

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**INFLUENCE DE LA SALINITÉ ET DE L'ORIGINE SUR LA
DISPERSION CONTINENTALE ET LA CROISSANCE DES
JUVÉNILES CHEZ L'ANGUILLE D'AMÉRIQUE,
*ANGUILLA ROSTRATA***

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès science

PAR

© **BRIAN BOIVIN**

Novembre 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

Jean-Claude Brêthes, président du jury, Université du Québec à Rimouski (ISMER)

Martin Castonguay, directeur de recherche, Institut Maurice-Lamontagne

Céline Audet, codirectrice de recherche, Université du Québec à Rimouski (ISMER)

Guy Verreault, examinateur externe, Ministère des Ressources Naturelles

Dépôt initial le 20 juin 2013

Dépôt final le 6 novembre 2013

To my parents, to whom I owe everything,

To my teachers, for giving me this incredible opportunity,

And of course, this one's for you.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de recherche le Dr Martin Castonguay (Institut Maurice-Lamontagne, IML) ainsi que ma codirectrice le Dr Céline Audet (Institut des sciences de la mer de Rimouski, ISMER). Merci de m'avoir accordé votre confiance, d'avoir toujours été disponible et pour vos nombreux conseils et critiques.

Merci aux membres du Ministère des Ressources Naturelles et à l'équipe de Mélanie Dionne pour leurs efforts de capture sur la rivière St-Jean de même qu'à Scott Pavay, Renée Gagné, Mélanie Gaillard, Roberta Miller et Marie-Ève Carpentier pour l'échantillonnage des civelles sur la Grande-Rivière-Blanche et leur aide lors des expériences de préférence de salinité.

J'aimerais également remercier Yvonne Carey (Atlantic Elver Fishery) pour nous avoir généreusement donné des milliers de civelles en provenance de la Nouvelle-Écosse.

Merci à Jean-Louis Beaulieu (IML) pour la mise en place du montage expérimental employé lors des expériences de préférence de salinités.

Je voudrais également remercier l'équipe du Laboratoire de Recherche en Sciences Aquatiques (LARSA) de même que Guillaume Côté et Jeremy Gaudin pour leur aide lors des expériences de croissance de même que d'avoir pris le temps de répondre à mes questions.

Merci à Gaétan Daigle et Éric Normandeau pour leur aide inestimable lors des analyses statistiques.

Je tiens également à remercier l'examineur externe M. Guy Verreault ainsi que le président du jury, le Dr Jean-Claude Brêthes pour leurs judicieux commentaires.

Enfin, je voudrais aussi souligner l'apport essentiel du Dr Louis Bernatchez pour la conception du programme de recherche au sein duquel s'insère cette maîtrise.

Ce travail a été réalisé grâce aux contributions financières du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), du Ministère des Pêches et des Océans (MPO, Institut Maurice-Lamontagne) ainsi que du regroupement Ressources Aquatiques Québec (RAQ).

RÉSUMÉ

Malgré un déclin dramatique de 98 % de la population d'anguilles d'Amérique (*Anguilla rostrata*) dans la région du Haut Saint-Laurent et du Lac Ontario, l'influence de la salinité sur la distribution et la croissance des anguilles juvéniles (civelles) demeure toujours méconnue. Le premier objectif de cette étude était de déterminer l'activité locomotrice et les préférences de salinité chez des civelles en provenance de trois régions géographiques éloignées l'une de l'autre lors d'expériences de comportement en milieu contrôlé. Les hypothèses nulles étaient qu'il n'y aurait aucune différence significative entre 1) les préférences de salinité des civelles (0 vs 33) provenant de différentes régions; 2) l'activité locomotrice des civelles des différentes régions. Le deuxième objectif visait à déterminer l'impact de la salinité sur le taux de croissance des civelles selon leur origine et leur préférence de salinité. Les hypothèses nulles pour le deuxième objectif étaient qu'il n'y aurait aucune différence significative entre la croissance des civelles 1) en provenance de différentes régions; 2) ayant démontré différentes préférences de salinité; 3) élevées en eau douce (0) ou saumâtre (20). La majorité des civelles (78-89 %) ne démontrèrent aucune préférence pour l'eau douce ou pour l'eau salée suggérant qu'en milieu naturel les juvéniles colonisent principalement les habitats d'eau saumâtre. Les civelles actives (ayant effectué un choix) en provenance de différentes régions géographiques préférèrent l'eau douce (60-75 %) sans démontrer de différences significatives entre les rivières. Les résultats démontrent également que les civelles de l'estuaire du Saint-Laurent possèdent une activité locomotrice supérieure à celles des autres régions. La salinité et les préférences de salinité antérieures n'influencèrent pas la croissance en milieu contrôlé, mais les résultats illustrent que les juvéniles en provenance de la côte est du Canada grandissent plus rapidement que ceux de l'estuaire du Saint-Laurent. Des différences génétiques entre les anguilles de ces régions pourraient contribuer à expliquer ce phénomène. Désignée comme espèce menacée en 2012, l'acquisition de ces nouvelles connaissances biologiques et écologiques sur l'anguille d'Amérique contribuera à assurer la conservation de l'espèce et la pérennité de son exploitation.

Mots clés: Anguille d'Amérique • Civelles • Choix d'habitats • Croissance • Salinité

ABSTRACT

Despite a 98 % collapse in abundance of the American eel (*Anguilla rostrata*) in the upper St. Lawrence River and Lake Ontario, little remains known about the influence of salinity on habitat selection by juvenile eels (glass eels) and how this distribution affects growth. This study's first objective was to assess salinity preferences and locomotor activity of glass eels in controlled behavioural experiments. Null hypotheses were that there would be no significant differences between 1) salinity preferences (0 vs 33) of glass eels from different regions, and 2) locomotor activity of glass eels from different regions. The second objective was to investigate the influence of salinity, previous salinity preferences, and origin on the growth of glass eels. Null hypotheses were that there would be no significant differences between glass eels 1) of different origins; 2) of different salinity preference, and 3) reared in fresh (0) or brackish (20) water. Most glass eels (78-89 %) did not show any preference toward either fresh or salt water suggesting that a majority of glass eels may remain in brackish water environments in the wild. Glass eels from different geographic regions that did make a choice displayed similar freshwater preference (60-75 %) while juveniles from the St. Lawrence Estuary had a higher locomotor activity than those from the two other regions. Neither the salinity preference showed by glass eels in previous experiments nor the rearing salinity influenced growth during the course of the experiments. However, glass eels from the Atlantic coast reached a significantly higher mass than those from the St. Lawrence Estuary, supporting the hypothesis of genetic differences between glass eels from different locations. Our results provide important ecological knowledge for the conservation and sustained exploitation of this threatened species.

Keywords: American eel • Glass eels • Habitat selection • Salinity • Growth

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|--|-------|
| REMERCIEMENTS..... | IX |
| RÉSUMÉ..... | XI |
| ABSTRACT | XIII |
| TABLE DES MATIÈRES | XV |
| LISTE DES TABLEAUX | XVII |
| LISTE DES FIGURES..... | XIX |
| LISTE DES ANNEXES | XIXXI |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE..... | 1 |
| CHAPITRE PREMIER: COMMENT LA SALINITÉ INFLUENCE-T-ELLE LA SÉLECTION D'HABITAT ET LA CROISSANCE CHEZ DES ANGUILLES D'AMÉRIQUE JUVÉNILES?..... | 9 |
| 1.1 RÉSUMÉ..... | 9 |
| 1.2 ABSTRACT | 11 |
| 1.3 INTRODUCTION..... | 12 |
| 1.4 MATERIALS AND METHODS | 15 |
| 1.4.1 SAMPLE COLLECTION | 15 |
| 1.4.2 BEHAVIOURAL TESTS | 17 |
| 1.4.3 GROWTH EXPERIMENTS | 18 |
| 1.4.4 DATA ANALYSIS..... | 21 |
| 1.5 RESULTS..... | 23 |
| 1.5.1 BEHAVIOUR EXPERIMENTS | 23 |

| | |
|---|----|
| 1.5.2 GROWTH EXPERIMENTS..... | 24 |
| 1.5.3 PIGMENTATION AND FULTON'S FACTOR | 29 |
| 1.6 DISCUSSION..... | 31 |
| 1.6.1 SALINITY PREFERENCES..... | 31 |
| 1.6.2 BODY CONDITION | 32 |
| 1.6.3 PIGMENTATION..... | 33 |
| 1.6.4 INFLUENCE OF SALINITY ON GROWTH..... | 34 |
| 1.6.5 INFLUENCE OF TEMPERATURE ON GROWTH..... | 36 |
| 1.6.6 REGIONAL DIFFERENCES IN GROWTH..... | 37 |
| 1.6.7 IMPLICATIONS FOR EEL ECOLOGY..... | 38 |
| 1.7 CONCLUSION | 41 |
| 1.8 ACKNOWLEDGMENTS..... | 42 |
| 1.9 DISCUSSION GÉNÉRALE..... | 43 |
| 2.0 ANNEXES | 49 |
| 2.1 RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 51 |

LISTE DES TABLEAUX

| | |
|--|----|
| Table 1. Sampling period by river including the batch and sample size (N) of glass eels in 2011 and 2012..... | 16 |
| Table 2. Locomotor activity and salinity preferences of glass eels for 2011 and 2012..... | 23 |
| Table 3. Mean weight ($W_m \pm SD$) and length ($L_T \pm SD$) of glass eels at T_0 | 24 |
| Table 4. Main effects and interactions explaining mean wet mass differences between non-chooser glass eels from the Mersey (batches 1 and 2) and East (batch 2) Rivers in 2011..... | 26 |
| Table 5. Main effects and interactions explaining mean wet mass differences between Grande-Rivière-Blanche and Mersey rivers in 2012. | 28 |
| Table 6. Mean pigmentation (P) and Fulton factor (K) for glass eels sampled in 2012 from the Mersey River, St-Jean River and Grande-Rivière-Blanche..... | 30 |

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Cycle de vie de l'anguille d'Amérique.....2

Figure 2. Map of eastern Canada with sampled rivers in 2011 and 2012: 1) Mersey River, 2) East River, 3) St-Jean River, 4) Grande-Rivière-Blanche..... 17

Figure 3. Experimental design used to evaluate both salinity preferences and locomotor activity. 18

Figure 4. Mean body weight ($W_m \pm SD$) of juvenile eels from the Mersey (batch 1 and 2) and the East (batch 2) Rivers reared in fresh (FW) and brackish (BW) water in 2011....25

Figure 5. Mean body weight ($W_m \pm SD$) of juvenile eels from the Mersey River and Grande-Rivière-Blanche reared in fresh (FW) and brackish (BW) water in 2012..... 27

Figure 6. Map of eastern Canada with sampled rivers in 2012: A) Mersey River, B) St-Jean River, C) Grande-Rivière-Blanche. 29

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Mean \pm S.D wet mass (W) and total length (L_T) of glass eels according to the river of origin, batch (1 and 2), salinity preference (NCH, FWC, SWC) and rearing salinity (fresh (FW) and brackish (BW) water) in 2011.....49

Annexe 2. Mean \pm S.D wet mass (W) and total length (L_T) of glass eels according to the river of origin, salinity preference (NCH, FWC, SWC) and rearing salinity (fresh (FW) and brackish (BW) water) in 2012.....50

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Biologie de l'anguille d'Amérique

L'anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata*) est l'une des 18 espèces et sous-espèces appartenant à la famille des Anguillidae (Aoyama, 2009). Il s'agit d'une espèce catadrome facultative commune de la côte est de l'Amérique du Nord (Tesch, 2003). Son immense aire de répartition recouvre une large gamme d'habitats en régions subarctiques, tempérées et tropicales, s'étendant du nord du Brésil jusqu'au sud du Groenland et incluant l'Islande (Schmidt, 1909; Jensen, 1937). Espèce semelpare (Facey et Van den Avyle, 1987; Helfman *et al.*, 1987) et panmictique (Wirth et Bernatchez, 2003; Côté *et al.*, 2013), l'anguille débute son cycle de vie (Figure 1) lors de la reproduction de février à avril dans la mer des Sargasses, au sud-ouest des Bermudes (Schmidt, 1923; Kleckner et McCleave, 1985). Les œufs pélagiques se développent rapidement en larves leptocéphales, au corps transparent et rubané en forme de feuille de saule. Celles-ci vont par la suite effectuer une longue migration d'une durée de 7 à 15 mois en voyageant avec les courants du système du Gulf Stream (Kleckner et McCleave, 1985; Tesch, 2003). Une fois parvenues près du talus continental, les larves leptocéphales se métamorphosent en civelles translucides de 50 à 70 mm de longueur. Les individus passent alors d'un stade larvaire pélagique de forme foliacé à un stade juvénile benthique de forme définitive et caractéristique de l'espèce (Schmidt, 1909). Les civelles colonisent par la suite une grande variété d'habitats caractérisés par des eaux douces, salées ou saumâtres (Jessop *et al.*, 2002; Daverat *et al.*, 2006). Lors de leur colonisation des eaux continentales, les civelles deviennent progressivement pigmentées jusqu'au stade anguilette (petite anguille jaune). Le stade anguille jaune représente la phase de croissance principale, un stade qui se terminera avec le début de la maturation sexuelle. S'ensuivra alors une deuxième et dernière métamorphose en anguille argentée en préparation pour la migration reproductrice vers la mer des Sargasses (Tesch, 2003).

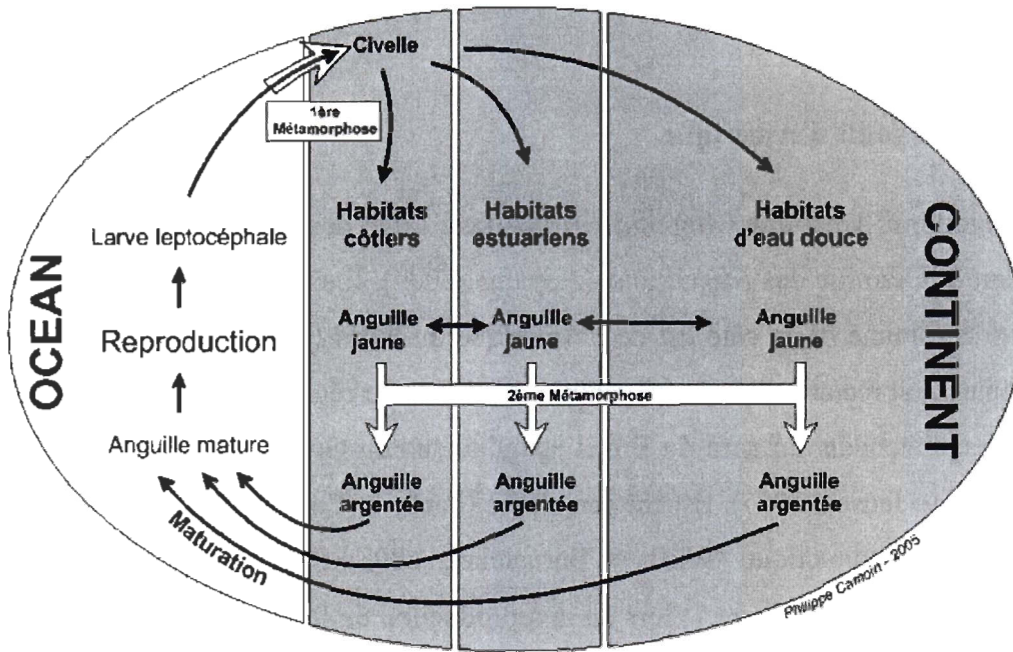


Figure 1. Cycle de vie de l'anguille d'Amérique.
Tiré de la dissertation doctorale d'Éric Édeline, 2005

Déterminismes environnementaux influençant la migration anadrome et la sélection d'habitat

La migration anadrome (en eau douce) se fait initialement par transport tidal sélectif, une stratégie au cours de laquelle les civelles ont recours aux marées afin de diminuer les coûts énergétiques associés à la nage à contre-courant (McCleave et Kleckner, 1982; Forward et Tankersley, 2001). Plusieurs études, principalement chez l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, démontrent que la migration en eau douce et la sélection d'habitat sont influencées par un ensemble de facteurs environnementaux susceptibles d'influencer directement le protocole expérimental. Parmi ceux-ci, la température, la lumière, les odeurs et la salinité sont d'une importance prédominante.

Température

La température, de par son effet sur plusieurs facteurs physiologiques (activité des enzymes, fluidité membranaire, etc.), influence directement l'activité locomotrice et donc la

propension à la migration en eau douce des civelles (Tongiorgi *et al.*, 1986; Tosi *et al.*, 1988; Edeline *et al.*, 2006). Sous conditions expérimentales, le taux d'activité et la préférence pour l'eau douce des civelles s'accroissent en fonction d'une augmentation de la température (10-18 °C). La température joue également un rôle dans le déclenchement de la migration anadrome en milieu naturel, pouvant inhibée celle-ci en dessous d'un seuil de 11 à 12 °C (Overton et Rulifson, 2009; Sullivan *et al.*, 2009).

