

**ANALYSE DES PARAMÈTRES MORPHOLOGIQUES  
ET PHYSIOLOGIQUES LORS DE LA PRÉPARATION  
À LA MIGRATION DE DÉVALAISON  
CHEZ L'ANGUILLE EUROPÉENNE (*ANGUILLA ANGUILLA*)  
DU LAC DE GRAND-LIEU (LOIRE-ATLANTIQUE)**

par

Caroline DURIF (1), Pierre ÉLIE (1), Sylvie DUFOUR (2),  
Jacques MARCHELIDON (2) & Bernadette VIDAL (2)

**RÉSUMÉ.** L'objectif de cette étude a été de décrire de façon précise les différents stades d'anguilles (*Anguilla anguilla*) avant leur migration d'avalaison de manière à visualiser la succession des changements au cours de la transition anguille jaune - anguille argentée. Des mesures ont été effectuées sur 305 anguilles provenant du Lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique). Afin d'évaluer le degré de métamorphose des anguilles, nous avons mesuré les poids des gonades, de l'intestin et du foie ainsi que la teneur en GtH (hormone gonadotrope). Une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur les anguilles pour lesquelles nous disposions des quatre paramètres physiologiques. Trois groupes ont été identifiés: le premier, constitué par des individus mâles argentés et intermédiaires, le deuxième par des femelles argentées et intermédiaires, et le troisième par des anguilles jaunes et intermédiaires. Dans un deuxième temps, nous avons calculé les fonctions discriminantes permettant de replacer ces individus dans leur groupe respectif uniquement à partir des paramètres morphologiques. Ainsi 94% des anguilles ont pu être correctement reclassées. Les fonctions discriminantes ont ensuite été appliquées à la totalité de l'échantillon. Ce classement a été comparé aux données initiales, ce qui nous a permis de caractériser quatre stades différents et ainsi d'établir une chronologie des modifications pendant la première partie de la métamorphose.

**ABSTRACT.** Analysis of morphological and physiological parameters during the silvering process of the European eel (*Anguilla anguilla*) in the lake of Grand-Lieu (France).

The aim of the current study was to describe the morphological and physiological changes, which occur during the transition from yellow to silver eel (*Anguilla anguilla*). We investigated the different stages present in an eel population prior to the downstream migration. We were thus able to observe the sequence of changes during the metamorphosis. Measurements were taken on 305 eels captured in the lake of Grand-Lieu (France). To evaluate the degree of metamorphosis, gonads, digestive tract, and liver were weighed and the level of gonadotropic hormone (GtH) was measured. Principal component analysis (PCA) was carried out on a subsample of eels for which we had all four physiological parameters in order to determine homogeneous groups according to their sex and degree of maturation. Thus, three groups were identified: the first one corresponding to male silver and intermediate eels, the second one, silver and intermediate females, and the third group yellow eels. Discriminant functions based on morphological variables were then calculated and used to reclassify individuals in their initial category. Eels were correctly reclassified at 94%. These functions were then applied to the whole sample. Results of the classification were compared to initial data, allowing the identification of four different stages as well as the sequence of events during the beginning of the metamorphosis.

---

(1) Cemagref, Ressource Aquatique Continentale, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas, FRANCE. [caroline.durif@bordeaux.cemagref.fr]

(2) Laboratoire de Physiologie Générale et Comparée, Muséum national d'histoire naturelle, URA90 CNRS, 7 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, FRANCE.

Key words.  Anguillidae - *Anguilla anguilla* - France - Silver eel - Metamorphosis - Physiology - Biometry - Discriminant analysis.

Au terme de sa croissance en milieu continental, l'anguille entame la dernière phase de son cycle biologique. C'est durant cette phase que se déroule la deuxième métamorphose de l'anguille qui va la préparer à la migration marine de reproduction. Elle change alors d'allure, de comportement, de physiologie. Les changements externes se traduisent par une modification de sa couleur; auparavant jaune, elle prend une teinte argentée sur le ventre et noire sur le dos, caractéristique des poissons marins. On constate également un épaississement de la peau, l'allongement des nageoires pectorales ainsi qu'une sécrétion de mucus plus abondante. De manière générale, on assiste à un accroissement des organes sensoriels; les narines se dilatent, la ligne latérale est plus visible et la surface oculaire augmente de façon considérable. La mise en route des mécanismes hypo-osmorégulateurs survient avant l'arrivée en eau salée. Pendant la métamorphose, l'anguille cesse de se nourrir et il y a régression du tractus digestif. Le foie subit des modifications au niveau de sa structure et de son métabolisme avec une accumulation de réserves lipidiques (revues *in* Bertin, 1951; Deelder, 1970; Tesch, 1979; Lecomte-Finiger, 1990; Fontaine, 1994). Lors de la dévalaison, l'anguille est encore immature mais sexuellement différenciée. Le poids des gonades augmente de façon nette au cours de la métamorphose. La maturité sexuelle ne surviendra réellement qu'une fois l'animal en mer, la pression hydrostatique jouant un rôle dans le déblocage de la fonction gonadotrope (Dufour et Fontaine, 1985). Toutefois, en milieu continental, on observe une légère augmentation de la teneur en hormone gonadotrope, elle-même corrélée au poids des gonades (Marchelidon *et al.*, 1999).

