

- ETUDE DU POLYMORPHISME BIOCHIMIQUE DE DEUX POPULATIONS NATURELLES (MAROC ATLANTIQUE ET ROUSSILLON) DE CIVELLES ET ANGUILLETES D'*ANGUILLA ANGUILLA* L. 1758 ET DE DEUX ECHANTILLONS D'ELEVAGE.

A. YAHYAOUÏ (1), J. BRUSLÉ (2) et N. PASTEUR (3)

RESUME : 15 systèmes enzymatiques ont été analysés afin de juger du polymorphisme de 24 gènes. Aucune différence génétique entre civelles atlantiques et méditerranéennes n'a été décelée par électrophorèse, une telle identité plaçant en faveur d'une origine sargassienne commune.

Les gènes enzymatiques paraissent également semblables entre différents lots d'élevage, les variations de taux de croissance étant plutôt imputables à des troubles comportementaux (surpopulation) qu'à des différences génétiques.

ABSTRACT : 15 types of allozymes were electrophoretically studied and variability of 24 genes analyzed and compared between atlantic and mediterranean elvers. No genetic difference was observed. The genetic homogeneity agrees with a similar origin, the Sargasso Sea.

Identity of enzymatic genes as found between different lots in culture and variation in growth was rather due to comportemental patternlike overcrowding than to genetic differences.

MOTS-CLES : *Anguilla anguilla*, Maroc, France, civelles, polymorphisme enzymatique, élevage

KEY WORDS : *Anguilla anguilla*, Marocco, France, elvers, biochemical polymorphism, eef culture.

---

(1) Laboratoire de Biologie animale - Faculté des Sciences de Rabat

(2) Laboratoire de Biologie marine, Université de Perpignan

(3) Institut des Sciences de l'Evolution, USTL, Montpellier.

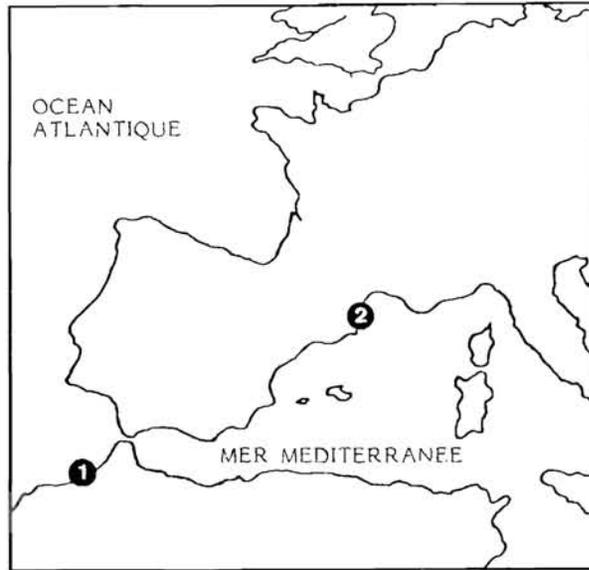


Planche I Stations de pêche :

- ❶ Estuaire du Sébou
- ❷ Grau de Port-la-Nouvelle

Zylogramme :

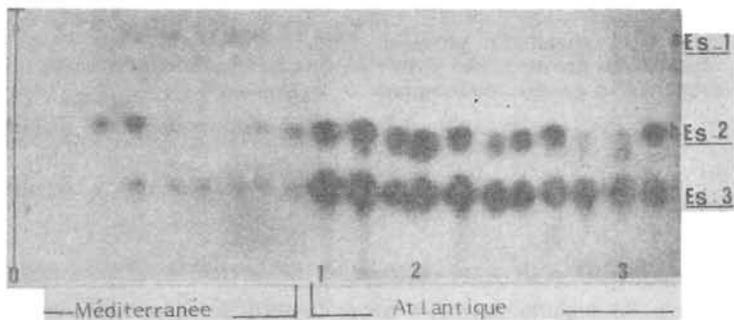


Planche 2

## INTRODUCTION

Cette étude aborde le problème de la différenciation génétique des populations naturelles et d'élevage de civelles d'Anguilles (*Anguilla anguilla* L. 1758), par des techniques d'électrophorèse enzymatique qui permettent d'analyser une partie du génome en fonction des variations de mobilité électrophorétique des protéines à fonction enzymatique (polymorphisme enzymatique).

L'étude comparée du recrutement en civelles des littoraux atlantiques et méditerranéens a jusqu'à présent été essentiellement abordée sous un angle morphologique, pondéral et méristique (nombre moyen de vertèbres) (Gandolfi-Hornoyold, 1927 a et b, 1928; Heldt et heldt, 1929, Lecomte-Finiger, 1978 et 1983; Yahyaoui, 1983). Une approche moderne, visant à préciser la structure génétique des populations (Rodino et Comparini, 1978), a été appliquée aux larves leptocéphales (Comparini et Rodino, 1980 ; Comparini et Schoth (1982) et aux civelles d'*Anguilla anguilla* (Comparini et al., 1975) et d'*Anguilla rostrata* (Williams et al., 1973 ; Koehn et Williams, 1978).

Il convenait toutefois de reprendre ces recherches sur un échantillon de gènes plus vaste que celui des auteurs italiens limités aux systèmes enzymatiques (Mdh, Ldh, Pgi) utilisés pour différencier *A. anguilla* d'*A. rostrata*. Le polymorphisme enzymatique (15 systèmes enzymatiques) a d'abord été analysé sur deux populations naturelles pêchées à une même date au cours de leur migration anadrome dans deux milieux, l'un atlantique (Oued Sebou), l'autre méditerranéen (Port-La-Nouvelle), situés de part et d'autre du détroit de Gibraltar (Planche 1). Cette investigation visait à préciser l'origine de ces civelles.