Lumière

Les civelles démontrent une phototaxie négative lors de la migration en eau douce; la nage, l'alimentation et la migration anadrome ayant principalement lieu la nuit. L'activité des anguilles atteint son maximum vers minuit (Dutil *et al.*, 1988) alors que les civelles demeurent dissimulées et peu actives le jour (Bardonnnet *et al.*, 2003; Tesch, 2003). De nombreuses observations faites par des pêcheurs commerciaux corroborent d'ailleurs ce fait; la pêche n'ayant lieu que de nuit (Gascuel, 1986). Ce comportement photonégatif permettrait de diminuer la mortalité associée à la prédation.

Odeurs

L'olfaction influence la sélection d'habitat et la migration en eau douce chez les anguilles (Van den Thillart *et al.*, 2009). Les travaux de Miles (1968) montrent que les civelles ont une préférence conditionnelle pour l'eau douce continentale liée à la présence de certaines substances organiques dissoutes. Les travaux de Tosi et Sola (1993), Sola (1995), et de Sola et Tongiorgi (1998) chez l'anguille européenne suggèrent que les signaux olfactifs terrigènes comme la géosmine et certains acides aminés en provenance des eaux continentales servent à l'orientation des déplacements des civelles. Les travaux de Miles (1968) et de Sorensen (1986) chez l'anguille d'Amérique appuient cette conclusion bien que les composés en cause n'aient pas été caractérisés lors de leurs études. L'odeur associée à la présence d'anguilles juvéniles semble également être prisée par les civelles (Briand *et al.*, 2002) bien que Miles (1968) ait observé le phénomène inverse.

Salinité

La salinité est un facteur environnemental important pouvant affecter la distribution et la croissance des espèces (Boeuf et Payan, 2001; Jung et Houde, 2003). Les civelles montrent une tolérance exceptionnelle aux changements de salinité. Elles survivent aux changements abrupts (Wilson *et al.*, 2004; Crean *et al.*, 2005) et se retrouvent dans des environnements de toutes les salinités (Helfman *et al.*, 1987). Les études sur l'influence de la salinité chez l'anguille européenne (Tosi *et al.*, 1988, 1990; Edeline *et al.*, 2005) ont montré que 50-70 % des civelles actives préfèrent l'eau douce à l'eau salée et utilisent les gradients de salinité pour s'orienter lors de la migration en milieu continental. De plus, lors de leur étude sur les effets de la température, des odeurs et de la salinité sur la migration en eau douce des civelles, Tosi *et al.*, (1990) ont conclu que la salinité était le facteur dominant pour le déplacement des civelles vers l'eau douce. L'influence de la salinité sur les différents comportements de dispersion des civelles n'a jamais été explorée chez l'anguille d'Amérique.

Écotypes d'eau douce et salée

Edeline *et al.* (2006) ont démontré la présence d'écotypes de civelles "d'eau douce" et "salée" chez l'anguille européenne. Les civelles dites d'écotype "d'eau douce" posséderaient un statut énergétique supérieur, une plus grande activité locomotrice et une préférence pour l'eau douce. Les individus coloniseraient donc ces habitats moins productifs, mais où la compétition est plus faible. Pour leur part, les civelles dites d'écotype "d'eau salée" auraient un statut énergétique moindre, une activité locomotrice plus faible et une préférence pour l'eau salée. Les individus coloniseraient donc les milieux côtiers et estuariens, d'une plus grande productivité, mais où la compétition est plus forte. Ces tactiques permettraient de maximiser l'aptitude phénotypique (*fitness*) des individus (Edeline, 2007). Les résultats d'Edeline *et al.* (2005) suggèrent également un lien entre les préférences de salinité et le taux de croissance des civelles. Les individus ayant préféré l'eau douce avaient un taux de croissance inférieur à ceux ayant préféré l'eau salée, et ce peu importe la salinité du milieu. Comme l'ont souligné Edeline (2007) et Côté *et al.*

(2009), l'hypothèse de la panmixie n'exclut pas la possibilité qu'il y ait des différences génétiques entre ces différents écotypes. Une base génétique sous-jacente pourrait contribuer à expliquer les différences de croissance observées. Ces écotypes n'ont jamais été mis en évidence chez l'anguille d'Amérique bien que Castonguay *et al.* (1990) ont démontré que les anguilles jaunes migratrices étaient trois fois plus actives et avaient une concentration d'hormones thyroïdiennes deux fois plus élevée que les anguilles jaunes sédentaires. Ces groupes migrateurs et sédentaires pourraient potentiellement constituer des écotypes distincts.

Différences de croissance associées aux différents habitats

Les individus peuvent adopter différentes histoires de vie (Figure 1) et effectuer l'intégralité de leur croissance en milieux côtiers, estuariens ou d'eau douce, ou encore migrer entre ces différents milieux tout au long de la phase de croissance (Morrison *et al.*, 2003; Jessop *et al.*, 2006). Le stade anguille jaune représente la phase de croissance principale, d'une durée moyenne de 9 à 30 ans pour les femelles et de 7 à 12 ans pour les mâles (Able et Fahay, 1998; Cottrill *et al.*, 2002; Goodwin et Angermeier 2003). La croissance des individus est directement influencée par l'habitat colonisé, ceux exposés aux milieux côtiers et estuariens affichant un taux de croissance supérieur à ceux d'eau douce, et ce peu importe le sexe des individus (Morrison *et al.*, 2003; Cairns *et al.*, 2004; Jessop *et al.*, 2004, 2008; Lamson *et al.*, 2009). Cette croissance différentielle s'expliquerait entre autres par une plus grande productivité des milieux estuariens et côtiers aux hautes latitudes (Gross *et al.*, 1988; Kaifu *et al.*, 2013) bien que l'influence de facteurs hormonaux soit indéniable (Edeline et Elie, 2004). Enfin, il existe des différences de croissance entre des individus provenant de différentes régions. Comme l'ont démontré Côté *et al.* (2009), les civelles en provenance de la Nouvelle-Écosse ont un taux de croissance supérieur à celles de l'estuaire du Saint-Laurent, et ce peu importe la salinité du milieu de croissance.

La différenciation sexuelle semble également être fortement influencée par les conditions environnementales. Krueger et Oliveira (1999) suggèrent que la densité de la population aurait une influence déterminante sur le rapport des sexes, avec de fortes densités, souvent observées dans les estuaires, favorisant la production de mâles. L'atteinte d'une taille critique serait également un facteur important pour la maturation sexuelle et l'âge à la migration vers la mer des Sargasses (Helfman *et al.*, 1987; Oliveira, 1999; Davey et Jellyman, 2005). La colonisation des milieux d'eau douce entraîne généralement une maturation sexuelle plus tardive ce qui se traduit par un accroissement de la taille et de la fécondité des individus. Il existe des différences marquées des rapports des sexes entre les régions. Alors que la proportion de femelles atteint 99-100 % dans les eaux du Saint-Laurent (Fournier et Caron 2005; Verreault *et al.*, 2009), les mâles sont davantage présents dans les Maritimes, représentant en moyenne entre 7 et 55 % de la population (Ingraham, 1999; Jessop *et al.*, 2006). De plus, les mâles débutent la métamorphose en anguilles argentées plus tôt et donc à des tailles inférieures aux femelles (Krueger et Oliveira, 1997; Krueger et Oliveira, 1999; Oliveira et McCleave, 2002). La colonisation des habitats côtiers, estuariens et dulcicoles par les anguilles influence donc la croissance et par conséquent la survie, la différenciation sexuelle, l'âge à la migration vers la mer des Sargasses des individus et leur capacité de se reproduire. L'élucidation des mécanismes régissant la dispersion des civelles à travers ces multiples habitats est donc d'une importance capitale pour la compréhension et la conservation de l'espèce.

Déclin de la population

Plusieurs études scientifiques (Castonguay *et al.*, 1994; Haro *et al.*, 2000; Casselman, 2003) démontrent que le recrutement et les abondances de l'anguille d'Amérique ont fortement diminué au cours des dernières décennies. Le comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEWIC) a d'ailleurs recommandé en 2012 que l'espèce soit ajoutée à la liste des espèces en péril en tant qu'espèce menacée (COSEWIC, 2012). De multiples facteurs ont été suggérés afin d'expliquer cette diminution catastrophique:

- fragmentation et perte d'habitats associés aux plus de 8400 barrages présents sur son aire de répartition (Castonguay *et al.*, 1994; Casselman, 2003; Verreault *et al.*, 2004; Tremblay, 2005),
- mortalité des anguilles argentées associée aux turbines lors de la migration en aval (Castonguay *et al.*, 1994 ; McCleave, 2001; Haro, 2003; Verreault et Dumont, 2003),
- surexploitation de plusieurs stades de vie (Castonguay *et al.*, 1994; Appelbaum *et al.*, 1998; Haro *et al.*, 2000; Casselman, 2003),
- changements des milieux océaniques pouvant diminuer le nombre de larves lepto-céphales atteignant les milieux continentaux (Castonguay *et al.*, 1994; Friedland *et al.*, 2007; Bonhommeau *et al.*, 2008),
- parasites (Moser *et al.*, 2001; Rockwell *et al.*, 2009), notamment (*Anguillicoloides crassus*), un nématode d'origine japonaise présent au niveau de la vessie natatoire introduit depuis peu en Amérique.

L'anguille d'Amérique est exploitée à la plupart des stades de vie (DFO, 2010) et revêt une grande importance économique au Canada. Sa gestion est cependant problématique due à une méconnaissance des facteurs qui affectent sa distribution et son abondance dans les différents habitats qu'elle occupe de même que les conséquences de cette distribution. Cette étude vise à acquérir de nouvelles connaissances biologiques et écologiques sur l'anguille d'Amérique dans le but de contribuer à la conservation de l'espèce et la pérennité de son exploitation.

Objectifs et hypothèses

Le premier objectif consistait à déterminer les préférences de salinité et l'activité locomotrice chez des juvéniles de l'anguille d'Amérique en provenance de trois régions (Figure 2) : l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Grande Rivière Blanche, Qc), le golfe du Saint-Laurent (rivière St-Jean, Qc) et la côte atlantique de la Nouvelle-Écosse (rivières East et Mersey, N-É). Les hypothèses nulles étaient qu'il n'y aurait aucune différence significative entre 1) les préférences de salinité des civelles envers l'eau douce (0) et salée (33) pour chacune des différentes régions et entre celles-ci; et 2) l'activité locomotrice des civelles des différentes régions.

Le deuxième objectif visait à déterminer l'impact de la salinité sur le taux de croissance des civelles selon leur origine et leur préférence de salinité. Les hypothèses nulles pour le deuxième objectif étaient qu'il n'y aurait aucune différence significative entre la croissance des civelles 1) en provenance de différentes régions; 2) ayant démontré différentes préférences de salinité; 3) élevées en eau douce (0) ou saumâtre (20).

CHAPITRE 1

COMMENT LA SALINITÉ INFLUENCE-T-ELLE LA SÉLECTION D'HABITAT ET LA CROISSANCE CHEZ DES ANGUILLES D'AMÉRIQUE JUVÉNILES ?

1.1 RÉSUMÉ

L'influence de la salinité sur la sélection d'habitat et la croissance d'anguilles d'Amérique juvéniles (civelles) *Anguilla rostrata*, en provenance de quatre rivières de l'est du Canada a été étudiée lors de deux périodes d'échantillonnage en 2011 et en 2012. Les civelles furent d'abord séparées selon leurs préférences de salinité et par la suite employées lors d'expériences de croissance en milieu contrôlé en eau douce et en eau saumâtre pour une durée de 7 à 8 mois. La majorité des civelles (78-89 %) ne démontrèrent aucune préférence pour l'eau douce ou pour l'eau salée suggérant qu'en milieu naturel les juvéniles colonisent principalement les habitats d'eau saumâtre. Les résultats démontrent que 60 à 75% des anguilles actives préfèrent l'eau douce à l'eau salée et ce peu importe l'origine mais que les civelles en provenance de l'estuaire du Saint-Laurent possèdent une activité locomotrice plus élevée que celles en provenance des autres régions. Aucune influence de la condition corporelle sur les préférences de salinité ne fut établie bien qu'une influence de la pigmentation demeure néanmoins possible. La salinité et les préférences de salinité antérieures n'ont pas influencé la croissance en milieu contrôlé, mais les résultats illustrent que les juvéniles en provenance de la Nouvelle-Écosse grandissent plus rapidement que ceux de l'estuaire du Saint-Laurent. Des différences génétiques entre les anguilles de ces régions pourraient contribuer à expliquer ce phénomène. Désignée comme espèce menacée en 2012, l'acquisition de nouvelles connaissances biologiques et écologiques sur l'anguille d'Amérique contribuera à assurer la conservation de l'espèce et la pérennité de son exploitation.

Cet article, intitulé «How does salinity influence habitat selection and growth in juvenile American eels?», fut corédigé par moi-même ainsi que par mon directeur Dr Martin Castonguay, ma codirectrice Dr Céline Audet et le Dr Louis Bernatchez. Le manuscrit sera soumis sous peu dans la revue *Journal of Fish Biology*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut entre autres : d'effectuer une revue de la littérature, de participer à l'échantillonnage de la Grande-Rivière-Blanche, d'aller chercher les civelles provenant des autres régions, de diriger les expériences de comportements, de mesurer le poids et la longueur des civelles lors des expériences de croissance, de réaliser les analyses statistiques avec l'aide de Gaétan Daigle (statisticien à l'Université Laval) ainsi que de rédiger un mémoire et un article scientifique. Le Dr Martin Castonguay, deuxième auteur, a dirigé un technicien dans la fabrication du montage expérimental, participé à l'échantillonnage de la Grande-Rivière-Blanche, est allé chercher des civelles des différentes régions et a révisé l'article. Le Dr Céline Audet, troisième auteure, a pour sa part contribué à la révision de l'article. Le quatrième auteur, Dr Louis Bernatchez, a été responsable de la conception du programme de recherche au sein duquel s'insère cette maîtrise, a rédigé et obtenu la demande de subvention stratégique et a contribué à la révision l'article.

Mots-clés: Civelle • Préférences de salinité • Activité locomotrice • Différences géographiques • Espèce menacée

HOW DOES SALINITY INFLUENCE HABITAT SELECTION AND GROWTH IN JUVENILE AMERICAN EELS?

1.2 ABSTRACT

The influence of salinity on habitat selection and growth in juvenile American eels (glass eels) *Anguilla rostrata*, captured in four rivers across eastern Canada, was assessed in controlled experiments in 2011 and 2012. Glass eels were first categorized according to their salinity preferences and the growth rate of each group was subsequently monitored in controlled fresh (FW) and brackish (BW) environments for 7 to 8 months. Most glass eels (78-89 %) did not show any preference toward either FW or salt water (SW) suggesting that most glass eels may predominantly remain in BW environments in the wild. Glass eels that did make a choice displayed similar FW preference (60-75 %) regardless of their geographic regions but glass eels from the St. Lawrence Estuary displayed a higher locomotor activity than those from other regions. Body condition did not influence salinity preferences although a possible influence of pigmentation could not be ruled out. Neither the salinity preferences showed by glass eels in previous experiments nor the rearing salinity influenced growth during the course of the experiments. However, glass eels from Nova Scotia reached a significantly higher mass than those from the St. Lawrence Estuary, supporting the hypothesis of genetic differences between glass eels of different origins. Our results provide important ecological knowledge for the sustained exploitation and conservation of this endangered species.

Keywords: Glass eel • Salinity preferences • Locomotor activity • Pigmentation • Geographic differences • Threatened species.

1.2 INTRODUCTION

Once ubiquitous, the American eel *Anguilla rostrata* (Lesueur), has suffered a 98 % decline in abundance in the upper St. Lawrence River and Lake Ontario since the 1970s while diminishing only slightly elsewhere in eastern Canada (DFO, 2010; COSEWIC, 2012). Such regional disparities in recruitment trends are difficult to reconcile with panmixia (Castonguay *et al.*, 1994). A better understanding of the environmental cues leading to habitat distribution by glass eels (unpigmented juvenile eels) would be invaluable from both conservation and management perspectives.

The American eel's complex life history begins far offshore in the Sargasso Sea in a semelparous and panmictic reproduction (Schmidt, 1923; Côté *et al.*, 2013). The resulting leaf-like translucent leptocephali larvae are then advected back to continental waters by oceanic currents (Kleckner & McCleave, 1985). The larvae metamorphose into unpigmented glass eels shortly after reaching the continental shelf and then use divergent migratory tactics to colonize various coastal habitats (rivers, lakes, estuaries, and marshes) characterized by fresh (FW), brackish (BW) or salt water (SW) (Jessop *et al.*, 2002; Daverat *et al.*, 2006). Catadromy is a facultative life history tactic and recent otolith microchemistry studies have revealed that habitat selection might not be permanent (Daverat *et al.*, 2006; Thibault *et al.*, 2007).

