CONTRIBUTION DE L'OTOLITHOMÉTRIE A L'ÉTUDE DE LA DYNAMIQUE DE LA MIGRATION LARVAIRE DE L'ANGUILLE EUROPÉENNE *ANGUILLA ANGUILLA*.

Raymonde LECOMTE-FINIGER

Laboratoire de Biologie Marine, Université de Perpignan,
52 Avenue de Villeneuve, 66860 PERPIGNAN Cedex, France.

RÉSUMÉ

L'originalité de l'anguille européenne réside dans son aire de ponte unique : la Mer des Sargasses, qui implique de longues migrations transatlantiques. La première d'entre elles, à destination des côtes européennes, concerne les deux stades larvaires : leptocephales et civelles transparentes. Cette migration larvaire demeure mal connue du point de vue spatio-temporel (durée et voies empruntées).

Une étude microstructurale des sagittae de civelles transparentes a permis, non seulement de décrire les étapes antérieures de la vie larvaire marine, mais aussi, d'estimer l'âge absolu des civelles par comptabilisation de l'ensemble des accroissements journaliers. Une telle connaissance permet de déduire la période de ponte des anguilles argentées en Mer des Sargasses.

OTOLITHOMETRY IN THE STUDY OF THE LARVAL MIGRATION OF THE EUROPEAN EEL *A. ANGUILLA*.

ABSTRACT

Originality of the European eel is its single spawning area in the Sargasso Sea, which supposed long transatlantic migrations. One of them, the first one, concerns the larvae : leptocephali and glass eels. This larval migration is still unknown on a spatio-temporal point of view.

Microstructural study of sagittae of glass eels allows the steps of early marine life to be estimated counting daily increments and the spawning period to be deducted.

INTRODUCTION

L'originalité de l'anguille européenne *Anguilla anguilla* L. 1758 réside dans son unique aire de ponte : la mer des Sargasses. Le cycle vital de ce poisson **amphihalin** est maintenant assez bien connu (LECOMTE-FINIGER, 1984). Les phases larvaires marines (leptocephale et civelle) et les phases continentales (anguille jaune et anguille argentée) ont été précédemment précisées (LECOMTE-FINIGER, 1990 et 1994).

Le Danois J. SCHMIDT (1922) fut le premier à proposer une interprétation hypothétique du cycle biologique basée sur la croissance des larves et leur distribution dans l'Atlantique Nord. Ainsi, l'anguille européenne se reproduirait dans les eaux sargassiennes à 400 m de profondeur environ et de mars à juillet. Des campagnes océanographiques récentes (TESCH *et al.*, 1979) ont permis de compléter les données relatives aux limites de l'aire de ponte, localisée entre 22 et 29° Nord et entre 48 et 73° Ouest. La limite Nord correspond à la convergence subtropicale Nord-Atlantique et se

caractérise par un front thermique et halin. Les limites orientales, occidentales et méridionales demeurent imprécises. Selon SCHMIDT (1922), les larves seraient entraînées passivement par les courants océaniques (Gulf Stream) au fur et à mesure de leur croissance. Ainsi, on peut distinguer, d'Ouest en Est, 3 groupes de leptocéphales de taille croissante : le groupe O (taille moyenne 25 mm) qui vient d'éclore ; le groupe I (taille moyenne 53 mm) et le groupe II (taille moyenne 75 mm) qui se prépare à la métamorphose. KRACHT (1982) a montré que les larves du groupe I se rencontrent dans la partie centrale et orientale de l'océan Atlantique et celles du groupe II au-dessus du talus continental européen. La durée de cette migration serait de 2 à 3 années selon SCHMIDT.

BOETIUS et HARDING (1985), après avoir réexaminé les bases de l'hypothèse de SCHMIDT, estiment que la vie larvaire marine pourrait être plus courte, soit de l'ordre de 12 à 18 mois. CASTONGUAY (1987) confirme ces travaux et estime la vitesse de croissance journalière des leptocéphales à 0,38 mm/j.

En fait, la vie larvaire marine demeure mal connue. L'élevage expérimental, qui semble la méthode la plus fiable pour suivre le développement larvaire, n'est pas, pour l'instant, réalisable. Quelques essais de reproduction contrôlée ont été réalisés avec succès (*A. anguilla* : FONTAINE et TUZET, 1937 ; BOETIUS et BOETIUS, 1967 et 1980 ; PROKHORCHIK, 1986). Malheureusement les larves ne survivent pas plus de 5 jours après l'éclosion. Toutefois, il est possible de pallier ces difficultés, par l'emploi d'une méthode de substitution consistant à examiner la microstructure des otolithes (CAMPANA et NEILSON, 1985). En effet, l'otolithe, véritable «boîte noire» des Téléostéens, enregistre tous les événements de la vie du poisson, depuis sa naissance jusqu'à sa mort, à travers les variations rythmiques de la minéralisation calcique des 3 pièces de l'oreille interne (la sagitta, le lapillus et l'asteriscus). En effet, la connaissance de la vie larvaire précoce est devenue accessible grâce à la lecture des accroissements journaliers de la sagitta (PANNELLA, 1971). La microstructure des sagittae de nombreuses espèces de Téléostéens a été précisée au cours des années récentes. En ce qui concerne l'anguille, l'analyse des microstructures inscrites dans les otolithes des civelles transparentes (premier stade continental capturable sur les côtes) est susceptible de fournir une connaissance de la chronologie des événements antérieurs, donc du passé larvaire marin au stade leptocéphale.

