

# Suivi de l'anguille jaune (*Anguilla anguilla*, L.) en pêche électrique sur le bassin de la Vilaine de 1998 à 2020.

## Monitoring of yellow eel (*Anguilla anguilla*, L.) by electrofishing in the Vilaine watershed from 1998 to 2020.

Cédric Briand<sup>a</sup>, Brice Sauvaget<sup>a</sup>, Gérard Eriau<sup>a</sup>

<sup>a</sup>EPTB Vilaine, boulevard de Bretagne, 56130 La Roche Bernard

---

### Résumé

Les densités ont été évaluées par pêche électrique sur des affluents de petite taille à des distances croissantes de l'estuaire. Elles ont d'abord augmenté de 1998 à 2001 avec la réouverture du bassin versant de la Vilaine à l'anguille. Elles ont ensuite diminué significativement à partir de 2003, jusqu'à un niveau minimum en 2011. Cette tendance a traduit la dégradation des recrutements fluviaux de civelles. A cette période, les opérations de transport de civelles n'ont pas compensé cette baisse.

A partir de la mise en place du plan de gestion anguille, le recrutement fluvial de civelles sur le bassin versant a très fortement augmenté.

On observe bien en réponse une augmentation des abondances de jeunes classes d'âge sur l'aval et l'intermédiaire du bassin (zone < 50 km et 50-100 km), à partir de 2013 : les densités augmentent globalement sans toutefois atteindre les niveaux de densité observés sur la période 1998-2002. Les biomasses sont en déclin sur les parties intermédiaires et amont et en augmentation sur les trois dernières années sur la partie aval.

Enfin, les pêches électriques sont aussi l'occasion d'une opération de marquage-recapture qui permet d'obtenir de précieuses informations sur la croissance des anguilles jaunes dans les cours d'eaux. Ces informations sont synthétisées et analysées.

L'ensemble des résultats est discuté, au regard des objectifs du plan régional de gestion des poissons migrateurs et de la compréhension de la dynamique du stock d'anguille à l'échelle du bassin de la Vilaine.

---

### Abstract

*Densities are collected on small tributaries located at increasing distance from the estuary. They have first increased from 1998 to 2001 with the re-opening of a migratory pathway for eel in the Vilaine watershed. They have then diminished rapidly from 2003 until a low level in 2011, and this trend is a consequence of the degradation of glass eel fluvial recruitment. At this time, tentative transport operations have not buffered the decline.*

*From the beginning of implementation of the eel management plan, glass eel fluvial recruitment on the Vilaine basin has been largely increased. We do observe an increase in young age classes in the downstream part of the basin (area < 50 km and 50-100 km) from 2013 : densities show an overall increasing trend without reaching the levels observed during the 1998-2002 period. Biomasses are declining on intermediate and upstream sectors and increasing for the last three years on the downstream sector.*

*Finally, electrofishing operations are also offering the means for a marking-recapture operation which allows to gather valuable information on eel growth in the Vilaine tributaries. This information is analysed and synthesized.*

*The whole result are discussed, in the perspective of the regional plan of management of migratory species and to understand the eel stock dynamics at the scale of the vilaine watershed.*

**Mots clés:** anguille, pêche électrique, marquage, pit-tag Yellow eel, electrofishing, marking recapture, pit tag

---

## Sommaire :

<b>1 Matériel et méthodes</b>	<b>2</b>
1.1 Méthode de pêche	2
1.2 Traitement des données	3
1.3 Analyses statistiques	3
1.4 Marquage recapture des anguilles	3
<b>2 Résultats</b>	<b>3</b>
2.1 Recrutement estuarien	3
2.2 Recrutement fluvial	3
2.3 Tendances de la population d'anguilles	4
2.4 Marquages recaptures	7
<b>3 Discussion</b>	<b>8</b>
<b>4 Conclusion</b>	<b>10</b>
<b>5 Annexes</b>	<b>12</b>

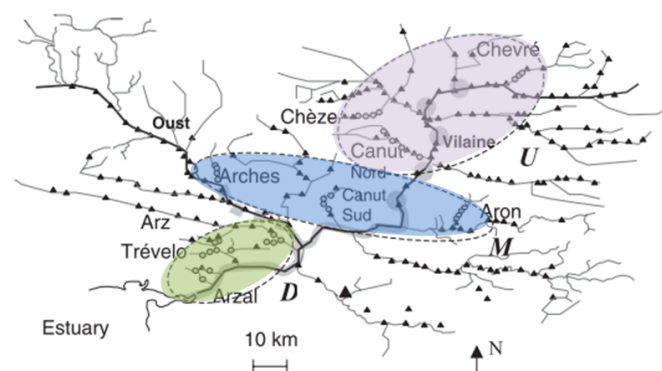


FIGURE 1 – Vue schématique du bassin de la Vilaine, les trois zones colorées correspondent aux trois classes de distance de l'estuaire.

### 1.1. Méthode de pêche

Sur 46 stations de pêche électrique prospectées sur le bassin versant de la Vilaine chaque année entre fin août et novembre de 1998 à 2005 (BRIAND *et al.*, 2006), une sélection de 19 stations situées sur 10 affluents a été conservée à partir de 2007 (Figure 1). La méthode de pêche est standardisée. Les pêches électriques sont effectuées à l'aide d'un matériel de type Héron. Le courant utilisé est continu. Les secteurs de pêche couvrent approximativement une surface de pêche de 100 m<sup>2</sup>. Ils sont délimités et marqués de manière à prospecter le même secteur d'une campagne de pêche sur l'autre. Une attention particulière a été portée à la continuité des équipes de pêche depuis le début des opérations et que le protocole de pêche soit équivalent d'une année sur l'autre. L'anode est placée à intervalles réguliers de manière à prospecter l'ensemble de la surface du secteur de pêche. Une fois le courant appliqué, l'électrode est maintenue en place pendant au minimum 30 secondes, plus si une anguille détectée n'est pas encore capturée. La capture des anguilles est effectuée par deux pêcheurs, équipés d'une épuisette large à cadre métallique avec le bord inférieur droit de 60 cm de large avec des mailles de 2 mm ; et d'une petite épuisette à main ronde ou carrée avec des mailles de 2 mm. Cet équipement peut varier en fonction des circonstances. Les grandes épuisettes sont surtout efficaces dans les secteurs où le débit est important et la visibilité réduite. Lorsque le débit est faible ou nul, les grandes épuisettes ne sont pas utilisées. Les épuisettes secondaires peuvent être remplacées par des petites épuisettes rectangulaires utilisées dans la biométrie lorsque le cours d'eau pêché est en étiage sévère, et qu'il est nécessaire de « chasser » les anguillettes dans les interstices des pierres sur les radiers. Les stations pêchées font l'objet d'un inventaire complet de la faune piscicole présente. Le nombre d'anguilles collectées par point est noté par un opérateur en rive, qui est également chargé de contrôler le temps de pêche.

## Introduction

### 1. Matériel et méthodes

Pour cette étude, le bassin versant a été séparé en trois classes de distance (rkm = kilomètres de rivière) :

**la zone aval** située à moins de 50 kilomètres de rivière du barrage d'Arzal (50 rkm) est formée principalement par des affluents connectés au bief aval de la Vilaine sous influence directe du barrage d'Arzal. Le cours principal de la Vilaine forme un bief de 30-150 m de large, en connexion avec les marais de Redon.

**la zone intermédiaire** est composée de secteurs situés entre 50 et 100 kilomètres de rivière du barrage d'Arzal (50-100 rkm). Les affluents échantillonnés comportent le Canut Sud, séparé de la Vilaine aval par un barrage, et le ruisseau de l'Aron accessible après deux barrages. Le troisième, le ruisseau des Arches, est plus difficile d'accès pour les anguilles. Il est localisé sur l'Oust et est séparé par 6 barrages de navigation de la Vilaine aval. Cet axe a été entièrement équipé de passes à anguilles en 2003.

**la zone amont** (100 rkm) comprend des affluents connectés à l'axe de la Vilaine. Les points d'échantillonnage sont localisés entre 110 et 165 kilomètres du barrage d'Arzal. En 1999 et 2000, 13 passes à anguilles ont été construites sur les barrages de navigation de la Vilaine, facilitant l'accès aux affluents du Canut Nord et de la Chèze. Elles ont aussi facilité l'accès au Chevré situé en amont de Rennes, bien que trois barrages soient restés non équipés pour l'accès à cette rivière. Une passe à anguilles située sur le troisième barrage de la Vilaine (la Molière) a été arrachée durant la crue de l'hiver 2000 et reconstruite en 2006.

### 1.2. Traitement des données

Les migrations vers le fleuve sont analysées en faisant la somme :

- des montées de civelles aux passes,
- des migrations d’anguilles jaunes,
- des opérations de transport qu’elles soient effectuées par l’IAV ou par le CRPMEM. Dans tous les cas, les mortalités lors des transports ne sont pas incluses,
- des migrations dans l’écluse.

