est similaire à celles des dorsales (Figure 3.6). En effet, une tendance à la baisse du coefficient de mortalité est visible depuis 2015 (plus faible de moitié pour les deux zones entre 2015 et 2019, Figure 3.6).

Le taux de capture estimé de pêcherie en 2019 par rapport au tonnage initial est de 7% pour les données issues de la relation taille de l'individu - taille de l'écaille pectorale et 11% pour les données issues des écailles dorsales, ce qui représente respectivement 13 et 19 tonnes (Formule 2.6). Par comparaison, l'année 2016 est caractérisée par un taux de capture théorique compris en 47% et 26% de l'effectif total, soit entre 92 et 51 t respectivement pour les zones dorsale et pectorale, représentant un écart important d'estimation entre les deux modèles.

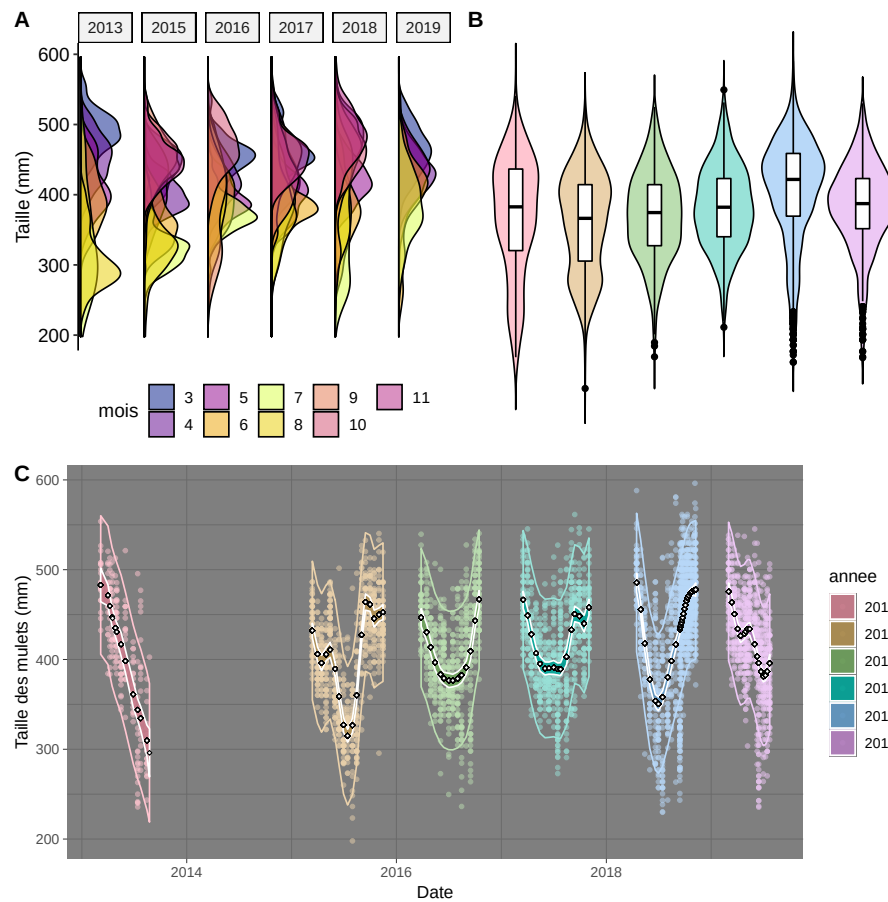


FIGURE 3.5 – Distribution en taille de la densité de *Chelon ramada* entre 2013 et 2019 (A.) par mois (B.) par année. (C.) Répartition des mesures individuelles entre 2013 et 2019 et prédictions du GAM de l'évolution saisonnière des tailles (Modèle 3.2, $p < 0,05$).

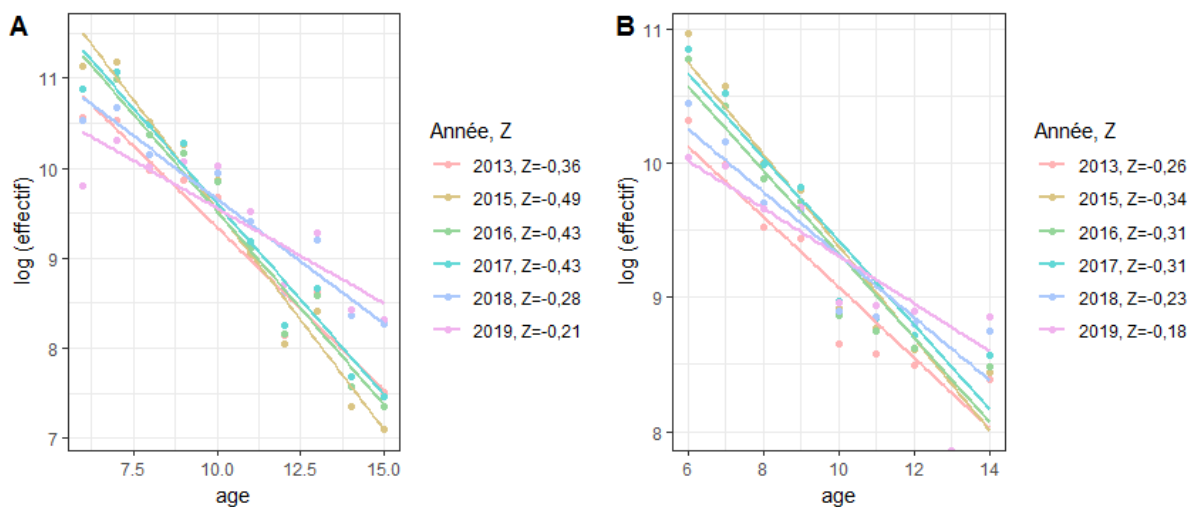


FIGURE 3.6 – Modélisation de l'âge en fonction du logarithme de l'effectif au cours du temps par année (jusqu'au 30 juillet) à partir des écailles (A) dorsales et (B) pectorales (période 2013-2019). Z = coefficient de mortalité totale estimée par les résidus du lm (Formule 2.6).