La première partie est consacrée à une mise au point relative à l'état actuel des connaissances sur la vie larvaire marine des 3 espèces d'anguille les plus étudiées : l'anguille européenne *A. anguilla*, l'anguille américaine *A. rostrata*, l'anguille japonaise *A. japonica*. La seconde partie consiste en une étude otolithométrique personnelle portant sur des civelles capturées en divers sites européens.

ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES

1. Données relatives à *A. anguilla*

En conditions expérimentales, après induction artificielle de la ponte, l'éclosion de la larve leptocéphale s'effectue entre 46 et 110 h (50-60 h en moyenne). La larve mesure alors entre 2,5 et 2,7 mm. Trois jours plus tard sa taille est de 4,4 mm et les réserves vitellines sont presque entièrement résorbées (BEZDENEZHNYKH *et al.*, 1983 ; PROKHORCHIK, 1986). Les plus petites larves récoltées par SCHMIDT (1922) dans la Mer des Sargasses mesurent 5 mm et correspondraient donc à des larves récemment écloses. Selon BOETIUS et HARDING (1985), ces larves sont présentes toute l'année dans la Mer des Sargasses. La période de reproduction serait donc très étalée dans le temps, à la différence de l'hypothèse de SCHMIDT qui la situe de février à juillet. Les larves ont une croissance rapide, peu différente de celle d'*A. rostrata*, soit 0,24 mm par jour (KLECKNER et Mc CLEAVE, 1985). La métamorphose, à l'approche des côtes européennes se produirait à un âge de 12-15 mois (BOETIUS et HARDING, 1985). Selon APPELBAUM et HECHT (1978), aucune relation n'a été établie entre la taille de la larve leptocéphale (ou de la civelle transparente) et le diamètre de la sagitta. VAN UTRECHT et HOLLEBOOM (1985), après examen en microscopie optique de la sagitta de leptocéphales et de civelles, décrivent 3 zones complètes chez le leptocéphale et de 2 à 6 zones chez les civelles. Ces zones ayant été jugées correspondre à des cycles annuels de croissance, ces

auteurs estiment que les civelles sont donc âgées de 2 à 6 ans ! BOETIUS (1985) précise les différentes zones visibles en microscopie optique : — un centre présent à l'éclosion — une première marque très sombre entourant le centre et correspondant à la résorption du sac vitellin — une seconde marque, elle aussi très sombre traduisant l'ouverture buccale et la première prise de nourriture — une zone de croissance uniforme en structure — enfin une zone diffuse jusqu'au bord de l'otolithe, ces deux dernières zones étant considérées respectivement comme la zone de croissance du leptocéphale et la zone de métamorphose.

L'étude préliminaire de la microstructure des sagittae de civelles en MEB a permis d'appréhender les étapes du développement larvaire et la durée de vie marine (LECOMTE-FINIGER et YAHYAOUÏ, 1989 ; LECOMTE-FINIGER, 1992a).

2. Données relatives à *A. rostrata*

CASTONGUAY (1987) décrit la sagitta du leptocéphale au MEB. La partie centrale est limitée par une marque profonde correspondant à l'éclosion. A l'extérieur de cette marque, des accroissements considérés journaliers sont dénombrés, aisément dans la partie proche du centre, plus difficilement au-delà de 90 jours car l'épaisseur de chacun d'eux se réduit à 0,1 μm . La croissance journalière du leptocéphale est estimée à 0,38 mm par CASTONGUAY - valeur bien supérieure à celles avancées par BOETIUS et HARDING (1985) soit 0,19 mm et par WIPPELHAUSER *et al.* (1985) soit 0,24 mm. A ce rythme la métamorphose en civelle s'effectuerait après 5 mois environ. MICHAUD *et al.* (1988) décrivent la zone de transition entre la fin de la vie marine de la civelle transparente et le début de la vie continentale de la civelle pigmentée. TSUKAMOTO *et al.* (1991) montrent que la structure de l'otolithe du leptocéphale d'*A. rostrata* est tout à fait semblable à celle d'*A. japonica*. Ils estiment la croissance du leptocéphale à $0,60 \pm 0,04$ mm par jour, valeur très supérieure à celles proposées par les auteurs précédents.

3. Données relatives à *A. japonica*

La taille du leptocéphale est estimée à $2 \pm 0,2$ mm à l'éclosion, à $4,6 \pm 0,7$ mm à l'âge de 2 jours. La bouche s'ouvre le 4^e jour et la vésicule vitelline est entièrement résorbée le 6^e jour. Seule la sagitta est présente à l'éclosion, circulaire et mesurant 8,3 μm . Le lapillus apparaît à l'âge de 2 jours, sa taille étant de 11,7 μm . Enfin, l'asteriscus apparaît à 6 jours (18 μm), la sagitta mesurant alors 24 μm et le lapillus 21,2 μm (UMEZAWA *et al.*, 1989). Selon TSUKAMOTO *et al.* (1988), la sagitta mesure de 13 à 17 μm chez des leptocéphales âgés de 6 jours et obtenus en élevage. De plus, les sagittae présentent une marque d'éclosion à 11 μm du noyau central. A l'éclosion aucun accroissement n'est décelable dans la sagitta, qui en présente 6, après 6 jours. Il existe donc une relation linéaire entre le nombre d'accroissements et l'âge réel ($y = 0,96x + 0,06$), prouvant que le dépôt est bien journalier (UMEZAWA *et al.*, 1989). La relation entre la longueur totale de la civelle et le diamètre de son otolithe n'est pas significative (TSUKAMOTO *et al.*, 1989).