In the European eel, *Anguilla Anguilla* (L.), the colonization of these habitats is modulated by multiple environmental cues such as temperature (Tongiorgi *et al.*, 1986; Tosi *et al.*, 1988; Edeline *et al.*, 2006), odours (Tosi & Sola, 1993; Sola, 1995; Sola & Tongiorgi, 1998), photoperiod (Bardonnet *et al.*, 2003) and salinity (Tosi *et al.*, 1988, 1990; Edeline *et al.*, 2005). Extensive experiments by Tosi *et al.* (1990) demonstrated the dominant influence of salinity over other environmental factors. While glass eels display remarkable tolerance to salinity variations (Wilson *et al.*, 2004; Crean *et al.*, 2005), early

experiments (Deelder, 1958) showed that not only newly arrived eels displayed no tendency to migrate into FW, but were repulsed by it. An acclimation period therefore seems necessary before FW migration, a phenomenon commonly observed in many fish species (Lucas *et al.*, 2008).

Various studies with European eels have demonstrated glass eel's preference for FW, although a significant number (30-50 %) either chose SW or exhibited no preference (Tosi *et al.*, 1988, 1990; Edeline *et al.*, 2005). This inter-individual variability could in part be explained by physiological and genetic factors. Edeline & Elie (2004) and Edeline *et al.* (2006) showed that FW-seeking glass eels had a higher energetic status, higher thyroid hormones, and lower cortisol levels than those exhibiting a SW preference. Individuals with higher condition factor would thereby maximize their fitness by colonizing lower density FW habitats, while lower condition factor individuals would maximize their fitness by eliminating the energetic cost of further migration (Edeline, 2007).

The utilization of these diverse habitats results in differential growth. Individuals residing in estuarine and coastal habitats grow at a faster rate than those using rivers and lakes habitats (Morrison *et al.*, 2003; Cairns *et al.*, 2004; Jessop *et al.*, 2004, 2008; Lamson *et al.*, 2009). Higher productivity of estuarine habitats at higher latitudes (Gross *et al.*, 1988; Kaifu *et al.*, 2013) and lower osmoregulation costs (Tzeng *et al.*, 2003) are often cited as partial explanations. However, in controlled experiments, Edeline *et al.* (2005) showed that glass eels with a preference for SW had a higher growth rate than those favouring FW, irrespective of food availability. Furthermore, in controlled conditions experiments, Côté *et al.* (2009) showed differences in growth rate in glass eels from different geographic locations. Growth rate is an important life history trait, directly influencing predation, age and size at migration, as well as female fecundity (Edeline & Elie, 2004; Tremblay, 2004; Davey & Jellyman, 2005; Hutchings, 2006). Various authors (Edeline *et al.*, 2005; Côté *et al.*, 2009) have hypothesised that differential growth could in part be explained by underlying genetic differences. While much has been learned about the

environmental cues leading to the distribution of the European eel across various habitats and their influence on growth, such information remains conspicuously absent in the American eel.

The main objectives of this paper are therefore to (i) assess juvenile eels salinity preferences and their locomotor activity from four rivers spread across eastern Canada for two sampling periods over two years; (ii) study the influence of salinity, origin and previous salinity preferences on growth in controlled FW and BW for seven to eight months.

1.4 MATERIALS AND METHODS

1.4.1 Sample collection

Glass eels were sampled in eastern Canada in 2011 and 2012 at the mouths of four rivers: Mersey River (Nova Scotia; 44°02', 64°42'), East River (Nova Scotia; 44°35', 64°10'), St-Jean River (Québec; 48°46', 64°23') and Grande-Rivière-Blanche (Québec; 48°47', 67°41') (Table 1; Figure 2). The term glass eel refers to “all developmental stages between the end of metamorphosis and full pigmentation” (Tesch, 2003). Sampling occurred twice (once at the very first glass eel arrival and a second time 2-4 weeks later) at each location between late March and early July depending on geographic location and local conditions. Glass eels were captured in BW with dip nets in all instances with the exception of the St-Jean River where fixed plankton nets were used. Glass eels were sampled at new or full moons during high tides in partnership with professional fishermen (Atlantic Elver Fishery) and government agencies (Ministry of Natural Resources and the Department of Fisheries and Oceans). Glass eels were then transferred to the Maurice-Lamontagne Institute (MLI) and placed in a thermostatic chamber at 16.9 ± 0.2 °C, a temperature chosen in order to maximize locomotor activity while still being close to natural habitat conditions during the peak migration period. Glass eels were randomly distributed in two 40 L tanks filled with BW (18) equipped with aerators and without shelters. Since glass eels do not feed during their transition to coastal habitats (Dutil *et al.*, 2009), individuals were kept unfed throughout the behaviour experiments. Glass eels were never kept for more than two weeks and were allowed a 48 hour acclimatization period before beginning the experiments. Pigmentation stage was established according to the scale developed by Haro & Krueger (1988).

Table 1. Sampling period by river including the batch and sample size (N) of glass eels in 2011 and 2012. NA, data not available

| Year | Sampling period | River | Batch | N |
|-------------|------------------------|------------------------|--------------|----------|
| 2011 | 05/04 - 05/09 | Mersey | 1 | 1221 |
| 2011 | 06/09 - 06/12 | Mersey | 2 | 568 |
| 2012 | 03/26 - 03/28 | Mersey | 1 | 2126 |
| 2012 | 04/20 - 04/21 | Mersey | 2 | 1083 |
| 2011 | — | East | 1 | NA |
| 2011 | 06/12 - 06/15 | East | 2 | 954 |
| 2012 | — | East | 1 | NA |
| 2012 | — | East | 2 | NA |
| 2011 | — | St-Jean | 1 | NA |
| 2011 | — | St-Jean | 2 | NA |
| 2012 | 05/15 - 05/21 | St-Jean | 1 | 258 |
| 2012 | 05/24 - 06/03 | St-Jean | 2 | 378 |
| 2011 | 06/29 - 07/03 | Grande-Rivière-Blanche | 1 | 124 |
| 2011 | — | Grande-Rivière-Blanche | 2 | NA |
| 2012 | 06/02 - 06/06 | Grande-Rivière-Blanche | 1 | 321 |
| 2012 | 06/18 - 06/21 | Grande-Rivière-Blanche | 2 | 1336 |

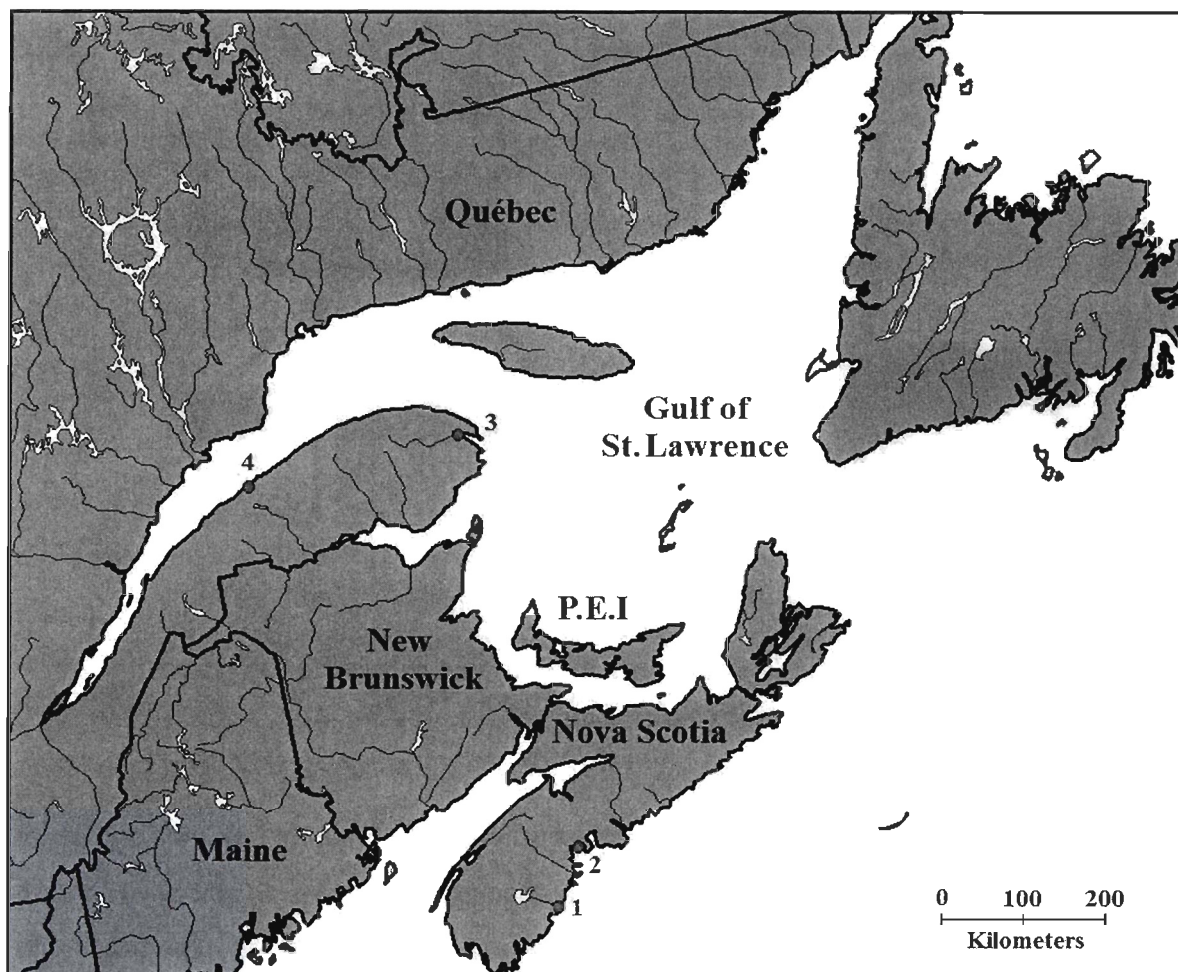


Figure 2. Map of eastern Canada with sampled rivers in 2011 and 2012: 1) Mersey River, 2) East River, 3) St-Jean River, 4) Grande-Rivière-Blanche

1.4.2 Behavioural tests

The experimental setup used to assess salinity preferences and locomotor activity (Figure 3) was similar to the one adapted by Édeline *et al.* (2005, 2006) which was modified from previous studies (Tongiorgi *et al.*, 1986; Tosi *et al.*, 1990). The concurrent use of three glass tanks (31.5 x 27 x 61 cm) provided a triplicate for each experiment. Each tank was equally divided by a partition into which two funnels (\varnothing 10 cm) were inserted 4.5 cm from the bottom of the tank. Both were connected through a rubber cork to a 500 mL filtering flask, acting as a trap (B).

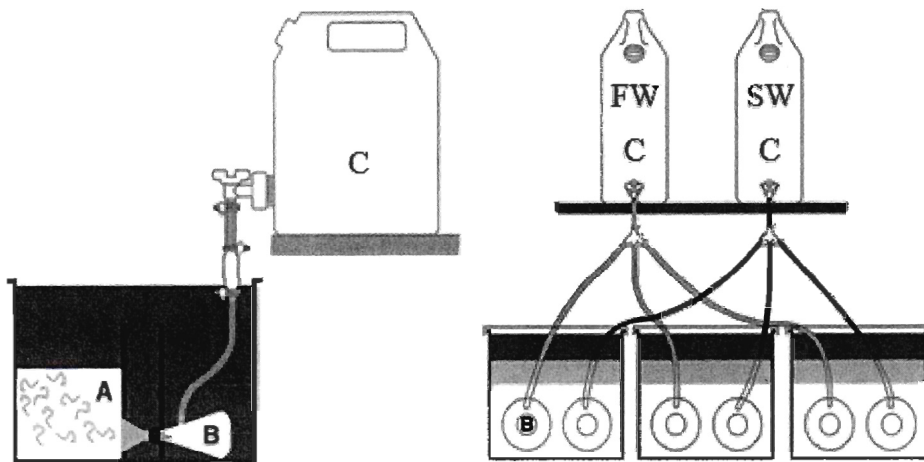


Figure 3. Experimental design used to evaluate both salinity preferences and locomotor activity. A: Waiting chamber, B: Traps (500 mL filtering flasks), C: Fresh (FW, 0) and salt (SW, 33) water tanks. Schema from Édeline et *al.*, 2005

Water was gravity-delivered into the necks of the flasks at a rate of 180 mL/min from 15 L tanks (C) thereby offering a binary choice between flows of FW (0) and SW (33). An overflow drain allowed any excess water to be evacuated throughout the experiments. In order to evaluate the experimental bias of the apparatus, control tests with two BW (18) flows were performed at the arrival of each batch. On average 71 ± 34 individuals, selected to ensure a sufficient number of replicates, were placed at the beginning of each experiment in the BW-filled waiting chamber (A) for an acclimation period of 30 min after which the water flows were activated for a 30 min experimental period. Both the acclimation and experimental periods were conducted in darkness in order to minimize the stress associated with the manipulations and because glass eels are active at night in natural habitats. The number of glass eels in each flask was recorded at the end of each experiment and individuals were classified according to their preferences: fresh water choosers (FWC), salt water choosers (SWC) and non-choosers (NCH). Locomotor activity was assessed as the percentage of glass eels having made a choice for either FW or SW. Charcoal-filtered and dechlorinated tap water was used as FW while BW and SW were prepared by adding either

dechlorinated tap water or synthetic salts (Instant Ocean) to sand-filtered St. Lawrence Estuary water (20-25). An influence of such treatments on water odours and hence salinity preferences cannot be excluded although any potential bias was consistent and could not have influenced comparisons between rivers. Non-choosers were reused twice in order to obtain sufficient glass eels and thereby increase statistical power in subsequent growth experiments.

1.4.3 Growth experiments

Once subdivided according to salinity preferences (FWC, SWC and NCH), glass eels were immediately transported to the Laboratoire de Recherche en Sciences Aquatiques (LARSA) located in Laval University (Quebec City) for growth experiments. All individuals were treated with a formaldehyde solution (0.011% V/V formaldehyde) for 30 minutes on arrival in order to eliminate any potential parasites (Imada & Muroga, 1979; Chan & Wu, 1984). Since sample sizes were smaller in 2011 than in 2012, fish distribution in tanks was different. Slight modifications were also applied to the experimental protocol in order to maximize growth (See below).

2011

Non-choosers eels from the Mersey River (both batches) and the East River were subdivided in triplicate groups of 70 individuals per 45 L tanks in two independent series of FW (3 ± 1) and BW (20 ± 1) tanks with continuous recirculated filtered water. FW and SW choosers were represented by only one tank in either salinity. Mean initial density was 52 g.m^{-2} . Photoperiod was set at 14L:10 D (35 % light intensity, 60 W light bulbs) and water temperature was set at $17 \pm 0.4 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Total body length ($\pm 1 \text{ mm}$) and wet mass ($\pm 0.02 \text{ g}$) of all glass eels were measured every 60 days over an eight month period. Individuals were kept unfed 24 hours beforehand and then anesthetized with a mixture of eugenol dissolved in ethanol in a 1:10 ratio.

2012

All contingents (FWC, SWC and NCH) from Grande-Rivière-Blanche and Mersey Rivers were subdivided in triplicate groups of 50-40 individuals per 45 L tanks in two independent series of FW (3 ± 1) and BW (20 ± 1) tanks with continuous recirculated filtered water. Mean initial density was 39 g.m^{-2} . Photoperiod was set at 12L:12D (35 % light intensity, 60 W light bulbs) and water temperature was increased to $22 \pm 0.4 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Total body length ($\pm 1 \text{ mm}$) and wet mass ($\pm 0.02 \text{ mg}$) of all glass eels were measured on days 0, 85, 154 and 210 over a seven months period. Individuals were kept unfed 24 hours beforehand and then anaesthetised with a mixture of eugenol dissolved in ethanol in a 1:10 ratio.

In both years tanks were randomly distributed on three-tiered shelves in order to minimise a possible effect of tank location on growth (Speare *et al.*, 1995). Oxygen content and temperature were monitored continuously, the pH daily, and the nitrite, ammoniac, and CO_2 contents biweekly. The filters were backwashed weekly. Preventive malachite green treatments were conducted on all tanks simultaneously when increased mortalities were noticed (see results). Individuals were fed *ad libitum* once a day, 6 days a week, alternating with frozen bloodworms and brine shrimps cubes. Shelters were placed in each tank in order to minimise stress and agonistic behaviour. Uneaten food and faeces were removed daily.

1.4.4 Data analysis

All analyses were performed with the SAS 9.2 statistical package (SAS Institute Inc.). Statistical significance was accepted at $P < 0.05$ unless otherwise stated. Results are expressed as mean \pm S.D.

Behaviour experiments

A mixed logit model $\ln\left(\frac{P}{1-p}\right) = \text{logit}(P_{ijklm}) = \beta_0 + T_i + Y_j + T_{Yij} + Gl + \varepsilon_{ijklm}$ (GLIMMIX procedure, SAS) was used to analyse differences in salinity preferences and locomotor activity. The model included the entire dataset in a single analysis. P is the probability of either being active or preferring FW, β_0 is the average locomotor activity, T_i is the effect of the river, Y_j the batch effect (i.e., first or second sampling period), T_{Yij} represents the interaction between the river and batch, k is the year, Gl the tank effect, m the experiment and ε the random error. The unit of replication (sampling unit) was the tank and statistical analysis was performed using only glass eels that made a choice at the first opportunity. The river and the batch were included as fixed effects while the tanks and the experiments were defined as random factors. The influence of density ($P = 0.22$) and slight water temperature variations ($P = 0.47$) were not statistically significant and therefore not included in the model. Finally, control tests for experimental bias conducted with two flows of BW were also not significant ($P > 0.75$) throughout the experiments.

