

Diversité ichthyologique et biologie d'*Anguilla anguilla* L., 1758 (Actinopterygii, Anguillidae) dans le Rhin moyen

Ichthyologic diversity and biology of *Anguilla anguilla* L., 1758 (Actinopterygii, Anguillidae) in the middle Rhine

A. Yahyaoui (1), J. Freyhof (2) & I. Steinmann (3)

(1) UFR: Biodiversité et Aquaculture, Département de Biologie, Faculté des Sciences, B. P. 1014, Rabat, Maroc. Email: a.yahyaoui@fsr.ac.ma

(2) Department Biology and Ecology of Fishes, Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, Müggelseedamm 310, 12561 Berlin, Allemagne.

(3) Section d'Ichtyologie, Muséum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Allemagne.

Recibido el 20 de mayo de 2004. Aceptado el 20 de agosto de 2004.

ISSN: 1130-4251 (2004), vol. 15, 39-60

Mots-clés: Diversité ichthyologique, *Anguilla anguilla*, biologie, *Anguillicola crassus*, Rhin moyen, Allemagne.

Key-words: Ichthyologic diversity, *Anguilla anguilla*, biology, *Anguillicola crassus*, Middle Rhine, Germany.

RESUME

L'étude de l'ichtyofaune du Rhin Moyen, du 17 juillet au 18 août 1998, a permis de recenser 29 espèces de poissons appartenant à 11 familles dont 9 autochtones et 2 introduites. De plus, un hybride, entre *Abramis brama* et *Rutilus rutilus* et une nouvelle espèce (*Gobio albipinnatus*) pour cette région du Rhin sont identifiés. L'abondance relative des différentes espèces est notée, l'anguille représente 4,4% de l'ensemble de l'ichtyofaune échantillonnée. Elle est plus abondante dans les habitats constitués essentiellement de blocs.

L'étude de la biologie de la population d'anguilles par l'analyse de la croissance linéaire et pondérale, puis l'établissement d'une relation taille-poids et âge, montre une grande hétérogénéité de croissance pour un même groupe d'âge. L'épidémiologie de l'anguillicolose, dans cette région du Rhin montre un taux d'infestation par l'*Anguillicola crassus* de 48%, un degré d'infestation de 3,8 nématodes par anguille infestée et une abondance de 1,8. Une corrélation négative est notée entre la charge parasitaire et la croissance marginale de la sagitta. Cette dernière s'effectue au moment où l'anguille présente encore des parasites.

La croissance marginale de l'otolithe paraît donc, comme un bon paramètre de l'évaluation de l'impact du nématode sur la croissance de l'anguille.

SUMMARY

The study of the ichthyofauna of the Middle Rhine, from July 17th to August 18th, 1998, enabled to list 29 fish species including 9 native and 2 introduced belonging to 11 families. Moreover, one hybrid (*Abramis brama* x *Rutilus rutilus*) and a new species (*Gobio albipinnatus*) for this area of the Rhine were identified. The relative abundance of the species showed that eel represents 4,4% of the sampled ichthyofauna. This species is more abundant in sites primarily made up of blocks.

The study of the biology of the eel population by analysis of the linear and weighted growth, and the establishment of a relationship between size, weight and age, showed a great heterogeneity of growth for the same age group. The epidemiology of the anguillicolosis, in this area of the Rhine shows an infestation rate by *Anguillicola crassus* of 48%, a degree of infestation of 3,8 nematodes per infested eel and an abundance of 1,8. A negative correlation between the parasitic load and the marginal growth of the sagitta was obtained. The marginal growth occurred when the eel was still infested by parasites. This part of the otolith appears like a good parameter for the evaluation of the impact of the nematode on eel growth.

INTRODUCTION

Le Rhin est l'un des principaux fleuves d'Europe, d'une longueur de 1320 Km, il draine un bassin d'environ 220000 km², où sont localisées d'importantes régions industrielles et agricoles, avant de se jeter par un grand delta dans la mer du Nord. L'intense activité anthropique (agricole, industrielle, trafic fluvial,...) le long du Rhin est source de diverses nuisances. Ainsi, en 1976, l'eau du Rhin se trouve gravement polluée et les premières opérations de dépollution ont été entreprises par les gouvernements riverains. Puis, en 1986, lors de l'incendie de l'usine chimique Sandoz près de Bâle (Weidmann & Meder, 1994), environ 30 t de déchets toxiques se déversèrent dans le fleuve causant une pollution chimique majeure et une catastrophe écologique de grande ampleur; la diversité ichtyologique a été gravement érodée. Aujourd'hui, à la suite des efforts engagés, la situation écologique du Rhin commence à s'améliorer et les différentes espèces de poissons réoccupent leur habitat. En effet, la diversité et la structuration de l'ichtyofaune constituent un indicateur fiable de la qualité écologique des cours d'eaux. Ainsi, ce travail de recherche s'intègre dans le cadre de la surveillance de la qualité des eaux du Rhin, à travers l'évolution de sa

diversité ichtyologique. La structuration du peuplement des poissons du Rhin moyen sera donc étudiée et un intérêt particulier sera donné à l'écobiologie de l'anguille. En effet, en tant qu'espèce de grand intérêt commercial, l'anguille est actuellement surexploitée et classée comme une espèce vulnérable (Lelek, 1987). Le stock mondial en civelles et en anguilles est en déclin généralisé (Chetto *et al.*, 2001; Dekker, 2003; Stone, 2003).

Dans le but de caractériser les modalités de croissance de l'anguille et de déterminer le statut sanitaire du stock de ce poisson dans le Rhin Moyen, il nous apparaît donc, particulièrement intéressant d'étudier la population de ce milieu où les études sur les anguilles sont rares et de la comparer, pour la première fois, aux populations marocaines, les plus méridionales de l'aire de répartition géographique de l'espèce *Anguilla anguilla*.

Matériel et méthodes

Dans le cadre d'une étude de l'Ichtyofaune du Rhin Moyen (dans une aire de 50 km. environ autour de Coblenz, Allemagne), nous avons effectué des campagnes de pêches du 17 juillet au 18 août 1998. Les échantillonnages ont été réalisés, dans 79 sites représentant différents types d'habitats, par la pêche électrique pratiquée à partir d'un Zodiac en utilisant le générateur «Deka 7000» relié à une anode métallique de 15 cm de diamètre et à une cathode immergée dans l'eau (Copp, 1989; Freyhof, 1996). Les poissons de chaque prélèvement sont immédiatement identifiés, dénombrés, mesurés puis remis dans l'eau ou fixés au formaldéhyde à 4% suivant le cas.

Nous avons calculé: 1) l'abondance absolue (Na), c'est le nombre d'individus d'une espèce dans le peuplement; 2) l'abondance relative (Ar), c'est $Na/N \cdot 100$ avec N le nombre total des individus et 3) la Fréquence (F), c'est le rapport exprimé en %, entre le nombre de prélèvements où l'espèce est présente et le nombre total des prélèvements effectués dans la station. Puis, les indices de diversité de Shannon et l'équitabilité (Daget, 1976) sont calculés pour le peuplement ichtyologique du Rhin moyen: $H = 3,322 (\log N - 1/N \sum Na \log Na)$. La diversité est maximale quand toutes les espèces du peuplement sont représentées par le même nombre d'individus; elle s'exprime en fonction de la richesse spécifique (s): $H_{max} = 3,322 \log S$ et l'indice d'équitabilité (E) s'écrit: $E = H/H_{max}$.