L'étude des civelles en migration anadrome sur les côtes du Japon et de Taïwan, montre que les civelles qui arrivent les premières présentent une croissance rapide. Les civelles à croissance lente prolongent leur vie larvaire marine et présentent un retard de métamorphose (TZENG, 1990 ; TZENG et TSAI, 1992). Les auteurs précisent les dimensions des zones centrales de l'otolithe observé en MEB : le noyau central mesure $9,20 \pm 2,02$ μm de diamètre et correspond au développement embryonnaire. Il est entouré d'une couronne cristalline de $20,2 \pm 1,9$ μm de diamètre mise en place avant l'éclosion. L'ensemble des deux constitue le nucleus central (TABETA *et al.*, 1987).

L'âge des civelles en migration anadrome sur les côtes du Japon (TSUKAMOTO, 1989) est estimé à 218 ± 29 jours. La période de reproduction, obtenue par rétrocalcul, se situerait donc au cours de l'été et durant l'automne (UMEZAWA et TSUKAMOTO, 1990). Ceci permet de situer approximativement l'aire de ponte présumée des anguilles japonaises, celle-ci ayant été ultérieurement précisée au cours de campagnes océanographiques dans l'océan Pacifique, soit entre 14 et 16° Nord et 134-143° Est (TSUKAMOTO, 1992).

PASSÉ LARVAIRE DE L'ANGUILLE EUROPÉENNE

Nous nous proposons de présenter nos propres observations relatives à la microstructure des sagittae de civelles et à leur composition chimique. Une collaboration, sous la forme d'un réseau européen de laboratoires a été mise en place lors d'une des sessions du Working Party on Eel (Porto, 1989) permettant la collecte d'échantillons de civelles en divers sites européens.

Les civelles ont été collectées en divers sites atlantiques (Maroc, France, Grande-Bretagne, Pays-Bas) et méditerranéens (Maroc, France, Italie). Elles sont conservées dans l'alcool 70°. Au laboratoire elles sont mesurées (LT en cm), pesées (P en mg) et classées selon leur stade de pigmentation (échelle de ELIE *et al.*, 1982).

Après extraction, les sagittae sont lavées, séchées, puis incluses dans une résine autopolymérisante (type Promodentaire). Elles sont ensuite poncées (papier à grains 600 et 1000), polies (pâte d'avivage très fine : type Pelissier), décalcifiées (E.D.T.A. en solution 5 %, PH 7,4, pendant 1 à 2 mn), métallisées à l'or (couche de 20 nm), puis observées en microscopie électronique à balayage (MEB : Hitachi S520). Diverses mesures sont réalisées (Fig. 2) à partir d'électronographies (x 300, x 1500 à 2500).

La composition chimique est déterminée par microanalyse chimique à l'aide d'un microanalyseur (Tracor Northern) couplé au MEB.

Les résultats sont discutés au fur et à mesure de leur présentation.

1. Microstructure de la sagitta

La sagitta de la civelle transparente est de forme ovale. Observée *in toto* en microscopie optique (lumière réfléchiée sur fond noir), elle apparaît généralement très hyaline. Son centre (nucleus) est opaque et grossièrement circulaire. Une à deux bandes opaques très fines sont décelables à la périphérie.

La surface poncée et décalcifiée présente de nombreuses stries fines concentriques. Nous admettons que ces stries fines représentent des accroissements journaliers (UMEZAWA *et al.*, 1989).

Les sagittae d'*A. anguilla* sont peu différentes en forme et en structure de celles des autres anguilles : *A. japonica* (TSUKAMOTO *et al.*, 1989 ; TZENG, 1990), *A. rostrata* (MICHAUD *et al.*, 1988), *A. marmorata* (LECOMTE-FINIGER, 1992d ; BUDIMAWAN, comm. pers.).

Toutes les sagittae présentent les mêmes structures en microscopie électronique à balayage : 5 zones sont mises en évidence (Fig. 1). Considérons-les successivement. La figure 2 représente schématiquement les différentes zones mises en évidence ainsi que les mesures et comptages réalisés.

* Le noyau central ou nucleus (zone Z1)

Le centre ou primordium apparaît après décalcification sous la forme d'une cavité ovale, entourée d'une couronne de cristaux. Le primordium mesure $11,7 \pm 2,5 \mu\text{m}$ selon son grand axe et $9,8 \pm 1,8 \mu\text{m}$ selon le petit axe. La couronne de cristaux qui l'entoure mesure : $20,1 \pm 1,7 \mu\text{m}$ (grand axe) et $17,8 \pm 2,1 \mu\text{m}$ (petit axe) (N = 17).

Le primordium est unique, exceptionnellement (2 cas sur 500) double (Fig. 3).

Ce nucleus est mis en place au cours du développement embryonnaire. Deux marques profondes sont décelables : l'une centrale (1) correspondrait à l'éclosion. Une marque similaire à la première marque est déposée à l'éclosion à $11 \mu\text{m}$ en moyenne au centre chez *A. japonica* (TSUKAMOTO *et al.*, 1988). La seconde marque (2), à la périphérie de la couronne de cristaux, point de départ des accroissements journaliers, est toujours située à $20 \mu\text{m}$ du centre et correspondrait soit à l'ouverture buccale, soit à la résorption du vitellus ou soit à la première alimentation. Une marque située à une distance similaire ($20,9 \mu\text{m}$) est présente chez *A. japonica* (TZENG, 1990 ; TZENG et TSAI, 1992). L'interprétation de cette marque (2) est variable selon les auteurs : BOETIUS (1985) la considère comme l'ouverture buccale ; TSUKAMOTO *et al.* (1988) et TZENG (1990)

Figure 1

Figure 1 : *A. anguilla* : microstructure de la sagitta de civelle.