Par ailleurs, les élevages de civelles montrent généralement (cf. revue sur l'anguilliculture : Vassal et Bruslé, 1983) de grandes disharmonies de croissance, l'arrêt ou le retard de développement pouvant concerner 2/3 de individus (Querellou, 1975), de sorte qu'après tri sélectif 30 % seulement d'entre eux peuvent être conservés en élevage (Kuhlmann et Koops, 1981). La recherche d'une explication à cette hétérogénéité de croissance et à ces importantes différences de développement individuel, particulièrement marquées chez l'anguille et responsables d'un important gaspillage du potentiel halieutique ainsi que d'un accroissement sensible des coûts d'exploitation des installations d'anguilliculture (Foulquier et Descamps, 1979), est demeurée sans solution jusqu'à présent. S'agit-il d'une nourriture artificielle inadaptée, d'une trop forte compétition intraspécifique (stress social : Peters et al, 1980 ; Peters, 1982

et 1983) ou de caractéristiques génétiques associées au retard de développement des anguillettes dénommées "boudeuses" ? Leur analyse a été entreprise par comparaison de divers lots (de tête, moyen et queue) issus de recrutement précoces (novembre) et plus tardif (février).

## MATERIEL ET METHODES

I - L'étude des populations naturelles a porté sur :

- . un échantillon atlantique : 84 civelles transparentes capturées le 19/11/1982 dans l'Oued Sebou (LT = 6,93 cm  $\pm$  0,38 et Pf = 0,2795 gr  $\pm$  0,05116)
- + un échantillon méditerranéen de 72 civelles transparentes pêchées dans le grau de Port La Nouvelle le 16/11/1982 (LT = 6,40 mm  $\pm$  0,36 ; Pf = 0,3896 gr  $\pm$  0,0679)

II - Les anguillettes d'élevage correspondent à deux séries :

- . "élevage I" de 58 anguillettes issues de 200 civelles capturées à Port La Nouvelle le 2/2/1982 puis triées par tamisage après 80 jours d'élevage et réparties en 3 lots (lot de tête : 16,5 %, lot moyen : 44,5 %, lot de queue : 27,5%) qui ont été maintenus chacun séparément en élevage pendant 140 jours.

- . "élevage II" de 62 anguillettes à partir de 150 civelles pêchées à Port La Nouvelle le 16/12/1982 et maintenues en élevage, après tri et répartition en 3 lots, pendant 108 jours.

- . L'analyse électrophorétique a alors porté sur les lots obtenus par ségrégation rapide des anguillettes en 3 catégories dans chaque élevage : Lots I1 et I2 correspondent aux plus petits individus ayant manifesté, tant dans les lots de queue que dans les lots moyens, la plus faible croissance, lots I2 et I12 regroupant les anguilles intermédiaires et lots I3 et I13 concernant les plus grands individus, ceux des lots de tête et moyen ayant présenté la croissance la plus rapide .

III - On prépare les homogénats par broyage soit des civelles in toto (échantillons Atlantiques et Méditerranée) soit de divers organes isolés (muscle, foie, coeur, rein) d'anguillettes (élevage I, élevage II). On procède ensuite à une centrifugation différentielle (20 minutes à 15000 tours/minute = 20 000g).

Les électrophorèses se pratiquent sur **gel d'amidon**. On trouvera dans YAHYAOUÏ (1983) les renseignements techniques relatifs aux solutions de broyage, à la préparation des gels, à l'électrophorèse et à la révélation enzymatique par coloration.

## RESULTATS

L'analyse générale a porté sur 26 catégories d'enzymes ou autres protéines ; 10 d'entre elles ont montré soit une activité trop diffuse pour permettre une interprétation génétique, soit une activité nulle. Ce sont : l'adénylæekinease (AK), la leucine-amino-peptidase (Lap), la sorbitol-déshydrogénase (Sdh), la  $\beta$ -galactosidase ( $\beta$ -Gal), les estérases dégradant le 4-méthyl-umbelliféryl-acétate (Est-4MU), la phosphatase alcaline (Akp), la pyruvate-kinase (Pk), l'hexokinase (Hk), la créatine-kinase (Ck) et l'amylase (Amy). 16 catégories d'enzymes donnent au contraire des zymogrammes qui peuvent être génétiquement interprétés ; leur liste, celle des locus identifiés et des tissus donnant la meilleure résolution électrophorétique, sont réunis dans le tableau I. L' $\alpha$ -glycérophosphate deshydrogénase ( $\alpha$ -Gpd) n'ayant pas été analysée dans la totalité des échantillons pour des raisons techniques (arrêt de la production du substrat par SIGMA), un total de 15 systèmes enzymatiques ont été étudiés et ont permis de juger du polymorphisme de 24 gènes (Yahyaoui, 1983).

### I - Comparaison des civelles de Méditerranée et de l'Atlantique

Les civelles des trois échantillons de Méditerranée (population sauvage et les deux élevages) ont été comparées (Tableau II). Aucune différence statistiquement significative n'ayant été observée, il est donc possible de regrouper l'ensemble de ces trois échantillons et de les comparer à ceux provenant de l'Atlantique.

Ainsi, parmi les 22 gènes étudiés dans les deux types d'échantillons, 10 se sont révélés homozygotes pour le même allèle chez tous les individus (locus Acp, Es-1, Glo, Ldh-1, Mdh-1, Me-1, Pgm, Pt-1, Pt-2 et Pt3), et 3 (locus Aat-3, G-6-PD et Idh-1) ont montré un ou parfois deux allèles rares, c'est-à-dire présents chez un seul des individus étudiés. Les fréquences alléliques observées aux 9 autres locus sont présentées Tableau II. On constate qu'à l'exception du gène Es-2, les fréquences alléliques des autres locus sont très comparables (il n'existe pas de différence statistiquement significative.)