Les densités sont évaluées comme suit :

$$D = \frac{N_{CS}}{\text{surface}}$$

où  $N_{CS}$  correspond aux nombres évalués par la méthode des enlèvements successifs de Carle&Strubb (Ogle, 2013; Carle et Strub, 1978) à partir des effectifs pêchés sur chaque station  $N$  et la surface correspond à la surface mouillée de la station de pêche. L’efficacité de pêche  $\Phi$  est calculée à partir de l’effectif Carle&Strubb  $N_{CS}$  et de l’effectif au premier passage  $N_{p1}$  :

$$\Phi = \frac{N_{p1}}{N_{CS}}$$

Les biomasses d’anguilles estimées  $B_e$  par station sont calculées à partir des biomasses :

$$B_e = B \times \frac{D}{N}$$

Les densités de chaque classe de taille  $\tau$  sont calculées comme suit :

$$D_\tau = N_\tau \times \frac{N_{CS}}{N \times \text{surface}} = N_\tau \times \frac{D}{N}$$

Les densités par classe d’âge sont calculées grâce à la clé taille-âge élaborée par Mounaix (Mounaix, 1992) complétée par des anguilles prélevées en 1998 et 1999 dans les cours d’eaux (Briand et al., 2006).

### 1.3. Analyses statistiques

Les densités d’anguilles sont log transformées pour normaliser la distribution (Shapiro-Wilks  $p > 0.1$ ). Une analyse de variance simple est appliquée en utilisant la formule :

$$\log(D) \approx a + s + m + \epsilon_s$$

pour laquelle la station  $s$  correspond à la station de pêche, le mois  $m$  correspond au mois divisé en deux catégories avant septembre et après octobre, et l’année  $a$  correspond à l’année de pêche. Les données sont analysées par un modèle linéaire mixte (Pinheiro et al., 2013) avec un lien identité et une distribution normale, pour lequel une variation de la variance en fonction de la station est appliquée

$\epsilon_s = N(0, \sigma_s^2)$   $s = 1, \dots, 19$  (Zuur et al., 2009). La significativité des différentes variables -classe de distance à la mer, affluent, station ou mois- est évaluée à l’aide du critère d’Akaike (AIC) ou du ratio des log-vraisemblance lorsque les modèles sont structurellement emboîtés. Un test post hoc de Tukey est appliqué aux densités pour grouper les années semblables. L’évolution de la densité en anguilles et des biomasses est analysée par zone (classe de distance du barrage) et par âge. Les tendances de densité sont analysées ainsi que la moyenne par secteur de distance. Cette moyenne est comparée à la valeur de référence de 0.3 anguille.m<sup>-2</sup> fixée par le PLAGEPOMI pour les parties aval des cours d’eaux.

### 1.4. Marquage recapture des anguilles

Le marquage des anguilles a été effectué par pit tag à l’aide d’un injecteur manuel sur toutes les anguilles de plus 30 cm capturées sur les stations. Les pits tags ont été placés dans la cavité abdominale. Ils sont passés dans une solution de chlorhexidine diluée à 0.5 % dans l’eau avant d’être implantés. Les anguilles de taille susceptible d’être recapturées après avoir été marquées > 30 cm ont été testées pour le marquage. Sur certaines stations, une prospection est effectuée en dehors de la station pour rechercher les anguilles de plus de 30 cm, les tester pour un marquage éventuel, et les marquer. Ces anguilles sont alors traitées à part dans les données de pêche mais sont intégrées aux stations de pêche.

## 2. Résultats

### 2.1. Recrutement estuarien

Les captures totales de la pêcherie sont passées de 57 tonnes en 1981 à 2.6 tonnes en 2009 (Tableau 1). Avant l’adoption du plan de gestion, les captures étaient essentiellement contraintes par la durée de la saison de pêche (Briand, 2009). Après cette date, elles sont plus le reflet des contraintes du quota et du marché pour la civelle, avec la fermeture à l’export par la CITES à partir de 2010.

### 2.2. Recrutement fluvial

Le recrutement fluvial vers le bassin versant est composé majoritairement du stade civelle, variant annuellement de 0.026 en 2010 à 7.054 millions de civelle par an en 2013. Le nombre d’anguilles jaunes comptées sur les passes a varié de 878 à 144 992 entre la plus mauvaise année 2005 et la meilleure 2013. Les données reportées pour le recrutement d’anguille jaune sur le bassin sont présentées différemment avec un calcul par cohorte, qui prend en compte l’âge des anguilles lors de leur passage. Les effectifs d’anguilles jaunes varient alors entre 1 032 et 202 503 (Figure 2) (Briand et al., 2017). Entre 2000 et 2005, les captures lors des pêches expérimentales ont lissé la chute du recrutement fluvial sans la compenser pleinement (Figure 2). L’augmentation de la migration des anguilles jaunes

TABLEAU 1 – Captures de la pêcherie de civelles d’Arzal de 1995 à 2020, sources : 1= Affaires Maritimes (données mareyeurs), 2= De Casamajor Briand 2009 (OFIMER), 3= Comité des pêches maritimes Auray-Vannes, 4=télécapêche Vilaine (Comité des pêches maritimes Auray-Vannes). La date d’arrêt correspond à la date de fermeture de la pêche en fin de saison.

Année	Capture (t)	Source	Arrêt
1995	29.50	1	30-avr
1996	22.40	1	15-avr
1997	22.60	1	30-avr
1998	17.50	1	06-avr
1999	14.93	1	05-avr
2000	13.94	1	15-avr
2001	7.93	1	30-mars
2002	14.51	1	23-mars
2003	9.14	1	23-mars
2004	7.26	1	27-mars
2005	6.72	1	20-mars
2006	6.99	1	23-mars
2007	6.78	1	11-mars
2008	4.57 (4.2)	3 (2)	11-mars
2009	2.61	3	31-mars
2010	3.03	3	30-avril
2011	3.92	3	30-avril
2012	2.99	3	30-avril
2013	2.10	4	30 avril
2014	2.68	4	30 avril
2015	4.86	4	30 avril
2016	4.62	4	30 avril
2017	5.87	4	30 avril
2018	6.53	4	30 avril
2019	5.13	4	14 mars
2020	3.45	4	22 mars

après 2005 est concomitante avec l’arrêt des pêches scientifiques de civelles après la saison de pêche professionnelle (en bleu sur la Figure 2). Les faibles migrations de civelles de 2009, 2011 et 2015 sont la conséquence de la fermeture tardive de la saison de pêche professionnelle (Figure 2). Entre 2012 et 2016 l’augmentation du recrutement fluvial reflète à la fois l’augmentation du recrutement global (Figure 16), les transports, la diminution forte de la pêche, et les manoeuvres d’écluse au barrage d’Arzal. La même figure est reportée en kg pour les civelles (Figure 3).

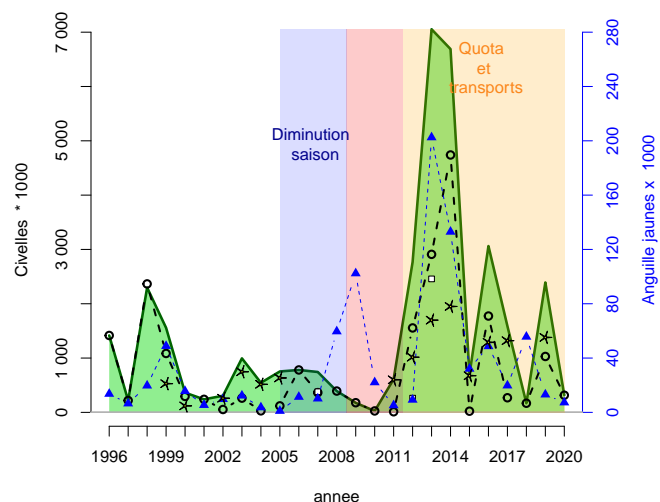


FIGURE 2 – Migrations d’anguilles jaunes (–Δ–) et de civelles (–o–) en effectif sur la passe au barrage d’Arzal, civelles pêchées et transportées (★) et estimation de la migration de civelles lors des manoeuvres d’écluse entre 1996 et 2011 (□). En vert, somme du recrutement fluvial de civelles.

### 2.3. Tendances de la population d’anguilles

Pour l’analyse des résultats obtenus par pêche électrique depuis 1998, seules les stations prospectées à chaque campagne ont été conservées, soit 19 au total (9 pour le Morbihan et 10 pour l’Ille-et-Vilaine). L’efficacité de pêche varie entre 0.51 et 0.75 (Tableau 2).

La densité moyenne par station est passée de 0.75 (+0.38) anguille.m<sup>-2</sup> en 1998 à 0.88 (+0.42) anguille.m<sup>-2</sup> en 2000 avant de chuter rapidement à 0.34 (+0.1) anguille.m<sup>-2</sup> en 2003. Après un minimum de 0.17 (+0.07) anguille.m<sup>-2</sup> en 2011, elle augmente jusqu’en 2014 à 0.46 (+0.29) anguille.m<sup>-2</sup> (Tableau 2 et Figure 4). Entre 2015 et 2020 elle varie entre 0.21 en 2017 et 0.57 en 2018.