Pour l'étude morphométrique, otolithométrique et parasitologique, les 269 anguilles pêchées sont immédiatement transportées au laboratoire puis sont sacrifiées et les paramètres suivants sont prélevés: 1) la longueur totale (L), mesurée au mm près; 2) le poids (W), obtenu, à 0,01 g près; 3) les otolithes: les sagittas sont extraites à travers une incision pratiquée sur

la tête au niveau de la partie postérieure de la boîte crânienne (Yahyaoui, 1991). Ces otolithes sont mesurés, à l'aide d'un pied à coulisse électronique, suivant le grand axe antéro-postérieur qui correspond au grand diamètre (D) de l'otolithe et selon l'axe dorso-ventral considéré comme le petit diamètre (d) de la sagitta. Puis, en vue de la détermination de l'âge des anguilles, nous avons utilisé la technique de ponçage et coloration (Lecomte & Yahyaoui, 1989). Les otolithes ainsi préparées sont observées, en lumière réfléchie, sous le stéréomicroscope. La surface poncée révèle alors des stries violettes (zones riches en fibres protéiques, colorées par le Bleu de Toluidine) correspondant aux anneaux d'arrêt de croissance saisonnière. Le comptage de ces stries permet de déterminer l'âge des anguilles. De plus, la mesure, à l'aide d'un micromètre oculaire, de l'épaisseur de la zone de croissance marginale permet d'évaluer la reprise de la croissance, juste après la mauvaise saison hivernale, et de dégager un éventuel impact du parasitisme sur cette croissance et 4) l'anguillicolose: après mensurations et extractions des otolithes, les anguilles sont éviscérées, la vessie gazeuse est isolée et sectionnée longitudinalement. Les parasites de l'espèce *Anguillicola crassus* présents dans la vessie natatoire des anguilles sont prélevés, la plupart du temps, encore vivants, débarrassés du liquide hémorragique et sont dénombrés, mesurés et pesés. Afin d'apprécier les degrés de parasitisme par les nématodes, différents paramètres ont été calculés: a) le taux d'infestation (prévalence), c'est le nombre d'anguilles infestées / nombre total d'anguilles x 100; b) le degré d'infestation (intensité moyenne de l'infestation), c'est le nombre total des nématodes trouvés chez les anguilles infestées / nombre d'anguilles infestées et c) l'abondance des nématodes, c'est le nombre total des nématodes trouvés chez les anguilles infestées / le nombre total d'anguilles.

Résultats

Diversité ichtyologique

Les campagnes de pêche électrique pratiquées dans 79 sites du Rhin Moyen, du 17 juillet au 18 août 1998, ont permis de pêcher 10287 poissons. Ces poissons appartiennent à 29 espèces différentes et une espèce hybride entre *Abramis brama* et *Rutilus rutilus*. Les espèces inventoriées se répartissent entre 25 genres et 11 familles. La famille la plus représentée est celle des Cyprinidae avec 17 espèces et 13 genres suivie par la famille des Percidae avec 3 espèces et 3 genres; les autres familles n'étant représentées que par une seule espèce (Tableau I). Parmi les 29 espèces,

on recense 27 autochtones et seulement 2 introduites (*Lepomis gibbosus* et *Cyprinus carpio*); le taux d'endémicité est nul. Toutefois, l'espèce *Gobio albipinnatus* est récoltée pour la première fois au Rhin Moyen; 42 individus de cette nouvelle espèce pour le Rhin ont été pêchés, soit une abondance relative de 0,4%.

L'espèce la plus abondante est *Rutilus rutilus* (3844 individus), suivie de *Barbus barbus* (2417 individus) et d'*Abramis brama* (844 individus), soit des abondances relatives, respectivement, de 37,4%, 23,5% et 8,2% (Tableau I). Les espèces les plus rares sont: *Lampetra fluviatilis*, *Silurus glanis*, *Tinca tinca* et *Vimba vimba*. Ces espèces ne sont représentées, dans nos échantillons, que par un individu, soit une abondance relative de 0,01%. Les taxons *Abramis bjoerkna* et l'hybride Ab x Rr ne sont représentés que par 2 individus, ils ne représentent donc, que 0,02% de l'ichtyofaune pêchée. Donc, même si, les espèces *Rutilus rutilus* et *Abramis brama* sont les plus abondantes, le phénomène d'hybridation entre les 2 espèces est rare. Dans les milieux prospectés, le nombre d'espèces par site varie de 0 à 17 espèces; le nombre moyen est de 7,7 espèces par habitat. Le site le plus occupé est celui de Coblenz avec 1013 individus, mais sa richesse spécifique est faible, puisque nous n'y avons pu identifier que 8 espèces. Le site qui abrite le plus d'espèces, donc le plus stable, est la rive droite du Rhin au point kilométrique 591 où la richesse spécifique est élevée (17 espèces y ont été pêchées).

Les indices de diversité et d'équitabilité observés sont de valeurs moyennes. L'indice de diversité de Shannon H est de 2,9; la diversité maximale Hmax est de 4,9; alors que l'équitabilité est de 59,3. Dans la zone étudiée du Rhin Moyen, la répartition des individus entre les différentes espèces est donc moyennement équilibrée.

Tableau I.— Diversité et abondance de l'ichtyofaune du Rhin Moyen. (Na: abondance absolue, Ar: abondance relative, F: Fréquence, A: espèce autochtone, I: espèce introduite).

Table I.— Diversity and abundance of the ichthyofauna of the Middle Rhine. (Na: absolute abundance, Ar: relative abundance, F: Frequency, A: native species, I: introduced species).

Famille	Espèce	Na	Ar (%)	F (%)	Statut
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	456	4,43	55,70	A
Balitoridae	<i>Barbatula barbatula</i>	15	0,15	7,59	A
Centrarchidae	<i>Lepomis gibbosus</i>	4	0,04	2,53	I
Cottidae	<i>Cottus gobio</i>	9	0,09	11,39	A

Tableau I. (Continuation).

Table I. (Continuation)

Famille	Espèce	Na	Ar (%)	F (%)	Statut
	<i>Abramis bjoerka</i>	2	0,02	2,53	A
	<i>Abramis brama</i>	844	8,21	44,30	A
	<i>Alburnus alburnus</i>	263	2,56	46,84	A
	<i>Aspius aspius</i>	318	3,09	60,76	A
	<i>Barbus barbus</i>	2417	23,50	83,54	A
	<i>Chondrostoma nasus</i>	551	5,36	49,37	A
	<i>Gobio albipinnatus</i>	42	0,41	16,46	A
	<i>Gobio gobio</i>	327	3,18	58,23	A
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	15	0,15	5,06	I
	<i>Leuciscus cephalus</i>	332	3,23	51,90	A
	<i>Leuciscus idus</i>	16	0,16	11,39	A
	<i>Leuciscus leuciscus</i>	454	4,41	51,90	A
	<i>Rodeus sericeus</i>	3	0,03	1,27	A
	<i>Rutilus rutilus</i>	3844	37,37	89,87	A
	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	6	0,06	5,06	A
	<i>Tinca tinca</i>	1	0,01	1,27	A
	<i>Vimba vimba</i>	1	0,01	1,27	A
Esocidae	<i>Esox lucius</i>	4	0,04	3,80	A
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	3	0,03	1,27	A
Lotidae	<i>Lota lota</i>	1	0,01	1,27	A
	<i>Gymnocephalus cernuus</i>	119	1,16	32,91	A
Percidae	<i>Perca fluviatilis</i>	190	1,85	32,91	A
	<i>Sander lucioperca</i>	46	0,45	29,11	A
Petromyzontidae	<i>Lampetra fluviatilis</i>	1	0,01	1,27	A
Siluridae	<i>Silurus glanis</i>	1	0,01	1,27	A

Parmi les espèces récoltées, l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) a fait l'objet d'une étude écobioologique. Dans les habitats étudiés, cette espèce présente 4,4% de l'ensemble de l'Ichtyofaune. Son abondance relative varie, en fonction des habitats, de 0 à 42 individus. En effet, l'anguille préfère des habitats contenant des blocs. Dans les sites où le substrat est totalement dépourvu de blocs, l'anguille est absente. La plus grande abondance est enregistrée sur la rive droite du Rhin (au point kilométrique 591) où le substrat est composé, respectivement de 53%; 34%; 3% et de 10% de blocs, graviers, sable et de vase. Lorsque le pourcentage de la vase dépasse 30% dans un biotope, l'anguille évite cet habitat.

Taille (L)

L'histogramme de distribution de la taille présente une allure unimodale (Fig. 1). La base de cet histogramme est large (17 classes de tailles) montrant la grande dispersion de la longueur totale (L).

