



Anaïs GRONDIN

Chargée de missions

Fédération Départementale des Associations Agréées de Pêche et de Protection du Milieu
Aquatique de La Réunion

Novembre 2021

Ce projet a été soutenu par l'Office Français de la Biodiversité

Illustrations page de garde : Anaïs Grondin, 2021



Contexte de réalisation

Dans le cadre des initiatives pour la reconquête de la biodiversité dans les Outre-mer de l'Office Français de la Biodiversité, la Fédération Départementale des Associations Agréées de Pêche et de Protection du Milieu Aquatique de La Réunion a mené un projet de mise en œuvre d'actions prioritaires pour la protection et la conservation des espèces amphihalines de La Réunion. Une évaluation régionale a révélé que 12 de ces espèces sont menacées. L'un des objectifs principaux de celui-ci a été de réaliser un état des lieux des connaissances sur la biologie et l'écologie des espèces aquatiques indigènes de l'île à l'échelle du bassin Indopacifique.

Auteur

Anaïs GRONDIN

Chargée de missions à la Fédération Départementale des Associations Agréées de Pêche et de Protection du Milieu Aquatique de La Réunion (FDAAPPMA 974)

cellule.technique.federation@gmail.com

208 route de la Passerelle, 97480 Saint-Joseph

Relecture

Pierre Valade, Ocea Consult', pierre.valade@oceare.com

Chloé Mériel, chargée d'études à la FDAAPPMA 974

Sous la direction de

Armand Métro, directeur de la FDAAPPMA 974, federation.peche.reunion@wanadoo.fr

Droits d'usage : Accès libre

Couverture géographique : La Réunion et le Sud-Ouest de l'océan Indien

Niveau géographique : Mondial

Niveau de lecture : Professionnels, experts

Nature de la ressource : Rapport bibliographique et d'étude



Table des matières

1. Introduction.....	1
1.1. La Réunion et son réseau hydrographique.....	1
1.2. La faune aquatique des milieux insulaires tropicaux	1
Les poissons primaires et secondaires	1
Les poissons diadromes.....	2
Les poissons vicariants	2
Les poissons sporadiques	2
1.3. Principales pressions sur la faune aquatique des milieux insulaires tropicaux	2
2. Objectif de la synthèse	4
3. Les poissons indigènes des eaux douces de La Réunion.....	6
3.1. Les poissons diadromes catadromes présents à La Réunion.....	6
3.1.1. Les Anguillidae.....	6
3.1.1.1. Généralités	6
3.1.1.2. Les espèces d’anguilles présentes à La Réunion	7
3.1.1.3. Cycle biologique et écologie des espèces d’anguilles présentes à La Réunion ..	15
3.1.2. Les Kuhliidae.....	35
3.1.2.1. Généralités	35
3.1.2.2. Les espèces de poisson plat présentes à La Réunion.....	36
3.1.2.3. Cycle biologique et écologie des espèces de poisson plat présents à La Réunion	40
3.2. Les principaux poissons diadromes amphidromes présents à La Réunion.....	46
3.2.1. Les Gobiidae	46
3.2.1.1. Généralités	46
3.2.1.2. Les espèces de gobies présentes à La Réunion.....	48
3.2.1.3. Cycle biologique et écologie des principales espèces de gobie amphidrome présentes à La Réunion	59
3.2.2. Les Mugilidae.....	86
3.2.2.1. Généralités	86
3.2.2.2. L’espèce de mullet d’eau douce présente à La Réunion : <i>Agonostomus telfairii</i> (Bennett, 1832)	87
3.2.2.3. Cycle biologique et écologie de l’espèce de mullet d’eau douce présente à La Réunion	90
4. Les crustacés indigènes des eaux douces de La Réunion.....	98

4.1. Les Atiydae	98
4.1.1. Généralités	98
4.1.2. Les espèces d'Atiydae présentes à La Réunion	100
4.1.3. La chevaquine (ou crevette bouledogue) : <i>Atyoida serrata</i> (Spence Bate, 1888)	101
4.1.4. Cycle biologique et écologie de l'espèce du genre <i>Atyoida</i> présente à La Réunion	103
4.2. Les Palaemonidae.....	113
4.2.1. Généralités	113
4.2.2. Les espèces du genre Palaemonidae présentes à La Réunion.....	115
4.2.3. La chevrette : <i>Macrobrachium australe</i> (Guéron-Méneville, 1838).....	117
4.2.4. Cycle biologique et écologie de l'espèce du genre <i>Macrobrachium</i> le plus commun à La Réunion	120
5. Conclusion	131
Bibliographie	135

1. Introduction

1.1. La Réunion et son réseau hydrographique

L'île de La Réunion (21°06' S, 55°33'E) est une île volcanique de l'archipel des Mascareignes située dans le Sud-Ouest de l'océan Indien. L'île possède une densité de réseau hydrographique élevée (plus de 700 ravines et 13 rivières pérennes) avec des cours d'eau torrentiels du fait de son climat tropical humide et de ses reliefs importants. On peut distinguer deux saisons : une saison chaude et humide (été austral) et une saison plus fraîche et sèche (hiver austral). Les précipitations viennent du Sud-est par les alizés et sont bloquées par les sommets de l'île, par conséquent la côte au vent (est) est humide avec un apport en eau soutenu et régulier tandis que la côte sous le vent (ouest) est sèche et des assèchements sont possibles. De façon générale, les milieux aquatiques des îles tropicales connaissent des fortes variations climatiques et hydrologiques.

Les cours d'eau des milieux insulaires tropicaux ne sont alors colonisés que par des espèces tolérantes à des variations de salinité, dont une majorité d'espèces diadromes (Keith et al., 1999, 2006a). Le cycle de vie diadrome inclut une phase larvaire marine permettant la dispersion et la colonisation d'habitats éloignés, ainsi qu'une phase de croissance en eau douce. De cette façon, des recrues exogènes pourraient assurer le maintien de la population en cas d'échec de la reproduction à l'échelle locale (MacArthur and Wilson, 1963).

1.2. La faune aquatique des milieux insulaires tropicaux

Keith et al. (2006) propose une classification des espèces des peuplements piscicoles aquatiques des îles tropicales à partir des travaux de Myers (1938), Banarescu (1990), McDowall (1997) et Keith (1998, 2002b) :

Les poissons primaires et secondaires

Les poissons primaires sont strictement intolérants aux eaux salées tandis que les poissons secondaires sont généralement inféodés aux eaux douces mais ont la capacité de passer des barrières salées étroites. Lors de leur émergence, les îles tropicales ne présentent pas de cours d'eau et par conséquent aucune faune aquatique. Ainsi, la plupart des îles Indo-Pacifique récentes ne présentent aucune espèce de poissons primaires indigènes. Les espèces primaires et secondaires existantes ont été introduites (exemple : *Tilapia*).



Les poissons diadromes

Les poissons diadromes migrent alternativement entre l'eau salée et l'eau douce selon le stade de leur cycle de vie. Il existe trois catégories :

- **Les poissons anadromes** qui passent la majorité de leur vie en eau salée et migrent en eau douce pour se reproduire (exemple : l'esturgeon).
- **Les poissons catadromes** qui passent la majorité de leur cycle de vie en eau douce et migrent en eau salée pour se reproduire (exemple : l'anguille).
- **Les poissons amphidromes** dont les œufs sont pondus et fertilisés en eau douce, les larves nouvellement écloses se laissent entraîner par le courant jusqu'à l'eau salée. Les alevins retournent ensuite en eau douce pour poursuivre leur croissance (exemple : le cabot bouche ronde).

Les poissons vicariants

Les poissons vicariants sont présumés non diadromes et sont des représentants d'eau douce ou saumâtre d'une famille d'origine marine. Ils seraient essentiellement représentés par certaines espèces de Kuhliidae sont également classées dans cette catégorie.

Les poissons sporadiques

Les poissons sporadiques sont des poissons vivant indifféremment en eau douce ou en salée ou qui entrent en eau douce de façon sporadique sans vraie migration. Ils sont représentés par des espèces de la famille des Mugilidae et Ambassidae.

1.3. Principales pressions sur la faune aquatique des milieux insulaires tropicaux

La protection et la conservation des espèces migratrices amphihalines (diadromes) est un enjeu fort de biodiversité et de patrimoine culturel de La Réunion. Les caractéristiques naturelles de l'île sont contraignantes pour le peuplement de poissons et de macro-crustacés diadromes avec d'importantes variations de débit, des cayons et cassés, des sols drainants entraînant des assècs, le tout provoquant une rupture naturelle de la continuité écologique.

Comme les milieux continentaux, les milieux insulaires connaissent une expansion démographique entraînant l'anthropisation des cours d'eau et bassins versants, et augmentant les pressions qui s'exercent sur les milieux aquatiques (Tabouret et al., 2013). En conséquence, la demande en eau augmente (Postel, 2000) pour la consommation,



l'agriculture et la production d'électricité, les protections contre les inondations se développent, la qualité physico-chimique des cours d'eau se dégrade avec l'agriculture et les polluants domestiques, et de plus en plus d'espèces exotiques sont introduites et/ou se développe.

Les principales pressions qui s'exercent sur les poissons diadromes en milieu tropical et à La Réunion sont :

- **les barrières physiques** (barrages, prises d'eau) : entraînant une perte et/ou une modification de l'habitat par une rupture à la continuité écologique par fragmentation de l'habitat et la modification de débit (Lewis and Hogan, 1987 ; Freeman and Pringle, 2003 ; Greathouse and Pringle, 2006 ; Keith et al., 2006a ; McDowall, 2008 ; Matamoros et al., 2009 ; Milton, 2009 ; Jacoby et al., 2014, Lagarde et al., 2015 ; Valade and Hoarau, 2018 ; Valade et al., 2019),
- **la dégradation de la qualité de l'eau** : résultant de la pollution aux métaux lourds, aux pesticides, des rejets d'effluents domestiques, de la destruction de la végétation rivulaire (Davies and Nelson, 1994 ; Harding et al., 1998 ; Houser et al., 2006 ; Matamoros et al., 2009 ; Kumar et al., 2010a, 2010b ; Jesús-Crespo and Ramírez, 2011 ; Mensah et al., 2011 ; Valade and Hoarau, 2018),
- **la compétition avec les espèces introduites** : résultat de l'augmentation d'introduction d'espèces et des modifications des habitats, pouvant aussi conduire à la propagation de nouvelles maladies (Chong et al., 1987a ; Keith and Vigneux, 2000 ; Keith et al., 2006a ; Salman et al., 2006 ; Sasal et al., 2008 ; Nico and Neilson, 2011 ; Valade and Hoarau, 2018),
- **la pêche traditionnelle** : comprenant parfois la pêche récréative ou traditionnelle (Tabouret et al., 2012 ; Valade et al., 2019), la surpêche (Lewis and Hogan, 1987 ; Tomoya et al., 2003), la pêche des post-larves « goby-fry » ou bichiques visant les Sicydiinae mais dans laquelle les captures des post-larves des autres espèces ne sont pas exclues (Manacop, 1953 ; Aboussouan, 1969 ; Bell, 1999 ; Valade and Hoarau, 2018),
- **la pêche commerciale et l'aquaculture** : dans certaines régions les espèces diadromes sont pêchées au stade adulte et post-larves pour être revendues pour la consommation, et les post-larves présentent de plus en plus d'intérêt dans l'aquaculture (Holthuis, 1980 ; Enin, 1998 ;



Nandlal, 2005 ; Nwosu et al., 2007 ; Maciel and Valenti, 2009 ; New et al., 2010 ; UICN, 2019 ; Pike et al., 2019),

- **le braconnage** : définie par une pêche non sélective par la méthode d’empoisonnement ou de détournement et asséchement d’un bras de rivière (Tabouret et al., 2013 ; Valade and Hoarau, 2018),

- **les changements climatiques** : avec l’augmentation de l’acidification et de la température des eaux côtières, des modifications des courants océaniques, des variations des phénomènes océanographiques et atmosphériques, des modifications du volume et de la périodicité des précipitations (Tabouret et al., 2013 ; Walter et al., 2012 ; Milton, 2009).

À La Réunion, outre ses caractéristiques naturelles, les principales perturbations anthropiques ayant un impact important sont les barrages hydro-électriques et captages d’eau, le braconnage et les pêcheries de bichiques, ainsi que le respect encore partiel des débits minimum biologique. Seulement 8% des masses d’eau de type « cours d’eau » sont en bon état écologique (Office de l’eau Réunion, 2019).

2. Objectif de la synthèse

L’objectif de cette synthèse est d’avoir un outil supplémentaire dans la définition des orientations pour la conservation de la faune piscicole et de macro-crustacés indigènes de La Réunion. En effet, les Plans Directeur de Conservation des anguilles de La Réunion et de la loche des sables (Valade and Hoarau, 2017, 2018) ont mis évidence la nécessité de mieux connaître la biologie et l’écologie des espèces de poissons et macro-crustacés indigènes d’eau douce. Il s’agit d’un travail de collecte de données sur les études menées localement et dans la zone Indo-Pacifique sur ces espèces afin de centraliser ces données et de pouvoir les vulgariser.

Cette étude porte sur les principales espèces diadromes (migratrices amphihalines) des cours d’eau réunionnais. Le choix des espèces a été déterminé en fonction de leur abondance, leur valeur patrimoniale et de leur écologie (catadrome benthique et pélagique, amphidrome benthique et pélagique). Onze espèces ont été prises en compte avec neuf espèces de poissons et deux espèces de macro-crustacés (Tableau 1). Pour chacune d’elle chaque stade de leur cycle de vie est présenté, du stade larvaire jusqu’au stade reproducteur.



Tableau 1 : Principales espèces diadromes (migratrices amphihalines) de La Réunion. (Évaluation régionale 2017 par Valade et al. (2019))

	Famille	Genre	Nom commun	Nom latin	Code espèce	TAXREF	Type de diadromie	Statut UICN International 2021	Statut UICN France (Réunion) 2010	Evaluation régionale 2017	
Poissons	Anguillidae	<i>Anguilla</i>	anguille marbrée	<i>Anguilla marmorata</i>	AMA	418765	Catadromie	LC	NT	CR	
			anguille marbrée africaine	<i>Anguilla bengalensis labiata</i>	ANE	426003	Catadromie	LC	DD	NE	
			anguille bicolor	<i>Anguilla bicolor bicolor</i>	ABI	418766	Catadromie	LC	CR	CR	
			anguille du mozambique	<i>Anguilla mossambica</i>	AMO	418767	Catadromie	NT	CR	CR	
	Kuhliidae	<i>Kuhlia</i>	poisson plat	<i>Kuhlia rupestris</i>	KUL	418773	Catadromie	LC	VU	VU	
			kuhlia	<i>Kuhlia sauvagii</i>	KSO	559719	Catadromie	VU	NE	VU	
	Gobiidae	<i>Sicyopterus</i>	bouche-ronde	<i>Sicyopterus lagocephalus</i>	SIC	418783	Amphidromie	LC	NT	NT	
			bouche-ronde	<i>Cotylopus acutipinnis</i>	COA	418903	Amphidromie	DD	NT	EN	
			loche	<i>Awaous commersoni</i>	AWA	418779	Amphidromie	VU	CR	VU	
			cabot rayé	<i>Stenogobius polyzona</i>	STE	418784	Amphidromie	LC	DD	NE	
	Gobiidae	<i>Glossogobius</i>	loche tête plate	<i>Glossogobius giuris</i>	GLO	587154	Amphidromie	LC	DD	NE	
			chitte	<i>Agonostomus telfairii</i>	AGO	418900	Amphidromie ?	DD	EN	EN	
	Mugilidae	<i>Agonostomus</i>	cabot noir	<i>Eleotris fusca</i>	ELF	418775	Amphidromie	LC	NE	NE	
			cabot noir	<i>Eleotris klunzingerii</i>	ELK	562828	Amphidromie	NE	EN	LC	
cabot noir			<i>Eleotris acanthopoma</i>	ELM	418776	Amphidromie	LC	CR	VU		
Macro-crustacés	Atyidae	<i>Atyoida</i>	chevaquine/crevette	<i>Atyoida serrata</i>	ATY	418785	Amphidromie	LC	NT	NT	
			<i>Caridina</i>	chevaquine	<i>Caridina longirostris</i>	CAL	418787	Amphidromie	LC	NE	NE
				chevaquine	<i>Caridina serratirostris</i>	CAS	432658	Amphidromie	LC	VU	VU
	chevaquine	<i>Caridina typus</i>		CAR	418786	Amphidromie	LC	VU	VU		
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium</i>	chevette	<i>Macrobrachium australe</i>	MAA	418790	Amphidromie	LC	VU	NT	
			camaron	<i>Macrobrachium lar</i>	MAL	418788	Amphidromie	LC	NT	VU	
			écrevisse	<i>Macrobrachium lepidactylus</i>	MAH	418789	Amphidromie	LC	NE	NE	
			-	<i>Macrobrachium hirtimanus</i>	Disparue ?		NE	CR	RE		
Grapsidae	<i>Varuna</i>	crabe	<i>Varuna litterata</i>	VAL	418793	Amphidromie	NE	NE	NE		

Légende

EX	Eteinte au niveau mondial	CR	En danger critique	NT	Quasi menacée	NA	Non applicable
EW	Eteinte à l'état sauvage	EN	En danger	LC	Peoccupation mineure	NE	Non évaluée
RE	Disparue au niveau régional	VU	Vulnérable	DD	Données insuffisantes	Espèce présentée dans cette synthèse	



3. Les poissons indigènes des eaux douces de La Réunion

3.1. Les poissons diadromes catadromes présents à La Réunion

3.1.1. Les Anguillidae

3.1.1.1. Généralités

Les Anguillidae forment une famille de poissons serpentiformes ne comportant que le genre *Anguilla*. Les anguilles d'eau douce du genre *Anguilla* (Schrank, 1798) se composent de 16 espèces, dont trois sont divisées en deux sous-espèces (Ege, 1939 ; Watanabe, 2003 ; Watanabe et al., 2009) qui sont réparties dans le monde dans les zones tempérées, tropicales et subtropicales excepté dans le sud de l'Atlantique et les côtes ouest de l'Amérique de Nord et de l'Amérique du sud. Parmi ces espèces, 13 sont présentes dans les régions tropicales (Ege, 1939 ; Arai, 2016). Les espèces tropicales seraient plus étroitement liées à la forme ancestrale que leurs homologues tempérées (Arai, 2016 ; Arai and Kadir, 2017 ; Arai and Chino, 2018).

Les anguilles d'eau douce sont généralement catadromes (McDowall, 1988), elles migrent entre l'eau douce, habitat de croissance, et l'eau salée où a lieu leur reproduction puis le développement larvaire (Tesch, 2003). En outre, les anguilles sont des espèces semelpares, elles meurent après la reproduction. Certaines parties de leur cycle biologique sont encore mal connues à l'heure actuelle, notamment leur phase marine, leur route migratoire et leur site de reproduction (Arai and Kadir, 2017 ; Béguer-Pon et al., 2018) d'autant plus que les études concernant les anguilles tropicales sont limitées (Otake, 2003 ; Miller et al., 2006 ; Arai, 2016 ; Hagihara et al., 2018a) et concernent essentiellement les eaux autour de l'Indonésie (Arai, 2016). Les anguilles colonisent une très grande variété d'habitat de croissance, y compris la zone littorale, les estuaires, les marais (salés ou d'eau douce), les rivières et les lacs. Cette ubiquité est presque unique parmi les poissons téléostéens et résulte d'une plasticité migratoire extrême. Dans le sud-ouest de l'océan Indien (SOOI), quatre espèces d'anguilles ont été identifiées : *Anguilla marmorata* (Quoy and Gaimard, 1824), *Anguilla bicolor bicolor* (Mc Clelland, 1844), *Anguilla mossambica* (Peters, 1852) et *Anguilla bengalensis labiata* (Peters, 1852) (Ege, 1939 ; Robinet et al., 2007).

Comme de nombreuses autres espèces de poissons, les populations d'anguilles, ont connu un déclin spectaculaire au cours des dernières décennies en raison d'un certain nombre de facteurs, dont la surexploitation (Haro et al., 2000 ; Dekker, 2003a ; Casselman, 2003 ; Tsukamoto et al., 2009 ; Miller and Casselman, 2014). Cependant, le déclin n'est pas



uniquement dû à l'exploitation, mais aussi à la perte et à la dégradation de l'habitat, aux espèces envahissantes, aux parasites, aux maladies et à la pollution (Robinet and Feuteun, 2002 ; Fazio et al., 2012 ; Wahlberg et al., 2014 ; Arthington et al., 2016).

3.1.1.2. Les espèces d'anguilles présentes à La Réunion

Les quatre espèces présentes dans le SOOI ont été signalées à La Réunion. Parmi elles, trois espèces sont régulièrement observées (*A. marmorata*, *A. bicolor bicolor*, *A. mossambica*) et présentent une priorité d'action publique de conservation très forte. La dernière espèce, *A. bengalensis labiata* est très difficile à identifier de *A. marmorata* et très rare dans les observations à La Réunion et son aire de distribution serait davantage présente à Madagascar ainsi que sur la côte Est africaine. Compte tenu des manques évident de connaissances sur cette espèce, *A. bengalensis labiata* ne sera pas prise en compte dans cette synthèse.

Divers impacts anthropiques ont été mis en évidence sur les stocks d'anguilles de La Réunion (Valade and Hoarau, 2018), mais d'une façon générale, les impacts sur les stocks d'anguilles tropicales sont moins documentés que pour les espèces d'anguilles tempérées (Moriarty and Dekker, 1997 ; Dekker, 2003b). Néanmoins, des observations récentes expliquent le manque de grandes anguilles dans la plupart des îles de l'océan Indien en raison des pêcheries traditionnelles et de la perte et/ou la modification de l'habitat par la rupture de la continuité écologique (obstacles anthropiques et débit réservé) (Valade et al., 2019). En effet, ces stocks d'anguilles font face à un intérêt croissant des marchés internationaux à Madagascar et en Afrique du Sud (Robinet et al., 2008 ; Gollock et al., 2018).

a) L'anguille marbrée : *Anguilla marmorata* (Quoy and Gaimard, 1824)



Noms vernaculaires : giant mottled eel (Anglais), anguille marbrée (Français), congre, Z'anguille, Z'amab (Créole, Réunion), Muhunga (Mayotte), Amalombanda (Madagascar)
Code TAXREF : 418765

Description

L'anguille marbrée tire son nom de sa couleur, son dos est marbré de brun-noir sur un fond gris-jaune (Figure 3.1.1.1 et 3.1.1.2). Cette coloration s'estompe lors

Figure 3.1.1.1 : Photographie de *Anguilla marmorata*.

de sa maturation vers une couleur argentée. La nageoire dorsale de cette espèce débute très



en avant de l'anus (Figure 3.1.1.2). Les femelles peuvent atteindre une taille de 200 cm avec une longévité de 13 à 30 ans, tandis que les mâles peuvent atteindre 70 cm pour une longévité de 5 à 22 ans (Keith et al., 2006a ; Valade and Hoarau, 2018 ; Wakiya et al., 2019).

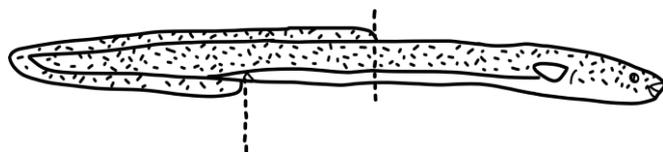


Figure 3.1.1.2 : Schéma d'identification de *Anguilla marmorata*.

Répartition géographique

Parmi les Anguillidae, l'anguille marbrée (*A. marmorata*) présente la plus grande aire de répartition dans le monde (Ege, 1939 ; Aoyama, 2003 ; Watanabe, 2003 ; Ishikawa et al., 2004 ; Watanabe et al., 2008), si bien que c'est l'anguille tropicale la plus étudiée. Sa distribution s'étend dans l'Indo-Pacifique, des côtes est de l'Afrique jusqu'aux îles Marquises dans le sud-est de l'océan Pacifique et jusqu'au sud du Japon (Ege, 1939), en passant par l'Indonésie et les Philippines (Budimawan, 1997). Cette espèce a également été trouvée dans l'atoll de Palmyre dans le Pacifique central (Handler and James, 2006) et même plus à l'est dans les îles Galapagos (McCosker et al., 2003), ce qui peut indiquer qu'elle a une aire de répartition géographique encore plus large qu'on ne le pensait auparavant (Figure 3.1.1.3).



Figure 3.1.1.3 : Carte de l'UICN de la répartition globale de *Anguilla marmorata* (UICN, 2019).



Des quatre espèces présentes à La Réunion, l'anguille marbrée est la plus abondante et est présente dans la plupart des rivières (Richardson et al., 2009 ; Valade and Hoarau, 2018). Dans le cadre du réseau piscicole (données Office de l'Eau de 2000 à 2014), l'anguille marbrée est celle qui est le plus largement distribuée et la plus régulièrement recensée sur l'ensemble des 13 rivières pérennes de l'île (Figure 3.1.1.4). L'espèce est très commune à commune sur la quasi-totalité des stations prospectées. Elle colonise également les plans d'eau côtiers ainsi que certaines ravines intermittentes, des petits affluents pérennes ou encore le cours amont de certaines rivières ponctuellement explorées (Valade and Hoarau, 2018).



Figure 3.1.1.4 : Carte de la répartition de *Anguilla marmorata* sur l'île de La Réunion (Valade et al., 2019).

En raison de la vaste aire de répartition géographique de l'anguille marbrée, qui est séparée par d'importantes masses terrestres, il est peu probable qu'elle comprenne une seule population panmictique comme les anguilles tempérées présentes dans une région donnée dans un seul bassin océanique (De Ligny and Pantelouris, 1973 ; Avise et al., 1986 ; Sang et al., 1994 ; Avise, 2003 ; Han et al., 2010). Sur la base d'échantillonnage de leptocéphales, Jespersen (1942) avait suggéré l'existence de plusieurs zones de reproduction dans l'aire de répartition de l'espèce. Plus récemment, des analyses moléculaires ont montré l'existence d'une structure génétique de la population de cette espèce avec quatre ou cinq populations résultant des courants marins : Pacifique nord, Pacifique sud, SOOI, Sumatra et Guam (Ishikawa et al., 2004 ; Gagnaire et al., 2009 ; Gagnaire et al., 2011). Ainsi, il y aurait deux



populations dans l'océan Indien, l'une à ouest dans le SOOI et l'autre à l'est au sud-ouest de Sumatra, avec une dispersion larvaire de l'est vers l'ouest par le courant sud-équatorial (Gagnaire et al., 2009). En conséquence de l'existence de ces populations, les caractéristiques écologiques et biologiques (reproduction, cycle biologique, migration et utilisation de l'habitat) de l'anguille marbrée seraient variables entre chaque population (Arai and Chino, 2018).

Résilience et statut de conservation

La résilience de l'anguille marbrée serait très faible avec un temps de doublement de la population supérieure à 14 ans. À l'échelle mondiale, l'espèce est classée « préoccupation mineure » (UICN, 2019) du fait de sa large distribution car aucune menace majeure pour l'ensemble de la population n'a été identifiée. En France, elle est classée « quasi-menacée » (UICN France, 2010), ce statut est basé les données sur le territoire de La Réunion uniquement. Ce classement indiquait déjà que, à l'échelle du territoire de La Réunion, l'espèce ne remplissait pas les conditions pour être classée comme espèce menacée mais elle peut être amenée à le devenir dans un futur relativement proche. Plus récemment, Valade et al. (2019) ont proposé un classement « en danger critique » d'extinction à La Réunion pour l'anguille marbrée : de 2012 à 2016 on observe une diminution de 92 % des stocks et le territoire de La Réunion ne porte qu'un très faible nombre d'individus géniteurs. Ces dernières évaluations ont conduit à la modification de la réglementation de pêche en eau douce : depuis 2019, seules cinq anguilles ayant une taille comprise entre 30 et 60 cm sont autorisées à la pêche, dans le but de préserver les stocks de géniteurs.

b) L'anguille bicolor : *Anguilla bicolor bicolor* (Mc Clelland, 1844)



Figure 3.1.1.5 : Photographie de *Anguilla bicolor bicolor*.

Noms vernaculaires : Shortfin eel (Anglais), Anguille à nageoire courte ou Anguille bicolor (Français), Z'anguille, Z'amab (Créole, Réunion), Muhunga (Mayotte), Amalomainty ou Amalomaitso (Malgache)

Code TAXREF : 418766

Description

L'anguille bicolor tire son nom de sa couleur, son dos est brun-vert et son ventre est gris clair voire jaunâtre (Figure 3.1.1.5). Elle devient argentée une fois qu'elle est



prête à migrer vers l’Océan, lieu de sa reproduction. Il s’agit d’une espèce d’anguilles à nageoire courte, c’est-à-dire que la nageoire dorsale de cette espèce débute au niveau de l’anus (Figure 3.1.1.6). Les individus peuvent atteindre une taille maximale de 120 cm avec une longévité de 10 à 20 ans pour les femelles et 5 à 10 ans les mâles (Keith et al., 2006a).

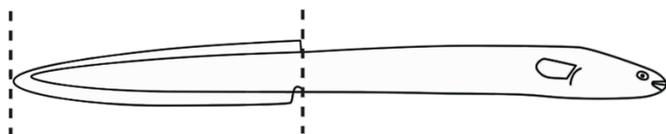


Figure 3.1.1.6 : Schéma d'identification de *Anguilla bicolor bicolor*.

Répartition géographique

La sous espèce d’anguille bicolor *Anguilla bicolor bicolor* n’est présente que dans l’océan Indien, des côtes est africaines, jusqu’à l’Indonésie en passant par une partie du nord de l’Australie (Figure 3.1.1.7).



Figure 3.1.1.7 : Carte de la répartition globale de *Anguilla bicolor* (UICN, 2020).

À La Réunion, l’anguille bicolor n’est régulièrement observée dans le cadre du réseau piscicole que sur trois rivières, les rivières Saint-Jean, des Roches et Saint-Gilles (Figure 3.1.1.8) (Valade and Hoarau, 2018). L’autre sous-espèce *Anguilla bicolor pacifica* est présente sur l’océan Pacifique. L’Indonésie marque la limite biogéographique entre ces deux sous-espèces. La population d’anguille bicolor est homogène à l’échelle de l’océan Indien (Minegishi et al., 2012 ; Fahmi et al., 2015).





Figure 3.1.1.8 : Distribution de la répartition de *Anguilla bicolor bicolor* à La Réunion (Valade et al., 2019).

Résilience et statut de conservation

L'anguille bicolor a une résilience faible, le temps minimum pour doubler la population est estimé entre 4,5 et 14 ans. À l'échelle mondiale, le classement UICN de l'anguille bicolor ne distingue pas les deux sous espèces (*A. bicolor bicolor* et *A. bicolor pacifica*). L'anguille bicolor *Anguilla bicolor* est classée « quasi menacée » (UICN, 2019). Néanmoins, selon l'UICN suggère que *A. bicolor pacifica* est plus menacée que son homologue de l'océan Indien (*A. bicolor bicolor*) sur la base de données du commerce de civelles. Tandis que selon des données du continent africain, *A. bicolor bicolor* est classée « préoccupation mineure » (IUCN, 2021). D'un autre côté, *A. bicolor bicolor* est classée « en danger critique » d'extinction sur la liste rouge française et à partir de données du territoire de La Réunion (UICN France, 2010). Plus récemment, du fait de la taille très réduite de sa population reproductrice il a été proposé de classer l'anguille bicolor « en danger critique » d'extinction (Valade et al., 2019). En conséquence de la faible aire de répartition observée et du déficit de géniteurs à La Réunion, cette espèce y est interdite à la pêche. Néanmoins, les observations de cette espèce ont relativement augmenté de 2012 à 2016 (Valade et al., 2019).



c) L'anguille du Mozambique : *Anguilla mossambica* (Peters, 1852)



Noms vernaculaires : African longfin eel (Anglais), anguille du Mozambique (Français), Z'anguille, Z'amab (Créole, Réunion), Muhunga (Mayotte), Amalompotsy (Malgache)
Code TAXREF : 418767

Description

L'anguille du Mozambique représente l'espèce phylogénétiquement la plus basale parmi les espèces d'anguilles et elle serait apparue depuis au moins 20

Figure 3.1.1.9 : Photographie de *Anguilla bicolor bicolor*.

millions d'années (Minegishi et al., 2005). Elle possède une robe bicolore avec un dos de couleur gris à vert-olive et un ventre clair (Figure 3.1.1.9). Comme les anguilles précédentes, elle devient argentée lorsqu'elle devient mature et s'apprête à migrer vers l'océan pour se reproduire. Sa nageoire dorsale débute en avant de l'anus (Figure 3.1.1.10). Elle peut atteindre une taille de 120 cm maximum, et les femelles sont plus grandes que les mâles. Les femelles ont une longévité de 10 à 20 ans, tandis que les mâles de 6 à 10 ans (Keith et al., 1999).

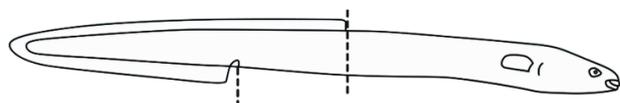


Figure 3.1.1.10 : Schéma d'identification de *Anguilla Mossambica*.

Répartition géographique

L'anguille du Mozambique tire son nom du fait qu'elle soit présente uniquement dans le SOOI, elle est répartie de la côte est africaine, du Kenya à l'Afrique du Sud, ainsi que dans les archipels des Comores, des Mascareignes et à Madagascar (Ege, 1939) (Figure 3.1.1.11). Elle serait dominante à Madagascar mais elle est rare à Mayotte (Comores), et dans l'archipel des Mascareignes (Kiener, 1963 ; Robinet et al., 2003a). À La Réunion, elle très commune à commune sur les rivières du Nord-Est (sauf Rivière du Mât), sur les rivières Saint-Denis, Langevin, Saint-Gilles et à Grand-Bassin (Figure 3.1.1.12) (Valade et al. 2018). La population de l'anguille du Mozambique serait homogène (Frankowski et al., 2019).





Figure 3.1.1.11 : Carte de la répartition globale de *Anguilla mossambica* (UICN, 2020).



Figure 3.1.1.12 : Carte de la répartition de *Anguilla mossambica* à La Réunion (Valade et al., 2019).

Résilience et statut de conservation

Le temps de doublement d'une population chez l'anguille du Mozambique est de 14 ans, sa résilience est alors faible. Le statut UICN de l'anguille du Mozambique à l'échelle internationale est « quasi-menacée », car selon Pike et al. (2019), il y a un déclin de son aire de répartition, ainsi qu'une demande croissante de cette espèce pour l'élevage et la consommation. Comme pour l'anguille marbrée et l'anguille bicolor, le statut UICN France



de cette espèce n'a été évalué qu'à partir des données de La Réunion, elle est classée « en danger critique » d'extinction (UICN France, 2010). L'évaluation régionale de Valade et al. (2019) lui attribue ce même classement. En conséquence de la faible aire de répartition observée, de la rareté de l'espèce et du déficit de géniteurs à La Réunion, cette espèce y est interdite à la pêche.

Les trois espèces d'anguilles (*A. marmorata*, *A. bicolor bicolor*, *A. mossambica*) de La Réunion sont menacées à l'échelle locale, compte tenu d'un déficit de géniteurs (Valade et al., 2018, 2019).

3.1.1.3. Cycle biologique et écologie des espèces d'anguilles présentes à La Réunion

L'anguille est un poisson amphihalien catadrome, sa croissance s'effectue en eau douce et son aire de reproduction se situe dans l'océan (Figure 3.1.1.13). La phase marine et la reproduction des anguilles sont encore mal connues aujourd'hui.

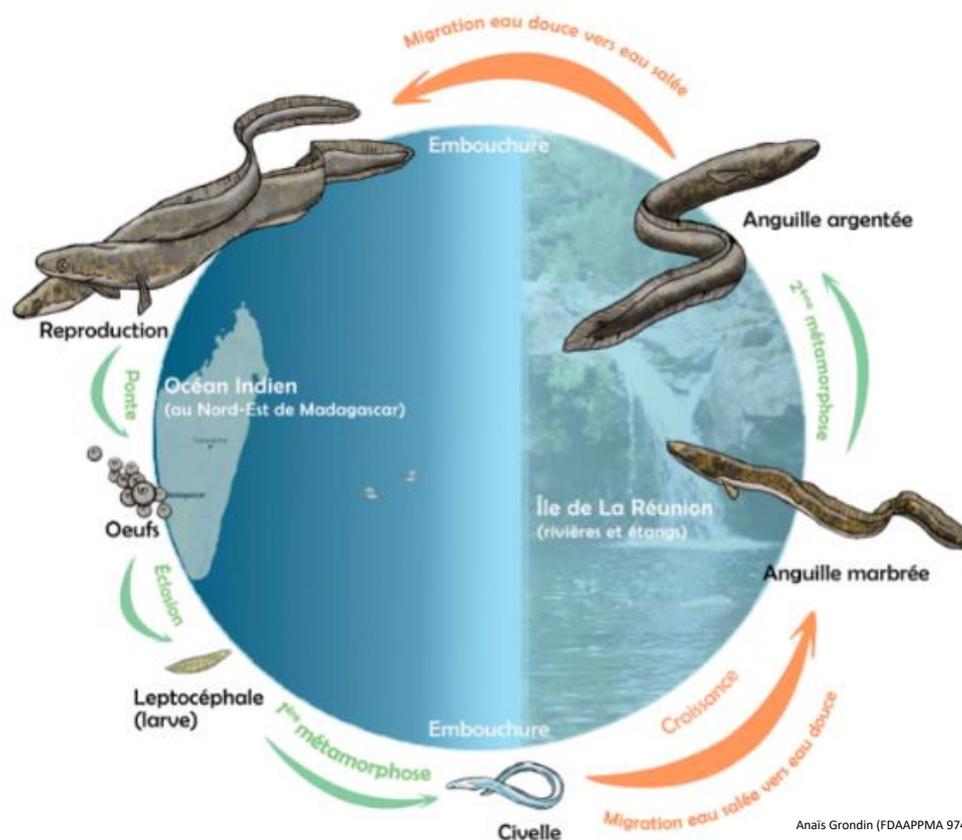


Figure 2.1.1.13 : Schéma du cycle de biologique de *Anguilla marmorata* à La Réunion (FDAAPPMA 974).



a) La zone de reproduction

Distance de la migration de reproduction

Selon Arai et al. (2016) les résultats du Professeur Katsumi Tsukamoto montrent que le cycle biologique des anguilles tropicales étaient largement comparables à celui des anguilles tempérées beaucoup plus étudiées, malgré des différences notables comme la distance de migration vers la zone de ponte plus courtes chez les anguilles tropicales (Aoyama et al., 2003 ; Arai, 2014). En effet les distances de migration estimées pour les anguilles tempérées pour atteindre leur zone de ponte sont de : 5 000 à 8 000 km pour l'anguille européenne (*A. anguilla*), 1 000 à 5 000 km pour l'anguille américaine (*A. rostrata*) (Schmidt, 1922) et 2 000 à 3 000 km pour l'anguille japonaise (*A. japonica*) (Arai et al., 2016). Tandis que l'anguille marbrée (*A. marmorata*), cette distance peut être variable du fait de sa grande distribution géographique et de ses différentes zones de ponte. Par exemple, dans le nord du Pacifique elle peut atteindre jusqu'à 3 000 km (Arai et al., 2016). Dans l'est de l'océan Indien, l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) devrait migrer entre 200 et 1 000 km selon la localisation de son point de départ (habitat de croissance) (Arai et al., 2016). Tandis que dans le SOOI, l'anguille marbrée, l'anguille bicolor et l'anguille du Mozambique auraient une distance de migration comprise entre 1 000 et 2 000 km (Réveillac et al., 2008, 2009).

Indices de localisation de la zone de reproduction

Les chercheurs se sont demandé comment les anguilles parviennent à destination et quels sont les indices qui leur indiquent la localisation de leur lieu de fraie (Aoyama et al., 2014 ; Arai et al., 2016). La température serait entre autres un indice de localisation de la zone de ponte (McCleave, 2003). Pour l'anguille japonaise, une série de monts marins près de la crête ouest de la fosse des Mariannes ont été proposés comme repères susceptibles de faciliter la formation d'agrégations de reproducteurs (Tsukamoto et al., 2003), une notion qui est appuyée par la capture d'individus matures à proximité de cet emplacement (Chow et al., 2009). Aoyama et al. (2014) ont proposé que les monts sous-marins agissent comme un repère longitudinal, tandis que les fronts de salinité semblent être importants comme indices latitudinaux. La capture des plus petits leptocéphales, entre 300 et 400 mètres de profondeur (Schoth and Tesch, 1982), l'observation d'une anguille à 2000 mètres de profondeur au large des Bahamas (Robins et al., 1979), la morphologie des reproducteurs et la nécessité d'avoir des pressions fortes pour déclencher l'émission des gamètes en conditions expérimentales,



confortent l'hypothèse d'une reproduction à plusieurs centaines de mètres de fond dans la zone épipélagique (Kleckner et al., 1983).

Localisation de la zone de reproduction

Les zones de ponte de la plupart des espèces d'anguilles ne sont pas connues du tout ou sont connues avec un grand degré d'incertitude (Béguer-Pon et al., 2018). Pour déterminer les zones de reproduction des anguilles les scientifiques ont commencé par étudier les schémas de dispersion des larves, appelées leptocéphales, en les collectant (Miller and Tsukamoto, 2017). C'est par cette méthode que la première zone de fraie des anguilles européennes (*Anguilla anguilla*) a été découverte, en se basant sur l'endroit où les larves étaient les plus petites. La zone de fraie de *Anguilla anguilla* en mer des Sargasses a ainsi été découverte par Schmidt (1922). Cette méthode a ensuite été appliquée dans l'Indo-Pacifique (Schmidt, 1935 ; Jespersen, 1942). Aucune fraie d'anguilles n'a été observée jusqu'à présent (Arai et al., 2016). Le développement et la miniaturisation de balises d'archivage par satellite ont permis de suivre les anguilles argentées en mer, révélant une partie du mystère entourant la migration océanique des anguilles (Jellyman and Tsukamoto 2002 ; Aarestrup et al., 2009 ; Béguer-Pon et al., 2015). Grâce à ces balises, les itinéraires de migration ont pu être définis et ainsi des indications sur les zones de reproduction ont pu être fournies. Cependant les études correspondantes concernent essentiellement les anguilles tempérées (Jellyman and Tsukamoto, 2002 ; Schabetsberger et al., 2013, 2015 ; Béguer-Pon et al., 2015, 2018).