L’examen des résidus du modèle glm (1)  $\log(D) \approx a + s + m + \epsilon_s$  (modélisation des densités en fonction du mois, de l’année et du site) montre qu’il existe une variabilité résiduelle différente en fonction des sites (Figure 14 en annexe). Un modèle mixte (2) incluant une variation de la dispersion des résidus en fonction des sites  $\epsilon_s = N(0, \sigma_s^2)$   $s = 1, \dots, 19$

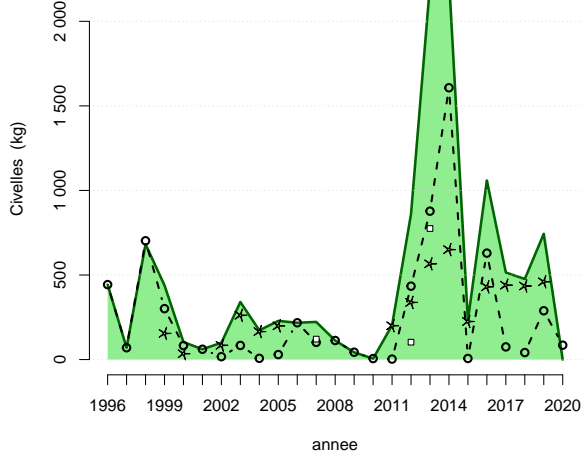


FIGURE 3 – Migrations de civelles (en kg) (-o-) sur la passe au barrage d’Arzal, civelles pêchées et transportées (★) et estimation de la migration de civelles lors des manœuvres d’écluse entre 1996 et 2011 (□). En vert, somme du recrutement fluvial (anguilles jaunes non comprises).

TABLEAU 2 – Densité  $\hat{D}$  (D) et biomasses moyennes  $B_e$  en anguilles (méthode Carle et Strub) et efficacité de pêche  $\Phi$  calculées pour les 19 stations prospectées entre 1998 et 2020. Les intervalles de confiance (IC) sont à 0.05.

Nb	annee	D	IC D	$\Phi$	IC $\Phi$	$B_e$	IC $B_e$
18	1998	0.75	0.38	0.51	0.07	17.04	4.46
19	1999	0.73	0.35	0.54	0.09	18.29	6.57
19	2000	0.88	0.42	0.59	0.11	19.10	5.86
19	2001	0.78	0.28	0.60	0.09	18.97	6.64
19	2002	0.58	0.29	0.56	0.12	13.21	4.65
19	2003	0.34	0.10	0.69	0.09	8.92	3.07
19	2005	0.23	0.09	0.75	0.11	8.31	4.03
19	2007	0.22	0.10	0.73	0.09	11.57	8.61
19	2009	0.22	0.08	0.66	0.12	8.90	3.43
19	2011	0.17	0.07	0.62	0.10	6.08	2.56
19	2013	0.28	0.11	0.57	0.10	8.90	4.36
19	2014	0.46	0.29	0.57	0.10	9.51	4.85
19	2015	0.31	0.13	0.60	0.11	5.23	2.29
19	2016	0.44	0.24	0.62	0.14	5.16	2.89
19	2017	0.21	0.11	0.56	0.10	4.83	2.50
19	2018	0.57	0.32	0.62	0.14	6.10	2.62
19	2019	0.40	0.21	0.58	0.13	5.20	2.41
19	2020	0.52	0.29	0.53	0.09	5.85	2.06

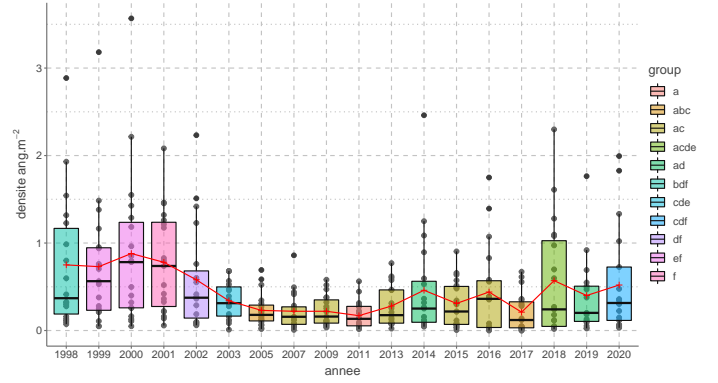


FIGURE 4 – Classement des densités en fonction des années, test Post hoc de Tukey sur le modèle  $\log(dens) \sim a + s + \epsilon(ss)$ , avec  $\epsilon(s) \sim N(0, \sigma_s^2)$  a=année, s=stations, groupes classés au seuil de 0.05. Les moyennes du tableau 2 sont représentées par des croix rouges.<sup>1</sup>

(Zuur et al., 2009) est construit pour tenter d’homogénéiser les résidus. Le test du rapport de vraisemblance entre les modèles mixte et le glm est hautement significatif. Ceci indique que le modèle avec une variance différente entre sites est meilleur et nous conduit à rejeter l’hypothèse que les variances sont toutes égales. La comparaison des différents modèles mixtes ((2) (3) et (4), Tableau 7) montre que le modèle incluant un effet site, un effet année et un effet mois est le meilleur modèle car l’AIC est le plus faible (Tableau 7 en annexe, modèle (2)). Un modèle regroupant uniquement les données par classes de distance<sup>2</sup> est moins performant qu’un modèle incluant un effet station.

Les densités ont diminué de manière significative entre 2000 et 2003, et les années 2007 à 2013 sont significativement plus faibles que les densités de 1998 à 2003 (Tukey Post hoc test, groupes séparés au seuil de 0.05) (Figures 4, Tableau 2). En 2013, la densité moyenne de l’ensemble des stations est repassée au dessus de la cible de gestion pour la zone à moins de 50 km de l’estuaire avec 0.33(0.27) anguille.m<sup>-2</sup>. La densité s’approche également du seuil pour la zone intermédiaire (50-100 rkm 0.27(0.24) anguille.m<sup>-2</sup>) (Tableau 3).

L’évolution de la biomasse moyenne montre une diminution moins marquée que celle des densités avec des valeurs assez stables entre 1998 et 2001 avec 17.04 (+4.46) et 18.97 (+6.64) g.m<sup>-2</sup> puis en chute de 2005 jusqu’en 2017 à 4.83 (+2.5) g.m<sup>-2</sup> (Tableau 2 et Figure 5) avant une réaugmentation de 2018 à 2020 à 5.85 (+2.06).

Le déclin en densité intervient pour toutes les catégories de distance à la mer mais semble intervenir plus précocement lorsqu’on se rapproche de l’estuaire (Figure 6, Tableau 3). Comme pour les densités, la chute des biomasses est d’autant moins marquée que l’on s’éloigne du barrage d’Arzal (Figure 7, Tableau 4).

Les densités d’anguilles d’âge 0 et 1 semblent remonter vers

2. Ce modèle n’est pas présenté ici

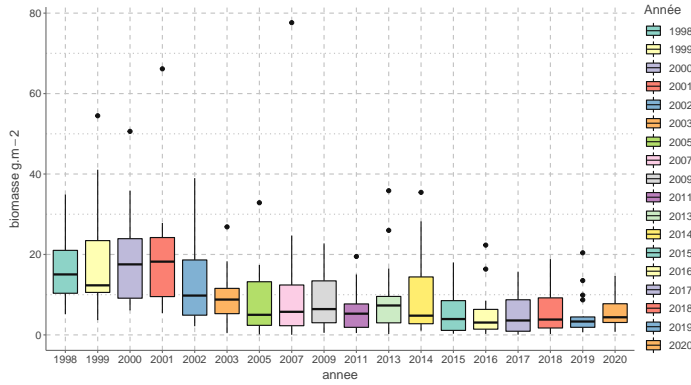


FIGURE 5 – Evolution des biomasses d’anguilles en fonction de l’année.

TABLEAU 3 – Densités moyennes en anguilles (en anguille.m<sup>-2</sup>) en fonction de la distance + - intervalles de confiance à 0.05.

annee	<50rkm	50-100rkm	>100rkm
1998	1.3(0.82)	0.68(0.68)	0.17(0.1)
1999	0.85(0.32)	1.15(1.15)	0.18(0.14)
2000	1.36(0.99)	1.04(0.68)	0.17(0.11)
2001	0.83(0.45)	0.87(0.83)	0.62(0.53)
2002	0.5(0.42)	0.92(0.92)	0.35(0.24)
2003	0.3(0.1)	0.42(0.31)	0.32(0.24)
2005	0.18(0.16)	0.32(0.28)	0.2(0.09)
2007	0.14(0.1)	0.35(0.31)	0.2(0.18)
2009	0.22(0.16)	0.32(0.19)	0.13(0.13)
2011	0.16(0.1)	0.28(0.22)	0.09(0.07)
2013	0.33(0.27)	0.27(0.24)	0.21(0.2)
2014	0.87(0.76)	0.32(0.36)	0.14(0.12)
2015	0.52(0.23)	0.26(0.25)	0.1(0.11)
2016	0.76(0.57)	0.41(0.42)	0.09(0.14)
2017	0.29(0.22)	0.23(0.26)	0.08(0.12)
2018	0.87(0.56)	0.64(0.9)	0.13(0.11)
2019	0.46(0.29)	0.45(0.7)	0.2(0.2)
2020	1.11(0.8)	0.29(0.28)	0.2(0.18)

