

F) LE COMPORTEMENT MIGRATOIRE-DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES :

(D'APRES CANTERELLE)

- Le comportement migratoire :

L'anguille même au stade "sédentaire" de son cycle vital, peut effectuer des déplacements d'un endroit à un autre qu'on peut supposer liés à la recherche de nourriture ou effectuer des migrations côtières en mer. La migration des civelles est opposée à celle des anguilles argentées qui est une migration de reproduction.. Dans ce chapitre sont passées en revue des données de la littérature relatives aux divers aspects de la migration des civelles.

- Connaissances actuelles sur la migration des civelles :

Déterminisme de la migration et mécanisme d'orientation :

Par déterminisme de la migration, il faut entendre tous les facteurs, en particulier les mécanismes physiologiques, entrant en jeu dans la préparation à l'aptitude au comportement migratoire et à la mise en action de ce comportement (FONTAINE 1976).

Les migrations peuvent être déclenchées par des variations de fonctions vitales telles que l'osmorégulation, la respiration, le métabolisme lipidique., et à ces variations correspondront des tropismes comportementaux.

Les facteurs externes jouent un grand rôle dans le déclenchement et la continuation d'une migration mais la réponse d'un poisson aux stimuli environnants peut varier aux différentes étapes physiologiques de sa vie (COLLINS 1952). Ceci est particulièrement vrai pour les civelles chez lesquelles on assiste à un changement progressif dans le comportement lors de la phase de préparation à la migration (DEELDER, 1958). Le sens des migrations dépendra de l'état physiologique du poisson : par exemple en un même lieu, au même moment, en automne, on trouvera les civelles et les anguilles argentées migrant dans un sens opposé et cherchant un nouveau milieu physicochimique ou hydrodynamique par suite des changements physiologiques correspondant à la phase de leur cycle vital (FONTAINE et CALLAMAND 1943). Un certain nombre de tropismes ou tactismes expliquent les migrations des poissons amphihalins. Pour les civelles, les plus importants sont l'hydrotropisme et le rhéotropisme. D'autres (nature du fond, oxygénation, lumière...) n'ont qu'une influence secondaire (FRANCIS-BOEUF 1947).

- L'hydrotropisme :

L'attraction des civelles par l'eau douce est connue depuis longtemps et démontrée facilement avec une expérience simple : deux bouteilles, l'une remplie d'eau douce, l'autre d'eau de mer sont immergées en eau salée et très rapidement la majorité des civelles se retrouvent dans la bouteille d'eau douce (SYLVEST 1931, cité par BERTIN 1951). Une des caractéristiques remarquables des civelles est leur euryhalinité. Elles supportent le passage brusque et répété de l'eau de mer à l'eau douce et inversement sans souffrir apparemment, du moins lorsque la couverture de mucus est intacte (SIGALAS 1929 ; FONTAINE et RAFFY 1932 ; PARRY 1968). Mais les civelles préfèrent l'eau douce à l'eau salée, aucune différence de choix n'ayant été mise en évidence pour les salinités de 18 ‰ et 36 ‰. Par contre, les anguillettes, quelle que soit leur salinité d'adaptation, montrent une préférence pour une salinité moyenne (18 ‰) (SCHULZ 1979). Ce phénomène s'accroît au cours de la métamorphose : les civelles en mer peuvent ne pas montrer encore de tendance à aller vers l'eau douce et même essaient d'y échapper ce qui contraste avec leur tendance plus tardive de nager contre le flot d'eau douce (DEEDLER 1958). L'origine de cet hydrotropisme a été cherchée parmi des facteurs tels que l'oxygénation de l'eau ou sa salinité. Des expériences ont conduit à penser que l'oxygénation n'était pas le facteur déterminant de l'hydrotropisme, mais bien la salinité :

La faible salinité des eaux recherchées entraîne une réhydratation de la civelle après la déshydratation consécutive à la métamorphose (FONTAINE et CALLAMAND 1941 ; PARRY 1966). Il faut rappeler que chez les poissons marins, la pression osmotique du milieu intérieur est très inférieure à celle du milieu extérieur, la situation étant inverse pour les poissons d'eau douce. L'hydrotropisme pourrait être expliqué par une baisse de la capacité de régulation osmotique en milieu hypertonique qui inciterait les civelles à rechercher des eaux moins salées : un déséquilibre hydrominéral, lié à l'augmentation de l'activité thyroïdienne pendant la métamorphose, déterminerait chez les civelles la recherche d'eau à salinité plus faible, puis nulle (FONTAINE et CALLAMAND 1941). En effet, les hormones thyroïdiennes réduisent les capacités osmorégulatrices des civelles dans l'eau de mer qui malgré leur euryhalinité, semblent atteindre dans ce milieu les limites extrêmes de leurs capacités régulatrices des concentrations moléculaires (FONTAINE 1976). Mais la salinité n'est pas le seul facteur déterminant de l'hydrotropisme : l'eau douce filtrée avec du charbon actif perd son attractivité par rapport à l'eau de mer. Si cette dernière est également filtrée, l'eau douce est à nouveau plus attractive. Il semble donc qu'il y ait interférence de deux actions : l'halotropisme négatif et l'attractivité d'une substance organique de l'eau douce. Le stimulus responsable de l'hydrotropisme serait donc olfactif et le poisson montre une réponse innée à une odeur spécifique de l'eau douce, détectée loin en mer (CREUTZBERG 1963).