L'analyse de l'histogramme, montre que cette population d'anguilles peut être subdivisée en 3 groupes. Un premier groupe constitué de petites anguilles dont la taille est inférieure ou égale à 300 mm; ce groupe est peu représenté. Un deuxième groupe d'individus dont la taille est comprise entre 300 et 650 mm; cet ensemble d'individus à taille moyenne est le plus représenté. Enfin, le troisième groupe est constitué des anguilles les plus longues (taille comprise entre 650 et 700 mm); ce dernier lot est très peu représenté. Au niveau de la zone étudiée, la population d'anguilles du Rhin Moyen est donc constituée surtout d'individus d'une taille moyenne ($L = 426,7 \pm 62,00$ mm).

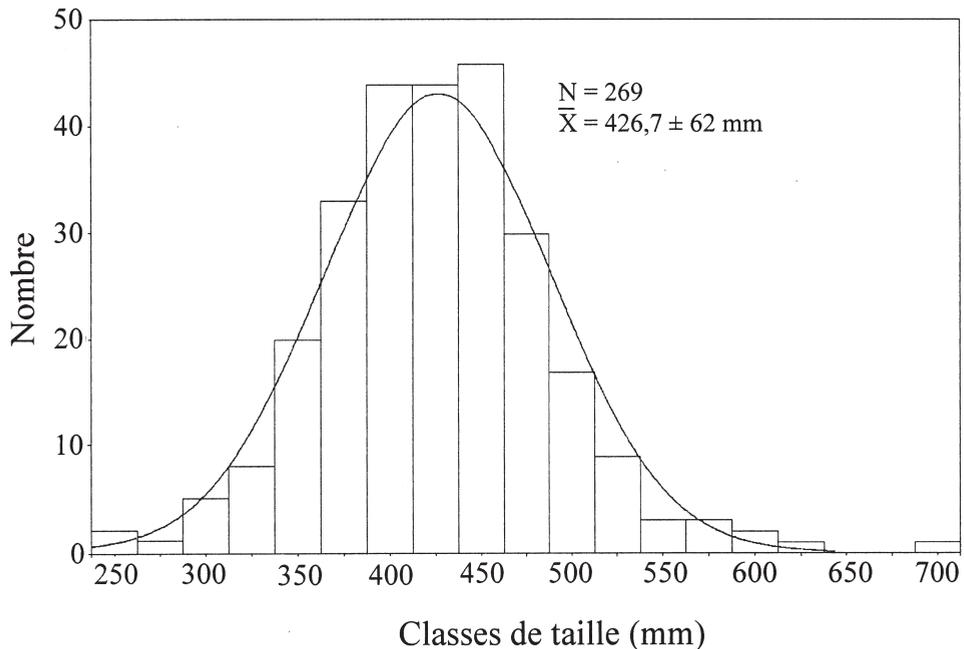


Fig. 1.—Histogramme de tailles des anguilles du Rhin Moyen.

Fig. 1.—Histogram of eel length in the Middle Rhine.

Relation taille - poids

Les variations du poids en fonction de la longueur sont exprimées le plus souvent par l'équation: $W = aL^b$ où W : poids en gramme, L : longueur en mm, a et b : constantes. La constante « a » représente la condition ou l'embonpoint du poisson et la constante « b » traduit le taux d'allométrie. Elles expriment aussi, la façon dont le poids évolue en fonction de la longueur. Pour l'ensemble des individus de la population étudiée, la distribution du poids en fonction de la longueur s'exprime de façon exponentielle (Fig. 2).

La relation exponentielle liant le poids à la taille des anguilles est de la forme: $W = 8,9 \cdot 10^{-7} L^{3,11}$.

Le taux d'allométrie « b » est supérieur à 3, le poids croît donc proportionnellement plus vite que le cube de la longueur. La population étudiée présente donc une allométrie majorante.

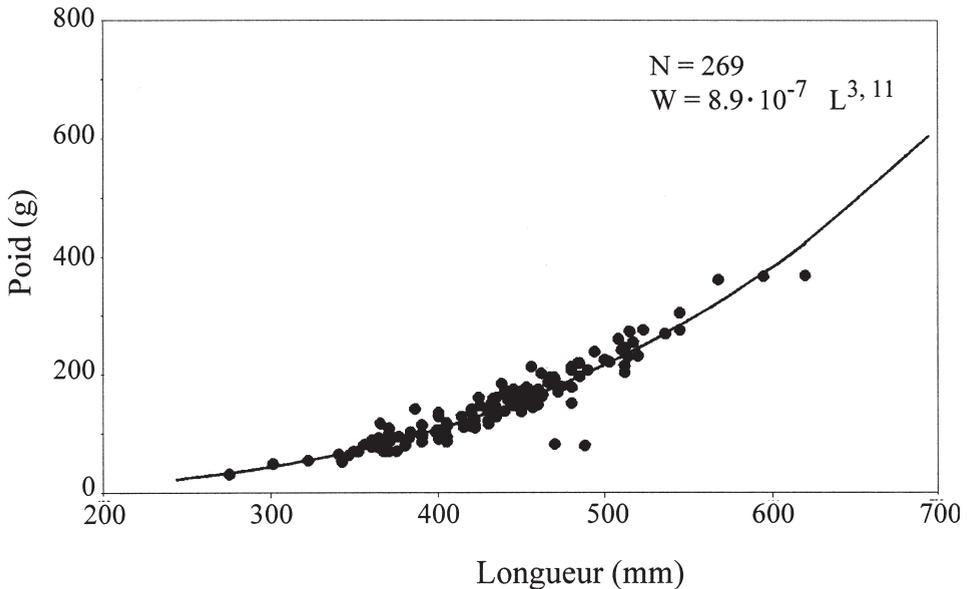


Fig. 2.—Distribution du poids en fonction de la longueur chez les anguilles du Rhin Moyen.

Fig. 2.—Distribution of weight according to eel length in the Middle Rhine.

Otolithométrie

Pour toute exploitation rationnelle d'une espèce de poissons, la détermination de l'âge est une donnée de base. Elle permet de suivre l'évolution de la croissance.

Les résultats suivants ont été obtenus après observation et mensurations des otolithes de 83 anguilles de la population du Rhin Moyen.

Diamètre de l'otolithe selon l'axe ventrodorsal

La distribution des mensurations du petit diamètre de l'otolithe présente 3 groupes (Fig. 3).

Le premier correspond à des anguilles dont le petit diamètre de la sagitta (d) est inférieur à 1,50 mm. Ce premier lot est suivi d'un second

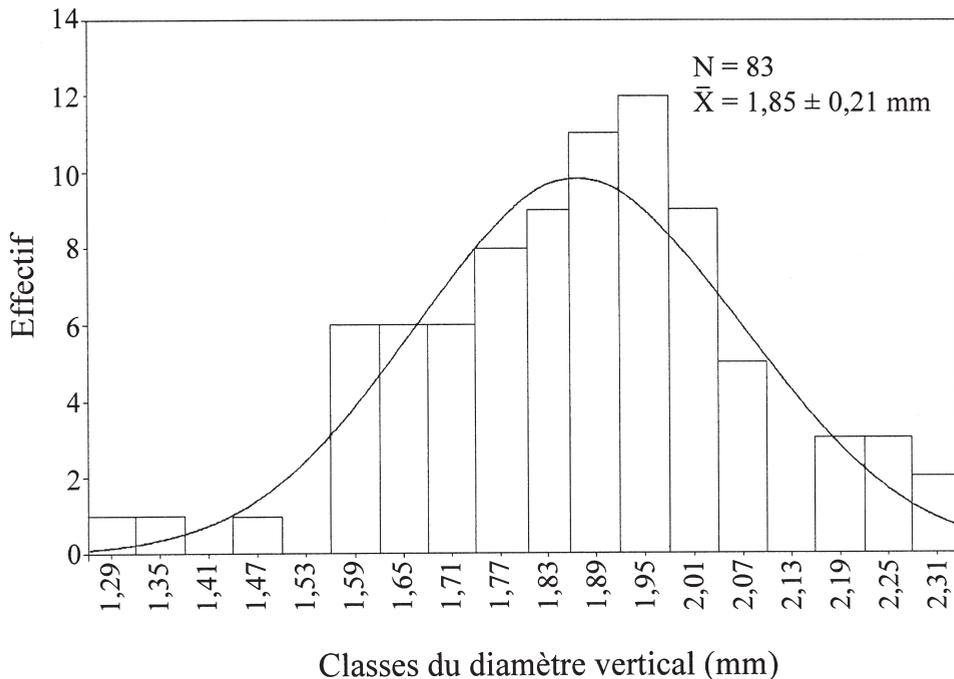


Fig. 3.—Histogramme des classes du diamètre vertical de l'otolithe des anguilles du Rhin Moyen.