Discussion

4.1 Scalimétrie et estimation des paramètres démographiques

4.1.1 Age et analyse des anneaux hivernaux masqués

La lecture d'âge a donné une majorité d'individus en Vilaine âgés entre 5 et 10 ans. Ces individus sont d'ordinaire très rares voire absents dans les études sur cette espèce (Glamuzina *et al.*, 2007; Kasimoğlu *et al.*, 2011). Un nombre important de juvéniles 0+ ($n=45$) de moins de 10 cm a été également retrouvé, dont certains individus ont été capturés dans la passe, ce qui n'avait jamais été observé en eau douce (Trancart, 2011). Les effectifs d'individus âgés de 2 à 4 ans sont quasi-inexistants (1 individu en Vilaine). Cette classe d'âge est d'ordinaire la plus représentée dans les populations anglaises (Hickling, 1970), turques (Kasimoğlu *et al.*, 2011) et croates (Glamuzina *et al.*, 2007). L'âge maximal est de 13 ans et il dépasse celui rapporté dans plusieurs localités d'Europe (Hickling, 1970; Quignard & Authem, 1981; Almeida *et al.*, 1995; Glamuzina *et al.*, 2007; Kasimoğlu *et al.*, 2011; Mili *et al.*, 2015). Cependant, aucun de ces auteurs n'a ajouté d'anneau dans l'estimation de l'âge comptabilisé à partir des écailles.

Pourtant, de nombreuses études ont montré l'occultation d'un *annulus* chez les individus plus vieux (Hickling, 1970; Quignard & Authem, 1981; Bagliniere & Le Louarn, 1987; Glamuzina *et al.*, 2007), ce que confirment les observations faites sur la population de mulets de Vilaine. En revanche, aucune étude n'avance l'occultation possible d'un deuxième anneau hivernal. Une surestimation des âges pour notre étude est possible, bien que la taille et le poids des individus en Vilaine soient supérieurs aux études précédemment citées (Hickling, 1970; Quignard & Authem, 1981; Glamuzina *et al.*, 2007; Kasimoğlu *et al.*, 2011). De plus, l'utilisation d'un algorithme de décision pour la présence d'*annuli* masqués se base sur l'hypothèse que les mulets déposent leur première strie de croissance à une distance voisine du focus de l'écaille (Hickling, 1970; Quignard & Authem, 1981; Mili *et al.*, 2015). Ainsi, la combinaison de l'examen d'une occultation possible et de modèles construits de manière itérative a globalement conduit le rapprochement des âges estimés avec les âges réels des individus. Toutefois, les écarts d'un individu à l'autre de la taille du rayon de l'écaille peuvent aussi provenir de la difficulté à positionner de manière précise le focus de l'écaille (Hickling, 1970; Quignard & Authem, 1981; Mili *et al.*, 2015).

Notre étude confirme la période de formation de l'anneau hivernal proposée par Quignard & Authem (1981) entre mai et juin. Chez les individus 1+ prélevés en juillet notamment, une reprise de croissance visible au bord de l'écaille semble correspondre à la croissance du poisson entre sa période de formation de l'anneau hivernal et celle de sa capture. Cependant sur les 51 individus 0+ prélevés à Arzal, Mesquer et dans la Seine, aucune marque hivernale n'a été décelée

alors que les périodes de captures s'échelonnent de juillet (les 3 localités) à septembre (Seine). Ainsi, les individus de l'année (issus de la dernière reproduction) ne formeraient pas leur premier anneau hivernal, de sorte que le premier anneau hivernal visible sur l'écaille correspondrait à la période d'arrêt de croissance de la deuxième année. Cette hypothèse avait déjà été avancée par Farrugio & Quignard (1974) et Almeida *et al.* (1995).

La présence d'anneaux supplémentaires sur les écailles¹ de certains individus a compliqué la lecture d'âge (Bagliniere & Le Louarn, 1987). Par ailleurs, l'estimation de l'âge peut être biaisée par une détection difficile d'*annuli* (croissance quasi-continue et/ou arrêt de formation d'*annuli* chez les individus âgés (5 ans et plus)), mais également par un rythme circadien de l'espèce qui peut influencer le nombre d'anneaux formé par hiver (Bagliniere & Le Louarn, 1987). Chez les Mugilidés, les périodes de reproduction et d'arrêt de croissance sont larges (plusieurs mois) et peuvent se chevaucher (Farrugio & Quignard, 1974), entraînant une superposition des *annuli* et des marques de reproduction (Bagliniere & Le Louarn, 1987; Almeida *et al.*, 1995). Dans notre échantillon, nous avons pu observer à la fois des dédoublements de marques (marques de reproduction proches des *annuli*) et des superpositions. La période de croissance entre la reproduction et la formation de l'*annulus* est réduite, et correspondrait à la période novembre-mars où les croissances sont faibles (Almeida *et al.*, 1995).

4.1.2 Détermination de la zone optimale de prélèvements d'écailles

Les écailles provenant des deux zones de prélèvements montrent des différences significatives d'interprétation d'âge (poissons plus jeunes avec les écailles prélevées sur la zone dorsale). Les écailles dorsales possèdent un taux de régénération et un nombre d'anneaux masqués plus faibles pour une qualité d'écailles et une relation avec la taille du corps meilleures à celles des pectorales. Il semble donc que la zone de prélèvement d'écailles dorsales est plus optimale que la zone de prélèvement pectorale pour estimer l'âge et la croissance chez *Chelon ramada*, ce qui n'est pas en accord avec les observations faites par Quignard & Authem (1981) qui ont utilisé les mêmes critères de choix. Cependant, beaucoup d'études réalisées sur ce mulot choisissent la zone dorsale pour prélever les écailles et les interpréter (Farrugio & Quignard, 1974; Koutrakis & Sinis, 1994; Almeida *et al.*, 1995; Gözükar, 2000; Glamuzina *et al.*, 2007; Mili *et al.*, 2015). A l'exception du travail de Quignard & Authem (1981), aucune étude à notre connaissance n'a réellement avancé la détermination de la zone optimale de prélèvement pour cette espèce. Selon Ombredane & Baglinière (1992), les meilleures écailles pour la scalimétrie sont celles qui apparaissent en premier sur le corps de l'individu. Or, pour *Chelon ramada*, aucune étude n'a été réalisée à ce sujet. L'ensemble des résultats issus des deux zones montre l'importance de prélèvement d'écailles sur une même zone, comme l'avaient déjà souligné certains auteurs (Ba-