- Rhéotropisme :

De même que pour l'hydrotropisme, la réponse des civelles au courant va évoluer au cours de la métamorphose. La migration des larves d'anguilles en pleine mer est basée sur un facteur agissant en permanence : les courants marins. Puis, durant la métamorphose sur le talus continental, la larve expérimente l'influence des courants de marées (OUCHINNIKOV et al., 1973). En effet, la pente du plateau continental est le lieu où les courants de marée deviennent perceptibles. Au cours de la métamorphose va donc apparaître un changement de comportement : les civelles vont répondre à ces courants de marée de manière à les utiliser pour leur migration en mer et dans les zones tidales : elles chercheront ensuite à remonter les courants d'eau douce. Il n'est pas possible dans le comportement migratoire des civelles de dissocier l'hydrotropisme du rhéotropisme car ces deux tactismes jouent un rôle simultané dans les zones tidales où les civelles vont être alternativement dénatantes et contranatantes (FONTAINE 1976).

* Autres tropismes :

Les autres tropismes pouvant exister chez les poissons migrateurs tels que acidotropisme, oxygénotropisme sont indifférents ou indéfinis et n'auraient de toutes façons qu'un rôle secondaire en regard des deux premiers. Aucun thermotropisme n'a été mis en évidence dans le déterminisme de la migration malgré l'influence de la température sur son déroulement (FRANCIS-BOEUF 1947). On observe en général chez les civelles un phototropisme négatif mais qui suivra également des variations au cours de la migration.

* Fonctions biologiques impliquées :

Parmi les fonctions biologiques impliquées dans les migrations on peut citer :

- la fonction respiratoire :

La consommation d'oxygène est plus élevée en eau douce qu'en eau de mer ; le changement de salinité relié à la variation de teneur en eau des tissus est le facteur primordial de la modification du rythme respiratoire : de même la consommation d'oxygène augmente à la lumière, la réaction phototropique des animaux est souvent en liaison étroite avec la respiration des tissus (FONTAINE et RAFFY 1932).

- **le métabolisme lipidique qui chez les migrateurs a un rôle plus "permissif qu'incitateur".**

Les réserves lipidiques doivent être suffisantes pour accomplir, sans se nourrir, des migrations nécessitant d'importantes sources d'énergies.

- **les mécanismes d'intégration endocriniens et nerveux :**

Dans le déterminisme des migrations, les mécanismes d'intégration endocriniens jouent un rôle important : la thyroïde et l'interrénale sont mobilisées pour faire face à l'augmentation de la demande métabolique, lipidique et osmorégulatrice. De nombreuses glandes et formations endocrines qui participent à l'activité motrice et ainsi à l'accomplissement de la migration vont alors produire des hormones en plus grande quantité. La thyroïde intervient également dans le rhéotropisme positif qui expérimentalement est diminué en présence d'anti-thyroïdés (FONTAINE 1976). La population migrante n'est pas homogène quant au développement de la thyroïde. Or tous les individus d'un cordon présentent les mêmes réactions rhéotropiques par rapport au milieu. (VILTER 1944).

FONTAINE donne à ce fait l'explication suivante : Chez les poïkilothermes, l'action des hormones thyroïdiennes est assez lente, particulièrement dans les eaux froides. Il est donc probable que dans un banc de civelles migrant dans une rivière en hiver, les différents niveaux d'activité thyroïdienne correspondent à des individus remontant plus ou moins haut dans la rivière. Ainsi le banc s'amenuise en laissant au fur et à mesure de sa progression des civelles qui se sédentariseront. Les civelles restant dans les régions côtières auraient donc une activité thyroïdienne moins grande (FONTAINE 1976).