Fig. 3.—Histogram of classes of vertical diameter of the otolith of eels from the Middle Rhine.

regroupant les individus possédant des otolithes d'un diamètre supérieur à 1,50 mm et inférieur à 2,13 mm. Le dernier groupe est formé d'individus dont le petit diamètre (d) est supérieur à 2,13 mm. Chez la population d'anguilles étudiée, la valeur moyenne, du petit diamètre de la sagitta, est de $1,85 \pm 0,21$ mm.

Relation petit diamètre - grand diamètre de l'otolithe

La représentation du petit diamètre (d) en fonction du grand diamètre (D), donne un nuage de points (Fig. 4) indiquant que les deux variables sont dépendantes.

La croissance de l'otolithe selon l'axe ventrodorsal (d) en fonction de celle suivant l'axe antéropostérieur s'effectue selon une régression linéaire de la forme: $d = aD + b$. Pour cette régression nous avons obtenu des coefficients de corrélation élevés ($r = 0,93$). Cette régression linéaire liant le petit diamètre (d) au grand diamètre (D) de l'otolithe, s'écrit: $d = 0,637 D + 0,389$.

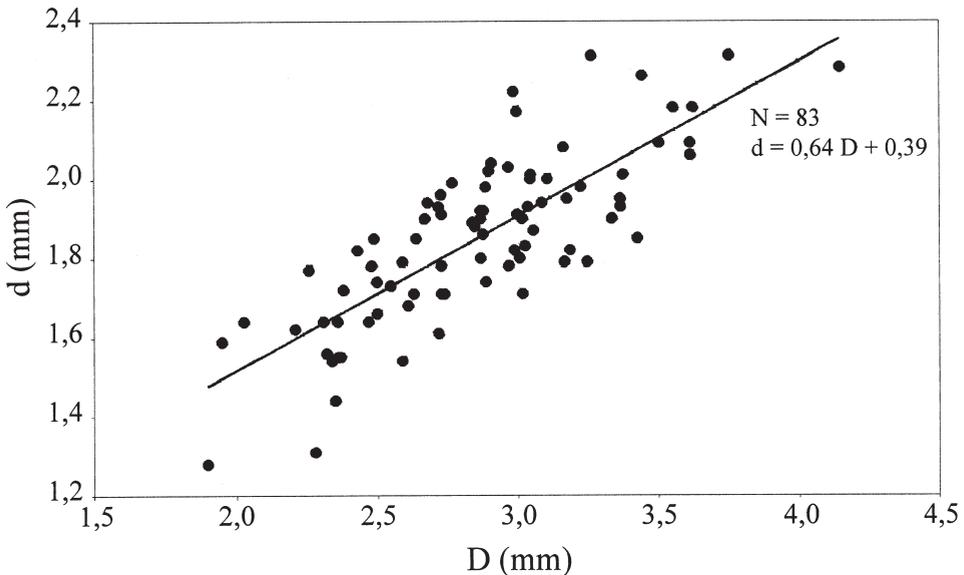


Fig. 4.—Régression linéaire entre les diamètres de l'otolithe (d et D) des anguilles du Rhin Moyen.

Fig. 4.—Linear regression between the diameters of the otolith (d and D) of eels from the Middle Rhine.

Relation âge - croissance des anguilles

Les résultats obtenus, représentés sur la Figure 5 montrent que l'âge des anguilles du site étudié varie de 4 à 13 ans; l'âge moyen étant de 9 ans.

Les individus dont l'âge est inférieur à la moyenne de la population c'est à dire les groupes d'âge de I à VIII représentent moins de 50% de la population d'anguilles étudiée. Le groupe d'âge le plus représenté est le groupe IX ans et le moins représenté sont les groupes IV et V ans. La population étudiée est donc constituée surtout d'individus âgés.

L'analyse des résultats de la Figure 6, montre que la distribution de la longueur, dans un même groupe d'âge, est très large et que les différents groupes d'âges se recouvrent largement les uns les autres.

Les anguilles d'un même âge, peuvent avoir donc des tailles très différentes. De même, l'étude de la croissance pondérale, laisse apparaître les mêmes constatations que pour la croissance linéaire. Les fluctuations en poids pour un même groupe d'âge sont de grande amplitude. Les anguilles d'un même poids peuvent donc avoir des âges différents. La croissance en

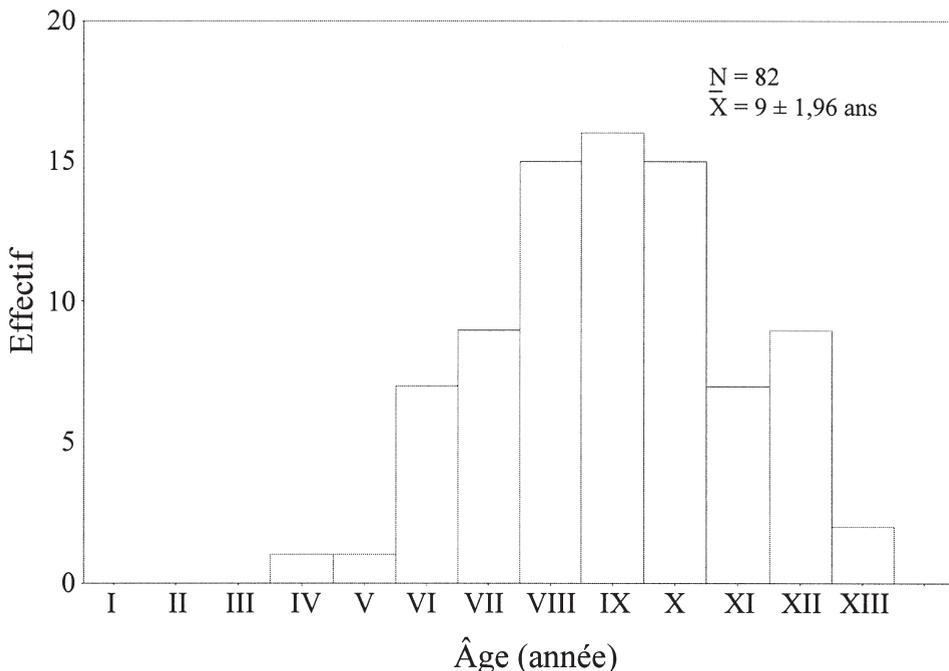


Fig. 5.—Histogramme de distribution des fréquences d'âges des anguilles du Rhin Moyen.
 Fig. 5.—Histogram of frequency distribution of ages of eels from the Middle Rhine.

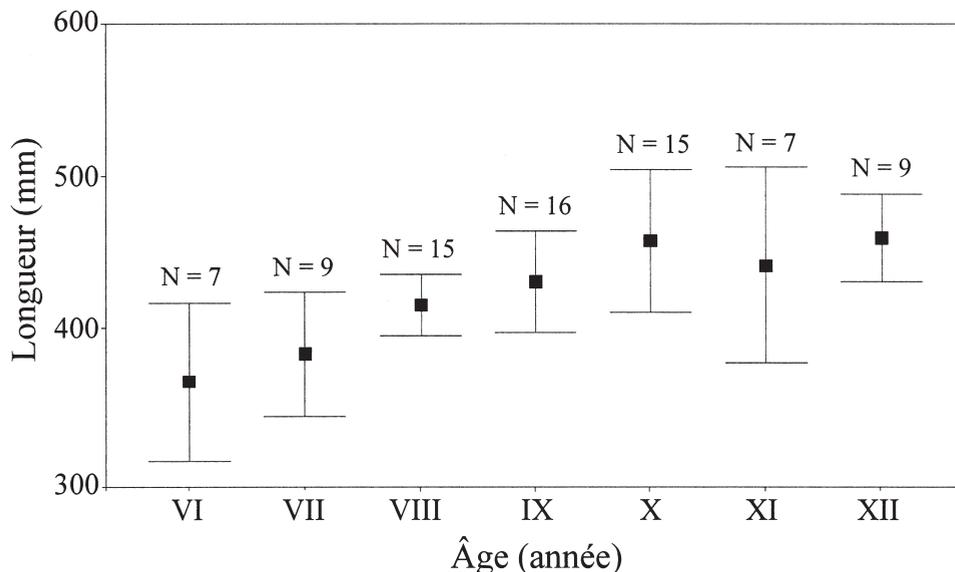


Fig. 6.—Variation de la longueur en fonction de l'âge chez les anguilles du Rhin Moyen.
 Fig. 6.—Variation in length according to the age of the eels from the Middle Rhine.

poids n'est pas toujours liée à une augmentation d'âge et l'anguille la plus lourde n'est pas forcément la plus âgée.