Le gène Es-2 mérite un examen particulier. En effet, l'allèle ES-2<sup>95</sup> est absent en Méditerranée et atteint une fréquence de 0,07 en Atlantique. Cette différence est légèrement significative ( $X^2 = 4,966$  pour 1 ddl,  $P < 0,05$ ). Toutefois, il faut noter que deux problèmes se posent. Le premier concerne l'activité générale des estérases qui, chez les civelles de Méditerranée comme on peut le voir planche II, est beaucoup plus faible qu'en Atlantique, d'où les difficultés de "lire" les zymogrammes. Le second concerne les différences qui apparaissent lorsque l'on change le système de tampon d'électrophorèse pour étudier ces estérases. Ainsi, lors d'une manifestation toute récente (décembre 1983) avec Mme LECOMTE, nous avons comparé les résultats d'électrophorèse obtenus sur des foies (organes où le locus Es-2 est très actif) chez des anguil-

Jettes de Méditerranée : le locus Est-2 qui semble présenter un seul allèle quand on utilise un système de tampon Tris HCl (celui qui a été utilisé dans la présente étude) se révèle comporter 3 ou 4 allèles quand on utilise un système de tampon TC 8,0. Nous considérons donc que l'étude de locus Es-2 doit être reprise et que pour le moment aucune conclusion définitive ne peut être avancée.

Pour chaque locus et chaque échantillon, les fréquences phénotypiques se répartissent selon la loi de Hardy-Weinberg (il n'existe pas de différence statistiquement significative entre la répartition des génotypes observés et attendus, Yahyaoui 1983). Deux paramètres estimant le degré de polymorphisme ont été calculés (Tableau III). Les taux de polymorphisme ( $P = 0,95$  et  $P = 0,01$ ) et les taux d'hétérozygotie sont équivalents dans les populations de Méditerranée et d'Atlantique. Enfin, l'indice d'identité génétique de Nei (Nei, 1972) est élevé ( $I = 0,9598$ ), ce qui confirme que les deux populations sont très semblables.

## 2 - Comparaison des civelles maintenues en élevage

Nous avons cherché à savoir s'il existait des différences génétiques détectables entre les lots de civelles ayant révélé des vitesses différentes de croissance au niveau de 8 locus polymorphes pour l'élevage I et de 7 pour l'élevage II (dans ce dernier élevage le locus Sod-I n'a pas pu être étudié du fait de la petite taille des foies). Cette étude a été réalisée indépendamment sur chaque élevage et a porté : a) sur les trois lots considérés séparément, b) sur la comparaison des lots 1 et 2 (Tête + moyen) et du lot 3 (queue) et c) des lots 2 et 3 et du lot 1.

Deux types d'analyses ont été entrepris. Le premier, qui a considéré chaque locus pris indépendamment, a consisté à comparer la distribution des génotypes, la distribution des allèles, la distribution de l'ensemble des homozygotes et des hétérozygotes. Aucune de ces analyses n'a révélé de différence statistiquement significative (la comparaison de la distribution des génotypes en considérant les trois lots est présentée à titre d'exemple, Tableau IV pour l'élevage I et Tableau V pour l'élevage II).

Le deuxième type d'analyse a porté sur ce que nous appellerons "l'hétérozygotie individuelle" et a consisté à déterminer si la probabilité d'observer des individus hétérozygotes à 0, 1, 2, 3 etc... locus était différente dans les divers lots des deux élevages. Avant d'effectuer cette étude, nous avons vérifié que, pour un individu donné, la probabilité d'être hétérozygote à un locus particulier était bien indépendante de celle d'être hétérozygote à un autre locus (le tableau VI donne les résultats obtenus pour l'élevage I). Les comparaisons de l'hétérozygotie individuelle

ont été effectuées en considérant l'ensemble des niveaux d'hétérozygotie individuelle, puis en effectuant divers regroupements. Aucune différence statistiquement significative n'a été détectée, quelle que soit la comparaison considérée (le tableau VII donne les résultats observés dans les élevages I et II quand on considère l'ensemble des 3 lots et l'ensemble des niveaux d'hétérozygotie individuelle).

## DISCUSSION

### I - Comparaison Atlantique-Méditerranée

Le problème de l'origine des anguilles méditerranéennes a donné lieu à controverse. Une origine sargassienne leur a été attribuée par Schmidt (1922), hypothèse qui a reçu différentes confirmations récentes (Tesch, 1974, 1977, 1978, 1979). A l'opposé, un certain nombre d'auteurs, surtout italiens, ont mis en doute cette interprétation et proposé une origine méditerranéenne (Grassi, 1914 et 1919; Mazzarelli, 1914; Sanzo, 1928; Ekman, 1932; Tucker, 1959).

L'étude des différentes formes électrophorétiques des enzymes (alléomorphes ou allozymes) s'est révélée à de nombreuses reprises une technique extrêmement utile pour confirmer ou mettre en évidence des isolements sexuels entre formes considérées comme appartenant à la même espèce par les systématiciens n'ayant accès qu'aux caractères morphologiques (cf. Pasteur et Pasteur, 1979). Ainsi, si une partie ou la totalité des anguilles de la Méditerranée étaient autochtones, on devrait pouvoir les identifier par la présence d'allozymes particulières, absentes dans les populations de l'Atlantique.

Il a d'ailleurs été fait appel à de telles études, en particulier sur les leptocéphales de la mer des Sargasses, pour établir que les anguilles des côtes européennes et américaines de l'Atlantique appartiennent en fait à des espèces distinctes, *A. anguilla* et *A. rostrata* (Comparini et Rodino, 1980 puis Comparino et Schoth, 1982).