Il est intéressant de relier ce fait à la différenciation des anguilles en mâles ou en femelles. En effet les hormones thyroïdiennes sont d'importants facteurs de croissance et les mâles à croissance plus lente sont hypothyroïdiens en regard des femelles. La thyroxine est considérée par les endocrinologues comme féminisante. L'activité thyroïdienne élevée serait liée chez les civelles au rhéotactisme positif et à l'orientation femelle lors de la différenciation sexuelle (FONTAINE 1976). Enfin, le système nerveux agit sur le comportement migratoire au travers des phénomènes rythmiques exogènes ou endogènes comme les horloges biologiques ou simplement par les informations qu'il reçoit et les messages qu'il transmet en réponse à des stimuli externes ou internes (FONTAINE 1976).

*** Les mécanismes biologiques de navigation et d'orientation pendant la migration :**

Les facteurs de l'environnement vont contrôler la direction, la migration elle-même étant la somme des réponses successives des poissons à ces facteurs (COLLINS 1952). Les principaux mécanismes mis en jeu chez les civelles seront donc la chémioréception et la rhéoréception (TESCH 1970 ; OUCHNNIKOV 1980). Pour que la civelle s'oriente par rapport au courant, il faut qu'il y ait turbulence de l'eau ; exceptionnellement un simple écoulement d'eau douce, s'il augmente l'activité des civelles ne suffit pas à leur orientation.

Les réponses rhéotactiques directionnelles sont elles-mêmes fonction de la force du courant (DEELDER 1958). Dans le cas d'une migration contranatante, la réponse rhéotropique des poissons semble reposer sur un mécanisme très complexe : il existe des récepteurs au courant dans la peau et la ligne latérale qui détectent les variations de pression, des repères visuels et des repères électriques résultant de l'induction d'une force électromotrice par un déplacement horizontal des masses d'eau dans la composante verticale du champ magnétique terrestre (FONTAINE 1976). De nombreux facteurs ont une influence directionnelle sur les migrants mais ils doivent être considérés tous ensemble. La lumière joue un rôle : les poissons évitent en général tout changement de lumière. L'oeil est le siège du phototropisme négatif et les facteurs visuels jouent aussi sans doute un rôle dans l'orientation (COLLINS 1952). Des expériences ont montré qu'un groupe de poissons migrateurs anadromes s'oriente par référence à différents caractères physiques ou chimiques de l'eau créés artificiellement. Il est logique de penser que les poissons s'orientent dans la nature par des différences similaires rencontrées sur leur route de migration (COLLINS 1952).

Les civelles montrent également des préférences d'orientation dans un champ magnétique. En l'absence de champ magnétique, aucune préférence n'est marquée (OUCHNNIKOV et al., 1973). Il est possible que l'orientation des anguilles en migration soit influencée par le champ magnétique terrestre. Un des mécanismes potentiel serait une boussole de référence de direction déterminée directement par le champ de force magnétique où l'animal se trouve (Mc CLEAVE et POWER 1978). Des thermorécepteurs sont dispersés à la surface du corps mais pour les civelles la thermoréception conditionnant l'orientation est difficilement envisageable. De même l'orientation des larves leptocéphales des Sargasses à l'Europe ne peut pas être expliquée par un seul facteur directionnel tel qu'un gradient thermique (FONTAINE 1976).

Cela pourrait être le cas par contre pour les anguilles argentées de retour vers les Sargasses. La température conduirait les anguilles dans la bonne direction, par évidement des eaux froides combinées avec une augmentation de l'activité natatoire (WESTIN et NYMAN 1977). Les anguilles peuvent entendre et peuvent à proximité de la terre avoir une orientation acoustique. Peut être en est-il de même pour les civelles ? (DEEDLER 1952).

En résumé, deux facteurs externes vont conditionner la migration : un facteur stimulant, l'odeur spécifique de l'eau douce, perçue par les récepteurs olfactifs, et un facteur directionnel, le courant, qui conduira l'animal à la source du facteur stimulant. (CREUTZBERG 1961).

Les différentes phases de la migration des civelles :

La migration des civelles pendant leur métamorphose n'est pas continue, et on peut distinguer principalement trois phases de migrations, correspondant à des milieux et des comportements différents :

- la migration en mer et l'approche des côtes,
- le passage de la mer à l'eau douce et le séjour dans les estuaires,
- la remontée des cours d'eau et l'invasion du domaine continental.

Cette dernière phase ne concerne d'ailleurs pas seulement les civelles mais aussi les anguillettes ayant déjà séjourné une ou plusieurs années dans les eaux douces.

La migration en mer :

La métamorphose des leptocéphales en civelles a lieu sur le talus continental au large des côtes ouest de l'Europe où les civelles expérimentent pour la première fois les courants de marée qu'elles vont utiliser ensuite pour avancer. Or l'aire de distribution s'étend très au Nord. La migration en mer doit être dirigée par d'autres déterminismes que ceux précédemment décrits, sinon les civelles rentreraient dans le premier estuaire rencontré sur leur chemin. Leur réponse à l'odeur de l'eau douce les empêcherait d'aller vers le Nord et une accumulation se ferait dans les estuaires les plus proches.