1. faux anneaux dus à un stress physiologique ou des conditions de croissance non favorables

gliniere & Le Louarn, 1987; Francis, 1990; Ombredane *et al.*, 1998). De fait, notre travail montre l'importance de renseigner la zone de prélèvement d'écailles alors qu'il manque dans beaucoup d'études une standardisation de la méthode de prélèvement d'écailles que ce soit l'emplacement ou le nombre à prélever (voir Masood *et al.* (2015) et Rahman *et al.* (2016)). Ainsi, les comparaisons d'études démographiques utilisant la scalimétrie ne peuvent avoir de sens que lorsque la zone de prélèvement d'écailles est renseignée et qui plus est identique. Il n'en est pas moins que cette méthode d'estimation de l'âge du mulot par scalimétrie a besoin d'être validée par des opérations de capture-marquage-recapture.

4.1.3 Relation taille de l'écaille - taille de l'individu

Les deux modèles linéaires testés ici semblent moins performants que le GAM pour représenter la relation de la taille de l'écaille avec la taille de l'individu. En effet, une rupture de la relation linéaire semble arriver vers les individus de plus de 40 cm, où de grosses variations de la taille des individus apparaissent vers 8-9 mm en taille d'écailles. Il se peut que la détermination du focus chez les individus les plus âgés soit une source d'erreurs (Quignard & Authem, 1981). Cette rupture semble plus forte avec les écailles de la zone dorsale par les individus les plus âgés. Cette relation est d'ordinaire considérée comme positive et linéaire (Farrugio & Quignard, 1974; Glamuzina *et al.*, 2007; Mili *et al.*, 2015). En effet, la taille de l'écaille varie dépendamment et positivement avec celle de l'individu pour cette espèce (Farrugio & Quignard, 1974). En zone pectorale, la relation à tendance asymptotique arrive plutôt à un pallier, où la taille de l'individu croît moins vite que la taille de l'écaille, avec toutefois une relation proportionnelle (Baglinière, comm. pers. 2019). Cette rupture de relation en zone pectorale correspond à ce qui est retrouvé dans Quignard & Authem (1981) pour une taille d'individus inférieure (26 cm). Enfin, la relation GAM est également plus incertaine près des tailles maximales et l'intervalle de confiance de la prédiction indique qu'une croissance plus lente est aussi possible (Figure 3.2).

L'inclusion d'individus de la Sélune, de Mesquer et de la Seine n'a pas d'influence sur la régression. Seuls les individus de la Sélune jouent un rôle de levier partiel important² car ils sont situés dans la gamme de taille 20-40 cm pour laquelle nous n'avons pas beaucoup d'informations. Mais les individus qui causent l'inflexion de la relation pour les plus grandes tailles sont tous des individus collectés sur la Vilaine. Les autres individus se situent dans la partie linéaire de la courbe et même avec un effet de levier important, ils ne sont probablement pas des points d'influence pour la régression. Cette modification de relation écaille-individu peut en partie s'expliquer par les changements de milieux du Mulet porc qui au cours de son cycle passe de la mer à l'estuaire puis à l'eau douce avant de repartir en mer pour se reproduire (Bartulović *et al.*, 2011; Trancart, 2011; Khaled, 2018). Ces milieux présentent des conditions trophiques

2. partial leverage, influence.gam, package mgcv

et donc de croissance pour le poisson se traduisant par une relation non linéaire de la taille de l'individu et de celle de l'écaille (Silve, 2019). L'espèce étant itéropare, l'individu renouvelle son cycle de vie en colonisant à nouveau ces différents milieux ce qui complexifie les estimations de croissance à partir de structures osseuses (Francis, 1990).

4.1.4 Croissance

La croissance a été ajustée par une équation de Von Bertalanffy pour les deux zones. La croissance estimée en Vilaine est moyenne et similaire à celle observée en Turquie (Kasımoğlu *et al.*, 2011), supérieure à celle observée en Angleterre (Hickling, 1970) et en Grèce (Koutrakis & Sinis, 1994), et inférieure à celle observée en Tunisie (Mili *et al.*, 2015).

Les mulets sont des poissons à croissance « rapide » pendant les deux premières années de vie, puis ralentie une fois la maturité sexuelle atteinte (Farrugio & Quignard, 1974; Koutrakis & Sinis, 1994; Mili *et al.*, 2015). Selon Koutrakis & Sinis (1994), le plus fort taux de croissance apparaît à la première année de vie pour *Chelon ramada*, ce qui correspond aux résultats de notre étude. La baisse de croissance qui arrive vers 2,5-3 ans dans notre échantillon semble correspondre à l'arrivée à maturité des individus (Koutrakis & Sinis, 1994). Les mulets sont généralement matures après 2 à 5 ans (Hepher & Pruginin, 1981 dans Gautier & Hussenot, 2005), selon la latitude, l'année, le sexe mais également la méthodologie employée (Thomson, 1966 dans Gautier & Hussenot, 2005). L'âge de maturité de *Chelon ramada* en Vilaine serait partagé avec l'Adriatique (Modrusan *et al.*, 1990 dans Gautier & Hussenot, 2005), la Turquie³ (Ergene, 2000 dans El-Halfawy *et al.*, 2007; Gözükar, 2000) et la Tunisie (Farrugio, 1975 et Quignard & Farugio, 1981 dans Gautier & Hussenot, 2005). De plus, nous avons identifié sur certains individus la marque de première reproduction dès le 3^{ème} hiver (Baglinière, comm. pers., 2019). Elle serait plus précoce dans notre échantillon que dans le Golfe de Gascogne (Lam Hoai Thong, 1969 dans Gautier & Hussenot, 2005) en Méditerranée et à Arcachon (Ezzat, 1965 dans Gautier & Hussenot, 2005) (entre 4 et 6 ans). Enfin, *Chelon ramada* atteint les 75% de sa taille maximale dans les 3 à 4 premières années de vie (Koutrakis & Sinis, 1994), ce qui est retrouvé vers 5 ans sur notre échantillon. Cette différence peut s'expliquer par des variations de température, de salinité, de densité de population, de quantité de nourriture disponible (Quignard & Authem, 1981; Koutrakis & Sinis, 1994; Gautier & Hussenot, 2005; Kasımoğlu *et al.*, 2011; Mili *et al.*, 2015) mais également selon l'origine génétique des stocks (Quignard & Authem, 1981).