Relation âge - formation de l'otolithe

Rappelons que, le petit diamètre (d) et le grand diamètre (D) de la sagitta sont fortement corrélés ($r = 0,93$). Pour l'étude de la formation de l'otolithe en fonction de l'âge nous ne tenons donc compte que de la croissance selon l'axe antéropostérieur de l'otolithe (D). Les diamètres moyens des otolithes de la population étudiée, représentés sur la Figure 7 augmentent avec l'âge.

Du groupe d'âge VI au groupe d'âge XII, ils passent de 2,2 à 3,6 mm. Cependant, l'examen des intervalles de variations du diamètre de l'otolithe, montre que les différents groupes d'âge se recouvrent largement. Donc les anguilles d'un même groupe d'âge, peuvent avoir des otolithes de tailles différentes et les individus qui possèdent les mêmes diamètres de l'otolithe peuvent avoir des âges différents.

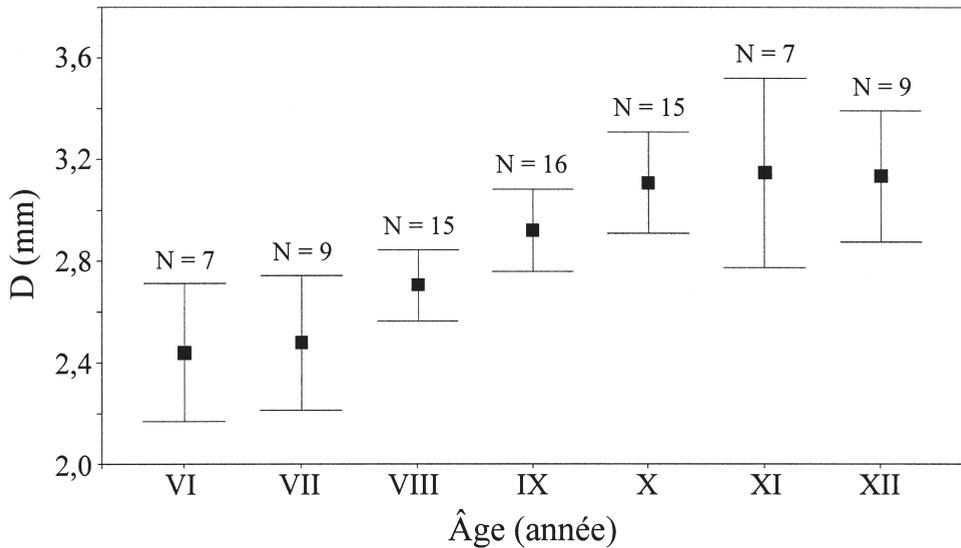


Fig. 7.—Variations du grand diamètre de l'otolithe en fonction de l'âge chez les anguilles du Rhin Moyen.

Fig. 7.—Variations of the larger diameter of the otolith (D) according to the age of the eels from the Middle Rhine.

Anguillicolose

Chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), l'anguillicolose est causée par un nématode hématophage (*Anguillicola crassus*) qui se localise dans la vessie gazeuse. Parasite naturel de l'anguille japonaise (*Anguilla japonica*) dans le sud-est asiatique (Japon, Chine jusqu'au Viêt-nam), l'*Anguillicola crassus*, nématode Dracunculoïde, a été introduit en Europe par la voie d'importation d'anguilles vivantes destinées aux repeuplements. Signalé pour la première fois en Italie par Paggi *et al.* (1982), ce parasite est actuellement présent dans presque toutes les populations européennes d'*Anguilla anguilla* (Moravec & Taraschewski, 1988; Moravec, 1992). L'anguille européenne, est plus sensible à cette infestation parasitaire et les effets pathogènes sont beaucoup plus graves et se traduisent par des troubles physiologiques et organiques sévères susceptibles de provoquer un dysfonctionnement grave de la vessie gazeuse (Boon *et al.*, 1990; Molnar, 1993; Molnar *et al.*, 1993), compromettant gravement les aptitudes migratrices de l'anguille argentée, bien que ces troubles ne se montrent pas dangereuses pendant la phase de vie continentale (Fontaine *et al.*, 1990).

Chez les anguilles parasitées à l'ouverture de la cavité abdominale, la vessie gazeuse, généralement opaque, nacrée, renfermant peu ou pas de gaz et d'un volume réduit. À l'ouverture de la vessie, les parasites, brun-foncés, bien visibles à l'oeil nu et généralement vivants, sont libres et baigne, le plus souvent, dans un liquide hémorragique, rouge-brunâtre. Les données épidémiologiques résumant la situation parasitaire de l'anguille européenne par le nématode (*Anguillicola crassus*) sont: sur les 123 anguilles examinées, 59 sont infestées; le total des nématodes trouvés dans la vessie nataoire de ces anguilles est de 224 parasites; ce qui correspond à une prévalence de 48%; moins de la moitié de la population d'anguilles du Rhin est donc parasitée; l'intensité parasitaire moyenne de cette population est de 3,8 parasites par anguille parasitée; alors que l'abondance est de 1,8; pour l'ensemble de la population, on trouve donc, en moyenne, 2 parasites par anguille.

Afin d'apprécier et de dégager un éventuel impact de l'anguillicolose sur la croissance de l'anguille, nous avons établi une corrélation entre les différents caractères biotiques de l'anguille et du nématode. Il ressort de l'analyse de ces résultats que: 1) le poids (W) et la longueur totale des anguilles (L) sont corrélés positivement au poids et au nombre des parasites. 2) La croissance marginale de la sagitta est corrélée négativement au poids et au nombre de parasites. Le poids et le nombre de parasites ralentissent donc la croissance marginale de l'otolithe. 3) Par contre, la croissance marginale de la sagitta n'est corrélée ni au poids ni à la taille des anguilles; elle s'effectue donc indépendamment de la taille et du poids de l'anguille. Elle pourrait être considérée comme un paramètre fiable dans l'évaluation de l'impact de l'anguillicolose sur la croissance de l'anguille.

Discussion

Dans la base de données «fishbase», Froesé et Pauly (2003) signalent 111 espèces de poissons dans l'ensemble des eaux douces de l'Allemagne. En 1998 et seulement pour le Rhin Moyen, nous avons recensé 29 espèces alors que pour tout le Rhin, Wee (2001) ne cite, dans la base de donnée «fishbase» que 12 espèces. En 2002, des chercheurs de l'université de Cologne arrivent à recenser 65 espèces. Le retour et l'apparition de nombreuses espèces de poissons dans le Rhin sont un bon indicateur de l'amélioration de la qualité physicochimique des eaux de cet écosystème. En effet, l'effort de dépollution et de restauration des habitats, fourni par l'ensemble des pays du bassin rhénan, après la pollution de 1986 résultant de l'incendie de l'usine chimique Sandoz, a permis l'amélioration de la qualité de l'eau du Rhin, la réinstallation des algues, du plancton, des mollusques, des crustacés,...

et donc le retour de l'ichtyofaune et la renaissance du Rhin. Les indices de diversité ($H = 2,9$) et d'équitabilité ($E = 59,3$) calculés traduisent une stabilité moyenne et de bonnes conditions écologiques dans la zone étudiée.