Il existe un processus interne d'inactivité saisonnière des tropismes décrits précédemment : une réduction de la sensibilité olfactive d'octobre à janvier pour une partie des civelles après leur métamorphose permet la colonisation des parties nord de l'Europe (TEICHMANN 1959, CREUTZBERG 1963). En mer, les civelles voyagent dans les mêmes lignes que les courants de marée où elles sont présentes.

Ceci explique l'arrivée en quantités importantes sur les côtes ouest (Irlande, Angleterre, France, Espagne) (DEEDLER 1952). Les mouvements en pleine mer, lorsque l'on arrive dans la sphère d'influence des estuaires doivent être gouvernés par les mêmes principes que pour la migration anadrome dans les aires estuariennes proprement dites (CREUTZBERG 1958). Dans la mer du Nord, les limites sud de répartitions mensuelles des civelles ressemblent à celles du plancton avec une avance de 7 km/JOUR, correspondant au déplacement par les courants résiduels de marée.

Il y aurait donc un transport passif semblable à celui des larves avant la métamorphose (CREUTZBERG 1963). Une autre estimation de la vitesse de progression des civelles en mer mentionne une avance de 20 km par jour, cette valeur obligeant à admettre qu'il y a une part active des civelles dans leur transport, leur permettant d'aller plus vite que les courants résiduels (DEELDER 1958).

En mer, les civelles ne sont capturées en nombre important que dans les régions côtières. Elles apparaissent rarement dans les filets à larves à des distances de la côte supérieures à 10 miles (TESCH 1971). Leur concentration, faible en mer, augmente dans les sphères d'influence des estuaires.

Le passage de la mer à l'eau douce :

Dans les zones de passage de l'eau de mer à l'eau douce où les courants de marée sont sensibles, quel que soit le lieu d'expérimentation, les captures de civelles de flot dépassent largement les captures de jusant, au fond comme en surface. La migration a lieu en général de nuit, sauf en eau très turbide où l'on observe peu de différence entre le jour et la nuit. Pendant le jusant, les civelles diminuent en nombre ou disparaissent de la colonne d'eau et s'enfouissent préalablement au fond pour ne pas être entraînées en arrière (CREUTZBERG 1958 ; DEELDER 1952 ; TESCH 1971 ; ELIE 1979). Si ce fait est vrai pour la première partie de la saison, en fin de saison, des prises épisodiques mais très importantes, favorisées par une concentration supérieure le long des berges, peuvent être effectuées de jusant, reflétant le changement de comportement des civelles (JELLYMAN 1977).

Un changement de comportement apparaît donc :

- pendant le flot, le transport horizontal des civelles est passif mais leurs mouvements verticaux (montée en surface) sont actifs.

- pendant le jusant a lieu une réponse rhéotactique positive, ou l'enfouissement. Ce comportement permet aux civelles de ne pas reculer.

La discrimination entre flot et jusant se fait par des moyens de perception olfactive. Une fois qu'il est établi, l'hydrotactisme ira toujours dans le même sens, la civelle sera attirée par les eaux douces. Le rhéotactisme lui-même est fonction en partie de l'hydrotactisme : la réponse comportementale des civelles par rapport à un courant variera selon la qualité de l'eau et l'intensité du courant.

Ainsi au flot, l'environnement aquatique est surtout composé d'eau de mer dans les petits estuaires. Le comportement des civelles sera alors de nager plus ou moins passivement avec le courant. Si le courant force, la majorité des civelles montent vers les hauts niveaux et ainsi profitent du transport plus rapide en surface (CREUTZBERG 1958). Au contraire, à marée descendante la proportion d'eau douce augmente. La réponse rhéotactique positive est obtenue expérimentalement avec un courant de 10 à 20 cm/S : lorsque l'odeur de l'eau douce est perçue, les civelles peuvent s'orienter vers la source en se levant dans le courant. Si le courant est accéléré (35 à 50 cm/S) les civelles descendent vers le fond où le courant est plus faible et s'enfouissent (CREUTZBERG 1959).

Une confirmation de ce mécanisme éthologique a été apportée à SCHEVENINGEN, à l'extrémité nord de la zone estuarienne Rhin- Meuse. A cet endroit où le flot en raison de la topographie particulière ressemble au jusant, les civelles pénètrent davantage pendant le jusant dans l'estuaire (CREUTZBERG 1963). Ce comportement peut être interprété physiologiquement.