3. correspondant à environ 26-27 cm sexes confondus

4.2 Analyse des migrations issue des suivis de comptage

4.2.1 Effectifs des migrations

L'analyse des suivis vidéos depuis 2013 ne montre pas de tendance claire. En effet, le nombre d'individus migrants a diminué depuis cette date, sans que la biomasse migrante ne suive cette tendance. La taille pondérée à partir de 2015 a légèrement augmenté. Ceci laisse supposer que la baisse des effectifs migrants concernerait plus les petits individus. En 2019, les effectifs sont très faibles, et seul le mois de mars conserve des effectifs dans la moyenne historique. Ces données sont en lien avec les observations des pêcheurs professionnels de Vilaine, de Loire et même de Dordogne cette année, où les effectifs pêchés ont été au plus bas (Macé, comm. pers., 2019).

L'analyse n'a porté que sur les mois de mars à juillet, période au cours de laquelle la taille des poissons migrant à la passe diminue. La limitation de l'analyse à cette période a permis de diminuer le biais dans le comptage des effectifs lié aux passages multiples des individus matures après août mais également d'avoir une période identique sur toutes les années considérées. La mise en place d'un protocole de double marquage (marque interne PIT-Tag et Tag externe type Tbar) permettrait de suivre les individus dans le temps et confirmer les hypothèses biologiques avancées (Hall, 2014), comme les passages multiples des individus en dévalaison se préparant à la migration de reproduction (Briand, comm. pers., 2019). Aucune étude de ce type n'a jusqu'à lors été menée (Trancart, 2011). Une tendance à la baisse des effectifs des espèces de muges est observée depuis les années 1990-2000. La production halieutique trop intensive, la rupture de la continuité écologique et la baisse de la qualité des écosystèmes dans les pays Nord Africain (Maroc, Tunisie, Egypte) (Kraïem *et al.*, 2003) et Croatie notamment seraient mis en cause (Bartulović *et al.*, 2011).

4.2.2 Modélisation de la structure en classe de taille

Comme l'analyse des suivis de comptage, les tailles modélisées des mulets ne semblent pas prendre de tendance évolutive particulière entre 2013 et 2019. Cependant, une tendance de saisonnalité apparaît sous la forme d'une partition temporelle des classes de taille, visible en 2013 et 2018 principalement. Cette partition a déjà été retrouvée au niveau spatial, où les individus occupent différents habitats selon leurs stades de vie, leur âge et leur stratégie individuelle (Quignard & Authem, 1981; Daverat *et al.*, 2011; Trancart, 2011). Sur ces deux années, certains mois sont caractérisés par le passage d'une classe de taille précise. C'est également sur ces deux années que les gammes de tailles sont les plus larges. Les individus de taille importante (plus de 40 cm) ont tendance à passer par le barrage en début et en fin d'année principalement. Ceci serait en lien avec la période de migration en eau douce pour cette espèce chez les individus matures (Gautier & Hussenot, 2005). En Bretagne, la reproduction pourrait avoir lieu entre juillet

et novembre en zone littorale, si l'on se réfère au passage des individus matures retrouvés à cette période au barrage (Lam Hoai Thong, 1969 dans Gautier & Hussenot, 2005). Les données de captures en mer et estuaires à partir de septembre comptabilisent en majorité des individus de 46 cm à 60 cm et correspondent à des individus matures (Khaled, 2018), comme ceux retrouvés en dévalaison à cette période.

Les plus petits individus (moins de 30 cm) ont tendance à passer durant les mois d'été, entre juillet et août selon les années. Les individus de moins de 20 cm, bien représentés en 2013 et 2018, ne le sont plus sur les autres années. De plus, le mois de juillet 2019 s'est caractérisé par un passage d'individus matures (40 cm) et une absence de poissons de moins de 30 cm, qui sont en général âgés de deux à quatre ans et n'ont pas été trouvés dans l'échantillon de poissons analysés par scalimétrie. L'absence des classes des moins de 30 cm pourrait être due à des problèmes de recrutements et de mortalités massives certaines années, déjà renseignées sur cette espèce, notamment en période de blooms planctonique et algal (Sauriau *et al.*, 1992; Murenu *et al.*, 2004). La population de Vilaine semble montrer une tendance au vieillissement. La gamme de tailles ciblée par les pêcheurs professionnels en Vilaine (plus de 40 cm) (Macé, comm. pers., 2019) est bien représentée dans l'échantillon, ce qui limite fortement leur impact sur la population. Très peu de données sont disponibles sur le Mulet porc en mer (Khaled, 2018). Les gros engins utilisés en mer peuvent cibler une gamme de taille large sans pour autant ponctionner notre gamme de tailles manquante (loi interdisant le prélèvement des moins de 30 cm) (Khaled, 2018).

Bien que la catadromie soit vérifiée chez cette espèce (Trancart, 2011), il est possible qu'elle ne soit pas obligatoire, entraînant la formation de populations estuariennes qui ne migreront pas en eau douce. Il est également fort possible que le Homing⁴ de cette espèce ne soit pas très élevé. L'étude de la microchimie des otolithes pourrait apporter des réponses. En effet, ces structures conservent une signature chimique de chaque milieu de vie des individus ce qui permettrait de connaître les temps de séjours des individus dans chaque milieu et leur taux de Homing (Bagliniere & Le Louarn, 1987; Sarr *et al.*, 2012; Bareille, 2019). Il a été trouvé notamment que les mulets en Gironde peuvent avoir différentes stratégies de colonisation entraînant de nombreux changements d'habitats au cours de leur vie (Daverat *et al.*, 2011). Ce qui peut être le cas en Vilaine puisque certains individus capturés en montaison peuvent coloniser les milieux dulcaquicoles dès la première année (Daverat *et al.*, 2011).