En se basant sur la classification de Krogerus (1932) et d'après les fréquences enregistrées (Tableau I), les 29 espèces inventoriées dans le Rhin Moyen se répartissent en 4 catégories d'espèces: 1) sept espèces constantes ($F > 50\%$), six accessoires ($50\% > F > 25\%$), 3) quatre accidentelles ($10\% < F < 25\%$) et 4) douze espèces sporadiques ($F < 10\%$). Les 2 espèces introduites (*Lepomis gibbosus* et *Cyprinus carpio*) appartiennent à cette dernière catégorie

En combinant les paramètres fréquence (F) et l'abondance relative (Ar) (Krogerus, 1932; Dajoz, 1978), nous constatons, dans le peuplement du Rhin Moyen, la présence de 2 espèces fondamentales ($F > 50\%$ et $Ar > 5\%$): *Barbus barbus* et *Rutilus rutilus* (Tableau I); ces deux espèces sont très inféodées à ce biotope.

L'anguille (*Anguilla anguilla*) est parmi les espèces constantes du peuplement du Rhin Moyen. Néanmoins son abondance varie en fonction de la composition du substrat. Dès le stade civelle, les anguilles préfèrent les sédiments grossiers (> 2 mm) dans lesquels elles pénètrent rapidement (Lecomte-Finiger, 1983). En effet, ces substrats offrent un certain nombre d'espaces interstitiels favorables à la pénétration rapide des anguilles. Par contre, les substrats fins (vase ou sable) sont trop compacts et la pénétration des anguilles y est plus difficile. Dans le même milieu d'étude que le notre (Rhin moyen), Steinmann et Freyhof (1998) constatent que les anguilles sont relativement plus abondantes dans un habitat composé essentiellement de blocs, nos résultats concordent avec ces constatations. L'ensemble de la population d'anguilles échantillonnée est constitué surtout d'individus de taille et de poids moyens. De plus, ils notent une taille et un poids moyens comparables aux nôtres ($L = 40,4$ cm et $W = 136$ g). Au Maroc, Yahyaoui (1991), mentionne, dans 2 sites marocains, une taille moyenne de 37,53 cm dans le site atlantique et un poids moyen de 139,32 g; dans le milieu méditerranéen marocain, le même auteur note des valeurs supérieures ($L = 45,55$ cm et $W = 210,09$ g) à celles enregistrées dans le Rhin. Nous constatons que les anguilles étudiées dans le Rhin possèdent des tailles et des poids intermédiaires entre les populations d'anguilles marocaines (estuaire du Sebou-Atlantique et embouchure de la Moulouya- Méditerranée). Vollestad (1989) montre une corrélation bien marquée entre la taille moyenne des anguilles argentées et la distance à la Mer des Sargasses. Ce résultat appuie l'hypothèse de Vladykov (1966) selon laquelle, la taille et le poids augmentent avec la distance de l'aire de ponte, puisque les anguilles les plus éloignées auront besoin de plus d'énergie pour atteindre l'aire de

ponde. La même constatation est affirmée par Helfman *et al.* (1987) et plus récemment par Larsson *et al.* (1990).

La relation liant le poids à la taille, chez l'ensemble des anguilles étudiées, est une relation exponentielle de type: $W = aL^b$

Dans la partie septentrionale de l'aire de répartition géographique de l'anguille (en Irlande), Moriarty (1972), établit également une relation exponentielle entre la taille et le poids des anguilles, il constate que «b» varie entre 3,3 et 3,5. De même, Klein Breteler *et al.* (1990), trouvent un taux d'allométrie (b) de l'ordre de 3,1 et Bahnsawy (1989), en Pologne, trouve aussi un taux d'allométrie (b) supérieur à 3 (b = 3,2). Ces résultats sont très proches de ceux que nous avons trouvés chez la population du Rhin Moyen (b = 3,1). Dans la zone méridionale de l'aire de répartition géographique de l'anguille, Yahyaoui (1991), trouve des taux d'allométrie de l'ordre de 3,2. Nous constatons que (b) est toujours supérieur à 3 et l'allométrie est donc majorante.

La sagitta est souvent la première structure calcifiée qui apparaît au cours des phases initiales du développement des Téléostéens (Panfili *et al.*, 2002). De plus, L'otolithe reflète les variations des conditions écologiques. En effet, des différences de tailles de l'otolithe sont perceptibles selon les sites et les saisons. Les sagittas des anguilles des sites méridionaux (Yahyaoui, 1991) l'emportent, en taille, sur celles du Rhin (D = 2,95 mm au site méditerranéen et D = 2,45 mm dans celui de l'Atlantique contre D = 2,29 mm et d = 1,85 mm pour la population du Rhin). Au stade anguille, la croissance de l'otolithe suit celle de la longueur totale du poisson (Penaz & Tesch, 1970). Plusieurs auteurs (Charlon, 1979; Vollestad & Jonsson, 1986; Bahnsawy, 1989; Berraho *et al.*, 1992) ont montré que la relation liant la taille de l'otolithe (D) à la longueur totale de l'anguille (L) est de la forme: $D = aL + b$. Yahyaoui (1991) dans deux sites marocains, remarque que le coefficient de corrélation entre le grand diamètre de la sagitta et la taille de l'anguille est de 0,85 dans le site méditerranéen et de 0,82 dans le milieu atlantique. Pour la population d'anguille étudiée au Rhin, nous avons remarqué que les dimensions de l'otolithe sont hautement corrélées à la longueur de l'anguille selon une relation linéaire (r = 0,83).

La détermination de l'âge de l'anguille repose sur la lecture des otolithes et l'interprétation des stries observées. Cependant, l'apparition de discontinuités dans la structure de l'otolithe (stries surnuméraires) rend difficile la lecture des otolithes et représente en plus de l'âge et de l'origine des anguilles, des sources d'erreurs non négligeables (Svedäng *et al.*, 1998). De plus, la croissance des anguilles est irrégulière (Meunier, 1994), des individus du même groupe d'âge peuvent avoir des tailles et des poids très différents et les différents groupes d'âge se recouvrent largement les uns

les autres. Nos observations sur les otolithes de la population d'anguilles étudiées, montrent que ces anguilles sont âgées de 4 à 13 ans. L'âge moyen (9 ans) est plus élevé dans ce milieu septentrional que dans les sites méridionaux. Au Maroc, Yahyaoui (1991) note des âges moyens de 6,4 ans dans la Moulouya et de 4,7 ans dans le Sebou. Mallawa (1987), dans deux étangs du Golfe du Lion, mentionne des âges comparables; mais restent inférieurs à ceux notés par Bahnsawy (1989) dans 2 lacs polonais (moyenne d'âge 13,9 ans). Dans les régions septentrionales de leur aire de répartition géographique, les anguilles sont généralement plus âgées que dans les régions méridionales. En effet, dans les régions nordiques, le passage au stade anguille argentée s'effectue à des âges plus avancés et à des tailles plus grandes que dans les régions à basse latitude.

Les potentialités naturelles du nématode *Anguillicolla crassus* à savoir: son haut pouvoir de reproduction, le taux de survie élevé des oeufs et des larves, un cycle de développement simple, une faible spécificité vis-à-vis des hôtes intermédiaires et son habilité d'utiliser plusieurs espèces de poissons (Carpes, Eperlans, Epinoches, Brèmes,...) comme hôte paraténiques (Moravec, 1996), l'ont doté d'un très haut pouvoir de dissémination et lui ont permis de coloniser les diverses zones de répartition géographique de l'anguille avec un succès spectaculaire (Tableau II).

Tableau II.— Taux d'infestation de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) par le nématode *Anguillicolla crassus* dans différentes régions.

Table II.— Rate of infestation of the european eel (*Anguilla anguilla*) by the nematode *Anguillicolla crassus* in different areas.