- 1 - Aspect général.
M : zone de métamorphose ; L : zone de croissance du leptocéphale ; encadré : voir photo n° 2 ; ---- = 43 µm.
- 2 - Détail de la région centrale et de la zone de croissance du leptocéphale.
n : nucleus ; 1 : strie d'éclosion ; 2 : strie de première prise de nourriture suivie de la zone de croissance du leptocéphale ; encadré : voir photo n° 3 ; ---- = 10 µm.
- 3 - Aspect des accroissements journaliers présents dans la zone de croissance du leptocéphale à fort grossissement ; ---- = 4 µm.
- 4 - Zone de métamorphose du leptocéphale en civelle débutant par une zone diffuse (D) et s'achevant par une marque de transition (T) ; ---- = 10 µm.
- 5 - 6 - 7 : Type d'otolithe défini en fonction de la présence ou de l'absence de la zone de transition. 5 - Type 3 ; 6 - Type 4 ; 7 - Type 5 ; ---- = 8,4 µm.

Figure 1 : *A. anguilla* : microstructure features of the sagitta of the eel larva.

- 1 - General view. M : metamorphosis zone ; L : Leptocephalus growth zone ; detail in photo 2 (sc. = 43 µm).
- 2 - Central area and Leptocephalus growth zone. n : nucleus ; 1 : hatching ; 2 : first meal of the larva following by daily rings in the leptocephalus growth zone (detail in photo 3) (sc. = 10 µm).
- 3 - Daily increments (sc. = 4 µm).
- 4 - Metamorphosis zone beginning by a diffuse zone (D) and ending by a transition groove. (T) (sc. = 10 µm).
- 5 - 6 - 7 : Otolith type in relation with transition ring deposition. 5 - Type 3 ; 6 - Type 4 ; 7 - Type 5 (sc. = 8.4 µm).

Figure 2 : Schéma récapitulatif des différentes zones mises en évidence.
Figure 2 : Different zones of the sagitta.

Figure 3 : Le noyau central.

1 - Noyau classique ; --- = 3 μ m ; 2 - Noyau double ; ---- = 3 μ m ; n : nucleus ;
1 : éclosion ; 2 : première prise de nourriture.

Figure 3 : Central area.

1 - Classical central area (sc. = 3 μ m) ; 2 - Double central area (sc. = 3 μ m) ;
n : nucleus ; 1 : hatching ; 2 : first meal of the larva.

l'interprètent comme la marque d'éclosion. Une telle structure est commune à de nombreux Téléostéens ; en particulier, chez *Solea solea* (LAGARDÈRE, 1989), une marque identique est présente chez toutes les larves et traduit un stress important associé à une crise physiologique correspondant à l'ouverture buccale, la fin de la résorption du vitellus et la première alimentation exogène.

*** La zone de croissance du leptocéphale (zone Z2)**

Cette zone mesure 95 μm en moyenne (valeurs variant de 80 à 100 μm) et se caractérise par le dépôt régulier des accroissements journaliers déposés concentriquement dès la première prise de nourriture matérialisée par la marque profonde (2). L'épaisseur moyenne des marques journalières varie : les 50 premières sont larges, puis elles décroissent (jusqu'à la 80ème) avant de croître à nouveau. Cette zone correspondrait à la phase de croissance du leptocéphale depuis l'éclosion jusqu'au début de la métamorphose en civelle. Cette zone serait donc édifée pendant la migration transatlantique.

*** La zone de métamorphose (zone Z3)**

La zone de croissance du leptocéphale (Z2) et la zone de métamorphose (Z3) se distinguent l'une de l'autre par leur structure. La zone de métamorphose présente en effet des accroissements larges et diffus (difficilement discernables). Elle mesure de 50 à 70 μm d'épaisseur. Cette zone serait mise en place pendant la métamorphose du leptocéphale en civelle, qui se situe au dessus du plateau continental.

Pendant celle-ci, la larve est en état de jeûne prolongé et la reprise de l'activité trophique s'effectue ultérieurement en milieu continental, aux stades pigmentaires VIA3 - VIA4 (LECOMTE-FINIGER, 1983). Pendant cette phase de jeûne, la larve présente une croissance négative (réduction de taille et perte de poids). Toutefois, le diamètre de l'otolithe continue à s'accroître. Ce phénomène a été décrit au cours de la métamorphose de *Solea solea* (LAGARDÈRE, 1989).

*** La zone de transition (zone Z4)**

La périphérie de la zone de métamorphose est limitée par une double marque, d'une largeur de 5 μm , considérée comme la marque de transition (T) entre le milieu océanique et le milieu continental. Cette marque traduit la fin de la vie larvaire marine.

*** La zone de croissance marginale (zone Z5)**

Au delà de la zone de transition, une zone plus ou moins large (2 à 15 μm d'épaisseur) peut être observée sur certains otolithes. Aucun accroissement journalier n'y est décelable. Cette zone de croissance marginale serait édifée au début de la vie continentale.

Le dépôt de ces 2 dernières zones a été suivi, parallèlement à l'évolution pigmentaire.