Growth experiments

Since total length and body weight log data were highly correlated ($y = 0.254x + 1.977$, $R^2 > 0.95$), statistical analyses were performed on body weight only. The $x^{-3/4}$ transformation was applied to the 2011 and 2012 data prior to statistical analyses in order to achieve normality. Differences in body weight were investigated with a repeated analysis of variance as a function of time ($n = 4$), rearing salinity ($n = 2$), river ($n = 3$), and salinity preference ($n = 3$) using the MIXED procedure in SAS. Differences in mortality rates

between rivers were assessed with the Kruskal-Wallis test. The sampling unit for both repeated ANOVAs and mortality analyses was the tank.

Since ANOVA is robust to slight departures from normality (Maxwell & Delaney, 2004) and that kurtosis and skewness coefficients approached normality, all other statistical tests were performed using untransformed data and for which the sampling unit was the individual. Pairwise comparisons were made with Tukey-Kramer multiple comparisons test.

Fulton's condition factor

Fulton's condition factor (K) was calculated using wet mass and total length with the formula developed by Fulton (1904): $K = (W \times 10^6)(L^3)^{-1}$ where W is the weight (g), L is the length (mm) and 10^6 is a factor used to bring K close to one.

1.5 RESULTS

1.5.1 Behaviour experiments

Locomotor activity

In all instances, a significant proportion of glass eels exhibited a salinity preference ($P < 0.0001$). The influence of the river on locomotor activity was significant ($P < 0.0005$) with glass eels from Grande-Rivière-Blanche displaying a higher level of activity than glass eels from the three other rivers ($P < 0.05$, Table 2). There was no significant difference in locomotor activity among the other rivers ($P > 0.05$). An overall decline in activity was noticed between the first (16.2 ± 2.3 %) and second sampling times (13.1 ± 1.8 %), although this difference was not significant ($P > 0.05$).

Salinity preferences

The overall influence of the river on salinity preferences was not significant ($P > 0.05$) (Table 2). Glass eels from most rivers displayed a preference for FW ($P < 0.05$) with the exception of the East River, although this might be attributed to the small sample size. Glass eels from both batches preferred FW although this preference declined between the first (71.2 ± 5.0 %) and second (62.6 ± 5.4 %) sampling time ($P < 0.05$) suggesting that the propensity to migrate in FW decreases with time.

Table 2. Locomotor activity and salinity preferences of glass eels for 2011 and 2012. Act_{TOT}(\pm SD): Percentage of glass eel making a salinity choice; FW(\pm SD): Percentage of active glass eels choosing freshwater; N_{TOT}: total number of tanks. Different lowercase letters represent significant differences among rivers

| River | N _{TOT} | Act _{TOT} (%) | FW (%) |
|------------------------|------------------|--------------------------------|----------------|
| Mersey | 54 | 13.04 \pm 0.02 ^a | 61.9 \pm 5.3 |
| East | 9 | 10.65 \pm 0.02 ^a | 64.0 \pm 7.5 |
| St-Jean | 18 | 14.29 \pm 0.03 ^{ab} | 77.9 \pm 5.7 |
| Grande-Rivière-Blanche | 27 | 22.07 \pm 0.03 ^b | 62.6 \pm 5.7 |

Significant differences were identified with Tukey's multiple comparison test ($P < 0.05$)

1.5.2 Growth experiments

Differences in size at arrival (T_0)

Significant differences in weight (W_m) and length (L_T) were observed among glass eels of different origins in 2011 (ANOVA, W_m : $P < 0.0001$; L_T : $P < 0.0001$) and 2012 (ANOVA, W_m : $P < 0.0005$; L_T : $P < 0.0001$) when they first reached rivers (T_0) (Table 3). Differences in weight and length between 2011 and 2012 were also observed for Grande-Rivière-Blanche (W_m : $P = 0.0017$; L_T : $P < 0.0001$), and in length only for Mersey River (W_m : $P > 0.05$; L_T : $P = 0.01$).

Table 3. Mean weight ($W_m \pm SD$) and length ($L_T \pm SD$) of glass eels at T_0 . N: number of glass eels. Different lowercase letters represent significant differences for a given year

| Year | River | N | W_m (g) | L_T (mm) |
|------|------------------------|-----|----------------------|------------------|
| 2011 | East | 125 | 0.13 ± 0.03^a | 59.2 ± 3.3^a |
| | Mersey (1) | 129 | 0.18 ± 0.03^b | 61.0 ± 3.1^b |
| | Mersey (2) | 81 | 0.15 ± 0.04^c | 59.1 ± 3.7^a |
| | Grande-Rivière-Blanche | 74 | 0.16 ± 0.03^c | 62.6 ± 3.4^c |
| 2012 | St-Jean | 87 | 0.19 ± 0.03^a | 65.2 ± 3.0^a |
| | Grande-Rivière-Blanche | 129 | 0.17 ± 0.03^b | 65.0 ± 3.3^a |
| | Mersey | 128 | 0.18 ± 0.04^{ab} | 60.0 ± 3.5^b |

Significant differences were identified with Tukey's multiple comparison test ($P < 0.05$)

2011 growth experiments

Growth differences were investigated among three groups of non-choosers (NCH) glass eels: Mersey (batches 1 and 2) and the East River (batch 2). An overall effect of the group was observed ($P < 0.05$, Table 4). The first batch of glass eels from the Mersey River were generally slightly larger than those collected at a later date although no differences were found in pairwise comparisons (Figure 4). No significant effect of salinity on growth was observed ($P > 0.05$). Interactions between main effects were also non-significant with the exception of a group \times time interaction indicating that the extent of the group effect varied during the course of the experiments.

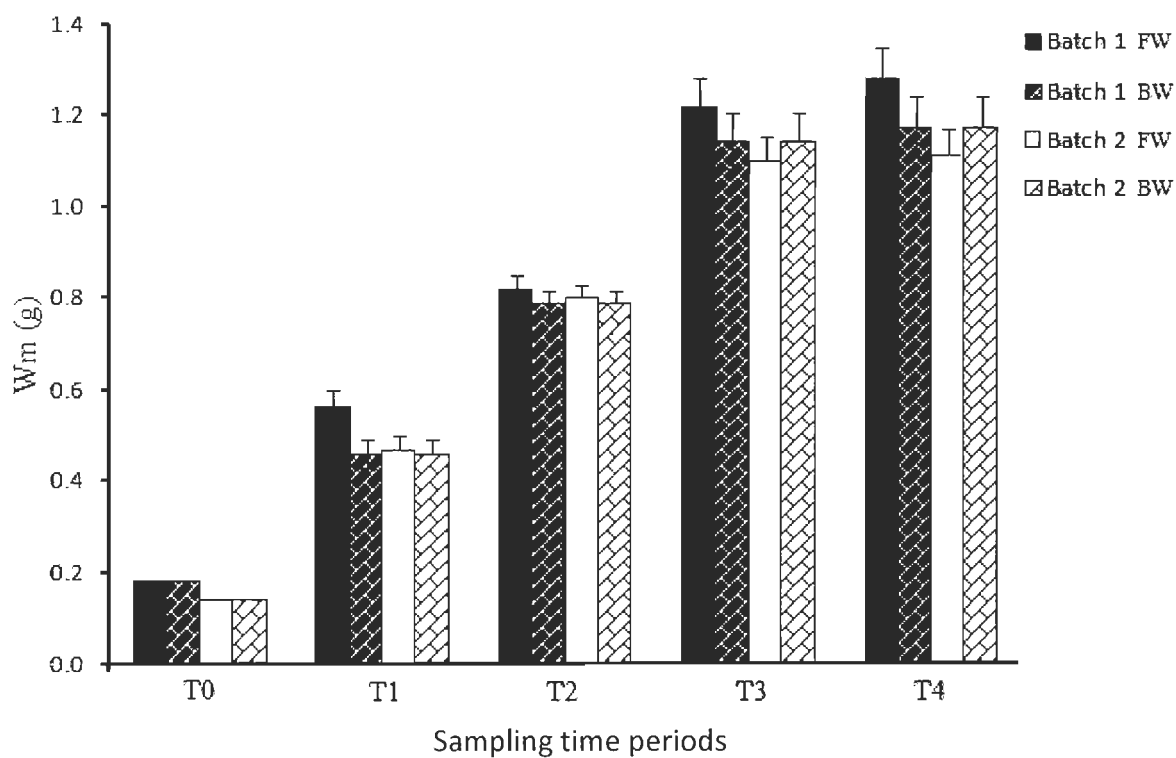


Figure 4. Mean body weight ($W_m \pm SD$) of juvenile eels from the Mersey (batch 1 and 2) reared in fresh (FW) and brackish (BW) water in 2011. No significant differences were found at any time ($P > 0.05$).

Table 4. Main effects and interactions explaining mean wet mass differences between non-chooser glass eels from the Mersey (batches 1 and 2) and East (batch 2) Rivers in 2011. NS: non-significant differences

| Effects | df | <i>F</i> | <i>P</i> |
|-------------------------|-----------|-----------------|-----------------|
| Group | 2 | 8.62 | < 0.005 |
| Salinity | 1 | 1.28 | NS |
| Group x Salinity | 2 | 0.60 | NS |
| Time | 3 | 345.25 | < 0.0001 |
| Group x Time | 6 | 2.62 | < 0.05 |
| Salinity x Time | 3 | 0.21 | NS |
| Group x Salinity x Time | 6 | 0.42 | NS |

2012 growth experiments

The time and river effects were highly significant (Table 5). While there was no difference in mean body weight at T_0 and T_1 , glass eels from the Mersey River reached a significantly higher mass than those from Grande-Rivière-Blanche at both T_2 and T_3 (Figure 5). As with 2011, no significant effects of salinity on growth were found for either river throughout the experiments. However, a significant salinity x time interaction was observed, indicating that the extent of the salinity effect varied during the course of the experiments (Table 5). The choice effect was also not significant, meaning that the salinity preference showed by glass eels in previous experiments did not translate into growth differences by the end of the rearing period. The significant choice x time interaction does however suggest a variable influence throughout the experiments. Finally, we observed a quadruple river x choice x salinity x time interaction.

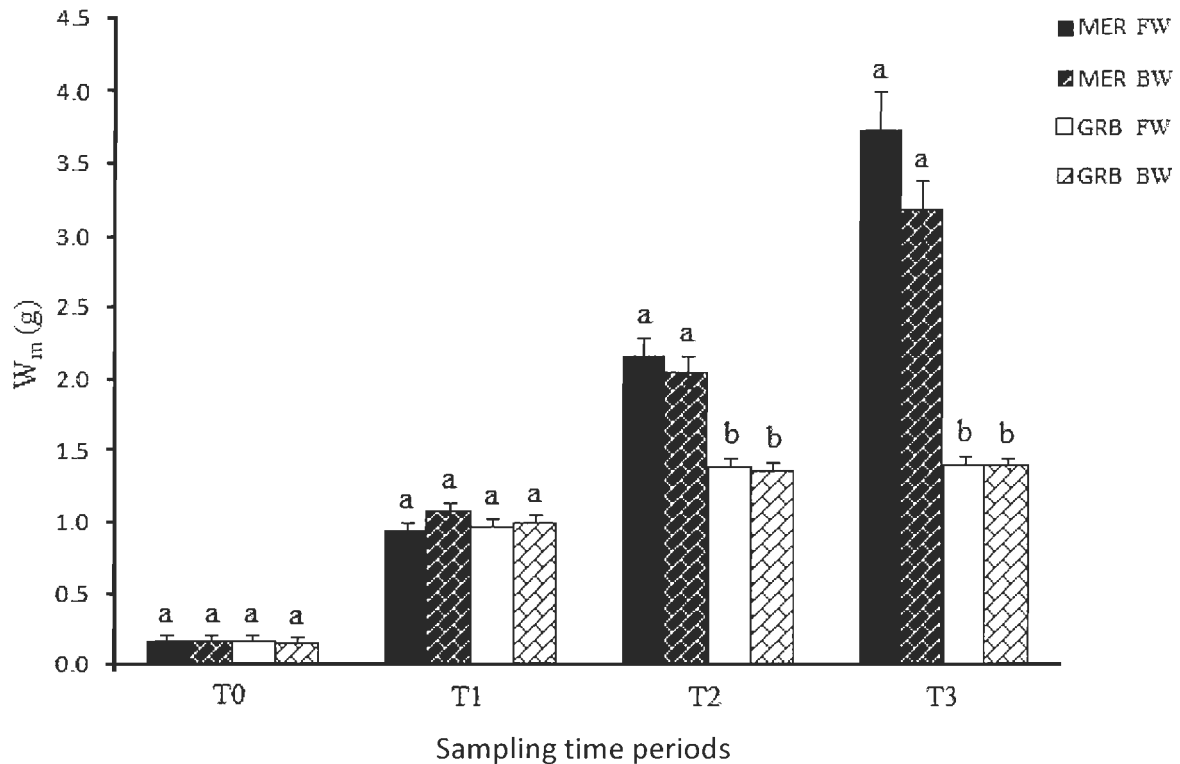


Figure 5. Mean body weight ($W_m \pm SD$) of juvenile eels from the Mersey River and Grande-Rivière-Blanche reared in fresh (FW) and brackish (BW) water in 2012. Different lowercase letters indicate significant differences for a given time period ($P < 0.05$)

Finally, non-chooser (NCH) glass eels from the Mersey River reached a higher mass by the end of the experiments in 2012 (3.58 ± 0.84) than in 2011 (1.41 ± 0.20) irrespective of rearing salinity (ANOVA, $P < 0.0001$).

Table 5. Main effects and interactions explaining mean wet mass differences between Grande-Rivière-Blanche and Mersey rivers in 2012. NS: non-significant differences

| Effect | d.f | F | P |
|----------------------------------|------------|----------|----------|
| River | 1 | 42.39 | < 0.0001 |
| Choice | 2 | 1.88 | NS |
| River x Choice | 2 | 1.10 | NS |
| Salinity | 1 | 0.54 | NS |
| River x Salinity | 1 | 0.58 | NS |
| Choice x Salinity | 2 | 0.03 | NS |
| River x Choice x Salinity | 2 | 0.43 | NS |
| Time | 3 | 739.91 | < 0.0001 |
| River x Time | 3 | 27.49 | < 0.0001 |
| Choice x Time | 6 | 2.88 | < 0.05 |
| River x Choice x Time | 6 | 1.10 | NS |
| Salinity x Time | 3 | 4.96 | < 0.005 |
| River x Salinity x Time | 3 | 1.41 | NS |
| Choice x Salinity x Time | 6 | 0.27 | NS |
| River x Choice x Salinity x Time | 6 | 2.45 | < 0.05 |

Mortality

Differences in mortality rates were assessed with the Kruskal-Wallis test. In 2011, the average mortality was 28.6 ± 9.5 % with no differences between groups ($P > 0.05$), or rearing salinity ($P > 0.05$). In 2012 however, the mortality rate was significantly lower ($P < 0.0001$) in the Mersey River (15.8 ± 10.7 %) than in the Grande-Rivière-Blanche (39.1 ± 16.5 %) and St-Jean Rivers (45.0 ± 7.1 %) although this was unrelated to salinity ($P > 0.05$). Escapement and cannibalism contributed to mortality although no specific cause of death was found for most losses, despite examination from an expert fish pathologist.