Quelques investigations tentant de comparer les anguilles des côtes européennes de l'Atlantique et de la Méditerranée ont également été entreprises. Fine et al., (1966) ont observé quelques différences dans le polymorphisme des transferrines chez des adultes et Comparini et al. (1977) n'ont noté aucune différence aux locus Pgi-1 et Pgi-2 (=Gpi-1 et Gpi-2 de la présente étude) entre des populations de civelles et d'anguillettes de la Manche (Swansea) et de la Méditerranée (Pise).

Notre propre étude a permis d'une part d'augmenter considérablement le nombre de locus examinés jusqu'à présent par les différents auteurs, et d'autre part, du fait qu'elle s'est adressée à des civelles, de s'affranchir dans une certaine mesure des problèmes liés à d'éventuelles sélections différentielles susceptibles d'être rencontrées avec des individus plus âgés, ayant vécu dans divers milieux. Nous avons ainsi montré que les civelles capturées dans l'Océan Atlantique, à l'embouchure du Sebou, et en Méditerranée, près de Port La Nouvelle, sont **génétiqument très semblables** puisqu'aucune différence statistiquement significative n'a été révélée dans les fréquences alléliques de 21 des 22 locus étudiés. La seule différence faiblement significative ( $P < 0,05$ ) au locus Es-2, résultant de l'absence de l'allèle Es-2<sup>95</sup> en Méditerranée, demande à être confirmée du fait des problèmes évoqués dans le chapitre "Résultats".

Ce travail n'apporte donc **aucune donnée nouvelle en faveur de l'existence d'aires de reproduction propres à la Méditerranée**, comme avancée par les auteurs italiens. Les données morphométrique et méristiques (comptage vertébraux par microradiographie) acquises sur ce même matériel (Yahyaoui, 1983) confirment d'ailleurs cette absence de différence significative entre civelles atlantiques et civelles méditerranéennes. Tous ces résultats plaident finalement, sous réserve d'analyses complémentaires de nouveaux gènes, **en faveur de l'hypothèse sargassienne** de Schmidt (1922) selon laquelle les anguilles européennes, aussi bien atlantiques que méditerranéennes, sont toutes originaires d'une **même aire de reproduction, la Mer des Sargasses**.

## 2 - Élevage

Nous avons tenté de savoir si les civelles ayant atteint en élevage des tailles inégales présentaient des différences détectables au niveau des gènes codant des enzymes ("gènes enzymatiques"). La condition préalable **indispensable** pour qu'il existe une liaison entre les variations génotypiques et tous les autres caractères phénotypiques (caractères non-enzymatiques ou caractères N-E) est que la variation du caractère N-E ne dépende pas uniquement (ou essentiellement) des conditions environnementales) mais possède une composante génétique. Toutefois, le fait que le caractère N-E soit partiellement héritable n'est pas suffisant : la probabilité de détecter des associations entre les variations du caractère N-E et celle d'un ou plusieurs gènes enzymatiques dépend, entre autres, de la nature du contrôle génétique de ce caractère. La meilleure chance de réussite concernera un caractère contrôlé par un seul gène ; elle diminuera en fonction du nombre de gènes impliqués et deviendra quasi nulle si le caractère N-E dépend d'un grand nombre de gènes à effets réduits et dispersés dans l'ensemble du génome.

Le caractère "taille" des civelles maintenues en élevage dépend de l'action conjuguée de nombreux facteurs. Actuellement, seuls ont été analysés les facteurs environnementaux (milieu physique, régime alimentaire, densité de population).

On peut également raisonnablement supposer que ce caractère subit l'influence de mécanismes physiologiques (âge, métabolisme...) ainsi que de facteurs génétiques puisque l'action de ces derniers a été démontrée chez d'autres poissons (Chevassus 1982).

Les expériences d'élevage des civelles ont montré que le retard de croissance est probablement lié à un stress social induit par la surpopulation, un tel phénomène comportemental ayant été décrit chez l'Anguille par Peters et al., (1980) et Peters (1982). Ainsi, quand le nombre d'individus par bac d'élevage diminue, en faveur d'une population de taille plus homogène, les civelles les plus petites présentent une croissance accélérée de sorte qu'elles peuvent rattraper et même dépasser les individus qui, à des densités plus fortes, avaient atteint des tailles plus élevées (Yahyaoui (1983). De tels résultats sont susceptibles d'être utilement pris en compte en anguilliculture où la pratique de tri sélectif et de calibrage des anguillettes est très répandue (Koops et Kuhlmann, 1979).

Il convient d'ailleurs, finalement de noter que même si l'un des gènes enzymatiques étudié est localisé près d'un gène majeur contrôlant la taille des civelles, nous avons toute chance de ne pas observer de liaison, les effets du milieu "noyant" les effets génétiques.

---

Chevassus B., 1982 - Facteurs génétiques et sociaux influençant la croissance chez les poissons. Oceanis, 7 : 579-598.

Comparini A., Rodino E., 1980 - Electrophoretic evidence for 2 species of *Anguilla leptocephali* in the Sargasso Sea. Nature Lond. : 287 (5781) : 435-437.

Comparini A., Schoth M., 1982 - Comparison of electrophoretic and meristic characters of O-group eel larvae from the Sargasso Sea. Helgoländer Meeresunters. 35 (3): 289-299.

Comparini A., Rizzotti M., Nardella M., Rodino E., 1975 - Ricerche elettroforetiche sulla variabilità genetica di *Anguilla anguilla*. Boll. Zool., 42 : 283-288.

Comparini A., Rizzotti M., Rodino E., 1977 - Genetic control and variability of phosphoglucose isomerase (PGI) in eels from the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. Mar. Biol., 43 : 109-116.

Ekman S., 1932 - Prinzipielle über die Wanderungen und die tiergeographische Stellung des Europäischen Aales *Anguilla anguilla* L. Zoogeografica, 1 : 85-106.