2 cas peuvent se présenter. Examinons-les successivement :

— existence d'une relation entre le stade pigmentaire et le diamètre de son otolithe (Tab. I) :

Au cours de la mélanogénèse, le diamètre de la sagitta augmente par adjonction d'une zone de croissance marginale. En fait, le diamètre varie peu jusqu'au stade VIA0. En effet, une analyse en composantes principales (LECOMTE-FINIGER et PLANES, non publié), réalisée sur des échantillons (N = 112) de la Loire, a montré que le stade VIA0 (axe 1, 44,6 % de l'information) est le dernier stade sans marque de transition (T). Celle-ci se dépose donc au stade VIA1, caractérisé par une reprise de croissance du diamètre de la sagitta.

— absence de relation entre le stade pigmentaire et le diamètre de son otolithe :

Les sagittae des échantillons de la Vilaine et les échantillons prélevés au large de cet estuaire, sur le plateau continental, présentent 3 types (Fig. 2) d'otolithes : Type 3 (absence de la zone de transition T), Type 4 (T présente), Type 5 (T + zone de croissance marginale).

Tableau I : Relation entre le stade pigmentaire et le diamètre de l'otolithe.**Table I : Relationship between pigmentation stage and otolith diameter.**

Stade	Port-La-Nouvelle (Méditerranée)		Loire (Atlantique)		Sebou (Atlantique)		Moulouya (Atlantique)	
	N	diamètre μm	N	rayon μm	*N	diamètre μm	*N	diamètre μm
VA			7	161,3 $\pm$ 16,9	17	290,6 $\pm$ 13,6		
VB			60	160,9 $\pm$ 13,6	40	310,0 $\pm$ 8,9	9	328,6 $\pm$ 11,8
VIA0	30	300 $\pm$ 2	15	161,1 $\pm$ 13,6	5	317,0 $\pm$ 17,3	10	336,7 $\pm$ 11,4
VIA1			8	154,3 $\pm$ 14,5	6	331,7 $\pm$ 23,5	22	340,8 $\pm$ 9,6
VIA2	30	325 $\pm$ 5	12	163,5 $\pm$ 19,6	8	340,9 $\pm$ 18,8	5	355,7 $\pm$ 18,3
VIA3	36	420 $\pm$ 20	7	171,2 $\pm$ 26,0				
VIA4	46	450 $\pm$ 60	5	171,1 $\pm$ 19,6				
VIB	36	510 $\pm$ 70						

Les pourcentages de présence des otolithes de types 4 et 5 respectivement en estuaire et sur le plateau continental sont les suivants : T4 : 28 et 12 % ; T5 : 20 et 29 %. Toutes les civelles sont au stade de pigmentation VB transparent, considéré comme précoce. Cependant les otolithes sont comparables à ceux de civelles à des stades pigmentaires plus avancés. Le déterminisme de la marque de transition demeure imprécis (LECOMTE-FINIGER *et al.*, 1993). En effet, le dépôt de cette marque s'effectue à un stade pigmentaire bien déterminé (VIA1) dans certains sites [(Loire, Port-La-Nouvelle ; Moulouya et Sebou (YAHYAOU, 1991)) ; dans ce cas, les civelles ont bien franchi la limite eau marine / eau continentale. Sa présence à un stade précoce (VB) en mer ne peut s'expliquer par un changement de milieu, à moins que les conditions géographiques très particulières du site de la Vilaine n'aient obligé les civelles à une stabulation en milieu marin. Dans ce cas particulier (existence d'un barrage estuarien), les otolithes s'accroissent bien que le stade pigmentaire n'ait pas évolué parallèlement. En effet, l'influence des facteurs externes (température et salinité) sur la vitesse de mélanogenèse a été précisée (YAHYAOU, 1991), telle qu'une augmentation de la salinité retarde la pigmentation. Par suite, le séjour prolongé des civelles en mer induirait un blocage de l'évolution pigmentaire et une désynchronisation des deux phénomènes que sont pigmentation et croissance. Ainsi, «l'âge pigmentaire» (stade VB précoce, stade VIA4/VIB tardif) serait indépendant de «l'âge réel».

2. Composition chimique

Le spectre de microanalyse chimique est composé de pics caractéristiques de chacun des éléments chimiques de l'otolithe. Les sagittae de civelles contiennent essentiellement du calcium sous la forme de cristaux d'aragonite. Les variations de la quantité de calcium sont obtenues par balayage microdensitométrique, point par point, le long d'une droite correspondant à l'axe de l'otolithe et passant par le primordium. Le taux de calcium est plus faible dans la partie centrale de l'otolithe (Z1, Z2) (zone de croissance du leptocéphale) que dans les zones périphériques (métamorphose Z3 et croissance marginale Z5). La zone de transition (T) se distingue par une faible quantité de calcium. La composition chimique et la microstructure du réseau cristallin (aragonite) de l'otolithe ont été précédemment étudiés au stade anguille jaune (LECOMTE-FINIGER, 1992b et c).

La composition minérale (calcium) de la sagitta de civelle apparaît tout à fait similaire. Toutefois, elle se caractérise par ses variations de la quantité de calcium : en effet le centre, déposé en mer, est moins riche en calcium que les zones marginales déposées dans les milieux marginolittoraux et continentaux. Une telle caractéristique a été d'abord mise en évidence chez *A. rostrata* par CASSELMAN (1982) puis confirmée chez *A. anguilla*. Du point de vue microstructure, les 5 zones de la sagitta décrites précédemment peuvent être reportées en deux ensembles caractérisés par un environnement halin en fonction de leur

teneur en calcium. Ainsi, le premier, comprenant le nucleus central (Z1) et la zone de croissance du leptocéphale (Z2) qui ont été édifiées en milieu marin, est pauvre en CaCO_3 . Le second, regroupant la zone de métamorphose (Z3), la transition (Z4) et éventuellement la croissance marginale (Z5), qui ont été mises en place dans les milieux margino-littoraux, est comparativement plus riche en CaCO_3 .