1.5.3 Pigmentation and Fulton's condition factor

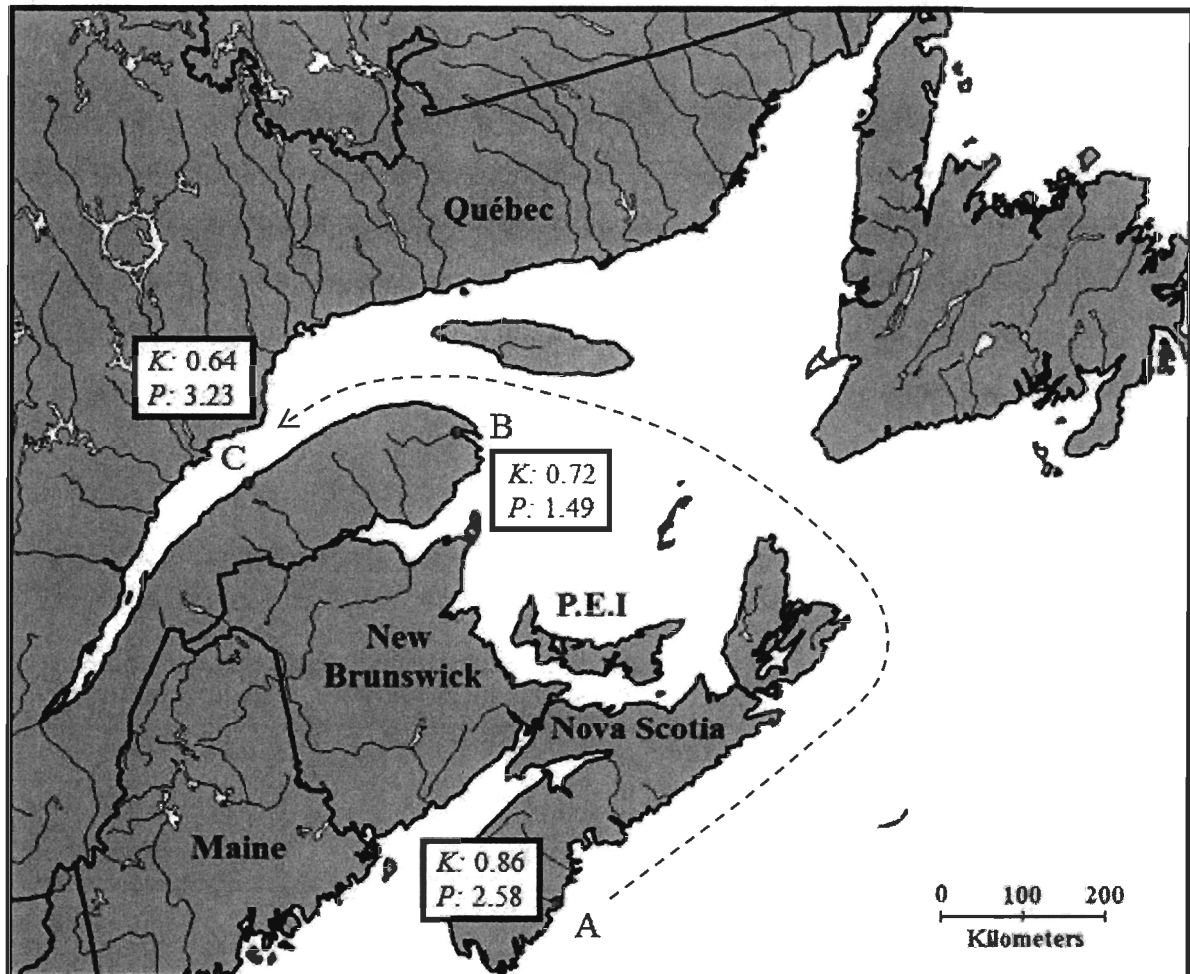


Figure 6. Map of eastern Canada with sampled rivers in 2012: A) Mersey River, B) St-Jean River, C) Grande-Rivière-Blanche. Mean Fulton's condition factor (K) and pigmentation (P) stage are indicated for each locality. The dashed line represents an idealized trajectory of glass eels.

Fulton's condition factor (K) decreased in 2012 as glass eels continued their migration away from the Sargasso Sea (Figure 6). Significant differences were found among rivers ($P < 0.0001$; Table 6), while no significant decrease was found between batches ($P > 0.05$). There were also no significant differences among glass eels of different salinity preferences ($P > 0.05$). Finally, mean Fulton condition was higher for the Mersey

River in 2012 than in 2011 (0.86 v. 0.75 respectively; $P < 0.0001$) suggesting that body condition may vary between years for a given river.

Unlike body condition, no clear pigmentation patterns were found as glass eels pursued their oceanic migration (Figure 6). Pigmentation differences were found in 2012 among rivers ($P < 0.0001$; Table 6). A significant pigmentation increase of 26 % (2.06 - 2.79) was also noticed between batches of a given river during the course of the season ($P < 0.0001$). There were no differences in pigmentation between glass eels having exhibited different salinity preference nor between those having made a choice and non-choosers ($P > 0.05$).

Table 6. Mean pigmentation (P) and Fulton factor (K) for glass eels sampled in 2012 from the Mersey River, St-Jean River and Grande-Rivière-Blanche. Different letters represent significant differences

| River | N | Pigmentation (P) | Fulton factor (K) |
|------------------------|----------|--------------------------------------|---------------------------------------|
| Mersey River | 241 | 2.58 ± 1.19^a | 0.86 ± 0.11^a |
| St-Jean River | 177 | 1.49 ± 1.06^b | 0.72 ± 0.07^b |
| Grande-Rivière-Blanche | 228 | 3.23 ± 0.72^c | 0.64 ± 0.08^c |

Significant differences were identified with Tukey's multiple comparison test ($P < 0.05$)

1.6 DISCUSSION

1.6.1 Salinity preferences

One of the main objectives of this study was to assess the salinity preferences of juvenile American eels at four sampling sites in eastern Canada. Most glass eels were classified as exhibiting no salinity preferences (78–89 %) while most active glass eels significantly preferred FW (62–78 %) over SW (22–38 %). The salinity preferences of American eels observed in this study are similar to those of the European eel, where the proportion of FW-seeking eels varies between 50 and 70 % (Tosi *et al.*, 1988, 1989, 1990; Edeline *et al.*, 2005). A FW preference is consistent with migration toward riverine habitats and suggests that most active juvenile eels may seek out low salinities environments in the wild. Decreasing salinity gradients could therefore represent an important environmental cue, guiding active glass eels toward FW habitats. The use of salinity as an orienting sensory cue has been proposed in other fish species such as the European eel (Tosi *et al.*, 1988) and the green sturgeon, *Acipenser medirostris* (Poletto *et al.*, 2013). Glass eels at both sampling times preferred FW although this preference declined between the first and second sampling time (71.2 and 62.6 % respectively), suggesting that the propensity to colonize FW habitats decreases with time during the migration season.

An absence of salinity preferences between FW and SW by a majority of glass eels (78–89 %) might indicate a low level of locomotor activity and/or a preference for BW. Low activity has been linked to early settlement in coastal and estuary habitats in the European eel (Edeline *et al.*, 2005; Bureau Du Colombier *et al.*, 2007) while a preference for BW likely corresponds with the colonisation of such habitats. Furthermore, Daverat *et al.* (2006) have demonstrated in their otolith microchemistry study that American eels in higher latitudes have a greater probability of remaining in BW and suggested that, in the specific case of the St-Jean River (QC), up to 85% of juveniles may remain in estuaries and coastal habitats. This proportion is very similar to the percentage of glass eels remaining in

BW water in our behavioural experiments. As such, individuals having exhibited no preferences for either FW or SW likely represent glass eels predisposed to estuarine or coastal habitat colonization in the wild. While a strong majority of glass eels were classified as exhibiting no salinity preferences, this experimental design does allow a few glass eels to swim between salinities which could contribute to a lower than expected locomotor activity.

Eel's remarkable ability to colonize a vast array of different habitats partially explains their success and resilience as a species. This migratory flexibility also explains how salinity preferences may not in many instances be definitive. Daverat *et al.* (2006) highlighted the nomadic lifestyle in which a significant proportion of eels migrate between habitats. In the absence of migration obstacles (dams, falls, etc.), initial salinity preferences by glass eels does not necessarily implies a lifelong decision.

1.6.2 Body condition

Fulton's condition factor (K) did not vary significantly at a given site during the 2012 sampling season. Decreasing body condition during the migration period has been demonstrated in previous studies for *A. rostrata* as well as for other anguillid species such as the Japanese eel *Anguilla japonica* (Temminck & Schlegel) and the European eel (Kawakami *et al.*, 1999; Bureau du Colombier *et al.*, 2007, 2009; Sullivan *et al.*, 2009). Our lack of evidence concerning a declining trend in body condition at a given site during the glass eel migration season may have resulted from an insufficiently long sampling period (2-4 weeks) compared to previous studies such as Sullivan *et al.* (2009) where sampling stretched for several months.

However, body condition progressively declined as glass eels continued their marine migration away from the Sargasso Sea (Figure 6 and Table 6). Our results are corroborated by Laflamme *et al.* (2012) who found that mean condition factor was the highest in the central distribution range (latitude 35-40°) and gradually decreased as glass eels were

sampled north and south along the coast. The decrease in body condition observed in this study likely reflects a longer migration period as well as difficult environmental conditions (Dutil *et al.*, 2009; Laflamme *et al.*, 2012). It is interesting to note that despite a decreasing body condition as glass eels pursued their oceanic migration, not only FW preferences remained similar across geographical regions, but glass eels from the St. Lawrence Estuary (Grande-Rivière-Blanche), with the lowest condition factor, also exhibited the highest locomotor activity in both years.

Finally, we observed no differences in condition factor between glass eels of different salinity preferences. Energetic status has been shown to directly influence European glass eel's migratory behaviour (Edeline *et al.*, 2006; Bureau du Colombier *et al.*, 2007) and has also been suggested to influence the migratory behaviour of American eels (Sullivan *et al.*, 2009). Due to their small size and fasting behaviour during transition to continental habitats, glass eel's energy stores are a limiting factor for the successful colonisation of FW habitats. Lower body condition has been linked to reduced locomotor activity, a shift to SW preference and early settlement in estuaries and coastal habitats (Edeline *et al.*, 2006) while glass eels exhibiting higher relative body condition pursue their migration upstream. This absence of differences in body condition between glass eels of different salinity preferences suggests that habitat selection is at least in part driven by other factors.

1.6.3 Pigmentation

Our results showed decreasing FW preferences (71.2 – 62.6 %) while pigmentation increased on average by 26 % during the sampling season. This inverse relationship could partially explain why the less pigmented glass eels from the St-Jean River also exhibited the strongest preference for FW although the difference with other rivers was not significant. Our results are in agreement with Edeline *et al.* (2005) who found that non-pigmented glass eels preferred FW but are contrary to Crean *et al.* (2005) who showed an increasing preference for FW with increasing pigmentation in the European eel. The use of different methodologies could contribute to partially explain the conflicting results. Crean

et al. (2005) compared average times spent in different salinities while this study and Edeline's measured the number of glass eels present in a given compartment at the end of the experiments. Since there were no differences in pigmentation between glass eels that chose different salinities for a given time, another possibility is that the relation between salinity preferences and pigmentation could be a mere correlation rather than a causal relationship. Pigmentation is a complex trait under the influence of several environmental factors, developing faster with higher water temperatures and slower with higher salinities (Dou *et al.*, 2003; Briand *et al.*, 2005). Glass eels from the St-Jean River were less pigmented than those from the Mersey River despite having been captured ~4 weeks later, which could perhaps be explained by cold water temperatures (ca. 5°C) associated with migration through the Gulf of St. Lawrence in May (Dutil *et al.*, 2009), or by an increased mortality of the more advanced stages during migration. Other variables such as glass eel arrival in different temporal waves or differences in time spent in the river's estuary before FW migration might also have influenced pigmentation.

1.6.4 Influence of salinity on growth

Previous studies in controlled conditions involving European and American eels have shown higher growth rates in BW and SW compared to those reared in FW (Edeline *et al.*, 2005; Côté *et al.*, 2009). However, we found no such differences in our study between eels reared in FW (3) and BW (20) in 2011 and 2012 (Figures 4 and 5 respectively). Salinity exerts a manifold influence in numerous species (Boeuf & Payan, 2001). Energetic costs associated with osmoregulation are frequently considered to be lower in isotonic conditions (Boeuf & Payan, 2001) although such costs likely represent only a small (< 10 %) fraction of the overall energy budget (Moyle & Cech, 2004; Evans, 2009). Furthermore, Bureau du Colombier *et al.* (2011) found no differences in the energetic cost of osmoregulation for glass eels kept in FW or SW. Salinity could nonetheless influence growth by its influence on food conversion, growth hormone (GH) production and feeding activity, which includes cannibalism in many species (Boeuf & Payan, 2001). When rearing European glass eels under different salinities and diets, Rodriguez *et al.* (2005) found significant differences in

growth related to salinity only when a lower quality diet was employed, suggesting that in controlled experiments, growth differences could be related to the interaction of diet and experimental salinities in which fish are kept. Nutritional requirements for glass eels and elvers are largely unknown and many diets might be unsuitable (Rodriguez *et al.*, 2005). Better diet suitability might be sufficient to counterbalance the negative effects of less-than-optimal salinities and thus explain the absence of significant growth differences in our experiments. The absence of differences in growth rate between eels reared in different salinities (3 and 20) in our two consecutive experiments strongly suggest that in controlled experiments, the influence of such salinities on eel's growth might not be as important as previously thought. The higher growth rates in BW and SW observed in natural habitats for a given region (Jessop *et al.*, 2008; Cairns *et al.*, 2009) could then mostly reflect the higher productivity of estuaries and coastal habitats and hence food availability compared to FW habitats in temperate latitudes, (Gross, 1988; Kaifu *et al.*, 2013). Differential growth associated with salinity reported in previous studies (Edeline *et al.*, 2005) could conceivably be the result of higher rearing salinities (34), although Côté *et al.* (2009) found that eels exhibited a faster growth rate in BW (22) than in FW.

Fresh and salt water ecotypes

There were also no differences in growth rate between eels having chosen different salinities in previous experiments. Edeline *et al.*, (2005) however found that European glass eel SW choosers had higher growth rate than FW or non-choosers regardless of rearing salinities and postulated that genetic factors might be involved. One possible reason for this discrepancy might lie in the methodology used. Edeline *et al.*, (2005) sorted glass eels twice in two consecutive behavioural tests before growth experiments and as such likely selected glass eels with the strongest salinity preferences. In our experiments, glass eels were only sorted once and we might therefore not have been as selective as Edeline *et al.* (2005). The absence of differences in growth rate between eels of having chosen different salinities in this study suggests that FW and SW ecotypes, if present, likely do not translate into growth differences in the American eel and that differential growth rate observed in

natural habitats might be due to habitat productivity rather than a reflection of intrinsic properties.

Inter-individual differences in growth rate and mortality

An important variability in size (0.18 - 33.1 g) among glass eels was observed by the end of our experiments, which might be indicative of hierarchical size effect and/or genetic differences. Glass eels growth heterogeneity raised in controlled conditions is a common feature in eel aquaculture (Kuhlmann, 1979; Angelidis *et al.*, 2005; Rodriguez *et al.*, 2005). Hierarchical size effect, where aggressive larger fish monopolize food could partially explain some of the growth variation observed despite *ad libitum* feeding. However, differences in growth rate are observed in aquaculture even when eels are graded according to body size, suggesting the influence of underlying genetic factors or gender effect. Indeed, Côté *et al.* (submitted) recently found evidence of marked growth rate differences between males and females, independent of origins, whereby females showed a bimodal growth distribution (slow-growing and fast-growing) whereas male growth distribution was unimodal and intermediate between female modes. While there were no differences in mortality rates (28.6 ± 9.5 %) among glass eels from different rivers in 2011, significantly higher mortality rates were observed in both glass eels from St-Jean River (45.0 ± 7.1 %) and Grande-Rivière-Blanche (39.1 ± 16.5 %) compared those from the Mersey River (15.8 ± 10.7 %) in 2012. Because of the important differences in size, high mortalities in 2012 could represent a possible source of bias in our experiments.

1.6.5 Influence of temperature on growth

By the end of our experiments, non-choosers juvenile eels from the Mersey River reached a higher wet mass in 2012 (3.46 ± 0.29 g) compared to 2011 (1.38 ± 0.06 g). Although several environmental conditions (density, photoperiod) were slightly adjusted between 2011 and 2012 and that experiments were one month longer in 2011, this differential growth can be mostly attributed to the temperature increase from 17 to 22 °C.

Water temperature affects fish growth in numerous ways, through feeding rate, digestion and metabolic costs (Moyle & Cech, 2004). The optimal water temperature for the American eel is 28 °C (Tzeng *et al.*, 1998) and increasing growth rates with temperature up to that point are well established (Dou *et al.*, 2003; Kearney *et al.*, 2008). It is therefore likely that an increase in temperature resulted in higher growth rate in 2012.

1.6.6 Regional differences in growth

Despite being reared in identical conditions, glass eels from the Atlantic coast (Mersey River, NS) were 2.46 times heavier (3.44 v. 1.40 g) than those from the St. Lawrence Estuary (Grande-Rivière-Blanche, QC) by the end of the experiment. Differences in elver growth rate between these two regions were previously reported by Côté *et al.* (2009), and new results showed that this growth differential was maintained after three years of common rearing (Côté *et al.*, submitted). Recent population genetic analyses (Côté *et al.*, 2013) found no significant spatial or temporal genetic differentiation among eels collected between 30-48° latitude for several microsatellite loci, thus confirming the panmixia hypothesis in the American eel. However, the absence of genetic divergence in neutral markers does not necessarily imply the absence of genetic differences in adaptive traits driven by natural selection (Côté *et al.*, 2009).