Les civelles n'ont pas de réserves d'énergie très importantes, or l'osmorégulation demande une certaine dépense d'énergie :

- avec le flot, dans l'eau salée ou saumâtre à laquelle elles sont déjà adaptées, l'énergie d'osmorégulation étant limitée, les civelles peuvent nager en utilisant toutes les ressources métaboliques pour l'activité motrice. En descendant, les processus osmorégulateurs doivent fonctionner très activement avec l'arrivée d'eau douce et les civelles vont vers le fond en dirigeant le métabolisme plus spécifiquement vers les besoins osmorégulateurs (FONTAINE 1976). Ainsi le déplacement avec la marée permet de réaliser des économies d'énergie considérables. Les poissons augmentent l'efficacité énergétique de la locomotion par des moyens comportementaux.

Stabulation dans les zones saumâtres et changement de comportement :

Les civelles se rassemblent en face des sorties d'eau douce et y stagnent temporairement avant de commencer la migration anadrome (CREUTZBERG 1961). La présence des civelles près des côtes de la Mer du Nord depuis février indique que les civelles vivent trois mois dans une aire dont la traversée ne prendrait que 14 jours : il y a donc une stabulation dans les zones estuariennes. De l'estuaire saumâtre à l'eau douce, la concentration des civelles diminue brutalement sur une courte distance : jusqu'à une certaine limite de température, la partie pélagique ne franchit pas la barrière d'eau douce (TESCH 1971).

Lors de cette stabulation à l'entrée des cours d'eau survient un changement de comportement préparant à l'étape suivante de migration. Des différences de comportement dans les mouvements verticaux, la réaction à l'eau douce ou la tendance grégaire, sont observés entre des individus venant tout juste d'arriver de la mer et ceux séjournant en zone saumâtre depuis un certain temps. Les civelles venant d'arriver se distribuent dans toute la couche d'eau, nagent individuellement et présentent des réactions de fuite à la lumière très prononcées. Puis apparaît un changement éthologique progressif, confirmé par des expériences en aquarium.

On observe une augmentation du nombre de civelles en surface et une augmentation des tendances grégaires. Un plus grand nombre est observé nageant le long des berges, guidé par elles et la réponse olfactive et rhéotropique s'accroît au cours du temps (DEELDER 1958). Lors de cet arrêt provisoire de la migration dans les zones estuariennes, les civelles, dont l'activité est observée principalement de nuit, vont être portées par le va-et-vient des marées. Lorsque le changement de comportement atteint son terme, les civelles sont inclinées à rester à l'endroit où le flot les a portées. Des faits similaires sont observés sur les civelles d'*Anguilla australis* et *Anguilla dieffenbachii*, en Nouvelle-Zélande ; après l'invasion initiale des eaux douces depuis la mer, un délai dans les zones estuariennes ou tidales permet aux civelles des changements physiques et comportementaux (JELLYMAN 1977). La durée de cette stabulation passagère peut être estimée par l'état de pigmentation des civelles et durerait deux semaines (JELLYMAN 1979), ou plus 4 à 6 semaines (VILTER 1944). Des variations dans les modalités du déroulement de la migration existent d'un endroit à l'autre, en fonction des conditions locales.

Le déplacement des civelles dans l'étang saumâtre de Berre se fait par à-coups, chaque bref trajet de montée étant interrompu par un arrêt de plus ou moins longue durée, l'un des facteurs de la stabulation semblant être une réaction photophobique (VILTER 1944). Dans le lac salé de Tunis, les civelles entrent par passages intermittents de groupes isolés alors que l'oued de Sidi Daoud, rejetant de l'eau douce, attire à son profit les civelles de toute région et la densité des civelles rencontrées en essais compacts le long du cours d'eau est bien supérieure à celle du lac (HELDT et HELDT 1929). Dans un étang du sud de la France (BAGES-SIGEAN), les entrées importantes des civelles correspondent à des coups de vent. L'eau douce s'échappant alors de la lagune attire les civelles qui migrent en cordon dans le chenal par courant fort. Par temps calme, les civelles rentrent en ordre dispersé, au milieu du chenal (LECOMTE-FININGER 1976).

La remontée des cours d'eau :

Une fois le changement comportemental effectué, peut avoir lieu la dernière phase de la migration des civelles en eau douce, "la montée", caractérisée par l'augmentation de la pigmentation, le changement de réponse à la lumière ainsi qu'à l'eau douce et l'apparition de tendances grégaires. Cette migration a lieu surtout lors des nuits de printemps (JELLYMAN 1977). Les civelles utilisent les courants de marée partout où ils se font sentir, y compris dans la partie fluviale des estuaires en amont de la limite de salissure des eaux. On appelle "levée" la montée en surface des civelles quel que soit le sens du courant.