Fontaine (1994) soulève la notion de cinétique de la métamorphose en anguille argentée et précise que "la connaissance de ses étapes successives serait essentielle pour en analyser les mécanismes". En effet, il n'existe aucune description détaillée de l'évolution des différents paramètres pendant la transition anguille jaune-anguille argentée. Selon l'auteur, le début de développement des gonades interviendrait relativement tôt dans la métamorphose, suivi de l'augmentation de la surface oculaire, de changements de pigmentation du tégument et enfin de modifications de l'appareil digestif.

L'aspect général de l'animal (coloration, exophtalmie) donne des indications très sommaires sur l'état de maturation de l'anguille. Celle-ci est généralement classée en jaune-sédentaire ou argentée-migrante, deux stades qui correspondent à deux écophases (Bertin, 1951; Élie et Rigaud, 1984; Dufour, 1994). Cette classification ne rend pas compte du caractère progressif de la métamorphose. Or, dans le milieu naturel, que ce soit dans une fraction sédentaire ou dévalante, on rencontre fréquemment des individus ni jaunes, ni tout à fait argentés, probablement à un stade intermédiaire. À l'heure actuelle, il n'existe aucune information sur ces individus non classables, ni sur leur état de maturation.

Pour tenter de répondre à ces questions, nous avons cherché à caractériser finement les différents stades d'anguilles mâles et femelles présents dans le milieu, juste avant la migration d'avalaison. Les paramètres physiologiques mesurés ont été choisis afin de rendre compte de l'état de transformation des anguilles: poids des gonades, du tractus digestif, du foie et teneur hypophysaire en GtH. Afin de mettre en relation le degré de maturité et certains critères morphologiques, nous avons mesuré des paramètres susceptibles de séparer les stades d'anguilles ainsi que leur sexe. Après avoir défini différents

groupes à partir d'un sous-échantillon sur lequel les teneurs hypophysaires en GtH avaient été mesurées, nous avons tenté de reclasser l'ensemble des anguilles dans leurs groupes respectifs uniquement à partir de critères morphologiques. Le classement obtenu a été comparé au stade attribué lors de la mesure, au sexe des individus ainsi qu'aux données relatives aux gonades, au tractus digestif et au foie.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Capture des anguilles

Les captures d'anguilles (305 individus) ont été effectuées au verveux dans le lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique). Dix campagnes d'échantillonnage ont eu lieu sur une période de 4 ans entre novembre 1994 à novembre 1998.

### Paramètres étudiés

#### *Caractères anatomiques externes*

Les paramètres suivants ont été mesurés avant le sacrifice de l'animal: masse corporelle (P), longueur totale du corps (Lt), longueur de la nageoire pectorale (Ln), diamètres horizontal (Dh) et vertical (Dv) de l'œil. Un indice oculaire (IO) a été calculé d'après la formule de Pankhurst (1982):

$$IO = \frac{(Dv + Dh)^2}{4} \cdot \frac{1}{Lt}$$

Un indice (ILn) permettant de comparer les longueurs des nageoires pectorales a également été calculé:

$$ILn = \frac{Ln}{Lt} \cdot 100$$

Les anguilles ont été classées en trois catégories d'après leur pigmentation: anguilles argentées (A), anguilles jaunes (J) et anguilles intermédiaires (Int). Ces dernières représentaient les individus n'ayant ni la coloration typique de l'anguille argentée (face dorsale noire, ventre argenté, ligne latérale bien marquée), ni celle de l'anguille jaune.

#### *Caractères anatomiques internes*

Après sacrifice des animaux et dissection, les organes suivants ont été pesés: gonades, foie, tractus digestif (vidé). Les poids ont été rapportés au poids du corps de chaque anguille pour calculer les indices correspondants: le rapport gonado-somatique (RGS = poids des gonades/P), le rapport hépato-somatique (RHS = poids du foie/P) et le rapport tractus digestif-somatique (RTDS = poids du tractus digestif/P).

#### *Détermination du sexe*

Elle a été réalisée par observation macroscopique des gonades et, si nécessaire, par observation microscopique après fixation histologique. Les individus ont été classés en trois catégories: femelles (ovaires différenciés), mâles (testicules différenciés) et indéterminés.

#### *Taux hormonaux*

L'hormone gonadotrope (GtH) de type 2 joue un rôle essentiel dans la stimulation de l'activité des gonades; son taux a été mesuré par dosage radio-immunologique RIA

(Dufour *et al.*, 1983) dans les extraits hypophysaires uniquement, sa présence étant indétectable dans le sérum des anguilles aux stades jaunes et argentés (Dufour, 1994).

#### **Traitement des données**

L'analyse en composantes principales a été réalisée sur un sous-échantillon de 136 anguilles (pour lesquelles nous disposons des valeurs de GtH) et avec quatre variables: RGS, RHS, RTDS et GtH. Nous avons ensuite, par analyse discriminante (AD), calculé des combinaisons linéaires à partir de quatre variables morphologiques (Lt, P, IO et ILn) permettant de séparer ces groupes. La fonction discriminante calculée a été appliquée à la totalité des individus pour lesquels nous n'avons pas de mesure de GtH. Le classement de chacun des individus dans les groupes a été comparé aux données initiales. Les analyses multivariées ont été effectuées grâce au logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

## **RÉSULTATS**

### **Détermination des groupes par analyse en composantes principales (ACP)**

Les résultats de l'ACP sont présentés sur la figure 1. Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 62% et 27% de l'inertie totale. Les points ont été étiquetés par stade. Les corrélations des variables aux axes sont présentées dans la figure 2.