Selective environmental conditions could result in genetic differences between glass eels from different regions (Gagnaire *et al.*, 2012; Laflamme *et al.*, 2012). Eels enter the Gulf of St. Lawrence as glass eels (Dutil *et al.*, 2009) and must rely solely on their energetic reserves to complete their journey across several hundred kilometers. Water temperatures in the Gulf in May are unfavorably cold (≤ 5 °C) and have been shown to drastically reduce swimming activity in glass eels (Linton *et al.*, 2007). Glass eels able to complete their oceanic migration despite limited energetic reserves and harsh conditions would also be genetically predisposed to lower growth rates. Glass eels predisposed to high growth rates on the other hand would be eliminated, possibly because high growth rate

correlates with high metabolism (Burton *et al.*, 2011) and hence insufficient energetic reserves. Locally adaptive alleles could also largely contribute to explain the eel's ability to colonize such a wide variety of heterogeneous habitats (Laflamme *et al.*, 2012). Furthermore, cold temperatures ($< 5^{\circ}\text{C}$) and long distances from the spawning ground could also explain the much lower glass eel abundance in the St. Lawrence Estuary compared with the Atlantic coast of Canada (Dutil *et al.*, 2009) as well as the observed decreasing energy reserves in our study. Such environmental selection remains hypothetical in the specific case of the St. Lawrence Estuary but Gagnaire *et al.* (2012) clearly showed that sea surface temperature encountered by glass eel when they approach coastal areas impose selective pressures that are responsible for shaping allele frequency differences at functional coding genes. Regardless of the exact segregation mechanism, the differences in growth rate observed between eels of different origins in this study and in Côté *et al.* (2009) as well as the results of Gagnaire *et al.* (2012) strongly support the hypothesis of genetic differences between eels from different regions associated with spatially varying selection within an otherwise panmictic context.

1.6.7 Implications for eel ecology

No significant differences in salinity preferences were observed among the four sampling sites. Despite the small number of sampled rivers, this suggests that there might be no geographic differences in distribution among the various continental habitats used by American eels. Habitat selection, through its influence on population structure, has important implications for eel ecology. The colonization of higher density estuarine habitats is associated with an increased proportion of males who complete their life cycle as soon as the required minimum size for the successful migration back to the Sargasso Sea is reached while FW habitats colonization is associated with lower densities and a dominance of older females (Krueger & Oliveira, 1999; Goodwin & Angermeier, 2003). Residency in BW habitats increases growth (Morrison *et al.*, 2003; Cairns *et al.*, 2004; Jessop *et al.*, 2008; Lamson *et al.*, 2009) which in turn decreases predation risks and age at migration

(Edeline & Elie, 2004; Tremblay, 2004; Davey & Jellyman, 2005). Edeline (2007) proposed that the eel's facultative catadromy could be understood in terms of fitness trade-offs. Residency in the more productive estuarine and coastal habitats would provide increased resources at the cost of increased inter and intraspecific competition (including cannibalism) while the reduced growth rate associated to migration in FW habitats would be compensated by decreased competition and fecundity increase (Tremblay, 2005). Eels would therefore find different but fitness-equivalent solutions by using opposite migratory behaviours. Lower eel densities driven by the current sharp stock decline could result in a population shift toward estuaries in response to lower intraspecific competition (Edeline, 2007). Moreover, the selective pressures of recent decades may have increased selection against upstream migrants and may have displaced the stable state of the conditional strategy which resulted in a decline in the proportion of eels invading FW (McCleave & Edeline, 2009). The decline of the American eel would consequentially appear larger in FW habitats than for the population as a whole.

1.7 CONCLUSION

This study provides information concerning the role of salinity as an important environmental cue influencing both habitat selection and growth. A strong majority of American glass eels showed no salinity preferences between FW and SW suggesting that glass eels in higher latitude may predominantly remain in coastal and estuarine habitats in the wild rather than migrating onward in FW habitats. Glass eels that were active predominantly preferred FW in proportions similar to the European eel which is consistent with migration toward riverine habitats and suggests that most active juvenile eels may seek out low salinities environments in the wild.

No differences in growth rate between eels reared in FW (3) and BW (20) waters in 2011 and 2012 were found during the course of the experiments, which suggests that the influence of such salinities on eel's growth might not be as important as previously thought. However, glass eels from the Atlantic coast reached a significantly higher mass than those from the St. Lawrence Estuary, supporting the hypothesis of genetic differences between glass eels of different locations.

1.8 ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank G. Daigle and É. Normandeau for statistical assistance, S. Pavey, M. Gaillard, M.-È. Carpentier, R. Gagné, R. Miller, M. Dionne and the staff from the Minister of Natural Resources (MRN) for field and experimental assistance. We are also grateful to the technical staff from the Laboratoire de Recherche en Sciences Aquatiques (LARSA) as well as G. Côté and J. Gaudin for their invaluable help throughout the rearing experiments. We would also like to thank Y. Carey (Atlantic Elver Inc.) who generously provided glass eels samples from Nova Scotia. The authors would also like to thank G. Verreault and S. Pavey for their review of the article. Research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the Department of Fisheries and Oceans Canada and “Ressources Aquatiques Québec” research network.

1.9 DISCUSSION GÉNÉRALE

Cette étude avait comme objectif de 1) déterminer l'activité locomotrice et les préférences de salinité d'anguilles d'Amérique juvéniles en provenance de différentes régions géographiques et 2) déterminer l'impact de la salinité sur le taux de croissance des civelles selon leur origine et leur préférence de salinité. Dans un contexte de déclin dramatique de la population dans certaines régions et compte tenu de l'importance économique de l'anguille au Canada, les connaissances acquises lors de cette étude sont d'une grande importance pour la conservation et la gestion de l'espèce.

Préférences de salinité

La grande majorité des civelles (78–89 %) n'ont démontré aucune préférence pour l'eau douce ou pour l'eau salée. L'absence de choix de la part de la majorité des civelles lors de nos expériences pourrait être interprétée de deux façons qui ne sont pas nécessairement exclusives. En premier lieu, une absence de déplacement vers l'eau douce ou salée pourrait être interprétée comme un choix, c'est-à-dire une préférence pour l'eau saumâtre. Une préférence pour l'eau saumâtre irait donc de pair avec la colonisation de ces mêmes milieux, ce qui est appuyé par des travaux récents. Ainsi, les résultats de Daverat *et al.* (2006) sur les otolithes suggèrent que la proportion d'anguilles jaunes et argentées de la rivière St-Jean n'ayant jamais poursuivi leur migration en eau douce peut atteindre 85%, un pourcentage qui est très similaire à la proportion de civelles n'ayant fait aucun choix lors de nos expériences. D'autre part, comme les civelles devaient activement choisir l'un des deux entonnoirs pour être considérées comme ayant préféré l'eau douce ou salée, une absence de choix pourrait également refléter une faible activité locomotrice. Or, chez l'anguille européenne, une faible activité locomotrice a été associée à la colonisation des milieux d'eau saumâtre (Édeline *et al.*, 2005; Bureau Du Colombier *et al.*, 2007). Ces deux interprétations suggèrent donc toutes deux qu'en milieu naturel la majorité des civelles

colonisent principalement les milieux d'eau saumâtre comme les estuaires et les habitats côtiers.

Par ailleurs, les civelles ayant fait des choix ont préféré majoritairement l'eau douce (62-78 %) bien qu'une importante proportion d'entre elles (22-38 %) ait opté pour l'eau salée. En milieu naturel, une préférence pour l'eau douce reflète sans doute une migration anadrome vers les lacs et les rivières. Ces préférences sont similaires à celles observées chez l'anguille européenne où la proportion de civelles actives ayant préféré l'eau douce varie entre 50-70 % (Édeline *et al.*, 2005).

L'anguille d'Amérique a longtemps été considérée comme une espèce catadrome avec une phase de croissance exclusive à l'eau douce pour ensuite retourner frayer en mer. Or, nos résultats démontrant la faible préférence pour l'eau douce des civelles et ceux de nombreuses autres études portant sur l'étude des otolithes chez l'anguille européenne, japonaise et d'Amérique (Tsukamoto & Arai, 2001; Limburg *et al.*, 2003; Daverat *et al.*, 2006) suggèrent que les anguilles sont très flexibles dans leur choix d'habitat et que la catadromie serait plutôt une stratégie facultative. Les anguilles ne sont donc pas restreintes aux habitats d'eau douce et peuvent coloniser différents habitats de même que se déplacer entre eux.

Croissance

La salinité (0 ou 20) n'a eu aucun effet significatif sur le taux de croissance des civelles. Ces résultats sont différents de ceux obtenus en milieu naturel où une croissance plus rapide en milieu côtier et estuarien qu'en rivière est bien établie pour l'anguille d'Amérique (Morrison *et al.*, 2003; Jessop *et al.*, 2008; Cairns *et al.*, 2009; ; Lamson *et al.*, 2009). Par exemple, Lamson *et al.* (2009) font état d'un taux de croissance 2,2 fois plus rapide en longueur et 5,3 plus rapide en terme de poids en eau salée qu'en eau douce bien que ces résultats puissent varier entre les études dû entre autres aux différences

méthodologiques et environnementales. Cette croissance plus rapide a été expliquée par l'interaction de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques notamment par la plus grande productivité des habitats côtiers et estuariens par rapport aux habitats d'eau douce (Gross *et al.*, 1988; Kaifu *et al.*, 2013). Compte tenu de ces différences de croissance, il a été suggéré que les sous-populations d'eau douce soient exploitées de façon plus conservatrice que les sous-populations d'eau salée (Lamson *et al.*, 2009) de façon à assurer la pérennité de l'exploitation de la ressource.

Des études antérieures ont montré tant chez l'anguille européenne (Édeline *et al.*, 2005) que chez l'anguille d'Amérique (Côté *et al.*, 2009) que les civelles exposées à des milieux d'eau saumâtre ou salée, en milieu contrôlé, avaient un taux de croissance plus élevé (gains de 16-49 % en poids) par rapport à celles en eau douce. La salinité du milieu est un facteur abiotique susceptible d'influencer la croissance chez de nombreuses espèces de poissons puisqu'elle influence entre autres le coût énergétique associé à l'osmorégulation, le taux métabolique, l'appétit et le taux de conversion alimentaire (Bœuf & Payan, 2001). Cependant, chez l'anguille européenne, Rodriguez *et al.* (2005) ont constaté l'apparition de différences de croissance associées à la salinité seulement lorsqu'une diète de qualité inférieure était employée. Compte tenu de la méconnaissance des besoins énergétiques des civelles, il est possible qu'une alimentation de meilleure qualité puisse suffire à contrebalancer les désavantages associés à une croissance en eau douce. Nos résultats suggèrent que l'influence de la salinité, entre 0 et 20, en milieu contrôlé, sur la croissance des jeunes anguilles pourrait ne pas être aussi importante qu'on le croyait.

Finalement, nos résultats ont démontré que les civelles de l'estuaire du Saint-Laurent avaient un taux de croissance 2,46 fois moins élevé en termes de poids que celles en provenance de la Nouvelle-Écosse. Des différences de croissance entre ces deux régions avaient auparavant été mises en évidence par Côté *et al.* (2009). L'existence de différences de croissance importantes entre des civelles de différentes origines maintenues dans des

conditions identiques suggère fortement la présence de différences génétiques entre les civelles de différentes provenances. Ce type d'expérience de croissance en milieu contrôlé permet d'éliminer l'effet environnemental et donc de révéler une différence génétique sous-jacente. Malgré une reproduction panmictique (Côté *et al.*, 2013), les conditions environnementales difficiles du golfe du Saint-Laurent, notamment la faible température ($< 5\text{ }^{\circ}\text{C}$) lors de la migration (Dutil *et al.*, 2009), pourraient entraîner une distribution non aléatoire des civelles. Ainsi, les anguilles prédisposées à un faible taux de croissance se retrouveraient à être majoritaires dans l'estuaire du Saint-Laurent. Les civelles ayant un taux de croissance élevé seraient éliminées, possiblement parce qu'un haut taux de croissance est corrélé avec un métabolisme élevé (Burton *et al.*, 2011) et donc des réserves énergétiques insuffisantes pour compléter la migration. Cette sélection demeure largement hypothétique, mais peu importe le mécanisme de ségrégation, il est à peu près certain qu'il y ait des différences génétiques entre les régions. Cette hypothèse est d'ailleurs appuyée par la récente étude de Gagnaire *et al.* (2012) qui suggère que les civelles colonisant différentes régions à travers l'aire de répartition de l'espèce sont exposées à différents patrons de sélection entraînant des changements significatifs au niveau de la fréquence allélique de plusieurs gènes.

Perspectives pour de futures études

Les expériences concernant les préférences de salinité ont été réalisées dans l'obscurité de façon à réduire le stress associé aux manipulations et parce que les civelles migrent la nuit en milieu naturel. Il a cependant été possible d'exploiter l'incapacité des civelles à détecter la lumière rouge afin de les observer lors des expériences comportementales. Lors de ces quelques périodes d'observations, nous avons noté que certaines civelles étaient capables de s'échapper des trappes, bien que nous soyons dans l'impossibilité de quantifier exactement le problème dû entre autres à l'utilisation simultanée d'un grand nombre de civelles et de trois aquariums. Cette faiblesse du montage résulte probablement en une sous-estimation du taux d'activité des civelles et donc d'une

surévaluation du nombre de civelles n'ayant fait aucun choix. Conséquemment, lors de futures expériences, il serait important de concevoir de nouvelles trappes qui empêcheraient ou qui permettraient de détecter les allers-retours entre les différents milieux. Par exemple, Delcourt *et al.* (2011) ont mis au point une nouvelle méthode basée sur l'implant de marqueurs UV permettant le suivi par caméra de quelques civelles dans l'obscurité. Cette méthode pourrait également être utilisée afin d'obtenir des informations plus précises sur le comportement des civelles face à divers stimuli.

Les anguilles possèdent l'un des sens olfactifs les plus développés du monde animal (Tesch, 2003) et l'odeur caractéristique des cours d'eau a été identifiée comme étant un facteur environnemental influençant l'orientation des civelles lors de la migration en eau douce (Miles, 1968 ; Tosi *et al.*, 1990). Ces odeurs sont le résultat de plusieurs substances dissoutes comme les acides aminés, la géosmine, et des substances associées à la présence de conspécifiques (Sorensen, 1986 ; Sola & Tosi, 1993 ; Sola *et al.*, 1993). Il est également probable que l'eau de mer possède une signature olfactive qui lui soit propre. Le rôle de l'odeur serait d'autant plus important que les anguilles utilisent l'olfaction pour détecter la salinité (Tesch, 2003). Lors de nos expériences, l'eau douce provenait de l'eau potable de la ville de Price préalablement déchlorée par les filtres au charbon de l'Institut Maurice-Lamontagne. Il a été démontré qu'un tel traitement élimine les substances associées aux odeurs (Miles, 1968). L'eau salée était pour sa part constituée d'eau de mer du Saint-Laurent (20-25) préalablement traitée avec des filtres à sable et par la suite additionnée de sel synthétique (Instant Ocean). Or, ce traitement n'élimine pas les odeurs associées au milieu naturel et pourrait peut-être même en ajouter. Ces différents traitements pourraient donc représenter une source de biais. Cependant, il est à souligner que ce biais potentiel était le même pour toutes les rivières et n'a donc pas influencé les résultats des comparaisons de préférence de salinité entre les rivières. Dans le futur, il pourrait être intéressant d'utiliser différentes sources d'eau ou d'ajouts de produits synthétiques afin de vérifier le rôle de l'odorat lors d'expériences de préférences.

Finalement, les civelles utilisées lors de nos expériences provenaient exclusivement d'une région septentrionale de l'immense aire de distribution de l'anguille. Or, les travaux de Daverat *et al.* (2006) suggèrent que la proportion d'anguille colonisant les estuaires et les habitats côtiers augmente avec la latitude. Il serait donc intéressant de déterminer les préférences de salinité des juvéniles en provenance de plusieurs autres régions de façon à obtenir une image plus générale de la distribution des civelles selon le gradient de salinité.

Conclusion

En conclusion, la présente étude représente la première tentative de caractériser les préférences de salinité d'anguilles d'Amérique juvéniles de même que la croissance associée à ces préférences et à différentes salinités. La grande majorité des civelles n'ont démontré aucune préférence pour l'eau douce ou pour l'eau salée suggérant que les civelles colonisent surtout les habitats côtiers et estuariens en milieu naturel plutôt que de poursuivre leur migration vers les habitats d'eau douce.