L'échantillonnage des leptocéphales a permis de déterminer les différentes zones potentielles de ponte de l'anguille marbrée (*A. marmorata*). Rappelons que c'est l'espèce qui a la plus grande aire de répartition ce qui lui confère l'existence de quatre ou cinq populations (Ishikawa et al., 2004 ; Gagnaire et al., 2009 ; Gagnaire et al., 2011). Sur la base d'échantillonnage de leptocéphales, Jespersen (1942) a suggéré l'existence de plusieurs frayères dans l'aire de répartition de l'espèce. Une zone potentielle de ponte a également été identifiée dans le nord-ouest de l'océan Pacifique au large des Philippines et la dispersion des larves vers l'ouest au niveau de l'Indonésie se ferait par le biais du courant Nord-équatorial. En outre, par des méthodes de collectes de larves et par le marquage d'anguilles argentées, une autre zone de ponte a été identifiée au nord-est de la Nouvelle Calédonie, au nord des Fidji (Kuroki et al., 2009 ; Schabetsberger et al., 2015). La dispersion des larves se ferait par le flux vers l'ouest du courant Sud-équatorial vers les régions ouest du Pacifique Sud, puis le



courant est australien les mènerait vers le sud le long de l'Australie (Shiao et al., 2002) et les courant régionaux vers la Nouvelle-Zélande (Ganachaud et al., 2014). Jeperson (1942) a capturé des leptocéphales d'anguille marbrée au nord-est de Madagascar et des centaines de jeunes leptocéphales au sud-ouest de Sumatra, suggérant 2 lieux de reproduction possibles dans l'océan Indien et justifié par l'existence des deux populations présentes (Ishikawa et al., 2004 ; Gagnaire et al., 2009 ; Gagnaire et al., 2011). Cependant, le site de reproduction à Sumatra n'a pas pu être confirmé car l'identification des petites larves n'était pas possible (Gagnaire et al., 2009). Concernant l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*), il y aurait deux zones de reproduction, une au large de la côte ouest de Sumatra (Jespersen, 1942 ; Aoyama et al., 2007) et une à l'est de Madagascar (Feunteun et al., 2007 ; Robinet et al., 2008 ; Pous et al., 2010 ; Feunteun, 2012). La zone hypothétique de reproduction de l'anguille du Mozambique (*A. mossambica*) serait située au nord-est de Madagascar, à l'ouest de la faille des Mascareignes (Jespersen, 1942 ; Keith et al., 2006a ; Robinet et al., 2008 ; Réveillac et al., 2008). D'un autre côté, dans le SOOI, les zones de ponte de l'anguille marbrée et l'anguille bicolor semblent être proches. Elles se situent au niveau des monts sous-marins de l'arc des Mascareignes, tandis que la zone de ponte de l'anguille du Mozambique serait plus au sud-ouest du côté intérieur de l'arc, la dispersion des larves de ces trois espèces s'effectuerait grâce au courant Sud-équatorial (Feunteun et al., 2007 ; Robinet et al., 2008 ; Pous et al., 2010 ; Feunteun, 2012) (Figure 3.1.1.14).

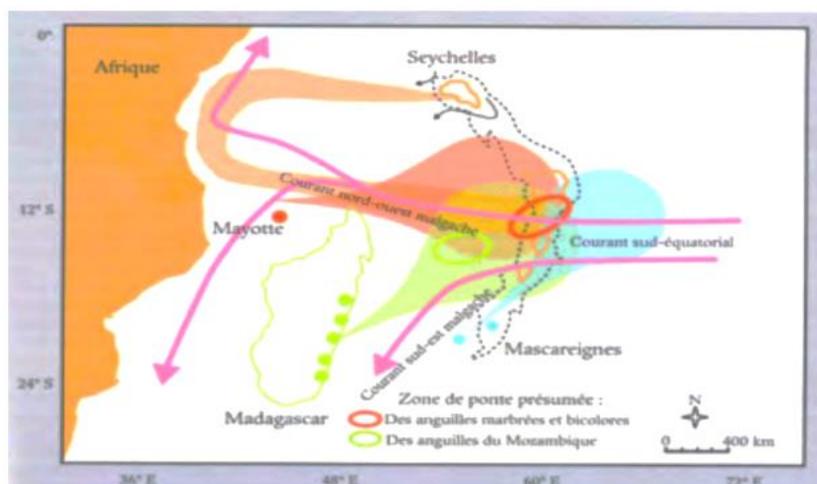


Figure 3.1.1.14 : Zones de ponte présumées des espèces d'anguilles du sud-ouest de l'Océan Indien, estimées d'après la modélisation du transport des leptocéphales par les courants marins (carte synthétique Feunteun, 2012).



La zone de reproduction des espèces d'anguilles de La Réunion se situerait au niveau de l'arc des Mascareignes au nord-est de Madagascar dans l'océan Indien (Feunteun et al., 2007 ; Robinet et al., 2008 ; Pous et al., 2010 ; Feunteun, 2012).

b) La fécondité

Il y a peu d'études sur la fécondité des anguilles tropicales. Néanmoins, une étude concernant deux espèces présentes à La Réunion a été réalisée par Kadir et al. (2017). Cette étude est la première à estimer la fécondité de trois espèces d'anguilles tropicales échantillonnées dans le Pacifique occidental autour de l'Indonésie et de la Malaisie, l'anguille marbrée indienne (*A. bengalensis bengalensis*, Gray 1831), l'anguille marbrée (*A. marmorata*) et l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*). Les résultats ont montré des fécondités moyennes de 980 000 ovocytes, 990 000 ovocytes et 1 840 000 ovocytes respectivement (Kadir et al., 2017). Ces fécondités sont comparables à celles des anguilles tempérées (Kadir et al., 2017). De plus, il faut savoir que la fécondité des poissons est corrélée positivement avec leur taille (longueur et poids) (Peters, 1983). Ce serait le cas des anguilles tempérées suivantes : l'anguille européenne (*A. anguilla*) (MacNamara and McCarthy, 2012 ; MacNamara et al., 2014, 2016 ; Dębowska et al., 2015), l'anguille américaine (*A. rostrata*) (Wenner and Musick, 1974 ; Barbin and McCleave, 1997 ; Tremblay, 2009), l'anguille d'Australie (*A. australis*) et l'anguille de Nouvelle-Zélande (*A. dieffenbachii*) (Todd, 1981) et de l'anguille tropicale : l'anguille marbrée indienne (Kadir et al., 2017). Cependant la fécondité est affectée par de nombreux autres facteurs, l'âge, la stratégie du cycle biologique, l'approvisionnement alimentaire et la température (Kadir et al. 2017).

c) La phase larvaire

Description des leptocéphales

Les larves des anguilles sont appelées leptocéphales (Figure 3.1.1.13), signifiant en grecque ancien « qui a une tête mince ». En effet, ces larves transparentes ont une petite tête et un corps comprimé en forme de feuille (Figure 3.1.1.15). Elles peuvent atteindre de grandes



Figure 3.1.1.15 : Photographie de la tête d'un leptocéphale de *Anguilla marmorata* (à gauche) et d'un leptocéphale du genre *Anguilla* (Miller, 2009).



tailles qui leur confèrent des durées de vie larvaire plus longues que la plupart des larves de poissons (Smith, 1989 ; Miller, 2009). Elles vivent dans la couche superficielle des océans (Feunteun, 2015). Les leptocéphales ont des yeux de grande taille par rapport à la taille de leur tête ce qui leur permettrait d'avoir une vision à basse luminosité (Taylor et al., 2011). Ils ont des dents minces et souvent en avant (Miller, 2009). Ces caractéristiques sont cohérentes avec une alimentation basée sur la vue et composée de particules de neige marine, c'est-à-dire de détritiques marins tombant des couches supérieures d'eau vers les fonds. Les leptocéphales sont ainsi répartis verticalement dans les 100 m la nuit et dans les 250 m pendant la journée (Castonguay and McCleave, 1987 ; Miller, 2015), aux mêmes profondeurs où les particules de neige marine sont les plus abondantes (Alldredge and Silver, 1988 ; Hebel and Karl, 2001). Le fait qu'ils se nourrissent de neige marine est conforté par des études de contenus stomacaux (Otake et al., 1993 ; Mochioka and Iwamizu, 1996 ; Miller et al., 2011), des études ADN (Alldredge and Silver, 1988 ; Holloway and Cowen, 1997 ; Shanks and Walters, 1997 ; Kiørboe, 2000) et des études sur les isotopes stables (Miller et al., 2013 ; Feunteun et al., 2015 ; Liénart et al., 2016). Cependant, ils peuvent également se nourrir d'organismes planctoniques, comme cela a été observé en laboratoire (Tanaka et al., 1995).

Durant cette phase marine, les leptocéphales sont capables de réaliser des mouvements verticaux de plusieurs centaines de mètres (Tesch, 1982). Néanmoins, ils se laissent transporter de manière passive par les courants océaniques. Le succès de cette migration larvaire océanique conditionne le recrutement, la distribution sur les continents et les îles des espèces (Mochioka, 2003). Il semblerait que les leptocéphales ne se laissent pas uniquement entraîner par le courant de façon passive, il serait possible qu'ils nagent vers leur zone de recrutement (Tesch, 2003 ; Righton et al., 2012 ; Miller et al., 2015). Des études de modélisation montrent que la nage directionnelle peut être importante pour un recrutement réussi (Rypina et al., 2014 ; Chang et al., 2015), et les larves de poissons des récifs coralliens qui étaient historiquement considérées comme dérivant passivement vers leurs zones de recrutement sont maintenant connues pour utiliser la nage orientée (Leis, 2002, 2006).

Durée de la migration larvaire

L'histoire évolutive des anguilles peut être reflétée par le fait que la taille des leptocéphales des anguilles tropicales est plus petite et leurs distances de migration sont plus courtes que celles des anguilles tempérées, elles ont également une croissance larvaire plus rapide (Kuroki



et al., 2014). La migration et la durée de vie larvaire est variable selon les espèces (Tabeta and Mochioka, 2003). La durée de vie larvaire d'un poisson dépend du génotype, de l'environnement pendant cette phase et de la capacité à retarder la métamorphose (McCormick, 1999).

Chez l'anguille européenne (*A. anguilla*), la migration larvaire peut atteindre plusieurs milliers de kilomètres. La durée de cette migration a été estimée par plusieurs scientifiques par différentes méthodes entre dix mois (Bonhommeau et al., 2009) et trois ans (Kettle and Haines, 2006). Chez les anguilles tropicales, cette phase larvaire est plus courte (Kuroki et al., 2007) et se déroule sur des distances très variables. Par exemple la distance de migration des leptocéphales de l'anguille marbrée (*A. marmorata*) dans le Pacifique nord est d'environ 3 000 km, proche de celle de l'anguille japonaise (*A. japonica*) (Tsukamoto, 1992). Tandis que chez l'anguille des Célèbes (*A. celebesensis*), la distance de migration larvaire est de 100 km (Aoyama, 2003). Comme dit précédemment, la grande aire de répartition de l'anguille marbrée et l'existence de plusieurs populations lui confèrent des caractéristiques écologiques et biologiques variables selon les populations (Arai et Chino, 2018). En effet, plusieurs durées de vie larvaires ont été identifiées selon la localisation essentiellement à partir d'étude des otolithes (formations calcaires extracellulaires de l'oreille interne). Aux Philippines, la durée de vie larvaire est de 120 ± 13 jours (Arai et al., 1999a), en Indonésie elle est de $120 \pm 15,6$ jours (Arai et al., 1999a), à Taïwan elle est de $114 \pm 13,8$ jours (Arai et al., 2002) et au Japon elle est de $123 \pm 13,9$ jours (Arai et al., 2002). Dans le SOOI, la durée de vie larvaire est de $111 \pm 15,8$ jours à La Réunion, de 138 ± 24 jours à Maurice et $120 \pm 13,1$ jours à Mayotte, illustrant la plasticité de l'espèce (Réveillac et al., 2008). Concernant l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*), en Indonésie la durée de vie larvaire est de $139 \pm 15,9$ jours (Arai et al., 1999a) et à La Réunion elle est de $46,2 \pm 5,8$ jours (Robinet et al., 2003a). Chez l'anguille de Mozambique (*A. mossambica*) la durée de vie larvaire est de $102,1 \pm 17,2$ jours à La Réunion (Robinet et al., 2003a), alors qu'à Madagascar la durée larvaire augmente progressivement du nord vers le sud (cinq sites d'échantillonnage au total) avec $82,5 \pm 8,2$ jours à Andevoranto (site d'échantillonnage plus au nord) et $96,6 \pm 14$, jours à Vangaindrano (site d'échantillonnage plus au sud) (Réveillac et al., 2009). Ces derniers auteurs ont mis en évidence une corrélation positive de la taille des civelles et la durée de vie larvaire avec la distance de l'aire de reproduction.



Les durées de vie larvaire des anguilles étudiées à La Réunion sont de : $111 \pm 15,8$ jours pour l'anguille marbrée (*A. marmorata*), $46,2 \pm 5,8$ jours pour l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) et $102,1 \pm 17,2$ jours pour l'anguille de Mozambique (*A. mossambica*) (Robinet et al., 2003a ; Réveillac et al., 2008).

d) La métamorphose en civelle



Figure 3.1.1.16 : Photographie de civelles (Pickering and Sasal, 2017).

La fin de la phase larvaire se caractérise par la métamorphose du leptocéphale en civelle à l'approche de la zone continentale (Figure 3.1.1.16). C'est une transformation drastique définie par un changement important de la forme et la structure du corps qui est nécessaire en raison de leur changement d'habitat et de régime alimentaire. La civelle ou anguille de verre est une anguille de petite taille au corps transparent. La pigmentation apparaît progressivement une fois que les civelles arrivent en eau douce. Une fois métamorphosées en jeunes anguilles, elles se déplacent dans les estuaires ou en eau douce

(Figure 3.1.1.13), où la forme corporelle fragile et la stratégie d'alimentation du leptocéphale ne seraient pas appropriées (Arai et al., 2016). Plusieurs changements morphologiques externes se produisent au début de la métamorphose, par exemple l'épaississement de la tête, une hypertrophie de l'organe olfactifs et une perte de dents. Puis les changements majeurs se produisent avec les modifications de l'intestin et des nageoires dorsale et anale. Du fait des modifications de l'intestin, les larves ne se nourrissent pas pendant la métamorphose jusqu'au milieu de la phase civelle, l'énergie nécessaire est puisée dans leur stock de lipides et autres molécules (Otake, 2003 ; Tesh, 2003 ; Miller, 2009). Comme les autres téléostéens marins, l'osmorégulation est principalement effectuée par les cellules spécialisées dans les branchies, et dans une moindre mesure dans le système digestif et les reins. Les civelles sont capables de faire face à de grandes variations de salinité lorsqu'elles arrivent dans les estuaires, mais cette capacité diminue avec le temps de résidence en eau douce en réponse à une activité réduite de ces cellules (Wilson et al., 2004, 2007). L'alimentation active commence dans les zones estuariennes, permettant d'avoir les conditions physiques nécessaires pour la migration en amont (Bureau du Colombier et al.,



2008). Bien que les facteurs déclenchant la métamorphose soient difficiles à déterminer, il semblerait qu'elle se déclenche par une horloge biologique régie par des facteurs internes (taux de croissance et hormones) et environnementaux (salinité et température) (Otake, 2003 ; Miller et al., 2006). Néanmoins, des études des otolithes ont révélé des informations sur l'âge possible de la métamorphose et la durée de la métamorphose (Miller et al., 2009). La durée de la métamorphose est plus courte chez les espèces tropicales que chez les espèces tempérées (Marui et al., 2001 ; Otake, 2003 ; Aoyama, 2003). Il semblerait que dans le Pacifique le temps de métamorphose de l'anguille marbrée (*A. marmorata*) soit plus court, avec $17 \pm 4,3$ jours aux Philippines et $17 \pm 3,3$ jours en Indonésie dans l'île des Célèbes (Arai et al., 1999a), que dans le SOOI avec $23,3 \pm 4,5$ jours à La Réunion (Robinet et al., 2003a). On observe également que pour l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) la durée de métamorphose est plus longue dans le SOOI avec $33,6 \pm 7,5$ jours à La Réunion (Robinet et al., 2003a) que dans est de l'OI avec $18 \pm 4,2$ jours et $26,4 \pm 5,7$ jours en Indonésie sur la côte ouest de l'île de Java (Arai et al., 1999a ; Setiawan et al., 2001). L'anguille du Mozambique (*A. mossambica*) aurait un temps de métamorphose de $21,5 \pm 4,5$ jours à La Réunion (Robinet et al., 2003a).

Les temps de métamorphose des leptocéphales en civelle des anguilles étudiées à La Réunion sont de : $23,3 \pm 4,5$ jours pour l'anguille marbrée (*A. marmorata*), $33,6 \pm 7,5$ jours pour l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) et $21,5 \pm 4,5$ jours pour l'anguille du Mozambique (*A. mossambica*) (Robinet et al., 2003a).

e) La colonisation des civelles

Saison de colonisation des civelles

De nombreuses études ont montré que la colonisation des civelles était influencée par la température, la salinité, la turbidité, le débit fluvial, le cycle et les courants de marée, et les phases lunaires, la civelle présentant un certain degré de phototactisme négatif (évitement de la lumière) (Tabeta and Mochioka, 2003). Les civelles entrent dans l'estuaire principalement la nuit (Gandolfi et al., 1984 ; Dou and Tsukamoto, 2003 ; Trancart et al., 2012), généralement pendant les premières heures d'obscurité (Bardonnnet et al., 2005). Leur transparence et leur évitement des zones peu profondes permettraient de réduire leur mortalité par prédation (Tesch, 1980). De plus, la présence de poissons prédateurs peut influencer sur la survie et la colonisation des civelles, en effet, une étude des facteurs influençant la colonisation des civelles dans un système lagunaire français (Bevacqua et al., 2011) a révélé



que celle-ci était corrélée négativement avec l'abondance du poisson chat européen (*Silurus glanis*), c'est-à-dire qu'en présence de ce prédateur la colonisation diminue.

Les anguilles tempérées ont une saison de colonisation des civelles définie, correspondant à l'hiver et au printemps, c'est le cas de l'anguille américaine (*A. rostrata*) (Sullivan et al., 2006), l'anguille européenne (*A. anguilla*) (Tesch, 2003 ; Arribas et al., 2012) et l'anguille japonaise (*A. japonica*) (Kawakami et al., 1999a). Néanmoins pour l'anguille européenne, l'arrivée des civelles est observée toute l'année avec une intensité variable (Arribas et al., 2012 ; Rigaud et al., 2008). Pour les deux autres espèces, deux pics sont observés, le premier au début de l'hiver et le second à la fin du printemps (Tabeta and Mochiaka, 2003). Concernant les anguilles tropicales la colonisation des civelles est moins connue, mais grâce aux études d'otolithes les chercheurs sont capables d'avoir des précisions sur les modalités de cette colonisation à savoir l'âge de la métamorphose, le temps de métamorphose, l'âge et la taille des civelles à leur arrivée en eau douce (Otake, 2003). Il semblerait que les civelles des anguilles tropicales arrivent aux embouchures toute l'année (Jellyman, 2003 ; Arai et al., 2001 ; Robinet et al., 2003a). À La Réunion, Robinet et al. (2003a) ont montré que la colonisation des civelles de l'anguille du Mozambique (*A. mossambica*) avait lieu de novembre à mars tandis que celle de l'anguille marbrée (*A. marmorata*) et l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) aurait lieu de novembre à avril. Une autre étude a été réalisée à La Réunion par Lagarde et al. de 2006 à 2011, a montré que l'arrivée des civelles de l'anguille marbrée s'étendrait d'octobre à juillet avec un pic de janvier à mai (Lagarde and Grondin, 2012) en accord avec les observations de Robinet et al. (2003a), et que pour les anguilles du Mozambique elle s'étendrait d'octobre à avril avec un pic de décembre à avril. Durant l'étude de Lagarde and Grondin (2012), très peu de civelles de l'anguille bicolor ont été capturées, néanmoins elles ont essentiellement été capturées en janvier et février. Par ailleurs, à La Réunion la colonisation des civelles présente un décalage par rapport à la majorité des espèces amphidromes qui recrutent majoritairement de septembre à décembre (Lagarde and Grondin, 2012). Plus récemment, Borie et al. ont montré sur la rivière su Mât que les civelles (*Anguilla sp.*) arrivaient aux nouvelles lunes de de janvier à juin avec un pic de de janvier à février. Cependant, les pêcheurs de bichiques captureraient des civelles pendant la période de pêche traditionnelle. La période de colonisation des civelles relative des trois espèces varie d'une région à l'autre. Sur la côte est de l'Afrique, les civelles de l'anguille bicolor et de l'anguille du Mozambique atteignent



les rivières de janvier à février (Jubb, 1964). À Madagascar, l'arrivée des civelles des trois espèces a lieu de janvier à février (Ege, 1939). Dans le Pacifique, les civelles de l'anguille marbrée colonisent les eaux douces tout au long de l'année (Marquet and Lamarque, 1986 ; Marquet, 1987 ; Arai et al., 1999b), avec différents pics saisonniers se produisant localement en réponse aux conditions hydroclimatiques régionales. En Indonésie et aux Philippines, l'arrivée des civelles de l'anguille marbrée est plus importante de février à mars (Tabeta et al., 1976 ; Budimawan, 1997 ; Arai et al., 2002), tandis qu'en Polynésie française, deux pics annuels se produisent, le premier de janvier à février et le second de mars à avril (Marquet, 1992). Dans l'île des Célèbes, la colonisation des civelles culmine en janvier et de mai à juin, de préférence à la nouvelle lune (Sugeha et al., 2001).

À La Réunion, la colonisation des civelles s'effectue durant la saison des pluies, d'octobre à juillet pour l'anguille marbrée (*A. marmorata*), de novembre à avril pour l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) et d'octobre à avril pour l'anguille du Mozambique (*A. mossambica*) (Robinet et al., 2003a ; Lagarde et al., 2012 ; Borie et al., 2021).

Taille des civelles lors de la colonisation

Une comparaison des caractéristiques du cycle biologique des larves tropicales et tempérées a montré que les espèces tropicales croissent plus vite que les espèces tempérées et se métamorphosent plus tôt à une taille relativement fixe, tandis que les espèces tempérées se développent plus lentement, ont une forme corporelle mieux spécialisée pour la migration à longue distance, et montrent une flexibilité dans leurs tailles lors de la métamorphose et de la colonisation (Kuroki et al., 2014). Il existe une certaine variabilité interspécifique de la taille des anguilles au moment de l'arrivée des civelles. Tout d'abord, les civelles d'anguilles tropicales ont une taille plus petite que les anguilles tempérées (Tesch, 1977 ; Tsukamoto, 1990 ; Chisnall et al., 2002). À La Réunion, les tailles à la colonisation des civelles sont $51,2 \pm 2,7$ mm pour l'anguille du Mozambique, $53,3 \pm 2,5$ mm pour l'anguille marbrée et $54,0 \pm 2,1$ mm pour l'anguille bicolor (Robinet et al., 2003a). La taille des civelles de l'anguille marbrée à Maurice, Mayotte et La Réunion (Réveillac et al., 2008) seraient proches de celles précédemment enregistrées pour la même espèce recrutant en Indonésie (Arai et al., 1999a, 2001) et dans les eaux côtières taiwanaises et japonaises (Arai et al., 2002). De plus, comme observé dans les études précédentes, ces valeurs moyennes étaient inférieures à celles des espèces tempérées aux mêmes stades de pigmentation, comme l'anguille européenne (68



mm) (Lecomte-Finiger, 1992), l'anguille japonaise (57 mm) (Arai et al., 1997) et l'anguille américaine (*A. rostrata*) (58 mm) (Arai et al., 2000). De même, les tailles de l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) signalées sur la côte ouest de Java avec $49 \pm 2,4$ mm (Arai et al. 1999a), sont inférieures à celles trouvées pour cette espèce à La Réunion avec $54 \pm 2,1$ mm (Robinet et al., 2003a), peut-être en raison de la durée de l'étape de métamorphose chez les civelles indonésiennes ($18 \pm 4,2$ jours ; Arai et al., 1999a). Tandis que les tailles des civelles de l'anguille de Mozambique à Madagascar et à La Réunion sont similaires (Robinet et al., 2003a ; Réveillac et al., 2009).

Les tailles des civelles au moment de leur arrivée à La Réunion sont de : $53,3 \pm 2,5$ mm pour l'anguille marbrée (*A. marmorata*), $54,0 \pm 2,1$ mm pour l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) et $51,2 \pm 2,7$ mm pour l'anguille du Mozambique (*A. mossambica*) (Robinet et al., 2003a).

L'âge des civelles lors de la colonisation

L'âge des civelles à leur arrivée en eau douce a également été déterminé à La Réunion avec $123,6 \pm 17,0$ jours pour l'anguille du Mozambique, $120,2 \pm 24,7$ jours pour l'anguille marbrée, et $79,8 \pm 7,7$ jours pour l'anguille bicolor (Robinet et al., 2003a). À partir de l'âge de la colonisation des civelles et la durée de vie en eau douce les auteurs ont estimé que l'éclosion de l'anguille du Mozambique aurait lieu de juillet à octobre, pour l'anguille marbrée de septembre à décembre et pour l'anguille bicolor de septembre à janvier (Robinet et al., 2003a). Par ailleurs, les civelles de l'anguille marbrée coloniseraient les eaux douces à $155 \pm 14,8$ jours sur l'île des Célèbes (Arai et al., 2001, 2003), $174 \pm 19,2$ jours aux Philippines (Marui et al., 2001), $152 \pm 15,2$ jours sur l'île de Java (Arai et al., 1999a), $144 \pm 15,7$ à Taïwan et $154 \pm 17,3$ jours au Japon (Arai et al., 2002). Dans l'est de l'océan Indien, les civelles de l'anguille bicolor coloniseraient les eaux douces à $177 \pm 16,4$ jours (Arai et al., 1999a). À titre de comparaison pour les anguilles tempérées l'âge de la colonisation des civelles de l'anguille européenne serait de $249 \pm 22,6$ jours, pour l'anguille américaine (*A. rostrata*) il serait de $206 \pm 22,3$ jours (Arai et al., 2000) et pour l'anguille japonaise il serait de $182,1 \pm 12,4$ jours (Cheng and Tzeng, 1996). D'après ces données, il serait évident que les espèces tempérées ont une durée de vie larvaire plus longue que celle des espèces tropicales, ce qui s'expliquerait par la plus grande distance de migration entre les habitats d'eau douce et les zones de reproduction (Tsukamoto et al., 2002 ; Aoyama et al., 2003).



L'âge des civelles à leur arrivée en eau douce à La Réunion est de : $120,2 \pm 24,7$ jours pour l'anguille marbrée (*A. marmorata*), $79,8 \pm 7,7$ jours pour l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) et $123,6 \pm 17,0$ jours pour l'anguille du Mozambique (*A. mossambica*) (Robinet et al., 2003a).

f) L'anguille « jaune » et la colonisation de l'habitat de croissance

Variabilité de l'habitat de croissance



Figure 3.1.1.17 : Photographie montrant une anguille rampante sur un substrat humide.



Figure 3.1.1.18 : Photographie de d'anguilles juvéniles (civelles légèrement pigmentées) en montaison sur une paroi verticale.

Entre les deux stades de migration marine, il y a une phase de croissance, à ce stade l'anguille est appelée l'anguille « jaune » (Figure 3.1.1.13). Les individus ont acquis leur pigmentation, se nourrissent à nouveau et ont une vie de plus en plus benthique. Il faut savoir que les anguilles ont une capacité de franchissement importante, elles ont un mécanisme de survie important qui est leur capacité à obtenir une partie de leur besoin en oxygène par la peau (Arai et al., 2016). Par exemple, l'anguille européenne (*A. anguilla*) est capable d'obtenir les 2/3 de ses besoins en oxygène par la respiration cutanée (Berg and Steen, 1966). Leur morphologie particulière et leur capacité de respiration cutanée leur permettent de se déplacer par reptation (en rampant) à condition que le support reste humide (Figure 3.1.1.17), grâce à cela elle

peuvent contourner certains obstacles naturels et artificiels, et coloniser de nouveaux cours d'eau (Kreutzenberger et al., 2019). En outre, les petits individus (taille < 12 cm) peuvent franchir par « escalade » des parois verticales en utilisant la force de tension superficielle créée entre leur corps et la paroi humide (Figure 3.1.1.18) (Legault, 1986, 1987 ; Lagarde et al., 2016). Les anguilles vont alors coloniser une large gamme d'habitats. Par exemple, il y



aurait 4 catégories de comportement migratoire selon Feunteun et al. (2003). Dans un premier temps pour les jeunes anguilles pigmentées, il y a le comportement dit « pionnier » désignant une colonisation des zones amont quels que soient les caractéristiques de la population et environnementales. Les individus de cette catégorie cesseraient leur migration au niveau d'obstacles physiques (barrage, sécheresse, inondations, températures extrêmes) ou lorsque la tête de bassin est atteinte. Dans un second temps, toujours pour le même stade de développement, il y a le comportement dit « fondateur », les individus migreraient en amont jusqu'à trouver un habitat favorable ayant une faible densité d'anguilles. Les deux autres comportements concernent les anguilles plus âgées. Le comportement dit « sédentaire », les individus n'effectuent que des mouvements courts au sein de leur habitat. Ce comportement a été mis en évidence par des études de microchimie de l'otolithe, chez les anguilles tempérées : l'anguille européenne (Tabouret et al., 2010 ; Daverat et al., 2005 ; Limburg et al., 2003 ; Tsukamoto et al., 1998 ; Tzeng et al., 1997), l'anguille japonaise (*A. japonica*) (Arai et al., 2003 ; Kotake et al., 2003 ; Tzeng et al., 2002 ; Tsukamoto et Arai, 2001) et l'anguille américaine (*A. rostrata*) (Jessop et al., 2002 ; Morrisson et al., 2003 ; Cairns et al., 2004). L'originalité des otolithes est qu'ils sont de véritables intégrateurs de l'histoire individuelle des poissons renfermant plusieurs niveaux d'information temporelle (Panfili et al., 2002). Les études des concentrations de strontium (Sr) dans les otolithes permettent de déterminer la salinité des habitats utilisés par l'anguille au cours de sa vie. La concentration en Sr en eau salée est plus élevée qu'en eau douce, cette concentration dans l'eau sont directement liées à celles de l'otolithe d'où son intérêt pour l'étude de l'habitat des anguilles (Tabouret et al., 2010 ; Daverat et al., 2005 ; Tsukamoto and Arai, 2001). Le dernier comportement est dit « nomade », les individus effectuent des mouvements sur de longues distances avec un changement d'habitat avec des salinités différentes.

Chez les trois espèces d'anguilles de La Réunion, il existe une variabilité des habitats colonisés. En effet, l'anguille marbrée (*A. marmorata*) colonise des habitats à salinité très variable. Une récente analyse des otolithes sur des anguilles marbrées provenant d'Indonésie, du Japon et du Vietnam a montré que l'anguille marbrée peut résider en eau douce, en estuaire ou en eau salée. Elle serait en mesure de s'adapter à des conditions environnementales et de salinités différentes. À La Réunion, le projet PHACAR visant à déterminer les préférences d'habitats des espèces de poissons et crustacés des zones aval des cours d'eau a montré que les jeunes



anguilles marbrées affectionnent des milieux peu profonds et relativement lotiques et turbulents tandis que les grands individus se retrouvent dans des milieux à forte énergie dans toutes gammes de profondeur néanmoins proches de la berge. Il semblerait que les deux stades aient une préférence pour une granulométrie composée d'éléments de grande taille (cailloux, pierres, blocs) et aussi pour les substrats présentant peu d'anfractuosités (dalles, argiles) (Faivre et al., 2020). Ce qui est en accord avec le traitement des données du réseau piscicole sur la période 2000-2014 (Valade and Hoarau, 2018). Chino and Arai (2010) ont montré que l'anguille bicolor de l'île de Java en Indonésie utilise l'habitat de façon plus flexible que l'anguille marbrée. Tout comme l'anguille marbrée, elle est capable d'utiliser des habitats de salinités différentes, en revanche elle migrerait entre ces habitats durant sa période de croissance. Elle a donc une stratégie de migration flexible avec une plasticité comportementale et une capacité à utiliser toute gamme de salinité (Chino and Arai, 2010). En effet différents schémas comportementaux ont été trouvés en Indonésie : (1) les résidents dans des eaux marines (2) les résidents dans des eaux saumâtres (3) les migrants se déplaçant des eaux douces vers des eaux saumâtres (4) des migrants se déplaçant des eaux douces vers des eaux marines (5) des migrants se déplaçant des eaux saumâtres vers des eaux marines. En outre, deux individus ont montré des déplacements fréquents entre des eaux douces, saumâtres et marines (Chino and Arai, 2010). Tandis que Briones et al. (2007) ont trouvé deux schémas aux Philippines : (1) des résidents dans des eaux douces et (2) des résidents en eaux saumâtres. Les deux sites étudiés comportent trois espèces d'anguilles, ces différences d'utilisation de l'habitat seraient le résultat d'une compétition interspécifique ou une différence entre les gammes d'habitats (Arai and Chino, 2012). Néanmoins il semblerait que l'anguille bicolor affectionne particulièrement les eaux saumâtres. En effet, dans les îles du SOOI elle est retrouvée dans des habitats à faibles vitesses, proches de l'estuaire et jusqu'au cours moyen, souvent associés à un substrat fin (Keith et al., 2006a ; Valade et Hoarau, 2018). En outre, elle a été observée dans trois plans d'eau côtiers de La Réunion : le Petit-Etang (Lagarde et al., 2012), l'étang de Bois Rouge (Grondin and Richardson, 2011) et l'étang du Gol (OCEA, 2012). Comme pour l'anguille marbrée et l'anguille bicolor, des analyses des otolithes ont été effectuées sur l'anguille du Mozambique, à Madagascar et en Afrique du Sud (Lin et al., 2012 ; Lin et al., 2014). Celles-ci montrent qu'elle est plutôt résidente en eau douce, elle présente un changement d'habitat au début du stade anguille jaune, ce qui suggère qu'elle réside dans des eaux saumâtres au stade civelle et que lorsque les conditions



environnementales sont favorables se déplace vers l'amont (Jackson, 1976 ; Bruton et al., 1987 ; Lin et al., 2012 ; Lin et al., 2014). À Madagascar elle semble préférer les eaux fraîches des cours supérieurs à des altitudes maximales de 1 800 m (Tron, 2003). La même préférence d'habitat est observée à la Réunion, où elle affectionne les habitats turbulents ou lotiques tout comme l'anguille marbrée (Valade and Hoarau, 2018). En outre, elle a été observée dans l'Étang du Gol (OCEA, 2012, 2016).

Ces adaptations comportementales vis-à-vis de l'habitat résulteraient d'interactions entre le stade du cycle biologique, de la préférence d'habitat spécifique, de la compétition interspécifique et de changement des conditions environnementales (Feunteun et al, 2003 ; Arai et al., 2018 ; Hagihara et al., 2018). En effet, Robinet et al. (2003c) ont montré que l'organisation spatio-temporelle de l'anguille marbrée à La Réunion serait due aux conditions hydroclimatiques locales. Il semblerait que le taux de croissance des anguilles jaunes tropicales est plus élevé que celui des anguilles jaunes tempérées (Robinet et al., 2003b) leur permettant de migrer plus rapidement en amont (Feunteun et al., 2003). En outre, il y aurait une variation de ce taux de croissance selon le cline latitudinale, résultat de la différence de température de l'eau et la productivité de la rivière (Wakiya et al., 2019).

À La Réunion l'anguille marbrée (*A. marmorata*) et l'anguille du Mozambique (*A. mossambica*) colonisent essentiellement des habitats turbulents ou lotiques (Valade and Hoarau, 2018 ; Faivre et al., 2020). Tandis que l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*) colonise des habitats à faibles vitesses souvent associés à un substrat fin (Keith et al., 2006a ; Valade et Hoarau, 2018).

Distribution selon le sexe

Selon Wakiya et al. (2019), 95% des individus sont sexuellement différenciés au moment où les individus atteignent 49,4 cm chez *A. marmorata*. Hagihara et al. (2018b), ont montré une corrélation positive significative entre la distance de l'embouchure de la rivière et la proportion de femelles en Indonésie. La proportion de femelles est plus élevée dans les parties supérieures des rivières, comparé aux mâles se trouvant dans les estuaires, ce modèle de distribution selon le sexe est typique pour les anguilles tempérées (Helfman et al., 1987 ; Matsui, 1972 ; Oliveira and McCleave, 2000 ; Tesch, 2003 ; Yokouchi et al., 2012). Cependant, Wakiya et al. (2019) expliquerait cette répartition par la taille de la rivière, en effet leur étude au Japon a montré un sexe ratio déséquilibré en faveur des mâles sur des rivières inférieures à 20 km, tandis que l'étude de Hagihara et al. (2018b) a été réalisée sur une rivière d'environ



100 km. Cette distribution s'expliquerait par le fait que la détermination du sexe chez les anguilles dépend de facteurs environnementaux (Krueger and Oliveira, 1999 ; Davey and Jellyman, 2005). Une forte densité et une alimentation pauvre provoqueraient le développement de mâles alors qu'une faible densité et une alimentation riche favoriseraient le développement de femelles (Tzeng et al., 1995 ; Krueger and Oliveira, 1999 ; Davey and Jellyman, 2005).

Régime alimentaire de l'anguille jaune

L'anguille jaune est un prédateur opportuniste se nourrissant d'invertébrés et poissons à des tailles adaptées à son stade de croissance (Moriarty, 2003). Leur taux de croissance varie en fonction du type et de la quantité de nourriture disponible (Tabouret, 2012). L'anguille marbrée se nourrit la nuit de larves de chevrettes (*Macrobrachium*) et d'alevins de poissons lorsqu'elles sont jeunes, puis leur régime alimentaire se diversifie (crevettes, annélides, mollusques, insectes, poissons) (Keith et al., 2006a). Par exemple, des analyses de contenus stomacaux d'anguilles marbrées d'Indonésie ont montré trois types d'aliments, à savoir : les crabes, les crevettes et les vers de terre (Romanda et al., 2019). Tout comme l'anguille marbrée, l'anguille bicolore est un prédateur qui se nourrit la nuit dont les adultes se nourrissent de petits poissons, de crustacés et de mollusques (Keith et al., 2006a). Dans une rivière indonésienne, les contenus stomacaux ont montré que les anguilles bicolores se nourrissent de quatre types d'aliments, à savoir : les crabes, les crevettes, les petits poissons et les vers (Sidqi et al., 2018). Les jeunes anguilles du Mozambique se nourrissent essentiellement d'insectes (Wasserman et al., 2012). Ensuite au-delà de 20 cm, elles se nourrissent de proies mortes et/ou vivantes composées de crustacés et de poissons (Tron, 2003 ; United States Fish and Wildlife Service, 2017).



g) L'anguille argentée et la saison de reproduction

Métamorphose en anguille argentée

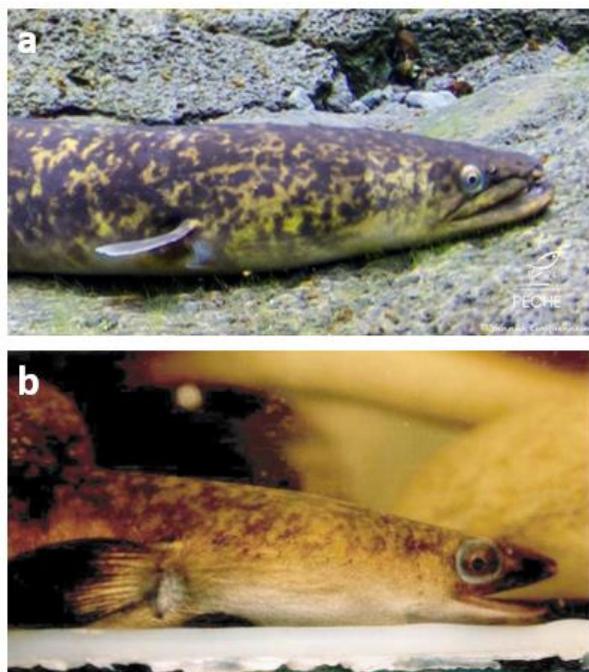


Figure 3.1.1.19 : Photographie de *Anguilla marmorata*. a : stade "anguille jaune" (FDAAPPMA 974) ; b : stade "anguille argentée" (Robinet and Feuteun, 2002).