La quasi-totalité des individus jaunes est regroupée vers la partie positive de l'axe 1. Ces derniers présentent des RTDS et RHS relativement élevés, respectivement compris entre 1,43 et 6,49 et entre 0,81 et 4,61.

Les anguilles argentées sont localisées dans la partie gauche de la figure 1 et subdivisées en deux groupes, lesquels correspondent aux mâles et femelles. Plus les points sont situés vers la gauche, plus ces anguilles présentent des taux élevés en GtH et un RGS important; les teneurs en GtH vont jusqu'à 386 ng/hypophyse et le RGS jusqu'à 1,89. Ces valeurs extrêmes correspondent aux femelles argentées. Les mâles argentés présentent des valeurs plus faibles en particulier au niveau du RGS; ce dernier varie entre 0,06 et 0,23. Les anguilles de couleur intermédiaire ne forment pas de nuage à part, mais se répartissent dans les trois groupes. Certaines auraient donc des caractéristiques physiologiques plus proches des anguilles jaunes alors que d'autres présenteraient déjà un certain degré de maturité.

En prenant en compte le sexe de chaque anguille dans les résultats de l'ACP ainsi que le stade évalué lors des mesures (A, J, Int), nous avons défini 3 groupes. Les quatre critères physiologiques ont constitué notre référence pour la définition de chaque groupe. Les groupes G1 et G2 correspondent respectivement aux anguilles argentées femelles et mâles. Les anguilles jaunes forment le groupe G3. Deux anguilles évaluées comme argentées ont été affectées au groupe G3 car leurs caractéristiques physiologiques les situaient parmi les anguilles jaunes ou non matures. Le tableau 1 résume la composition de chaque groupe ainsi que leurs caractéristiques.

### **Analyse discriminante sur les paramètres morphologiques**

L'analyse discriminante a été effectuée sur les trois groupes définis au paragraphe précédent et pour les quatre variables suivantes: longueur totale (Lt), masse corporelle, (P), indice oculaire (IO) et indice de la nageoire pectorale (ILn) (Fig. 3). Les fonctions discriminantes calculées pour chaque axe factoriel permettent de reclasser 94% des 136 individus dans leurs groupes respectifs, uniquement à partir des paramètres