La salinité n'a eu aucun effet significatif sur le taux de croissance des civelles au cours d'une période de croissance de sept à huit mois suggérant que l'influence de telles salinités (0 et 20) pourrait être moins importante qu'estimée précédemment. Cependant, les civelles en provenance de la Nouvelle-Écosse ont démontré un taux de croissance supérieur que celles en provenance de l'estuaire du Saint-Laurent ce qui suggère fortement la présence de différences génétiques entre les civelles de ces deux régions géographiques

2.0 ANNEXES

Annexe 1. Mean \pm S.D wet mass (W) and total length (L_T) of glass eels according to the river of origin, batch (1 and 2), salinity preference (NCH, FWC, SWC) and rearing salinity (fresh (FW) and brackish (BW) water) in 2011. N represents the number of tanks.

| | | | | | | | | | | Mersey River (1) | | | | | |
|----|----|-------|-----------------|-----------------|-------|------------|-------|-------|------------|-------------------------|--|-----|--|-----|--|
| | | | | | | | | | | NCH | | FWC | | SWC | |
| FW | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | | | | | | |
| | T0 | - | 0.18 \pm 0.03 | 60.5 \pm 3.0 | | | | | | | | | | | |
| | T1 | 3 | 0.56 \pm 0.04 | 72.3 \pm 0.5 | | | | | | | | | | | |
| | T2 | 3 | 0.82 \pm 0.03 | 83.1 \pm 1.0 | | | | | | | | | | | |
| | T3 | 3 | 1.21 \pm 0.07 | 92.3 \pm 1.5 | | | | | | | | | | | |
| | T4 | 3 | 1.27 \pm 0.07 | 94.6 \pm 1.7 | | | | | | | | | | | |
| BW | T0 | - | 0.18 \pm 0.03 | 60.5 \pm 3.0 | - | 0.18 | 60.9 | - | 0.18 | 61.7 | | | | | |
| | T1 | 3 | 0.58 \pm 0.04 | 72.3 \pm 0.5 | 1 | 0.57 | 72.3 | 1 | 0.58 | 71.5 | | | | | |
| | T2 | 3 | 0.93 \pm 0.04 | 83.1 \pm 1.0 | 1 | 0.96 | 86.3 | 1 | 0.86 | 83.5 | | | | | |
| | T3 | 3 | 1.42 \pm 0.09 | 96.1 \pm 1.6 | 1 | 1.53 | 98.5 | 1 | 1.17 | 91.2 | | | | | |
| | T4 | 3 | 1.52 \pm 0.10 | 100.2 \pm 1.8 | 1 | 1.64 | 102.3 | 1 | 1.17 | 94.2 | | | | | |
| | | | | | | | | | | East River | | | | | |
| | | | | | | | | | | NCH | | FWC | | SWC | |
| FW | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | | | | | | |
| | T0 | - | 0.13 \pm 0.03 | 59.4 \pm 3.2 | | | | | | | | | | | |
| | T1 | 3 | 0.45 \pm 0.03 | 67.8 \pm 0.4 | | | | | | | | | | | |
| | T2 | 3 | 0.74 \pm 0.04 | 80.6 \pm 0.9 | | | | | | | | | | | |
| | T3 | 3 | 1.11 \pm 0.06 | 91.0 \pm 1.5 | | | | | | | | | | | |
| | T4 | 3 | 1.18 \pm 0.06 | 94.7 \pm 1.7 | | | | | | | | | | | |
| BW | T0 | - | 0.13 \pm 0.03 | 59.4 \pm 3.2 | - | 0.14 | 59.4 | - | 0.13 | 58.8 | | | | | |
| | T1 | 3 | 0.45 \pm 0.03 | 69.3 \pm 0.5 | 1 | 0.48 | 68.3 | 1 | 0.38 | 68.8 | | | | | |
| | T2 | 3 | 0.77 \pm 0.03 | 80.8 \pm 0.9 | 1 | 0.72 | 79.4 | 1 | 0.81 | 81.9 | | | | | |
| | T3 | 3 | 1.12 \pm 0.06 | 90.5 \pm 1.4 | 1 | 1.06 | 89.1 | 1 | 1.15 | 92.0 | | | | | |
| | T4 | 3 | 1.22 \pm 0.07 | 93.8 \pm 1.6 | 1 | 1.12 | 92.1 | 1 | 1.24 | 95.3 | | | | | |
| | | | | | | | | | | Mersey River (2) | | | | | |
| | | | | | | | | | | NCH | | FWC | | SWC | |
| FW | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | | | | | | |
| | T0 | - | 0.14 \pm 0.03 | 58.3 \pm 3.5 | - | 0.16 | 60.4 | - | 0.15 | 59.5 | | | | | |
| | T1 | 3 | 0.47 \pm 0.03 | 68.5 \pm 0.5 | 1 | 0.51 | 69.3 | 1 | 0.50 | 70.2 | | | | | |
| | T2 | 3 | 0.80 \pm 0.03 | 81.8 \pm 1.0 | 1 | 0.92 | 85.5 | 1 | 0.87 | 83.9 | | | | | |
| | T3 | 3 | 1.09 \pm 0.06 | 90.2 \pm 1.4 | 1 | 1.45 | 98.9 | 1 | 1.29 | 95.1 | | | | | |
| | T4 | 3 | 1.11 \pm 0.06 | 92.9 \pm 1.6 | 1 | 1.70 | 103.8 | 1 | 1.32 | 98.6 | | | | | |
| BW | T0 | - | 0.14 \pm 0.03 | 58.3 \pm 3.5 | | | | | | | | | | | |
| | T1 | 3 | 0.46 \pm 0.03 | 69.6 \pm 0.5 | | | | | | | | | | | |
| | T2 | 3 | 0.78 \pm 0.03 | 81.9 \pm 1.0 | | | | | | | | | | | |
| | T3 | 3 | 1.14 \pm 0.06 | 91.8 \pm 1.5 | | | | | | | | | | | |
| | T4 | 3 | 1.17 \pm 0.06 | 94.6 \pm 1.7 | | | | | | | | | | | |

Annexe 2. Mean \pm S.D wet mass (W) and total length (L_T) of glass eels according to the river of origin, salinity preference (NCH, FWC, SWC) and rearing salinity (fresh (FW) and brackish (BW) water) in 2012. N represents the number of tanks.

| Grande-Rivière-Blanche | | | | | | | | | | |
|-------------------------------|---|-----------------|-----------------|---|-----------------|-----------------|---|-----------------|-----------------|--|
| | | NCH | | | FWC | | | SWC | | |
| FW | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | |
| T0 | 3 | 0.16 \pm 0.00 | 63.3 \pm 0.5 | 3 | 0.17 \pm 0.01 | 63.6 \pm 0.5 | 2 | 0.18 \pm 0.01 | 64.0 \pm 0.6 | |
| T1 | 3 | 0.98 \pm 0.11 | 90.3 \pm 2.9 | 3 | 0.91 \pm 0.09 | 88.4 \pm 2.8 | 2 | 0.99 \pm 0.13 | 90.7 \pm 3.6 | |
| T2 | 3 | 1.42 \pm 0.11 | 103.2 \pm 2.7 | 3 | 1.37 \pm 0.10 | 100.9 \pm 2.6 | 2 | 1.39 \pm 0.12 | 103.4 \pm 3.4 | |
| T3 | 3 | 1.50 \pm 0.10 | 107.8 \pm 2.6 | 3 | 1.32 \pm 0.08 | 103.1 \pm 2.4 | 2 | 1.40 \pm 0.11 | 106.8 \pm 3.1 | |
| BW | | | | | | | | | | |
| T0 | 3 | 0.15 \pm 0.00 | 63.3 \pm 0.5 | 3 | 0.16 \pm 0.00 | 63.2 \pm 0.5 | 2 | 0.16 \pm 0.01 | 63.9 \pm 0.6 | |
| T1 | 3 | 0.95 \pm 0.10 | 88.8 \pm 2.8 | 3 | 0.92 \pm 0.09 | 88.2 \pm 2.8 | 2 | 1.14 \pm 0.17 | 92.3 \pm 3.7 | |
| T2 | 3 | 1.44 \pm 0.11 | 101.9 \pm 2.7 | 3 | 1.18 \pm 0.08 | 97.7 \pm 2.5 | 2 | 1.52 \pm 0.15 | 103.8 \pm 3.4 | |
| T3 | 3 | 1.45 \pm 0.09 | 104.5 \pm 2.4 | 3 | 1.24 \pm 0.07 | 100.8 \pm 2.3 | 2 | 1.53 \pm 0.12 | 106.2 \pm 3.1 | |
| Mersey River | | | | | | | | | | |
| | | NCH | | | FWC | | | SWC | | |
| FW | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | n | W (g) | L_T (mm) | |
| T0 | 4 | 0.17 \pm 0.00 | 58.6 \pm 0.4 | 4 | 0.17 \pm 0.00 | 58.6 \pm 0.4 | 3 | 0.17 \pm 0.01 | 59.0 \pm 0.4 | |
| T1 | 4 | 0.87 \pm 0.07 | 84.0 \pm 2.2 | 4 | 0.93 \pm 0.08 | 86.4 \pm 2.4 | 3 | 1.06 \pm 0.12 | 89.3 \pm 2.9 | |
| T2 | 3 | 2.24 \pm 0.22 | 112.6 \pm 3.0 | 3 | 2.02 \pm 0.19 | 110.4 \pm 2.9 | 3 | 2.27 \pm 0.24 | 113.5 \pm 3.2 | |
| T3 | 3 | 3.96 \pm 0.52 | 134.3 \pm 3.7 | 3 | 3.58 \pm 0.44 | 131.0 \pm 3.5 | 3 | 3.67 \pm 0.47 | 130.2 \pm 3.6 | |
| BW | | | | | | | | | | |
| T0 | 4 | 0.16 \pm 0.00 | 58.5 \pm 0.4 | 4 | 0.17 \pm 0.00 | 58.2 \pm 0.4 | 3 | 0.18 \pm 0.01 | 59.5 \pm 0.4 | |
| T1 | 4 | 1.02 \pm 0.10 | 87.7 \pm 2.4 | 4 | 1.21 \pm 0.13 | 92.1 \pm 2.6 | 3 | 1.02 \pm 0.11 | 89.1 \pm 2.9 | |
| T2 | 3 | 1.96 \pm 0.18 | 110.4 \pm 2.9 | 3 | 2.42 \pm 0.26 | 116.2 \pm 3.2 | 3 | 1.85 \pm 0.17 | 108.6 \pm 3.0 | |
| T3 | 3 | 3.06 \pm 0.33 | 126.4 \pm 3.3 | 3 | 3.91 \pm 0.51 | 132.8 \pm 3.6 | 3 | 2.76 \pm 0.28 | 122.3 \pm 3.2 | |
| St-Jean River | | | | | | | | | | |
| | | NCH | | | | | | | | |
| FW | n | W (g) | L_T (mm) | | | | | | | |
| T0 | 3 | 0.19 \pm 0.01 | 63.5 \pm 0.5 | | | | | | | |
| T1 | 2 | 0.98 \pm 0.12 | 88.6 \pm 3.2 | | | | | | | |
| T2 | 2 | 1.50 \pm 0.14 | 101.5 \pm 3.0 | | | | | | | |
| T3 | 2 | 1.50 \pm 0.12 | 104.5 \pm 2.9 | | | | | | | |
| BW | | | | | | | | | | |
| T0 | 3 | 0.19 \pm 0.01 | 63.8 \pm 0.5 | | | | | | | |
| T1 | 2 | 1.28 \pm 0.19 | 95.2 \pm 3.7 | | | | | | | |
| T2 | 2 | 1.83 \pm 0.19 | 108.8 \pm 3.4 | | | | | | | |
| T3 | 2 | 1.71 \pm 0.15 | 110.5 \pm 3.2 | | | | | | | |

2.1 RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Able, K. W. & Fahay, M. P. (1998). The first year in the life of estuarine fishes in the middle Atlantic bight. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey. 240 p
- Angelidis, P., Pournara, I. & Photis, G. (2005). Glass eels (*Anguilla anguilla*) growth in a recirculating system. *Mediterranean Marine Science* **6**, 99-106.
- Aoyama, J. (2009). Life history and evolution of migration in catadromous eels (Genus *Anguilla*). *Aqua-BioScience Monographs* **2**, 1-42.
- Appelbaum, S., Chernitsky, A. & Birkan, V. (1998). Growth observations on European eel (*Anguilla anguilla* L.) and American (*Anguilla rostrata* Le Sueur) glass eels. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **349**, 187-193.
- Bardonnet, A., Dasse, S., Parade, M. & Heland, M. (2003). Study of glass-eels movements in a flume in relation to nycthemeral changes. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **368**, 9-19.
- Boeuf, G. & Payan, P. (2001). How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology* **130**, 411-423.
- Bonhommeau, S., Chassot, E. & Rivot, E. (2008). Fluctuation in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fisheries Oceanography* **17**, 32-44.
- Briand, C., Fatin, D. & Legault, A. (2002). Role of eel odor on the efficiency of an eel, *Anguilla anguilla*, ladder and trap. *Environmental Biology of Fishes* **65**, 473-477.

- Briand, C., Fatin, D., Ciccoti, E. & Lambert, P. (2005). A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel *Anguilla anguilla* pigmentation development. *Journal of Fish Biology* **67**, 993-1009.
- Bureau du Colombier, S., Bolliet, V., Lambert, P. & Bardonnnet, A. (2007). Energy and migratory behavior in glass eels (*Anguilla anguilla*). *Physiology and Behavior* **92**, 684-690.
- Bureau du Colombier, S., Bolliet, V. & Bardonnnet, A. (2009). Swimming activity and behaviour of European *Anguilla anguilla* glass eels in response to photoperiod and flow reversal and the role of energy status. *Journal of Fish Biology* **74**, 2002-2013.
- Bureau du Colombier, S., Bolliet, V., Lambert, P. & Bardonnnet, A. (2011). Metabolic loss of mass in glass eels at different salinities according to their propensity to migrate. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **93**, 1-6.
- Burton, T., Killen, S. S., Armstrong, J. D. & Metcalfe, N. B. (2011). What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* **278**, 3465-3473.
- Cairns, D. K., Shiao, J. C., Iizuka, Y., Tzeng, W.-N. & MacPherson, C. D. (2004). Movement patterns of American eels in an impounded watercourse, as indicated by otolith microchemistry. *North American Journal of Fish Management* **24**, 452-458.
- Cairns, D. K., Secor, D. A., Morrison, W. E. & Hallett, J. A. (2009). Salinity-linked growth in anguillid eels and the paradox of temperate-zone catadromy. *Journal of Fish Biology* **74**, 2094-2114.

- Casselman, J. M. (2003). Dynamics of resources of the American eel, *Anguilla rostrata*: declining abundance in the 1990s. In Eel Biology (Aida, K., Tsukamoto, K. & Yamauchi, K., eds), pp. 255-274. Tokyo, Japan: Springer-Verlag.
- Castonguay, M., Dutil, J.-D., Audet, C. & Miller, R. (1990). Locomotor activity and concentration of thyroid hormones of migrating and sedentary juvenile American eels. *Transactions of the American Fisheries Society* **119**, 946-956.
- Castonguay, M., Hodson, P. V., Couillard, C. M., Eckersley, M. J., Dutil, J.-D. & Verreault, G. (1994). Why is recruitment of the American eel, *Anguilla rostrata*, declining in the St. Lawrence River and Gulf? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 479-488.
- Chan, B. & Wu, B. (1984). Studies on the pathogenicity, biology and treatment of *Pseudodactylogyrus* for the eels in fish-farms. *Acta Zoologica Sinica* **30**, 173-180.
- COSEWIC. 2012. COSEWIC assessment and status report on the American Eel *Anguilla rostrata* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. xii + 109 pp.
- Côté, C. L., Castonguay, M., Verreault, G. & Bernatchez, L. (2009). Differential effects of origin and salinity rearing conditions on growth of glass eels of the American eel *Anguilla rostrata*: implications for stocking programmes. *Journal of Fish Biology* **74**, 1934-1948.
- Côté, C. L., Gagnaire, P. A., Bourret, V., Verreault, G., Castonguay, M. & Bernatchez, L. (2013). Population genetics of the American eel (*Anguilla rostrata*): $F_{ST} = 0$ and North Atlantic Oscillation effects on demographic fluctuations of a panmictic species. *Molecular Ecology* **22**, 1763-1776.

- Cottrill, A. R., McKinley, S. R. & Van Der Kraak, G. (2002). An examination of utilizing external measures to identify sexually maturing female American eels, *Anguilla rostrata*, in the St. Lawrence River. *Environmental Biology of Fishes* **65**, 271-287.
- Crean, S. R., Dick, J. T. A., Evans, D. W., Rosell, R. S. & Elwood, R. W. (2005). Survival of juvenile European eels (*Anguilla anguilla*), transferred among salinities, and developmental shifts in their salinity preference. *Journal of Zoology* **266**, 11-14.
- Daverat, F., Limburg, K. E., Thibault, I., Shiao, J. C., Dodson, J. J., Caron, F., Tzeng, W.-N., Iizuka, Y. & Wickström, H. (2006). Phenotypic plasticity of habitat use by 3 temperate eel species, *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Marine Ecology Progress Series* **308**, 231-241.
- Davey, A. J. H. & Jellyman, D. J. (2005). Sex determination in freshwater eels and management options for manipulation of sex. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **15**, 37-52.
- Deelder, C. L. (1958). On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water at sea. *Journal du Conseil permanent International pour l'Exploration de la Mer* **24**, 135-146.
- Delcourt, J., Ylief, M., Bolliet, V., Poncin, P. & Bardonnnet, A. (2011). Video tracking in the extreme: A new possibility for tracking nocturnal underwater transparent animals with fluorescent elastomer tags. *Behavior Research Methods* **43**, 590-600.
- DFO (2010). Status of American eel and progress on achieving management goals. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Rep. 2010/062.