3. Durée de la migration larvaire

La comptabilisation des accroissements journaliers permet de préciser les durées de chacune des deux étapes de la vie larvaire de l'anguille.

* *Durée de la phase leptocéphale*

La comptabilisation des stries fines journalières (J2) porte sur la zone située entre la marque (2), soit la première prise de nourriture, jusqu'au passage dépôt régulier - dépôt diffus séparant Z2 - Z3, soit la zone de métamorphose.

Leur nombre varie de 156 à 204, soit une durée de 5 à presque 7 mois.

* *Durée de la phase de métamorphose*

La comptabilisation (J3) s'effectue jusqu'à la zone de transition. Le nombre varie de 33 à 103, soit une durée de 1 à 3 mois 1/2.

* *Durée totale de la migration transatlantique*

La durée J2 + J3 varie de 211 à 290 jours (Tab. II). La migration, de l'ordre de 7 à 9 mois 1/2, dure donc moins d'un an. Il semble que celle-ci soit plus courte (220 j. en moyenne) dans les régions méridionales (Oued-Sebou) et Méditerranée (Moulouya, Port-La-Nouvelle, Arno) que dans les régions septentrionales (Somme, Severn, IJmuiden) pour lesquelles la migration dure 270 jours en moyenne. Une différence de 50 jours apparaît donc, dépendant davantage de la durée de la phase de métamorphose (48,5 j. au Sud - 82,6 j. au Nord) que de celle de croissance du leptocéphale (171 j. au Sud - 186 j. au Nord). La diversité des mouvements transocéaniques en direction des côtes européennes ne semble pas responsable d'une différence notable de durée de la migration des leptocéphales. Par contre, les conditions du transit sur le plateau continental induisent une plus grande variabilité quant à la durée totale de la migration.

Tableau II : Durée de la migration transatlantique.

Table II : Duration of the transatlantic migration.

Sites	Dimensions des zones (en μm)		Durée de la migration (en jours)		
	Z2	Z3	J2	J3	Total
Atlantique					
Oued Sebou	91,5	59,2	178	33	211
Loire	95,2	65,2	204	60	264
Vilaine	97,3	65,2	180	57	237
Somme	91,6	61,0	187	103	290
Severn	105,6	70,0	195	76	271
IJmuiden	95,6	64,0	178	69	247
Méditerranée					
Moulouya	102,0	65,6	186	34	220
Port-La-Nouvelle	100,5	65,5	156	68	225
Arno	96,6	65,4	164	59	223

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées concernant les facteurs courantologiques, hydrologiques et éthologiques impliqués dans le phénomène migratoire. Une migration estimée inférieure à un an implique une nage active des leptocéphales (GUERALT *et al.*, 1992). La migration transocéanique s'effectuerait à une vitesse de l'ordre de 20 km par jour. Le leptocéphale présente une densité peu différente de celle de l'eau de mer (HULET *et al.*, 1972). Un faible effort musculaire suffirait à le maintenir (flottabilité) dans la colonne d'eau. Son déplacement horizontal, qu'il soit passif (courant du Gulf Stream) ou (et) actif (nage propre) est ainsi facilité. La civelle, de forme cylindrique présente une flottabilité inférieure : la surface corporelle passe de 11 cm² chez le leptocéphale à 5,5 cm² chez la civelle. Ses capacités de nage rapide et soutenue (7,2 LT s⁻¹ : McCLEAVE, 1980), son poids spécifique plus élevé que celui du leptocéphale, exigent une dépense d'énergie beaucoup plus élevée. Le déplacement au-dessus du plateau continental est donc lent (2 km/jour), très voisin de celui de la larve de sole (KOUTSIKOPOULOS *et al.*, 1991).

En ce qui concerne les données océanographiques, la vitesse des courants, entre les côtes orientales des Etats-Unis et le continent européen varie de 0,7 à 13 km/h (SCHELTEMA, 1992). Dans les parties les plus rapides du Gulf Stream, une particule d'eau peut parcourir 100 milles par jour (TCHERNIA, 1969) et traverserait donc l'Atlantique d'Ouest en Est en moins d'une année. Selon BAST et STRELHOW (1990), les leptocéphales arrivant dans les régions méridionales de l'Europe sont plus petits (différence de 4 à 13 mm) que ceux arrivant dans les zones septentrionales. Ces observations impliquent d'une part l'existence d'une migration active (McCLEAVE, 1993), d'autre part une voie migratoire plus courte par le courant Nord-Atlantique (désigné généralement courant équatorial nord).

La période de ponte en Mer des Sargasses, estimée par rétrocalcul (LECOMTE-FINIGER *et al.*, 1993), se déroulerait toute l'année, avec un pic de février à juillet. Ces données sont en accord avec celles de McCLEAVE (1993) mais différent de celles de SCHMIDT (1922) qui proposait une période de ponte moins étalée dans le temps, de mars à juillet.

En conclusion, si les observations de sagittae de civelles en MEB ont permis de mieux appréhender le passé larvaire de l'anguille européenne, de nouvelles récoltes de larves leptocéphales à différents stades de développement et, par suite, à différentes étapes de leur migration transatlantique, permettraient en particulier de tenter de préciser la notion d'accroissement journalier. Ceci implique l'organisation de campagnes océanographiques dans l'Atlantique Nord, avec l'espoir d'une validation en laboratoire par réalisation d'élevages expérimentaux portant sur les premiers jours de la vie larvaire.