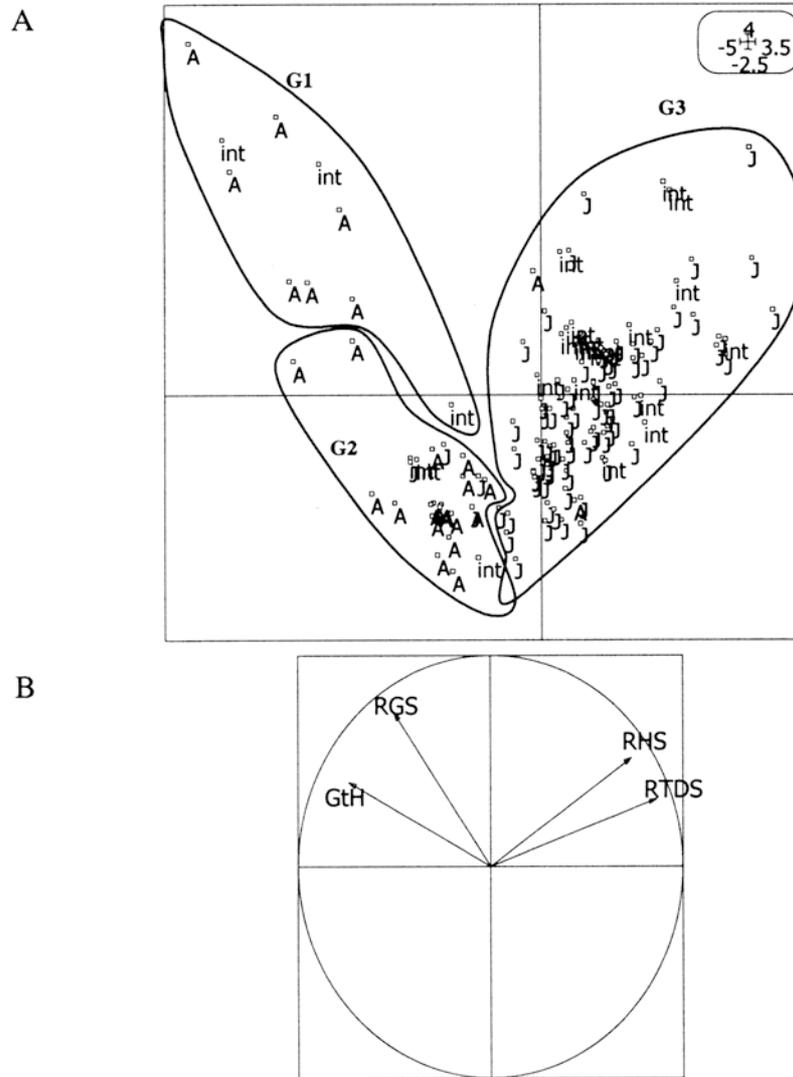


Fig. 1. Résultats de l'ACP effectuée sur 136 anguilles et 4 variables. **A**: Représentation des individus dans le plan factoriel 1-2 (respectivement 62% et 27% de l'inertie totale). A: argentée, J: jaune, Int: intermédiaire. Le groupe G1 correspond aux femelles argentées, G2, aux mâles argentés et G3 aux anguilles jaunes, sexes confondus. **B**: Corrélation des variables aux axes factoriels. GtH: hormone gonadotrope de type II, RGS: rapport gonado-somatique, RHS: rapport hépatosomatique, RTDS: rapport tractus digestif-somatique. [Graphical displays of the PCA realised on 136 eels and 4 variables. **A**: Individuals are represented on axes 1 and 2 (each axis represents 62% and 27% of total inertia). A: silver coloured eels, J: yellow coloured eels and Int: intermediate eels. Group G1 represents female silver eels, G2: male silver eels and G3: yellow eels. **B**: Correlations of variables to axes. GtH: Gonadotropin hormone; RGS: gonado-somatic index; RHS: hepato-somatic index; RTDS: digestive tract index.]

morphologiques. Les fonctions de classification sont présentées dans l'encadré ci-dessous.

$$\begin{aligned} g_1 &= -126,54L + 0,17Lt + 0,22P + 0,640Ln + 0,21IO \\ g_2 &= -124,85L + 0,05Lt + 0,24P + 0,599Ln + 0,41IO \\ g_3 &= -105,00L + 0,35Lt + 0,24P + 0,469Ln + 0,91IO \end{aligned}$$

Les valeurs  $g_1$ ,  $g_2$ ,  $g_3$  sont calculées pour chaque individu. La valeur la plus élevée indique le groupe auquel l'individu est affecté.

### Reclassement de l'échantillon total

Les fonctions de classification ont été appliquées à la totalité de l'échantillon (305 individus). Le classement a ensuite été comparé au stade attribué à chaque anguille lors des mesures (A, J, Int) et au sexe des individus (Figs 3-5).

La figure 3 représente la composition de chaque groupe après classement des individus par la fonction discriminante. Les groupes G1 et G2 comprennent respectivement 66 et 52 individus. Le classement au niveau du sexe des individus a été correct à 98%; seules 5 femelles ont été affectées au groupe des mâles (G2). Des erreurs de classification ont été également commises au niveau des stades. Ainsi, le groupe G1 comprend 23% d'anguilles jaunes (J) et le groupe G2, 8%. La fonction discriminante semble plus efficace pour classer les mâles par rapport aux femelles argentées. Le groupe G3 comprend le plus grand nombre d'individus (187). Seules, quatre anguilles argentées ont été classées dans ce groupe. Il s'agit d'individus de faible indice oculaire, inférieur à 9.

Les individus intermédiaires ont été répartis dans les trois groupes montrant une hétérogénéité dans leur degré de maturation. Ainsi, 62% de ces anguilles seraient plus proches des argentées (groupes G1 et G2) alors que 38% se rattacheraient plutôt au stade jaune (groupe G3).

### Analyse détaillée des paramètres organiques

Les caractéristiques anatomiques (RIS, RHS et RGS) des anguilles "mal-classées" et intermédiaires ont été analysées de façon plus précise et comparées à l'ensemble de

Tableau 1. Principales caractéristiques des trois groupes définis d'après leur sexe et leur degré de métamorphose. Les groupes G1 et G2 correspondent respectivement aux femelles et mâles présentant des caractéristiques d'anguille argentées (comprenant également certains individus de couleurs intermédiaires) et le groupe G3 aux anguilles jaunes tous sexes confondus. [Main characteristics of the three groups of eels defined according to their sex and degree of metamorphosis. Groups G1 and G2 each represent females and males that display typical characteristics of silver eels as well as in-between specimens (relative to colour). Group G3 represents yellow eels of both sexes.]

Groupes	G1	G2	G3
Effectifs	10	21	101
Femelles (%)	100	0	86
Mâles (%)	0	100	7
Sexuellement indifférenciés (%)	0	0	7
Stade argenté	70	86	2
Stade jaune	0	0	78
Stade intermédiaire	30	14	20
RGS	0,84 - 1,89	0,06 - 0,23	0,01 - 1,02
RHS	0,96 - 1,65	0,96 - 1,80	0,81 - 4,61
RTDS	0,21 - 2,18	0,95 - 2,29	1,43 - 6,49
GtH (ng/hypophyse)	11,84 - 386,47	30,38 - 364,56	0,03 - 127