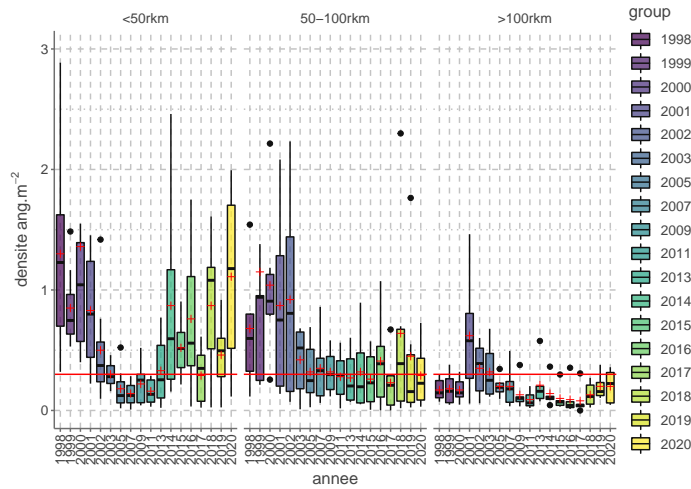


FIGURE 6 – Distribution des densités d’anguilles par classe de distance pour les pêches électriques de 1998 à 2020. Les box plot représentent le premier et le troisième quartile, et l’axe central la médiane des densités d’anguilles obtenues pour les pêches de chaque année. Les barres d’erreur correspondent aux données comprises dans 1.5 fois l’écart interquartile. Les points au-delà représentent des ”outliers” et sont représentés individuellement. L’axe rouge représente le seuil fixé actuellement dans le plan de gestion (0.3 anguille.m<sup>-2</sup>). Les croix rouges correspondent aux densités moyennes. *Attention les pêches électriques ont eu lieu tous les ans de 1998 à 2003, tous les 2 ans de 2003 à 2013 avant de reprendre à une fréquence annuelle.*

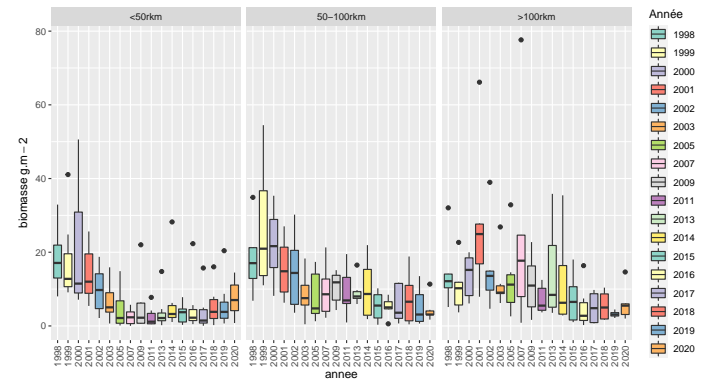


FIGURE 7 – Biomasses moyennes d’anguilles par classe de distance pour les pêches électriques de 1998 à 2020. Les barres d’erreur correspondent aux données comprises dans 1.5 fois l’écart interquartile. *Attention les pêches électriques ont eu lieu tous les ans de 1998 à 2003, tous les 2 ans de 2003 à 2013 avant de reprendre à une fréquence annuelle.*



TABLEAU 4 – Biomasses moyennes en anguilles (en g.m<sup>-2</sup>) en fonction de la distance + - intervalles de confiance à 0.05.

annee	<50rkm	50-100rkm	>100rkm
1998	18.27(7.79)	18.58(13.11)	14.32(9.73)
1999	17.64(10.72)	26.77(18.24)	10.56(7.2)
2000	21.27(15.55)	22(10.69)	13.66(6.43)
2001	14.27(6.92)	15.65(8.65)	27.77(21.29)
2002	9.77(6.17)	14.69(11.03)	15.76(12.62)
2003	6.74(5.01)	8.51(6.4)	11.89(7.89)
2005	4.61(5.37)	8.05(7.52)	12.91(11.27)
2007	2.43(2.1)	9.54(7.57)	24.26(29.2)
2009	5.52(7.12)	10.48(4.75)	11.27(8.46)
2011	2.48(2.5)	9.23(7.11)	7.13(4.13)
2013	3.85(4.62)	9.25(3.95)	14.42(13.98)
2014	6.88(8.85)	9.94(8.67)	12.13(13.6)
2015	3.31(2.49)	5.35(4.24)	7.35(7.1)
2016	5.27(7.13)	5.06(3.63)	5.11(6.34)
2017	3.95(5.09)	5.92(6.62)	4.99(5.27)
2018	5.49(5.02)	7.43(7.57)	5.48(4.19)
2019	6(6.35)	5.21(5.57)	3.21(1.54)
2020	7.49(5.44)	4.45(3.66)	6.25(6.17)

des niveaux proches des niveaux observés au début du suivi entre 1998 et 2001. (Figures 8, 13 en annexe, Tableau 8). Pour les âges 2 à 4+, il y a globalement une baisse.

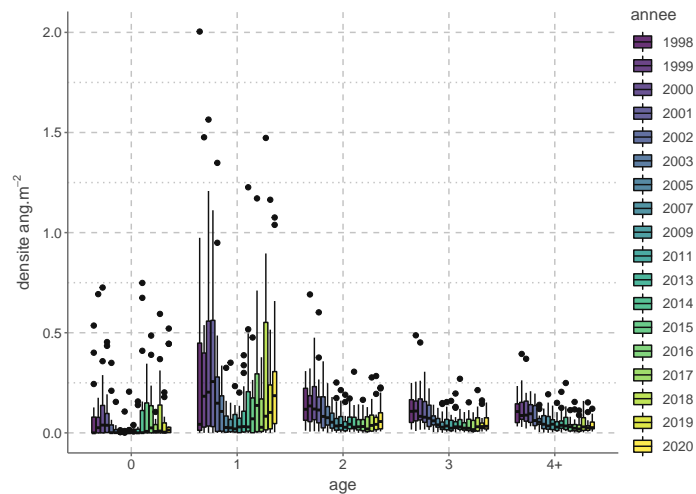


FIGURE 8 – Tendence des densités en fonction de l’âge des anguilles (reconstituée à l’aide d’une clé taille âge) pour les pêches électriques de 1998 à 2020. *Attention les pêches électriques ont eu lieu tous les ans de 1998 à 2003, tous les 2 ans de 2003 à 2013 avant de reprendre à une fréquence annuelle.*

La clé taille-âge utilisée doit être considérée avec précaution car il n’y a pas eu de vérification des données de croissance.

#### 2.4. Marquages recaptures

Les recaptures et marquages effectués de 2009 à 2020 sont indiqués au Tableau 5. Les croissances des anguilles marquées sont assez faibles avec en moyenne 19.0 mm par an. Certaines anguilles n’ont pas grandi du tout alors que

TABLEAU 5 – Marquage et recaptures.

	lecture	pose
2009	12	87
2011	19	65
2013	28	62
2014	25	72
2015	19	42
2016	17	37
2017	14	32
2018	17	46
2019	10	27
2020	4	40

d’autres ont gagné 60 mm (Figures 9 et 10). En excluant les anguilles ayant perdu du poids entre deux opérations de marquage (15 anguilles sur 115), les croissances annuelles s’établissent à 21.6 mm.

Le taux de recapture des anguilles est de 33 %.

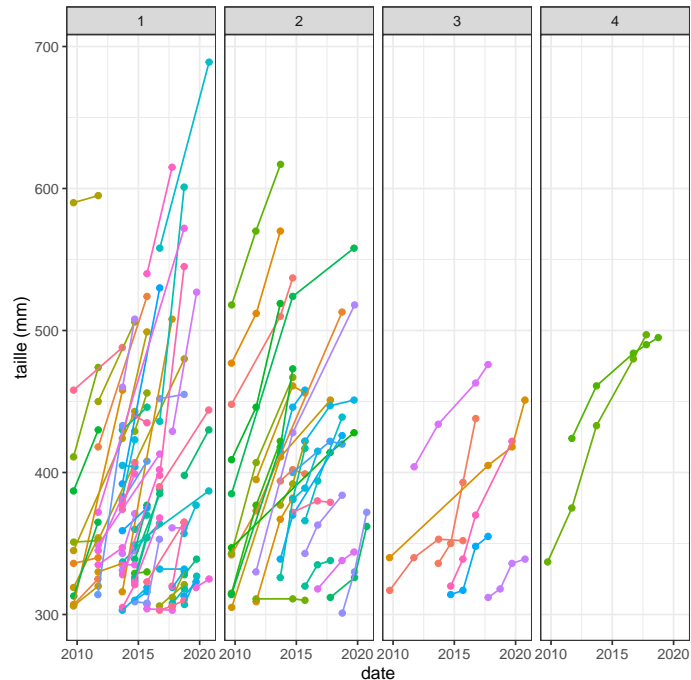


FIGURE 9 – Evolution de la taille des anguilles marquées, en fonction du nombre de recaptures.

Il est possible qu’un effet ”marquage” apparaisse chez certaines anguilles avec des croissances plus faibles pour certains individus lors des deux premières années voire des pertes de poids (Figure 11). Cet effet peut être testé par l’inclusion d’une tendance non linéaire (gam) pour l’année, il n’est pas significatif.

La croissance est très variable mais il est difficile de trouver un facteur expliquant clairement la variation observée. Il y a un effet station significatif avec des croissances plus fortes pour certaines stations (Figure 12), mais la distance n’est pas significative quand on la teste seule. Par contre, ni le

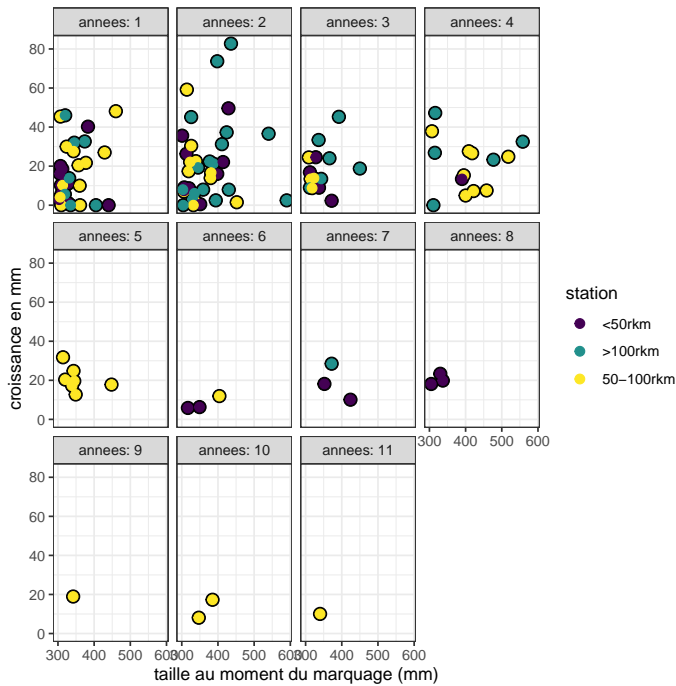


FIGURE 10 – Croissance annuelle des anguilles marquées en fonction du nombre d’année entre le marquage et la recapture.