C'est à de telles conditions que pourrait être élucidée la «mystérieuse vie marine larvaire» de l'anguille européenne...

REMERCIEMENTS

Je remercie Messieurs DESAUNAY, GUERALT, GRELLIER et BEILLOIS (IFREMER, Nantes) pour m'avoir prélevé des civelles dans la Vilaine et aidé au traitement des données (contrats IFREMER 90 5 511 129 ; 91 5 511 130 ; 93 3 311 031). Je ne saurais oublier tous les membres du Working Group on Eel (Messieurs YAHYAOU : Maroc ; WILLIAMSON : Ecosse ; TONGIORGI : Italie ; VAN WILLIGEN : Pays-Bas ; TESCH : Allemagne) qui m'ont fourni des échantillons de civelles. Enfin, tous mes remerciements à H. GUISET (dactylographie), à B. FOURCAULT (iconographie), à S. BIAGIANTI et S. PLANES (ponçage et polissage d'otolithes ...).

BIBLIOGRAPHIE

- APPELBAUM S., HECHT T., 1978. Otolith length / fish length relationship of leptoccephali, elvers, and sub-adult (reared) eels *A. anguilla*. *Env. Biol. Fish.* 3 (2), 245-247.
- BAST H.D., STRELHOW B., 1990. Length composition and abundance of eel larvae *A. anguilla* in the Iberian basin (North-East Atlantic) during july-september 1984. *Helgolander Meeresunters.*, 44, 353-361.

- BEZDENEZHNYKH V.A., PROKHORCHIK G.A., PETRIKOW A.M., PETUKHOV V.B., PLYUTA M.V., 1983. Obtaining larvae of *A. anguilla* under experimental conditions. *J. Ichthyol.*, 268, 77-79.
- BOETIUS I., 1985. Otoliths of eels of known age. *EIFAC, Working Party on Eels, Perpignan 17-18 Sept. 1985*.
- BOETIUS I., BOETIUS J., 1967. Studies in the European eel *A. anguilla*. Experimental induction of the male sexual cycle, its relation to temperature and other factors. *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders.*, N.S. 4, 339-405.
- BOETIUS I., BOETIUS J., 1980. Experimental maturation of female silver eels, *A. anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana*, 1, 1-28.
- BOETIUS J., HARDING E.F., 1985. A re-examination of J. Schmidt's Atlantic eel investigations. *Dana*, 4, 129-162.
- CAMPANA S.E., NEILSON J.D., 1985. Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 1014-1032.
- CASSELMAN J.M., 1982. Chemical analysis of the optically different zones in eel otoliths. *Proc. 1980 North American Eel Conference*, 74-82.
- CASTONGUAY M., 1987. Growth of American and European eel leptocephali as revealed by otolith microstructure. *Can. J. Zool.*, 65 (4), 875-878.
- ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I., CHARLON N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*A. anguilla*. *Vie Milieu*, 32 (3), 149-157.
- FONTAINE M., TUZET O., 1937. Sur la spermatogenèse de l'anguille argentée. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 78.
- GUEREAULT D., LECOMTE-FINIGER R., DESAUNAY Y., BIAGIANTI S., BEILLOIS P., GRELLIER P., 1992. Glass eels arrivals in the Vilaine estuary (Northern Bay of Biscay) in 1990 : Demographic features and early life history. *Irish Fish. Investig.*, 36 (A), 5-15.
- HULET W.H., FISHER J., RIETBERG B.J., 1972. Electrolyte composition of Anguilliform leptocephali from the Straits of Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 22, 432-448.
- 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.
- KOUTSIKOPOULOS C., FORTIER L., GAGNE J., 1991. Cross shelf dispersion of dover sole (*Solea solea*) eggs and larvae in Biscay Bay and recruitment inshore nurseries. *J. Plank. Res.*, 13, 923-945.
- KRACHT R., 1982. On the geographic distribution and migration of I and II group eel larvae as studied during the 1979 Sargasso Sea Expedition. *Helgolander Meeresunters.*, 35, 321-327.
- LAGARDERE F., 1989. Influence of feeding conditions and temperature on the growth rate and otolith increment deposition for Dover sole. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 191, 390-399.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983. Evolution morphométrique et énergétique de la civelle en Méditerranée au cours de sa pigmentation. *Vie Milieu*, 33 (2), 87-92.
- LECOMTE-FINIGER R., 1984. Cycle biologique et problématique de l'anguille européenne *A. anguilla*. Point actuel des connaissances. *Ann. Biol.*, 23 (4), 339-366.
- LECOMTE-FINIGER R., 1990. Métamorphose de l'anguille jaune en anguille argentée *A. anguilla* et sa migration catadrome. *Ann. Biol.*, 29 (3), 183-194.
- LECOMTE-FINIGER R., 1992a. Growth history and age at recruitment of European glass eels *A. anguilla* as revealed by otolith microstructure. *Mar. Biol.*, 114, 205-210.
- LECOMTE-FINIGER R., 1992b. Données préliminaires sur la composition chimique des otolithes d'anguille *A. anguilla*. *Bull. inst. oceanogr. Monaco*, 11 (sp), 227-232.