Malgré une proximité relative de la zone de ponte et de la zone de croissance en eau douce, de nombreux changements morphologiques associés à la seconde métamorphose se produisent toujours chez les anguilles tropicales (Hagihara et al., 2010), ce qui suggère qu'il s'agit d'un trait universel chez les anguilles. En effet, les anguilles jaunes subissent une seconde métamorphose après plusieurs années (3 à 20 ans (Edeline, 2007)) de croissance (Tabouret, 2012), ce qui indique qu'elles ont atteint leur maturité

(Figure 3.1.1.13). Cette métamorphose dite d'argenture, induit des changements drastiques physiologiques et anatomiques permettant aux anguilles d'effectuer la migration transocéanique pour rejoindre leur zone de ponte (Fontaine, 1989). L'argenture peut être reconnu par des marques externes : modification de la couleur de la peau, apparition de la ligne latérale, augmentation de la taille des yeux et des nageoires pectorales (Figure 3.1.1.19) (Aoyama and Miller, 2003 ; Acou et al., 2005 ; Van Ginneken et al., 2007). Celle-ci s'accompagne d'un jeûne, en effet l'anguille cesse de se nourrir et des changements de leur physiologie au niveau des lipides apparaissent, permettant la maturation des gonades et le stockage de l'énergie nécessaire à la migration (Damsteegt et al., 2015). En effet, une réserve énergétique est réalisée en fin de croissance, celle-ci conditionnera le succès de la migration et de la reproduction. Cette réserve est constituée de 80% de triglycérides principalement stockées dans le muscle (Boëtius and Boëtius, 1985). Les anguilles tempérées ont tendance à migrer en aval pendant l'automne (Todd, 1981), en particulier lors des nuits sombres (nouvelle lune et mauvais temps), ces conditions environnementales agiraient comme des signaux immédiats (Arai et al., 2016). Il y aurait également des signaux internes définis par des cascades endocriniennes (Rousseau et al., 2009). Néanmoins, la clé ultime qui pourrait initier l'argenture serait l'état nutritionnel de



l'anguille pour les raisons expliquées précédemment (Arai et al., 2016). Au début de leur voyage océanique, les anguilles doivent impérativement nager vers leur zone de ponte, pour que cela soit possible, Hunt et al. (2013) ont suggéré qu'elles navigueraient grâce au champ géomagnétique.

Parmi les 16 espèces du genre *Anguilla*, 12 ont un stade argenté connu (Robinet and Feuteun, 2002). Les observations et études sur les anguilles argentées tropicales sont rares. Concernant l'anguille marbrée (*A. marmorata*), des mâles ont été décrits à Tahiti (Schmidt, 1927), une femelle en Afrique du Sud (Jubb, 1961), des femelles en Chine et en Indonésie (Williamson and Boëtius, 1993 ; Sugeha, 2003), huit individus non sexés à Mayotte (Valade et al., 2018), un individu non sexé (Valade et al., 2018) et un mâle à La Réunion (Robinet and Feuteun, 2002). Des anguilles bicolores (*A. bicolor bicolor*) argentées ont également été observées, un individu non sexé et une femelle en Afrique du Sud (Jubb, 1961), un individu non sexé en Inde (Dorairaj and Nandakumar, 1982), deux individus non sexés en Malaisie (Arai et al., 2011) et une femelle à La Réunion (Robinet and Feuteun, 2002). Plus récemment, 28 femelles en Thaïlande (Tongnunui et al., 2016) et plus d'une centaine de femelles matures ont été identifiées sur l'île de Java en Indonésie (Arai et al., 2016). Actuellement, il n'y a pas de données concernant l'anguille du Mozambique.

Saison de reproduction

La période de migration des anguilles argentées est l'une des étapes de la vie encore mal connue, notamment celle des anguilles tropicales (Arai and Kadir, 2017). Les anguilles tropicales se reproduiraient tout au long de l'année (Miller et al., 2002 ; Jellyman, 2003 ; Schabetsberger et al. 2013 ; Arai et al., 2016 ; Arai and Kadir 2017), avec un optimum de migration vers l'océan (dévalaison) des anguilles argentées pendant les mois les plus humides (Arai et al., 2001 ; Sugeha et al., 2006). C'est le cas à Madagascar où des anguilles argentées sont pêchées à l'exutoire lors de leur dévalaison au début de la saison chaude jusqu'à fin janvier (Kiener, 1963). Des analyses des otolithes ont montré que l'âge au recrutement des anguilles tropicales était constant tout au long de l'année (Arai et al., 2001). La migration vers l'océan toute l'année et une croissance constante tout au long de l'année prolonge le recrutement chez les anguilles tropicales (Kadir et al., 2017). Chez l'anguille bicolor (*A. bicolor bicolor*), Arai et al. (2016) et Arai and Kadir (2017) ont montré que la période de reproduction s'étend sur l'année avec des observations mensuelles d'individus matures (anguilles



argentées). De même chez l'anguille marbrée (*A. marmorata*), sur la base des recrutements toute l'année, l'espèce se reproduirait également tout au long de l'année (Miller et al., 2002). Sur l'île des Célèbes en Indonésie, Sugeha et al. (2006) ont observé une migration de dévalaison qui s'étale tout au long de l'année avec un pic entre janvier et mi-août ce qui correspond à la saison des pluies dans cette région. Cependant, la période de recrutement diffère selon les espèces et / ou la région. À La Réunion la période de colonisation des civelles s'étendrait sur neuf mois dans l'année (Lagarde et al., 2012). La migration de dévalaison pourrait être induite par de nombreux prédicteurs environnementaux, comme les variables hydrologiques (débit, vitesse d'écoulement et température de l'eau), les variables climatiques (pression atmosphérique, précipitations et température de l'air) et du cycle lunaire (Vøllestad et al., 1986 ; Poole et al., 1990 ; Haro et al., 2003 ; Tesch, 2003 ; Reckordt et al., 2014). Cependant, en Malaisie et en Indonésie seules les précipitations fluctuent entre la saison sèche et la saison humide, mais des migrations de dévalaison de l'anguille bicolore sont observées toute l'année (White et al., 1989 ; Arai et al., 2016 ; Arai and Kadir, 2017). En outre, les températures de l'air et de l'eau ne varient pas énormément tout au long de l'année (White et al., 1989 ; Arai and Kadir, 2017). En Indonésie, sur l'île des Célèbes, les migrations des anguilles tropicales argentées seraient fortement liées au niveau d'eau mais peu avec les phases lunaires (Sugeha et al., 2006). La reproduction toute au long de l'année des anguilles tropicales peut faciliter l'accouplement entre des anguilles adultes de différentes classes d'âge (cohortes) ou de différents territoires (distance de migration variable). Une telle flexibilité dans le cycle de vie des anguilles tropicales pourrait aider à maintenir leurs populations par rapport à celles des anguilles tempérées (Arai and Kadir, 2017). Cependant, peu d'études ont confirmé le moment et la saisonnalité de la migration vers la mer pour la reproduction chez les espèces d'anguilles tropicales.

Pour mieux connaître les comportements migratoires des anguilles argentées tempérées et pour avoir une localisation plus précise de leur zone de reproduction, des chercheurs utilisent des balises. En effet, la télémétrie est une méthode permettant de suivre les poissons à distance (Béguer-Pon et al., 2018). Les progrès de la technologie ont conduit au développement de balises plus sophistiquées et permettant de mesurer de nombreux paramètres comme les variations de la profondeur (dimension verticale du mouvement), la



vitesse de nage, les variations de température et l'identification d'évènements de prédation (Béguer-Pon et al., 2018).

À La Réunion, comme pour la plupart des anguilles tropicales, les espèces pourraient se reproduire toute l'année (Miller et al. 2002 ; Jellyman, 2003 ; Schabetsberger et al. 2013 ; Arai et al., 2016 ; Arai and Kadir 2017). Les observations d'anguilles reproductrices sont très rares, seulement quatre anguilles argentées ont été notifiées avec trois anguilles marbrées (*A. marmorata*) et une anguille bicolore (*A. bicolor bicolor*) (Robinet and Feuteun, 2002 ; OCEA and Hydrô Réunion, 2016).

3.1.2. Les Kuhliidae

3.1.2.1. Généralités

La famille des Kuhliidae ne comporte que le genre *Kuhlia* et se compose de 12 espèces (Randall and Randall, 2001). Elle est répartie dans toute la région tropicale Indo-Pacifique, de la côte Est de l'Afrique aux îles de l'océan Indien incluant Madagascar, Maurice, La Réunion et les Seychelles. La famille est également observée en Inde, Malaisie, Indonésie, Philippines, Taiwan et au Sud du Japon. Dans le Pacifique Sud, elle est rencontrée en Papouasie Nouvelle-Guinée, aux Samoa, en Nouvelle-Calédonie, aux Fidji et en Polynésie Française (Randall and Randall, 2001 ; Loiselle and Stiassny, 2007). Les espèces de ce genre présentent des variations du cycle biologique (Froese and Pauly, 2015). Les cycles biologiques peuvent être marins, partiellement catadromes ou entièrement catadromes (c'est-à-dire qu'elles migrent des rivières vers la mer pour se reproduire) (Feutry et al., 2013a).

À La Réunion, quatre espèces du genre *Kuhlia* sont observées dont deux qui seraient catadromes (Hogan and Nicholson, 1987 ; Oka and Tachihara, 2001, 2008 ; Feutry et al., 2011, 2012a ; 2013a) : *Kuhlia rupestris* (Lacépède, 1802) et *Kuhlia sauvagii* (Regan, 1913). Les études relatives à ces espèces concernent essentiellement *K. rupestris*. C'est un poisson apprécié par les pêcheurs récréatifs (Lewis and Hogan, 1987), mais il est également consommé pour la subsistance dans certaines parties de son aire de répartition (Gelineau et al., 2020).

En raison de la destruction de l'habitat et de la surpêche, les représentants des Kuhliidae sont devenus rares dans de nombreux cours d'eau, en particulier en Australie (Lewis and Hogan 1987). La connaissance de leur cycle biologique est essentielle à leur gestion et à leur conservation (Keith et al., 2002, 2006).



3.1.2.2. Les espèces de poisson plat présentes à La Réunion

a) La première espèce de poisson plat : *Kuhlia rupestris* (Lacepède, 1802)



Noms vernaculaires : jungle perch, rock flagtail (Anglais), kuhlie des rochers (Français), Doule de roche, poisson plat (Créole, Réunion)

Code TAXREF : 418773

Observations taxonomiques : appellation englobant également *K. sauvagii* (Regan, 1913) avant 2012

Description

K. rupestris a un corps haut et compressé avec une couleur bleu grisâtre sur le dos et argentée sur les flancs et le ventre. Elle a une grande

Figure 3.1.2.1 : Photographie de *Kuhlia rupestris*.

bouche fendue horizontalement. Sa nageoire caudale possède de grandes taches noires sur chacun de ses lobes (Figure 3.1.2.1) (Lewis and Hogan, 1987 ; Randall and Randall, 2001). Sa nageoire dorsale est formée de 10 rayons épineux et 11 rayons flexibles tandis que sa nageoire anale est formée de 10 rayons épineux et 10 rayons flexibles. Il y a entre 39 et 41 écailles le long de la ligne latérale (Randall and Randall, 2001). *K. rupestris* peut atteindre une taille maximale de 45 cm (Valade et al., 2019). La longévité de l'espèce peut atteindre 20 ans pour les femelles et 7 ans pour les mâles (Lewis and Hogan, 1987 ; Henderson, 2010).

Répartition géographique

K. rupestris est cosmopolite, elle est largement répandue dans la région Indo-Pacifique de la côte Est de l'Afrique jusqu'aux Samoa et du nord-est de l'Australie au sud du Japon le long de la côte pacifique de Shikoku et Honshu (Figure 3.1.2.2) (Randall and Randall 2001 ; Feutry et

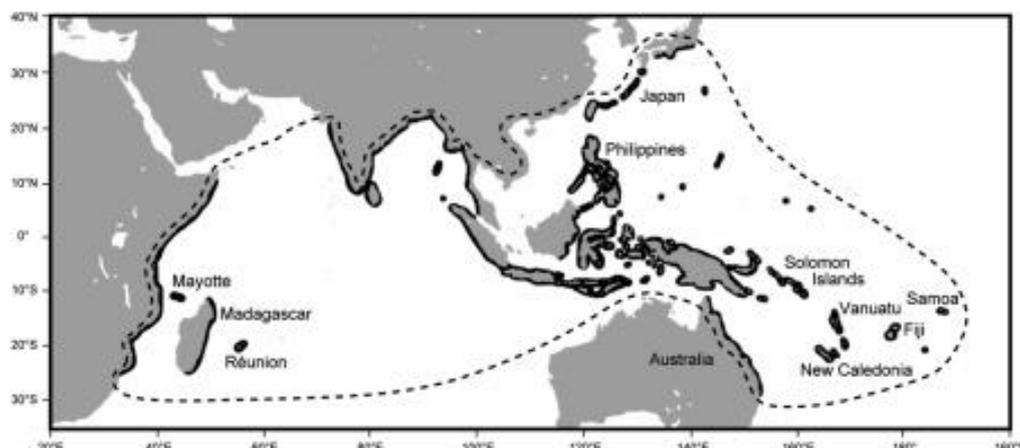


Figure 3.1.2.2 : Carte de la répartition globale de *Kuhlia rupestris* (modifiée d'après Feutry, 2012). En pointillés, l'aire de répartition naturelle présumée de l'espèce et en traits pleins, les localités à forte probabilité d'occurrence ou d'occurrence connue (Gelineau et al., 2020).



al., 2012d ; Nakabo, 2013). Dans le SOOI, l'espèce est présente aux Comores, sur les côtes de Madagascar, de La Réunion et de Maurice (Keith et al., 2006a).

À La Réunion, les observations de *Kuhlia spp.* se font essentiellement sur la partie aval des rivières des Pluies, Saint-Jean, Sainte-Suzanne, du Mât et Saint-Étienne. Cependant les stocks d'individus matures se situeraient sur les rivières des Pluies, des Roches, des Galets et des Remparts (Valade et al., 2019).



Figure 3.1.2.3 : Carte de la répartition de *Kuhlia spp.* à La Réunion (Valade et al., 2019).

Des analyses de structures génétiques ont dévoilé qu'il y aurait au moins trois populations de *K. rupestris*, une première dans l'océan Pacifique, une seconde dans l'océan Indien et une troisième restreinte à Mayotte. Néanmoins il serait peu probable que la population restreinte ne se trouve qu'à Mayotte car cette île est proche des autres îles des Comores (Feutry et al., 2012d). En outre, les analyses de l'ADN mitochondrial indiquent une barrière au flux génétique entre le nord et le sud du Pacifique ce qui induirait l'existence d'une quatrième population (Feutry et al., 2012d).

Statut de conservation

Le statut de conservation de *K. rupestris* à l'échelle internationale est « préoccupation mineure » car l'espèce a une large distribution et peut être abondante dans certaines localités (UICN, 2019). Cependant, certaines populations sont menacées voire éteintes (Mailautoka



and Hoese, 2012). Le Queensland est un bon exemple de l'épuisement localisé de l'espèce, ce qui a conduit à la mise en œuvre de programmes de restauration (Hutchinson et al., 2002, 2009 ; Pusey et al., 2004 ; Scanlon and Marsden, 2010). L'espèce est classée comme « vulnérable » selon la liste rouge française, mais cette évaluation a été effectuée à partir de données de La Réunion (UICN France, 2010). À La Réunion, l'évaluation régionale de Valade et al. (2019) lui attribue ce même classement du fait de la diminution des zones d'occupation à cause des obstacles à la migration de l'espèce et des fluctuations du nombre d'individus reproducteurs, indiquant un risque d'extinction locale élevé. Cette espèce est autorisée à la pêche avec 4 poissons par jour d'une taille minimale de 23 cm. Sur la Rivière Saint-Étienne par exemple, il est très difficile de pouvoir pêcher ce quota journalier car les grands individus se font rares en raison du braconnage et autres facteurs anthropiques (Gelineau and Anamparela, 2014).

b) La seconde espèce de poisson plat : *Kuhlia sauvagii* (Regan, 1913)



Figure 3.1.2.4 : Photographie de *Kuhlia sauvagii*.

Noms vernaculaires : doule de roche, poisson plat (Créole, Réunion)

Code TAXREF : 559719

Observations taxonomiques : taxon réhabilité en 2012, le distinguant de *K. rupestris* (Lacepède, 1802)

Description

K. sauvagii, anciennement synonyme de l'espèce *K. rupestris*, est très

similaire morphologiquement et écologiquement à cette dernière et seule une analyse minutieuse permet de distinguer les deux espèces (Feutry et al., 2012a). Pour une détermination claire des deux espèces il faut réaliser un comptage des écailles poreuses dans la ligne latérale, en effet *K. sauvagii* possède entre 42 et 44 écailles (Loiselle and Stiasny, 2007) contre 39 jusqu'à 41 pour *K. rupestris* (Randall and Randall, 2001). En outre les adultes peuvent également être distingués par la pigmentation et la coloration, notamment par l'absence de taches noires sur la nageoire caudale (Loiselle and Stiasny, 2007).



Répartition géographique

K. sauvagii a longtemps été considérée comme endémique de Madagascar, mais il s'avère qu'elle est aussi présente à Mayotte et à La Réunion (Figure 3.1.2.5), élargissant ainsi son aire de répartition au SOOI (Feutry et al., 2012a). Lors des campagnes d'échantillonnage entre 2000 et 2011 à La Réunion, les deux espèces ont été collectés mais tous les individus été enregistrés comme *K. rupestris* en raison de leur similarité morphologique (Gelineau et al., 2020). Aujourd'hui les deux espèces sont distinguées à La Réunion lors des échantillonnages. Les individus matures sont essentiellement observés sur la rivière des Galets, mais ils sont aussi observés sur les rivières des Pluies, des Roches et des Remparts (Valade et al., 2019).

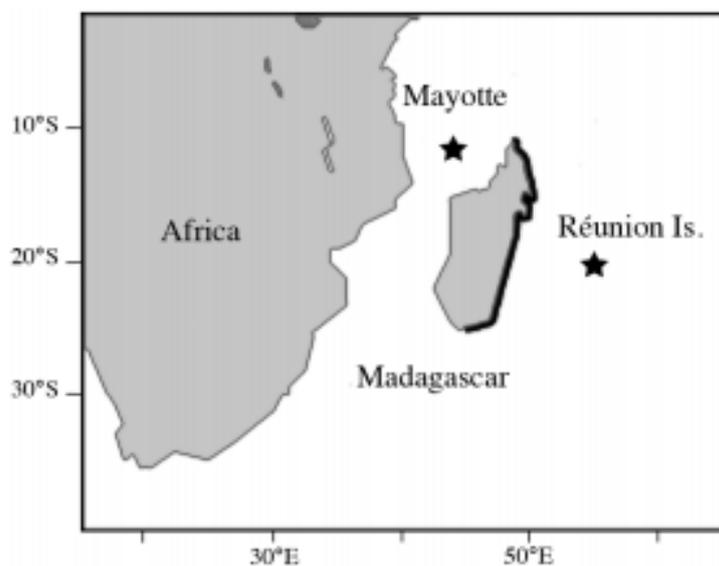


Figure 3.1.2.5 : Carte de la distribution globale de *Kuhlia sauvagii*. La ligne en gras illustre l'aire géographique d'origine de cette espèce et les étoiles illustrent les îles sur lesquelles l'espèce a été identifiée en 2012 (Feutry et al., 2012).

Statut de conservation

À l'échelle mondiale *K. sauvagii* est classée « vulnérable » en raison de son aire de répartition restreint et de la diminution de son habitat (UICN, 2016). À La Réunion, l'espèce n'a pas été évaluée en 2010 car elle n'a été identifiée que récemment (Feutry et al., 2012a). En revanche l'évaluation régionale de cette espèce par Valade et al. (2019) indique que l'espèce devrait être classé comme « vulnérable » du fait d'une fragmentation et d'une diminution de son aire de répartition mais aussi d'une importante fluctuation du nombre d'individus matures, indiquant un risque d'extinction locale élevé. L'espèce est également autorisée à la pêche avec la même réglementation appliquée à *K. rupestris*.



À La Réunion, les deux espèces de poisson plat sont classées « vulnérable », compte tenu d'une diminution de leur habitat et de fortes fluctuations de l'effectif des individus matures (Valade et al., 2019).

3.1.2.3. Cycle biologique et écologie des espèces de poisson plat présents à La Réunion

Les espèces de poissons diadromes de la famille des Kuhliidae sont capables de coloniser les systèmes d'eau douce des îles indo-pacifiques, mais leur cycle de vie et les mécanismes impliqués dans la colonisation de ces écosystèmes sont mal documentés. Les connaissances sur *K. sauvagii* sont limitées par rapport à celles sur *K. rupestris*.

a) La zone de reproduction

Il existe un manque de connaissances sur la localisation des zones de reproduction de *K. rupestris*. Les chercheurs pensent que cette espèce se reproduit en mer ou en estuaire, même si cela n'a jamais été observé. Hogan et Nicholson (1987) ont montré que la motilité optimale des spermatozoïdes de l'espèce nécessitait une salinité comprise entre 25 ‰ et 32 ‰ chez des individus des îles Fidji. Henderson (2010) a indiqué que la motilité optimale des spermatozoïdes nécessitait une salinité de 36 ‰ pour des individus du Queensland. Cette variabilité pourrait être due à une différence de protocole expérimental ou une différence régionale. En captivité, pour que la reproduction ait lieu il faut que les individus soient maintenus en eau douce avant de recevoir des injections hormonales puis ils doivent être placés dans des bassins ayant une salinité de 30 ‰ (Hutchinson et al., 2009). Ainsi, Hogan et Nicholson (1987) ont établi l'hypothèse que les individus de *K. rupestris* rejoignent les récifs pour se reproduire tandis que la reproduction en estuaire serait peu probable en raison de la réduction de la salinité pendant la saison des pluies (Russel and Garrett, 1985). La présence de phase larvaire marine a été mise en évidence pour *K. marginata* (Oka and Tachihara, 2008) et *K. malo* (Feutry et al., 2011) basée sur la microchimie des otolithes. En utilisant cette méthode d'étude, il a été démontré que *K. rupestris* et *K. sauvagii* présentent également une phase larvaire marine ce qui confirmerait l'hypothèse d'un mode de reproduction catadrome (Hogan and Nicholson, 1987 ; Lewis and Hogan, 1987 ; Henderson, 2010 ; Feutry et al., 2012b). Néanmoins, cette étude n'a pas pu montrer un retour vers l'eau salée car aucun individu mature n'a été capturé (Feutry et al., 2012b).

Ce manque d'information pourrait être comblé par des études de télémétrie pouvant permettre une meilleure définition des efforts de pêche pour capturer des individus en train



de se reproduire et éventuellement des œufs et des larves (Gelineau et al., 2020). En effet, le développement embryonnaire et le temps d'incubation de *K. rupestris* n'ont jamais été étudiés à l'état sauvage, en captivité les œufs fécondés mesurent environ 600 µm, les larves éclosent au bout de 12 à 15 h (Hutchinson et al., 2008). La télémétrie pourrait également fournir des informations sur les mouvements de poissons en amont et en aval, un autre aspect incertain de la biologie de *K. rupestris* (Gelineau et al., 2020).

K. rupestris et *K. sauvagii* sont des espèces catadromes n'ayant jamais été observées lors de leur reproduction, leur zone de reproduction est encore inconnue.

b) La phase larvaire



Figure 3.1.2.6 : Photographie d'une larve de *Kuhlia rupestris* 7 jours après l'éclosion (Hutchinson et al., 2016).

K. rupestris a une vaste aire de répartition ce qui ne peut être que le résultat de sa diadromie. En effet, la phase larvaire marine des espèces diadromes leur permet d'avoir une grande capacité de dispersion et ainsi coloniser de nombreuses îles

tropicales (Keith et al., 2002). Il semblerait que les larves (Figure 3.1.2.6) se nourrissent de zooplancton, en captivité leur régime alimentaire se compose de copépodes (Hutchinson et al., 2016). La capacité de dispersion de ces espèces est directement liée à la durée de leur phase marine. La durée de cette phase chez *K. rupestris* a été évaluée à $44,3 \pm 6,7$ jours définie sur des individus de Nouvelle Calédonie avec (Feutry et al., 2012c), entre 35 à 45 jours en Australie avec (Hamer et al., 2015) et à $37,3 \pm 4,7$ jours à La Réunion (Feutry et al., 2012c). En outre, celle de *K. sauvagii* a également été évaluée à $32,3 \pm 3,6$ jours sur des individus provenant de Madagascar (Feutry et al., 2012a). La durée de la phase larvaire de *K. rupestris* est plus longue que celle de *K. sauvagii*, ainsi cette phase pourrait être le facteur contrôlant l'étendue de l'aire de répartition des espèces du genre *Kuhlia*. Chez les *Sicyopterus* tropicaux, la durée moyenne de la phase marine des espèces endémiques étudiées était 50 jours plus courte que celle des espèces répandues, alors que la différence est inférieure à 10 jours entre *K. sauvagii* et *K. rupestris*. Chez *K. rupestris*, la durée de la phase larvaire des individus de Nouvelle-Calédonie est plus longue que celle des individus de La Réunion, les auteurs suggèrent que cette différence pourrait être due à des conditions environnementales différentes ou être spécifique à la population (Feutry et al., 2012c).



Néanmoins, la durée de la phase larvaire de *K. rupestris* est courte comparée à celles des autres espèces diadromes indo-pacifiques. Sa dispersion dépendrait entièrement de sa phase marine, car après que les juvéniles colonisent les eaux douces ou saumâtres, ils y demeurent (Feutry et al., 2012b). En outre, la reproduction pourrait avoir lieu à proximité de l'habitat de croissance (Merrick and Schmida, 1984 ; Hogan and Nicholson, 1987).

La durée de la phase marine larvaire de *K. rupestris* étudiée à La Réunion est de $37,3 \pm 4,7$ jours et celle de *K. sauvagii* étudiée à Madagascar de $32,3 \pm 3,6$ jours (Feutry et al., 2012a, 2012c).

c) La colonisation des juvéniles

Les larves deviennent des juvéniles qui sont souvent retrouvés dans les estuaires vivant en sympatrie avec *K. sauvagii* (Loiselle and Stiasny, 2007). Lorsque les deux espèces sont observées ensemble, les juvéniles de *K. sauvagii* semblent être moins sociaux et plus proches du substrat que ceux de *K. rupestris* (Loiselle and Stiasny, 2007). Les juvéniles de *K. rupestris* se nourrissent principalement de larves d'insectes aquatiques et de petites crevettes d'eau douce, ils pourraient aussi capturer des insectes à la surface de l'eau (Loiselle and Stiasny, 2007). Les juvéniles se déplacent en banc, pouvant parfois être accompagnés de plus gros individus (Hutchinson, 2002 ; Boseto et al., 2007 ; Gelineau et al., 2020). Ils sont souvent plus mobiles et moins méfiants que les adultes (Gelineau et al., 2020).

L'espèce compenserait sa courte phase larvaire par une longue saison de reproduction, assurant sa survie par de faibles recrutements épisodiques s'étalant dans le temps plutôt qu'un seul fort recrutement (Gelineau et al., 2020). L'arrivée de *K. rupestris* en eau douce au Japon s'effectue principalement d'octobre à février et les juvéniles mesurent environ 20 mm (Gelineau et al. 2020). En Australie, les premiers individus observés en eau douce ont des tailles entre 19 et 25 mm (Hutchinson et al., 2008 ; Henderson, 2010). À La Réunion, l'arrivée aux embouchures des rivières des Roches et Saint-Étienne s'effectue de décembre à septembre avec un pic de de janvier à février (Lagarde et al., 2012). Le pic d'arrivée des juvéniles à La Réunion coïncide avec la nouvelle lune et les phases de pleine lune pendant la saison des pluies (Lagarde et al., 2012). Cependant, les deux espèces n'ont pas été distinguées lors de cette étude, ces résultats peuvent également concerner *K. sauvagii*. Lors de leur arrivée les juvéniles peuvent avoir des tailles variables ce qui reflète l'étendue de la saison de reproduction. En effet si les juvéniles colonisent les eaux douces pendant la saison des pluies,



les ressources alimentaires sont élevées ce qui pourrait améliorer la croissance des poissons, tandis qu'une arrivée pendant la saison sèche, les ressources alimentaires sont moins favorables et ne permettrait pas une croissance optimale (Gelineau and Saget, 2016). En captivité, les alevins nourris quotidiennement peuvent prendre 0,57 à 3,5 g et grandir de 30 à 70 mm en moins de trois mois (Hoarau, 2009 ; Gelineau and Saget, 2016).

A La Réunion, l'arrivée en eau douce des juvéniles des espèces du genre *Kuhlia* s'effectue de décembre à septembre avec un pic de de janvier à février (Lagarde et al., 2012).

d) La phase de croissance

Habitat de croissance

L'habitat de croissance de *K. rupestris* et *K. sauvagii* se trouve entre le cours inférieur et les cours moyen des rivières où les individus de plus de 13 cm se déplacent en banc (Loiselle and Stiassny, 2007 ; Keith et al., 1999). *K. rupestris* est considéré comme un bon nageur avec des capacités d'accélération qu'il ne peut maintenir que sur quelques mètres (Gelineau et al., 2020). La migration des deux espèces vers l'amont est souvent stoppée par le premier obstacle important, et dans les systèmes insulaires avec des rivières très escarpées un habitat convenable ne peut concerner que quelques centaines de mètres. Pour qu'elles puissent atteindre les parties plus élevées des rivières il faut des conditions hydrologiques exceptionnelles (Gelineau et al., 2020). En Australie, *K. rupestris* a été observé en train de franchir un obstacle partiellement immergé, les caractéristiques de nage de l'espèce sont comprises, mais la capacité de saut n'est pas bien connue, le saut pourrait être un comportement particulier en réponse à un stress (Gelineau et al., 2020). En captivité, *K. rupestris* possède de très fortes capacités de saut, nécessitant des dispositions particulières pour son confinement (Hutchison et al., 2016). En l'absence d'obstacles, *K. rupestris* est retrouvé loin à l'intérieur des terres. C'est le cas à Madagascar où elle est présente jusqu'à 900 m d'altitude et jusqu'à 250 km de l'embouchure (Loiselle and Stiassny, 2007). En Australie, des jeunes individus ont été observés à 50 km de l'embouchure à 50 m d'altitude (Pussey et al., 2004). Tandis qu'à La Réunion, on la retrouve de 0 à 450 m d'altitude (Antemi et al., 2011-2013).

K. rupestris est rencontrée dans des eaux claires avec des substrats rocheux (Lewis and Hogan, 1987 ; Hutchinson et al., 2008). Dans la région Pacifique, elle vit préférentiellement dans des eaux d'une profondeur supérieure à 60 cm (Keith et al., 2009). À La Réunion les préférences



d'habitat des deux espèces de *Kuhlia* présentes ont été étudiées, la préférence pour la profondeur de *K. rupestris* a été confirmée avec des profondeurs de 50 à 150 cm. En outre, les juvéniles sont rencontrés à des profondeurs moyennes alors que les adultes affectionnent des profondeurs élevées. Tandis qu'aucune tendance n'est remarquable pour *K. sauvagii* en raison de données moins robustes. La distance à la berge a également été prise en compte et montre que *K. sauvagii* est observée dans des zones de chenal, alors qu'aucune tendance n'est observée pour *K. rupestris* (Faivre et al., 2020). *K. rupestris* préfère une vitesse d'écoulement inférieure à 0,2 et 0,3 ms⁻¹, évitant généralement celles comprises entre 0,8 et 1 ms⁻¹ (Keith et al., 2009). Elle est rencontrée dans un large éventail de sédiments (Pusey et al., 2004 ; Keith et al., 2009) bien qu'elle ait tendance à préférer les substrats dominés par des matériaux durs comme les rochers et les dalles. Les adultes sont retrouvés dans des environnements fournissant des abris avec des rochers, avec du bois mort ou un système racinaire (Gelineau et al., 2020). En effet, à La Réunion les *K. rupestris* et les adultes *Kuhlia sp* affectionnent une granulométrie composée d'éléments très grossiers (Faivre et al., 2020). En outre, *K. rupestris* est observée dans des milieux oxygénés des valeurs moyennes d'oxygène dissous proche de 7 mg.l⁻¹ dans le Pacifique (Pusey et al., 2004) et 8 mg.l⁻¹ à La Réunion (Gelineau and Saget, 2016). Néanmoins, l'espèce semble tolérer de faibles concentrations d'oxygène dissous de façon temporaire (Hogan and Graham, 1984). En outre, elle pourrait être adaptée à une large gamme de température (13°C et > 25°C) et d'acidité (pH : 4,5 et 9) (Pusey et al., 2004 ; Gelineau et al., 2020).

Une distribution selon le sexe a été observée en Australie, les femelles sont observées plus en amont, tandis que les mâles sont observés en aval (Keith et al., 2006a ; Lewis et Hogan, 1987 ; Henderson, 2010).

À La Réunion, *K. rupestris* et *K. sauvagii* sont observés entre le cours inférieur et moyen des rivières (Loiselle and Stiassny, 2007 ; Keith et al., 1999) dans des habitats où la profondeur est comprise entre 50 et 150 cm associés à une granulométrie composée d'éléments très grossiers (Faivre et al., 2020).

Régime alimentaire

Pusey et al. (2004) ont montré qu'en Australie, ses principales proies sont des invertébrés terrestres suivi des invertébrés aquatiques. Des fruits ont également été retrouvés et très peu de poissons ont été identifiés dans les estomacs analysés. Les jeunes individus se nourrissent



de trichoptères et d'éphéméroptères au stade larvaire et adulte, constituant l'essentiel de la nourriture. Étant donné la large distribution de l'espèce, il semblerait nécessaire de définir son régime alimentaire dans l'ensemble de son aire de répartition. En effet, selon les experts, cette espèce se nourrit de différentes espèces de poissons (alevins *Sicyopterus sp.*, jeunes *Anguilla spp.*) et de macrocrustacés (*Atyidae* et *Macrobrachium spp.*). Cette espèce est qualifiée d'espèce omnivore, opportuniste et prédatrice car est capable de capturer des proies flottantes et dérivantes comme des insectes tombés dans l'eau. À La Réunion, des fruits du Faux poivrier (*Schinus terebinthifolius*) ont déjà été retrouvés dans l'estomac de *Kuhlia sp.* Il est probable que *K. sauvagii* ait le même régime alimentaire que *K. rupestris* (Tabouret, 2012).

e) La maturité sexuelle et la saison de reproduction

Maturité sexuelle

Pour évaluer la maturité sexuelle des poissons, des biopsies sont réalisées car c'est une méthode non létale. Elle consiste à mesurer les concentrations hormonales dans l'ouverture urogénitale. Chez *K. rupestris* cette méthode n'a pas permis d'obtenir des résultats satisfaisants pour les femelles. Pour les mâles, l'obtention de sperme serait encore difficile (Gelineau et al., 2020). Les tailles des individus ayant bientôt atteint la maturité sexuelle seraient de 17 cm pour les mâles et 21 cm pour les femelles (Lewis and Hogan, 1987). Cependant, à partir de prélèvements sanguins et de biopsie des ovaires, Henderson (2010) a montré que les femelles matures mesureraient plus de 23,4 cm contre 17 à 18 cm pour les mâles matures. Au Japon, le plus petit mâle mature observé avait une taille de 12 cm, suggérant une variabilité régionale (Gelineau et al., 2020).

La maturité sexuelle serait atteinte pour *K. rupestris* entre 3 et 7 ans (Gelineau et al., 2015). À La Réunion, les individus deviendraient matures après 5 ans (Gelineau et al., 2015) et entre 4 à 6 ans au Queensland (Henderson, 2010).

La taille à la maturité sexuelle est un paramètre important dans la gestion des espèces aquatiques, en effet elle permet de définir les tailles légales pour la pêche. Il semblerait qu'il y aurait une variabilité régionale chez *K. rupestris*, par conséquent des études locales devraient être effectuées pour assurer la pérennité de la population (Gelineau et al. 2020).

Saison de reproduction

La reproduction de *K. rupestris* s'effectuerait sur un court laps de temps et se produirait pendant les phases de pleine lune et de nouvelle lune pendant la saison des pluies (Hogan and



Nicholson, 1987 ; Lewis and Hogan, 1987 ; Hutchinson et al., 2009 ; Henderson, 2010 ; Gelineau et al., 2020). L'augmentation de la vitesse d'écoulement et une phase lunaire favorable déclencheraient la migration de reproduction (dévalaison) vers l'Océan (Gelineau et al., 2020). En effet, au Queensland, le retour vers la zone de reproduction ne serait assuré que pendant et après la saison des pluies (janvier à mai), lorsque les niveaux d'eau sont suffisamment élevés et les obstacles sont immergés (Hogan and Nicholson, 1987). Durant cette étude, aucun individu n'a été capturé en estuaire ce qui selon les auteurs serait dû à une durée de dévalaison courte et au fait que l'échantillonnage n'a pas été réalisé pendant les crues. *K. rupestris* pourrait se reproduire plusieurs fois par saison, ce qui pourrait être lié à une adaptation aux fortes variations et à l'imprévisibilité des conditions environnementales des systèmes insulaires (Gelineau et al., 2020). Les femelles portent des ovocytes de différentes tailles (Hutchinson et al., 2009) et le recrutement s'étale sur plusieurs mois, suggérant que les femelles peuvent se reproduire plusieurs fois pendant la saison de reproduction qui pourrait durer plusieurs mois (Hutchinson et al., 2009 ; Lagarde et al., 2012 ; Gelineau et al., 2020). En Australie, à partir d'analyses de concentrations hormonales, des chercheurs ont suggéré que la saison de reproduction aurait lieu d'octobre à novembre et de mars à avril (Hutchinson et al., 2008 ; Henderson, 2010). À La Réunion, sur la base de période de recrutement et de durée de vie larvaire, la reproduction serait alors étendue d'octobre à août, avec un pic entre novembre et janvier (Lagarde et al., 2012).

K. rupestris pourrait se reproduire plusieurs fois pendant une saison de reproduction (Gelineau et al., 2020). À La Réunion, cette saison serait étendue d'octobre à août, avec un pic de novembre à janvier (Lagarde et al., 2012).

3.2. Les principaux poissons diadromes amphidromes présents à La Réunion

3.2.1. Les Gobiidae

3.2.1.1. Généralités

La famille des Gobiidae regroupe 258 genres et près de 1850 espèces dans le monde (Froese and Pauly, 2019). Cette famille présente de nombreuses espèces amphidromes, c'est-à-dire qu'elles croissent principalement en eau douce et s'y reproduisent, et la phase marine de leur cycle de vie ne concerne que leur stade larvaire (Delacroix, 1987). Parmi les gobies amphidromes, les espèces appartiennent principalement à la sous-famille Sicydiinae (Gill, 1860) comprenant neuf genres avec 131 espèces (Froese and Pauly, 2019) : *Akihito* (Watson



et al. 2007 ; Keith et al., 2007) ; *Cotylopus* (Guichenot, 1863) ; *Lentipes* (Günther, 1861) ; *Parasicydium* (Risch, 1980) ; *Sicydium* (Valenciennes, 1837) ; *Sicyopterus* (Gill, 1860) ; *Sicyopus* (Gill, 1863) ; *Smilosicyopus* (Watson, 1999) ; *Stiphodon* (Werber, 1895), à la sous-famille des Gobionellinae (Bleeker, 1874) avec les genres *Awaous* (Valenciennes, 1837), *Stenogobius* (Bleeker, 1874), *Schismatogobius* (Beaufort, 1912) et *Rhinogobius* (Gill, 1859), et à la sous-famille des Gobiinae avec *Glossogobius* (Gill, 1859). Ils représentent plus de 200 espèces et tous ces genres ont des distributions spécifiques (Keith et al., 2011).

Sicydium est retrouvé dans l'Ouest et l'Est de l'Amérique, mais également dans les Grandes et Petites Antilles de la mer des Caraïbes et sur les côtes de l'Afrique de l'Ouest (Watson, 2000 ; Pezold et al., 2006). *Sicyopterus*, *Stenogobius* et *Glossogobius* sont distribués dans la région Indo-Pacifique, de l'Ouest de l'océan Indien à l'Est de l'océan Pacifique (Watson et al., 2000 ; Keith et al., 2005a ; Berrebi et al., 2006). *Sicyopterus* et *Stenogobius* sont présents dans une zone Indo-Pacifique allant de l'Ouest de l'Océan Indien, Comores et Madagascar compris, jusqu'à l'Est de l'océan Pacifique en passant par la Polynésie française et Hawaï (Keith et al., 2005a). En revanche, *Glossogobius* est absent dans la partie Est du Pacifique. *Stiphodon*, *Sicyopus*, *Lentipes* et *Schismatogobius* sont retrouvés de l'Est de l'océan Indien à l'Est de l'océan Pacifique (Watson et al., 2001 ; Watson et al., 2002 ; Keith and Marquet, 2007), *Cotylopus* est présent uniquement dans l'Ouest de l'océan Indien (Keith et al., 2005b), *Parasicydium* en Afrique de l'Ouest (Pezold et al., 2006), et *Akihito* (Watson et al., 2007 ; Keith et al., 2007) semble restreint à l'Ouest de l'océan Pacifique. De tous les genres amphidromes, *Awaous* est le plus répandu géographiquement et est retrouvé en Amérique Centrale, au Nord de l'Amérique du Sud, dans les îles des Petites et Grandes Antilles de la mer des Caraïbes, en Afrique de l'Ouest et de l'Ouest de l'océan Indien à l'Est de l'océan Pacifique (Watson, 1992). Toutes les espèces de *Smilosicyopus* ont été décrites au cours des trente dernières années, mais leur statut et leur répartition réelle n'étaient pas encore clairs. D'après Keith and Taillebois (2014) ce genre serait distribué dans les régions du Pacifique Sud-Ouest et Nord-Ouest. Enfin, le genre *Rhinogobius* (Gill, 1859) est largement distribué dans certaines îles du Pacifique Ouest dont le Japon, Taiwan, Hainan, les Philippines, et aussi en Asie continentale en Russie, Corée, Chine, Vietnam, Laos, Cambodge et Thaïlande (Kawanabe and Mizuno, 1989 ; Chen and Kottelat, 2003).