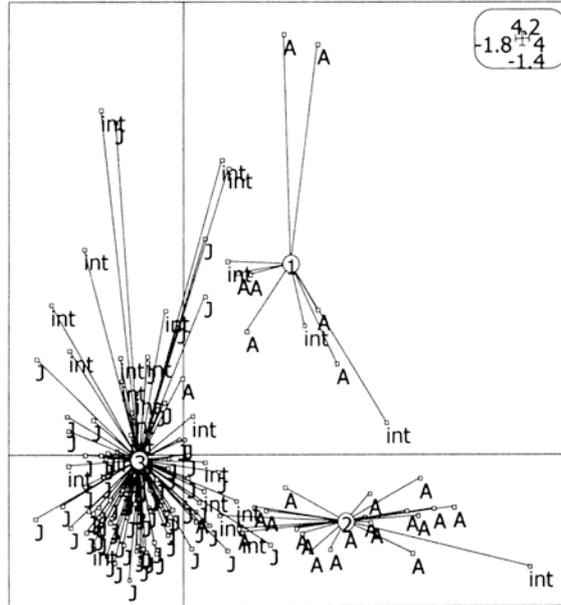


Fig. 3.11. Résultats de l'analyse discriminante effectuée sur 136 individus et quatre variables biométriques: longueur totale (Lt), poids (P), indice oculaire (IO) et indice nageoires pectorales (ILn). Chaque étoile relie les anguilles ayant été classées dans le même groupe. [Graphical display of the discriminant analysis realised on 136 individuals and four biometrical variables: total length (Lt), weight (P), ocular index (IO) and pectoral fin index (ILn).]

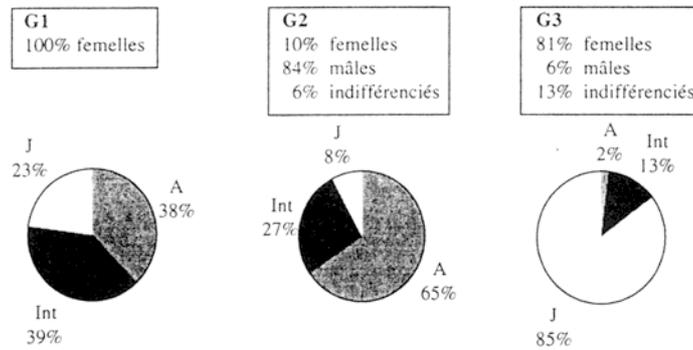


Fig. 3.12. Composition (sexe, stade évalué d'après la couleur) de chaque groupe après classement par les fonctions discriminantes de la totalité de l'échantillon. A: argentées, J: jaunes, Int: intermédiaires. [Composition in sex, and colour of eels for each group after classification of the total sample of eels by the discriminant functions. A: silver, J: yellow, Int: intermediate].

l'échantillon afin de juger de la validité du classement effectué au niveau de leur état de maturation. Les valeurs de RGS et RHS en fonction du RTDS pour ces anguilles sont comparées à celles des anguilles correctement classées sur les figures 3 à 6.

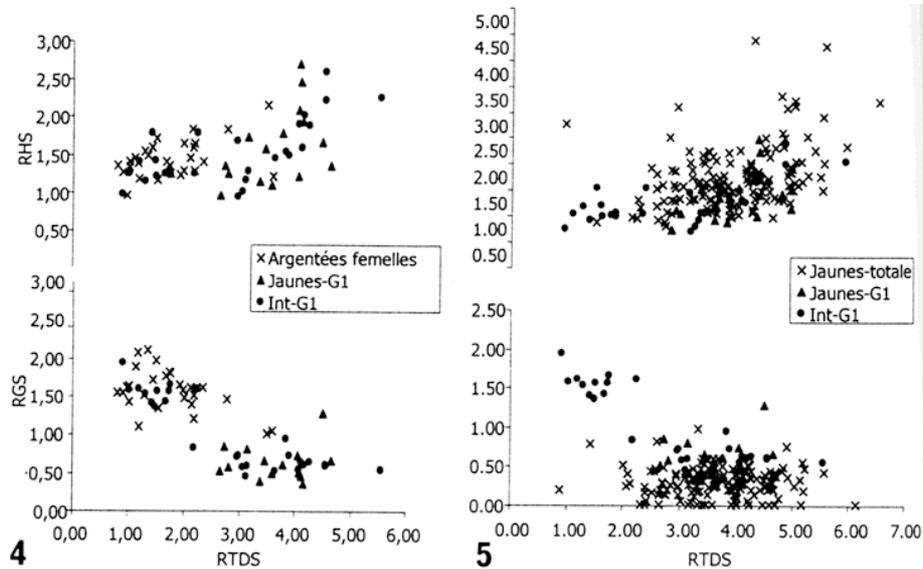


Fig. 4. Comparaison entre les anguilles jaunes (jaunes-G1) et intermédiaires (Int-G1) classées en G1 et les anguilles argentées femelles pour les valeurs de RHS, RGS et RTDS. [Comparison between the yellow (jaunes-G1) and intermediate (Int-G1) eels classified in the G1 group and silver mature females eels.]

Fig. 5. Comparaison entre les anguilles jaunes (jaunes-G1) et intermédiaires (Int-G1) classées en G1 et les anguilles jaunes pour les valeurs de RHS, RGS et RTDS. [Comparison between the yellow (jaunes-G1) and intermediate (Int-G1) eels classified in the G1 group and yellow eels.]