Fine J.M., Boffa G.A., Drilhon A., 1966 - Les groupes de transferrines chez l'Anguille. Rev. Pathol. comp. 3, 3, 229-233.

- Foulquier L., Descamps R., 1979 - Données sur l'utilisation des eaux de réfrigération industrielle. Bull. Cent. et rech. sci. Biarritz, 12, 3, 409-432.
- Gandolfi-Hornoyold A., 1927a - Observations sur la longueur de la civelle du Bassin d'Arcachon pendant l'hiver 1925-1926. Bull. stn. biol., Arcachon, 24 (1), 91-94.
- Gandolfi-Hornoyold A., 1927b - Observations sur des civelles de l'Adour à Bayonne. Bull. soc. Hist. nat. Toulouse, 56, 483-490.
- Gandolfi-Hornoyold A., 1928 - Mensurations de civelles de la Loire. Bull. soc. Cent. Aquic. Pêche, 35, 24-25.
- Gandolfi-Hornoyold A., 1937 - La taille maximum de la civelle du golfe de Gascogne. Revue Suisse Zool. 44 (23), 381-382.
- Grassi N., 1914 - Quel che si sa e quel che non si sa intorno alla storia naturale dell'anguilla. Mem. R. com. Talassogr. ital., 37 : 1-50.
- Grassi B., 1919 - Nuove ricerche sulla storia naturale dell'anguilla. Mem. R. Com. Talassogr. ital., 67 : 1-141.
- Heldt H., Heldt H., 1929 - Les civelles du Lac de Tunis. Considérations sur les époques de présence, la taille et le poids. Bull. stn. océanogr. Salammbô, (14) : 1-40.
- Koops H., Kuhlmann H., 1979 - Grading of farmed eels by means of meshwire boxes. Mariculture Committee. Int. Conn. Expl. Sea, CM/F5, 15 pp.
- Kuhlmann H., Koops H., 1981 - New technology for rearing elvers in Heated waters. From Proc. world symp. on Aquaculture in Heated Effluents and Recirculation systems, Stavanger 28-29 May, 1980. Vol. I. Berlin 1981.
- Lecomte-Finiger R., 1978 - Contribution à l'étude biologique et écologique (*Anguilla anguilla*) entrant dans un étang méditerranéen. Thèse 3ème cycle Université P. et M. Curie, 66 pp.
- Lecomte-Finiger R., 1983 - Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'Anguille *Anguilla anguilla* L. 1758, des milieux lagunaires méditerranéens du Golfe du Lion : Narbonnais et Roussillon. Thèse de doctorat d'Etat es-sciences nat. Univ. de Perpignan, 203 pp.
- Mazarelli G., 1914 - Note critiche sulla biologia dell'anguilla Riv. Pesca Idrob., nno 1x2 : 49-59.
- Nei H., 1972 - Genetic distance between population. Ann. Nat. 106 (949) : 283-292.
- Pasteur G. et Pasteur N., 1979. Les critères biochimiques de l'espèce animale : un aperçu. Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, III, Mem. Soc. zool. Fr. (suppl.), 99-150.
- Peters G., 1982 - The effects of stress on the stomach of the European eel *Anguilla anguilla* L. J. Fish. Biol. 21 : 497-512.
- Peters G., Delventhal H., Klinger H., 1980 - Physiological and morphological effects of social stress in the eel (*Anguilla anguilla* L) Arch. Fish. Wiss., 30 (2/3) : 157-180.
- Querellou J., 1975 - Facteurs limitants de l'élevage des anguilles en France. Techniques japonaises correspondantes et adaptabilité. Publ. Assoc. Dév. Aquacult., Cestas, 1, 17 pp.
- Rodino E., Comparini A., 1978 - Biochemical polymorphism in Teleosts. The eel problem. Bull. Zool. 45 (sup. 2) 47-61.

- Sanzo L., 1928 - Biologia dell'anguilla. Att. convegno biol. mar. appli. pesca., 1-16.
- Schmidt J., 1922 - The breeding places of the eel. Phil. Trans. R. Soc., 211 (B) 179-208.
- Tesch F. W., 1974 - Speed and direction of silver and yellow eels *A. anguilla*, released and tracked in the open North Sea. Ber. dt. wiss. Komm. Meresforsch. : 23 (2) : 181-227.
- Tesch F. W., 1977 - The eel Biology and managements of anguillid eels. Chapman et Hall eds., 435 p.
- Tesch F. W. 1978 - Telemetric observations of the spawning migration of the eel *A. anguilla* west of the European Shelf. Environ. Biol. Fishes, 3 (2) : 203-210.
- Tesch F. W. 1979 - Tracking of silver eels (*A. anguilla* L.) in different shelf areas of the Northeast Atlantic. Rapp. P. V. Réun. Cons. int. Explor. Mer., 174 : 104-114.
- Tucker D. W., 1959 - A new solution to the atlantic eel problem Nature, Lond., 183, 495-501.
- Vassal D., Bruslé J., 1983 - Anguilliculture : comparaison de deux types d'alimentation (naturelle et artificielle) en conditions d'élevage intensif. Compte-rendus des travaux du GIS. ARM. Vol. 1 (sous presse).
- Williams G. C., Koehn R. K., Mitton J. B., 1973 - Genetic differentiation without isolation in the american eel *Anguilla rostrata*. Evolution, 27 : 192-204.
- Yahyaoui A., 1983 - Etude comparée (recrutement, croissance et polymorphisme enzymatique) des populations Atlantiques et Méditerranéennes (Maroc-France) de civelles d'*Anguilla anguilla* L. 1758). Thèse 3ème cycle océanologie Université de Perpignan, 177 p.
- Koehn R. K., Williams G. C., 1977 - Genetic differentiation without isolation in the american eel, *Anguilla rostrata*. II Temporal stability of geographic patterns Evolution, 32, 3, 614-37.