Quatre-vingt-dix pour cent des gobies d'eau douce tropicaux sont répartis dans la zone Indo-Pacifique, et seulement 10% se trouvent dans les régions de l'Atlantique et des Caraïbes. Le taux plus élevé de biodiversité dans la zone Indo-Pacifique semble être dû principalement à la biogéographie. Cette zone contient des milliers d'espèces marines et d'eau douce qui en font la zone la plus diversifiée parmi les habitats marins. Une telle diversité n'est pas uniformément répartie mais montre un gradient de richesse en espèces qui s'étend du centre très diversifié de la région Indonésie-Philippines aux archipels environnants situés plus à l'est (Briggs, 1974). Les raisons de la distribution actuelle sont complexes et font l'objet de beaucoup d'études (Planes and Galzin, 1997). Dans le cas des gobies d'eau douce tropicaux, il est nécessaire de considérer plusieurs hypothèses pour expliquer l'existence de nombreuses espèces endémiques et la distribution large ou restreinte des espèces. Il est probable qu'un système complexe, comprenant les courants marins, la durée de phase larvaire, la paléo-histoire de la zone géographique (période d'émergence des îles, variation du niveau marin, ...), en plus des particularités des îles (altitude, substrat, âge, débit de la rivière, ...), soit à l'origine de la structure de richesse spécifique observée (Keith and Lord, 2011). Le groupe le plus diversifié dans les eaux douces parmi les Gobiidae est la sous famille des Sicydiinae. Les îles du SOOI présentent 14 espèces de Gobiidae parmi celles-ci cinq espèces sont présentes à La Réunion (Keith et al., 1999, 2006).

3.2.1.2. Les espèces de gobies présentes à La Réunion

A La Réunion, cinq espèces de Gobiidae amphidromes sont observées (Keith et al., 2006a) :

- Le cabot rayé (*Stenogobius polyzona* (Bleeker, 1867)) qui est réparti dans l'Ouest de l'océan Indien, à Madagascar, les Comores, La Réunion et Maurice (Keith et al., 2006a) ;
- La loche à tête plate (*Glossogobius giurus* (Hamilton, 1822)) qui est présente dans l'Indo-Pacifique où elle serait commune sur les côtes et estuaires, depuis l'Afrique australe, Madagascar et La Réunion, jusqu'à l'Inde et le Sud de la Chine (Keith et al., 2006a) ;
- Les cabots bouche ronde avec *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) qui est répartie dans l'Indo-Pacifique et *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863) qui est endémique des Mascareignes (La Réunion et Maurice) (Keith et al., 2006a).



- La loche des sables (*Awaous commersoni* (Schneider, 1801)) qui n'est présente que dans le sud-ouest de l'océan Indien où elle a déjà été observée sur les archipels des Comores et des Mascareignes (Valade and Hoarau, 2017).

Cette étude concerne ces trois dernières espèces. Tout d'abord les cabots bouche ronde car ce sont des espèces emblématiques de l'île car elles font l'objet d'une pêche traditionnelle de leurs alevins appelés « bichiques » localement et ils constituent près de 90% des abondances de poissons observées dans les rivières de La Réunion (Olivier et al., 2004). Ensuite, de nombreuses études ont été menées sur ces deux espèces à l'échelle locale. Aussi la loche des sables car celle-ci n'est présente que dans le sud-ouest de l'océan Indien et est très vulnérable. Sa préservation fait l'objet d'un Plan Directeur de Conservation à l'île de La Réunion et à l'île de Mayotte (Valade and Hoarau, 2017).

a) La première espèce de cabot bouche ronde : *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770)



Noms vernaculaires : red-tailed goby (Anglais), Sicyoptère à bec de lièvre, Cabot bouche-ronde (Français)
Code TAXREF : 418783

Description

S. lagocephalus a un corps allongé subcylindrique et la bouche arrondie avec trois encoches sur la lèvre supérieure. Les nageoires pelviennes sont soudées et forme une ventouse. Cette espèce présente un dimorphisme sexuel : le mâle arbore une couleur bleu vert sur les flancs et la nageoire caudale arrondie est rouge orange (Figure 3.2.1.1), la papille urogénitale est aplatie et de



Figure 3.2.1.1 : Photographie de *Sicyopterus lagocephalus*, au-dessus : un mâle, en dessous : une femelle.

forme triangulaire ; la femelle est plus terne avec

un corps brun et la partie inférieure de la nageoire anale présente une bandelette noire (Figure 3.2.1.1), la papille urogénitale est à peu près cylindrique avec une extrémité large. *S. lagocephalus* peut atteindre une taille maximale de 13 cm (Keith et al., 2006a). La durée de vie des deux espèces de cabots bouche ronde à La Réunion est inconnue, mais elle serait estimée à plusieurs années d'après les observations d'individus de *Sicyopterus japonicus* (Tanaka, 1909) âgés de 7 ans (Lida et al., 2013) et d'un individu de *Sicydium punctatum* (Perugia, 1896) maintenu en captivité pendant 16,5 ans (Bell, 2009).



Répartition géographique

Parmi les gobies amphidromes, *S. lagocephalus* est l'espèce la plus répandue, son aire de distribution s'étend sur 18 000 km, comprenant d'Ouest en Est le sud-ouest de l'océan Indien (archipels des Comores et des Mascareignes), le Sri Lanka et l'Indonésie, le nord-est de l'Australie et des îles de l'océan Pacifique (comprenant la Micro et Macronésie, la Nouvelle-Calédonie et la Polynésie française), ainsi que le du Japon vers le Nord (Watson et al., 2000 ; Keith et al., 2005) (Figure 3.2.1.2). *S. lagocephalus* est l'espèce du genre la plus récemment divergente (Keith et al., 2005), et elle a acquis des traits de vie spécifiques tels qu'une durée de vie larvaire marine étendue (Lord et al., 2010), lui permettant de coloniser l'ensemble de l'Indo-Pacifique. *S. lagocephalus* est fortement exploitée pour la consommation humaine, en effet la pêche traditionnelle des gobies amphidromes lors de leur arrivée en rivière est très largement répandue dans leur aire de répartition et a été décrite en Indonésie (Manacop, 1953), aux Philippines, à Hawaï, aux Antilles et Amérique centrale (Bell, 1999) ou encore à Taiwan (Shiao et al., 2014). À La Réunion, les Cabots bouche-ronde, alors appelés « bichiques », font l'objet d'une pêcherie traditionnelle lors de leur arrivée dans les rivières de l'île depuis plus de deux siècles (Vaillant, 1890 ; Aboussouan, 1969).

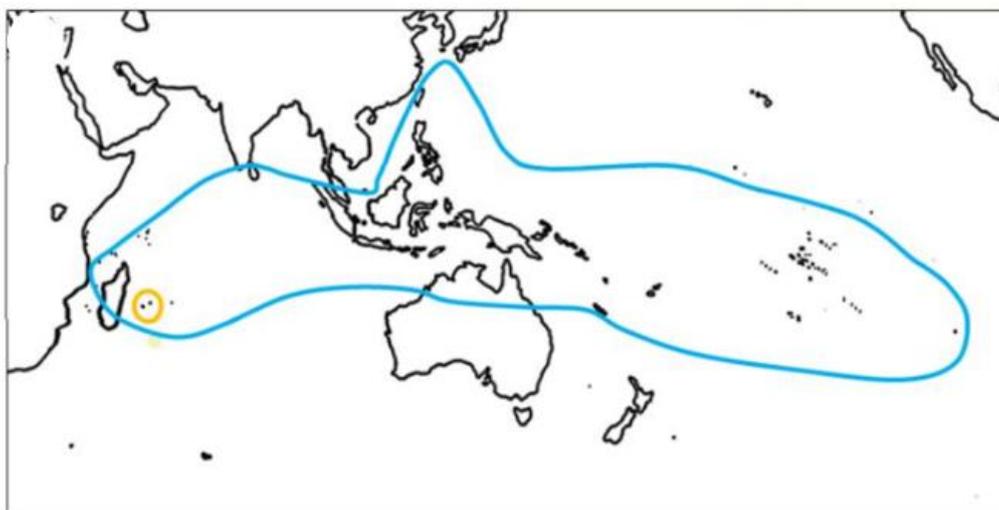


Figure 3.2.1.2 : Carte de la répartition globale de *Sicyopterus lagocephalus* (en bleu, d'après Lord et al., 2012) et *Cotylopus acutipinnis* (en orange, d'après Keith et al., 2005b) (Lagarde, 2018).

S. lagocephalus est l'une des espèces les plus abondantes de l'île, en effet on la retrouve sur l'ensemble des bassins versants de l'île de La Réunion, jusque sur le cours supérieur des rivières (Delacroix, 1987 ; Balon and Bruton 1994 ; Hoareau, 2005 ; Richarson et al., 2008) (Figure 3.2.1.3). En outre, dans le cadre du réseau piscicole (Office de l'eau) c'est l'espèce la plus fréquente avec une occurrence de 100% (BIOTOPE, 2019). Cependant, les stocks



d'individus matures se concentrent majoritairement sur la rivière du Mât, et dans une moindre mesure sur les rivières des Marsouins et Saint-Étienne (Valade et al., 2019).



Figure 3.2.1.3 : Carte de la répartition de *Sicyopterus lagocephalus* sur l'île de La Réunion (Valade et al., 2019).

D'après les études de Lord et al. (2012), il y aurait trois populations génétiques, une dans l'Ouest de l'océan Pacifique (Nouvelle-Calédonie ; Santo, Maewo et les îles Malekula au Vanuatu ; Okinawa ; Guam ; Fidji ; Samoa), une à Tahiti en Polynésie française, et la dernière dans le SOOI (les Comores et La Réunion). Les premiers travaux de génétique sur cette espèce à La Réunion ont mis en évidence une population homogène à l'échelle de l'île (Berrebi et al., 2005), puis à l'échelle des Mascareignes et entre les Mascareignes et les Comores (Hoareau et al., 2007a). Les diversités génétiques existantes dans le SOOI seraient dues à des échanges ponctuels entre les populations mais de façon sporadique (Lord et al., 2012), ou via des territoires non explorés où l'espèce pourrait être présente (Nord de Madagascar).

Statut de conservation

À l'échelle mondiale, *S. lagocephalus* est classée « préoccupation mineure » (UICN, 2019) du fait de sa large distribution car aucune menace majeure pour l'ensemble de la population n'a été identifiée. Bien qu'elle puisse être sensible à la surpêche dans certaines parties de son aire de répartition, cela n'est pas considéré comme une menace majeure pour le moment. En France, elle est classée « quasi-menacée » (UICN France, 2010) ce statut est basé sur les données du territoire de La Réunion uniquement. Ce même classement a été récemment proposé du fait d'une baisse historique (1980) de la taille de la population au niveau de la



rivière de Mât depuis les années 1980 et que l'espèce est ciblée lors de la pêche aux bichiques (Valade et al., 2019). En outre, une tendance à la diminution du stock global de l'espèce est observée (Valade, 2021). Bien que la pêche aux « bichiques » soit autorisée et réglementée en aval de la limite de salures des eaux (sous l'autorité de la Direction de la Mer, Sud Océan Indien), en amont de celle-ci la pêche des adultes de deux espèces de cabot bouche ronde est strictement interdite par la Fédération Départementale de Pêche et de Protection du Milieu Aquatiques de La Réunion. Néanmoins, une actualisation de la réglementation de pêche aux « bichiques » est en cours.

b) La seconde espèce de cabot bouche ronde : *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863)



Noms vernaculaires : Cabot bouche-ronde, Cabot de cascade (Français)
Code TAXREF : 418903

Description

C. acutipinnis a un corps allongé et presque cylindrique et la bouche arrondie sans encoches sur la lèvre supérieure. Les nageoires pelviennes sont soudées et forme une ventouse. L'extrémité des nageoires dorsales et anale est pointue. Le corps est brun noir avec un pattern bruns à jaunes (Figure 3.1.2.4). Pour distinguer les mâles des femelles il faut observer la papille urogénitale, elle est triangulaire chez les mâles et arrondie chez les femelles. *C. acutipinnis* peut atteindre une taille maximale de 15 cm (Keith et al., 2006a ; Valade et al., 2019).



Figure 3.2.1.4 : Photographie de *Cotylopus acutipinnis*, au-dessus : un mâle, en dessous : une femelle.

Répartition géographique

Le genre *Cotylopus* est strictement endémique du SOOI et il existe deux espèces de ce genre. *C. acutipinnis* est endémique des Mascareignes (La Réunion et Maurice) (Watson, 1995 ; Keith et al., 1999 ; Keith, 2002a) (Figure 3.2.1.2) et Keith et al. (2005b) ont décrit une seconde espèce découverte à Mayotte, *C. rubripinnis*. En 1995, Watson a suggéré, sur la base de l'examen d'un spécimen capturé à Maurice, que les espèces de cette île pourraient être différentes de celles de La Réunion, mais il mentionne : "ce spécimen peut être aberrant et plus de spécimens



seront nécessaires pour déterminer si une nouvelle espèce existe bel et bien ". En novembre 2002, une enquête a été menée par l'Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture (ARDA) et le Muséum National d'histoire Naturelle (MNHN) sur les rivières de Maurice. D'autres *Cotylopus* ont été capturés et leur examen a montré qu'il s'agissait de *C. acutipinnis* (Keith et al., 2005b).

L'espèce est moins abondante à La Réunion que *S. lagocephalus* (Richardson et al., 2008). Son endémisme et sa rareté tendent à expliquer le peu d'études portant sur l'espèce (Watson, 1995 ; Keith et al., 2005b ; Hoareau et al., 2007a ; Viglione, 2009). Le principal stock de *C. acutipinnis* se situe sur la rivière du Mât, et les rivières des Marsouins et Saint-Étienne présentent des stocks relativement importants. Depuis 2010, une diminution alarmante est observée (Valade, 2021). Cela est confirmé par la campagne de suivi piscicole 2018 (Office de l'eau) notant sur le long terme que la dynamique de la population tend vers une érosion à l'échelle de La Réunion (Biotope, 2019).

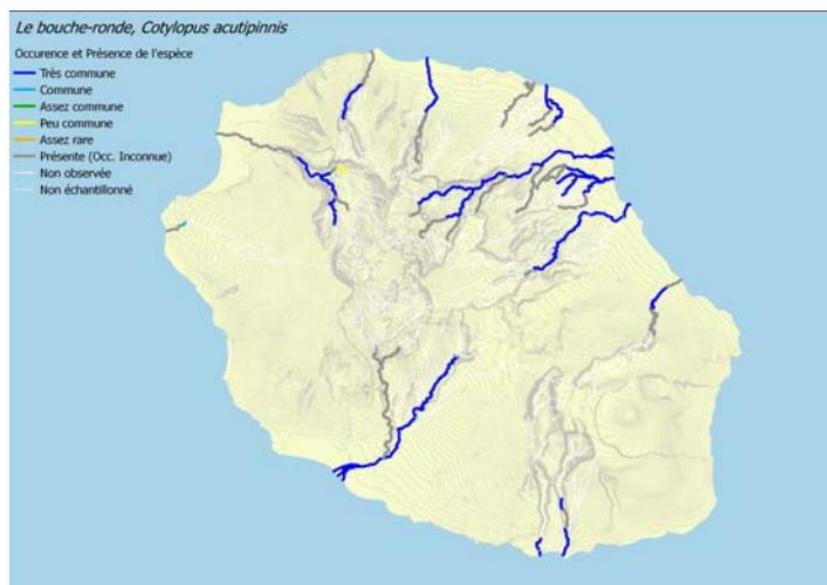


Figure 3.2.1.5 : Carte de la répartition de *Cotylopus acutipinnis* sur l'île de La Réunion (Valade et al., 2019).

Statut de conservation

À une échelle globale, *C. acutipinnis* a été classée comme « données insuffisantes » (UICN, 2010). Il semblerait que l'étendue de la distribution de cette espèce est incertaine car des spécimens dans le Musée d'histoire naturelle de Londres (BMNH) suggèrent qu'elle pourrait être présente au Sri Lanka. Des recherches supplémentaires sont donc nécessaires pour confirmer son aire de répartition (UICN, 2010). Si celle-ci est vraiment limitée à Maurice et à



La Réunion, alors cette espèce pourrait être considérée comme quasi menacée car elle atteint presque les seuils de « vulnérable » selon les critères de l’UICN (UICN, 2010). À l’échelle nationale, l’espèce est classée comme « quasi-menacée » (UICN France, 2010) ce statut est basé sur les données du territoire de La Réunion uniquement. Tandis que l’évaluation régionale la considère comme « en danger » d’extinction, cette différence provient des chutes importantes constatées dans la population de cette espèce avec une réduction de 63 % sur la période 2007/2016. En outre cette espèce est également exploitée lors des pêches de « bichiques » et ciblée par des actions de braconnage (Valade et al., 2019), la pêche des adultes est interdite à La Réunion.

c) La loche des sables : *Awaous commersoni* (Schneider, 1801)



Noms vernaculaires : Loche des sables (Français), Loche, Cabot (Créole réunionnais ou Mauricien et Comorien)
Code TAXREF : 418779

Description

A. commersoni a un corps fuselé et une bouche terminale large. Sa nageoire caudale est arrondie et plus courte que la tête. Ses nageoires pelviennes sont soudées et ne sont rattachées au corps que par leur extrémité antérieure. La coloration du corps et des nageoires est généralement grise à noire chez les grands spécimens (Figure 3.2.1.6). Le ventre est généralement plus clair. L’espèce est reconnaissable par sa tâche noire bordée de blanc dans la partie postérieure de la nageoire dorsale des jeunes spécimens et s’estompant avec l’âge



Figure 3.2.1.6 : Photographie de *Awaous commersoni*, au-dessus : un adulte, en dessous : un juvénile

(Figure 3.2.1.6) (Keith et al., 2006a ; Valade and Hoarau, 2017). Elle a longtemps été confondue, dans sa forme juvénile, avec *A. ocellaris* (Broussonnet, 1782), en raison de cette tâche, et avec *A. aenofuscus* (Peters, 1852), dans sa forme adulte, en raison de sa coloration. Les adultes atteignent des tailles comprises entre 10 à 25 cm (Keith et al., 2006a). Les mâles et femelles peuvent être distingués par la forme de la papille génitale qui est plus grosse et arrondie chez la femelle tandis qu’elle est cylindro-conique chez le mâle. Il n’y a pas de



dimorphisme sexuel en termes de coloration ou d'ornementation. Il n'a pas été rapporté non plus de changement de sexe au cours de la vie des individus. Récemment, un spécimen de 24 cm a été observé sur les cours d'eau de Mayotte (OCEA, 2014). À La Réunion, le plus grand individu observé au cours de ces 15 dernières années dans le cadre du réseau piscicole mesurait 21,2 cm (Rivière des Galets, 2011) (Valade and Hoarau, 2017).

Répartition géographique

L'aire de répartition naturelle de *A. commersoni* s'étend dans le sud-ouest de l'océan Indien d'où elle serait endémique. L'espèce est observée sur les archipels des Comores et des Mascareignes (Figure 3.2.1.7). À Mayotte, c'est une espèce rare (OCEA and ETHYCO, 2014a) et peu abondante (OCEA et al., 2015), en effet un total de seulement 12 individus ont été capturés sur un total de plus de 150 inventaires depuis 2003 (Valade and Hoarau, 2017). Elle a également été capturée dans le nord-est de Madagascar (individus conservés au MNHN, Keith P., comm. pers., Valade and Hoarau, 2017). Elle serait absente en Afrique du Sud (South African Institute for Aquatic Biodiversity, comm. pers., Valade and Hoarau, 2017) et à ce jour aucune observation n'a été mentionnée sur la côte Est africaine. Au sein de l'aire de répartition supposée, les flux d'individus au sein de l'aire de distribution de l'espèce ne sont pas connus. Au sein des Mascareignes, l'espèce est rare à Maurice (ARDA and GIP ECOFOR 2003) et elle a été retrouvée à Rodrigues en zone saumâtre (Keith et al., 2006a), malgré la disparition des rivières pérennes depuis les années 1970.



Figure 3.2.1.7 : Carte de la répartition globale de *Awaous commersoni* (Valade and Hoarau, 2017).



A. commersoni a été régulièrement recensée sur les cours aval des rivières pérennes de l'île de La Réunion (données Office de l'Eau de 2000 à 2004). L'espèce est très commune sur le cours aval de sept rivières pérennes : rivière des Pluies, rivière Sainte Suzanne, rivière Saint Jean, rivière du Mât, rivière des Roches, rivière Saint-Étienne et rivière des Galets (Figure 3.2.1.8). Elle n'a jamais été observée sur le cours amont des rivières : sa progression semble contrainte par les obstacles naturels ou anthropiques en raison de ses capacités de franchissement limitées. Elle colonise également les plans d'eau côtiers ainsi que le cours aval pérenne de certaines ravines intermittentes (Valade and Hoarau, 2017).

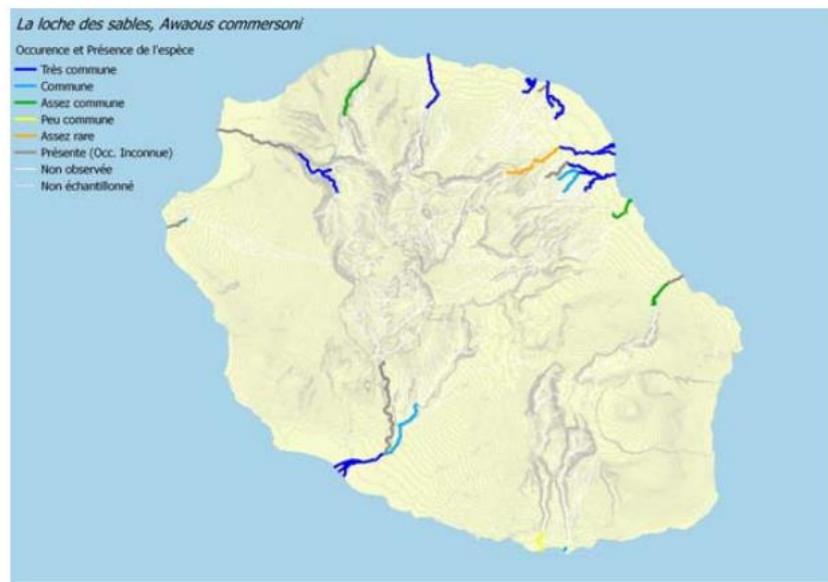


Figure 3.2.1.8 : Carte de la répartition de *Awaous commersoni* sur l'île de La Réunion (Valade et al., 2019).

Les flux d'individus au sein de l'aire de distribution de *A. commersoni* sont inconnus. À titre de comparaison, Valade and Hoarau (2017) propose de se référer aux études sur *S. lagocephalus*. En effet, comme dit précédemment, la population est homogène à l'échelle des Mascareignes (Berrebi et al., 2005 ; Hoareau et al., 2007a) et entre les rivières de l'île de La Réunion (Berrebi et al. 2005). Néanmoins à l'échelle de l'Indo-Pacifique, la population du SOOI est isolée génétiquement malgré des flux larvaires sporadiques provenant de la région ouest indonésienne et Pacifique (Lord et al., 2012). La population du SOOI présente une faible diversité génétique et une faible structure génétique comparée aux autres populations. Ces éléments suggéreraient qu'à l'échelle de l'océan Indien les populations de *S. lagocephalus* dépendent essentiellement d'autorecrutement. Du fait, de la grande capacité de dispersion des larves (durée de vie larvaire) de cette espèce, Valade and Hoarau (2017) ont émis



l'hypothèse que les flux d'individus à plus faible capacité de dispersion, comme *A. commersoni*, seraient moindres. Autre exemple, chez *A. guamensis* très répandu que l'on trouve à Guam, en Nouvelle-Calédonie, à Vanuatu et aux Fidji dans le Pacifique occidental (McDowall, 2003) a la plus longue durée de vie larvaire des gobies hawaïens et est probablement l'espèce arrivée le plus récemment dans l'archipel hawaïen (McDowall, 2010). Cependant, une analyse génétique moléculaire et morphologique récente d'*A. guamensis* a révélé que les populations d'Hawaï et de Guam de cette espèce étaient constituées d'une lignée évolutive distincte (Lindstrom et al., 2012). L'archipel hawaïen est situé au milieu du gyre du Pacifique Nord et constitue l'une des chaînes d'îles océaniques les plus isolées sur terre, de sorte que le manque de structure de la population au sein des espèces endémiques hawaïennes indique que les courants océaniques ou les tourbillons autour d'Hawaï doivent occasionnellement transporter des larves parmi les différentes îles. Par conséquent, les îles hawaïennes peuvent illustrer l'équilibre entre la dispersion et la rétention de ces poissons (Murphy and Cowan, 2007), car une certaine rétention dans la chaîne insulaire est nécessaire et une certaine dispersion entre les îles peut également être bénéfique (Wanatabe et al., 2014). En l'absence de connaissances récentes sur l'état des stocks de *A. commersoni* sur l'île Maurice, les auteurs ont émis l'hypothèse pessimiste que le fonctionnement de la population de La Réunion était assuré par un auto-recrutement à l'échelle des îles de La Réunion et de Maurice, et le maintien de la population à l'échelle de La Réunion repose essentiellement sur la reproduction des adultes présents sur l'île sur la base des très faibles effectifs observés à Maurice au début des années 2000 (ARDA and GIP ECOFOR, 2003). D'un autre côté, la population de *A. commersoni* présente à Mayotte serait fortement liée aux populations présentes sur les autres îles de l'archipel des Comores. Le manque de données sur les populations de poissons d'eau douce sur ces territoires ne permet pas, à ce jour, de conclure sur la teneur des flux de l'espèce entre ces îles (Valade and Hoarau, 2017).

Statut de conservation

D'après Valade and Hoarau (2017), la résilience de *A. commersoni* serait moindre en l'état actuel des pressions parmi les espèces diadromes. Son aire de colonisation est limitée aux zones basses de cours d'eau où l'habitat est très altéré par l'abstraction du débit, la réduction de l'espace, la concentration des pollutions, le réchauffement et les aménagements tels que les seuils de prises d'eau et les passages routiers. En outre les juvéniles de l'espèce reviennent en eau douce aux périodes de plus forte intensité de pêche aux bichiques accentuant le risque



de prise accessoire de ceux-ci. Néanmoins l'établissement de la résilience de l'espèce n'est pas encore possible du fait d'un manque de connaissances sur sa biologie et son écologie. Cependant les auteurs soulignent que sa résilience intrinsèque est tout de même élevée car la population est maintenue dans un contexte où les perturbations naturelles (crues / étiages) sont exacerbées.

Le statut de conservation de *A. commersoni* à l'échelle internationale est « vulnérable » (UICN, 2020) car elle est soumise à diverses menaces anthropiques qui induisent la diminution de la superficie et la qualité de son habitat sur les îles de La Réunion et de Maurice, les deux localités retenues dans cette évaluation, en outre l'espèce aurait une zone d'occurrence inférieure à 20 000 km² (UICN, 2020). Par ailleurs, il est à noter que l'espèce est aussi présente à Mayotte ce qui n'est pas pris en compte dans cette évaluation internationale. En France, l'espèce est classée « en danger critique » d'extinction (UICN France, 2010), ce statut est basé sur les données du territoire de La Réunion uniquement. Plus récemment, du fait de la stabilisation du déclin observé ces dernières années, avec une population fragmentée dans une aire de distribution globale réduite, Valade et al. (2019) proposent un classement de l'espèce comme « vulnérable » à l'échelle régionale. En outre, une augmentation de l'occurrence de l'espèce est constatée ces dernières années grâce au réseau piscicole (Biotope, 2019) et aux pêches électriques de sauvegarde (obs. FDAAPPMA 974).

Les trois espèces de gobies présentés (*S. lagocephalus*, *C. acutipinnis*, *A. commersoni*) sont menacées à l'échelle de La Réunion, compte tenu des diverses pressions qu'elles subissent et de la distribution restreinte au sein de l'Océan Indien (Valade et al., 2019).



3.2.1.3. Cycle biologique et écologie des principales espèces de gobie amphidrome présentes à La Réunion

Les Gobiidae présents dans les cours d'eau de l'île de La Réunion, frayent dans les eaux douces, les embryons libres dérivent en aval vers la mer où ils effectuent une phase planctonique, avant de retourner dans les rivières pour grandir et se reproduire (McDowall, 1997 ; Keith, 2003), ils sont amphidromes (McDowall, 1997) (Figure 3.2.1.9). La phase adulte, la migration larvaire en aval et la phase de recrutement commencent seulement à être comprises en détail (Keith et al., 2006a). Cependant, les processus subis durant la phase larvaire marine restent mal connus (Bell et al., 1995 ; Radtke and Kinzie, 1996 ; Shen et al., 1998 ; Radtke et al., 2001 ; Hoareau et al., 2007b), car aucune larve n'a jamais été capturée en mer. En outre, il existe peu d'études concernant les processus d'accouplement chez les gobies (Tabouret et al., 2012). Les gobies amphidromes présentent divers modes de reproduction, certains sont semelpares, ils peuvent être reproducteurs annuels ou reproducteurs pluriannuels (Daoulas et al., 1993 ; Ha and Kinzie III, 1996 ; Keith, 2003 ; Tamada and Iwata, 2005 ; Shimizu et al., 2008). Les connaissances sur ces trois espèces sont limitées, en effet la plupart des études sur *S. lagocephalus* ont été réalisées à La Réunion, de même pour *C. acutipinnis* dans une moindre mesure, tandis que pour *A. commersoni* seules quelques études locales ont été réalisées. La plupart des études se concentrent sur les cabots bouche ronde du fait de leur valeur patrimoniale.

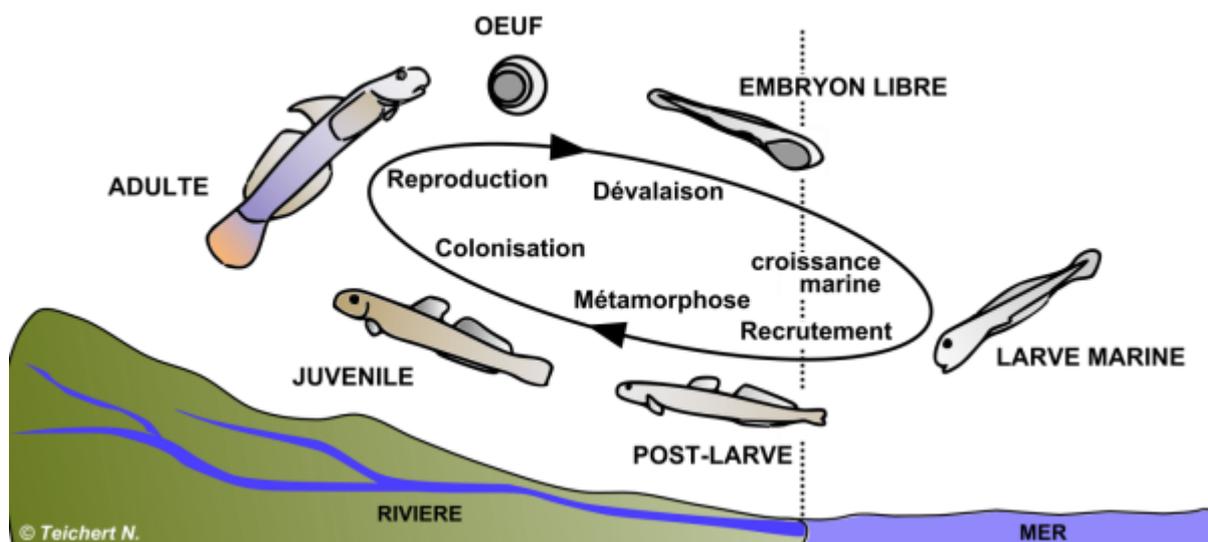


Figure 3.2.1.9 : Exemple du cycle de vie d'un Sicydiinae amphidrome (Teichert, 2012).



a) La reproduction

Saison de reproduction

Des saisons de reproduction prolongées et plastiques ont généralement été observées chez les gobies amphidromes vivant dans les régions tropicales (Manacop, 1953 ; Kinzie, 1993 ; Ha and Kinzie, 1996 ; Teichert et al., 2014a), tandis qu'elles se concentrent sur une saison plus courte dans les zones tempérées (Iida et al., 2011, 2013). Dans les régions tropicales et subtropicales, la saison de reproduction des gobies amphidromes coïncide souvent avec la saison des pluies, qui est associée à un fort débit fluvial (Manacop, 1953 ; Delacroix, 1987 ; Way et al., 1998). Ces conditions hydrologiques seraient censées faciliter la dérive des larves vers la mer grâce à une réduction de la durée de transport des larves dans les rivières (Radtke et al., 1988). À Vanuatu, des espèces du genre *Sicyopterus* se reproduisent après la saison des pluies (Bonnemaison, 1973). En plus de faciliter la dérive des larves (Radtke et al., 1988), il a également été démontré que la migration en aval est également favorisée par les eaux peu profondes, plutôt que par une rivière trop profonde car elle exige trop d'énergie pour que les larves nagent dans une trop grande profondeur (Valade et al., 2009).

Les caractéristiques saisonnières de reproduction des deux espèces de cabots bouche ronde sont relativement similaires à La Réunion. Tout d'abord, les deux espèces se reproduisent quasi toute l'année avec une pause pendant les mois les plus froids, entre août et octobre (Delacroix, 1987 ; Valade, 2001 ; Teichert et al., 2012). Chez *S. lagocephalus*, la saison de reproduction coïncide avec les fortes chaleurs de l'été austral, mais s'étend sur une plus longue période sur le cours inférieur des rivières (Valade, 2001). À La Réunion, la période de reproduction débute vers décembre pour se terminer fin juillet, soit 7 mois. Elle est suivie d'une période beaucoup moins fertile mais continue de 5 mois (août à décembre). L'intensité de la reproduction serait conditionnée par le régime des températures. Pendant l'hiver austral, la reproduction serait entretenue par les jeunes femelles du cours inférieur. En revanche, le pic de reproduction aurait lieu pendant les mois chauds (Richardson et al., 2009). Chez *C. acutipinnis* la principale saison de reproduction commencerait début décembre et se terminerait fin juin (7 mois). Il existerait une reproduction résiduelle entre juin et décembre (Richardson et al., 2009). L'espèce est capable de se reproduire à des températures inférieures à celles de *S. lagocephalus* (Teichert et al., 2014b, 2016). Ainsi, la reproduction dans les tronçons en amont s'étend de décembre à mai lorsque la température est supérieure à 19 ° C tandis que la reproduction peut avoir lieu toute l'année dans les tronçons en aval (Teichert et



al., 2014b). Les observations de reproduction des espèces du genre *Awaous* mettent en évidence une plus forte intensité pendant la saison estivale (Ego, 1956 ; Yamasaki et al., 2011). Pour *A. commersoni*, les données préliminaires de l'Observatoire des Flux Migratoires (Lagarde et al., 2012) et de captures d'embryons libres (Lagarde, comm. pers., 2014) mettent en avant une période de reproduction préférentielle en saison fraîche (mai à septembre). Par analogie avec *A. guanamensis*, *A. commersoni* ne serait en mesure de se reproduire qu'une seule fois par saison (Ha and Kinzie III, 1996).

À La Réunion, la première espèce de cabot bouche ronde (*S. lagocephalus*) se reproduirait toute l'année avec une période intense de décembre à juillet (Valade, 2001 ; Richarson et al., 2009). Pour la seconde espèce de cabot bouche ronde (*C. acutipinnis*), la principale saison de reproduction s'étendrait de décembre à juin (Richarson et al., 2009). La loche des sables (*A. commersoni*) se reproduirait principalement de mai à septembre (Lagarde et al., 2012 ; Lagarde, comm. pers., 2014).

Influence du moment de la reproduction sur les traits de vie : effet saisonnier

La reproduction des cabots bouche ronde est le résultat d'un effet saisonnier. En effet, pour les post-larves qui colonisent les eaux douces pendant la saison chaude, la maturation des juvéniles en adultes sera plus rapide et leur énergie sera alors davantage allouée à la reproduction qui pourra survenir pendant de la saison chaude en cours, plutôt dans les zones basses de cours d'eau, malgré la compétition et les risques de prédation. Tandis que pour les post-larves qui colonisent en saison fraîche, la maturation des juvéniles en adultes sera plus longue et les individus auront davantage tendance à migrer vers les zones amont des cours d'eau où la compétition est moindre pour se reproduire au cours de la saison chaude suivante. Cette plasticité de stratégie permet aux bichiques de s'adapter à la forte variabilité des conditions environnementales des cours d'eau (étiages sévères, crues catastrophiques). Ainsi, le moment de la reproduction aura un impact sur les différentes phases de vie successives (Lagarde, 2018 ; Lagarde et al., 2020 ; Valade, 2021).

Taille à maturité sexuelle

La taille à maturité sexuelle de *S. lagocephalus* varie de 43,6 à 55 mm, alors qu'elle varie de 28,6 à 37,6 mm pour *C. acutipinnis* (Teichert, 2012). La taille à maturité de *A. commersoni* n'a pas été déterminée. Chez *A. melanocephalus*, espèce dont la taille maximale est de 150 mm (Masuda et al., 1984), la taille à maturité est de 40 mm en longueur standard (Yamasaki et al., 2011). Chez *A. guamensis* dont la taille maximale observée pour une femelle est de 280 mm



(Ego, 1956), la taille à maturité est de 73 mm pour les femelles et de 64 mm pour les mâles (Ha and Kinzie III, 1996). Par analogie, en l'état des connaissances et en conservant une marge, Valade et al. (2018) propose de considérer une taille à maturité sexuelle de *A. commersoni* à 75 mm. Cette taille serait sécuritaire compte tenu des éléments de bibliographie et des observations de terrain.

Migration aval

Certaines espèces de gobies amphidromes effectuent une migration en aval afin de se reproduire. Lord et al. (2011) ont montré que les adultes de *S. lagocephalus* effectuent une migration ascendante et descendante qui peut se produire plusieurs fois au cours du cycle de vie du poisson et qui pourrait être liée à des fins de reproduction. Les grands adultes de *Awaous guamensis*, gobie amphidrome hawaïen, migrent vers l'aval pour former des agrégations de fraie (Ha and Kinzie III, 1996). Selon les auteurs les petits adultes se reproduisent en amont ce qui représente un risque élevé de mortalité lors de la dévalaison passive des larves. Une fois que les adultes ont atteint une taille assez grande ils ont la force nécessaire pour migrer en aval vers les zones de fraie près de l'embouchure permettant aux larves d'atteindre rapidement l'Océan. En plus du coût métabolique de cette migration, un coût énergétique supplémentaire est ajouté lors des comportements de soins parentaux. Chez les gobies, le site de frai est souvent choisi par le mâle qui construit le nid et se présente en parade nuptiale aux femelles (Daoulas et al., 1993 ; Fitzsimons et al., 1993 ; Ito and Yanagisawa, 2000 ; Mazzoldi and Rasotto, 2002 ; Takahashi and Kohda, 2002 ; Keith, 2003 ; Takahashi et al., 2004 ; Olsson et al., 2009 ; Yamasaki et al., 2011).

Sélection d'habitat

La sélection des sites de frai et la construction des nids sont étroitement liées au succès reproducteur des mâles car elles influencent fortement les préférences des femelles (Takahashi and Kohda, 2002 ; Tamada, 2011). Pendant la période de reproduction de *S. lagocephalus*, le mâle présente une coloration bleue distinctive et passe le plus clair de son temps à occuper des perchoirs élevés au-dessus des rochers près du nid (Fitzsimons et al., 1993 ; Teichert et al., 2014a). Les plus gros mâles de cette espèce et *C. acutipinnis* choisiraient préférentiellement les supports granulométriques les plus gros pour accueillir la ponte (Teichert, 2007). Ce modèle de distribution résulterait d'une compétition intraspécifique entre les mâles pour les sites de nidification (Takahashi et al., 2001 ; Takahashi, 2008). En effet, Teichert et al. (2013a) ont montré que le nombre d'œufs dans un nid est significativement



corrélé à la taille de la pierre du nid et à la taille du mâle qui protège le nid. Puisque le nombre d'œufs est un indicateur indirect de la taille de la femelle, il semblerait que les femelles sélectionnent préférentiellement les grands mâles, comme cela a été vérifié chez d'autres espèces de gobies (Fitzsimons et al., 1993 ; Takahashi et al., 2001).

Les sites de fraie préférentiels de *S. lagocephalus* contiennent du sable et des graviers (Teichert et al., 2013b) ce qui permettrait aux mâles de creuser leur nid sous les pierres, comme observé chez d'autres gobies (Daoulas et al., 1993 ; Fitzsimons et al., 1993 ; Keith, 2003). Le substrat fin permettrait également un écoulement intra-granulaire et une concentration élevée d'oxygène dans l'eau, tandis que le limon réduit la perméabilité du gravier et l'oxygénation des œufs par colmatage (Kondolf, 2000 ; Dumas and Marty, 2005). Cela peut expliquer l'évitement de substrats couverts de limon dans les frayères de *S. lagocephalus*. Néanmoins la sélection de l'habitat des espèces peut varier dans l'espace en fonction des habitats disponibles dans une rivière (Boyce et al., 2002). En outre, les œufs ont été trouvés dans des zones lotiques ($60-80 \text{ cm.s}^{-1}$) à des profondeurs inférieures à 60 cm, ce qui contribuerait à une meilleure oxygénation des œufs (Kondolf, 2000) et optimiserait les chances pour les larves nouvellement écloses de dériver vers la mer (Iguchi and Mizuno, 1999 ; Valade et al., 2009) d'une part, et éviterait l'accumulation de limon et de sédiment d'autre part (Teichert et al., 2013b).

Ponte et soins parentaux

Selon Teichert (2012) il serait possible que l'accouplement de *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* ait lieu le soir ou pendant la nuit. Les femelles pondent leurs ovules sous les cailloux ou rochers enfouis dans le substrat sous forme de grappes accrochés dans des zones lotiques (Teichert et al., 2013b). Les ovules sont fixés entre eux et au galet par des filaments muqueux. La couleur de la ponte varie selon le stade de maturation, elle est blanche lorsqu'elle vient d'être pondue et devient grise jusqu'à l'éclosion (Valade et al., 2009, Ellien et al., 2011) (Figure 3.2.1.10). Concernant *A. commersoni*, les pontes auraient les mêmes caractéristiques énoncées précédemment, tout comme *A. melanocephalus* (Yamasaki and Tachihara, 2007). La taille des œufs de *A. melanocephalus* est de 0,34 mm (Yamasaki and Tachihara, 2007), et celle de *A. guamensis* est de 0,23 mm (Patzner et al., 2012) tandis que celle de *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* est de 0,50 mm (Teichert, 2007). Les mâles fécondent ensuite les ovules (Ha and Kinzie III, 1996 ; Teichert et al., 2013b).