#### Anguilles jaunes classées en G1 et G2

Les anguilles jaunes affectées au groupe G1 présentent des RTDS supérieurs à ceux des anguilles argentées (Fig. 4). De même, on constate des différences au niveau du RGS; les gonades sont nettement moins développées chez ces anguilles jaunes. L'affectation de ces anguilles au groupe G1 ne semble pas justifiée du point de vue de leur état de maturation. Toutefois, comparés aux anguilles jaunes classées dans le groupe G3, ces individus sont parmi les plus matures (Fig. 5); ils se situent dans la partie supérieure du nuage des jaunes au niveau du RGS. Les quatre anguilles jaunes classées en G2 correspondent en réalité à deux femelles et deux individus sexuellement indifférenciés. Cela explique les valeurs de RGS supérieures à celles des mâles argentés (Fig. 5), les gonades des femelles étant bien plus développées en termes de volume que celles des mâles. Seule une anguille parmi les quatre s'apparente réellement aux anguilles argentées.

#### Anguilles argentées classées en G3

Deux anguilles parmi les quatre individus argentés correspondent aux argentées définies comme appartenant au groupe G3 pour l'analyse discriminante. Les deux autres anguilles sont plus matures d'après leurs valeurs de RHS (1,36 et 1,42), RTDS (1,73 et 1,92) et RGS (0,11: individu mâle et 1,82: individu femelle), mais pas autant que des anguilles réellement argentées.

#### Anguilles intermédiaires

Les anguilles intermédiaires classées en G1 forment deux nuages de points

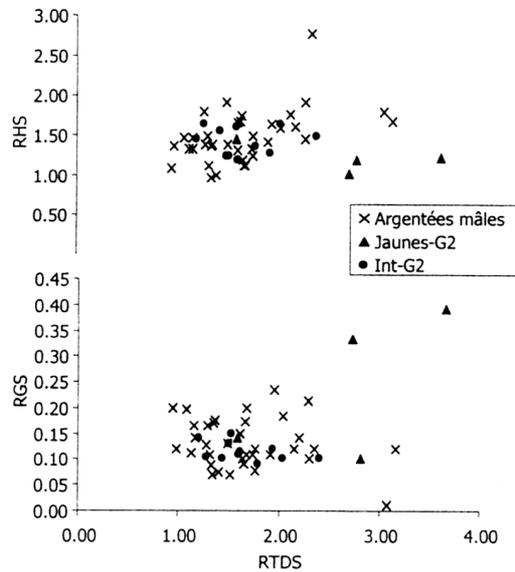


Fig. 4. Comparaison entre les anguilles jaunes (jaunes-G2) et intermédiaires (Int-G2) classées en G2 et les anguilles argentées mâles pour les valeurs de RHS, RGS et RTDS. [Comparison between the yellow (jaunes-G2) and intermediate (Int-G2) eels classified in the G2 group and male silver eels.]

distincts sur les figures 4 et 5, correspondant à deux groupes ayant des degrés de maturation différents. Chez les mâles, c'est-à-dire le groupe G2 (Fig. 4), les intermédiaires ne forment qu'un seul groupe, lequel présente des caractéristiques d'anguille argentée. Les deux individus possédant des RGS élevés (Fig. 4) correspondent à des femelles.

#### Cinétique d'apparition des changements

L'ensemble des observations effectuées nous a permis de caractériser des groupes d'individus de degrés de métamorphose différents. Ces informations nous donnent des indications sur la succession des changements internes et externes au cours de la métamorphose. Nous avons résumé dans le tableau III les caractéristiques de chacun des stades ainsi que les étapes successives pour chaque sexe.

L'accroissement de la surface oculaire associé à l'augmentation du poids des gonades sont parmi les premiers changements. À ce stade (A1), certaines anguilles commencent à changer de couleur; en effet, quelques individus avaient été classés comme intermédiaire d'après leur pigmentation. De plus, il semblerait que certaines anguilles à ce stade ne soient pas encore différenciées sexuellement. Les diminutions du RHS et du RTDS s'effectuent au stade A2, chez les femelles; l'anguille semble avoir cessé d'accumuler des réserves. C'est également à cette étape que les longueurs totales cessent d'augmenter. Le changement de pigmentation n'a pas encore forcément lieu puisque certaines anguilles ont encore une couleur jaune. Chez les mâles l'augmentation du RGS coïncide avec la régression du tractus digestif et la diminution du poids hépatique. Cependant, l'effectif réduit du stade A2 (deux individus) ne nous permet pas de tirer des conclusions significatives. Que ce soit chez les mâles ou les femelles, on observe que les stades A3 et A4 ne diffèrent que par le changement de pigmentation de l'anguille, laquelle devient alors réellement argentée.

## DISCUSSION

Jusqu'à présent nous ne disposons que de descriptions empiriques sur l'état de transformation des anguilles. L'étude que nous avons effectuée montre que la métamorphose se déroule de façon progressive. Les stades décrits correspondent à la succession des modifications associées à des valeurs moyennes pour chaque paramètre physiologique. Il s'agit là de premiers éléments d'information sur la cinétique de la métamorphose en anguille d'avalaison qui permettent de situer un individu dans la séquence d'événements.