TABLEAU 1 : Systèmes enzymatiques analysés, tissus d'activité et tampons d'électrophorèses utilisés

ENZYMES	LOCUS	TISSUS à activité enzymatique	Tampon électrophorèse
Aspartate-amino-transferase (E. C. 2-6-1-1)	Aat-1 Aat-2 Aat-3	foie, muscle, broyat de civelle entières	TC 8,0
Acide-phosphatase (E. C. 3. 1. 3. 2)	Acp	foie, muscle, coeur, rein, broyat de civelles entières	TC 6,7
Esterases (E. C. 3. 1. 1. )	ES-1 ES-2 ES-3	foie, muscle, coeur, broyat de civelles entières	Tris HCl 8,5 TC 8,0
Glyoxalase (E. C. 4. 1. 5)	Glo	broyat de civelles entières, foie	TEB 8,6
Glucose - phosphate - isomérases (E. C. 5. 3. 1. 9)	Gpi-1 Gpi-2	foie, coeur, muscle et broyat de civelles entières	TCB 8,7
Glucose 6 - phosphate déshydrogenase (E.C.1.1.1.49)	G6pd	foie, rein, muscle, broyat de civelles entières	TC 8,0
$\alpha$ - Glycerophosphate - deshydrogénases (E.C.1.1.1.3)	Gcpd	foie, broyat de civelles entières muscle	TC 8,0
Isocitrate - deshydrogenases (E.C.1.1.1.42)	ldh	broyat de civelles entières, foie	TC 6,7
Lactate - deshydrogenases (E. C. 1. 1. 1. 27)	Ldh-1 Ldh-2	broyat de civelles entières, foie	TC 6,7
Alalate - deshydrogenase (E. C. 1. 1. 1. 37)	Mdh-1 Mdh-2	foie, rein, muscle, broyats de civelles entières	TC 8,0
Malico - Enzyme (E. C. 1. 1. 1. 40)	Me-1 Me-2	broyat de civelles entières, foie	TC 6,7
Mannose - phosphate - Isomerase (E. C. 5. 3. 1. 8. )	Mpi	foie, coeur, muscle, broyat de civelles entières	TEB 8,6
6 - Phosphogluconate - deshydrogenase (E.C.1.1.1.44)	6-PGD	broyat de civelles entières, foie	TC 8,0
Phosphoglucomutases (E. C. 2. 7. 5. 1.)	Pgm	broyat de civelles entières, foie	TCB 8,7
Protéines totales	Pt- 1à Pt-3	broyat de civelles entières	Tris HCl 8,5
Superoxide - dismutases (E. C. 1. 15. 1. 1.)	Sod-1 Sod-2	foie	TC 8,0

Tableau II. Fréquences alléliques relatives observées aux locus polymorphes dans les divers échantillons d'anguilles. (n indique le nombre de genes étudiés pour chaque locus ; les anguilles étant diploïdes n = 2N. N représente le nombre d'individus examinés).

Locus	Allèles	ATLANTI- QUE	MEDITERRANEE			
		Civelles	Civelles	Elevage I	Elevage II	Total
Aat-1	110	0,006	0	0,009	0,027	0,011
	100	0,957	0,938	0,955	0,964	0,952
	90	0,037	0,038	0,027	0,009	0,025
	80	0	0,023	0,009	0	0,011
	(n)	(164)	(130)	(112)	(112)	(354)
Aat-2	110	0,012	0,014	0,019	0	0,011
	100	0,976	0,965	0,972	1,000	0,977
	90	0,006	0,021	0,009	0	0,011
	80	0,006	0	0	0	0
	(n)	(168)	(144)	(108)	(98)	(350)
Es-2	100	0,931	1,000	-	-	1,000
	95	0,069	0	-	-	0
	(n)	(102)	(96)			(96)
Gpi-1	120	0,071	0,062	0,095	0,081	0,078
	100	0,887	0,882	0,862	0,814	0,854
	80	0,042	0,056	0,043	0,105	0,068
	(n)	(168)	(144)	(116)	(124)	(384)
Gp-2	100	0,940	0,937	0,931	0,952	0,940
	80	0,054	0,049	0,069	0,048	0,055
	60	0,006	0,014	0	0	0,005
	(n)	(168)	(144)	(116)	(124)	(384)
Ldh-2	100	0,899	0,935	0,890	0,911	0,914
	90	0,101	0,065	0,110	0,089	0,086
	(n)	(168)	(138)	(100)	(124)	(362)
Mdh-2	110	0,043	0,063	0,069	0,032	0,055
	100	0,877	0,826	0,853	0,839	0,839
	90	0,080	0,111	0,078	0,129	0,106
	(n)	(162)	(144)	(116)	(124)	(384)
Me-2	110	0,042	0	0	0,031	0,017
	100	0,958	1,000	1,000	0,906	0,948
	90	0	0	0	0,063	0,034
	(n)	(24)	(24)	(2)	(32)	(58)
Mpi	110	0	0	0	0,008	0,003
	100	0,952	0,965	0,902	0,968	0,945
	90	0,042	0,035	0,080	0,024	0,045
	80	0,006	0	0,018	0,008	0,007
	(n)	(168)	(144)	(112)	(124)	(380)
Sod-1 <sup>a)</sup>	100	-	-	0,637	0,625	0,636
	80	-	-	0,098	0	0,091
	60	-	-	0,265	0,375	0,273
	(n)	-	-	(102)	(8)	(110)

a) le locus sod-1 ne peut être étudié que sur des extraits de foie, cf. tableau I