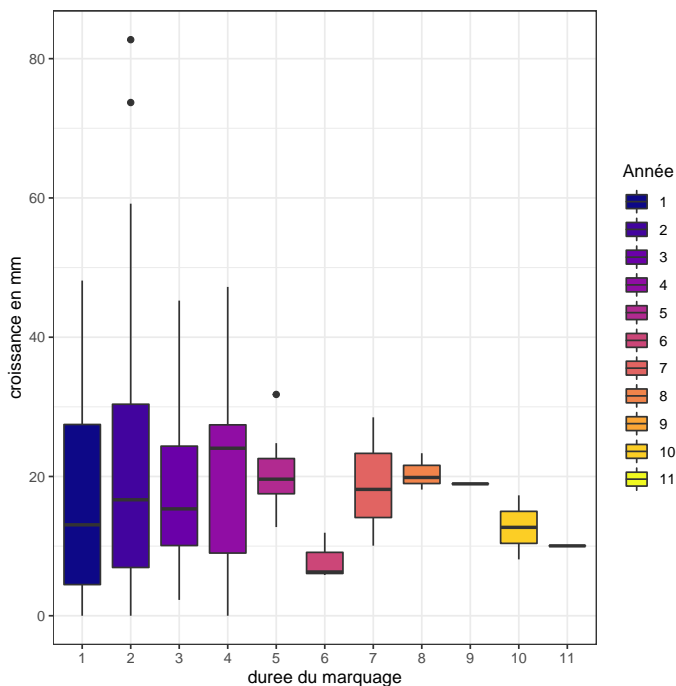


FIGURE 11 – Croissance annuelle des anguilles marquées en fonction de la durée du marquage.

délai en années après le marquage, ni la taille de départ au marquage, ni la zone (en grande classe de distance) ne sont significatives dans l’analyse de variance du modèle (Tableau 6).

	Sum Sq	Df	F values	Pr(>F)
station	13799.57	16	6.44	0.0000
Residuals	13132.50	98		

TABLEAU 6 – Test statistique (Anova) des variables du modèle croissance annuelle  $\sim$  station, où *station* correspond la station de pêche. Deux autres facteurs, année et taille au moment du marquage, ont été testés, ils ne sont pas significatifs.

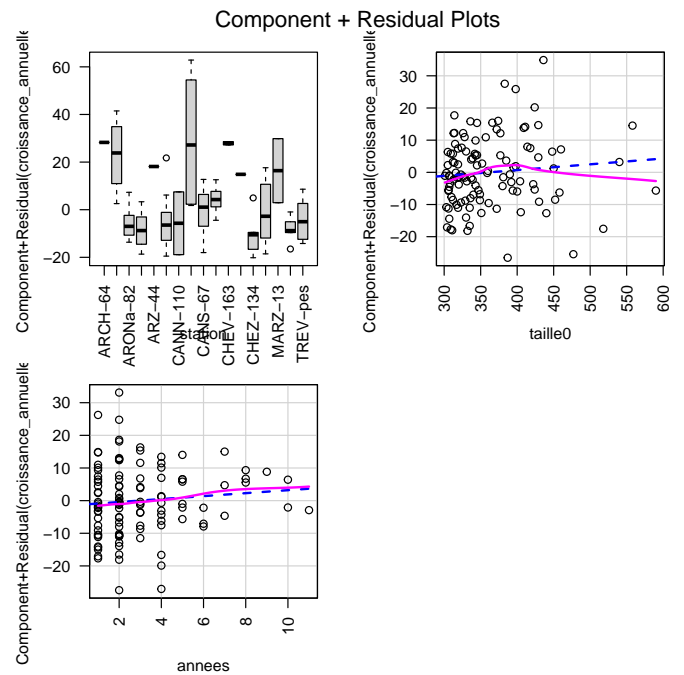


FIGURE 12 – Graphique de composant et résidus (CR plot) du modèle glm croissance année + station + taille0, où *annees* représente le nombre d’années entre le marquage et la recapture, *taille0* la taille au moment du marquage, et *station* la station de pêche. Ce graphique indique quelle est la moyenne des tendances (ligne rose) et l’effet ajusté (ligne bleue pointillée). Il permet de détecter des effets non linéaires (ici il n’y en a pas, l’écart de la ligne rose pour les grandes tailles (effet *taille0*) traduit surtout le manque de points). Il montre aussi les résidus par station de pêche, on constate que le modèle calcule des moyennes différentes entre stations, mais aussi que la variabilité des croissances est différente entre les stations.

### 3. Discussion

Les densités moyennes, qui étaient passées, depuis 2005, en dessous de la cible de  $0.3 \text{ anguille.m}^{-2}$  affichée dans le plan de gestion, sont remontées au dessus de cette cible à partir de 2015 (Figure 4, Tableau 2).

Les biomasses d’anguilles sont par contre en chute continue sur les secteurs intermédiaires et amont. Elles augmentent



en aval mais restent en deçà des valeurs observées entre 1998 et 2002 (Figures 5 et 7).

Les densités de 2017 et 2019 laissent suspecter un effet de l'étiage sévère sur certaines stations aval, où les recaptures ont été très faibles (ruisseau de la Bouloterie, Canut Nord et Arzal, ruisseau des Arches proches de la rupture d'écoulement).

Globalement, l'examen des densités après 2011 montre que ces dernières ont ré-augmenté à des niveaux proches de ceux de 1998 à 2012 sur la partie aval. Elles restent plus faibles sur le secteur intermédiaire alors qu'on aurait pu s'attendre à un effet marqué des transports. L'analyse de la fréquence en âge des captures montre bien qu'il y a eu des vagues de migration de jeunes anguilles, mais cette augmentation ponctuelle ne se retrouve que très peu par la suite dans les densités d'anguilles d'âge 2 et 3 (Figure 8).

Il est difficile d'expliquer les résultats obtenus. L'hypothèse selon laquelle il puisse y avoir un effet plus faible de la gestion par des effets densités dépendants est contredite par l'examen des biomasses d'anguilles des stations qui sont bien plus faibles qu'en 1998-2002, ainsi que par les densités d'anguilles d'âge 2, 3 et 4 qui sont inférieures à celles de la période 1998-2000 et ce quels que soient les secteurs.

Une explication possible des mauvais résultats observés peut être donnée par la mauvaise survie de certains lots de civelles transportées, par exemple pour la cohorte de 2011 (Mazel et al., 2011). L'absence d'effet détectable des opérations de transport sur les densités observées en pêche électriques avaient déjà été analysée et discutée dans Briand et Sauvaget (2011). Il faut également constater que la gestion par quota a produit 4 années sur 11 entre 2009 et 2020 un recrutement fluvial négligeable au niveau des passes d'Arzal. L'absence de recrues pour ces années n'est probablement pas compensée par les montées importantes des autres années. Il est possible que de grosses vagues de migration de civelles subissent une mortalité plus importante que des passages continus. Il est possible également que les anguilles transportées ne se dirigent pas vers les affluents.

Dans les faits, le transport de civelles à proximité d'affluents se traduit dans certains cas par des augmentations ponctuelles des densités, dans d'autres cas ils ne sont pas détectables immédiatement, dans tous les cas les tailles d'anguilles observées restent faibles, il est possible que la croissance soit beaucoup plus faible que celle utilisée dans la classification par âge.

- Vilaine aval 2011, 2012, 2013  $\iff$  Augmentation ponctuelle de Trévelo, Arzal et Marzan - bien en deçà des valeurs des années 1990. Il est difficile d'attribuer cette augmentation au recrutement par la passe ou par les transports après 2019.
- Oust et Aff 2014  $\iff$  Arz (augmentation 2014 - forte variabilité) et Arches (très faible augmenta-

tion après 2018).

- Vilaine entre Guipry et Molière 2015  $\iff$  Canut Nord, forte augmentation en 2018, Aron augmentation à partir de 2018.
- Vilaine entre Bourg des Comptes et Champcours 2016  $\iff$  Canut Nord forte augmentation en 2018, Seiche (nouvelles stations)- densités importantes observées sur radier en 2019.
- Vilaine confluence Oust à Malon 2017  $\iff$  Canut Sud (augmentation en 2019) et Aron (augmentation en 2016...).

Il reste évidemment possible que des effets locaux jouent sur les densités d'anguilles des rivières échantillonnées, et que l'absence d'augmentation de densité soit par exemple due à des accessibilités migratoires diminuées, mais les éléments à notre disposition indiquent plutôt une transparence migratoire accrue à l'échelle des bassins, et les différentes rivières de l'aval du bassin semblent donner un signal globalement cohérent.