Les expériences de maturation artificielle ont pu montrer que l'indice oculaire pouvait atteindre la valeur de 27 (Boëtius et Boëtius, 1967) et que le poids des gonades pouvait constituer 31,8% de celui du corps de l'animal (Fontaine *et al.*, 1964). Il est donc fort

Tableau II. Succession des étapes durant la transition anguille jaune - anguille argentée chez les mâles et femelles. Les flèches représentent une augmentation ou une diminution significative ( $p \leq 0,05$ ) du paramètre par rapport au stade précédent. Le stade A2 chez les mâles ne comprend que deux individus, les valeurs sont donc données à titre indicatif. ns: Non significatif. [Sequence of events during the transition between the yellow and silver phases for males and females. Arrows indicate a significant increase or decrease ( $p \leq 0,05$ ) relative to the previous stage. The A2 stage for males only representing two individuals, values are given for information. ns: Not significant.]

Stades	J	A1	A2	A3	A4
<b>Mâles</b>	Jaune: Mâles et sexuellement indifférenciés	Int - G3: Mâles et sexuellement indifférenciés	Jaune - G2: Mâles	Int - G2: Mâles	Argenté: Mâles
Longueurs (cm)	34 ± 5	39 ± 3 ↗	38 - 39	40 ± 1 ns	40 ± 3 ns
IO	4,7 ± 1,2	6,3 ± 1,3 ↗	8,2 - 10,4 ↗	10,3 ± 1,5 ↗	10,1 ± 1,4 ns
GtH (ng/hypophyse)	0,7 - 12,68	0,7 - 30,38		158,62 - 175,12	32,5 - 364,56
RGS	0,05 ± 0,06	0,06 ± 0,05 ns	0,10 - 0,14 ↗	0,11 ± 0,02 ↗	0,14 ± 0,34 ↗
RHS	1,95 ± 0,68	2,01 ± 0,81 ns	1,19 - 1,44 ↘	1,42 ± 0,17 ↘	1,47 ± 0,34 ns
RTDS	3,47 ± 0,97	3,31 ± 1,29 ns	1,60 - 2,81 ↘	1,67 ± 0,35 ↘	1,63 ± 0,47 ns
<b>Femelles</b>	Jaune	Int - G3	Int - G1 Jaune - G1	Int - G1	Argenté
Longueurs (cm)	43 ± 3	54 ± 6 ↗	67 ± 7 ↗	70 ± 7 ns	71 ± 1 ns
IO	5,5 ± 1,1	6 ± 0,9 ↗	8,3 ± 0,7 ↗	11,4 ± 1,8 ↗	11 ± 1,7 ns
GtH (ng/hypophyse)	0,03 - 127	4,92 - 110	7,78 - 70,01	341,4	35,73 - 386,47
RGS	0,34 ± 1,16	0,61 ± 0,16 ↗	0,64 ± 0,18 ns	1,57 ± 0,16 ↗	1,63 ± 0,33 ns
RHS	1,86 ± 0,6	2,18 ± 0,46 ↗	1,63 ± 0,48 ↘	1,34 ± 0,25 ↘	1,42 ± 0,21 ns
RTDS	3,69 ± 0,84	4,39 ± 0,92 ↗	3,72 ± 0,73 ↘	1,48 ± 0,38 ↘	1,70 ± 0,65 ns

probable que les étapes que nous avons décrites ne constituent qu'une faible partie de l'ensemble de la préparation à la reproduction. Une description des stades ultimes permettrait de reconstituer la cinétique complète et sera réalisée par la suite.

Les échantillons analysés dans cette étude provenaient du Lac de Grand-Lieu (Bassin versant de la Loire). Il s'agirait à présent de généraliser les résultats à d'autres bassins versants. Il est probable que selon la localisation amont-aval de la population étudiée on observe des différences au niveau des gammes de valeurs pour chaque paramètre. En effet, le facteur distance à la mer pourrait être lié au stade auquel l'anguille entame sa migration d'avalaison.

Les modifications s'effectuent de façon progressive et ne se manifestent pas forcément par des changements de pigmentation. Ainsi, certaines anguilles jaunes analysées au cours de ce travail présentaient déjà des RGS élevés (stade A3). Pankhurst et Lythgoe (1982) ont comparé la structure et la pigmentation du tégument d'anguilles à la maturité sexuelle. Leurs résultats montrent que la composition pigmentaire ne change pas radicalement avec la maturation. La couleur peut donc être utilisée pour distinguer une anguille jaune d'une anguille argentée, mais elle ne peut servir de base comme indice de maturité. Il s'agit également d'un critère très subjectif qui tient compte de l'expérience de chaque observateur. L'indice oculaire, en revanche, apparaît comme un critère potentiellement utilisable pour évaluer le degré de transformation de l'anguille. En effet, chaque stade (A1 à A4) correspond à une valeur bien précise ne présentant quasiment aucun recouvrement. Cet indice a également l'avantage de ne nécessiter aucun sacrifice d'individus. Il s'agit toutefois de standardiser sa mesure afin de limiter les erreurs entre chaque expérimentateur.