- LECOMTE-FINIGER R., 1992c. The crystalline ultrastructure of otoliths of the eel. *J. Fish Biol.*, 40, 181-190.
- LECOMTE-FINIGER R., 1992d. Age and birth date of elvers collected in Moorea (French Polynesia). *Irish Fish. Investig.*, 36 (A), 41.
- LECOMTE-FINIGER R., 1994. Les stades larvaires (leptocéphales et civelles) de l'anguille européenne *A. anguilla* : migrations et métamorphose. *Ann. Biol.*, 33 (1), 1-17.
- LECOMTE-FINIGER R., YAHYAOUÏ A., 1989. La microstructure au service de la connaissance du développement larvaire de l'anguille européenne. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 308, 1-8.
- LECOMTE-FINIGER R., DESAUNAY Y., GUERALT D., GRELLIER P., 1993. The immigration of *A. anguilla* glass eels in coastal waters : questions about the determinism of the otolith structures. *EIFAC, Working Party on eel, 8th Session, Olsztyn, Poland, 24-29 May 1993*.
- McCLEAVE J.D., 1980. Swimming performance of the European eel elvers. *J. Fish Biol.*, 16, 445-552.
- McCLEAVE J.D., 1993. Physical and behavioural controls on the oceanic distribution and migration of leptocephali. *J. Fish Biol.*, 43 (Sup. A), 243-273.
- MICHAUD M., DUTIL J.D., DODSON J.J., 1988. Determination of the age of young American eels *A. rostrata* in freshwater, based on otolith surface area and microstructure. *J. Fish Biol.*, 32, 179-189.
- PANNELLA G., 1971. Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns. *Science* (Wash., D.C.), 173, 1124-1127.
- PROKHORCHIK, 1986. Postembryonic development of European eel *A. anguilla* under experimental conditions. *J. ichthyol.*, 26 (6), 121-127.
- SCHELTEMA R.S., 1992. Passive dispersal of planktonic larvae and the biogeography of a sublittoral invertebrate species. In *Marine Eutrophication and Pollution Dynamics*, Colombo G., Ferrari I., Ceccherelli V., Rossi R., ed., Ferrara (Italie), 195-202.
- SCHMIDT J., 1922. The breeding places of the eel. *Phil. Trans. R. Soc.*, 211 (B), 179-208.
- TABETA O., TANAKA K., YAMADA J., TZENG W.N., 1987. Aspects of the early life history of the Japanese eel *A. japonica* determined from otolith microstructure. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 53, 1727-1734.
- TCHERNIA P., 1969. Cours d'Océanographie régionale. *Océan Atlantique. Service Hydrogr. Marine*, 109 p.
- TESCH F.W., KRACHT R., SCHOTH M., SMITH D.G., WEGNER G., 1979. *Report on the eel expedition of FRV «Anton Dohrn» and R.K. «Freidrich Heincke» to the Sargasso Sea 1979*.
- TSUKAMOTO K., 1989. Otolith daily increments in the Japanese eel. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55, 1017-1021.
- TSUKAMOTO K., 1992. Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, 356 (6372), 789-791.
- TSUKAMOTO K., UMEZAWA A., TABETA O., MOCHIOKA N., KAJIHARA T., 1988. Ageing *A. japonica* leptocephali with otolith. *Preliminary report of the Hakuho Maru, Cruise KH-86-4, Aug. 26-Oct. 2, 1986. Ocean Research Institute, Univ. of Tokyo*.
- TSUKAMOTO K., UMEZAWA A., TABETA O., MOCHIOKA N., KAJIHARA T., 1989. Age and birth date of *A. japonica* leptocephali collected in Western North Pacific in September 1986. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55 (6), 1023-1028.
- TSUKAMOTO K., OTAKE T., UMEZAWA A., TATENO S., AKIMOTO Y., 1991. Age and growth of Atlantic eels as revealed by otolith microstructure. *Preliminary report of the Hakuho Maru, Cruise KH-89-2, Oct. 27, 1989 - March 5, 1990. Ocean Research Institute, Univ. of Tokyo*.

- TZENG W.N., 1990. Relationship between growth rate and age at recruitment of *A. japonica* elvers in a Taiwan estuary as inferred from otolith growth increments. *Mar. Biol.*, 107, 75-81.
- TZENG W.N., TSAI Y.C., 1992. Otolith microstructure and daily age of *A. japonica* elvers from the estuaries of Taiwan with reference to unit stock and larval migration. *J. Fish Biol.*, 40, 845-857.
- UMEZAWA A., TSUKAMOTO K., TABETA O., YAMAKAWA H., 1989. Daily growth increments in the larval otolith of the Japanese eel *A. japonica*. *Jap. J. Ichtyol.*, 35, 440-440.
- UMEZAWA A., TSUKAMOTO K., 1990. Age and birth date of the glass eel *A. japonica* collected in Taiwan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56 (8), 1199-1202.
- VAN UTRECHT W.L., HOLLEBOOM M.A., 1985. Notes on eel larvae from the central and eastern North Atlantic and on glass eels from the European continental shelf. *Bijdr. Dierk.*, 55 (2), 249-262.
- WIPPELHAUSER G.S., McCLEAVE J.D., KLECKNER R.C., 1985. *A. rostrata* leptocephali in Sargasso Sea during February and March 1991, *Dana*, 4, 93-98.
- YAHYAOUÏ A., 1991. Contribution à l'étude de la biologie de l'anguille *A. anguilla* dans son aire méridionale de répartition géographique : littoral atlantique et méditerranéen marocain. *Thèse Doct. Etat, Université Mohammed V, Rabat, Maroc*, 314 p.