Figure 3.2.1.10 : Photographies d'une ponte de couleur blanche (à gauche) et d'une ponte de couleur grise (à droite) de *Sicyopterus lagocephalus* (Teichert, 2012).

Les soins parentaux améliorent le développement et la survie de la descendance, principalement grâce à la défense du nid contre les intrus et à une meilleure oxygénation des œufs par ventilation (Lissaker and Kvarnemo, 2006 ; Meunier et al., 2009). Chez les cabots bouche ronde, le mâle ayant fécondé les ovules garde le nid en se logeant sous le galet jusqu'à l'éclosion (Teichert et al., 2013b ; Teichert, 2007). Il semblerait que les mâles chez les gobiés amphidromes puissent provoquer activement l'éclosion. En effet, Maeda and Tachihara (2010) suggèrent qu'ils stimulent et ventilent les œufs plus intensément pour provoquer l'éclosion à un moment particulier de la journée (c'est-à-dire la nuit). De même, les mâles peuvent également provoquer des éclosions lorsqu'ils détectent une augmentation de l'écoulement. Enfin, des facteurs environnementaux tels que l'augmentation de la contrainte de cisaillement sur les pontes d'œufs avec le débit de la rivière (Lamouroux et al., 1992 ; Statzner and Müller, 1989) peuvent également favoriser l'éclosion. Tandis que chez *A. guamensis*, contrairement à d'autres gobiidés, les mâles ne gardent pas les pontes, probablement afin d'accroître leur succès reproducteur en multipliant les occasions d'accouplement (Ha and Kinzie III, 1996). Ce sont les femelles qui surveillent la ponte jusqu'à l'éclosion. Cependant les masses d'œufs d'*A. melanocephalus* ne sont gardées que par le mâle (Yamasaki and Tachihara, 2007). Il est alors difficile d'émettre une hypothèse sur la garde des œufs de *A. commersoni*. Il semblerait que pour *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* l'éclosion ait lieu environ 48 h après la fécondation (Delacroix, 1987 ; Valade et al., 2009). Tandis que chez *A. melanocephalus* et *A. guamensis* l'éclosion aurait lieu 24 à 70 h après la fécondation (Kido and Heacock, 1991 ; Lindstrom and Brown, 1994 ; Ha and Kinzie III, 1996 ; Yamasaki et al., 2011).



Moment de l'éclosion

L'éclosion des œufs de *S. lagocephalus* se produirait essentiellement sur 4 à 6 mois (d'avril à septembre, saison fraîche de l'hémisphère sud). En revanche, la période d'éclosion de *C. acutipinnis* s'étendrait sur 3 mois (août à octobre) (Hoareau et al., 2007b).

Lagarde et al. (2016) ont montré un pic de dérive larvaire de *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* à La Réunion quelques heures après le coucher du soleil sur un site situé en aval. Le même schéma a été signalé dans des contextes tropicaux similaires pour plusieurs gobies amphidromes (Lindstrom, 1998), dont les espèces de Sicydiinae (Bell, 2007) et aussi pour les crustacés (March et al., 1998 ; Benstead et al., 1999). La dérive nocturne peut correspondre à une stratégie de réduction de la prédation (Lucas and Baras, 2001). Inversement, sur un site amont, aucun schéma de dérive larvaire n'a été observé, comme pour d'autres espèces amphidromes (Iguchi and Mizuno, 1990 ; March et al., 1998). Deux hypothèses ont été proposées, la première serait que la dérive soit retardée par la rétention des larves dans les tourbillons dans un système hydrodynamique complexe (Iguchi and Mizuno, 1990) et la seconde serait que l'absence de prédateurs sur les tronçons supérieurs pourrait compenser l'avantage de la dérive nocturne (March et al., 1998). L'hypothèse de March et al. (1998) semble plus cohérente en ce qui concerne la structure des populations de poissons dans les rivières de La Réunion (Lagarde et al., 2016). En effet, la plupart des prédateurs indigènes tels que *Eleotris spp.*, *Kuhlia spp.* et *Agonostomus sp.* ne sont présents que dans les tronçons aval (Keith et al., 2006a). Les seules espèces prédatrices couramment observées en amont sont *Anguilla spp.* qui ne sont probablement pas des prédateurs des larves nouvellement écloses en raison de leur très petite taille.

b) La fécondité

La fécondité potentielle de *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* a été étudiée à La Réunion par Teichert (2012), elle a été déterminée par batch, c'est-à-dire par lot d'œufs pondu lors d'un événement de reproduction. Ainsi, pour *S. lagocephalus* elle serait de 14 304 à 232 475 œufs pour un batch, tandis que pour *C. acutipinnis* elle serait de 3 266 à 106 840 œufs. Pour *S. lagocephalus*, Delacroix (1987) note une fécondité comprise entre 12 600 œufs pour une femelle de 4,7 cm et 107 300 pour une femelle de 10,5 cm. C'est une fécondité élevée, toutefois, *C. acutipinnis* présente une fécondité légèrement supérieure à celle de *S. lagocephalus* pour des femelles de même taille (Teichert, 2012). Chez les Sicydiinae, la fécondité est habituellement très importante et permet probablement de compenser les taux



de mortalité larvaire élevés (McDowall, 2007). En outre, les femelles peuvent frayer plusieurs fois au cours de la saison de reproduction avec un intervalle entre les reproductions d'environ un mois (Teichert et al., 2014b, 2016). La fécondité est étroitement liée à la taille et au poids de la femelle (Teichert, 2012), les femelles de grandes tailles ont, en général, une fécondité plus élevée et les réserves énergétiques investies dans les œufs puis les larves sont plus importantes ce qui, in fine, augmente la probabilité de survie des larves (Pavlov and Savvaitova, 2008). De même les fécondités observées chez plusieurs espèces du genre *Awaous* montrent une évolution en fonction de la taille des femelles (Yamasaki and Tachihara, 2007). Chez *A. melanocephalus*, la fécondité augmente de 40 000 à 220 000 œufs pour des femelles de 70 à 130 mm (Yamasaki et al., 2011). La fécondité a été ponctuellement estimée à 290 000 œufs pour une femelle de 128 mm de *A. melanocephalus*. Elle est encore plus forte pour *A. guanamensis*, avec jusqu'à 689 500 ovocytes pour une femelle de 21,7 cm (Ha and Kinzie III, 1996). La fécondité de *A. commersonni* n'a pas encore été étudiée. Néanmoins, le développement et la fécondité des gonades dépendent de la qualité et de la quantité des aliments. Dans l'environnement naturel, les conditions alimentaires sont soumises à des variations saisonnières. La capacité d'adaptation des poissons aux fluctuations de l'environnement sera déterminante pour la survie et le succès de reproduction (Adams, 1998).

c) La phase larvaire en eau douce

À La Réunion, les stades d'eau douce de *S. lagocephalus* sont étudiés depuis deux décennies, pour les stades juvénile et adulte, mais la description des stades larvaire d'eau douce (pro-larves) et des premiers stades larvaires marins est récente (Keith et al., 2008 ; Valade et al., 2009), bien que d'importance majeure. Ellien et al. (2014) ont décrit les stades de développement en eau douce et en eau salée *in vitro*.

Embryons libres et migration aval

Les larves de *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis* nouvellement écloses appelées embryons libres, sont transportées par les courants jusqu'à la mer. Cependant, ce transport ne doit pas dépasser 3 à 4 jours, au-delà les larves n'ayant pas atteint les eaux salées meurent (Valade, 2001 ; Bosc, 2003 ; Valade et al., 2009). Ces embryons libres ont également un comportement de nage particulier améliorant et accélérant leur migration vers l'aval : ils nagent vers la surface, se laissent couler, puis ils nagent à nouveau vers la surface (Kinzie, 1993 ; Keith et al., 1999 ; Valade, 2001 ; Valade et al., 2009). En outre, la dévalaison est totalement dépendante



du courant et les pontes sont souvent situées dans des zones où le courant est rapide (Teichert, 2007), ce qui permettrait de maximiser les chances des larves d'atteindre l'Océan.

Développement ontogénique larvaire en eau douce

Les larves de *S. lagocephalus* nouvellement écloses ont une taille inférieure à 2 mm, elles ne sont pas capables de se nourrir et sont dotées d'un sac vitellin, elles sont au stade L1 (embryon libre). Ellien et al. (2014) ont décrit 3 sous-étapes pro-larvaires en eau douce (L1a – L1c). Les pro-larves présentent un développement ontogénétique léger mais visible en eau douce, au cours duquel le sac vitellin commence à se réduire, la pigmentation augmente sur le corps et dans les yeux, et les cristallins apparaissent, bien que les yeux ne soient pas fonctionnels (Figure 3.2.1.11). Les pro-larves présentent un comportement grégaire dès leur éclosion, se rassemblant dans la partie centrale des contenants (seaux, réservoirs ou béciers). Les pro-larves doivent atteindre la mer en 4 jours maximum pour poursuivre leur développement (Ellien et al., 2011 ; 2014).

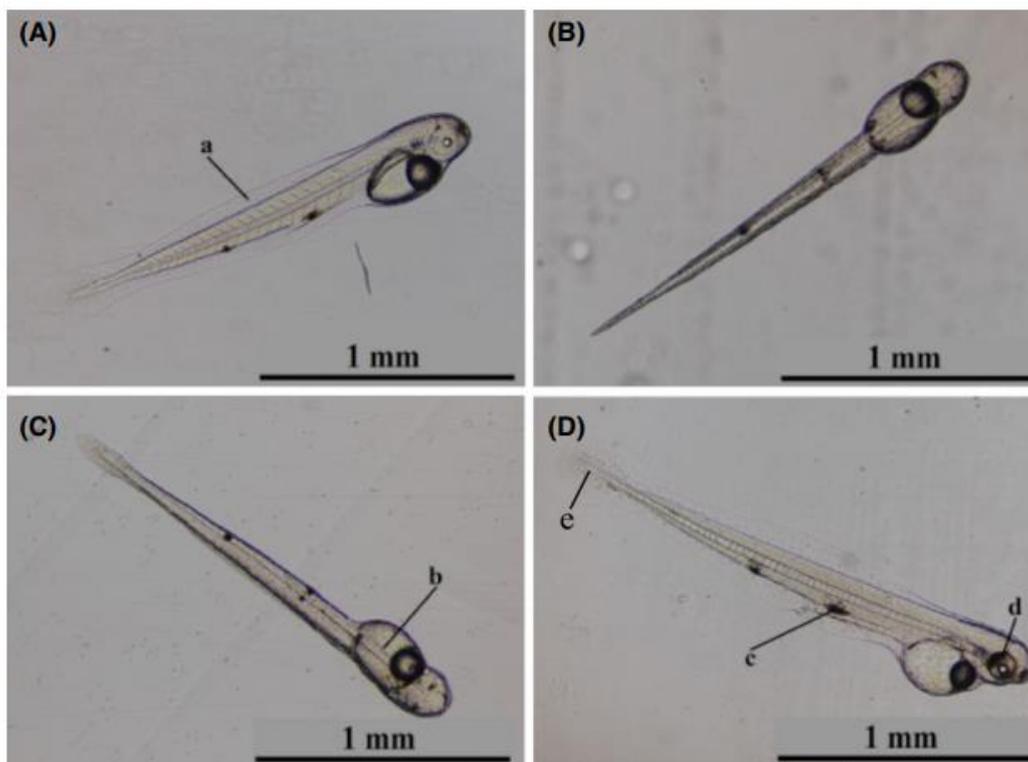


Figure 3.2.1.11 : Développement ontogénétique d'une pro-larve de *Sicyopterus lagocephalus* en eau douce à 25,0 ° C. (A) 4 h après l'éclosion, (B) 22 h après l'éclosion, (C) 28 h après l'éclosion, (D) 50 h après l'éclosion. (a) pli des nageoires, (b) sac vitellin, (c) chromatophores, (d) œil, (e) pointe de notocorde (Ellien et al., 2014).

Les caractéristiques des larves nouvellement écloses de *A. melanocephalus* sont similaires à celles de *S. lagocephalus*. Ces larves ont une taille inférieure à 2 mm, ont un sac vitellin et des



yeux non pigmentés. La bouche et l'anus ne sont pas encore formés (Figure 3.2.1.12). La pigmentation n'est présente que sous la forme de mélanophores (cellules pigmentées qui stockent la mélanine). En outre, un jour après l'éclosion, le sac vitellin serait de taille plus réduite (Yamasaki and Tachihara, 2007). Les auteurs ont observé le développement des pro-larves *in vitro* en eau douce. La bouche s'ouvre et les yeux sont complètement pigmentés 3 jours après l'éclosion. Le sac vitellin a été complètement absorbé 5 jours après l'éclosion à une température de l'eau de 27° à 28°C. Au-delà de ce stade aucune larve n'a survécu (Yamasaki and Tachihara, 2007). Bell et Brown (1995) ont noté que l'épuisement du sac vitellin est associé à un développement plus complet des larves, ce qui suggère que la mortalité des larves peut être due à la famine.

Awaous melanocephalus (0.96 mm TL)

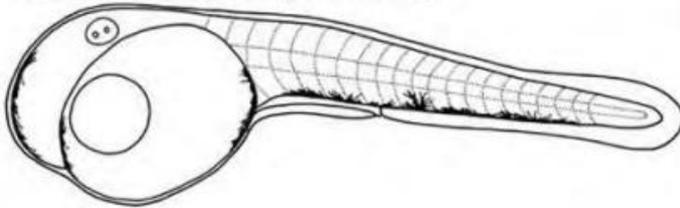


Figure 3.2.1.12 : Schéma du stade embryon-libre lors de la dévalaison chez *Awaous melanocephalus* (gauche - Yamasaki et al., 2011). Vue d'un embryon libre de *A. commersoni* (droite - Hydrô Réunion 2015)

Dans tous les cas, les espèces de Sicydiinae sont caractérisées par des stades pro-larves d'eau douce peu développés. Même si les pro-larves de *S. lagocephalus* montrent un développement ontogénétique médiocre mais visible en eau douce, ils doivent atteindre la mer dans une échelle temporelle étroite à une température de l'eau allant de 20 à 26,9°C, pour poursuivre leur développement, sinon ils meurent probablement de causes physiologiques (osmorégulation). En effet, il a été montré que les modifications morphologiques des pro-larves varient en fonction de la température de l'eau (plus rapide à une température plus élevée et plus lente à une température plus fraîche). Dans ce contexte, tout obstacle dans le continuum Terre-Mer (construction de barrages, ...) retardant leur arrivée en mer est mortel pour les pro-larves et préjudiciable à la richesse du stock, déjà endommagé par la surpêche lors du recrutement des post-larves (Ellien et al., 2014).

d) La phase larvaire marine

Premier contact avec l'eau salée

Le passage à l'eau salée déclenche les premières transformations au fur et à mesure du développement (Manacop, 1953). L'embryon libre devient alors une larve (L2) (Figure



3.2.1.13). Selon Penaz (2001), la période larvaire commence avec la capacité d'attraper et de digérer les aliments exogènes, le sac vitellin est complètement absorbé et tous les organes internes sont en place (Keith et al., 2008). Ce serait à ce moment que le taux de croissance diminue rapidement, en effet celui-ci est élevé pendant les premiers stades de vie des larves nouvellement écloses lorsqu'elles utilisent l'énergie du sac vitellin (Depeche and Billard, 1994). Ellien et al. (2014) ont montré que les pro-larves de *S. lagocephalus* ont la capacité de se transformer en larves sur une large gamme de salinités, c'est-à-dire de 1,5 à 36,5 ‰, sachant qu'ils n'ont pas testé de salinités plus élevées que celle de l'océan Indien. Cette plasticité de transformation larvaire permet aux pro-larves d'amorcer leur transformation dans le fleuve dès qu'elles perçoivent l'influence de l'eau de mer. Le stade larvaire L2 peut être défini en deux sous-étapes : l'étape L2a qui correspond à l'organisation des structures morphologiques permettant aux organismes de s'adapter à leur nouvel environnement marin et stade L2b au cours duquel ces structures morphologiques deviennent fonctionnelles (Figure 3.2.1.13).

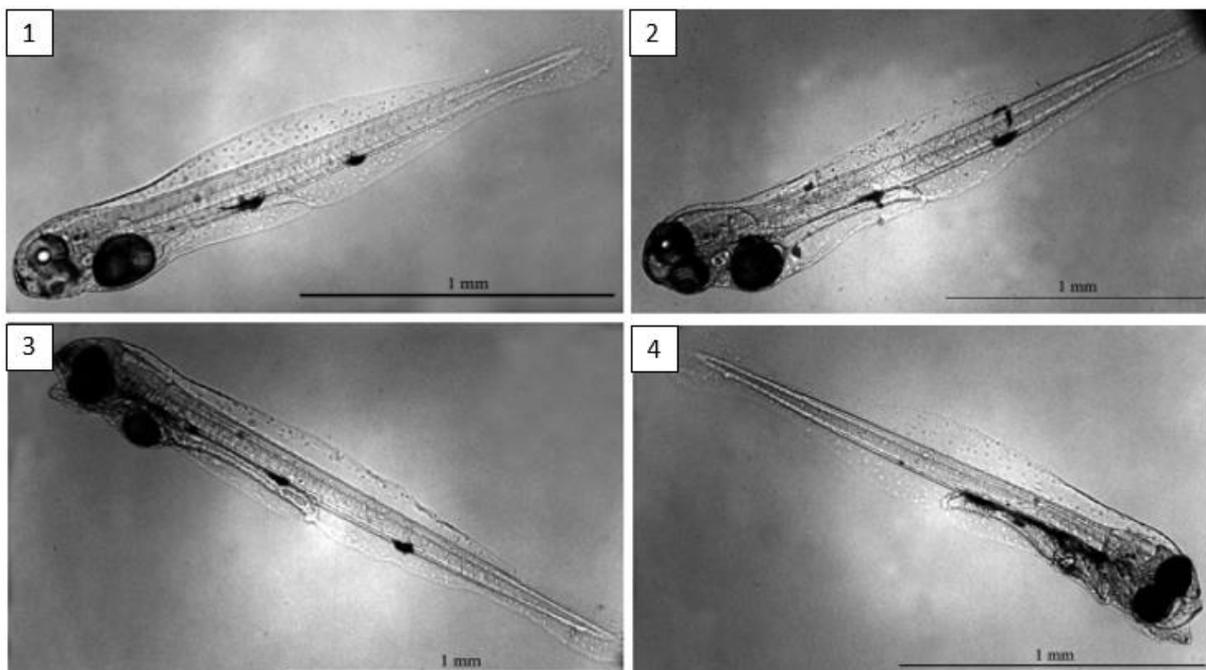


Figure 3.2.1.13 : 1) Larves âgées de 16 h, dont 12 h passées en eau salée, stade L2a ; 2) Larves de 92 h, dont 36 h passées en eau salée stade L2a ; 3) Larves âgées de 119 h, dont 63 h passées en eau salée, stade L2b ; 4) Larves âgées de 170 h, dont 166 h passées en eau salée, stade L2b (Ellien et al., 2014 ; Valade et al., 2009 ; Photos : ARDA).

Le temps nécessaire pour réaliser la transformation et atteindre le stade L2b est de 48 h chez *S. lagocephalus* (Ellien et al., 2016), il est hautement improbable que ses pro-larves achèvent leur transformation dans le cours inférieur des rivières de La Réunion. En effet, le débit de la rivière est torrentiel, et les larves sont donc emportées vers la mer en environ 7 h (Valade et



al., 2009), soulevant la question de savoir s'il est possible pour *S. lagocephalus* de passer son stade larvaire dans la zone de mélange à l'embouchure de la rivière où la salinité est faible. Il serait impossible que l'espèce présente une forme enclavée, avec des larves qui n'auraient pas besoin d'entrer dans l'Océan pour se nourrir et se développer, comme cela a été observé pour certains autres gobies amphidromes comme *Rhinogobius sp.* dans deux localités au Japon et dans une autre en Corée (Sakai et al., 2004). À La Réunion les larves sont plus susceptibles d'être dispersées immédiatement par les courants océaniques. De plus, aucune des populations connues de *S. lagocephalus* dans la région Indo-Pacifique ne présente cette stratégie de cycle de vie (Keith, 2003 ; Keith et al., 2005a).

La séquence des modifications morphologiques caractérisant le passage des pro-larves d'eau douce aux larves marines, se révèle assez similaire dans plusieurs autres études sur les Gobiidae amphidromes. En effet, Iida et al. (2010) ont observé sur des larves de *S. japonicus* transférées dans l'eau salée, la pigmentation des yeux, l'ouverture de la bouche et l'absorption du sac vitellin, quelle que soit la salinité de l'eau, alors que ces modifications ne se sont pas produites en eau douce. De même, Yamasaki and Tachihara (2006) ont décrit l'acquisition des caractères marins sur les larves de *Stiphodon percnopterygionus* après leur transfert dans l'eau à une salinité de 25 ‰, à savoir l'apparition des nageoires pectorales, la modification du corps et pigmentation de la tête, l'ouverture de la bouche et anus et résorption du sac vitellin. Yamasaki and Tachihara (2007) ont mis en évidence le même schéma dans les modifications morphologiques subies par les larves d'*Awaous melanocephalus* une fois dans l'eau salée (c'est-à-dire 50 % d'eau de mer et 50 % d'eau douce).

Après la migration en aval, les larves sont transportées passivement en haute mer (Murphy and Cowan, 2007). Là, les larves commencent une vie planctonique, se nourrissant de plancton, qui n'est pas aussi riche que les réserves du sac vitellin, bien qu'elles soient dans un état de forte demande énergétique, ce qui expliquerait pourquoi leur croissance diminue considérablement. En outre à La Réunion, les auteurs ont démontré que la croissance larvaire de deux gobies amphidromes, *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, était positivement corrélée à la température de l'eau de mer (Teichert et al., 2012 ; Teichert et al., 2016). Lorsqu'ils arrivent en mer, les individus de *S. lagocephalus* ont atteint une taille de 1 à 4 mm de longueur (Han et al., 1998 ; Keith et al., 2008) où ils passent quelques mois avant de devoir localiser une source d'eau douce lorsqu'ils ont atteint une longueur de 13 à 25 mm selon les espèces et



après leur métamorphose en juvéniles. Les différentes mesures de larves effectuées par Keith (2002b) en Polynésie française et en Nouvelle-Calédonie indiquent que les larves se trouvent en mer avec une longueur qui varie de 13 à 16 mm pour *Lentipes*, *Stenogobius*, *Awaous* et *Eleotris* et 23 à 25 mm pour *Sicyopterus*.

Lieu de développement marin

Pendant la phase larvaire en mer, nul ne sait où les larves se trouvent. Cependant Sorensen and Hobson (2005) ont tenté d'utiliser l'analyse isotopique pour évaluer les sources de nutriments utilisés par les gobiidés amphidromes (*Lentipes concolor*, *S. stimpsoni*, *A. guamensis*). Les valeurs des isotopes chez les juvéniles à leur arrivée en eau douce étaient plus proches de celles observées dans le plancton côtier et les adultes vivant en eau douce que celles observées dans le plancton océanique. Ces résultats suggèrent que les larves de ces espèces ne s'éloignent pas des environnements côtiers influencés par l'eau douce (Sorensen and Hobson, 2005). En effet, Hobson et al. (2007) ont démontré que les larves de poissons amphidromes hawaïens passent la majeure partie de leur vie dans les panaches fluviaux et se nourrissent de matériaux associés aux réseaux trophiques d'eau douce. Les larves de gobiidés amphidromes peuvent se nourrir près de l'embouchure des rivières et y attendre des conditions de recrutement appropriées (Lord et al., 2010), mais on ne peut pas conclure que les larves passent toute leur vie larvaire près du rivage (Wanatabe et al., 2014). Sorensen and Hobson (2005) suggèrent que les larves peuvent s'accumuler à l'extérieur de l'embouchure des rivières pendant un certain temps avant de se déplacer vers l'intérieur des terres, peut-être avant d'être stimulées à migrer vers l'intérieur des terres par les crues. À La Réunion, les larves sont parfois capturées avec des filets planctoniques en mer (Keith et al., 1999).

Durée de la migration larvaire pélagique

Chez les gobies amphidromes, certaines espèces ont des durées larvaires pélagiques prolongées, et d'autres ont des durées plus courtes (Lord et al. 2010). De plus, parmi les espèces amphidromes, les phases larvaires marines longues coïncident avec de larges répartitions géographiques (Keith et al., 2005 ; McDowall, 2008 ; Lord et al., 2010). La durée de la phase larvaire marine de *C. acutipinnis* est relativement courte par rapport à d'autres espèces amphidromes (de 66 à 164 jours) (Hoareau et al., 2007b ; Teichert et al., 2012). Par exemple, elle est deux fois plus courte que celle de *S. lagocephalus* avec 133 à 256 jours en mer à La Réunion (Hoareau et al., 2007b), en revanche elle est de 127 à 134 jours à Vanuatu et en Nouvelle-Calédonie (Lord et al., 2010). Cette particularité pourrait permettre aux larves



de cette espèce de se connecter à des populations éloignées, permettant à l'espèce de maintenir le flux de gènes dans toute la zone Indo-Pacifique de 18 000 km de large (Keith et al., 2005a). Keith et al. (2005a) ont montré que *S. lagocephalus* est la plus récente espèce du genre *Sicyopterus* et qu'elle pourrait avoir acquis des capacités spécifiques lui permettant de coloniser des environnements sur de grandes distances. En revanche, l'espèce étroitement apparentée *C. acutipinnis* avec une phase larvaire plus courte et une distribution plus restreinte : endémique de l'archipel des Mascareignes, une aire de 300 km (Keith et al., 2005b). Concernant *A. commersoni* la durée de vie larvaire marine a été établie entre 75 et 150 jours (ARDA, 2012) et serait stable au cours des mois de plus fort recrutement : 130,5 jours en moyenne (Peuget and Serre, 2015). Ces mesures restent perfectibles mais donnent un ordre de grandeur de la durée de vie larvaire : entre 2,5 et 5 mois. Elle est inférieure à celle observée chez *A. guamensis*, 151 à 164 jours (Radtke et al., 1988). Ces durées de phase larvaire marine sont parmi les espèces amphidromes les plus longues (> 100 jours), avec *S. japonicus* au Japon et à Taïwan (de 130 à 253 jours) (Iida et al., 2008 ; Shen and Tzeng, 2008), *A. guamensis* à Hawaï de 150 à 169 jours (Radtke et al., 1988). Une durée de vie larvaire marine courte semble compatible avec une dispersion à courte distance, comme cela a été observé chez d'autres poissons amphidromes endémiques (Lord et al., 2010).

Contrairement aux observations faites par Hoareau et al. (2007b), Teichert et al. (2012) ont montré que pour *C. acutipinnis*, la phase larvaire marine variait significativement d'un mois à l'autre et était positivement corrélée avec la taille post-larvaire au moment du recrutement. Ce qui illustrerait une relation entre une croissance plus lente, des phases marines plus longues et des tailles au recrutement plus importantes qui ont déjà été observées chez de nombreuses post-larves de récif (Searcy and Sponaugle, 2000 ; Shima and Findlay, 2002 ; Sponaugle and Pinkard, 2004 ; Bergenius et al., 2005 ; Grorud-Colvert and Sponaugle, 2006) et de poissons amphidromes (Shen and Tzeng, 2008). La variation de cette phase marine est probablement l'un des nombreux facteurs influençant la distribution d'une espèce, qui résulte d'interactions complexes entre l'environnement local comme la température de l'eau (Green and Fisher, 2004), la disponibilité de la nourriture (Searcy and Sponaugle, 2000 ; Meekan et al., 2003), le rayonnement solaire, les précipitations et le vent (Bergenius et al., 2005) sont aussi connus pour induire des variations de croissance. Pour les espèces amphidromes, les variations intraspécifiques de la phase larvaire marine sont généralement considérées comme résultant



d'une métamorphose retardée permettant aux larves d'optimiser leurs chances de trouver un cours d'eau approprié ou des conditions favorables à recruter en rivière (Victor, 1986 ; Radtke et al., 1988 ; Maeda et al., 2007 ; Keith et al., 2008 ; Tabouret et al., 2014). Pour *A. commersoni*, de plus longues durées de vie sont observées lorsque les larves ont passé leur vie marine en fin d'hiver, alors que la durée de vie marine est plus courte lorsqu'elle survient pendant les mois chauds.

Les durées de vie larvaire des gobies étudiés à La Réunion sont de : de 133 à 256 jours pour la première espèce de cabot bouche ronde (*S. lagocephalus*) (Hoareau et al., 2007b), de 66 à 164 jours pour la seconde espèce de cabot bouche ronde (*C. acutipinnis*) (Hoareau et al., 2007b ; Teichert et al., 2012) et de 75 et 150 jours pour la loche des sables (*A. commersoni*) (Lagarde et al., 2012).

e) La métamorphose

Dès lors, après le stade L2, elles sont appelées post-larves (PLO) soumises au signal de colonisation (Keith et al., 2008). Néanmoins, les changements morphologiques entre les stades L2 et PLO doivent être mieux étudiés en capturant les larves en mer.

Signal déclencheur de la métamorphose

Selon les auteurs, les larves sont compétentes lorsqu'elles sont morphologiquement et physiologiquement capables de coloniser les eaux douces ; elles sont capables de répondre à un signal déclenchant les processus conduisant à l'arrivée en eau douce (Hoareau, 2005 ; Murphy and Cowan, 2007 ; Keith et al., 2008). La phase larvaire se termine lorsque tous les organes embryonnaires et larvaires temporaires disparaissent et sont remplacés par des structures rudimentaires caractéristiques des post-larves. L'initiation des transformations des larves pélagiques en post-larves (PLO) débute en mer avec la mise en place des modifications nécessaires au recrutement, comme la ventouse (Hoareau et al., 2007b ; Lord et al., 2010). Elles doivent repérer une source d'eau douce pour coloniser les rivières. Pour les larves d'*Awaous sp.* la salinité et la marée seraient les deux principaux facteurs environnementaux ayant une influence majeure sur la croissance et le mouvement des larves. L'eau à faible salinité agirait comme un déclencheur de métamorphose ainsi que comme une ligne directrice pour la migration de ces larves vers la zone supérieure et les marées serviraient de moyens de transport pour entrer avec succès dans la rivière (Olii et al., 2017 ; Huisman et al., 2016). Tandis que chez *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*, les post-larves sont probablement attirées par les



eaux douces se déversant en mer, bien que cela soit encore à déterminer, elle serait liée à la nouvelle lune et aux fortes pluies de La Réunion (Delacroix, 1987 ; Keith et al., 1999 ; Hoareau, 2005). Les individus peuvent rester plusieurs mois en mer avant d'avoir le signal. En effet, au sein d'un même épisode de colonisation, le temps passé en mer par les individus de *S. lagocephalus* peut varier considérablement (Hoareau et al., 2007b). Cela permet probablement à l'espèce de bénéficier d'une large fenêtre pour trouver les conditions climatiques et écologiques propices à la colonisation des cours d'eau. Les post-larves (PLO) se regroupent dans les embouchures des rivières avant de remonter les rivières jusqu'aux milieux de vie des adultes (Keith et al., 2008).

Déroulement de la métamorphose

L'entrée en rivière correspond à la phase de recrutement larvaire au cours de laquelle, les post-larves vont se métamorphoser en juvéniles (Shen and Tzeng, 2002 ; Keith, 2003). Cette métamorphose se fait sous le contrôle des hormones thyroïdiennes. Elle se caractérise chez les Sicydiinae, par la formation d'une ventouse puissante qui résulte de la fusion des nageoires pelviennes (Taillebois et al., 2011). La pigmentation et les écailles apparaissent progressivement. La nageoire caudale, fourchue dans l'Océan, s'arrondit en rivière. Le crâne est réorganisé et la bouche migre d'une position terminale à inférieure (Keith et al., 2008 ; Taillebois et al., 2011). La métamorphose des structures d'alimentation est vitale pour la survie du poisson une fois qu'il pénètre dans l'eau douce (Schoenfuss et al., 1997). La modification de la bouche et la structure de la dentition s'accompagne également de celle du système digestif (Tomihama, 1972 ; Schoenfuss et al., 1997). Les post-larves doivent passer d'un mode de nutrition planctonique (copépodes) à un mode de nutrition benthique où elles vont « brouter » le substrat (Bielsa et al., 2003). Ces transformations monopolisent tout le calcium disponible dans le corps du poisson, au détriment de sa croissance (Shen and Tzeng, 2002). Une fois la transformation terminée, les post-larves de *Sicyopterus* sont capables de franchir des cascades en utilisant leurs nageoires pectorales, leur ventouse pelvienne et alternativement avec leurs lèvres pour franchir des obstacles (Blob et al., 2006 ; Schoenfuss and Blob, 2007 ; Keith et al., 2008).



La description complète des différents stades de développement de *A. commersoni* n'a pas encore été réalisée. La distinction entre post-larves et juvéniles/adultes se fait, à l'heure actuelle, au travers de la pigmentation des individus : les individus non pigmentés sont qualifiés de post-larves, alors que les individus pigmentés sont qualifiés de juvéniles (Valade and Hoarau, 2017) (Figure 3.2.1.14).



Figure 3.2.1.14 : 1) Post-larve de *A. commersoni* lors de l'arrivée en eau douce (longueur totale = 16,7 mm +/- 1,4 mm) ; 2) Juvénile de *A. commersoni* 41 jours après recrutement (Photos : Hydrô Réunion).

À La Réunion, Keith et al. (2008) ont pu caractériser l'évolution de la métamorphose chez *S. lagocephalus* et ses stades post-larvaires pendant la recolonisation de la rivière. Les résultats montrent que la réorganisation du crâne et la transformation des nageoires pectorales sont une partie des premières transformations majeures qui ont lieu moins de deux semaines après l'entrée en eau douce. Le début de la métamorphose expliquerait pourquoi le taux de croissance n'augmente pas alors que la nourriture côtière est disponible, car toute l'énergie serait allouée aux transformations plutôt qu'à la croissance (Lord et al., 2010 ; Keith et al., 2008).

Le stade post-larvaire 0 (PLO) est caractérisé par le début de la transformation morphologique nécessaire à l'arrivée en eau douce, la ventouse est déjà formée et des écailles commencent à apparaître (Keith et al., 2008). Cette étape se déroule en eau salée et les individus acquièrent les capacités physiologiques et morphologiques nécessaires au démarrage de la métamorphose et de la colonisation de l'environnement adulte (compétence) (Hoareau, 2005 ; Murphy and Cowan, 2007). La durée de cette étape est inconnue, variant probablement selon les conditions hydrologiques et climatiques, ces dernières devant être favorables à la



migration vers le cours d'eau. Cette étape est terminée lorsque les larves entrent dans l'estuaire (Keith et al., 2008). Les durées respectives de L1, L2 et PL0 sont inconnues.

Les individus développent leurs capacités d'osmorégulation dans les 48 heures qui suivent le recrutement (PL1) et débutent la colonisation du cours d'eau (Keith et al., 2008) (Figure 3.2.1.15). Entre 2 et 14 jours, les post-larves (PL2) commencent à se pigmenter, la bouche migre en position inférieure et les nageoires pectorales ont fini de se transformer (Keith et al., 2008 ; Taillebois et al., 2011) (Figure 3.2.1.15). Au stade juvénile (J1, puis J2) les individus acquièrent les caractéristiques morphologiques définitives des adultes, en termes de transformation crânienne, de pigmentation et de reprise de la croissance somatique (Figure 3.2.1.15).

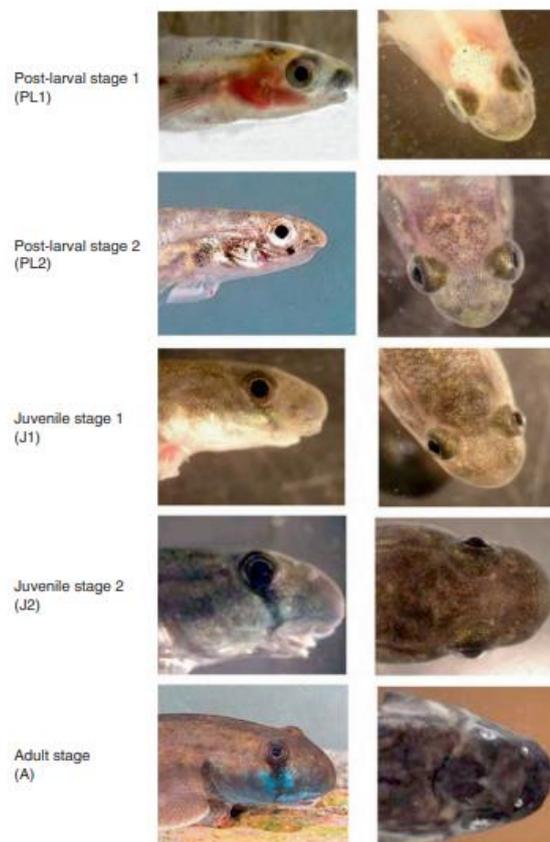


Figure 3.2.1.15 : Stades post-larvaire, juvénile et adulte de *Sicyopterus lagocephalus* (Keith et al., 2008 ; photos : P. Keith et ARDA).

f) La migration des post-larves

Stratégie de migration

Ces regroupements près du rivage sont définis comme la pré-colonisation. Ils ont une fonction d'anti-prédateur et de recherche de nourriture (Pitcher and Parrish, 1993). Pendant la migration les principaux prédateurs incluraient des prédateurs en eau libre tels que *Kuhlia sp.*



et des prédateurs embusqués comme *Eleotris sp.* (Kinzie, 1992 ; Kido, 1996 ; Keith et al., 2002a). Ce comportement n'est présent que chez les post-larves et ne se produit jamais chez les juvéniles ou les adultes. Chez *L. concolor*, les post-larves ne nagent pas en bancs, alors que chez *A. guamensis* elles nagent par paire, en banc monospécifique ou en banc mixte de 30 à 100 individus (Tate, 1997). Dans la région Indo-Pacifique, les post-larves de *S. lagocephalus* se déplacent seules ou en petit banc individuel ou mixte de 30 à 100 individus, selon les îles concernées : des mouvements massifs de « bichiques » (un nom local pour les post-larves) à La Réunion (Delacroix, 1987 ; Keith et al., 1999), des bancs plus petits à Tahiti (Keith et al., 2002a) et encore plus petits en Nouvelle-Calédonie (Keith et al., 2002b ; Marquet et al., 2003 ; Lord and Keith, 2008). Pour accéder aux rivières, les post-larves (PLO) choisissent de nager près du rivage, où le courant est plus faible et peut même être inversé (c'est-à-dire un contre-courant) avec la marée ou la houle. Certaines post-larves se déplacent face au courant et grimpent d'une roche à l'autre à l'aide de leur ventouse. D'autres peuvent atteindre des eaux douces après avoir traversé les fissures dans les roches, évitant ainsi les turbulences (Tate, 1997).

À La Réunion, la migration des post-larves des cabots bouche ronde se définit par des mouvements massifs de « bichiques » (un nom local pour les post-larves) (Delacroix, 1987 ; Keith et al., 1999).

Saison de migration des post-larves

L'arrivée en eau douce des gobies est souvent associée aux fortes précipitations (Delacroix, 1987 ; Keith, 2003). L'apport en eau douce semble déclencher la migration vers les terres. Même les rivières intermittentes qui coulent seulement après les cyclones attirent les post-larves (Delacroix and Champeau, 1992). En outre, ce processus est généralement influencé par le cycle lunaire ; il est donc généralement synchronisé sur de courtes périodes, avec des remontées en masse (Delacroix, 1987 ; Hoareau, 2005 ; Bell, 2009), en effet elles ont généralement lieu durant les jours précédant la nouvelle lune à La Réunion (Delacroix, 1987 ; Keith et al. 1999 ; Hoareau, 2005). Cette profusion périodique de post-larves au niveau des embouchures constitue une ressource exploitée par des pêcheries traditionnelles (Aboussouan, 1969 ; Blanco, 1956 ; Delacroix and Champeau, 1992 ; Bell, 1999 ; Hoareau, 2005). Bien que les post-larves soient de petites tailles, les captures annuelles pouvaient



atteindre plusieurs tonnes dans certaines zones, comme à La Réunion (Aboussouan, 1969 ; Delacroix and Champeau, 1992).

A La Réunion, l'arrivée en eau douce de *S. lagocephalus* s'étend sur toute l'année avec une plus forte abondance durant les périodes de nouvelle lune lors de la saison chaude, de d'août à décembre, période reconnue plus favorable pour la pêche de ces post-larves (Lagarde and Grondin, 2012 ; Borie et al., 2021). Il semblerait que les lunes de janvier et février sont également favorables mais la pêche serait plus difficile en raison de la hauteur d'eau (Lagarde and Grondin, 2012). En outre, la migration massive des post-larves de *S. lagocephalus* à Tahiti a été observée également durant l'été austral de décembre à janvier (Keith et al., 2002a, 2006b). Les post-larves de *C. acutipinnis* arrivent dans les rivières de l'île de La Réunion toute au long de l'année avec des pics majeurs de juillet à décembre (Lagarde and Grondin, 2012 ; Borie et al., 2021). L'arrivée des post-larves de *A. commersoni* est étendue tout au long de l'année avec deux principales périodes, entre septembre et janvier avec une forte fréquence d'observation et entre mai et juin dans une moindre mesure (Lagarde and Grondin, 2012). Comparée aux espèces tropicales de gobies Sicydiinae, *S. japonicus* à Wakayama, au Japon, qui est une espèce de région tempérée, migre vers l'eau douce qu'en été, probablement en raison des changements saisonniers marqués de facteurs tels que la température (Iida et al., 2009 ; Watanabe et al., 2014). Néanmoins, il peut y avoir une variabilité de période de recrutement entre les zones tempérées et sub-tropicales pour une même espèce, c'est le cas pour cette dernière, le pic de recrutement à Taïwan a lieu en mai (Shen and Tzeng, 2008), mais le recrutement dans l'estuaire a lieu presque toute l'année sauf pendant l'été (juillet à août) (Watanabe et al., 2014).