Enfin, la présence de la Corbicule asiatique et du Silure glane en Vilaine peuvent modifier la productivité du milieu (Martino, 2012; Descy *et al.*, 2012; Pigneur *et al.*, 2014) ou être un facteur de mortalité directe du mulot (prédation par Silure) (Guillaume, 2012; Pelloté *et al.*, 2019). Une étude de la signature isotopique de ces espèces et du mulot en Vilaine (C13/N14) pourrait

4. retour au bassin d'origine des individus

apporter des réponses sur l'impact de ces espèces sur l'occurrence du Mulet porc (Belhamiti & Boisneau, 2015; Guillerault *et al.*, 2015).

4.2.3 Mortalité

La mortalité totale en Vilaine chez *Chelon ramada* a été estimée en 2015 comme la plus forte sur la période 2013-2019. Entre 2015 et 2019, la mortalité totale a diminué. Cette diminution n'est pas forcément en lien avec une baisse effective de la mortalité en Vilaine, mais plutôt avec l'absence des juvéniles sur les dernières années et un coefficient de mortalité se rapprochant ainsi de 0. En comparant avec d'autres études, la mortalité totale en Vilaine (dorsale) est nettement inférieure qu'en Croatie (0,45 au maximum contre 0,70) (Glamuzina *et al.*, 2007). En estimant arbitrairement la mortalité naturelle en Vilaine à 0,2, elle est en Vilaine volontairement inférieure à ce qui peut être retrouvé (environ 0,30 par an) en Tunisie (Farrugio, 1975 dans Glamuzina *et al.*, 2007) et en Croatie (Glamuzina *et al.*, 2007). Même avec un taux inférieur de mortalité naturelle, le taux de mortalité par capture est en dessous des estimations des deux localités précédemment citées et semble montrer une pression de pêche plus faible en Vilaine (Glamuzina *et al.*, 2007). Néanmoins, les données de pêcheurs professionnels de Vilaine donnent des tonnages de captures nettement inférieurs à nos prédictions, allant de 400 kg en 2015 à 18 t en 2018. Pour 2019, leurs prises à la fin juillet est de 8 t soit entre 4 et 11 t de moins que nos estimations (dorsale ou pectorale). L'effet de la pêche professionnelle en Vilaine semble donc minime sur le Mulet porc, le taux de mortalité naturelle peut avoir été sous-estimée ici (Glamuzina *et al.*, 2007). En Tunisie et Croatie, la population est caractérisée par des individus jeunes (moins de 5 ans), et donc un taux de prélèvements des individus adultes potentiellement plus important qu'en Vilaine (Glamuzina *et al.*, 2007). En France, contrairement à d'autres régions du monde, *Chelon ramada* n'est pas l'espèce de muge la plus prisée auprès des pêcheurs professionnels (Gautier & Hussenot, 2005). D'autres causes de mortalité telles que les périodes d'anoxie et l'accumulation de métaux lourds dans l'organisme peuvent être mis en cause (Sauriau, 1990 dans Gautier & Hussenot, 2005; Sauriau *et al.*, 1992; Chen & Chen, 1999), bien que peu probables ici avant le passage en eau douce (Sauriau, 1990 dans Gautier & Hussenot, 2005; Bocquené & Abarnou, 2013). Le parasitisme en revanche, fort en mer sur cette espèce et persistant en eau douce, peut conduire à un affaiblissement général des poissons (Thomson, 1966 dans Gautier & Hussenot, 2005). Les individus juvéniles et sub-adultes pourraient être davantage impactés que les individus adultes, induisant une mortalité ou une absence de migration vers l'eau douce des individus les plus fragiles.

Conclusion

L'objectif principal de ce travail était de caractériser pour la première fois en Vilaine l'état de la population de *Chelon ramada* par l'estimation des paramètres démographiques : structure d'âge, croissance, mortalité, abondance et migration. Cette approche a nécessité de développer une méthodologie itérative de lecture d'âge et d'estimation des paramètres de la population migrante à partir de captures et de suivis vidéos sur *Chelon ramada* au barrage d'Arzal. Tous les individus capturés et examinés appartenaient à l'espèce *Chelon ramada*, renforçant l'hypothèse de la seule présence de cette espèce en Vilaine.

Les âges lus à partir des écaille prélevées sur les deux zones (dorsale et pectorale) produisent des estimations de croissance et de mortalité proches mais différentes. La zone dorsale apparaît actuellement plus performante pour des analyses scalimétriques. La population échantillonnée est principalement composée d'individus âgés de 5 à 10 ans. De plus, les hypothèses d'occultation d'*annuli* chez les individus âgés (Quignard & Authem, 1981; Bagliniere & Le Louarn, 1987; Koutrakis & Sinis, 1994) et d'absence de formation du premier hiver (Farrugio & Quignard, 1974; Almeida *et al.*, 1995) ont été confirmées, ce qui peut nuancer nos interprétations des paramètres démographiques.

Malgré une baisse d'effectifs visible entre 2013 et 2019, la biomasse migrante ne faiblit pas nettement. De plus, l'activité de migration est modulée en partie par la taille des individus, où les plus petits (<30 cm) passent le barrage en été (Juillet et Août) et les adultes en début et fin d'année. Cependant, les individus de moins de 30 cm sont de moins en moins présents depuis 2016, laissant supposer que la population migrante actuelle est plus âgée et que le recrutement pourrait être plus bas. Des opérations de capture-recapture, le prélèvement d'autres structures dures que les écailles (otolithes) et des analyses isotopiques permettraient de confirmer et préciser les premiers résultats obtenus sur les caractéristiques démographiques et migratoires du Mulet porc en Vilaine et définir une cible de gestion durable pour cette espèce.