TABLEAU III. Degré de polymorphisme et taux d'hétérozygotie

PARAMETRES	ATLANTIQUE		MEDITERRANEE (1)	
Taux de polymorphisme				
P 0,95	5/22 = 22,7 %		6/22 = 27,3 %	
P 0,01	9/22 = 40,9 %		9/22 = 40,9 %	
Taux d'hétérozygotie	<u>observée</u>	<u>calculée</u>	<u>observée</u>	<u>calculée</u>
Aat-1	0,061	0,085	0,090	0,093
Aat-2	0,048	0,065	0,046	0,045
Aat-3	0	-	0,011	0,010
Acp	0	-	0	-
Es-1	0	-	0	-
Es-2	0,098	0,128	0	-
Glo	0	-	0	-
Gpi-1	0,190	0,206	0,266	0,260
Gpi-2	0,119	0,114	0,109	0,113
Gépd	0,024	0,024	0,011	0,016
ldh	0	-	0,071	0,037
Ldh-1	0	-	0	-
Ldh-2	0,254	0,182	0,149	0,157
Mdh-1	0	-	0	-
Mdh-2	0,185	0,223	0,281	0,282
Me-1	0	-	0	-
Me-2	0,083	0,080	0,103	0,100
Mpi	0,095	0,092	0,105	0,105
Pgm	0	-	0	-
Pt-1	0	-	0	-
Pt-2	0	-	0	-
Pt-3	0	-	0	-
MOYENNE	0,053	0,055	0,056	0,055

(1) Sans tenir compte des gènes Sod-1 et Sod-2 étudiés seulement dans l'échantillon de Méditerranée ("Elevage I").

TABLEAU IV: Répartition des génotypes dans les différents lots et dans l'ensemble de l'élevage I<sup>o</sup>.

Génotypes	Lot-I-1 (1)		Lot-I-2		Lot-I-3		Total	
	obs.	Théor.	obs.	Théor.	obs.	Théor.	obs.	Relat.
Aat-1								
100	18	17,309	15	15,487	18	18,22	51	0,911
100-110	0	0,342	0	0,306	1	0,36	1	0,018
100-90	1	1,026	1	0,918	1	1,08	3	0,054
100-80	0	0,342	1	0,306	0	0,36	1	0,018
(n)	(19)		(17)		(20)		(56)	
	$X^2 = 0,712$ NS		$X^2 = 1,902$ NS		$X^2 = 1,507$ NS		$X^2$ total = 4,121 NS	
Aat-2								
100	14	14,16	18	17,936	19	18,88	51	0,544
100-110	0	0,555	1	0,703	1	0,74	2	0,037
100-90	1	0,285	0	0,361	0	0,38	1	0,019
(n)	(15)		(19)		(20)		(54)	
	$X^2 = 2,351$ NS		$X^2 = 0,487$ NS		$X^2 = 0,472$ NS		$X^2$ total = 3,309 NS	
Gpi-1								
100	16	16,701	13	14,421	15	15,180	44	0,759
100-120	3	2,945	4	2,945	2	3,100	9	0,155
100-80	0	0,988	2	0,988	1	1,040	3	0,052
120-80	0	0,646	0	0,646	2	0,680	2	0,034
(n)	(19)		(19)		(20)		(58)	
	$X^2 = 1,664$ NS		$X^2 = 2,200$ NS		$X^2 = 2,956$ NS		$X^2$ total = 6,820 NS	
Gpi-2								
100	16	16,701	19	16,701	16	17,58	51	0,879
80	1	0,323	0	0,323	0	0,34	1	0,017
100-80	2	1,957	0	1,957	4	2,06	6	0,103
(n)	(19)		(19)		(20)		(58)	
	$X^2 = 1,449$ NS		$X^2 = 2,596$ NS		$X^2 = 2,309$ NS		$X^2$ total = 6,354 NS	
Ldh-2								
100	14	14,82	12	12,48	13	11,70	39	0,78
100-90	5	4,18	4	3,52	2	3,30	11	0,22
(n)	(19)		(16)		(15)		(50)	
	$X^2 = 0,206$ NS		$X^2 = 0,084$ NS		$X^2 = 0,656$ NS		$X^2$ total = 0,941 NS	
Mdh-2								
100	16	13,43	12	13,43	13	14,14	41	0,707
110-100	1	2,62	3	2,62	4	2,76	8	0,138
100-90	2	2,95	4	2,95	3	3,10	9	0,155
(n)	(19)		(19)		(20)		(58)	
	$X^2 = 1,799$ NS		$X^2 = 0,581$ NS		$X^2 = 0,652$ NS		$X^2$ total = 3,022 NS	
Mpi								
100	15	13,96	14	15,61	17	16,43	46	0,821
100-90	2	2,43	5	2,71	1	2,86	8	0,143
100-80	0	0,30	0	0,34	1	0,36	1	0,018
90-80	0	0,30	0	0,34	1	0,36	1	0,018
(n)	(17)		(19)		(20)		(56)	
	$X^2 = 0,679$ NS		$X^2 = 2,781$ NS		$X^2 = 3,506$ NS		$X^2$ total = 6,966 NS	
Sod-1								
100	9	6,90	3	6,90	10	8,17	22	0,430
80	0	0,31	0	0,31	1	0,37	1	0,020
60	1	1,57	2	1,57	2	1,86	5	0,098
100-80	1	3,76	8	3,76	3	4,47	12	0,235
100-60	4	2,82	2	2,82	3	3,34	9	0,176
80-60	1	0,63	1	0,63	0	0,75	2	0,039
(n)	(16)		(16)		(19)		(51)	
	$X^2 = 3,893$ NS		$X^2 = 7,868$ NS		$X^2 = 2,761$ NS		$X^2$ total = 14,522 NS	

(1) Fréquence absolue attendue si chaque lot est identique à l'ensemble de l'élevage.

(NS : non significatif,  $P > 0,05$ )

TABLEAU V: Répartition des géotypes dans les différents lots et dans l'ensemble de l'élevage II<sup>e</sup>.