Dans les travaux relatifs au phénomène de migration d'avalaison, les auteurs décrivent parfois la présence d'anguilles non-argentées dans la fraction dévalante. Ainsi, Bouillon et Haedrich (1985) ont étudié les longueurs et âges d'*Anguilla rostrata* lors de sa dévalaison. Ils précisent qu'en plus des anguilles migrantes, ils ont capturé des anguilles jaunes (plus petites) et bronzées. Les auteurs n'ont pas tenu compte dans leurs analyses de ces spécimens "intermédiaires" qu'ils n'ont pu définir comme argentées ou jaunes. Smith et Saunders (1955) observent également que seule une partie des anguilles d'avalaison étaient argentées. Ils ajoutent que la relation entre la totalité des individus dévalants et le degré de maturité des anguilles "reste obscure". Langon et Dartiguelongue (1997) identifient comme anguilles jaunes ou inclassables plus de la moitié de leur échantillon d'anguilles d'avalaison. Les résultats obtenus au cours du présent travail pourraient expliquer ces apparentes contradictions entre le comportement de migration de l'anguille et l'absence de livrée argentée. Toutefois, il s'agirait à présent de caractériser de la même façon les différents types d'individus composant la fraction dévalante afin de les replacer dans la dynamique de métamorphose. Ainsi, l'estimation des flux d'anguilles dévalant et donc des géniteurs potentiels ne pourra se faire sans l'élaboration de critères externes permettant de caractériser sur l'ensemble d'une population d'anguilles la fraction potentiellement apte à migrer une année donnée.

**Remerciements.** Cette étude a bénéficié d'un financement du Ministère de l'Environnement et du Conseil Supérieur de la Pêche que nous tenons à remercier. Nous sommes également très reconnaissants envers les pêcheurs professionnels du Lac de Grand-Lieu pour leur participation à l'échantillonnage ainsi qu'envers Gilles Adam pour la collecte des données.

## RÉFÉRENCES

- BERTIN L., 1951. Les Anguilles. Variation, Croissance, Euryhalinité, Toxicité, Hermaphroditisme juvénile et Sexualité, Migrations, Métamorphoses. 188p. Paris: Payot.
- BOËTIUS I. & J. BOËTIUS, 1967. Studies in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). Experimental induction of the male sexual cycle, its relation to temperature and other factors. *Meddr. Danm. Fisk. og Havunders.*, 4: 339-405.
- BOUILLON D.R. & R.L. HAEDRICH, 1985. Growth of silver eels (*Anguilla rostrata*) in two areas of Newfoundland. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, 6: 95-100.
- DEELDER C.L., 1970. Synopsis of biological data on the eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus), 1758. FAO Fisheries Synopsis 80.
- DUFOUR S., 1994. Neuroendocrinologie de la reproduction de l'anguille: de la recherche fondamentale aux problèmes appliqués. *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 335: 187-211.
- DUFOUR S., DELERUE-LE BELLE N. & Y.A. FONTAINE, 1983. Development of a heterologous radioimmunoassay for eel (*Anguilla anguilla*) gonadotropin. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 49: 403-413.
- DUFOUR S. & Y.A. FONTAINE, 1985. La migration de reproduction de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.): un rôle probable de la pression hydrostatique dans la stimulation de fonction gonadotrope. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 110: 291-299.
- ÉLIE P. & C. RIGAUD, 1984. Étude de la population d'anguilles de l'estuaire et du bassin versant de la Vilaine: examen particulier de l'impact du barrage d'Arzal sur la migration anadrome (civelles), proposition d'amélioration du franchissement de cet obstacle. 162p. et 174p. Rapport Cemagref/Univ. de Rennes.
- FONTAINE M., BERTRAND E., LOPEZ E. & O. CALLAMAND, 1964. Sur la maturation des organes génitaux de l'anguille femelle (*Anguilla anguilla* L.) et l'émission spontanée des oeufs en aquarium. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 259: 2907-2910.
- FONTAINE Y.A., 1994. L'argenteure de l'anguille: métamorphose, anticipation, adaptation. *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 335: 171-186.
- LANGON M. & J. DARTIGUELONGUE, 1997. La dévalaison des anguilles (*Anguilla anguilla* L.) argentées - Test de deux exutoires de dévalaison à la centrale hydroélectrique EDF d'Halsou (Nive, Pyrénées-Atlantiques), 1996. Revue bibliographique, 110p. Rapport INRA/SCEA.
- LECOMTE-FINIGER R., 1990. Métamorphose de l'anguille jaune en anguille argentée *Anguilla anguilla* L. et sa migration catadrome. *Année Biol.*, 29: 183-194.
- MARCHELIDON J., LE BELLE N., HARDY A., VIDAL B., SBAIHI M., BURZAWA-GERARD E., SCHMITZ M. & S. DUFOUR, 1999. Étude des variations de paramètres anatomiques et endocriniens chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) femelle, sédentaire et d'avalaison: application à la caractérisation du stade argenté. *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 355: 349-368.
- PANKHURST N.W., 1982. Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *J. Fish. Biol.*, 21: 127-140.
- PANKHURST N.W. & J.N. LYTHGOE, 1982. Structure and color of the integument of the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *J. Fish Biol.*, 21: 279-296.
- SMITH M.W. & J.W. SAUNDERS, 1955. The American eel in certain freshwaters of the maritime provinces of Canada. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 12: 238-269.
- TESCH F.W., 1979. The Eel: Biology and Management of anguillid Eels. 434p. London: Chapman and Hall.
- THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLEDEC S. & J.M. OLIVIER, 1997. LADE-4: A multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comp.*, 7: 75-83.

Reçu le 01.04.2000.

Accepté pour publication le 19.06.2000.