Bibliographie

- Akaike, H. 1987. Factor analysis and AIC. In Selected Papers of Hirotugu Akaike, pp. 371–386.
- Almeida, P.R., Moreira, F.M., Domingos, I.M., Costa, J.L., Assis, C.A., & Costa, M.J. 1995. Age and Growth of *Liza Ramada* (Risso, 1826) in the River Tagus, Portugal. *Scientia Marina (Barcelona)* **59**(2) : 143–147.
- Almeida, P. 2003. Feeding Ecology of *Liza Ramada* (Risso, 1810) (Pisces, Mugilidae) in a South-Western Estuary of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**(1-2) : 313–323. doi :10.1016/S0272-7714(02)00357-8.
- Bagliniere, J.L. & Le Louarn, H. 1987. Caractéristiques Scalimétriques Des Principales Espèces de Poissons d’eau Douce de France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* (306) : 1–39.
- Bareille, G. 2019. L’otolithe ou la mémoire de l’origine et l’histoire de vie des saumons du bassin de l’Adour au bassin de la Loire. Présentation orale - Rencontres Migrateurs de Loire 2019.
- Bartulović, V., Dulčić, J., Matić-Skoko, S., & Glamuzina, B. 2011. Reproductive Cycles of *Mugil Cephalus*, *Liza Ramada* and *Liza Aurata* (Teleostei : Mugilidae). *Journal of Fish Biology* **78**(7) : 2067–2073. doi :10.1111/j.1095-8649.2011.02953.x.
- Belhamiti, N. & Boisneau, C. 2015. *SILURUS* : Etude du silure à l’échelle de la Loire en région Pays de la Loire pp. 1–124.
- Bocquené, G. & Abarnou, A. 2013. Organochlorinated Pesticides, PCBs, Dioxins, and PBDEs in Grey Mulletts (*Liza Ramada*) and Allis Shads (*Alosa Alosa*) from the Vilaine Estuary (France). *Environmental Science and Pollution Research* **20**(2) : 667–675. doi :10.1007/s11356-012-1206-4.
- Briand, C., Legrand, M., & Besse, T. 2019. stacomir : Fish migration monitoring pp. 1–3. R package version 0.5.4.2.
- Briand, C., Sauvaget, B., & Eriau, G. 2018. Suivi scientifique des migrations de poissons de la passe à bassins du barrage d’Arzal 2018. Rapport technique.
- Carpentier, A., Como, S., Dupuy, C., Lefrancois, C., & Feunteun, E. 2013. Feeding Ecology of *Liza Spp.* in a Tidal Flat : Evidence of the Importance of Primary Production (Biofilm) and Associated Meiofauna. *Journal of Sea Research* **92** : 86–91. doi :10.1016/j.seares.2013.10.007.

- Castelnaud, G. 2001. Localisation de la pêche, effectifs de pêcheurs et production des espèces amphihalines dans les fleuves français. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* (357-360) : 439–460. doi :10.1051/kmae/2001060.
- Chen, M.H. & Chen, C.Y. 1999. Bioaccumulation of Sediment-Bound Heavy Metals in Grey Mullet, *Liza Macrolepis*. *Marine Pollution Bulletin* **39**(1) : 239–244. doi :10.1016/S0025-326X(99)00027-2.
- Daverat, F., Martin, J., Fablet, R., & Pécheyran, C. 2011. Colonisation Tactics of Three Temperate Catadromous Species, Eel *Anguilla Anguilla*, Mullet *Liza Ramada* and Flounder *Platytychys Flesus*, Revealed by Bayesian Multielemental Otolith Microchemistry Approach. *Ecology of Freshwater Fish* **20**(1) : 42–51. doi :10.1111/j.1600-0633.2010.00454.x.
- Descy, J.P., Leitao, M., Everbecq, E., Smits, J.S., & Delière, J.F. 2012. Phytoplankton of the River Loire, France : A biodiversity and modelling study. *Journal of Plankton Research* **34**(2) : 120–135. doi :10.1093/plankt/fbr085.
- DREAL-Bretagne 2018. Comité de Gestion des Poissons Migrateurs pour les cours d'eau bretons : Plan de gestion des poissons migrateurs (PLAGEPOMI) 2018-2023 p. 98.
- DREAL-Centre 2014. Plan de gestion des poissons migrateurs (PLAGEPOMI) 2014-2019, Bassins de la Loire, de la Sèvre Niortaise et des côtiers vendéens p. 98.
- El-Halfawy, M.M., Ramadan, A.M., & Mahmoud, W.F. 2007. Reproductive biology and histological studies of the grey mullet, *Liza Ramada* (Risso, 1826) in lake Timsach, Suez Canal. p. 20.
- Farrugio, H. & Quignard, J.P. 1974. Biologie de *Mugil (Liza) Ramada* Risso 1826 et de *Mugil (Chelon) Labrosus* Risso, 1826 (Poissons, Teleosteens, Mugilides) Du Lac de Tunis. Age et Croissance. *Bull. Inst. Nrl. Scient. Tech. Oceang. Pêche*. **3** : 139–152.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length : A critical review. *Journal of Fish Biology* **36**(6) : 883–902. doi :10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x.
- Gautier, D. & Hussenot, J. 2005. Les Mulets Des Mers D'Europe : Synthèse Des Connaissances Sur Les Bases Biologiques Et Les Techniques D'aquaculture. Editions Quae.
- Glamuzina, B., Dulčić, J., Conides, A., Bartulović, V., Matić-Skoko, S., & Papaconstantinou, C. 2007. Some Biological Parameters of the Thin-Lippes Mullet *Liza Ramada* (Pisces, Mugilidae) in the Neretva River Delta (Eastern Adriatic, Croatian Coast). *Life & Environment= Vie et Milieu (1980)* **57**(3) : 131–136.