À La Réunion, l'arrivée en eau douce des post-larves de la première espèce de cabot bouche ronde (*S. lagocephalus*) s'étend essentiellement d'août à décembre. Celle de la seconde espèce de cabot bouche ronde (*C. acutipinnis*) de juillet à décembre (Lagarde and Grondin, 2012 ; Borie et al., 2012). La loche des sables (*A. commersoni*) présente une arrivée en eau douce de septembre à janvier avec une forte fréquence d'observation et de mai à juin dans une moindre mesure (Lagarde and Grondin, 2012).

Taille des post-larves lors de la migration

Les différentes mesures de la taille des post-larves de gobies amphidromes réalisées par Keith et al. (2006b) en Polynésie française et en Nouvelle-Calédonie indiquent une longueur allant



de 13 à 16 mm de longueur standard (de l'extrémité de la bouche jusqu'à la base de la queue, SL) pour les *Lentipes*, *Stenogobius*, *Awaous* et *Eleotris*, et de 23 à 25 mm pour *Sicyopterus*. Ces mesures sont similaires à celles effectuées à Hawaï (Tate et al., 1992). Concernant *S. lagocephalus*, certaines différences de la taille des post-larves à la colonisation ont été enregistrées entre les régions. Les longueurs totales (de l'extrémité de la bouche à l'extrémité de la nageoire caudale, TL) pour *S. extraneus*, synonyme de *S. lagocephalus* aux Philippines (Watson et al., 2000), varient entre $25,9 \pm 0,7$ mm (Manacop, 1953). Un inventaire des rivières de Mayotte (Hoareau et al., données non publiées 2004) a mis en évidence des post-larves d'une TL d'environ 28 mm. Tandis que dans le Pacifique au niveau de l'archipel de Vanuatu, Lord et al. (2010) ont montré une TL de $26,2 \pm 0,4$ mm. Ces TL se rapprochent de celles des individus de La Réunion, en effet Teichert et al. (2016) ont indiqués des TL comprises entre 26,5 à 37 mm ce qui est similaire à celles de Hoareau et al. (2007a) de $32,7 \pm 1,1$ mm. Ces différences de taille entre les régions suggèrent au moins 2 hypothèses : (1) une divergence des schémas de croissance entre des différentes régions et / ou (2) une forte divergence dans la durée de la phase larvaire entre les régions. Par conséquent, les post-larves de La Réunion auraient une croissance plus rapide et / ou une dispersion plus longue, suggérant des origines éloignées (Hoareau et al., 2007a). La TL des post-larves de *S. lagocephalus* est supérieure à celle de *C. acutipinnis* avec des tailles comprises entre 20 et 25 mm (Hoareau et al., 2007b). Ces différences seraient liées à une croissance plus faible de *C. acutipinnis* (Hoareau et al., 2007b). Chez *A. commersoni*, les individus présentent une forte variabilité de taille : de 10 à 24 mm (Lagarde and Grondin, 2012). Au cours des mois de plus fort recrutement, la taille au recrutement est de 16 mm en moyenne (Peuget and Serre, 2015). Elle est comparable aux tailles observées dans différentes conditions de recrutement chez *A. guamensis* : 17,0 mm (Smith and Smith, 1998), et entre 13,9 et 14,8 mm (Radtke et al., 1988).

Les tailles des post-larves au moment de leur arrivée à La Réunion sont de : de 26,5 à 37 mm pour la première espèce de cabot bouche ronde (*S. lagocephalus*) (Teichert et al., 2014), de 20 à 25 mm pour la seconde espèce de cabot bouche ronde (*C. acutipinnis*) (Hoareau et al., 2007b) et de 10 à 24 mm pour la loche des sables (*A. commersoni*) (Lagarde and Grondin, 2012).

Relation entre âge et taille lors de la migration

L'âge au moment de la migration en eau douce des trois espèces correspond à la durée de vie larvaire énoncée précédemment dans la partie d) de 3.2.1.3. En effet, les post-larves ont été



capturées aux embouchures de rivières au moment de leur arrivée en eau douce (Hoareau et al., 2007b ; Teichert et al., 2012).

Comme souligné chez d'autres espèces amphidromes (Bell et al., 1995 ; Radtke et al., 2001 ; Maeda et al., 2007 ; Teichert et al., 2012) et marines (Searcy and Sponaugle, 2000 ; Shima and Findlay, 2002 ; Sponaugle and Pinkard, 2004), la taille et la durée de la phase larvaire pélagique sont positivement corrélées pour les post-larves de *S. lagocephalus* recueillies dans la rivière Saint-Étienne, ce qui montre que la migration n'est pas directement liée à la taille ou à l'âge. Ces post-larves arrivent en eau douce tout au long de l'année, la durée de la phase larvaire pélagique et la taille sont fortement liées à la date d'éclosion, montrant que l'effet saisonnier serait la principale composante de la variabilité intraspécifique de la taille. Les post-larves les plus jeunes et les plus petites ont éclos en novembre/janvier et arrivent en eau douce en mars/mai, tandis que les plus anciennes et les plus grandes ont éclos en juin/août et arrivent en eau douce en janvier/mars Teichert et al. (2014 pelagic larval). En effet, la croissance des larves est fortement liée à la durée de la phase larvaire pélagique et aux conditions environnementales. Teichert et al. (2014) ont montré que lorsque la température de surface de l'eau est élevée, les post-larves de *S. lagocephalus* présentent une croissance plus rapide, une durée de migration océanique plus courte et des tailles au moment de leur arrivée en eau douce plus petites et inversement lorsque la température de surface est basse. La corrélation taille et âge a également été montrée chez *C. acutipinnis* par Teichert et al. (2012). En outre, la variabilité de ces deux traits de vie serait dépendante du moment de l'éclosion, si elle a lieu en été, la taille est plus réduite et les individus plus jeunes que si le moment de l'éclosion se produit en hiver (Teichert et al., 2012).

g) La colonisation de l'habitat

Une fois en rivière, les post-larves migrent vers l'amont, vers les habitats des adultes : il s'agit de la phase de colonisation (Tabouret et al., 2012). Les mécanismes de synchronisation et de direction nécessaires au succès de la migration en amont restent pour la plupart inconnus.



Capacité de franchissement



Figure 3.2.1.16 : Vue de la ventouse formée par les nageoires pectorales chez *S. lagocephalus* (photo : Ocea Consult’).

Dans la famille des Gobiidae, les nageoires pelviennes sont fusionnées pour former un disque pelvien. Dans la sous-famille des Sicydiinae, le disque forme une ventouse à l’abdomen. Leur ventouse ainsi que leurs nageoires pectorales bien développées leur permettent d’accéder rapidement aux cours d’eau supérieurs (Keith, 2003). Il y a différents modes d’escalade (Blob et al., 2019). *S.*

lagocephalus se fixe alternativement au substrat avec sa ventouse pelvienne et sa bouche pour grimper, avec de courtes périodes de repos lorsque la ventouse pelvienne adhère au substrat. Ceci est similaire au mode « inching » décrit dans une autre espèce de *Sicyopterus* à Hawaï (Schoenfuss and Blob, 2003). En revanche, *C. acutipinnis* n'utilise pas sa bouche, sa méthode consiste en des périodes de nage intense à fortes ondulations axiales (frétillement), entrecoupés de temps de pause pendant lesquels le poisson reste fixé sur le substrat à l'aide de son disque pelvien (Blob et al., 2006). Semblable à *S. lagocephalus*, *C. acutipinnis* procède à des périodes de repos mais celles-ci sont plus fréquentes et plus longues. Ce mode d’escalade « power-burst » a été décrite chez d'autres gobies amphidromes des genres *Awaous* et *Lentipes* à Hawaï (Schoenfuss and Blob, 2003 ; Blob et al., 2006) et du genre *Sicydium* en Dominique (Schoenfuss et al., 2011). À La Réunion, une différence marquée de performance en escalade a été observée, à la fois expérimentalement et sur le terrain, car *S. lagocephalus* est capable de franchir des obstacles plus raides beaucoup plus rapidement que *C. acutipinnis* (Lagarde et al., 2018, 2020 ; Blob et al., 2019). Les meilleures performances d'escalade de *S. lagocephalus* pourrait être un facteur expliquant sa colonisation de nombreuses rivières des îles tropicales par rapport à *C. acutipinnis*. En outre, la proportion de juvéniles de *S. lagocephalus* pouvant escalader les premiers obstacles est plus élevée que celle de *C. acutipinnis*, ainsi la probabilité de colonisation réussie dans de nombreux habitats situés en amont des obstacles est plus élevée pour *S. lagocephalus* (Lagarde et al., 2018).





Figure 3.2.1.17 : Vue des nageoires pelviennes soudées chez *C. commersoni* (photo : Ocea Consult').

Les capacités de franchissement d'*A. commersoni* n'ont pas encore été spécifiquement étudiées. *A. guamensis*, outre ses capacités de nage, dispose d'une capacité d'escalade sur substrat humide. Comme *C. acutipinnis*, le type d'escalade chez cette espèce est « power-burst » (Blob et al., 2006). À Hawaï, *A. guamensis* franchit des chutes pouvant atteindre une vingtaine de mètres (McRae, 2007). À

La Réunion comme à Mayotte, *A. commersoni* est observée en aval des premières chutes naturelles ainsi qu'en aval des obstacles anthropiques pluri-métriques. Ces observations tendraient à établir que *A. commersoni* a de plus faibles capacités de franchissement par rapport à *A. guamensis*, mais, compte tenu de sa morphologie, l'espèce pourrait franchir des obstacles par escalade (Figure 3.2.1.17). La caractérisation des capacités de franchissement de *A. commersoni* devra être menée à partir de tests en laboratoire et d'observations in-situ (Valade et al., 2018).

Habitat préférentiel

Les deux espèces de cabot bouche ronde sont des espèces dites rhéophiles. Les adultes de *S. lagocephalus* vivent essentiellement dans les zones rapides, avec de fortes contraintes hydrauliques et une granulométrie de gros diamètre (blocs, pierres, cailloux, dalle) (Tron, 2003 ; Keith et al., 2006a ; Faivre et al., 2020). Les préférences d'habitat semblent évoluer avec l'âge du poisson ; les plus jeunes affectionnent les zones avec un courant moins important et des hauteurs d'eau plus faibles (vitesse de 90 à 112 cm.s⁻¹ ; hauteur d'eau de 10 à 20 cm.s⁻¹ ; substrat de type bloc ; Lasserre, 1991), les individus les plus âgés recherchent les zones les plus rapides (de 1,12 à 1,56 m/s ; Lasserre, 1991), de plus grande profondeur (20-40 cm) avec un substrat un peu plus gros (bloc ou rocher) (Tron, 2003 ; Keith et al., 2006a). Plus récemment, Faivre et al. (2020) ont confirmé que l'espèce affectionne des vitesses élevées avec un optimum aux alentours de 0,8 m/s. *C. acutipinnis* affectionne des contraintes hydrauliques élevées ainsi que des vitesses élevées, avec un optimum aux alentours de 0.5 m/s. Dans une seconde mesure, ce taxon se retrouve davantage dans les zones peu profondes (< 30 cm) (Faivre et al., 2020).



Tandis que *A. commersoni* est une espèce dite limnophile. Faivre et al. (2020) ont montré qu'elle affectionne les zones à faibles contraintes hydrauliques et vitesses peu élevées (< 0,2 m/s) associées à une granulométrie fine (sable et gravier). Cependant, ce taxon se retrouve davantage dans des gammes de profondeurs plutôt faibles (< 1 m), aussi bien en zone de berge que dans le chenal principal. Ces préférences seraient attribuées à la recherche de conditions favorables en termes de contraintes hydrauliques, vitesse et granulométrie, qui se retrouvent en zone de bordure peu profonde dans les cours d'eau à forte énergie mais aussi bien en berge qu'en chenal dans des cours de moindre énergie. Les espèces du genre *Awaous* colonisent les substrats de faible granulométrie (Rayner et al., 2008 ; Donaldson et al. 2013 ; Faivre et al., 2020). Ce type de substrat meuble offre la possibilité aux individus de s'enfouir lorsqu'il n'est pas colmaté (Pusey et al., 2004). Les avis d'experts locaux valident ce comportement déjà observé chez *A. commersoni*. Les préférences d'habitat de l'espèce accentuent l'importance des zones aval et intermédiaire pour son développement (Valade et al., 2019).

À La Réunion les deux espèces de cabot bouche ronde (*S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*) sont des espèces rhéophiles c'est-à-dire qu'elles affectionnent des habitats turbulents ou lotiques souvent associés à une granulométrie de gros diamètre (Tron, 2003 ; Keith et al., 2006a ; Faivre et al., 2020). Tandis que *A. commersoni* est une espèce dite limnophile c'est-à-dire qu'elle affectionne les habitats lentiques souvent associés à une granulométrie fine (Valade et al., 2019 ; Faivre et al., 2020).

Distribution

À l'échelle de l'île la présence des juvéniles de cabots bouche ronde s'expliquerait par la distribution inégale des précipitations, en effet les post-larves colonisent préférentiellement la côte nord-ouest que la côte sud-est. Ces précipitations engendrent des débits plus élevés (Robert, 1986 ; Keith et al., 2006a) qui influeraient sur l'attraction des rivières pour les post-larves marines (Delacroix and Champeau, 1992).

À l'échelle d'un cours d'eau, une distribution selon la classe d'âge des individus est observée, le nombre d'adultes augmente en s'éloignant de l'embouchure tandis que le nombre de juvéniles diminue (Balon and Bruton, 1994 ; Keith et al., 2002a, 2008 ; Teichert et al., 2014 habitat selection). Cette distribution a été observée en Polynésie Française (Keith et al., 2002a), dans l'archipel des Comores (Balon and Bruton, 1994) et à La Réunion (Keith et al.,



2008 ; Teichert et al., 2014 habitat selection). Cette migration pourrait être un processus graduel et est également observée chez d'autres espèces amphidromes (Yuma et al., 2000 ; McDowall, 2008 ; Tamada, 2009). Les pressions induites par les prédateurs pourraient influencer cette ségrégation spatiale, par exemple les espèces du genre *Kuhlia* peuvent être abondantes dans les cours d'eau inférieurs, en dessous du premier obstacle mais absentes au-delà. Cette limitation de mouvement de prédateurs pourrait affecter la distribution des autres espèces (Schoenfuss and Blob, 2007). Néanmoins, puisque les espèces de cabots bouche ronde sont des espèces rhéophiles, le principal facteur de distribution est le type d'habitat et de substrat (Tabouret et al., 2012). En effet, en Micronésie, Nelson et al. (1997) ont supposé que la corrélation positive entre la densité de *Sicyopterus* et la proportion de substrat dur serait le résultat du régime alimentaire de ces espèces herbivores. L'importance de la couverture végétale le long des berges serait aussi un facteur important. Nelson et al. (1997) ont montré que la densité de poisson était plus importante dans la zone où la couverture végétale était faible, ce qui induisait le développement d'une couverture algale dans les rivières et de ce fait une source de nourriture plus importante pour les gobies. Par ailleurs, il est possible que la lumière puisse jouer un rôle dans la propagation des couleurs iridescentes des mâles (Keith, 2003).

De telle ségrégation spatiale, n'a pas été relevée pour *A. commersoni* du fait de sa capacité de franchissement réduite, sa distribution étant limitée dans les zones aval (Valade et al., 2019). Néanmoins, cela n'exclut pas une ségrégation par classe de taille à une échelle plus petite. Des observations récentes indiquent la nécessité de maintenir une couverture végétale suffisante sur les berges afin de maintenir une température fraîche et pour produire suffisamment d'eau et de nutriments pour les espèces omnivores comme *A. commersoni*. Comprendre le rôle des deux facteurs (densité/couverture végétale, densité/substrat dur) est la première étape pour mieux appréhender les facteurs des habitats qui sont importants pour les gobies amphidromes, et pour pouvoir prédire l'impact écologique d'éventuelles perturbations ou changements environnementaux (Tabouret et al., 2012).

Régime alimentaire

Chez les gobies d'eau douce, il existe divers régimes alimentaires, certains sont carnivores, d'autres omnivores, psammivores ou encore herbivores. En général, le régime alimentaire change entre les stades larvaire et juvénile. Le changement le plus important est observé chez



les Sicydiinae herbivores. En effet chez les deux espèces de cabot bouche ronde, d'importants changements s'opèrent au niveau de la bouche et de la dentition durant la métamorphose. Les post-larves passent d'un mode de nutrition planctonique (copépodes) à un mode de nutrition benthique où elles vont « brouter » le périphyton sur le substrat (Bielsa et al., 2003). L'apparition de dents prémaxillaires adaptées au raclage du périphyton est typique du genre *Sicyopterus*. Le périphyton est une communauté complexe de microbiotes (algues, champignons, bactéries, animaux, détritiques organiques et inorganiques) qui sont attachés à divers substrats (Wetzel, 1983).

Les contenus stomacaux des post-larves, juvéniles et des adultes de *S. stimpsoni* ont été étudiés par Julius et al. (2005) et Sherwood and Nishimoto (2005) pour inventorier le périphyton ingéré par cette espèce. Une dominance de diatomées est relevée avec des taxons représentatifs des communautés marine et planctonique chez les post-larves, et des taxons représentatifs des communautés benthiques d'eau douce chez les juvéniles et les adultes. Les diatomées benthiques trouvées chez les juvéniles et les adultes représentent plusieurs genres qui vivent dans une gamme de conditions environnementales restreinte. Ces diatomées croissent pendant une période spécifique du développement de la communauté benthique dans les cours d'eau. Ceci suggère un comportement alimentaire hautement spécialisé largement dépendant d'un renouvellement perpétuel du périphyton benthique lui-même régulé par les cycles hydrologiques des rivières insulaires (Julius et al., 2005 ; Lefrançois et al., 2010). À La Réunion, la biomasse et la composition biochimique du périphyton ont été étudiées pendant un an dans trois cours d'eau. Les résultats ont montré que les conditions nutritionnelles nécessaires au développement des individus étaient plus favorables pendant la saison sèche. La disponibilité de la nourriture était fortement affectée par les crues, en particulier pendant les événements hydrologiques exceptionnels (ex : cyclones) (Bielsa et al., 2003). Malgré ces conditions nutritionnelles défavorables dues aux perturbations hydrologiques, les poissons poursuivent leur reproduction qui coïncide avec la période des grandes précipitations estivales. La diminution significative des réserves lipidiques, qui indiquent une détérioration des conditions de l'individu, est influencée par la période des crues (Bielsa et al., 2003).

Fizsimmons et al. (2003) ont montré qu'à Hawaï, *S. stimpsoni* conservait des « jardins » de périphyton à la surface de larges cailloux et rochers dans des cours d'eau rapides. Les patches



sont surtout localisés dans le courant principal d'un cours d'eau à la surface et sur les côtés supérieurs de substrats larges et durs qui offrent une vue dégagée pour les mâles territoriaux (Fizsimmons et al., 2003). Ce comportement de « jardinage » existe chez les genres *Sicydium*, *Sicyopterus*, *Cotylopus* et *Stiphodon* (Keith, 2003).

A. Commersoni est omnivore : ce poisson se nourrit d'algues, de débris, de vers, de gastéropodes et de crustacés (Keith et al., 2006a). Il semblerait que ce soit une espèce psammivore c'est-à-dire qui se nourrit d'organismes vivants dans les sédiments sableux (obs. FDAAPPMA de La Réunion, 2020). Le régime alimentaire reste toutefois mal connu. D'autres espèces du genre *Awaous* sont omnivores : *A. guamensis* (Kido et al., 1993 ; Sorensen and Hobson, 2005), et *A. acritosus* qui se nourrirait principalement d'algues, mais ingère également de grandes quantités de sable, consommant ainsi involontairement des débris et des matières animales (Martin et al., 2021). Les espèces du genre *Awaous* ont une préférence pour les débris végétaux et les algues qui représentent plus de 80 % du poids sec de leur régime alimentaire. Chez *A. guamensis*, le régime est complété par des insectes aquatiques voire des insectes terrestres capturés occasionnellement (Kido et al., 1993). L'espèce *A. acritosus* est classée comme algivore et détritivore sur la base des contenus de tubes digestifs (Stoffels, 2013). Kido et al. (1993) ont montré que *A. stamineus* présente des modifications de régime alimentaire à la suite de l'introduction d'insectes exotiques à Hawaï. En effet les résultats indiquent qu'*A. stamineus* dépend toujours principalement des algues d'eau douce. Cependant, la proportion d'insectes aquatiques dans le régime alimentaire est passée d'environ 6 % à près de 13 %.

3.2.2. Les Mugilidae

3.2.2.1. Généralités

La taxonomie et la nomenclature de la famille des Mugilidae ne sont pas encore terminées, selon les révisions les plus récentes, 14 à 25 genres sont reconnus valides (Durand et al., 2012 ; Durand and Borsa, 2015 ; Xia et al., 2016) avec environ 79 espèces (Fricke et al., 2020). Elle est largement répartie, et ses espèces se trouvent principalement dans les eaux côtières marines et saumâtres de toutes les mers tropicales et tempérées (Thomson, 1966). Du fait de leur capacité à résister à des variations importantes de salinités (euryhalins), ils sont observés en eau douce. Certaines espèces y passent l'essentiel de leur vie (Quignard and Farrugio, 1981 ; Keith et al., 2006a), et sont dites diadromes.



À La Réunion, quatre espèces de Mugilidae sont observées dont une en eau douce appartenant au genre *Agonostomus* (Keith et al., 2006a). Ce genre regroupe les espèces diadromes distribuées dans les îles tropicales d'Amérique et d'Afrique de l'Est (Kenny, 1995). Trois espèces sont identifiées, avec *Agonostomus monticola* présente dans le Nord et le centre du continent américain ainsi que dans la mer des Caraïbes (Lim et al., 2002 ; Monti et al., 2010), *Agonostomus catalai* présente à Madagascar et sur l'île d'Anjouan aux Comores où elle est devenue très rare (Keith et al., 2006a), et *Agonostomus telfairii* présente dans le SOOI comprenant La Réunion (Keith et al., 2006a).

Il est à noter que le genre a longtemps été négligé dans les études systématiques et biogéographiques (McMahan et al., 2013) et ce n'est que récemment, sur la base de preuves moléculaires, que Durand et al. (2012) ont suggéré de scinder le genre *Agonostomus* en deux, de ressusciter le genre *Dajaus* pour l'espèce américaine (*Dajaus monticola*), et de laisser le genre *Agonostomus* pour les deux espèces de l'océan Indien, *A. telfairii* et *A. catalai* (Durand, 2015).

Les mullets d'eau douce peuvent être affectés par la dégradation de l'habitat, la pollution et les barrages ou d'autres obstacles à la migration (Matamoros et al., 2009). À La Réunion, c'est un poisson très apprécié par les pêcheurs récréatifs et l'espèce subit une pression de pêche relativement importante (Tabouret et al., 2012 ; Valade et al., 2019).

3.2.2.2. L'espèce de mullet d'eau douce présente à La Réunion : *Agonostomus telfairii* (Bennett, 1832)



Figure 3.2.2.1 : Photographie de *Agonostomus telfairii*

Noms vernaculaires : fairy mullet (Anglais), mullet enchanteur (Français), chitte (Créole, Réunion)

Code TAXREF : 418900

Observations taxonomiques : Distinction spécifique avec *A. catalai* (Comores) douteuse

Description

A. telfairii a un corps allongé et une tête convexe (Figure 3.2.2.1). Sa bouche est munie de trois à huit séries de petites dents plus ou moins cachées dans la



muqueuse. Les lèvres sont développées surtout la supérieure. La première nageoire dorsale est formée de 4 rayons épineux et la seconde d'un rayon épineux et de huit rayons mous. Tandis que la nageoire anale porte deux rayons épineux et 10 rayons mous et la nageoire caudale est tronquée. Il y a 41 à 42 écailles le long de la ligne latérale et 11 en série transversales sur le pédoncule caudal. C'est un poisson au dos brunâtre-verdâtre, avec les flancs et le ventre argentés (Keith et al., 2006a). *A. telfairii* peut atteindre une taille maximale de 44 cm (Valade et al., 2019). Chez les Mugilidae, les femelles sont généralement plus grandes que les mâles (Vazzoler, 1996). Ce serait le cas chez *A. monticola*, en effet l'une des catégories les plus courantes de dimorphisme sexuel chez les poissons serait la variation de la taille corporelle (Eljaiek and Diaz, 2012).

Répartition géographique

A. telfairii est observé dans le SOOI à Madagascar, Maurice, La Réunion, Mayotte, aux Comores et aux Seychelles (Figure 3.2.2.2) (Keith et al., 2006a ; Eschmeyer et al., 2016).

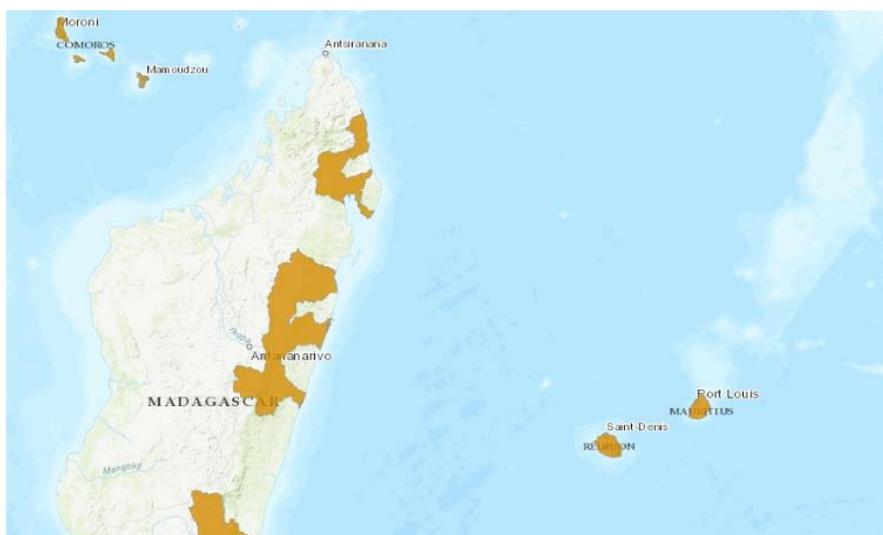


Figure 3.2.2.2 : Carte de l'UICN de la répartition globale de *Agonostomus telfairii* (UICN, 2020).

À La Réunion, les observations de l'espèce se font essentiellement sur les rivières des Roches, de l'Est et des Marsouins (Figure 3.2.2.3). C'est sur cette dernière que les individus matures sont essentiellement observés (Valade et al., 2019).





Figure 3.2.2.3 : Carte de la répartition de *Agonostomus telfairii* sur l'île de La Réunion (Valade et al., 2019).

Statut de conservation

Le statut de conservation de *A. telfairii* à l'échelle internationale est « préoccupation mineure » (UICN, 2020) car l'espèce est présente dans de nombreuses îles du SOOI. Il semblerait qu'à Madagascar les sous-populations soient relativement stables, par ailleurs elles sont peu étudiées dans les autres sites de son aire de répartition. Les auteurs suggèrent que l'espèce pourrait souffrir d'un déclin de son habitat, mais en absence de données il n'y a pas les preuves d'un déclin de la population (UICN, 2020). Néanmoins à La Réunion, l'espèce a été étudiée. Sur la liste rouge française et à partir de donnée locale, l'espèce est classée « en danger » d'extinction (UICN France, 2010). Plus récemment ce même statut à l'échelle locale a été défini, du fait d'une aire de distribution très restreinte et de la taille très réduite de sa population y compris la population de géniteurs sur l'île (Valade et al., 2019). La pêche de l'espèce est autorisée en seconde catégorie d'avril à janvier avec 4 individus/jour/pêcheur d'une taille minimale de 23 cm.

À La Réunion, le chitte (*A. telfairii*) est classé « en danger » d'extinction, compte tenu d'une aire de distribution restreinte et d'une taille de population réduite (Valade et al., 2019).



3.2.2.3. Cycle biologique et écologie de l'espèce de mullet d'eau douce présente à La Réunion



Figure 3.2.2.4 : Photographie de *Agonostomus monticola*. **Noms vernaculaires** : Mountain mullet (Anglais), Mulet des montagnes (Français). **Code TAXREF** : 53462

La biologie et l'écologie des mullets d'eau douce du genre *Agonostomus* sont peu documentées et leurs phases migratoires ne font pas toujours consensus (Cruz, 1987 ; Phillip, 1993 ; Marcy et al., 2005 ; McDowall, 2007 ; Kreutzenberger et al., 2019). Il n'existe pas de bibliographie relativement exhaustive et appliquée sur *A. telfairii* dans le SOOI. Ainsi, la synthèse des connaissances sur cette espèce se fera majoritairement grâce aux connaissances acquises sur *A. monticola* (Figure 3.2.2.4) qui est un poisson répandu de la Caroline du Nord au

Venezuela, en passant par les Antilles (Smith and Kwak, 2014a). Le long du versant du Pacifique, il a été observé de la Californie à l'Équateur (Matamoros et al., 2009 ; Miller et al., 2009 ; McMahan et al., 2013 ; Smith and Kwak, 2014a).

a) De la catadromie à l'amphidromie

Le type de diadromie de *A. monticola* serait un exemple de l'ambiguïté de la distinction entre catadromie et amphidromie selon la description de Myers (1949). La distinction entre ces deux schémas migratoires réside dans l'ampleur des déplacements des adultes pendant la saison de reproduction. S'ils migrent vers l'Océan, ils sont catadromes, sinon ils sont amphidromes (Smith and Kwak, 2014a). D'après Smith and Kwak (2014a) les preuves des migrations de reproduction vers les cours inférieurs des rivières sont anecdotiques, indirectes et rares (Anderson, 1957 ; Nordlie, 1981 ; McDowall, 1988 ; Phillip, 1993 ; Winemiller and Ponwith, 1998 ; Eljaiek and Diaz, 2012). Phillip (1993) et Winemiller and Ponwith (1998) ont trouvé des femelles matures dans l'estuaire mais pas en eau douce. Cependant, la taille des échantillons dans les deux études était réduite. Nordlie (1981) n'aurait pas échantillonné durant toute la saison de reproduction et n'aurait pas réellement évalué l'état de reproduction. Eljaiek and Diaz (2012) ont montré qu'avec une salinité nulle, les spermatozoïdes étaient inactifs, mais leur échantillon ne se composait que de trois individus. Anderson (1957) a trouvé des post-larves d'*A. Monticola* en mer, à une distance considérable de la source d'eau douce la plus proche possible, mais n'a jamais observé d'adultes en mer et en train de se reproduire. S'il a



conclu que les modèles observés étaient compatibles avec un cycle catadrome, ils étaient également cohérents avec un cycle amphidrome pouvant inclure une phase de dispersion larvaire marine (McDowall, 1988 ; Keith, 2003), qui était mal comprise à l'époque (Smith and Kwak, 2014a). En effet, aucun chercheur n'avait documenté les schémas de dispersion des adultes en utilisant une méthode directe.

Smith and Kwak (2014a) ont alors suivi les mouvements spatiaux de *A. monticola* par une méthode de capture-recapture et radio-téléométrie. En outre, Frotté et al. (2020) ont montré par l'analyse de la microchimie des otolithes que l'espèce a une phase larvaire marine et une phase adulte d'eau douce. Ainsi, ils ont conclu que *A. monticola* n'était pas catadrome, ce qui a résolu toute ambiguïté liée à des spéculations indirectes antérieures basées sur des observations anecdotiques dans d'autres systèmes (Anderson, 1957 ; Nordlie, 1981 ; Phillip, 1993 ; Winemiller and Ponwith, 1998). Les schémas de déplacement observés et l'analyse des otolithes correspondent à un cycle de vie amphidrome (Smith and Kwak, 2014a ; Frotté et al., 2020). On peut alors suggérer que *A. telfairii* est amphidrome bien qu'il n'existe aucune observation de la reproduction des espèces du genre.

b) La Reproduction

Saison de reproduction

La reproduction de *A. monticola* se produit pendant la saison des pluies ou après la saison des pluies à Porto Rico, au Honduras, au Nord-Est du Venezuela et en Jamaïque (Erdman, 1977 ; Phillip, 1993 ; Aiken, 1998 ; Ribeiro and Villalobos, 2010 ; Eljaiek and Diaz, 2011). Des études sur les gonades ont indiqué une saison de reproduction unique et distincte (Phillip, 1993 ; Eljaiek and Diaz, 2011). La saison de reproduction serait alors associée à un fort débit fluvial (Manacop, 1953 ; Delacroix, 1987 ; Way et al., 1998) qui par la diminution du temps de transports des œufs pélagiques et non adhésifs, larves ou embryons, faciliterait leur dérive vers l'Océan (Breder and Rosen, 1966 ; Radtke et al., 1988). Il a été suggéré que si les œufs de mugilidés touchent les sédiments du fond, la survie et le développement des embryons peuvent en être affectés (Kuo et al., 1973). En outre, cette saison coïncide également avec des habitats marins productifs, offrant de bonnes conditions de croissance larvaire (Blaber, 1987 ; Whitfield et al., 2012).

On peut alors suggérer que la saison de reproduction de *A. telfairii* à La Réunion se déroulerait d'octobre à mai pendant la saison des pluies. En outre, cela est cohérent avec les observations



de recrues en fin de saison des pluies à La Réunion (Lagarde and Grondin, 2012) sous l'hypothèse que celles-ci retournent en rivière au bout d'environ six semaines (Cruz, 1987 ; Phillip, 1993).

À La Réunion, le chitte (*A. telfairii*) se reproduirait d'octobre à mai pendant la saison des pluies (Cruz, 1987 ; Phillip, 1993 ; Lagarde and Grondin, 2012).

Migration aval

Puisque *A. monticola* a longtemps été considéré comme catadrome, les auteurs suggéraient qu'il effectue des migrations vers l'embouchure des rivières pour se reproduire (Anderson, 1957 ; Phillip, 1993 ; Winemiller and Ponwith, 1998). Cependant, une étude des mouvements de ce poisson a été réalisée grâce à une méthode de marquage à Porto Rico sur deux saisons de reproduction, montrant ainsi que l'espèce serait assez sédentaire et que les probabilités estimées de déplacement de l'amont vers l'aval seraient minimales (Smith and Kwak, 2014a). En outre, une forte crue s'est déroulée pendant la saison de reproduction montrant ainsi que les poissons marqués ne restaient pas sur les cours inférieurs de la rivière (Smith and Kwak, 2014a). Smith and Kwak (2014b) et Frotté et al. (2020) ont utilisé la microchimie des otolithes pour quantifier la variation migratoire de *A. monticola*. Cette méthode a montré que l'espèce aurait un cycle amphidrome et qu'aucun adulte ne retournerait dans un milieu marin ou estuarien. Aucune étude n'a été menée sur *A. telfairii* pour déterminer son type de diadromie.

Taille à maturité sexuelle

La taille à maturité sexuelle de *A. monticola* a été estimée par différentes études. Phillip (1993) l'a estimée à 13,5 cm chez les femelles. Tandis que Aiken (1998) l'a estimée à 16,6 cm chez les femelles et 14,8 cm chez les mâles. Enfin, Eljaiek and Diaz (2011) l'ont estimée à 17,2 cm chez les femelles et 10,8 cm chez les mâles. Ces tailles à maturité sont considérées comme similaires selon Eljaiek and Diaz (2011). À partir de ces estimations, on peut considérer que la taille à maturité sexuelle de *A. telfairii* serait de 13,5 cm (Valade et al., 2019).

c) La fécondité

Les trois études citées précédemment ont également déterminé la fécondité de l'espèce et trouvé des valeurs proches. En effet, Phillip (1993) a trouvé des valeurs d'environ de 1 000 000 ovocytes pour 70 g de gonades, tandis qu'Aiken (1998) estime un nombre d'environ 340 000 ovocytes pour 25 g de gonades et Cruz (1987) a déterminé environ 300 000 ovocytes pour 75 g de gonades. Plus récemment, une fécondité de $23\,925 \pm 4\,581$ ovocytes/g de gonades avec



un diamètre moyen de $362 \pm 40 \mu\text{m}$ (Eljaiek and Diaz, 2011). Cette étude a également exposé que la fécondité serait liée à la taille de la femelle (Eljaiek and Diaz, 2011).

d) Phase larvaire

Après la reproduction, les œufs fécondés (généralement de 0,6 à 0,9 mm de diamètre) et les larves des mugilidés dériveraient passivement avec le plancton marin (Thomson, 1966 ; Whitfield et al., 2012). La croissance des larves (*Mugil cephalus*) dépendrait des nutriments fournis par le sac vitellin, l'alimentation indépendante et la croissance ne commencerait que vers trois jours environ lorsque la bouche est formée (Kuo et al., 1973 ; James et al., 1983). À un âge d'environ 11 à 12 jours, les larves prennent une forme plus semblable à celle d'un poisson et acquièrent des capacités de nage soutenues qui faciliteraient à la fois une alimentation active et un déplacement dans le milieu marin (Whitfield, 2015).

Très peu d'études portent sur le stade larvaire des espèces du genre *Agonostomus*, et celles-ci concernent *A. monticola*. Bien que les stades marins aient été décrits, la taxonomie de ces stades précoces du cycle biologique prête à confusion (Anderson, 1957 ; Ditty et al., 2006). En effet, durant la phase marine les individus de *A. monticola* (Figure 3.2.2.5) ressembleraient à ceux de *Mugil Curema* et de *Mugil cephalus*.

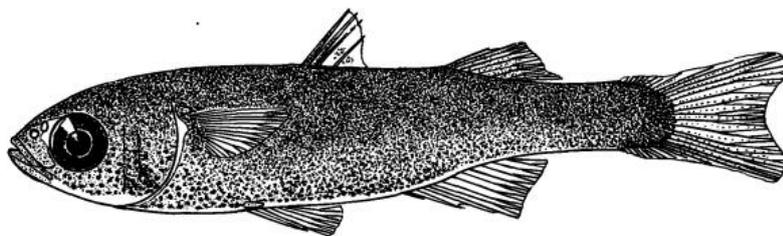


Figure 3.2.2.5 : Dessin de *Agonostomus monticola* capturé dans l'océan Atlantique (taille : 31,3 mm) (Anderson, 1957)

Cependant *A. monticola* aurait un corps plus mince et un pédoncule caudal plus long des deux autres espèces et se distinguerait par la présence d'écailles cténoïdes (Anderson, 1957). Une étude a été réalisée par Anderson (1957) qui a capturé 10 individus en mer au large des Bahamas et de la côte Sud-Atlantique des États-Unis. Les longueurs standards relevées étaient comprises entre 24,1 mm et 30,6 mm. Ditty and Shaw (1996) ont capturé 196 larves en mer



au nord du Golfe du Mexique avec des tailles standards de 3,6 à 25,5 mm. Anderson (1957) et Cruz (1987) ont émis l'hypothèse que la durée de la phase larvaire marine de l'espèce serait de quatre à six semaines. Tandis que les premiers stades d'*Agonostomus spp.* de l'océan Indien n'ont pas été décrits (Schmidt and McMullin, 2017).

e) La colonisation des juvéniles

L'arrivée en eau douce des juvéniles de l'espèce se ferait pendant la saison des pluies ou pendant la saison sèche (Anderson, 1957 ; Cruz, 1987 ; Philipp, 1993 ; Lim et al., 2002 ; Monti et al., 2010 ; Murcia and Alvarez, 2018) lorsqu'ils ont atteint une taille comprise entre 20 et 50 mm (LS) (Anderson, 1957). Au Nord-Est du Venezuela, les premières apparitions de juvéniles de 46 mm (longueur à la fourche) ont eu lieu trois mois après le pic de reproduction, soit à la fin de la saison des pluies (Philipp, 1993). En Martinique les alevins (25-30 mm) ont été également capturés en septembre dans l'embouchure durant la saison des pluies (Lim et al., 2002 ; Monti et al., 2010). De même, sur la côte Ouest d'Amérique Centrale les juvéniles colonisent les eaux douces pendant la saison des pluies (Murcia and Alvarez, 2018).

Tandis qu'à La Réunion, concernant *A. telfairii*, l'ARDA (Lagarde and Grondin, 2012) ont proposé malgré une faible occurrence, que les fortes fréquences d'observations d'arrivée des juvéniles se dérouleraient à la fin de la saison des pluies de mars à mai avec un recrutement potentiel durant toute la saison des pluies soit d'octobre à mai.

À La Réunion, l'arrivée en eau douce des juvéniles du chitte (*A. telfairii*) s'étendrait d'octobre à mai avec une plus forte fréquence d'observation de mars à mai (Lagarde and Grondin, 2012)

f) La colonisation de l'habitat

Capacité de franchissement

Les espèces du genre *Agonostomus* (*A. monticola*, *A. telfairii*, *A. catalai*) utiliseraient fréquemment leurs capacités de saut pour franchir un obstacle (Kreutzenberger et al., 2019). Un comportement de saut a été observé chez *A. monticola* pour des juvéniles de taille comprise entre 4 et 10 cm, en Martinique et Guadeloupe (Voegtlié and Valade, obs. pers. 2013) ainsi que pour des adultes à La Réunion (taille comprise entre 15 et 20 cm) (Voegtlié and Valade, obs. pers. 2008) (Kreutzenberger et al., 2019). Des observations complémentaires menées en 2014 et en 2017 sur les prises d'eau en Guadeloupe ont permis de noter des sauts de 30 à 70 cm pour des poissons de taille estimée entre 10 et 30 cm (Robert, 2015).



Les subadultes et adultes (taille comprise entre 10 et 25 cm) peuvent également dévaler lors des crues cycloniques et auraient ensuite tendance à être amenés à franchir des obstacles pour recoloniser les tronçons amont des cours d'eau (Smith and Kwak, 2014a ; Kreutzenberger et al., 2019). Kreutzenberger et al. (2019) suggèrent que ces poissons seraient de très bons sauteurs et nageurs pouvant franchir, selon certaines configurations, des chutes dépassant un mètre. Néanmoins, la plupart des juvéniles sont en partie bloqués ou ralentis dès 20 cm de chute et ne peuvent pas franchir des obstacles de plus de 0,5 m.