En début de saison, elles lèveront surtout de flot. Mais à l'inverse de la phase précédente dans les parties saumâtres, leur comportement est grégaire. Au lieu d'être dispersées dans toute la tranche d'eau, les chemins de migration sont localisés surtout en surface et à proximité des berges.

L'immigration massive paraît surtout se manifester dans les estuaires larges tels que la Gironde où s'établit un gradient de salinité réparti sur une grande étendue. L'accumulation des civelles dans les parties aval des grands exutoires donnera des dimensions importantes à la "montée" des civelles envahissant les eaux continentales.

*** Le phénomène du "cordon" :**

On appelle "cordon" une concentration importante des civelles migrant à proximité des berges formant une veine individualisée.

Ce phénomène atteint parfois des dimensions spectaculaires qui ont suscité l'appellation de cordon, mais cela est rare pendant la saison de pêche, il s'agit plutôt d'une concentration plus ou moins importante et épisodique à proximité des berges et ces civelles migrantes sont trouvées sur toute la largeur des rivières.

C'est surtout en fin de saison que sont observées des migrations continues pendant plusieurs heures voire plusieurs jours en cordons individualisés d'une certaine épaisseur

(CAIRN 1941). Le mécanisme de formation du cordon (concentration locale et instantanée des civelles le long des berges) peut être expliqué par les comportements de groupe lors des migrations anadromes :

Si plusieurs poissons sont présents en même temps, des stimuli visuels incitent les suivants à suivre le choix du leader (COLLINS 1952). Un conditionnement physique n'impliquant pas nécessairement de tendances grégaires, peut aussi expliquer la formation du cordon : l'identité des incitations reçues conduirait tous les migrants à suivre le même trajet, statistiquement le plus probable, où règne le régime des courants d'intensité moyenne.

On aurait donc un conditionnement individuel et non collectif par l'hydrodynamisme du milieu (VILTER 1944).

La largeur du cordon est fonction de la vitesse du courant. Si celui-ci est rapide, le cordon sera étroit et serré contre la berge, qui jouerait le rôle de guide en raison du ralentissement du courant à proximité. Une désorganisation passagère du cordon est observée en présence d'un affluent latéral (VILTER 1944).

Certaines observations confirment l'existence d'un comportement social :

- devant une écluse (courant ou orienté), des cordons se forment et nagent le long des berges et peuvent se croiser sans se mélanger (CREUTZBERG 1958).

- en aquarium, on retrouve cette tendance à l'agrégation (JELLYMAN 1977),

- lorsqu'un cordon, dérangé par un bruit de moteur, disparaît, tous les individus le constituant plongent en même temps (JELLYMAN 1977).

Ensuite les civelles pigmentées ont tendance à se sédentariser à partir de rochers ou tout autre endroit où elles peuvent se cacher. Leur préférence pour les substrats pour s'enfourir va vers les substrats grossiers (LECOMTE-FININGER 1979).

* L'envahissement des eaux intérieures n'est probablement pas fait par des civelles mais par des anguillettes ayant séjourné au moins une année en eau douce ou saumâtre. En Nouvelle-Zélande a été étudiée la migration estivale de jeunes anguilles dont la taille, en général inférieure à 10 cm, décroît vers l'aval, ce qui plaide en faveur de l'hypothèse de migrations successives pendant plusieurs années de suite pour pénétrer plus amont dans les cours d'eau.

Le mode de vie sédentaire semble totalement adopté par les anguilles de 30 cm (JELLYMAN 1977). En février, les migrants (civelles) sont 2000 à 3000 par kg et en juin-juillet on a une migration d'été d'anguillettes (500 individus par kg). Au Danemark également, différentes classes d'âge sont présentes parmi les migrants, dont la majorité est composée du groupe O (99,8 %), c'est-à-dire la classe d'âge de la 1ère année après la métamorphose leptocephale-civelle et du groupe I, les toutes petites anguillettes (BOETIUS 1976).

* La vitesse de migration des civelles :

La vitesse instantanée de migration des civelles est fonction de leur activité motrice ainsi que du sens et de la force du courant d'eau où elles se trouvent. Lors de la nage à contre-courant, 95 cm/s est la vitesse limite d'un courant d'eau à laquelle les civelles peuvent résister instantanément. En dessous du seuil de 30 cm/s, la durée de leur résistance en pleine eau excède une minute (CLEMANT 1975). Une valeur du même ordre est trouvée pour des anguillettes de 7 à 10 cm qui peuvent progresser rapidement contre un courant de 60 à 90 cm/s (SORENSEN 1951).