La croissance mesurée par pit tag est faible, de l'ordre de 20 mm par an. Comme elle est dérivée de données de marquages pit tag, elle ne concerne que des anguilles de taille supérieure à 30 cm. La durée entre le marquage et la recapture n'explique pas la variation de croissance annuelle (Figure 12). La taille au moment du marquage n'explique pas non plus la croissance. Il est difficile d'analyser les croissances des grandes anguilles car seules quatre anguilles marquées de plus de 50 cm ont été recapturées.

Il est possible que les anguilles à croissance plus rapide soient déjà parties du bassin. Les croissances moyennes calculées pour les femelles à partir du modèle de Daverat et al. (2011) sont de 75, 60 et 38 mm par an pour les âges 5, 10 et 20<sup>3</sup>. Ces valeurs indiquent des croissances beaucoup plus fortes que celles trouvées sur les stations de la Vilaine. Cependant, les croissances annuelles calculées par le modèle de Von Bertalanffy sur la Chèze en 1990 (Mounaix, 1992) sont seulement de 5-10 mm par an pour les anguilles de plus de 5 an. De même, les résultats obtenus sur le Seucate (petit affluent sur le bassin de la Dordogne) montrent que les croissances passent de 50 mm par an en milieu fluvial large à 20 mm par an sur les affluents (Daverat, com. pers.).

Il existe un effet station très net dans les croissances avec des croissances fortes observées sur le ruisseau des Arches, le Canut Nord et le Chevré, c'est à dire les secteurs les plus amont où les densités sont les plus faibles. Pour autant, la prise en compte de la distance à la mer dans le modèle n'est pas significative, car la tendance ne suit pas strictement une augmentation linéaire des croissances en fonction de la distance.

Dans tous les cas, on trouve à la fois des anguilles à croissance faible et des anguilles à croissance rapide sur les

3. coefficients du modèle, TempSUP13=79, Ratiodistsea<-0.75

mêmes stations. Pour une anguille, une croissance négative de 5 mm a été calculée, cette anguille a également perdu beaucoup de poids. Une autre anguille a perdu 5 mm en un an après avoir grandi les trois années précédentes.

En utilisant les données de croissance des affluents, l'âge des anguilles est probablement de l'ordre de 20 ans, alors qu'il ne serait que de 12 ans sur les zones fluviales larges où la croissance est forte (de l'ordre de 50 mm par an).

Le MNHN a analysé les otolithes de 50 anguilles argentées capturées à Brain sur Vilaine en janvier 2016, et donne des âges compris entre 6 et 23.5 années avec une moyenne de 12 ans<sup>4</sup>. Les croissances mesurées varient entre 30 et 84 mm par an, soit une croissance beaucoup plus forte que celle mesurée dans les affluents en marquage recapture. Dans le lot d'anguilles capturées, la majorité présente des âges de 7 à 15 ans plus conforme avec la croissance de 50 mm par ans décrite par Daverat.

Le fort pourcentage de recapture (33 %) est à noter. Il indique que les anguilles de plus de 30 cm sont globalement sédentaires.

#### 4. Conclusion

Les secteurs prospectés en pêche électrique, en général plutôt des petites rivières de faible profondeur sont caractérisés par des anguilles dont la croissance est faible, particulièrement sur l'aval du bassin, alors que l'examen des anguilles capturées sur les parties aval et profonds du bassin versant montre des anguilles de croissance plus importante, probablement ayant des habitats de croissance différents. Sur ces affluents, après la baisse importante du début des suivis après 1998, les transports de civelles et les augmentations massives de recrutement sur les passes certaines années ont permis une augmentation des densités dans les secteurs aval et les prémices d'une augmentation sont constatés dans certains secteurs amont. Il est à noter que globalement, les densités sont cohérentes dans leur tendance d'une année sur l'autre et qu'en conséquence les tendances obtenues sont assez crédibles, elles sont par ailleurs généralement reflétées d'un affluent à l'autre. Il est possible que les dynamiques de croissance, colonisation et mortalité d'un bassin saturé et de la situation "vide" d'avant l'installation des passes engendrent des dynamiques de populations différentes, mais les biomasses, et les densités beaucoup plus faibles d'anguilles de grande taille sur nos stations mettent en doute cette hypothèse. Le précédent rapport ne constatait pas d'effet des quantités importantes de civelles ayant colonisé le bassin, grace aux opérations de transport ou au franchissement du barrage. Ce rapport sera plus nuancé, on perçoit des modifications, qui ne

sont pas la hauteur attendue, et surtout qui mettent plusieurs années pour pouvoir être observés sur les affluents. La question de la croissance des jeunes anguilles est ici centrale et nous devrions analyser en détail les résultats de suivi des opérations de transport qui apporteront ici des informations précieuses.

#### Remerciements

Les pêches électriques ont été effectuées par les services départementaux 35 et 56 de l'AFB, nous les remercions pour leur accueil et la qualité technique de leur travail. Nous remercions également les différents participants qui nous ont aidé à effectuer les pêches.

---

4. Attention, ces résultats doivent être revus à la baisse avec la réinterprétation des stries contenues dans une bande sombre au centre de l'otolithe de certaines anguilles, mais les changements resteront marginaux.

## Références

- Briand, C. 2009. Dynamique de population et de migration des civelles en estuaire de Vilaine. Population dynamics and migration of glass eels in the Vilaine estuary. thèse de doctorat (Ph.D.), Agrocampus Ouest.
- Briand, C. 2013. stacomirtools : stacomir ODBC connection class. R package version 0.3.
- Briand, C., Fatin, D., Fontenelle, G., et Feunteun, E. 2006. Effect of re-opening of a migratory axis for eel at a watershed scale (vilaine river, southern brittany). Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture **378** : 67 :86.
- Briand, C. et Sauvaget, B. 2011. Analyse des tendances de stock d’anguilles jaunes du bassin versant de la vilaine par pêches électriques. Rapport technique, Institution d’Aménagement de la Vilaine, La Roche Bernard.
- Briand, C., Sauvaget, B., et Eriau, G. 2017. Gestion de l’anguille sur le bassin versant de la vilaine en 2016. Rapport technique, EPTB Vilaine.
- Carle, F. et Strub, M. 1978. A new method for estimating population size from removal data. Biometrics **34** : 621–630.
- Dahl, D. 2013. xtable : Export tables to LaTeX or HTML. R package version 1.7-1.
- Daverat, F., Beaulaton, L., Poole, R., Lambert, P., Wickström, H., Andersson, J., Aprahamian, M., Hizem, B., Elie, P., Yalçin-Özdilek, S. et al. 2011. One century of eel growth : changes and implications. Ecology of Freshwater Fish .
- Fox, J. et Weisberg, S. 2011. An R Companion to Applied Regression. Sage, second edition.
- Hlavac, M. 2013. stargazer : LaTeX code and ASCII text for well-formatted regression and summary statistics tables. Harvard University, Cambridge, USA. R package version 4.5.3.
- Mazel, V., Charrier, F., Troger, F., Kneabel, B., Caraguel, J., et Legault, A. 2011. Opération d’alevinage d’un lot de civelle sur les marais de vilaine (déversement mars 2011). Rapport technique.
- Mounaix, B. 1992. Intercalibration et validation des méthodes d’estimation de l’âge de l’Anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.). Application au bassin versant de la Vilaine, Bretagne. Thèse ingénieur, Ecole nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- Ogle, D. 2013. FSA : Fisheries Stock Analysis. R package version 0.4.1.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., et R Core Team 2013. nlme : Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-109.
- Zuur, A., I., N., W., A., S., et G., S. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology With R. Springer.

## 5. Annexes

TABLEAU 7 – Résultats de la régression, comparaison des modèles, (1) modèle linéaire  $\log(D) \approx a + s + m + \epsilon$  avec  $\epsilon_s = N(0, \sigma^2)$ , (2) meilleur modèle (mixte)  $\log(D) \approx a + s + m + \epsilon_s$  avec  $\epsilon_s = N(0, \sigma_s^2)$   $s = 1, \dots, 19$ , (3)  $\log(D) \approx s + m + \epsilon_s$ , (4)  $\log(D) \approx a + s + \epsilon_s$