Habitat préférentiel

Les espèces du genre *Agonostomus* sont essentiellement présentes dans des faciès d'écoulement de type rapide, radier, plat courant et pools pour les grands individus (Tabouret et al., 2012). En effet *A. monticola* coloniserait les zones rapides des cours d'eau, les faciès d'écoulement de type rapide, radier, plat courant et dans des zones d'eau plus profondes pour les grands individus (Lim et al., 2002 ; Monti et al., 2010). Murcia and Alvarez (2018) ont montré la présence de l'espèce dans le chenal principal et dans les rivières affluentes à basse altitude dans des habitats caractérisés par des températures de l'eau élevées, de fortes concentrations en oxygène dissous, des zones larges et profondes avec une vitesse de courant élevée. En outre, l'espèce préférerait les zones avec un substrat composé de blocs et gravier ainsi que les sites entourés de forêts et de petites zones agricoles où la qualité de l'eau est stable. A contrario, l'espèce n'était pas présente dans les sites caractérisés par des températures plus basses, une faible concentration en oxygène dissous, dans des zones étroites et peu profondes. Le substrat de ces zones d'absence était essentiellement composé de limon et de sable, et elles étaient entourées de zones urbaines, de cultures de canne à sucre et d'arbres épars (Murcia and Alvarez, 2018).

Concernant *A. telfairii* à La Réunion, son habitat préférentiel serait très similaire à celui de *A. monticola*. En effet, il affectionnerait les fosses de chute et les zones de rapides des cours d'eau. Il serait présent en pleine eau dans les zones amont des rivières où le cours d'eau est parsemé de seuils rocheux difficilement franchissables et de vasques plus profondes. Il serait exigeant en oxygène (Keith et al., 2006a). Récemment, Faivre et al. (2020) ont montré que *A. telfairii* préférerait les zones intermédiaires au sein de la section de cours d'eau avec des compositions granulométriques hétérogènes, constituées de granulométries accessoires fines (cailloux, graviers, sables). Ces caractéristiques semblent indiquer qu'il s'agit d'une espèce



nécessitant une mosaïque d'habitats diversifiée, en lien avec sa biologie (nourrissage, repos) (Faivre et al., 2020).

À La Réunion, le chitte (*A. telfairii*) coloniserait une mosaïque d'habitats diversifiée nécessaires pour s'alimenter et se reposer (Faivre et al., 2020). Il affectionnerait un habitat lotique (chutes et rapides) riche en oxygène (Keith et al., 2006a) situé en zone intermédiaire des cours d'eau avec une granulométrie hétérogène (Faivre et al., 2020).

Distribution

Selon le stade de croissance, il y a des différences de distribution chez les individus des espèces diadromes. En effet, les juvéniles et les adultes ne se retrouvent pas dans le même type d'habitat. Cette distribution selon le stade de croissance est observée chez *A. monticola*. Murcia and Alvarez (2018) ont montré que l'espèce n'est présente qu'en basse altitude (19-137 m) et qu'aucun individu n'est observé au-delà de 325 m d'altitude au Salvador. Ils ont également mis en avant un modèle de structure de taille et d'abondance, avec des poissons de taille supérieure et moins abondants aux altitudes plus élevées, et de nombreuses classes de tailles avec une abondance plus importante aux altitudes plus basses (Murcia and Alvarez, 2017, 2018). Selon McDowall (2008) cette répartition spatiale de la structure par âge et de la taille de la population chez les poissons diadromes est souvent lié à l'altitude. À basse altitude on retrouve un large éventail d'individus d'âges et de tailles différents, tandis qu'en altitude plus élevées, les individus de taille inférieure ont tendance à être moins abondant voire absents (McDowall, 2008). Dans les portions de rivière influencées par la salinité marine, il semblerait que cela serait dû à l'augmentation de leur capacité d'osmorégulation au cours de leur développement (Zydlewski and Wilkie, 2013). Les adultes ont une plus forte capacité d'osmorégulation (Lucas and Baras, 2001) leur permettant ainsi de coloniser une plus large gamme d'habitats (Koutrakis, 2015). Cependant, cette hypothèse ne peut pas s'appliquer aux rivières de La Réunion, car la salinité décroît rapidement dès les premiers mètres de cours d'eau (Comm. pers. Pierre Valade, 2021).

Murcia and Alvarez (2018) ont également montré que l'utilisation des terres joue un rôle important dans la distribution de *A. monticola*. En effet les poissons étaient observés dans des zones entourées de forêts dans une aire naturelle protégée et dans des cours d'eau traversant de petites agricultures où la qualité de l'eau serait stable, mais ils étaient absents dans les zones de cultures de canne à sucre et dans les zones urbaines associées à une



mauvaise qualité de l'eau (Hernández et al., 2010). La déforestation peut avoir des effets néfastes sur l'ichtyofaune dulcicole (Brejão et al., 2017).

Régime alimentaire

A. monticola est un poisson omnivore et opportuniste (Phillip, 1993 ; Torres and Lyons, 1999), les volumes en insectes et en végétaux seraient similaires chez les adultes. Cependant dans certaines localités les insectes sont majoritaires (Loftus et al., 1984 ; Cruz, 1987 ; Aiken, 1998 ; Phillip, 1993 ; Torres and Lyons, 1999), ceux-ci sont aquatiques, mais aussi terrestres expliquant l'abondance des poissons dans des eaux claires et moins turbulentes (Cruz, 1987 ; Ribeiro and Villalobos, 2010). Néanmoins, *A. monticola* peut aussi consommer d'autres types d'aliments comme des crevettes, des fruits et des algues (Philip, 1993).

Il y aurait des changements ontogéniques en termes de quantité et qualité des aliments consommés, au fur et à mesure de la croissance avec un régime alimentaire essentiellement insectivore (90%) pour les juvéniles vers une consommation plus élevée de végétaux pour les adultes (42% insectes, 22% autres proies animales, 36% végétaux) qui s'accompagne d'un allongement de l'intestin (Ribeiro and Ureña, 2009).

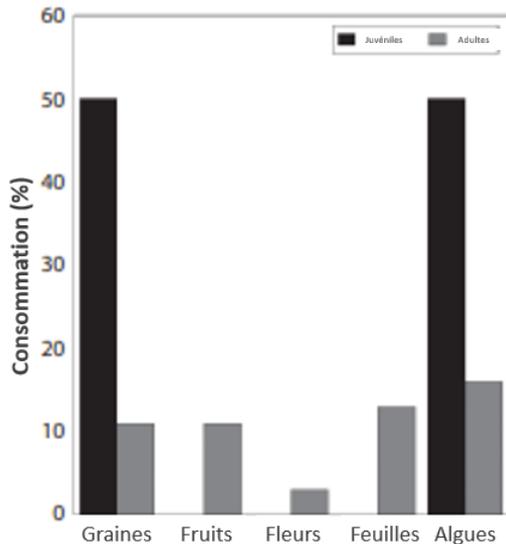


Figure 3.2.2.6 : Histogramme illustrant la variation ontogénique des types de végétaux consommés chez *A. monticola* (Cotta-Ribeiro and Molina-Ureña, 2009)

En outre, la composition des végétaux évolue également, les juvéniles se nourriraient exclusivement de feuilles et d'algues (50%) tandis que les adultes consommeraient en quantité similaire des feuilles, des fruits, des graines et des algues (Figure 3.2.2.6) (Ribeiro and Ureña, 2009). En outre, des études ont montré une variation saisonnière de la proportion d'aliments consommés, la proportion d'animaux domine celle des végétaux pendant la saison des pluies, et inversement pendant la saison sèche où la consommation de végétaux notamment

d'algues augmente (Philip, 1993 ; Torres and Lyons, 1999). Cette variation saisonnière du régime alimentaire pourrait s'expliquer par la disponibilité des types de ressource alimentaire et permet l'exploitation d'un large éventail de ressources qui pourrait minimiser les effets de



la pénurie d'une ressource ou de la compétition avec d'autres espèces (Philipp, 1993). Ribiero and Ureña (2009) ont montré que les ressources allochtones sont plus importantes que les ressources autochtones. Ces résultats soulignent l'importance de la conservation de la végétation riveraine des cours d'eau dans les écosystèmes tropicaux pour des espèces qui seraient opportunistes comme *A. monticola* (Ribiero and Ureña, 2009).

Aucune étude du régime alimentaire de *A. telfairii* n'a été réalisée, selon Keith *et al.* (2006a) il serait surtout herbivore et brouteur d'algues, mais se nourrirait également de petits invertébrés et de détritiques organiques.

4. Les crustacés indigènes des eaux douces de La Réunion

Les crustacés retrouvés dans les eaux douces des milieux insulaires tropicaux présentent un cycle de vie amphidrome (Bauer, 2013). Le réseau hydrographique de La Réunion abrite une dizaine d'espèces de crustacés décapodes. Les principales espèces indigènes appartiennent à deux familles : les Atyidae (quatre espèces) et les Palaemonidae (cinq espèces dont *M. hirtimanus*, endémique des Mascareignes et soupçonnée d'être éteinte), et à la super-famille des Grapsoidea (quatre espèces dont *Varuna litterata* retrouvée dans les zones côtières jusqu'au cours inférieur des rivières tandis que les trois autres sont uniquement observées aux embouchures) (Keith *et al.*, 2006a ; Baglan *et al.*, 2020 ; Gargominy *et al.*, 2020). Ces nombres d'espèces peuvent être amenés à évoluer car des espèces ont récemment été observées notamment chez les Grapsoidea pour lesquelles les identifications sont en cours (Baglan *et al.*, 2020).

Cette étude se concentre uniquement sur deux espèces, l'une de la famille de Atyidae et l'autre de la famille des Palaemonidae.

4.1. Les Atyidae

4.1.1. Généralités

La famille des Atyidae (De Haan, 1849) contient 42 genres avec au moins 469 espèces (De Grave and Fransen, 2011) et un genre éteint *Delclosia* du Crétacé inférieur (Rabadá, 1993 ; De Grave *et al.*, 2009). Selon Von Rintelen *et al.* (2012) il est nécessaire qu'une révision taxonomique de cette famille soit réalisée.

Les Atyidae sont présentes dans les eaux douces tropicales et tempérées sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique (De Grave *et al.*, 2008). Cette famille est caractérisée



par la présence de chélicèdes (pattes munies de griffes) alimentaires uniques, qui se terminent par des soies et sont utilisées pour capturer la matière en suspension (De Grave et al., 2008). L'écologie des Atyidae est assez diversifiée et des études reconnaissent leur rôle important dans les réseaux trophiques des cours d'eau dans les habitats tropicaux (Pringle et al., 1993 ; Crowl et al., 2001 ; March and Pringle, 2003 ; Mantel and Dugeon, 2004 ; Yam and Dudgeon, 2006 ; De Grave and Fransen, 2011 ; Novak et al., 2017a ; Oeding et al., 2020).

Les crevettes tropicales d'eau douce représentent une ressource halieutique importante dans les cours d'eau continentaux (Powell, 1983 ; Almeida et al., 2010 ; Boguhe et al., 2011), ainsi que sur les îles tropicales telles que les îles Fidji, la Polynésie française et Madagascar (Kiener, 1963 ; Holthuis, 1980).

Dans les milieux insulaires tropicaux, la majorité des crevettes d'eau douce sont des espèces migratrices amphihalines. Elles sont amphidromes (Figure 4.1.1) (Bauer, 2013). Par conséquent, ces espèces peuvent subir des effets considérables en cas de perturbation de la continuité écologique (Freeman et al., 2003 ; Greathouse et al., 2006). En outre, elles sont sensibles à la pollution aux métaux lourds (A. Kumar et al., 2010a ; A. Kumar et al., 2010b) et aux pesticides (Mensah et al., 2011), ce qui en fait des organismes indicateurs de la qualité du milieu (Koji et al., 2017).

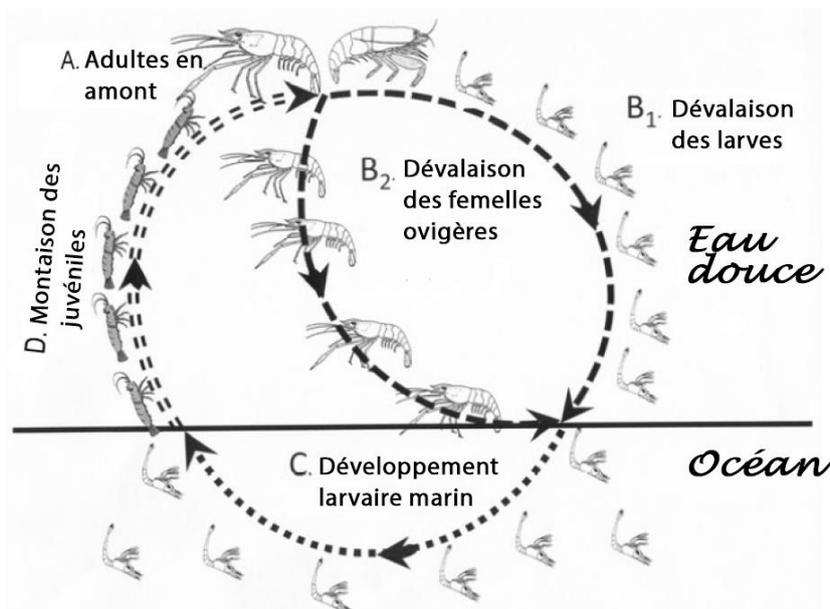


Figure 4.1.1 : Cycle de vie amphidrome des crevettes d'eau douce : les adultes vivent et se reproduisent en amont en eau douce. Les femelles libèrent les larves soit en les relâchant dans le courant du cours d'eau (dérive), soit en migrant vers l'aval (dévalaison) pour les faire éclore dans l'Océan. Après le développement larvaire en mer, les post-larves et les juvéniles arrivent en eau douce et migrent en amont (montaison) vers l'habitat d'eau douce adulte (Bauer, 2013).



4.1.2. Les espèces d'Atyidae présentes à La Réunion

À La Réunion, cinq espèces de la famille des Atyidae sont observées dans les cours d'eau et les plans d'eau (Keith et al., 2006a ; Valade et al., 2019). Quatre d'entre elles sont indigènes et sont appelées localement « chevaquines » :

- La crevette bouledogue (*Atyoida serrata* (Bate, 1888)) qui est une espèce connue des îles du SOOI d'où elle serait endémique (Keith et al., 2006a) ;
- *Caridina natalensis*, De Man, 1908 anciennement confondue avec *C. longirostris* (H. Milne Edwards, 1837) selon Mazancourt et al. (2019a), qui est présente aux Comores (Anjouan, Mohéli), Mayotte, Seychelles, Maurice, à Madagascar et en Afrique du Sud. L'espèce était auparavant présente à La Réunion (Costa, 1980 ; Kiener and Duchochois, 1981) mais semble désormais absente malgré les vastes prospections qui y sont faites depuis.
- La caridine serratulée (*Caridina serratirotris* (De Man, 1892)) également observée dans l'Indo-Pacifique (Keith et al., 2006a) ;
- La caridine type (*Caridina typus* (Milne Edwards, 1837)) dont la répartition s'étend dans l'Indo-Pacifique. Elle aurait disparue de l'île Rodrigues suite aux sécheresses survenues dans les années 1970 ayant entraîné la disparition des rivières (Keith et al., 2006a).

La « Red Cherry » (*Neocaridina heteropoda* var. *Red*) est également présente à La Réunion néanmoins celle-ci a été introduite. L'espèce a été signalée en 2017 sur le site du Groupe Espèces Invasives Réunion (GEIR).

Les chevaquines sont traditionnellement pêchées au filet à La Réunion. L'espèce principalement visée est *A. serrata*, les autres espèces sont considérées comme des prises accessoires. Elles sont soumises à des pressions de braconnage notamment l'empoisonnement, mais aussi à l'altération du débit des rivières comme l'assèchement des embouchures de certaines rivières de l'île (DEAL, 2011) qui peut avoir un impact considérable sur la population (Benstead et al., 1999).

Cette étude concerne *A. serrata* car c'est la plus fréquente à La Réunion en termes de linéaire de cours d'eau colonisé (Biotope, 2019). En outre, les densités de l'espèce peuvent ponctuellement dépasser plusieurs milliers d'individus pour 100m² (Biotope, 2019).



4.1.3. La chevaquine (ou crevette bouledogue) : *Atyoida serrata* (Spence Bate, 1888)



Noms vernaculaires : koros shimp (Anglais), crevette bouledogue (Français), chevaquine (Créole, Réunion)

Code TAXREF : 418785

Description

La crevette bouledogue (*A. serrata*) a un corps allongé et comprimé latéralement, ses yeux sont bien développés (Figure 4.1.3.1). Son rostre est légèrement dirigé vers le bas, ne présente pas de dents sur sa face

Figure 4.1.2 : Photographie de *Atyoida serrata*

dorsale mais sa face ventrale en présente deux à quatre. Les péréiopodes sont dépourvues d'exopodites, mais les première et deuxième paires (P1 et P2) possèdent des chélicères adaptés morphologiquement à la filtration de l'eau. *A. serrata* peut être translucide à une couleur gris bleu avec des petits points rouges à violets. La taille des mâles est inférieure à celle des femelles, avec un maximum de 3,5 cm et 5,1 cm respectivement (Hoarau et al., 2019). En outre, chez les grands mâles il y a absence d'éperon sur le mérus de la troisième paire de pattes (Keith et al., 2006a). Les femelles ont un abdomen plus large offrant un abri pour les œufs, à l'image d'autres Atiyidae (Nazari et al., 2003 ; Anastasiadou and Leonardos, 2008 ; Almeida et al., 2010 ; Accioly et al., 2013 ; Hoarau and Courtecuisse, 2019).

Répartition géographique

A. serrata est observée dans le SOOI, dans l'archipel des Comores, l'archipel des Mascareignes et en Afrique de Sud (Keith et al., 2006a ; Coke, 2018) (Figure 4.1.3.2). Wilgen et al. (2020) considère que le statut de l'espèce demeure inconnu en Afrique du Sud, car son histoire et sa voie d'introduction ne sont pas connues. Sa présence aux Seychelles n'a pas été confirmée (Gerlach, 2011). En effet, sa distribution géographique n'est pas encore établie et il subsiste un manque de connaissances (UICN, 2013).



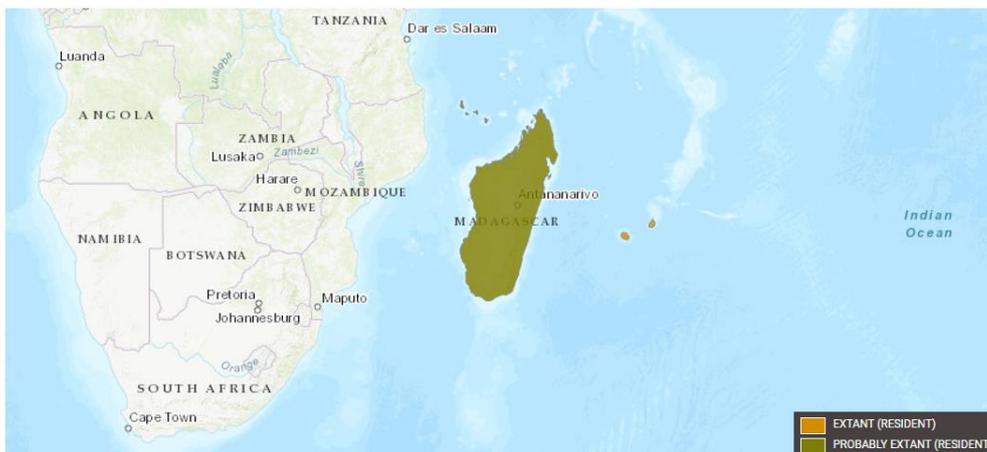


Figure 4.1.3 : Carte de l'UICN de la répartition globale de *Atyoida serrata* (UICN, 2020).

À La Réunion, *A. serrata* est observée sur la quasi-totalité des bassins versants de l'île jusqu'au cours supérieur des rivières (Keith et al., 2006a ; Valade et al., 2019 ; Office de l'Eau Réunion) (Figure 4.1.3.3). Cependant, les stocks d'individus matures se concentrent principalement sur les rivières Langevin et Saint-Denis, et dans une moindre mesure sur les rivières Sainte-Suzanne, du Mât, des Marsouins et la ravine Saint-Gilles (Valade et al., 2019).

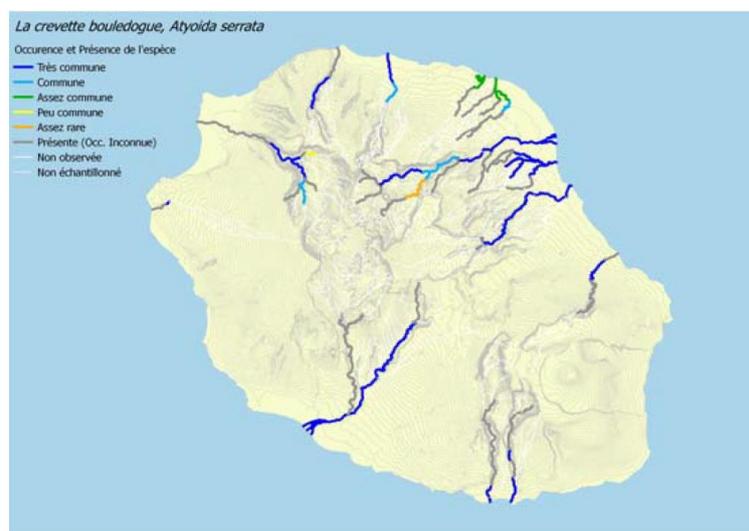


Figure 4.1.4 : Carte de la répartition de *Atyoida serrata* sur l'île de La Réunion (Valade et al., 2019).

Statut de conservation

À l'échelle internationale, le statut de conservation de *A. serrata* est « préoccupation mineure » (UICN, 2013). Selon les auteurs, malgré un manque de connaissances sur l'écologie



et l'habitat de l'espèce, elle ne serait pas menacée compte tenu de sa large répartition et en l'absence de toute menace majeure connue (IUCN, 2013). Cependant, à l'échelle nationale elle est classée « quasi-menacée » car sa zone d'occurrence est restreinte à des îles du SOOI et qu'il y a diminution et/ou modification de son habitat (IUCN France, 2010). Valade et al. (2019) attribue à l'espèce le même statut à l'échelle locale car sa zone d'occupation est de 2000 km² et que 80% des individus reproducteurs ne sont répartis que dans 2 localités. La pêche de l'espèce est autorisée en seconde catégorie pendant l'hiver austral (d'avril à novembre) avec un quota journalier par pêcheur de ½ litre.

À La Réunion, la chevaquine (*A. serrata*) est classée « quasi-menacée », compte tenu d'une aire de distribution restreinte et d'une répartition des individus reproducteurs dans un nombre de sites réduits (Valade et al., 2019).

4.1.4. Cycle biologique et écologie de l'espèce du genre *Atyoida* présente à La Réunion

Les connaissances sur le genre *Atyoida* sont peu documentées et les différentes études qui traitent de ce genre se concentrent majoritairement sur la distribution altitudinale des espèces souvent associée à leur macro-habitat (Faivre et al., 2020 ; Hoarau et al., 2019 ; Goldstein, 2016 ; Pratiwi et al., 2016 ; Riney, 2015 ; Grandgirard et al., 2014 ; Larned et al., 2003 ; Leberer and Cai, 2003 ; Fossati et al., 2002 ; Buden et al., 2001).

En effet, au-delà du bassin du SOOI avec *A. serrata*, il n'y a que trois autres espèces de ce genre à travers le Pacifique :

- *A. pilipes* (Newport, 1947) présente au Vanuatu, aux Fidji, aux Samoa, à Futuna et dans l'archipel des Marquises (Lorang et al., 2020).
- *A. tahitensis* (Stimpson, 1860) présente aux îles Cook et en Polynésie française aux archipels des Australes, des Gambier et de la Société (Lorang et al., 2020).
- *A. bisulcata* (Randall, 1840) présente à Hawaii (Lorang et al., 2020).

Cependant, parmi les quatre espèces du genre, seule *A. bisulcata* n'apparaît pas dans le référentiel taxonomique TAXREF v.14.0 (Garmony et al., 2020) amenant ainsi à la conclusion que la taxonomie de celle-ci n'est pas encore résolue.



a) La reproduction

Mode de reproduction

Chez les Caridae, qui sont un infra-ordre de crustacés décapodes contenant la majorité des crevettes, il existe divers systèmes sexuels. Le gonochorisme (sexes séparés) est le mode de reproduction le plus courant, et la protandrie (changement de sexe) peut se produire chez de nombreuses espèces (Bauer, 2006). Le changement de sexe a lieu au cours de la croissance de l'animal : à la naissance c'est un mâle et à mesure que la taille du corps augmente il devient une femelle (Bauer, 2000, 2006).

Hoarau et al. (2019a) ont réalisé une étude sur *A. serrata* sur la rivière Langevin dans le Sud de La Réunion. Ils ont montré que les mâles dominent la population pour les tailles inférieures à 28,8 mm, et les femelles pour les tailles supérieures. Chez *A. pilipes*, les mâles dominent également dans les classes de petites tailles (Chace, 1983). Ce dimorphisme de taille crée un sexe ratio de taille spécifique, et l'évolution du sexe ratio en fonction de la taille s'expliquerait selon certains auteurs par le fait que les espèces soient protandres hermaphrodites mais cette hypothèse ne peut être validée que par l'observation de la présence de stades intermédiaires (Alonso-Reyes et al., 2010), par l'élevage (Espinoza-Fuenzalida et al., 2008) ou par l'étude du développement des gonades (Okuthe et al., 2004). Il s'avère que chez *A. serrata*, Hoarau et al. (2019a) n'ont observé aucune atrophisation de l'appendice masculin, néanmoins une perte brutale de l'appendice ne serait pas exclue. En outre, la mue de maturité aurait lieu chez les individus de 25 à 30 mm et aucune femelle ne portait de trace d'un appendice passé. Les auteurs ont émis l'hypothèse que l'espèce serait gonochorique à dimorphisme marqué, rejetant ainsi l'hypothèse de la protandrie strict (Hoarau et al., 2019a).

Saison de reproduction

La saison de reproduction des Atyidae aurait lieu, ou augmenterait, généralement pendant la saison chaude et humide (Idrisi and Salman, 2005 ; Dhaoudi-Hassen et al., 2006 ; Hoffmann and Negreiros-Franzoso, 2010 ; Zare et al., 2011 ; Rocha et al., 2013 ; Hoarau, 2018 ; Hoarau et al., 2019a). En effet, la période de reproduction dans la famille des Atyidae s'est avérée continue dans de nombreuses études (Hart, 1981 ; Benzie and De Silva, 1988 ; De Silva, 1990 ; Galvão and Bueno, 2000 ; Martínez-Mayén and Román-Contreras, 2000 ; Buden et al., 2001 ; Idrisi and Salman, 2005 ; Yam and Dodgeon, 2005 ; Leuven et al., 2008 ; Almeida et al., 2010 ; Han et al., 2011 ; Hoarau et al., 2019a ; Souza de Ballos et al., 2020). *A. serrata* se reproduirait tout au long de l'année avec une augmentation lors de l'été austral, de septembre à avril à La



Réunion (Hoarau et al., 2019a). La reproduction des Caridae est influencée par des facteurs environnementaux (Bauer, 1992). La température serait le principal facteur expliquant le début de la reproduction (Idrisi and Salman, 2005 ; Yam and Dudgeon, 2005 ; Hoffman and Negreiros-Fransozo, 2010 ; Lopes et al., 2017 ; Hoarau, 2018). Cependant pour *A. serrata*, la durée du jour semblerait également exercer une influence et malgré les différences de températures entre les stations, la saison de reproduction a débuté en même temps (Hoarau et al., 2019a). Le débit des cours d'eau pourrait également être un facteur influençant le moment de la reproduction chez certaines espèces d'Atyidae (Couret, 1976 ; Galvão and Bueno, 2000 ; Hoffman and Negreiros-Fransozo, 2010 ; Souza et al., 2020). Néanmoins, à La Réunion, il s'avère que ce paramètre serait négligeable pour *A. serrata* sur la rivière Langevin (Hoarau et al., 2019a) et pour *C. serratirostris* sur la rivière des Marsouins (Hoarau, 2018). En effet, pour cette dernière, le débit de la rivière était variable au cours des mois où l'abondance des femelles ovigères était importantes (Hoarau, 2018).

À La Réunion, la chevaquine (*A. serrata*) se reproduirait toute l'année avec un pic de reproduction centré sur l'été austral de septembre à avril (Hoarau et al., 2019a).

Taille à maturité sexuelle

Lors de leur étude, Hoarau et al., (2019b) ont noté que la mue à maturité se réaliserait chez les individus de 25 à 30 mm. Dans l'échantillon qu'ils ont sexé, le plus gros mâle avait une taille de 33,5 mm, et parmi les femelles ovigères la plus petite avait une taille de 28 mm alors que la plus grande 47 mm. Leurs analyses ont permis de considérer la taille à maturité statistique des femelles à 32,6 mm, valeur où 50 % des femelles sont ovigères.

À partir d'analyses morphométriques, Hoarau et al. (2019b) ont mis en évidence un dimorphisme sexuel de taille et de forme chez *A. serrata*. Le second segment abdominal est proportionnellement plus grand chez les femelles que chez les mâles (hauteur, largeur, longueur pleurale), permettant aux femelles d'avoir une zone d'incubation (Hoarau et al., 2019b). Le développement plus important du pleura des femelles permettrait d'avoir une grande surface d'accueil des œufs (Almeida et al., 2010) et de garder les embryons à l'abri durant l'incubation (Nazari et al., 2003). Ce dimorphisme n'est visible que chez les individus de 20 à 35 mm, et chez les femelles il aurait pour objectif de les préparer à la première ponte



(Hoarau et al., 2019b). Les femelles de *A. serrata* ne seraient matures qu'à partir de 25 mm (Hoarau et al., 2019b). La taille à maturité des mâles n'a pas été définie.

b) La fécondité

La fécondité de *A. serrata* a été déterminée par Hoarau et al. (2019a), le nombre d'œufs variait de 271 œufs pour une femelle de 28 mm (LT) et 4 625 œufs pour une femelle de 47 mm (LT). À titre de comparaison avec d'autres Atyidae (Pillai, 2002 ; Herrera-Correal et al., 2013 ; Rocha et al., 2013) les auteurs ont qualifié sa fécondité de moyenne pour une crevette amphidrome (Hoarau et al., 2019b). En outre, chez *A. serrata* la fécondité serait positivement corrélée à la taille des femelles, ce qui serait également le cas chez d'autres espèces d'Atyidae (Pillai, 2002 ; Herrera-Correal et al., 2013 ; Rocha et al., 2013 ; Hoarau and Valade, 2017). Les grosses femelles produisent plus de larves et seraient également moins nombreuses dans les populations (Hart, 1981). Il existe également une distribution altitudinale des femelles reproductrices (Fossati et al., 2002 ; Hoarau et al., 2019a).

Au cours de l'incubation, la fécondité diminuerait chez différentes espèces de crevettes (Anger and Moreira, 1998 ; Herrera-Correal et al., 2013 ; Balasundaram and Pandian, 1982 ; Hoarau and Valade, 2017 ; Hoarau et al., 2019a). Ce phénomène serait négligeable sur *A. serrata* sur la rivière Langevin, les auteurs ont supposé que cela serait dû à la faible densité d'anguille marbrée (*Anguilla marmorata*) seul prédateur pouvant coloniser de façon significative ce bassin versant comportant des obstacles naturels à la continuité écologique dès l'embouchure (Hoarau et al., 2019b). Il semblerait que la perte de fécondité serait dû à l'évolution de la taille des œufs, en effet leur volume augmenterait au cours de leur développement (Hoarau et al., 2019b). Typique des espèces amphidromes, les œufs de *A. serrata* sont de petite taille (< 1 mm) (Hoarau et al., 2019). Néanmoins, contrairement aux espèces dulcicoles strictes, ils seraient plus nombreux et lors de l'éclosion auraient un stade de développement moins avancé (Anger et al., 2002 ; Bauer, 2011a, 2013). Ces caractéristiques confèreraient un gain énergétique dans milieu oligotrophe comme l'île de La Réunion (Keith et al., 2003 ; Hoarau et al., 2019b) et une amélioration du recrutement (Hoarau and Valade, 2017 ; Hoarau et al., 2019b).



c) La phase larvaire

Nécessité d'un environnement marin

Lorsque les œufs ont éclos, les larves des Atyidae doivent rejoindre l'Océan en un temps limité pour poursuivre leur développement (Cruz-Soltero and Alston 1992 ; Pillai, 2002 ; Bauer and Delahoussaye, 2008 ; Olivier et al., 2012), au débit elles dériveraient sous forme de zooplancton (Riney, 2015) et se nourriraient de phytoplancton (Magalhães and Walker, 1988 ; Nakahara et al., 2005 ; Heerbrandt and Lin, 2006). Si elles n'atteignent pas l'Océan, elles meurent en quelques jours maximum (Cruz-Soltero and Alston, 1992 ; Bauer and Delahoussaye, 2008 ; Olivier et al., 2012 ; Novak et al., 2016). En conséquence, une réduction du débit des cours d'eau due au changement climatique, à la canalisation ou aux barrages, pourraient entraver la dérive des larves vers l'Océan (Benbow et al., 2002).

Durant la phase marine chez les crevettes amphidromes, les larves sont soumises à l'influence des courants, celle-ci permet aux espèces de coloniser de nouveaux cours d'eau, néanmoins les populations peuvent être isolées à une échelle régionale (Zimmerman, 2009). Cependant, l'influence du courant est difficile à évaluer sur une espèce donnée, car la profondeur à laquelle les larves évoluent dans la colonne d'eau est inconnue (Mazancourt et al., 2019b). En outre, certaines espèces du genre *Caridina* se développeraient dans des eaux saumâtres (Yatsuya et al., 2013) et d'autres dans les eaux salées (Fujita et al., 2016), ce qui pourrait expliquer des différences de répartition (Mazancourt et al., 2019b). Kondo et al. (2021) ont montré que la température serait le facteur essentiel qui influe sur la survie des larves de trois espèces de *Caridina* en mer. Hoarau et al. (2019b) ont insisté sur le fait que la phase marine est difficile à étudier, ainsi la seule voie d'étude et d'action pour favoriser le retour et l'installation de nouvelles générations est l'augmentation de la production de larves de *A. serrata* à La Réunion. Chubb et al. (1988) ont émis l'hypothèse d'une « assurance naturelle » contre l'extinction chez ces espèces dont le recrutement sur les îles se produit à partir d'un bassin planctonique commun. Cependant, cette hypothèse est peu applicable à La Réunion car l'île est isolée des courants du SOOI, géographiquement et biogéographiquement (Castelin et al., 2013).

Développement larvaire et durée de la phase larvaire marine

La durée de la phase larvaire pélagique chez les organismes marins est un indicateur du potentiel de dispersion (Anger, 2001 ; Shanks, 2009). Des auteurs ont étudié le développement larvaire de certaines espèces d'Atyidae, et suggèrent qu'il y aurait différents



types de développement larvaire (Shokita, 1973, 1981 ; Hayashi and Hamano, 1984 ; Shy et al., 1987 ; Lai and Shy, 2009). Chez les espèces amphidromes, le développement est qualifié de « commun », caractérisé par des petits œufs et de 9 à 12 stades planctoniques (Lai and Shy, 2009). Pillai (2002) a montré que le développement larvaire de *C. longirostris* comprend huit stades zoés, un stade intermédiaire et un stade postlarvaire. Nakahara et al. (2007) ont décrit 9 stades zoés chez *C. typus*. La durée du développement larvaire est variable au sein du même genre et selon les espèces : 15 jours pour *C. longirostris* (Pillai, 2002), 34 à 46 jours pour *C. serratiostris* (Nakahara et al., 2005), 17 à 29 jours pour *C. typus* (Kondo et al., 2021), 21 jours pour *A. biscalata* (Couret and Wong, 1978) et 18 jours pour *A. serrata* (Bordage, 1908). Une variabilité intraspécifique du nombre de stades larvaires chez les Caridae a été observée et s'expliquerait par la quantité et la qualité des ressources alimentaires, les facteurs génétiques, la salinité et la température (Knowlton, 1974 ; Gore, 1985 ; Anger, 2001 ; Zeng et al., 2004 ; Quinn, 2016 ; Hamasaki et al., 2020).

La durée de la phase larvaire de la chevaquine (*A. serrata*) serait de 18 jours (Bordage, 1908).

d) La colonisation des juvéniles

Après la phase marine, les juvéniles rejoignent l'eau douce pour atteindre leur habitat de croissance et de reproduction (Hamano and Hayashi, 1992 ; Hamano et al., 2005 ; Bauer, 2013 ; Yatsuya et al., 2013). Novak et al. (2017a) ont montré que cette migration n'est pas une source de nutriments marins ou estuariens significative dans les grands fleuves, cependant ils suggèrent que dans les petits cours d'eau tropicaux elle pourrait être significative. Pour éviter la prédation par des poissons et des oiseaux, les crevettes sont actives essentiellement la nuit (Kikkert et al., 2009). C'est aussi pendant la nuit que les juvéniles migrent (Hamano and Hayashi, 1992 ; Benstead et al., 1999 ; Kikkert et al., 2009). Le facteur le plus important de cette migration serait l'intensité lumineuse très réduite la nuit (Bauer, 2013).

A. serrata coloniserait les eaux douces de La Réunion toute l'année, deux périodes de plus forte fréquence d'arrivée aux embouchures ont été identifiées : de février à avril et de septembre à novembre (Lagarde et al., 2012). Ce qui est en accord avec les observations de recrutement de Hoarau et al. (2019a) sur la rivière Langevin (Cf. paragraphe suivant). En outre, Borie et al. (2021) ont montré que l'espèce colonise les eaux douces de l'île durant la saison sèche de juin à novembre.



À La Réunion, l'arrivée en embouchure de la chevaquine (*A. serrata*) aurait lieu essentiellement durant la saison sèche, d'avril à novembre (Lagarde et al., 2012 ; Borie et al., 2021).

g) La colonisation de l'habitat

Colonisation des juvéniles

Le recrutement est définie ici comme l'arrivée de jeunes individus dans une population établie dans un bassin versant donné à une distance de plusieurs kilomètres de l'embouchure. Le recrutement de plusieurs espèces d'Atyidae serait lié à une diminution de débit (Bauer and Delahoussaye, 2008 ; Han et al., 2011 ; Kadjo et al., 2017). En effet, la faible vitesse d'écoulement de l'eau profite aux recrues en raison de la faible quantité d'énergie requise pour qu'elles se déplacent vers l'amont (Bauer, 2004, 2013). Cependant, Paschoal et al. (2016) ont observé un modèle inverse, avec un recrutement plus important lorsque le débit est plus élevé au Nord-Est du Brésil chez *Palaemon pandalaformis*. Étant donné, que la migration en amont des juvéniles se produit près des berges où la vitesse d'écoulement est faible (Bauer, 2013), les crues saisonnières ont probablement favorisé le recrutement de cette espèce (Paschoal et al., 2016). Novak et al (2017a) ont montré que le recrutement chez le genre *Caridina* était également lié à l'intensité lumineuse de la lune, la couverture nuageuse et la marée, suggérant qu'il y aurait plus de migrations durant les nuits plus éclairées lors des grandes marées dans le Nord de l'Australie. En outre, la turbidité pourrait également être un facteur favorisant la survie des juvéniles lors de leur migration du fait d'une réduction de la prédation (Hughes, 1992 ; Goudswaard et al., 2006 ; Han et al., 2011).

Une réduction trop importante du débit des cours d'eau due au changement climatique, à la canalisation ou aux barrages, pourraient entraver la dérive des larves vers l'Océan, restreindre le recrutement et dégrader l'habitat des Atyidae (Benbow et al., 2002) influençant ainsi la taille de la population, le succès reproducteur et la condition physique globale des espèces (Leberer and Nelson, 2001).

Hoarau et al. (2019b) ont montré sur la rivière Langevin, avec la présence de femelles ovigères toute l'année, des pics de recrutement de *A. serrata* observés : en juillet et en avril/mai sur la station la plus en aval, d'avril à juin sur la station intermédiaire, en juillet et mai/juin sur la station la plus en amont.



Le recrutement de *A. serrata* aurait lieu pendant la saison sèche de juillet à juin (Hoarau et al., 2019).

Capacité de franchissement



Figure 4.1.5 : Photographie de *A. serrata* se déplaçant par marche à La Réunion (Kreutzenberger et al., 2019).

Les espèces du genre *Atyoida* sont observées sur de larges plages d'altitudes (Resh et al., 1992 ; Bleber and Foltz, 2004 ; Keith et al., 2006a ; Tingley, 2019 ; Lorang et al., 2020). Pour rappel, *A. serrata* est le crustacé le plus fréquent dans les cours d'eau réunionnais. L'espèce se retrouve de l'embouchure jusqu'à plus de 1200 m d'altitude et colonise la majorité des cours d'eau (Keith et al., 2006a ; Office de l'Eau

Réunion). Son abondance varie peu le long des gradient environnementaux (Lagarde et al., 2020). Ces caractéristiques s'expliquent par sa forte capacité de franchissement (Hoarau et al., 2019b ; Kreutzenberger et al., 2019 ; Lagarde et al., 2020). *A. serrata* parvient à gravir des chutes et cascades (Hoarau et al., 2019b), grâce à des capacités de marche et d'escalade hors de l'eau sur un support humidifié proches des berges, comme chez beaucoup d'autres espèces d'Atyidae (Hamano and Hayashi, 1992 ; Hamano and Honke, 1997 ; Holmquist et al., 1998 ; Benstead et al., 1999 ; Fievet, 1999b ; Benbow et al., 2002 ; March et al., 2003 ; Kikkert et al., 2009 ; Kreutzenberger et al., 2019). Cette capacité permet à *A. serrata* de franchir de nombreux obstacles naturels et artificiels à La Réunion, par exemple elle est observée en amont d'une succession de chutes sur le Bras Patience sur 320 m de dénivelée et jusqu'à 140 m pour la chute la plus importante (OCEA, 2013).