- Gözükara, S.E. 2000. Reproduction Characteristics of Thinlip Grey Mullet, *Liza Ramada* (Risso 1826) Inhabiting Akgöl-Paradeniz Lagoons (Göksu Delta). *Turkish Journal of Zoology* **24**(2) : 159–164.
- Grill, G., Lehner, B., Thieme, M., Geenen, B., Tickner, D., Antonelli, F., Babu, S., Borrelli, P., Cheng, L., & Crochetiere, H. 2019. Mapping the world's free-flowing rivers. *Nature* **569**(7755) : 215.
- Guillaume, M. 2012. Démographie et régime alimentaire du silure glane. other.
- Guillerault, N., Delmotte, S., Poulet, N., & Santoul, F. 2015. Études des interactions du Silure glane (*Silurus Glanis*) avec l'ichtyofaune métropolitaine. *Rapport final ONEMA* .
- Hall, D.A. 2014. Conventional and Radio Frequency Identification (RFID) Tags. In Stock Identification Methods, *Elsevier*, pp. 365–395. doi :10.1016/B978-0-12-397003-9.00016-3.
- Hartley, H.O. & Booker, A. 1965. Nonlinear Least Squares Estimation. *The Annals of Mathematical Statistics* **36**(2) : 638–650. doi :10.1214/aoms/1177700171.
- Hastie, T. & Tibshirani, R. 1987. Generalized additive models : Some applications. *Journal of the American Statistical Association* **82**(398) : 371–386.
- Hickling, C.F. 1970. A Contribution to the Natural History of the English Grey Mulletts [Pisces, Mugilidae]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **50**(03) : 609. doi :10.1017/S0025315400004914.
- Kasımoğlu, C., Yılmaz, F., & Koç, H.T. 2011. Growth and Reproductive Characteristics of the Thinlipped Grey Mullet, *Liza Ramada* (Risso, 1826) Inhabiting in Gökova Bay (Muğla), the Southern Aegean Sea, Turkey. *Balıkesir Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi* **13**(2) : 35–49.
- Khaled, S. 2018. Étude de faisabilité d'un observatoire des migrateurs amphihalins en mer (France métropolitaine) p. 76.
- Koutrakis, E.T. & Sinis, A.I. 1994. Growth Analysis of Grey Mulletts (Pisces, Mugilidae) as Related to Age and Site. *Israel Journal of Zoology* **40**(1) : 37–53.
- Kraïem, M.M., Ramdani, M., Fathi, A.A., & Abdelzaher, H.M.A. 2003. Analyse de la biodiversité et de la production ichtyques dans trois lacs Nord Africains : Merja Zerga (Maroc), Garâa Ichkeul (Tunisie) et Lac Ichkeul (Egypte) **30** : 9.

- Larinier, M. & Travade, F. 1992. Le franchissement des barrages par les poissons migrateurs Etat de la technique. *La Houille Blanche* (2-3) : 213–220. doi :10.1051/lhb/1992022.
- Lassalle, G. & Rochard, E. 2009. Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology* **15**(5) : 1072–1089. doi :10.1111/j.1365-2486.2008.01794.x.
- Liermann, C.R., Nilsson, C., Robertson, J., & Ng, R.Y. 2012. Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity. *BioScience* **62**(6) : 539–548.
- Limburg, K.E. & Waldman, J.R. 2009. Dramatic declines in North Atlantic diadromous fishes. *BioScience* **59**(11) : 955–965.
- Martino, A. 2012. Écologie Trophique Des Poissons Top-Prédateurs-Interactions Entre Espèces Natives et Introduites Au Sein d'écosystèmes Dulçaquicoles. PhD Thesis.
- Masood, Z., Rafique, N., Razzaq, W., Iqbal, F., Khawar, M., Saifullah, S., & Bano, N. 2015. Age Frequency Distribution of Four Mugilid Species of the Family Mugilidae from Karachi Coast of Pakistan. *Middle-East Journal of Scientific Research* **23**(7) : 1286–1292.
- McDowall, R.M. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **7**(4) : 443–462.
- Mili, S., Ennouri, R., Laouar, H., & Missaoui, H. 2015. Etude de l'âge et de La Croissance Chez Deux Espèces de Mugilidae (*Mugil Cephalus* et *Liza Ramada*) Dans Trois Retenues de Barrages En Tunisie. *Bulletin de la Société zoologique de France* **140**(3) : 181–197.
- Murenu, M., Olita, A., Sabatini, A., Follesa, M.C., & Cau, A. 2004. Dystrophy effects on the *Liza Ramada* (Risso, 1826) (Pisces, Mugilidae) population in the Cabras lagoon (Central-Western Sardinia). *Chemistry and Ecology* **20**(sup1) : 425–433. doi :10.1080/02757540410001665933.
- Nelder, J.A. 1974. Log linear models for contingency tables : A generalization of classical least squares. *Journal of the Royal Statistical Society : Series C (Applied Statistics)* **23**(3) : 323–329.
- Nieto, A. 2015. European Red List of Marine Fishes.
- Ogle, D.H., Wheeler, P., & Dinno, A. 2018. FSA : Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8.22.

- Ombredane, D. & Baglinière, J.L. 1992. Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique p. 43.
- Ombredane, D., Bagliniere, J.L., & Marchand, F. 1998. The Effects of Passive Integrated Transponder Tags on Survival and Growth of Juvenile Brown Trout (*Salmo Trutta L.*) and Their Use for Studying Movement in a Small River. *Hydrobiologia* **371/372** : 99–106. doi : 10.1023/A:1017022026937.
- Pelloté, F., Clergeau, P., Pascal, M., Haury, J., Magnanon, S., Pagny, J., Camenen, E., & Siorat, F. 2019. Principales espèces exotiques envahissantes en Bretagne : écologie, histoire, impacts p. 231.
- Pigneur, L.M., Falisse, E., Roland, K., Everbecq, E., Delière, J.F., Smits, J.S., Van Doninck, K., & Descy, J.P. 2014. Impact of invasive Asian clams, *Corbicula Spp.*, on a large river ecosystem. *Freshwater Biology* **59**(3) : 573–583.
- Quignard, J.P. & Authem, M. 1981. Structure de Population de *Liza Ramada* (Poisson, Mugilide) Des Côtes Languedociennes de Carnon Au Rhône : Age et Croissance de Ce Poisson. *Cybiu* **3** : 49–63.
- Rahman, M.A.U., Mohanchander, P., Lyla, P.S., & Khan, S.A. 2016. Growth and Stock Estimation of Greenback Mullet, *Liza Subviridis* (Valenciennes, 1836) from Parangipettai Waters (Southeast Coast of India). *Thalassas : An International Journal of Marine Sciences* **32**(1) : 43–50.
- Rij, J.V., Wieling, M., Baayen, R.H., & Rijn, H.V. 2017. Interpreting Time Series and Autocorrelated Data Using GAMMs. R package version 2.14.0.
- Sarr, S.M., Kabre, J.T., & Diadiou, H. 2012. Age et croissance de *Mugil Cephalus* (Linneaus, 1758, Mugilidea) dans l'estuaire du fleuve Sénégal. *International Journal of Biological and Chemical Sciences* **6**(5) : 2149–2157.
- Sauriau, P.G., Robin, J.P., & Marchand, J. 1992. Les Mortalités Estivales Du Mulet *Liza Ramada* En Loire : Dysfonctionnement Cyclique Du Rôle de Voie de Migration d'un Estuaire. *Bulletin d'écologie* **24**(2-3-4) : 87–91.
- Silve, V. 2019. Back-calculation modelling from Atlantic salmon (*Salmo Salar*) scales p. 22.
- Spearman, C. 1910. Correlation calculated from faulty data. *British Journal of Psychology*, 1904-1920 **3**(3) : 271–295.