	Dependent variable :			
	log(densCS)			
	(1)	(2)	(3)	(4)
stationARCH-66	0.002 (0.277)	−0.002 (0.299)	−0.018 (0.367)	0.001 (0.299)
stationARONa-82	1.546*** (0.276)	1.518*** (0.265)	1.586*** (0.348)	1.654*** (0.278)
stationARONb-82	2.066*** (0.280)	2.038*** (0.218)	2.049*** (0.289)	2.174*** (0.229)
stationARZ-44	1.907*** (0.273)	1.902*** (0.340)	1.856*** (0.406)	1.882*** (0.337)
stationARZ-47	2.434*** (0.273)	2.429*** (0.249)	2.383*** (0.307)	2.409*** (0.255)
stationARZA-4	2.370*** (0.274)	2.373*** (0.242)	2.293*** (0.326)	2.300*** (0.241)
stationCANN-110	0.701** (0.276)	0.677** (0.294)	0.732** (0.350)	0.812*** (0.305)
stationCANN-115	0.761*** (0.276)	0.736*** (0.272)	0.791** (0.357)	0.872*** (0.285)
stationCANS-67	1.890*** (0.276)	1.865*** (0.237)	1.920*** (0.272)	2.001*** (0.233)
stationCANSb-65	2.524*** (0.276)	2.499*** (0.231)	2.554*** (0.308)	2.635*** (0.237)
stationCHEV-163	0.210 (0.278)	0.189 (0.262)	0.219 (0.318)	0.265 (0.286)
stationCHEVa-165	0.225 (0.283)	0.195 (0.249)	0.227 (0.297)	0.279 (0.268)
stationCHEZ-134	0.084 (0.279)	0.069 (0.260)	0.141 (0.303)	0.179 (0.260)
stationCHEZa-135	1.586*** (0.275)	1.565*** (0.232)	1.603*** (0.280)	1.675*** (0.239)
stationMARZ-13	0.512* (0.277)	0.500** (0.252)	0.452 (0.346)	0.482* (0.273)
stationTREV-22	1.507*** (0.273)	1.506*** (0.280)	1.443*** (0.366)	1.460*** (0.292)
stationTREV-bou	1.173*** (0.273)	1.169*** (0.395)	1.123** (0.448)	1.148*** (0.393)
stationTREV-pes	1.994*** (0.273)	1.993*** (0.264)	1.930*** (0.316)	1.946*** (0.267)
annee1999	0.127 (0.269)	0.276 (0.225)		0.113 (0.226)
annee2000	0.174 (0.266)	0.239 (0.230)		0.226 (0.232)
annee2001	0.308 (0.269)	0.379* (0.223)		0.198 (0.226)
annee2002	−0.125 (0.269)	0.049 (0.223)		−0.125 (0.226)
annee2003	−0.458* (0.269)	−0.393* (0.223)		−0.546** (0.226)
annee2005	−0.904*** (0.269)	−0.726*** (0.223)		−0.920*** (0.226)
annee2007	−1.246*** (0.266)	−0.928*** (0.222)		−0.902*** (0.226)
annee2009	−1.095*** (0.266)	−0.883*** (0.222)		−0.851*** (0.226)
annee2011	−1.452*** (0.266)	−1.229*** (0.222)		−1.168*** (0.226)
annee2013	−0.953*** (0.266)	−0.785*** (0.222)		−0.744*** (0.226)
annee2014	−0.703*** (0.266)	−0.641*** (0.222)		−0.563** (0.226)
annee2015	−1.043*** (0.266)	−0.920*** (0.222)		−0.866*** (0.226)
annee2016	−0.995*** (0.270)	−0.824*** (0.224)		−0.764*** (0.227)
annee2017	−1.096*** (0.299)	−0.789** (0.254)		−1.250*** (0.231)
annee2018	−0.594** (0.269)	−0.478** (0.223)		−0.556** (0.226)
annee2019	−0.754*** (0.276)	−0.689*** (0.229)		−0.797*** (0.231)
annee2020	−0.321 (0.288)	−0.274 (0.248)		−0.575** (0.232)
mois2oct_nov	−0.407*** (0.145)	−0.468*** (0.131)	−0.165 (0.107)	
Constant	−1.969*** (0.272)	−2.078*** (0.248)	−2.645*** (0.255)	−2.183*** (0.255)
Observations	334	334	334	334
Log Likelihood	−409.884	−383.546	−425.882	−387.456
Akaike Inf. Crit.	895.769	879.092	929.763	884.911
Bayesian Inf. Crit.	1,036.131	1,085.941	1,075.990	1,088.251

Note :

\*p<0.1 ; \*\*p<0.05 ; \*\*\*p<0.01

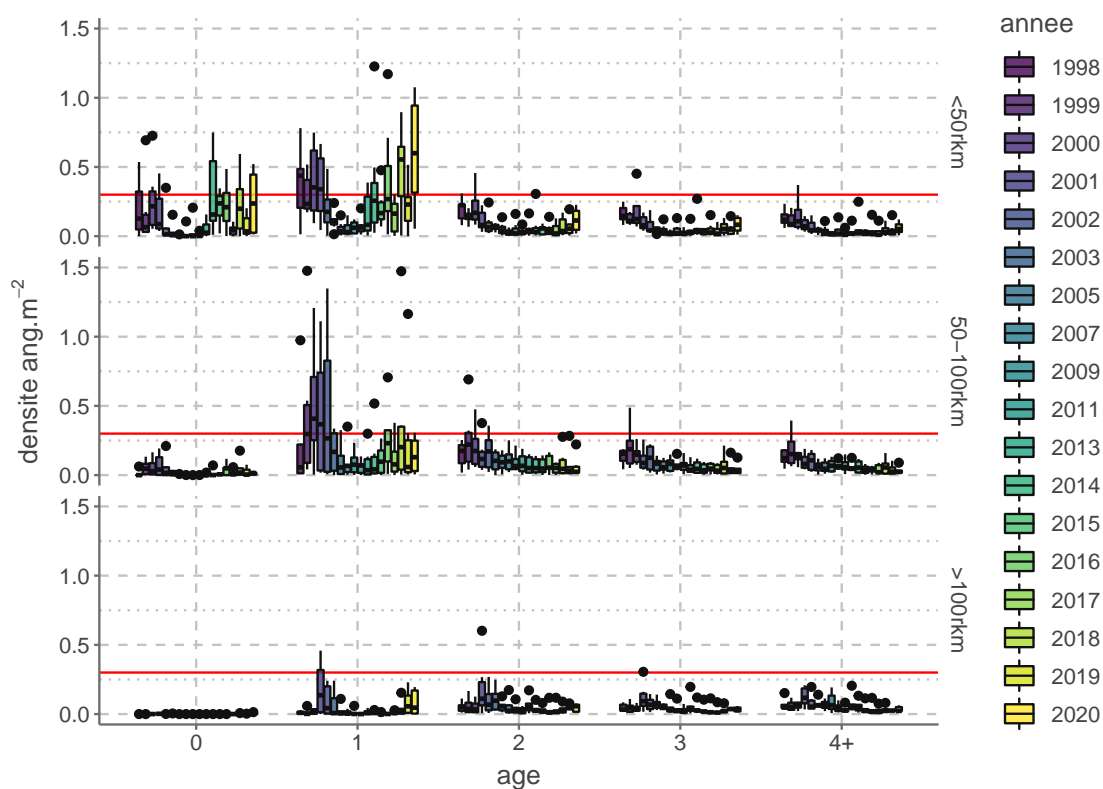


FIGURE 13 – Tendence des densités en fonction de l'âge des anguilles (reconstituée à l'aide d'une clé taille âge) et la distance à la mer pour les pêches électriques de 1998 à 2020. La courbe en rouge indique le seuil du plan de gestion.

TABLEAU 8 – Densité moyennes en anguilles (en anguille.m<sup>-2</sup>) en fonction de la distance à la mer et de l'âge + - intervalles de confiance à 0.05.

annee	0	1	2	3	4+
1998	0.08(0.08)	0.31(0.26)	0.13(0.05)	0.11(0.04)	0.11(0.03)
1999	0.08(0.08)	0.26(0.17)	0.15(0.07)	0.13(0.05)	0.12(0.04)
2000	0.11(0.09)	0.37(0.22)	0.16(0.07)	0.13(0.05)	0.12(0.04)
2001	0.09(0.07)	0.33(0.16)	0.15(0.07)	0.11(0.04)	0.1(0.03)
2002	0.04(0.04)	0.25(0.17)	0.12(0.05)	0.09(0.03)	0.08(0.03)
2003	0.02(0.02)	0.12(0.05)	0.09(0.03)	0.06(0.02)	0.06(0.02)
2005	0(0)	0.06(0.04)	0.07(0.03)	0.05(0.02)	0.05(0.02)
2007	0.01(0.01)	0.05(0.04)	0.06(0.03)	0.05(0.02)	0.05(0.03)
2009	0.01(0.02)	0.05(0.03)	0.06(0.03)	0.05(0.02)	0.05(0.02)
2011	0(0)	0.05(0.03)	0.05(0.02)	0.04(0.02)	0.04(0.02)
2013	0.02(0.02)	0.09(0.06)	0.06(0.03)	0.05(0.02)	0.05(0.02)
2014	0.12(0.11)	0.17(0.15)	0.06(0.03)	0.05(0.03)	0.06(0.03)
2015	0.08(0.06)	0.11(0.06)	0.05(0.02)	0.04(0.02)	0.03(0.01)
2016	0.1(0.07)	0.23(0.16)	0.05(0.03)	0.04(0.02)	0.04(0.02)
2017	0.02(0.02)	0.1(0.06)	0.04(0.02)	0.03(0.02)	0.03(0.02)
2018	0.1(0.08)	0.31(0.19)	0.06(0.04)	0.05(0.03)	0.04(0.02)
2019	0.04(0.03)	0.21(0.15)	0.06(0.04)	0.05(0.02)	0.04(0.02)
2020	0.09(0.09)	0.29(0.18)	0.08(0.04)	0.05(0.02)	0.04(0.02)