En milieu naturel, la vitesse moyenne de migration est moins aisée à estimer car la migration n'est pas connue, les civelles font des étapes successives.

En Irlande, la progression des civelles a été observée dans un cours d'eau ; les civelles sont trouvées en avril-mai à l'embouchure et le mois suivant à 15,7 km en amont, puis en juillet à 18 km pour atteindre en Août une distance à l'embouchure de 24 km. D'autres estimations de la progression des civelles sont de 2,2 à 2,5 km/jour (MEYER et KULH 1953) ou de 1,5 à 2 KM/jour (JELLYMAN 1979).

Dans le canal de Berre, la vitesse instantanée des civelles a été estimée de 7 à 15 mètres par minute. Mais la migration n'est pas continue et le délai pour franchir une distance de 180 m vers l'eau douce a été estimée pour les stades de pigmentation de 20 à 45 jours. Les stades les plus avancés semblent les plus lents (VILTER 1944).

Facteurs du milieu influençant le déroulement de la migration :

On a vu dans les paragraphes précédents le déterminisme et les différentes phases de la migration. Le déroulement et l'importance de celles-ci vont être influencés par certains facteurs de l'environnement dont les plus notables semblent être la température, les débits des exutoires et le cycle tidal lunaire.

La température :

Chez la plupart des poissons il existe un thermopréférendum : expérimentalement, les poissons montrent une préférence pour des valeurs de température plus chaudes que les valeurs hivernales (COLLINS 1952).

Les civelles et anguillettes pendant leur "période préterritoriale" peuvent être attirées par les décharges d'eau chaude des centrales thermiques (NYMAN 1975).

La température peut donc affecter la migration. Elle agit sur la vitesse de conduction de l'influx nerveux et sur la rapidité de contraction musculaire (FONTAINE 1976).

Lorsqu'il fait froid, on observe chez les rares civelles en surface une nage lente et les animaux paraissent engourdis. En aquarium à 19° C, les civelles nagent, à 12° C aucune ne bouge et la température a une plus grande influence sur les civelles que sur les anguillettes (SORENSEN 1951). La température peut affecter à la fois le début de la saison de migration et l'intensité de l'invasion (JELLYMAN 1977).

Quantitativement, la migration paraît avoir un seuil de température : la migration est faible en dessous d'une température de 6° C mais ce n'est pas l'atteinte d'une température spécifique qui conditionne le nombre de migrants. Par ailleurs, il n'a pas été mis en évidence un seuil minimum absolu de température, des civelles pouvant migrer par temps très froid (JELLYMAN 1979). Aucune relation entre l'avancée de température au printemps et le début de la migration ou le rendement total et la température moyenne n'a été mise en évidence (LOWE 1951). Le facteur température agit donc sur le déroulement de la migration, les températures douces étant favorables à la levée des civelles, les températures basses arrêtant les mouvements migratoires, les seuils étant variables d'un endroit à l'autre (MENZIES 1936 ; SORENSEN 1951 ; DEELDER 1952 ; MEYER et KUHLE 1953).

Une fois la migration commencée, celle-ci continuera aussi longtemps que la température est au-dessus de la valeur minimum. Dans ce cas, les quantités de civelles migrantes seront déterminées par le nombre des civelles en mer ou accumulées dans les zones saumâtres.

Les crues et les lâchers d'eau :

Ce facteur peut influencer négativement sur l'activité migratoire (action immédiate), mais positivement sur la quantité de civelles entrant dans les cours d'eau (action différée). Une crue soudaine diminue plutôt le nombre de migrants : si les décharges sont trop fortes, il y a peu ou pas de civelles en migration (DEELDER 1952 ; JELLYMAN 1977), mais les lâchers d'eau ont une grande influence sur la migration totale.

En Irlande, un haut rendement en civelles est observé lorsque les crues sont importantes en Mars ou Avril mais l'époque des crues peut retarder le début de la migration : on observera des saisons courtes et à haut rendement où la migration sera plus ou moins continue quels que soient les autres facteurs (LOWE 1951).

L'augmentation des flux qui produisent une forte réaction rhéotactique peut être un agent contributeur mais pas un agent causal et on ne trouve pas de corrélation entre migration et hauteur d'eau (JELLYMAN 1979).

Une communication récente de MORIARTY faisait état d'une corrélation entre les débits des cours d'eau en octobre et le nombre de migrants lors de la saison suivante : les crues d'Octobre, par le nombre de civelles qu'elles attireraient dans les estuaires à ce moment-là, influenceraient la quantité totale capturée (MORIARTY FERRARA 1981).