- Steinbach, P. 2001. Effets cumulés sur les poissons migrateurs, état et restauration des grands axes de migration du bassin de la Loire. *Hydroécologie Appliquée* **13** : 115–130. doi :10.1051/hydro:2001011.
- Trancart, T. 2011. Analyse Comparative Des Tactiques Déployées Lors de La Migration de Colonisation Des Bassins Versants Par Les Poissons Migrateurs Amphihalins Thalassotoques. PhD Thesis, Bordeaux 1.
- Vigliola, L. & Meekan, M.G. 2009. The Back-Calculation of Fish Growth From Otoliths. In Tropical Fish Otoliths : Information for Assessment, Management and Ecology, volume 11, édité par J.L. Nielsen, B.S. Green, B.D. Mapstone, G. Carlos, & G.A. Begg, *Springer Netherlands*, Dordrecht, pp. 174–211. doi :10.1007/978-1-4020-5775-5_6.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human biology* **10**(2) : 181–213.
- Wood, S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society (B)* **73**(1) : 3–36.

Résumé

Chelon ramada (Risso, 1826) est l'une des dernières espèces migratrices amphihalines à ne pas posséder un statut de menace alarmant en France et en Europe. En Bretagne, peu d'informations sont disponibles malgré un intérêt ciblé des pêcheurs professionnels sur cette espèce. L'objectif principal de ce travail était d'analyser les données de scalimétrie et suivis vidéos de la population de Vilaine (Bretagne, France) afin d'estimer ses paramètres démographiques (structure d'âge, croissance, mortalité, abondance, migration). Deux zones de prélèvements d'écailles ont été choisies (en haut de la nageoire dorsale et derrière la pectorale) pour l'ensemble de l'analyse et donnent des résultats différents. La population échantillonnée est principalement composée d'individus âgés de 5 à 10 ans. Deux hypothèses importantes ont été avancées concernant l'estimation de l'âge : une occultation des premiers *annuli* chez les individus âgés et l'absence de formation du premier anneau hivernal. L'équation de Von Bertalanffy donne les paramètres suivants en zone dorsale : $L_{\infty} = 51,4$ cm, $K = 0,205 \text{ an}^{-1}$, $L_0 = 6,23$ cm ; En zone pectorale : $L_{\infty} = 47,4$ cm, $K = 0,287 \text{ an}^{-1}$, $L_0 = 6,12$ cm. La mortalité totale varie de 0,18 à 0,49 entre 2013 et 2019 toutes zones de prélèvements confondus. Une baisse des effectifs migrants est constatée depuis 2013, sans variation claire de la biomasse. Cette baisse d'effectifs semble correspondre à la disparition de la classe de tailles des jeunes individus (<30 cm). L'activité de la migration apparaît modulée par la taille sur ces années. Les individus matures migrant en début et fin d'année principalement, les jeunes durant l'été. Un vieillissement de la population de Vilaine est suggéré. Les résultats sont discutés et des propositions sont faites pour confirmer les résultats obtenus dans ce travail et le poursuivre sur le long-terme.

Mots-clés : *Chelon ramada*, méthodologie, scalimétrie, paramètres démographiques, tendance migratoire

Abstract

Chelon ramada (Risso, 1826) is one of the last amphibiotic migratory species not to have an alarming threat status in France and Europe. In Brittany, little information is available despite a targeted interest of commercial fishermen for this species. The main objective of this work was to analyze the scalimetry and video monitoring data of the Vilaine mullet population (Brittany, France) in order to characterize the state of the population by estimating demographic parameters (age structure, growth, mortality, abundance, migration). Two scale sampling areas have been selected (at the top of the dorsal fin and behind the pectoral) throughout the analysis and display different results. The sampled population is mostly made of individuals aged from 5 to 10 years. Two major hypotheses have been formulated regarding age estimation : an occultation of *annuli* in elderly individuals and the non formation of the first winter ring. The Von Bertalanffy equation gives the following parameters in the dorsal area : $L_{\infty} = 51.4$ cm, $K = 0.205 \text{ year}^{-1}$, $L_0 = 6.23$ cm ; In the pectoral area : $L_{\infty} = 47.4$ cm, $K = 0.287 \text{ year}^{-1}$, $L_0 = 6.12$ cm. Total mortality varies from 0.18 to 0.49 between 2013 and 2019 combined sampling areas. A decrease in the number of migrating mullets has been reported since 2013, with no clear variation in biomass. This decrease in numbers seems mostly related to the apparent disappearance of the size class of young individuals (<30 cm). Migration activity appears to be modulated by size over these years. Mature migrant individuals are migrating at the beginning and end of the year mainly, young fishes during the summer. An ageing of the Vilaine population is suggested. The results are discussed and proposals are made to confirm the results obtained in this work and to pursue it over the long term.

Keywords : *Chelon ramada*, methodology, scalimetry, demographic parameters, migratory trend.