Régions	Taux d'infestation (%)	Degré d'infestation	Auteurs
Sebou et Loukkos (Maroc)	43,33 à 51,66	1,88 à 1,90	El Hilali <i>et al.</i> , 1996
Friesland Lauwersmeer et Ijsselmeer (Hollande)	50 à 100	12 à 13	Van Willigen et Dekker, 1989
Vlaanderen (Belgique)	56 à 78	-	Belpaire <i>et al.</i> , 1989
Oskarshamm (Suède)	68	57	Hoglund <i>et al.</i> , 1991
Mecklarburg-Vorpommern (Allemagne)	50 à 60	3,5 à 5	Hahlbeck, 1993
Rhin Moyen (Allemagne)	61	1,1 à 2	Steinmann et Freyhof, 1998
Rhin Moyen (Allemagne)	47,97	3,80	Présent travail, 1998

La confrontation de nos résultats, concernant le taux et le degré d'infestation dans le Rhin, avec ceux rapportés par Steinmann et Freyhof (1998) dans la même région, a révélé que l'intensité du parasitisme de

l'anguille européenne n'a pas beaucoup évolué dans ce milieu. En effet, le taux d'infestation a diminué, il est passé de 61% à 48%. Quant au degré d'infestation il est passé de 2 à 3,8 nématodes par anguille infestée. Dans un même site, le taux d'infestation présente donc, une variation saisonnière. Dans diverses régions de l'aire de répartition géographique de l'anguille européenne, le degré d'infestation reste compris entre 1,4 et 5 nématodes par anguille (Tableau II). En effet, le nombre des nématodes serait régi par un mécanisme d'autorégulation conditionné par des facteurs intrinsèques liés au parasite tels que: le nombre de femelles gravides par anguille infestée et le nombre d'oeufs pondus par femelle; ainsi que, la mortalité des hôtes intermédiaires en fonction de l'augmentation du degré d'infestation chez ces hôtes et l'importance de l'effectif des hôtes définitifs. Ces différents facteurs contribuent à l'autorégulation du nombre de nématodes qui atteint un seuil maximal qui ne peut être dépassé. Ashworth (1994) montre que le degré d'infestation atteint une valeur asymptotique de 4 à 5 nématodes par anguille. Exception faite de deux études réalisées en Suède (Hoglund *et al.*, 1991) et en Hollande (Van Willigen & Dekker, 1989) où des degrés d'infestations assez élevés ont été rapportés; les autres résultats y sont compris entre 1,4 et 5 parasites par anguille infestée (Tableau II). À cause de l'action spoliatrice exercée par *Anguillicollosa crassus* sur son hôte, les anguilles qui sont fortement parasitées, par ce nématode hématophage, souffrent d'une anémie et ceci se répercute certainement, sur leur croissance. En effet, nous avons trouvé une corrélation négative entre la croissance marginale de l'otolithe et le nombre et le poids des parasites par anguilles. La croissance marginale de la sagitta correspond à la reprise de croissance après le dernier arrêt hivernal et paraît comme un paramètre, plus précis, pour l'évaluation de l'impact de la parasitose sur la croissance de l'anguille.

CONCLUSION

L'étude de la diversité de l'ichtyofaune et de l'écobiologie de l'anguille européenne, dans le Rhin moyen, a permis de dégager les principaux points suivants:

29 espèces de poissons et un hybride, entre *Abramis brama* et *Rutilus rutilus*, ont été identifiées. L'espèce la plus abondante est *Rutilus rutilus* et la plus rare est *Lampetra fluviatilis*. Une nouvelle espèce pour le Rhin: *Gobio albipinnatus*, est récoltée pour la première fois dans ce milieu. Les 29 espèces recensées appartiennent à 11 familles: 9 autochtones et seulement 2 introduites.

L'anguille européenne, *Anguilla anguilla* L., 1758, représente 4,4% de l'ensemble de l'ichtyofaune, et son abondance varie de 0 à 42 individus dans les sites étudiées. C'est une espèce qui préfère les habitats constitués surtout de blocs.

L'âge moyen, de la population d'anguilles étudiée, atteint 9 ans. Cet âge est supérieur à ceux mentionnés dans des sites méridionaux de l'aire de répartition géographique de l'anguille (estuaire du Sebou et embouchure de la Moulouya au Maroc) et reste inférieur à ceux cités dans le nord de l'Europe (en Irlande et en Pologne). Généralement, les anguilles des régions septentrionales sont, en moyenne, plus âgées que celles des régions méridionales. Dans un même milieu et au sein d'un même groupe d'âge, il existe une énorme variabilité de croissance. Cette hétérogénéité de croissance est bien connue en anguilliculture. Dans le Rhin, on note une nette dominance des individus de taille et de poids moyens, les petites et les grosses anguilles sont peu représentées.

Le contrôle parasitaire effectué sur des anguilles du Rhin, montre que moins de la moitié de cette population est infestée par le nématode *Anguillicola crassus*. La prévalence est de 48% et l'intensité d'infestation est de l'ordre 3,8 nématodes par anguille infestée; quant à l'abondance, elle est de 1,8. Enfin, par une corrélation, entre les différents paramètres biotiques de l'anguille et du parasite, nous avons mis en évidence, une corrélation positive, entre le poids, la longueur des anguilles et la charge parasitaire. Ce résultat serait lié au fait que les plus grosses anguilles se nourrissent plus activement et donc la probabilité pour qu'elles soient infestées est relativement élevée. Par contre, nous avons enregistré une corrélation négative entre la croissance marginale de la sagitta et le nombre et le poids des parasites par anguille infestée. En effet, la croissance marginale de l'otolithe correspond à la croissance au moment où l'anguille est réellement parasitée et paraît donc, comme un bon paramètre pour évaluer l'impact du parasite sur la croissance de l'anguille.

Remerciements

Ce travail a été réalisé au Muséum Alexander Koenig de Bonn, grâce à la bourse de séjour d'études scientifiques (A/98/19251) de la Deutscher Akademischer Austauschdienst (D.A.A.D) et le Service Culturel de la République Fédérale d'Allemagne à Rabat, que toutes ces Institutions trouvent ici mes sincères remerciements.

BIBLIOGRAPHIE

- ASHWORTH, S. T. 1994. Possible regulation with *Anguillicola crassus*, Host-parasite system. *Parasitic diseases of Fish Samara, Publishing Limited Tresith, Dyfed*: 141-150.
- BAHNSAWY, M. H. 1989. *Variability of the growth of eel (Anguilla anguilla) in relation to the feeding behaviour, gonad development, and morphology in lake Jeziorak, Mazurian lake District*. Thesis, Academy of Agriculture and Technology, Olsztyn, Poland.
- BELPAIRE, C.; DE CHARLEROY, D.; VAN DAMME, P. & OLLEVIER, F. 1989. Effect of eel restocking and the distribution of the swimbladder nematode *Anguillicola crassus* in Flanders, Belgium. *J. Appl. Ichthyol.*, 5: 151-153.
- BERRAHO, A.; YAHYAOU, A.; LECOMTE-FINIGER, R. & AGUESSE, P. 1992. Comparaison des potentialités de croissance en élevage des civelles (*A. anguilla*) du littoral marocain: variations géographiques saisonnières et effet d'un tri sélectif. *Marine Life*, 1 (1): 45-55.
- BOON, J. H.; CANNERTS, V. H. H.; AUGUSTIJN, H.; MACHIELS, M. A. M., OLLEVIER, F. & DE CHARLEROY, D. 1990. The effect of different infection levels with infective larvae of *Anguillicola crassus* on haematological parameters of European eel (*Anguilla anguilla*). *Aquaculture*, 87 (3-4): 243-253.
- CHARLON, N. 1979. Morphogenèse de la sagitta chez l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*). Résultats préliminaires. *Rapp. P. V. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 174: 75-83.
- CHETTO, N.; YAHYAOU, A. & EL-HILALI, M. 2001. L'Anguille (*Anguilla anguilla* L., 1758) au Maroc: Synthèse bibliographique. *Rivista di Idrobiologia*, 40 (2-3): 167-179.
- COPP, G. H. 1989. Electrofishing for fish larvae and 0+ juveniles: equipment modifications for increased efficiency with short fishes. *Aquaculture and Fisheries Management*, 20: 453-462.
- DAGET, J. 1976. Les modèles mathématiques en écologie. *Masson, Paris*, 172 pp.
- DAJOZ, R. 1978. Précis d'écologie. *Gauthier Villars, 3ème édit.*, 549 pp.
- DEKKER, W. 2003. Eel stocks dangerously close to collapse. *Marine World Article, ICES* 2003: 1-3.
- EL HILALI, M.; YAHYAOU, A.; SADAK, A.; MAACHI, M. & TAGHY, Z. 1996. Premières données épidémiologiques sur l'anguillicolose au Maroc. *Bull. Fr. Pêche Pisci*, 340: 57-60.
- FONTAINE, Y. A.; LE BELL, N.; LOPEZ, E.; QUERAT, B.; VIDAL, B.; BARTHELEMY, L.; SEBERT, P.; ALINAT, J. & PETTER, A. J. 1990. Infestation de populations françaises d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) par des nématodes (*Anguillicola crassus*): essais thérapeutiques, évaluation des risques potentiels liés à l'écophysiologie de l'hôte. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 65: 64-68.
- FREYHOF, J. 1996. Distribution of YOY-barbel *Barbus barbus* (L.) in the river Sieg/ Germany. Conservation of endangered Freshwater Fish in Europe, A. Kirchhofer & D. Helfi (eds), *Birkhäuser Verlag Basel / Swetzerland*: 259-267.
- FRÖESE, R. & PAULY, D. (Eds.). 2003. Fishbase. www.Fishbase.org. Version 15 april 2003.
- HAHLBECK, E. 1993. The actual distribution of the swimbladder nematode (*Anguillicola crassus*) in the European eel (*A. anguilla*) in the coastal area of Mecklenburg Vorpommern (Germany). *EIFAC Working Party on Eel, Olsztyn, Poland*, 6 pp.
- HELPMAN, G. S.; FACEY, D. E.; HALES, JR. L. S. & BOZEMAN, JR. E. L. 1987. Reproductive ecology of the American eel. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 1: 42-56.
- HÖGLUND, J.; ANDERSSON, J.; WICKSTROM, H. & EIZENSTEIN, M. 1991. The distribution of *Anguillicola* in Sweden. Do thermal discharge areas serve as transmission foci? *EIFAC Working Party on Eel, Dublin, Ireland*, 13 pp.