Géotypes	Lot-II-1		Lot-II-2		Lot-II-3		Total	
	obs.	théor.	obs.	théor.	obs.	théor.	obs.	relative
Act-1								
100	10	10,219	24	23,225	18	18,580	57	0,929
100-110	0	0,198	1	1,350	2	1,580	3	0,051
100-90	1	0,198	0	0,450	0	0,360	1	0,015
(n)	(11)		(25)		(20)		(56)	
	$\chi^2 = 3,847$		$\chi^2 = 0,567$		$\chi^2 = 1,162$		$\chi^2$ total = 5,576	(4 ddl), NS
Gai-1								
100	12	10,965	15	16,125	13	12,900	40	0,645
120-80	0	0,272	0	0,400	1	0,320	1	0,016
120-100	2	2,465	4	3,625	3	2,900	9	0,145
100-80	3	3,298	6	4,500	3	3,580	12	0,194
(n)	(17)		(25)		(20)		(62)	
	$\chi^2 = 0,484$		$\chi^2 = 0,790$		$\chi^2 = 1,649$		$\chi^2$ total = 2,923	(6 ddl), NS
Gai-2								
100	16	15,351	22	22,575	15	15,06	56	0,903
100-80	1	1,649	3	2,425	2	1,94	6	0,097
(n)	(17)		(25)		(20)		(62)	
	$\chi^2 = 0,282$		$\chi^2 = 0,151$		$\chi^2 = 0,002$		$\chi^2$ total = 0,435	(2 ddl), NS
Len-2								
100	15	14,535	21	21,375	17	17,1	53	0,855
100-90	1	1,866	4	2,825	2	2,260	7	0,113
90	1	0,544	0	0,800	1	0,640	2	0,032
(n)	(17)		(25)		(20)		(62)	
	$\chi^2 = 0,799$		$\chi^2 = 1,295$		$\chi^2 = 0,233$		$\chi^2$ total = 2,327	(4 ddl), NS
Mch-2								
100	14	11,798	17	17,350	12	13,880	43	0,694
100-110	0	1,105	2	1,625	2	1,300	4	0,065
100-90	3	3,842	6	5,65	5	4,520	14	0,226
90	0	0,272	0	0,400	1	0,320	1	0,016
(n)	(17)		(25)		(20)		(62)	
	$\chi^2 = 1,973$		$\chi^2 = 0,512$		$\chi^2 = 2,128$		$\chi^2$ total = 4,613	(6 ddl), NS
Mpi								
100	15	15,623	24	22,975	18	18,380	57	0,919
100-110	1	0,272	0	0,400	0	0,320	1	0,016
100-90	0	0,272	1	0,400	0	0,320	1	0,016
100-80	1	0,816	0	1,200	2	0,960	3	0,048
(n)	(17)		(25)		(20)		(62)	
	$\chi^2 = 2,286$		$\chi^2 = 2,546$		$\chi^2 = 1,775$		$\chi^2$ total = 6,607	(6 ddl), NS

(1) Fréquence absolue attendue si chaque lot est identique à l'ensemble de l'élevage. (NS : non significatif ;  $P > 0,05$ ).

TABLEAU VI. Comparaison de la distribution des gènes hétérozygotes dans chaque individu, en supposant que le polymorphisme de chaque gène est indépendant.

Nombre de gènes hétérozygotes à	Probabilité (1) d'observation	FREQUENCES ABSOLUES	
		théoriques	observées
0 locus	0,2610	15,14	17
1 locus	0,3987	23,12	23
2 locus	0,2276	13,17	15
3 locus	0,0804	4,66	3
4 à 7 locus	0,0329	1,91	0
		$\Sigma$ 58	58
		$\chi^2 = 2,985$ (8 ddl), NS	

(1) La probabilité exacte de chaque classe a été calculée à partir des fréquences génotypiques observées à chaque locus.

Tableau VII. Distribution de l'hétérozygotie individuelle dans les différents lots des deux élevages. (Theor. = fréquences absolues dans l'hypothèse que chaque lot pris individuellement est semblable à l'échantillon total de chaque élevage ; NS = non significatif statistiquement. Les chiffres entre parenthèses de la dernière colonne donnent les effectifs théoriques de chaque degré d'hétérozygotie individuelle calculés à partir des fréquences génotypiques dans l'hypothèse où le polymorphisme de chaque gène est indépendant.

Nombre de gène hétérozygotes par individu		Lot de queue (3)		Lot moyen (2)		Lot de tête (1)		Total	
		obs. théor.		obs. théor.		obs. théor.			
Elevage I	0	3	5,567	7	5,860	7	5,567	17	(15,14)
	1	10	7,543	4	7,94	9	7,543	23	(23,12)
	2	6	4,921	6	5,18	3	4,921	15	(13,17)
	3	0	0,988	3	1,04	0	0,988	3	(4,66)
	4 à 7	0	0	0	0	0	0	0	(1,91)
		19		20		19		58	
		$\chi^2 = 3,209$ (3 ddl), NS		$\chi^2 = 6,001$ (3 ddl), NS		$\chi^2 = 2,388$ (3 ddl), NS		$\chi^2$ Total 11,598 (8 ddl), NS	
Elevage II	0	6	7,1	7	8,875	9	6,035	22	(16,18)
	1	9	7,42	9	9,275	5	6,307	23	(24,71)
	2	3	4,52	9	5,650	2	3,842	14	(14,07)
	3	1	0,64	0	0,800	1	0,344	2	(4,98)
	4 à 7	1	0,32	0	0,400	0	0,270	1	(2,03)
		20		25		17		62	
		$\chi^2 = 2,666$ (4 ddl), NS		$\chi^2 = 3,591$ (4 ddl), NS		$\chi^2 = 3,263$ (4 ddl), NS		$\chi^2$ Total = 9,520 (8 ddl), NS	