La marée :

*** Rythme tidal journalier :**

La marée joue bien sûr un rôle de premier ordre aussi bien en eau saumâtre (mode dispersé) qu'en eau douce dans les parties fluviales : les civelles lèvent surtout de flot : en zone turbide, où l'influence de la lumière est amoindrie, c'est le facteur principal du rythme quotidien, bien que la corrélation ne soit pas toujours apparente (JELLYMAN 1977).

*** Cycle tidal lunaire :**

Les migrations de remontées sont importantes 3 ou 4 jours après les marées de vives-eaux (JELLYMAN 1979). Lorsque la saison est étalée, les montées se font plus malines (MENZIES 1936 ; LOWE 1951).

En Hollande, les corrélations entre les captures de civelles aux écluses et les marées sont accidentelles et causées par des circonstances hydrographiques locales. Les données n'ont pas mis en évidence que les civelles voyageaient plutôt de vives eaux (DEELDER 1952).

*** La lumière :**

A Den Oever (Pays-Bas), les civelles commencent à nager 1 h et demie avant le coucher du soleil et leur nombre augmente jusqu'à un instant correspondant au crépuscule, puis diminue. L'influence de la lumière de la lune n'est pas concluante et l'impression suivante demeure : les civelles sont attirées par la lumière en-deçà d'une certaine intensité et repoussées au-delà (DEELDER 1952).

En Nouvelle-Zélande, les civelles peuvent remonter de jour et la pleine lune n'a pas d'effet inhibiteur net (JELLYMAN 1979).

En Irlande où la saison se situe entre Avril et Juin, les civelles arrivent indifféremment de jour ou de nuit (MENZIES 1936). Et si les civelles sont relativement indifférentes à la lumière, celle-ci a un effet inhibant sur les anguillettes (SORENSEN 1951).

Vent et pluie :

En Irlande, un vent froid du nord provoque une baisse de migration alors qu'un vent de sud à ouest favorisera les grandes montées (MENZIES 1936) mais dans les deux cas le facteur température est impliqué.

A Den Oever (Pays-Bas) les observations n'ont pas montré une influence due au vent (DEELDER 1952).

Dans le sud de la France, la pénétration des civelles dans une lagune est corrélée avec les coups de vent violent du nord, ceux-ci provoquant une sortie d'eau plus douce polarisant les civelles (LECOMTE-FINIGER 1976).

En Nouvelle-Zélande, la pluie n'est apparemment pas reliée aux captures (JELLYMAN 1979) bien que les averses douces puissent favoriser la montée.

Les entraves à la migration :

Hormis la pêche, un certain nombre de constructions ou d'aménagements des cours d'eau naturels peuvent affecter la migration.

* Les aménagements liés à la navigation ou la régulation des débits naturels, tels que les barrages ou les écluses peuvent gêner la remontée. Lorsque celle-ci n'est pas possible, l'accumulation d'individus en aval favorise une exploitation très intense (exemple : le barrage d'Arzal sur la Vilaine, ELIE 1979).

* Dans les petits cours d'eau, certains aménagements sont construits exprès pour augmenter le rendement de la pêche de la civelle en canalisant les migrants. En Irlande, des systèmes de piégeage très efficaces, attrapant la quasi-totalité des migrants, ont été mis au point pour la capture des civelles qui sont ensuite transportées par la route vers les lacs en amont des obstacles à la migration (MENZIES 1936).

* Les implantations en milieu estuarien de centrales thermiques classiques (Cordemais en Loire Atlantique) ou nucléaire (Blayais en Gironde) nécessitant pour les circuits de refroidissement externe une prise d'eau de grand débit peuvent avoir une incidence sur les ressources halieutiques et en particulier sur les civelles en migration. De Décembre à Mai, les quantités importantes de civelles vont être aspirées à l'intérieur des circuits de refroidissement où elles subiront un double choc thermique et mécanique. L'eau arrive sur des tambours filtrants en acier à mailles de 3 mm et le choc d'arrivée peut ne pas être sans inconvénient pour des organismes comme les civelles. Typiquement, les civelles passent à travers les mailles du tambour filtrant, du moins si elles arrivent de face. Sinon elles seront décollées du tambour par des contre-jets et partiront avec les organismes de plus grande taille dans un canal de rejet. Si elles franchissent les tambours filtrants, les civelles feront ainsi tout le circuit de refroidissement avant d'être rejetées dans le milieu avec les eaux réchauffées. La variation de température peut atteindre 12° C mais il semble que les civelles soient relativement résistantes aux chocs thermiques (LE BAUT et Coll. 1980). Par contre, le chlore utilisé dans les circuits ou les chocs mécaniques pourraient affecter la résistance d'un animal tel que la civelle.