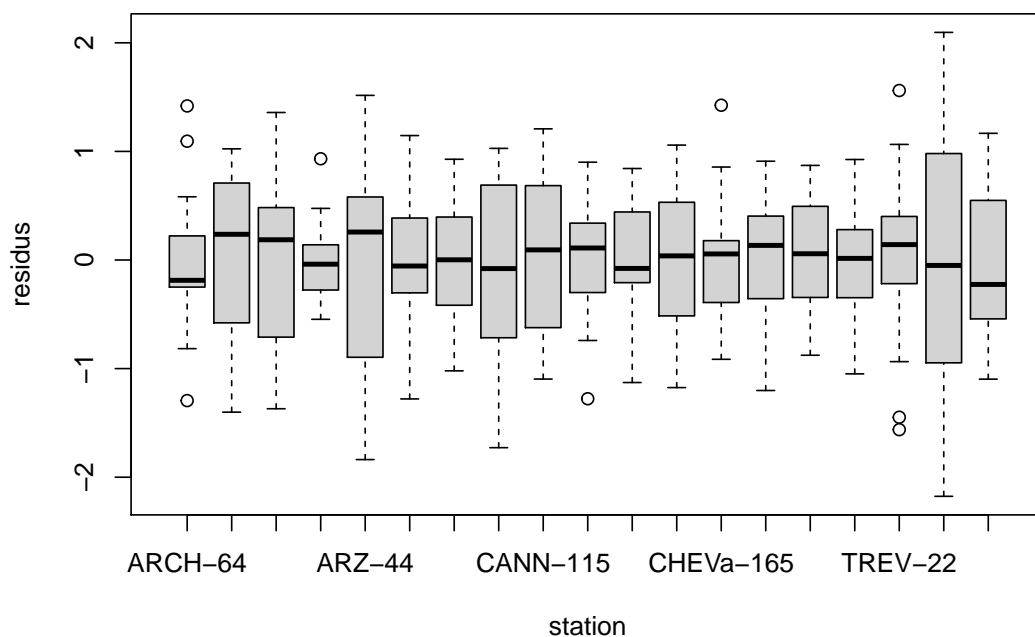


FIGURE 14 – Résidus du modèle  $\log(dens) \sim a + s + me$ , avec  $\epsilon(s) \sim N(0, \sigma^2)$  a=année, s=stations, m = mois. Le graphique montre l'hétéroclasticité (variances différentes) des résidus en fonction des stations.

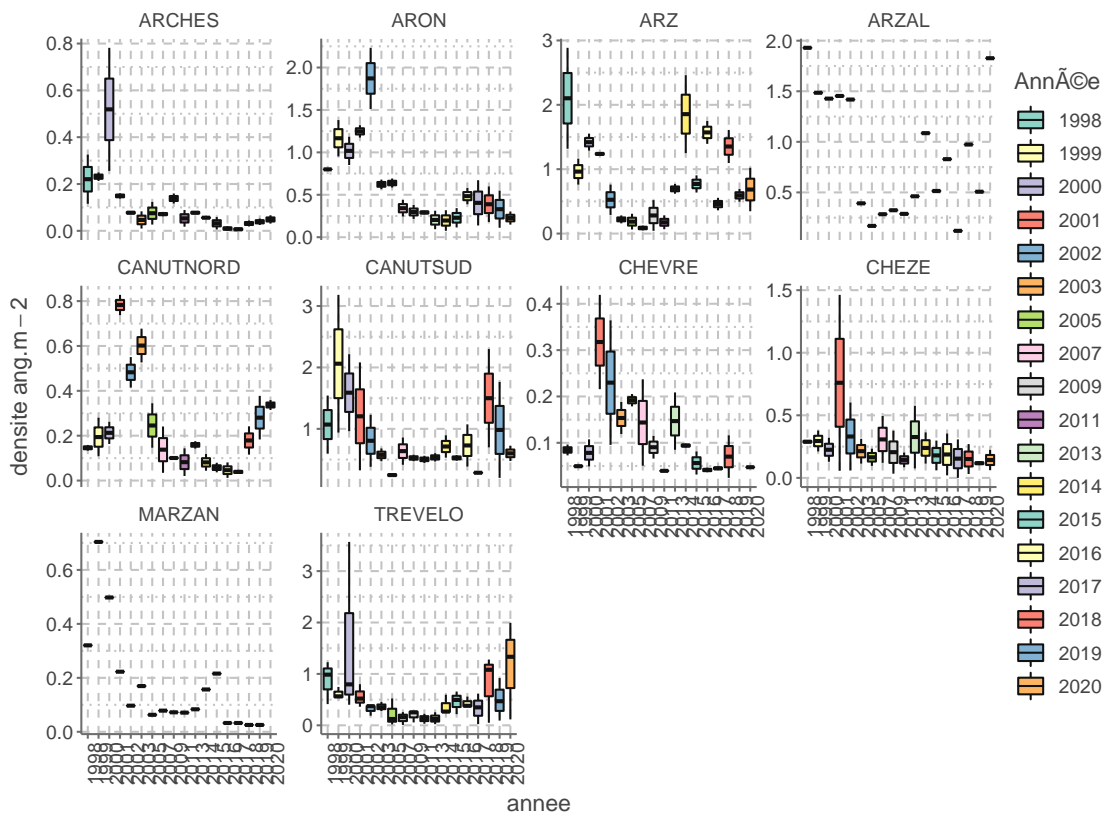


FIGURE 15 – Tendence des densités sur les différentes rivières du bassin versant de la Vilaine.



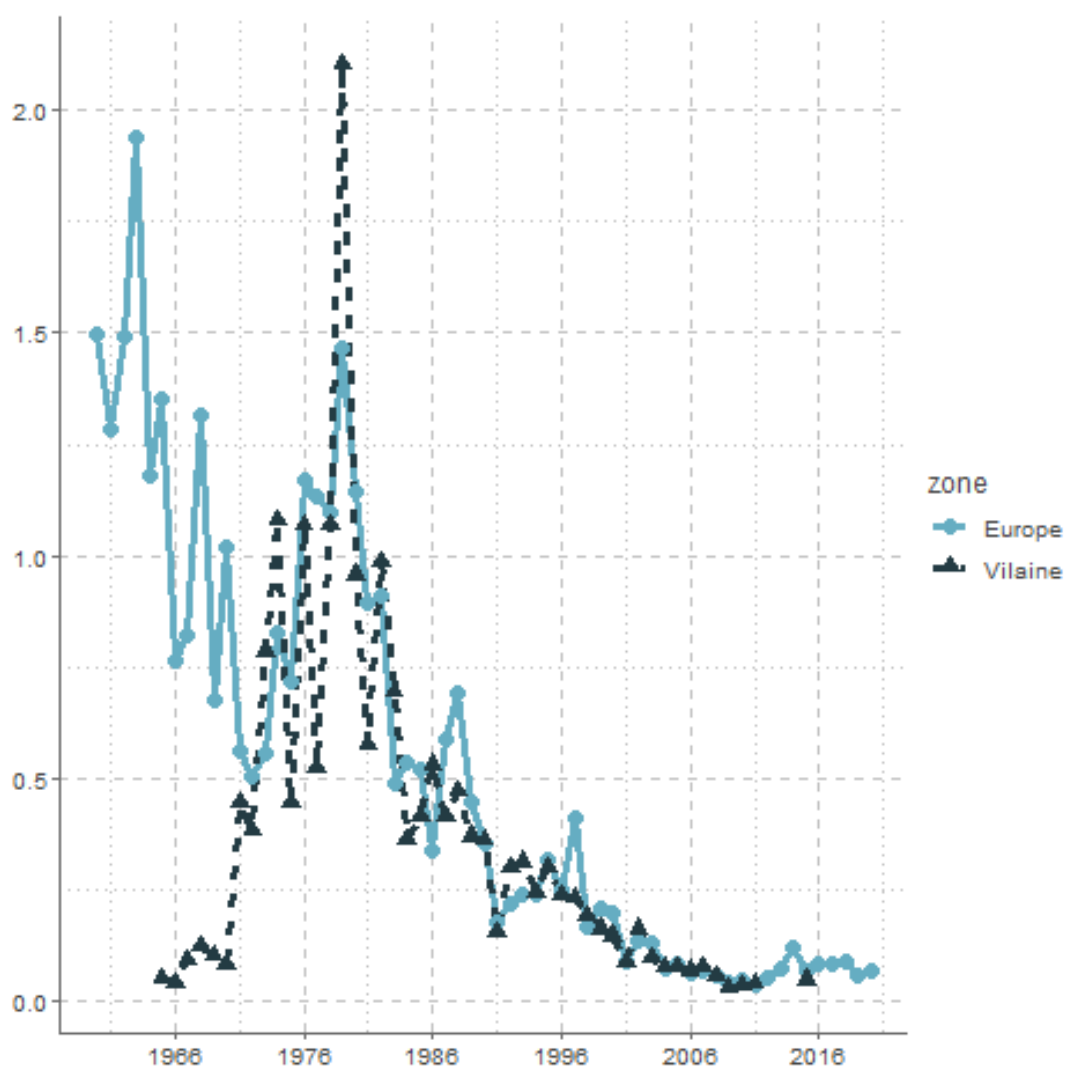


FIGURE 16 – Indice de recrutement européen du WGEEL : moyenne géométrique des prédictions de recrutement (GLM) pour tous les sites en dehors de la mer du nord jusqu'à 2020. Le modèle GLM ( $recruit \sim area : year + site$ ) est calé sur les séries de recrutement européenne comprenant soit des civelles soit un mélange de civelles et de jeunes anguilles jaunes. Ces données sont comparées à la série de recrutement de la Vilaine. Les deux séries sont ajustées pour que la moyenne des années 1960 et 1970 soit à 1. Les valeurs avant la fermeture du barrage (avant 1970) ne sont pas incluses dans cette standardisation ni dans la série de recrutement européen. Les valeurs de 2012 à 2014 pour lesquelles les captures ont été influencées par les quotas n'ont pas non plus été incluses.