- Dou, S., Miller, M. J. & Tsukamoto, K. (2003). Growth, pigmentation and activity of juvenile Japanese eels in relation to temperature and fish size. *Journal of Fish Biology* **63**, 152-165.
- Dutil, J.-D., Giroux, A., Kemp, A., Lavoie, G. & Dallaire, J. P. (1988). Tidal influence on movements and on daily cycle of activity of American eels. *Transactions of the American Fisheries Society* **117**, 488-494.
- Dutil, J.-D., Dumont, P., Cairns, D. K., Galbraith, P. S., Verreault, G., Castonguay, M. & Proulx, S. (2009). *Anguilla rostrata* glass eel migration and recruitment in the estuary and Gulf of St Lawrence. *Journal of Fish Biology* **74**, 1970-1984.
- Edeline, E. (2005). Facteurs du contrôle de la dispersion continentale chez l'anguille. Thèse de Ph.D., Université de Toulouse III, 144 p.
- Edeline, E. (2007). Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Marine Ecology Progress Series* **341**, 229-232.
- Edeline, E. & Elie, P. (2004). Is salinity choice related to growth in juvenile eel *Anguilla anguilla*? *Cybium* **28**, 77-82.
- Edeline, E., Dufour, S. & Elie, P. (2005). Role of glass eel salinity preference in the control of habitat selection and growth plasticity in *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* **304**, 191-199.
- Edeline, E., Lambert, P., Rigaud, C. & Elie, P. (2006). Effects of body condition and water temperature on *Anguilla Anguilla* glass eels migratory behaviour. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **331**, 217-225.

- Evan, D. H. (2009). Osmotic and ionic regulation: cells and animals. CRC Press, 598 p.
- Facey, D. E., & Van den Avyle, M. J. (1987). Species profiles: Life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (North Atlantic) – American eel. U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report No. 82(11.74), and U.S. Army Corps of Engineers Report No. TR EL-82-4, Washington, DC.
- Forward, Jr. R. B. & Tankersley, R. A. (2001). Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **39**, 305-353.
- Fournier, D. & Caron, F. (2005). Travaux de recherche sur l'anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata*) de la Petite rivière de la Trinité en 2001 et synthèse des travaux de 1999 à 2001. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche sur la faune. 81 p.
- Friedland, K. D., Miller, M. J. & Knights, B. (2007). Oceanic changes in the Sargasso Sea and declines in recruitment of the European eel. *ICES Journal of Marine Science* **64**, 519-530.
- Fulton, T. W. (1904). The rate of growth of fishes. *Fisheries Board of Scotland Annual Report* **22**, 141-241.
- Gagnaire, P. A., Normandeau, E., Côté, C., Hansen, M. M. & Bernatchez, L. (2012). The genetic consequences of spatially varying selection in the panmictic American Eel (*Anguilla rostrata*). *Genetics* **190**, 725-736.
- Gascuel, D. (1986). Flow-carried swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgol Meeresunters* **40**, 321-326.

- Goodwin, K. R. & Angermeier P. L. (2003). Demographic characteristics of American eel in the Potomac River drainage, Virginia. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**, 525-537.
- Gross, M. R., Coleman, R. M. & McDowall, R. M. (1988). Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* **239**, 1291-1293.
- Haro, A. (2003). Downstream migration of silver-phase anguillid eels. Pages 215-222 in: Aida, K., K. Tsukamoto, and K. Yamauchi, eds. *Eel Biology*. Springer, Tokyo.
- Haro, A. & Krueger, W. H. (1988). Pigmentation, size, and migration of elvers (*Anguilla rostrata* (Lesueur)) in a coastal Rhode Island stream. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 2528-2533.
- Haro, A., Richkus, W., Whalen, K., Hoar, A., Busch, W.-D., Lary, S., Brush, T. & Dixon, D. (2000). Population decline of the American eel: implications for research and management. *Fisheries* **25**, 7-16.
- Helfman, G. S., Facey, D. E., Hales, L. S. & Bozeman, E. L. (1987). Reproductive ecology of the American eel. *American Fisheries Society Symposium* **1**, 42-56.
- Hutchings, J. A. (2006). Survival consequences of sex-biased growth and the absence of a growth-mortality trade-off. *Functional Ecology* **20**, 347-353.
- Imada, R. & Muroga, K. (1979). *Pseudodactylogyrus rnicrorchis* (Monogenea) on the gills of cultured eels - III. Experimental control by Trichlorfon. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* **45**, 25-29.

- Ingraham, D. L. (1999). Sex ratios and maturation patterns of the American eel, *Anguilla rostrata* (LeSueur), in four locations of the Saint John River system, New Brunswick. M.Sc. thesis, University of New Brunswick, Fredericton.
- Jensen, A. S. (1937). Remarks on the Greenland eel, its occurrence and reference to *Anguilla rostrata*. *Meddelelserom Grønland* **118**, 1-8.
- Jessop, B. M., Shiao, J.-C., Iizuka, Y. & Tzeng, W.-N. (2002). Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series* **233**, 217-229.
- Jessop, B. M., Shiao, J. C., Iizuka, Y. & Tzeng, W.-N. (2004). Variation in the annual growth, by sex and migration history, of silver American eels *Anguilla rostrata*. *Marine Ecology Progress Series* **272**, 231-244.
- Jessop, B. M., Shiao, J. C., Iizuka, Y. & Tzeng, W.-N. (2006). Migration of juvenile American eels *Anguilla rostrata* between freshwater and estuary, as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series* **310**, 219-233.
- Jessop, B. M., Cairns, D. K., Thibault, I. & Tzeng, W.-N. (2008). Life history of American eel *Anguilla rostrata*: new insights from otolith microchemistry. *Aquatic Biology* **1**, 205-216.
- Jung, S. & Houde, E. D. (2003). Spatial and temporal variabilities of pelagic fish community structure and distribution in Chesapeake Bay, USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**, 335-351.

- Kaifu, K., Miller, M. J., Yada, T., Aoyama, J., Washitani, I. & Tsukamoto, K. (2013). Growth differences of Japanese eels *Anguilla japonica* between fresh and brackish water habitats in relation to annual food consumption in the Kojima Bay-Asahi River system, Japan. *Ecology of Freshwater Fish* **22**, 127-136.
- Kawakami, Y., Mochioka, N., Kimura, R. & Nakazono, A. (1999). Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid contents and immigration adaptability of Japanese glass eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **238**, 1-19.
- Kearney, M., Jeffs, A. & Lee, P. (2008). Effect of salinity and temperature on the growth and survival of New Zealand shortfin, *Anguilla australis*, and longfin, *A. dieffenbachii*, glass eels. *Aquaculture Research* **39**, 1769-1777.
- Kleckner, R. C. & McCleave, J. D. (1985). Spatial and temporal distribution of American eel larvae in relation to North Atlantic Ocean current systems. *Dana* **4**, 67-92.
- Krueger, W. H. & Oliveira, K. (1997). Sex, size and gonad morphology of silver American eels, *Anguilla rostrata*. *Copeia* **2**, 415-420.
- Krueger, W. H. & Oliveira, K. (1999). Evidence for environmental sex determination in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environmental Biology of Fishes* **55**, 381-389.
- Kuhlmann, H. (1979). The influence of temperature, food, initial size, and origin on the growth of elvers (*Anguilla anguilla* L.). *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **174**, 59-63.

- Laflamme, S., Côté, C., Gagnaire, P. A., Castonguay, M. & Bernatchez, L. (2012). RNA/DNA ratios in American glass eels (*Anguilla rostrata*): evidence for latitudinal variation in physiological status and constraints to oceanic migration? *Ecology and Evolution* **2**, 875-884.
- Lamson, H. M., Cairns, D. K., Shiao, J.-C., Iizuka, Y. & Tzeng, W.-N. (2009). American eel, *Anguilla rostrata*, growth in fresh and salt water: implications for conservation and aquaculture. *Fisheries Management and Ecology* **16**, 306-314.
- Limburg, K. E., Wickström, H., Svedäng, H., Elfman, M. & Kristiansson, P. (2003). Do stocked freshwater eels migrate? Evidence from the Baltic suggests “Yes”. *American Fisheries Society Symposium* **33**, 275-284.
- Linton, E. D., Jónsson, B. & Noakes, D. L. G. (2007). Effects of water temperature on the swimming and climbing behaviour of glass eels, *Anguilla* spp. *Environmental Biology of Fishes* **78**, 189-192.
- Lucas, M. C., Baras, E., Thom, T. J., Duncan, A. & Slavík, O. (eds) (2008). *Migration of Freshwater Fishes*, Blackwell Science Ltd, Oxford, UK. 440 pages.
- Maxwell, S. E. & Delaney, H. D. (2004). *Designing Experiments and Analyzing Data: A Model Comparison Perspective*. Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates. 1104 p.
- McCleave, J. D. (2001). Simulation of the impact of dams and fishing weirs on reproductive potential of silver-phase American eels in the Kennebec River basin, Maine, USA. *National Aquatic Journal of Fisheries Management* **21**, 577-590.

- McCleave, J. D & Kleckner, R. C. (1982). Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* **40**, 262-271.
- McCleave, J. D. & Edeline, E. (2009). Diadromy as a conditional strategy: patterns and drivers of eel movements in continental habitats. *American Fisheries Society Symposium* **69**, 97-119.
- Miles, S. G. (1968). Rheotaxis of elvers of the American eel (*Anguilla rostrata*) in the laboratory to water from different streams in Nova Scotia. *Journal of the Fisheries Resource Board of Canada* **25**, 1591-1602.
- Morrison, W. E., Secor, D. H. & Piccoli, P. M. (2003). Estuarine habitat use by Hudson River American eels as determined by otolith strontium:calcium ratios. *American Fisheries Society Symposium* **33**, 87-99.
- Moser, M. L., Patrick, W. S., Crutchfield Jr, J. U. & Montgomery, W. L. (2001). Infection of American Eels, *Anguilla rostrata*, by an introduced nematode parasite, *Anguillicola crassus*, in North Carolina. *Copeia* **3**, 848-853.
- Moyle, P. B. & Cech, J. J. Jr. (2004). *Fishes: An introduction to ichthyology*. Pearson 5th edition. 725 p.
- Oliveira, K. (1999). Life history characteristics and strategies of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 795-802.
- Oliveira, K. & McCleave, J. D. (2002). Sexually different growth histories of the American eel in four rivers in Maine. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**, 203-211.

- Overton, A. S. & Rulifson, R. A. (2009). Annual variability in upstream migration of glass eels in a southern USA coastal watershed. *Environmental Biology of Fishes* **84**, 29-37.
- Poletto, J. B., Cocherell, D. E., Klimley, A. P., Cech Jr. J. J. & Fangue, N. A. (2013). Behavioural salinity preferences of juvenile green sturgeon *Acipenser medirostris* acclimated to fresh water and full-strength salt water. *Journal of Fish Biology* **82**, 671-685.
- Rockwell, L. S., Jones, K. M. M. & Cone, D. K. (2009). First record of *Anguillicoloides crassus* (Nematoda) in American Eels (*Anguilla rostrata*) in Canadian estuaries, Cape Breton, Nova Scotia. *The Journal of Parasitology* **95**, 483-486.
- Rodríguez, A., Gisbert, E., Rodríguez, G. & Castelló-Orvay, F. (2005). Histopathological observations in European glass eels (*Anguilla anguilla*) reared under different diets and salinities. *Aquaculture* **244**, 203-214.
- Schmidt, J. (1909). On the distribution of the freshwater eels (*Anguilla*) throughout the world. 1. Atlantic Ocean and adjacent region. *Meddr Kommn Havunders., Ser. Fisk.* **3**, 1-45.
- Schmidt, J. (1923). The breeding place of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 385, **211**, 179-208.
- Sola, C. (1995). Chemoattraction of upstream migrating glass eel *Anguilla anguilla* to earthy and green odorants. *Environmental Biology of Fishes* **43**, 179-185.
- Sola, C. & Tosi, L. (1993). Bile salts and taurine as chemical stimuli for glass eels, *Anguilla anguilla*: a behavioural study. *Environmental Biology of Fishes* **37**, 197-204.

- Sola, C., Spampanato, A. & Tosi, L. (1993). Behavioural responses of glass eels (*Anguilla anguilla*) toward amino acids. *Journal of Fish Biology* **42**, 683-691.
- Sola, C. & Tongiorgi, P. (1998). Behavioural responses of glass eels of *Anguilla anguilla* to non-protein amino acids. *Journal of Fish Biology* **53**, 1253-1262.
- Sorensen, P. W. (1986). Origins of the fresh water attractant(s) of migrating elvers of the American eel *Anguilla rostrata*. *Environmental Biology of Fishes* **17**, 185-200.
- Speare, D. J., Macnair, N. & Hammell, K. K. (1995). Demonstration of tank effect on growth indices of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) during an *ad libitum* feeding trial. *American Journal of Veterinary Research* **56**, 1372-1379.
- Sullivan, M. C., Wuenschel, M. J. & Able, K. W. (2009). Inter and intra-estuary variability in ingress, condition and settlement of the American eel *Anguilla rostrata*: implications for estimating and understanding recruitment. *Journal of Fish Biology* **74**, 1949-1969.
- Tesch, F.-W. (2003). The eel. 3rd edition. Blackwell Science Ltd., Oxford, United Kingdom. 408 p.
- Thibault, I., Dodson, J. J., Caron, F., Tzeng, W.-N., Iizuka, Y., & Shiao, J.-C. (2007). Facultative catadromy in American eels: testing the conditional strategy hypothesis. *Journal of Fish Biology* **71**, 1095-1112.
- Tongiorgi, P., Tosi, L. & Balsamo, M. (1986). Thermal preferences in upstream migrating glass-eels of *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology* **28**, 501-510.

- Tosi, L., Sala, L., Sola, C., Spampanato, A. & Tongiorgi, P. (1988). Experimental analysis of the thermal and salinity preferences of glass eels, *Anguilla anguilla* (L.), before and during the upstream migration. *Journal of Fish Biology* **33**, 721-733.
- Tosi, L., Sola, C., Spampanato, A. & Tongiorgi, P. (1989). The behaviour of glass eel of *Anguilla anguilla* toward salinity: discrimination and preferences. *Rivista Italiana di Acquacoltura* **24**, 219-223.
- Tosi, L., Spampanato, A., Sola, C. & Tongiorgi, P. (1990). Relation of water odour, salinity and temperature to ascent of glass eels, *Anguilla anguilla* (L.): a laboratory study. *Journal of Fish Biology* **36**, 327-340.
- Tosi, L. & Sola, C. (1993). Role of geosmin, a typical inland water odour, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L.) migration. *Ethology* **95**, 177-195.
- Tremblay, V. (2004). Stratégie de reproduction de l'anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata*) chez cinq sous-populations dans le bassin hydrographique du fleuve St-Laurent. Mémoire de maîtrise, Gestion de la faune et de ses habitats, Université du Québec à Rimouski, 50 pages
- Tremblay, V. (2005). COSEWIC Status report on the American eel *Anguilla rostrata* prepared for the Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada by Valérie Tremblay on behalf of the Canadian Eel Science Working Group. 43 pp.
- Tsukamoto, K. & Arai, T. (2001). Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Marine Ecology Progress Series* **220**, 265-276.

- Tzeng W.-N., Yu Tzu, W. & Wang, C-H. (1998). Optimal growth temperature of the American eel, *Anguilla rostrata* (Lesueur). *Journal of the Fisheries Society of Taiwan* **25**, 111-115.
- Tzeng, W.-N., Lizuka, Y., Shiao, J. C., Yamada, Y. & Oka, H. P. (2003). Identification and growth rates comparison of divergent migratory contingents of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Aquaculture* **216**, 77-86.
- Van den Thillart, G., Rankin, J. C. & Dufour, S. (2009). Spawning Migration of the European Eel: Reproduction Index, A Useful Tool for Conservation Management. Springer, Dordecht. 478 p.
- Verreault, G., & Dumont, P. (2003). An estimation of American eel escapement from the upper St. Lawrence River and Lake Ontario in 1996 and 1997. *American Fisheries Society Symposium* **33**, 243-251.
- Verreault, G., Dumont, P. & Mailhot, Y. (2004). Habitat losses and anthropomorphic barriers as a cause of population decline for the American eel, *Anguilla rostrata*, in the St-Lawrence watershed, Canada. ICES Annual Science Conference held September 22-25, Vigo, Spain. Preliminary report.
- Verreault, G., Dargere, W. & Tardif, R. (2009). American eel movements, growth, and sex ratio following translocation. In J. M. Casselman, & D. K. Cairns (Eds.), *Eels at the edges: Science, status and conservation concerns*. American Fisheries Society, *Symposium* **58**, 129-136.
- Wilson, J. M., Antunes, J. C., Bouça, P. D. & Coimbra, J. (2004). Osmoregulatory plasticity of the glass eel of *Anguilla anguilla*: freshwater entry and changes in branchial ion-transport protein expression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 432-442.

Wirth, T. & Bernatchez, L. (2003). Decline of North Atlantic eels: a fatal synergy?
Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences **270**, 681-688.