- KLEIN BRETELER, J. G. P.; DEKKER, W. & LAMMENS, E. H. R. R. 1990. Growth and production of yellow eels and glass eels in ponds. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 75 (2): 189-205.
- KROGERUS, R. 1932. Über die ökologie und verbreitung der arthropoden des triebsan gebiete an den kunsten Finlands. *Acta. Zool. Fennica*, 12 (12), 130 pp.
- LARSSON, P.; HAMRIN, S. & OKLA, L. 1990. Fat content as a factor inducing migratory behaviour in the eel (*Anguilla anguilla* L.) to the Sargasso Sea. *Naturwissenschaften*, 77: 488-490.
- LECOMTE-FINIGER, R. 1983. *Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille, Anguilla anguilla L., des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion: Narbonnais et Roussillon*. Doctorat d'État Es-sci. Nat., Univer. Perpignan, 203 pp.
- LECOMTE-FINIGER, R. & YAHYAOUI A. 1989. La microstructure de l'otolithe au service de la connaissance du développement larvaire de l'anguille européenne *Anguilla anguilla*. *C. R. Acad. Sc. Paris, T 308, Série III*: 1-7.
- LELEK, A. 1987. *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 9: Threatened Fishes of Europe. Ed. by the Europ. Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources, Council of Europe, 343 pp.
- MALLAWA, A. 1987. *Dynamique des stocks exploités et halieutique de l'anguille européenne (A. anguilla) des lagunes du Narbonnais et du Roussillon (Bages-Sigean et Canet st-Nazaire), golfe du Lion*. Th. 3^{ème} Cycle, Perpignan, 406 pp.
- MEUNIER, F. 1994. Données sur la croissance de l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans le cours moyen du Rhin, region alsacienne. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 335: 133-144.
- MOLNAR, K. 1993. Effect of decreased oxygen content on eels (*A. anguilla*) infected by *A. crassus* (Nematoda, Dracunculoidea). *Acta Vet. Hungarica*, 41: 349-360.
- MOLNAR, K.; BASKA, F.; CSABA, G.; GLAVITS, R. & SZEKELY, C. 1993. Pathological and histological studies of the swimbladder of eels *Anguilla anguilla* infected by *Anguillicola crassus* (nematoda, Dracunculoidea). *D. A. O.*, 15 (1): 41-50.
- MORAVEC, F. 1992. Spreading of nematode *Anguillicola crassus* (Dracunculoidea) among eel populations in Europe. *Folia Parasitologica*, 39: 247-248.
- 1996. Aquatic invertebrates (snails) as new paratenic hosts of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) and the role of paratenic hosts in the life cycle of this parasite. *D. A. O.*, 27 (3): 237-239.
- MORAVEC, F. & TARASCHEWSKI, H. 1988. Revision of the genus *Anguillicola* Yamaguti, 1935 (Nematoda, Anguillicolidae) of the swimbladder of eels, including descriptin of two new species. *A. novaezealandia* sp. N. and *A. papernai* sp. N. *Folia Parasitologica*, 35: 125-146.
- MORIARTY, C. 1972. Studies of eel *Anguilla anguilla* L. in Ireland, in lake of Carrib system. *Ir. Fish. Invest. (A)*, 15, 39 pp.
- PAGGI, L.; ORECCHIA, P.; MINERVINI, R. & MATTIUCCI, S. 1982. Occurence of *Anguillicola australiensis* Johnston and Mawson, 1940 (Dracunculoidea: Anguillicolidae) in *Anguilla anguilla* in Lake Bracciana. *Parasitologia Roma: Societa Italiana de Parassitologia. Dec. 1982. V. 24* (2-3): 139-144.
- PANFILI, J.; DE PONTUAL, H.; TROADEC, H. & WRIGHT, P. J. 2002. *Manuel de sclérochronologie des poisons*. Coédition Ifremer/Ird, 464 pp.
- PENAZ, V. M. & TESCH, F. W. 1970. Geschlechtsverhältnis und wachstum beim aal (*Anguilla anguilla*) an verschiedenen Lokalitäten von Nordsee und Elbe. *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, 21: 290-310.
- STEINMANN, I. & FREYHOF, J. 1998. Abschlussbericht der Vorstudie zur Untersuchung der Bestandsentwicklung des Aals *Anguilla anguilla* (L.) im Rhein. Studie im auftrag der

- Rheinfischereigenossenschaft, des landes. *Fischer eiverbands Nordrhein e. v. und des Sportfischer- Verbands Nordrhein*, 15 pp.
- STONE, R. 2003. Freshwater eels are slip-sliding away. *Science* 302: 221-222.
- SVEDÅNG, H.; WICKSTRÖM, H.; REIZENSTEIN, M.; HOLMGREN, K. & FLORENIUS, P. 1998. Accuracy and precision in eel age estimation, using otoliths of known and unknown age. *Journal of Fish Biology*, 53: 456-464.
- VAN WILLIGEN, J. & DEKKER, W. 1989. Up date on *Anguillicola* in Dutch waters. *EIFAC Working Party on Eel, Porto, Portugal*, 8 pp.
- VLADYKOV, V. D. 1966. Remarks on the American eel (*Anguilla rostrata* Le Sueur). Sizes of elvers entering streams; the relative abundance of adult males and females; and the present economic importance of eels in north America. *Verh. int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, 16: 1007-1017.
- VOLLESTAD, L. A. 1989. Effect of growth rate on age at maturity of the european eel *A. anguilla*. *EIFAC Working Party on Eel, 29 may - 3 june 1989, Porto, Portugal*.
- VOLLESTAD, L. A. & JONSSON, B. 1986. Life history characteristics of the european eel *Anguilla anguilla* in the Imsa River. *Norway Trans. Am. Fish. Soc.*, 115: 864-871.
- WEE, J. 2001. Fishbase. www.fishbase.org, FROESE R. & PAULY D. (Eds.), 2003.
- WEIDMANN, H. & MEDER, H. 1994. Le fond Sandoz, en faveur du Rhin. *Weidmann & Meder Eds, Sandoz A. G., Basel*, 213 pp.
- YAHYAOU, A. 1991. *Contribution à l'étude de la biologie de l'anguille (A. anguilla L.) dans son aire méridionale de la répartition géographique: littoral atlantique et méditerranéen marocain*. Doct. d'État es-Sci. Nat. Univ. Med V, Rabat, 314 pp.