Habitat préférentiel

Les espèces du genre *Atyoida* sont des espèces réophiles, elles affectionnent les zones lotiques, où le courant est relativement important (Kinzie and Ford, 1982 ; Buden et al., 2001 ; Leberer and Nelson, 2001 ; Fossati et al., 2002 ; Bleber and Foltz, 2004 ; McIntosh et al., 2004 ; Keith et al., 2006a ; Pratiwi and Annawaty, 2016 ; Faivre et al., 2020). En effet, à La Réunion, *A. serrata* affectionne de fortes contraintes hydrauliques et des vitesses élevées (optimum de $0.75 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) (Faivre et al., 2020) ainsi que les eaux fraîches très oxygénées (Keith et al., 2006a).



En outre, les *Atyoida* sont observées dans des eaux limpides (Bleber and Foltz, 2004) généralement associées un à substrat grossier et sableux (Keith and Vigneux, 1997 ; Leberer and Nelson, 2001 ; Keith et al., 2006a ; Grangirard et al., 2014 ; Pratiwi and Annawaty, 2016 ; Faivre et al., 2020). Selon plusieurs auteurs ces espèces sont capables de résister à de forts courants grâce à des péréiopodes robustes adaptés pour saisir le substrat (Fossati et al., 2002 ; Falvo, 2013) et un rostre très court réduisant la friction avec l'eau (Pratiwi and Annawaty, 2016). Goldstein (2016) a observé un nombre important de *A. tahitensis* (définie comme *A. pilipes* selon Lorang et al. (2020)) sur des amas de feuilles coincés entre des rochers. En effet, chez certaines Atyidae, la biomasse est plus importante dans des zones présentant une forte couverture végétale rivulaire que dans des zones où les berges présentent une faible couverture végétale (Ideguchi and Yamahira, 2004 ; Yatsuya and Yamashita, 2012).

À La Réunion, la chevaquine (*A. serrata*) affectionne les zones lotiques, avec de fortes contraintes hydrauliques et des vitesses élevées (Keith et al., 2006a ; Faivre et al., 2020).

Distribution

La distribution spatiale des Atyidae seraient fortement influencée par des facteurs abiotiques comme la quantité d'oxygène dissous, la température et la vitesse du courant (Hunte, 1978). Cependant, Lagarde et al. (2020) ont montré que malgré une forte hétérogénéité des conditions environnementales entre les îles de Mayotte et de La Réunion, les principaux facteurs structurant les communautés de poissons et de crustacés d'eau douce sont l'altitude et la pente des sites. La distribution de ces communautés serait façonnée par la différence de capacité de franchissement entre les individus qui peut ainsi limiter l'abondance des espèces dans les parties amont (Lagarde et al., 2018 ; Lagarde et al., 2020).

Les densités d'individus se réduisent avec l'augmentation de l'altitude pour le genre *Atyoida* (Fossati et al., 1998 ; Fossati et al., 2002 ; Keith and Vigneux, 1997). Par conséquent selon Hoarau et al. (2019) le potentiel de reproduction pourrait varier le long d'une rivière. Chez *A. serrata* et *A. pilipes* les juvéniles sont plus nombreux sur les stations aval (Hoarau et al., 2019 ; Fossati et al., 1998 ; Keith et al., 2002a). Cependant, les plus grosses femelles de *A. serrata* sont abondantes sur les zones amont (Hoarau et al., 2019) contrairement à *A. pilipes* (Fossati et al., 2002). Ainsi, le potentiel de reproduction est plus important en zone amont chez *A. serrata* car les femelles y sont plus fécondes (Hoarau et al., 2019).



En outre, l'un des facteurs qui pourrait régir la répartition des Atyidae sur un gradient longitudinal est le risque de prédation (Covich et al., 2009 ; Keith et al., 2010). En effet, hormis les anguilles (Legault, 1986, 1987 ; Lagarde et al., 2016 ; Kreutzenberger et al., 2019) la plupart des prédateurs des cours d'eau des îles tropicales ont des capacités de franchissement limitées, leur abondance est alors limitée en zone amont (Lagarde et al., 2020). Des résultats d'une expérience de translocation, menée pour tester directement l'effet des prédateurs sur la distribution des Atyidae, ont montré qu'aucune Atyidae ne restait dans les bassins contenant des *K. rupestris* introduits (Leberer and Nelson, 2001).

À La Réunion, la chevaquine (*A. serrata*) est observée jusqu'à 1200 m d'altitude (Keith et al., 2006a) et le potentiel reproductif de l'espèce est plus important en zone amont par la forte présence de femelles plus fécondes (Hoarau et al., 2019).

Régime alimentaire

Les Atyidae sont des consommateurs primaires dominants dans les cours d'eau des îles tropicales (Couret, 1976 ; Resh and De Szalay, 1995) et sont détritivores. Par leur processus de migration, elles peuvent avoir un effet dans différents niveaux de l'écosystème (Novak et al., 2017a). Elles jouent un rôle dans la composition des communautés benthique, la sédimentation, le recyclage des nutriments, la biomasse des algues et la qualité et la quantité des ressources alimentaires disponibles pour d'autres macro-invertébrés (Pringle and Blake, 1994 ; Pringle et al., 1999 ; March et al., 2002 ; Morgan et al., 2004 ; Cross et al., 2008 ; Benstead et al., 2010). Leur disparition de l'écosystème par suite d'une perturbation anthropique de la continuité écologique entre autres, peut alors avoir des effets considérables (Freeman et al., 2003 ; Greathouse et al., 2006).

Les espèces de la famille des Atyidae sont caractérisées par la présence de soies au bout de leurs pinces qui leur permettent d'attraper leur nourriture. Deux grands modes de prise alimentaire sont distinguables :

- Le mode détritivore-collecteur, retrouvé chez la plupart des Atyidae, qui consiste à « brosser » le substrat avec les soies pour y récupérer le biofilm ou la matière organique particulière (Yam, 2016).



- Le mode filtreur, retrouvé surtout chez les espèces du genre *Atyoida*, qui consiste à collecter la matière organique en suspension à l'aide de longues soies face au courant (Fryer, 1977 ; Chace, 1983 ; Felgenhauer and Abele, 1985 ; Ellis-Neill, 1987).

A. serrata se nourrirait principalement de matière organique et d'algues (Keith et al., 2006a). Les espèces du genre *Atyoida* possèdent des pinces munies de soies longues appropriées pour se nourrir par filtration dans les eaux plus rapides (Couret, 1976 ; Chace, 1983 ; Ellis-Neill, 1987 ; Resh et al., 1990 ; Marquet, 1991). Ces pinces sont aussi adaptées pour l'alimentation par balayage ou la cueillette sélective, ou le raclage (Chace, 1983). Par exemple, *A. bisulcata* utilise ses soies comme un éventail qui s'étend vers l'extérieur dans le courant permettant la collecte de particules de détrit, d'algues, de feuilles mortes ou d'autres matière organique s'écoulant en aval, mais aussi pour broser et récolter les ressources benthiques et les larves de Chironomidae (Couret, 1976). Ce mode d'alimentation suggère que lors d'une diminution de débit, les *Atyoida* peuvent passer d'un régime alimentaire composé de matières en suspension à un régime composé de ressources benthiques (Riley, 2015).

4.2. Les Palaemonidae

4.2.1. Généralités

La famille des Palaemonidae comprend 21 genres valides pour environ 700 espèces (Jayachandran, 2001) caractérisées par les deux premières paires de périopodes dissemblables, dont le prolongement de la carpe se termine par des pinces. Il n'y pas de soies sur les pattes, la deuxième paire de périopodes n'est pas segmenté et le rostre est développé et denté (Monod, 1966, 1980).



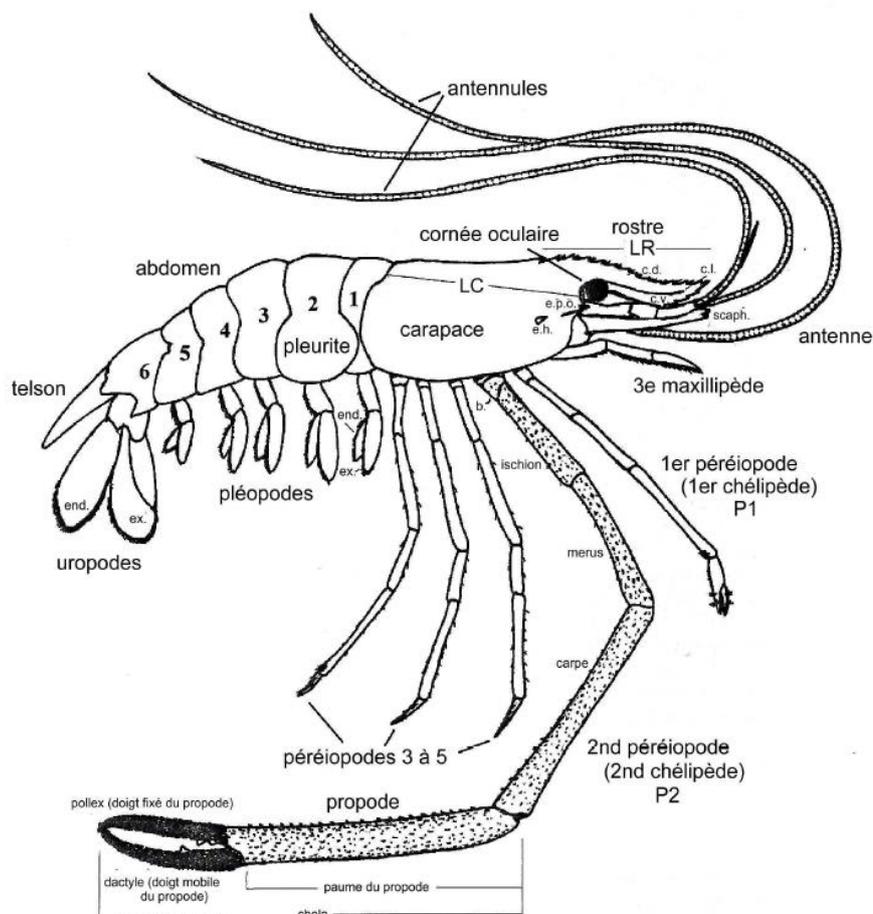


Figure 4.2.1 : Schéma d'un *Macrobrachium* en vue latérale. Abréviations : b. : basis ; c.d. : carène dorsale du rostre ; c.l. : carène latérale du rostre ; c.v. : carène ventrale du rostre ; e.h. : épine hépatique ; end. : endopodite ; e.p.o. : épine post-orbitaire ; ex. : exopodite ; LC : longueur de la carapace ; LR : longueur du rostre ; scaph. : scaphocérîte. (Zimmerman, 2009 d'après Short, 2004).

Le nom du genre *Macrobrachium* (Bate, 1868), soit « grand bras » fait référence au fort développement de la seconde paires péréiopodes (Zimmerman, 2009) (Figure 4.2.1). Le genre représente l'une des plus fortes diversités parmi les crustacés d'eau douce (Holthuis, 1980 ; Valencia and Campos, 2007 ; De Grave et al., 2008) avec environ 240 espèces (De Grave et al., 2008). Certains auteurs considèrent que cette richesse spécifique serait largement sous-évaluée (Wowor and Choy, 2001 ; Cai and Ng, 2002 ; Cai et al., 2004). Les espèces du genre *Macrobrachium* sont réparties dans les régions tropicales et subtropicales du monde (Holthuis, 1950, 1980 ; Chace and Bruce, 1993 ; Hayashi, 2000) et originaire de tous les continents (New et al., 2010) dans des habitats aquatiques diversifiés comme les lagunes côtières, les lacs, les ruisseaux tropicaux, les étangs et les rivières (Wowor et al., 2009). Certaines espèces passent toute leur vie en eau douce, et d'autres sont amphidromes (reproduction en eau douce, développement larvaire en eau salée et retour en eau douce) (Bauer, 2013) (Figure 4.1.1). Quatorze espèces seraient présentes dans les îles de l'océan



Indien, depuis les Seychelles jusqu'aux Mascareignes, jusqu'à l'archipel des Comores en passant par Madagascar qui abrite le plus grand nombre d'espèces (Zimmerman, 2009).

Les crevettes du genre *Macrobrachium* sont ciblées dans les pêches de subsistance, récréatives et commerciales (Louvel, 1930 ; Kiener, 1963 ; Holthuis, 1980 ; Bauer and Delahoussaye, 2008). Ces espèces appartiennent au patrimoine culturel des îles tropicales de l'Indo-Pacifique, elles sont pêchées traditionnellement à la main, appâtées par de la noix de coco râpée, à l'aide de petits lassos, de nasses ou de cannes en bambous. Elles sont pêchées pour l'alimentation traditionnelle et contribue à l'économie locale (Zimmermann, 2009). En outre, dans les réseaux trophiques aquatiques, elles forment des composantes écologiques importantes (Mantel and Dudgeon, 2004 ; Cross et al., 2008 ; Novak et al., 2017a). Les grandes espèces du genre, communément appelées « crevettes géantes d'eau douce », constituent une part économique importante en tant que ressource halieutique commerciale et dans l'aquaculture (Bauer, 2004 ; New, 2005 ; FAO, 2007 ; New et al., 2010). La surexploitation des stocks, la fragmentation et/ou la dégradation des habitats (Tomaya et al., 2003 ; Keith et al., 2006a), et l'accroissement d'introduction d'espèces (Chong et al., 1987a ; Keith and Vigneux, 2000 ; Salman et al., 2006) entrant en compétition avec les indigènes (parfois dans le cadre de l'aquaculture) menacent les populations naturelles de *Macrobrachium* dans de nombreuses régions.

4.2.2. Les espèces du genre *Palaemonidae* présentes à La Réunion

À La Réunion, quatre espèces indigènes de la famille des *Palaemonidae* sont observées dans les cours d'eau et les plans d'eau (Keith et al., 2006a). Elles sont toute indigènes, et l'une d'entre elles appartient au genre *Palaemon* tandis que les autres appartiennent au genre *Macrobrachium* :

- La crevette charmante (*Palaemon concinnus* (Dana, 1852)) qui est fréquente dans l'Indo-Pacifique de la côte est de l'Afrique, jusqu'à la Nouvelle Calédonie et la Polynésie française (Keith et al., 2006a) ;
- Le camaron (*Macrobrachium Lar* (Fabricius, 1798)) qui serait la crevette d'eau douce la plus commune et la plus répandue dans la région Indo-Pacifique (Barbier et al., 2006 ; Keith et al., 2006a). Elle est considérée comme la plus grosse crevette d'eau douce (Kutty and Valenti, 2010).



- La chevrette (*Macrobrachium australe* (Guérin-Méneville, 1838)) répartie largement dans l'Indo-Pacifique, dans les îles du SOOI, en passant par Taiwan, les Philippines, l'Indonésie, jusqu'à la Nouvelle-Calédonie et la Polynésie française (Keith et al., 2006a).
- L'écrevisse (*Macrobrachium lepidactylus* (Hilgendorf, 1879)) a été découverte à La Réunion par Keith and Vigneux (2000) ce qui a permis d'étendre l'aire de répartition de l'espèce vers l'est. Elle est retrouvée dans les cours d'eau du SOOI notamment ceux du Kenya, du Mozambique, de l'Afrique du Sud, de Madagascar, des Comores, de La Réunion et de l'île Maurice (Keith et al., 2006a).



Figure 4.2.2 : Illustration de *Macrobrachium hirtimanus*

La chevrette des Mascareignes (*Macrobrachium hirtimanus* (Olivier, 1811)) (Figure 4.2.2) a longtemps été observée à La Réunion, elle n'était présente que dans l'archipel des Mascareignes. Cependant, il semblerait qu'elle ait disparu dans les années 80 (Keith et al., 2006a).

Les espèces du genre *Macrobrachium* sont des espèces sensibles à la fragmentation de leur habitat et à la pollution de leur milieu (March et al., 2003 ; Zimmermann, 2009). À La Réunion, ces espèces sont ciblées par le braconnage et subissent des pressions liées à l'altération de la continuité écologique bien qu'elles soient considérées comme ayant un impact moyen sur ces espèces (Valade et al., 2019).

Cette étude portera essentiellement sur *M. australe* compte tenu de sa forte représentativité dans les cours d'eau réunionnais parmi le genre *Macrobrachium* (Biotopie, 2018).



4.2.3. La chevrette : *Macrobrachium australe* (Guéron-Méneville, 1838)

Description



Figure 4.2.3 : Photographie de *Macrobrachium australe*

Noms vernaculaires : Koua river prawn (Anglais), Chevrette australe (Français), Chevrette, grand-bras, chevrette songe (Créole, Réunion)

Code TAXREF : 418790

La chevrette (*M. australe*) a un corps allongé et comprimé latéralement (Figure 4.1.2). Les deux premières pattes P1 et P2 sont caractérisées par l'absence de soies à leur extrémité.

Son rostre est long, avec neuf à treize dents sur sa face ventrale (dont deux ou trois derrière l'œil) et deux à huit dents sur sa face dorsale (dont fréquemment quatre) (Keith et al., 2006a). Elle possède des pinces longues et effilées, de taille inégale chez les mâles adultes pouvant atteindre une taille supérieure au corps tandis que chez les femelles les pinces sont plus courtes et de la même longueur (Keith et al., 2006a ; Zimmermann, 2009). *M. australe* a un corps translucide ayant tendance à correspondre au substrat (Castelin et al., 2017), généralement de couleur gris-brun, trois rayures rougeâtres sont distinguables sur le côté de son céphalothorax ainsi que des points rougeâtres à noirs sur le reste du corps (Keith et al., 2006a). Les rayures sont plus visibles chez les juvéniles et femelles adultes que chez les mâles adultes. La taille maximale des mâles est supérieure à celles des femelles, avec 9 cm et 7 cm respectivement (Keith et al., 2006a). Une distinction des sexes est possible chez les adultes par l'examen du premier segment abdominal, pour lequel les mâles possèdent une aspérité perceptible au toucher (Zimmermann, 2009).

Répartition géographique

La répartition de *M. australe* s'étend de l'océan Indien (Seychelles, Madagascar, Comores et Mascareignes) à l'océan Pacifique central (Polynésie française, Wallis et Futuna et îles Cook), dans le Nord-Ouest Pacifique (Taïwan, Philippines, Papouasie-Nouvelle-Guinée, Palau, îles Marshall) et le Sud-Ouest Pacifique (Nouvelle-Calédonie, Vanuatu et Fidji) (Holthuis, 1980 ; Resh et al., 1990 ; Marquet, 1991 ; Ito et al., 2002 ; Keith et al., 2006a ; Zimmermann, 2009 ; Castelin et al., 2017) (Figure 4.2.3). L'espèce aurait été signalée en Australie, mais cela pourrait être une erreur (Poupin and Jucker, 2010) car depuis aucune confirmation de sa présence n'a



été relevée (Williams, 2018). Elle a également été signalée à Rodrigues (Miers, 1879), mais aurait disparue suite aux sécheresses des années 70 (Keith et al., 2006a).

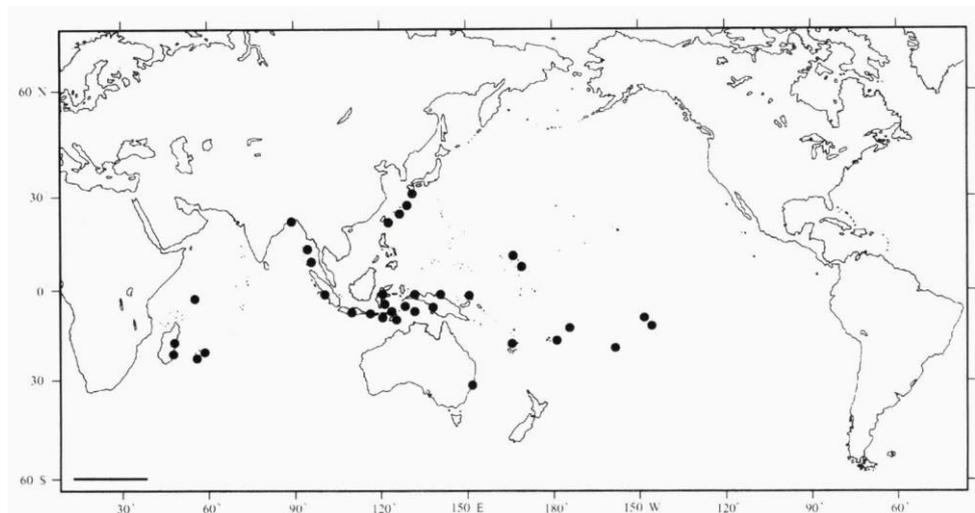


Figure 4.2.4 : Carte de la répartition globale de *Macrobrachium australe* (échelle = 3000 km) (Ito et al., 2002).

À La Réunion, *M. australe* est observée sur le cours inférieur de rivières, dans les étangs de Saint-Paul et du Gol, dans certaines ravines intermittentes et à l'Anse des cascades (Valade et al., 2019). L'espèce est très commune sur les rivières Saint-Étienne, Saint-Denis, des Pluies, Sainte-Suzanne, Saint-Jean, des Roches et des Marsouins (Valade et al., 2019). Les stocks d'individus matures se concentrent essentiellement sur les rivières Saint-Étienne, Sainte Suzanne et Saint-Jean, et dans une moindre mesure sur les rivières des Roches et des Galets (Valade et al., 2019) (Figure 4.2.4).

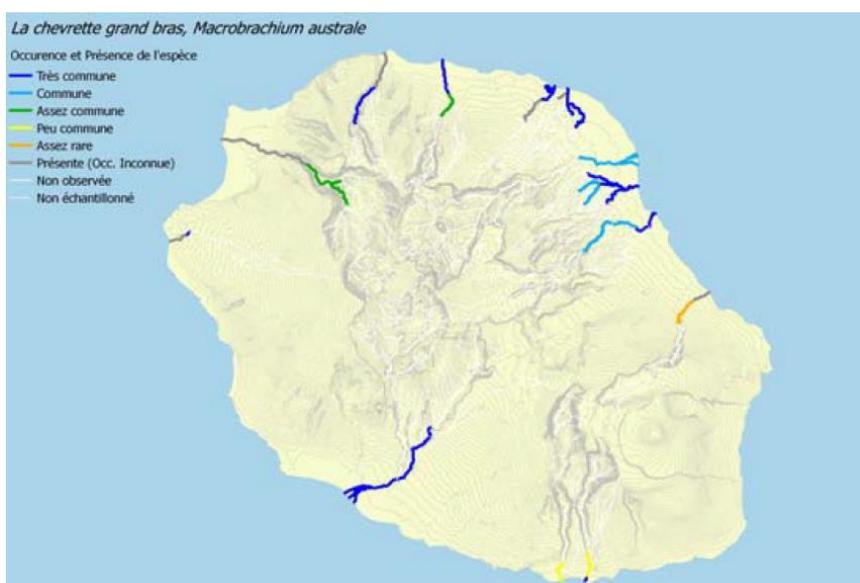


Figure 4.2.5 : Carte de la répartition de *Macrobrachium australe* sur l'île de La Réunion (Valade et al., 2019).



Zimmermann (2009) a effectué une analyse exploratoire de la structuration populationnelle de *M. australe* au sein de la région Indo-Pacifique. L'auteur a montré une structuration au sein de l'océan Indien impliquant peu d'échanges entre les populations de La Réunion et de Mayotte. En revanche, dans l'océan Pacifique, la structuration des populations est faible. Les échanges larvaires serait possible au niveau régional (Réunion-Mayotte ou Vanuatu-Upolu) mais rares à l'échelle interocéanique. L'isolement des populations de La Réunion pourrait être due à son isolement géographique et biogéographique (entourée d'eaux profondes), aux directions des courants du SOOI (Castelin et al., 2013), et à des cônes de rétention qui sont des courant autour de l'île qui ramènent les eaux de surface vers ses côtés (Dufour et al., 1995 ; Taquet, 2004) entraînant sûrement un autorecrutement de l'île (Zimmermann, 2009). Néanmoins, l'analyse génétique n'exclut pas une dispersion des larves entre La Réunion et Mayotte qui pourrait survenir lors de phénomènes cycloniques (Zimmermann, 2009). Ces phénomènes modifient les cônes de rétention et permettent le mélange des eaux côtières et du large (Pothin, 2005). En outre, ce même isolement est plus marqué pour *M. Lar* (Zimmermann, 2009 ; Castelin et al., 2013). Zimmermann (2009) suggère que les populations de La Réunion (ou des Mascareignes) soient soumises à un phénomène d'autorecrutement des larves et pourraient posséder un stock de *Macrobrachium* non renouvelable par des apports extérieurs. À titre de comparaison, la différenciation génétique des populations de *S. lagocephalus* est faible entre les Comores et La Réunion (Lord et al., 2012). Selon Castelin et al. (2013), cette différence ne serait pas liée à la durée de vie larvaire de *M. Lar*, suffisante pour une dispersion entre îles, mais elle reflèterait des stratégies larvaires adoptées pour éviter un stress environnemental et la prédation (Read, 1986 ; Gamba and Rodriguez, 1987 ; Paula, 1998). Selon les facteurs physiques, de telles stratégies peuvent indirectement conduire à une rétention des larves et à de l'autorecrutement (Sponaugle et al., 2002).

Statut de conservation

À l'échelle internationale, le statut de conservation de *M. australe* est « préoccupation mineure » (UICN, 2013) compte tenu de sa large répartition géographique et de l'absence de menaces majeures. Sur la liste rouge française l'espèce est classée comme « vulnérable », ce classement a été réalisé à partir de données locales (UICN France, 2010). Ce statut découle des pressions engendrées par les obstacles à la continuité écologique, les aménagements des



cours d'eau et l'isolement des populations à La Réunion. L'augmentation de l'anthropisation de l'île a provoqué un déclin de population (UICN France, 2010). Plus récemment, au niveau local, Valade et al. (2019) ont classé l'espèce comme « quasi menacée » du fait que sa zone d'occupation soit menacée par les obstacles à la continuité écologique, les auteurs ont précisé que si aucune action de conservation n'est mise en place, l'espèce pourrait devenir menacée. La pêche de l'espèce est autorisée en seconde catégorie durant l'hiver austral (d'avril à novembre) avec 20 individus/jour/pêcheur (10 sur l'étang de Saint-Paul) d'une taille minimale de 6 cm.

À La Réunion, le statut local de *M. australe* est classé « quasi-menacée » principalement à cause des obstacles à la continuité écologique qui fragmentent l'habitat de l'espèce (UICN France, 2010 ; Valade et al., 2019).

4.2.4. Cycle biologique et écologie de l'espèce du genre *Macrobrachium* le plus commun à La Réunion

La biologie et l'écologie de *M. australe* sont relativement bien connues (Ito et al., 2002 ; Wowor et al., 2009 ; Hoarau et al., 2018 ; Faivre et al., 2020). Néanmoins, certains facteurs régissant le cycle larvaire sont encore inconnus (Ito et al., 2002 ; Zimmerman, 2009 ; Bauer, 2013). C'est un crustacé amphidrome (Figure 4.1.1), ce qui a été confirmé par Cort and Schoonbee (1993) qui ont testé la tolérance des larves à la salinité.

a) *La reproduction*

Saison de reproduction

Sastry (1983) a proposé deux principales stratégies de reproduction chez les décapodes, avec une stratégie continue, lorsque le frai a lieu de façon relativement constante tout au long de l'année, et une stratégie saisonnière, lorsque le frai est restreint à une certaine période de l'année. Dans la seconde stratégie il existe un lien entre reproduction, conditions environnementales et l'approvisionnement en nourriture, qui sont fondamentaux pour la survie des larves et des juvéniles (Bauer, 1992 ; Sethi et al., 2014). En outre, il est admis que la reproduction est continue sous les tropiques alors qu'elle est saisonnière dans les régions subtropicales à tempérées (Kyomo, 2000 ; Kim and Hong, 2004).

La reproduction a lieu pendant l'été, la mousson ou la saison des pluies chez les *Macrobrachium* (Hoarau et al., 2018). La reproduction est continue avec un pic durant les mois les plus chaud chez *M. macolmsonii* en Inde (Rajyolaksmi, 1980) et *M. lanchesteri* au



Myanmar (Suzuki and Ohtomi, 2005). Tandis qu'elle a lieu pendant les mois le plus chaud chez *M. acanthurus* et *M. amazonicum* au Brésil (Bertini et al., 2014 ; Lima et al., 2014), *M. spinipes* au nord de l'Australie (Novak et al., 2015), *M. carcinus* à la Barbade (Lewis et al., 1966). Chez *M. lar* aux îles Adaman elle a lieu pendant la mousson (Sethi et al., 2014). Au Brésil, la reproduction de *M. acanthurus* diminue au printemps et à l'automne et s'arrête quasi complètement en hiver (Bertini et al., 2014). À la Réunion, chez *M. australe*, la reproduction a été considéré comme saisonnière de septembre à mai avec un optimum de décembre à mai pendant la saison chaude (Lagarde et al., 2012). Récemment, Hoarau et al. (2018) ont montré qu'elle a lieu tout au long de l'année avec une augmentation durant l'été austral (novembre-avril) correspondant à une température de l'eau élevée et à un débit fluvial élevé (Hoarau et al., 2018). D'après les auteurs, il y a un fort effet de la température au début de la saison de reproduction, tandis que le débit a un effet relativement faible. Il s'avère que durant la période d'étude, le débit était faible en décembre correspondant tout de même à la période de forte fréquence de femelles ovigères, les auteurs précisent que dans un contexte de modifications des débits fluviaux, une attention particulière devrait être portée sur la gestion dans l'objectif d'éviter l'assèchement de l'embouchure et les effets négatifs sur la dévalaison des larves (Hoarau et al., 2018).

L'éclosion et/ou la libération des larves a lieu lorsque le débit est élevé facilitant la migration la dérive des larves et des femelles vers la mer (Hartmann, 1958 ; Covich et al., 1996 ; Heartsill-Scalley et al., 2012 ; Bauer, 2013). Chez *M. australe* l'éclosion a lieu pendant l'été australe en 14 à 18 jours (Keith and Vigneux, 2002 ; Keith et al., 2006a).

À La Réunion, *M. australe* se reproduit toute l'année avec une augmentation en été austral et la reproduction serait principalement influencée par l'augmentation de la température (Hoarau et al., 2018).

Comportement

Ra'Anan and Sagi (1985) ont montré deux stratégies d'accouplement chez *M. rosenbergii* : 1) les plus gros mâles courtisent et protègent les femelles avant l'accouplement et 2) les petits mâles présentent un comportement d'accouplement sournois compatible avec leur taille et leur grande mobilité. En outre, les mâles de taille intermédiaire ont un accouplement réduit en présence de mâles de plus grande taille (Ra'Anan and Sagi, 1985). Les femelles tentent de s'échapper des mâles intermédiaires, en revanche elles s'accouplent avec plusieurs mâles



dominants (Ra'Anan and Sagi, 1985). Il semblerait que l'espèce soit polyandre, c'est-à-dire que les femelles ont une relation exclusive avec deux mâles ou plus (Subramoniam, 2016).

Migration aval

Parmi les espèces de *Macrobrachium* amphidromes, certaines réalisent une migration vers l'embouchure ou le cours inférieur afin de libérer leurs larves (Ibrahim, 1962 ; Ling, 1969 ; Reimer et al., 1974 ; Bauer and Delahoussaye, 2008 ; Pileggi and Mantelatto, 2010 ; Olivier and Bauer, 2011a). C'est généralement le cas des espèces des systèmes fluviaux continentaux dans lesquels les adultes vivent à des distances à la mer pouvant atteindre des milliers de kilomètres. Ces distances limitent la capacité de dérive des larves et réduisent leur survie. Dans ces conditions, la migration des femelles à proximité ou dans les habitats côtiers afin de libérer et augmenter les chances de succès de la reproduction (Bauer, 2013). En milieu tropical, *M. lar* effectue également ce type de migration (Kubota, 1972 ; Sethi et al., 2014), bien que dans les petites îles tropicales la distance soit plus courte (Bauer and Delahoussaye, 2008 ; Bauer, 2011a, 2013). Le courant doit permettre aux larves d'atteindre l'eau salée en 1 à 2 jours, durée pendant laquelle les larves sont en mesure de nourrir de leur réserve (Bauer, 2013). Néanmoins, récemment un autre schéma migratoire a été montré cela par des travaux sur *M. spinipes* dans le nord de l'Australie. En effet, les femelles gravides étaient présentes jusqu'à plus de 400 km en amont et des larves ont été observées sur ce linéaire (Novak et al., 2017b). Les auteurs ont montré qu'un développement larvaire réussi nécessitait de l'atteinte de l'eau salée par dérive dans les 7 jours, c'est un intervalle long comparé à celui de la majorité des espèces amphidromes (Novak et al., 2017b).

Taille à maturité sexuelle

Kubota (1972) a montré que chez *M. lar* les mâles ont la capacité de s'accoupler de façon continue lorsqu'ils sont matures contrairement aux femelles qui ne peuvent que s'accoupler qu'après une mue avant l'accouplement. Chez *M. australe* à La Réunion sur la rivière Langevin, la taille des femelles ovigères varie entre 3,6 et 6,2 cm. Plus de 50% des femelles de taille supérieure à 4,2 cm sont susceptibles d'être ovigères. Cependant aucune conclusion n'a pu être tirée pour les mâles car leur capacité à se reproduire n'a pas été identifiée. La taille à maturité diffère entre les sexes chez les *Macrobrachium* (Mantel and Dudgeon, 2005 ; olele and Okonkwo, 2012 ; Pantaleão et al., 2012). *M. australe* est caractérisée par un dimorphisme sexuel de taille et les individus reproducteurs sont de plus grande taille (Hoarau et al., 2018).



b) La fécondité

Selon Bauer (2004) chez les crevettes femelles, le principal facteur qui détermine le nombre d'œufs pondus est la taille du corps. En outre, la fécondité varie selon la latitude, par exemple Paschoal et al. (2016) ont montré que *Palaemon pandaliformis* ont une fécondité légèrement supérieure aux latitudes plus élevées.

La fécondité des *Macrobrachium* est variable selon les espèces. La fécondité de *M. lar* varie entre 4069 et 8543 œufs, avec une moyenne estimée à 5402 ± 772 œufs (Sethi et al., 2014). Pour chaque frai *M. rosenbergii* et *M. carcinus* peuvent pondre jusqu'à 100 000 œufs (Ismael and New, 2000). Les femelles de *M. acanthurus* peuvent pondre jusqu'à 18 000 œufs (Valenti et al., 1986 ; Valenti et al., 1989). D'autres espèces ont une fécondité moins importante que celles citées précédemment, *M. amazonicum* avec une fécondité inférieure à 2 193 œufs (Da-Silva et al., 2004). Certaines espèces de *Macrobrachium* ont une fécondité inférieure à 200 œufs (Scaico, 1992).

Chez les décapodes, la taille des œufs des espèces qui se reproduisent en eau douce est souvent supérieure à celle se reproduisant en eau salée (Anger, 1995). Chez *M. lar*, Sethi et al. (2014) définissent un diamètre de 0,52 à 0,68 mm pour des œufs fécondés. En outre, chez une même espèce, la taille et le nombre des œufs peut varier (Mashiko, 1983). Chez *M. nipponense* les œufs des populations amphidromes sont plus petits que ceux des populations enclavées, pour laquelle toute la durée de vie de la crevette se déroule en eau douce (Mashiko, 1990). *M. australe* produirait un grand nombre de petits œufs (Ito et al., 2002 ; Zimmerman, 2009), mais aucune information précise n'a été trouvée.

c) La phase larvaire

Dérive des larves

L'eau salée est nécessaire aux larves des crevettes amphidromes afin qu'elles achèvent leur développement (Bauer, 2013). Les adultes vivent et s'accouplent en eau douce, ensuite à l'éclosion les larves dérivent plus ou moins passivement vers les estuaires d'eau saumâtre ou côtière de forte salinité (Chace and Hobbs, 1969 ; Hunte, 1978 ; Hamano and Hayashi, 1992 ; Bauer, 2013).

Des réserves sont observées sous la forme de gouttelettes lipidiques chez *M. amazonicum* (Urzùa and Anger, 2011), chez laquelle de plus grandes réserves de vitellus ont été observées



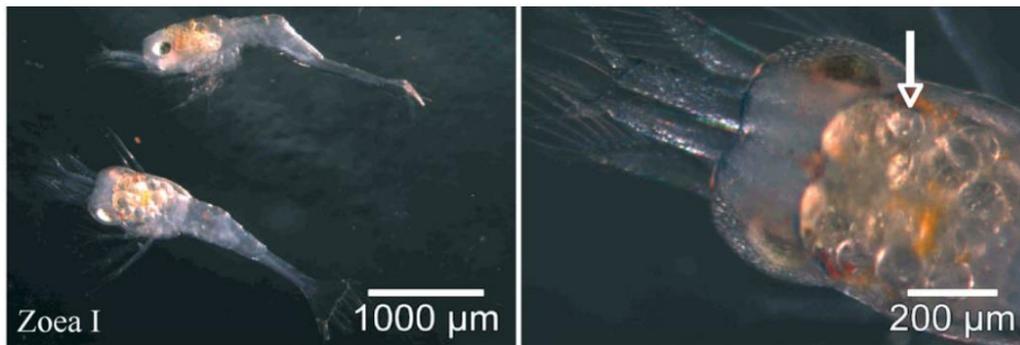


Figure 4.2.6 : Photographies du premier stade larvaire (Zoea I) de *Macrobrachium amazonicum*. Gauche : vue larves entières ; droite : réserve de nourriture (gouttelettes lipidiques) (flèches) dans la région de l'hépatopancréas de la carapace (Anger and Hayd, 2009).

chez les larves au stade précoce des populations amphidromes tandis que ces réserves sont réduites dans les populations se reproduisant en eau douce (Anger and Hayd, 2009 ; Urzù and Anger, 2011) (Figure 4.2.5).

Au début de leur stade de développement, les larves sont lécithotrophes, elles ne se nourrissent pas et dépendent de leur réserve (Bauer, 2013). Ces larves doivent muer avant que leur réserve ne s'épuise (Anger and Hayd, 2010 ; Rome et al., 2009). Ainsi, leur dérive vers l'eau salée doit être réalisée sur un temps limité, généralement quelques jours, pour déclencher la mue à partir de laquelle les larves se nourrissent seules (Bauer, 2013). Dans les petites îles océaniques, le temps de dérive est généralement d'un à deux jours (Bauer, 2013). En effet, les cours d'eau subtropicaux et tropicaux les distances entre l'habitat des adultes et l'Océan sont relativement courtes de quelques dizaines de km au maximum (Bauer, 2013). Cependant la dévalaison des larves est un voyage dangereux le long des cours d'eau subtropicaux et tropicaux souvent turbulents et rapides (McDowal, 2007 ; Bauer, 2013).

Développement larvaire

Le développement larvaire du genre *Macrobrachium* est caractérisée par une importante variété. Le nombre de stades larvaires et la morphologie des larves varie en fonction des espèces (Zimmerman, 2009). Deux stratégies sont définies au sein du genre :

- 1) Un cycle larvaire étendu avec de nombreux œufs de petite taille et de nombreux stades zoés, ce type de développement est nommé « prolongal larval development » (PLD) ou « elongated larval development » (ELD) (Sollaud, 1923 ; Murphy and Austin, 2005).



- 2) Un cycle larvaire abrégé avec moins d'œufs de taille plus importante et un ou deux stades zoés, ce type de développement est nommé « abbreviated larval development » (ALD) (Sollaud, 1923 ; Jalihal et al., 1993 ; Shokita, 1985).

Peu d'espèces possède un cycle intermédiaire se déroulant intégralement en eau douce soit « semi abrégé » avec des œufs de taille intermédiaire et trois ou quatre stades zoés (Sollaud, 1923 ; Sabar, 1979 ; Chong and Khoo, 1987b, 1987c). Le cycle larvaire de *M. australe* a été identifié de type PLD, c'est également le cas de *M. lar* (Atkinson, 1977).

Durant les études sur ce stade de cycle de vie, les larves sont nourries de nauplies d'*Artemia* et/ou d'asticots car elles sont planctonophages (Atkinson, 1977 ; Ito et al., 2002). Chez certaines espèces abondantes dans la région Indo-ouest Pacifique les stades larvaires ont été caractérisés et une dizaine de stades ont été décrits (Ngoc-Ho, 1976 ; Atkinson, 1977 ; Shokita, 1985 ; Ito et al., 2002). Cependant les paramètres régissant l'accomplissement du cycle larvaire sont encore mal connus (salinité nécessaire à chaque stade, éléments nutritifs nécessaires, luminosité, ...) et l'observation de l'intégralité du cycle est encore impossible en aquarium, comme chez *M. australe* (Ito et al., 2002 ; Zimmerman, 2009). Ito et al. (2002) sont parvenus à obtenir 13 stades larvaires chez *M. australe*.

Durée de la phase larvaire

La durée moyenne de vie larvaire chez les *Macrobrachium* est de 21 jours (Hothuis, 1980). Cependant, chez *M. australe* cette phase durerait entre 50 et 69 jours et peut atteindre un maximum de 150 jours si les individus ne rencontrent pas les conditions environnementales propices à la fin du cycle (Ito et al., 2002). Comparée à d'autres espèces du genre, avec une vie larvaire de 55 jours chez *M. carcinus* (Choudhury, 1971), 32 jours chez *M. acanthurus* (Choudhury, 1970), 33 jours chez *M. rosenbergii* (Uno and Kwon, 1969), 18 chez *M. nipponense* (Kwon and Uno, 1969), cette durée de vie larvaire est longue, comme chez *M. lar* avec 89 jours (Atkinson, 1977). Cette durée de vie larvaire étendue se traduit également par de nombreux stades zoés et contribue à expliquer leur large répartition au sein de l'Indo-Pacifique (Ito et al., 2002 ; Zimmerman, 2009). Néanmoins, des échanges interocéaniques ont été mis en évidence chez *M. lar* qui compte moins de stades zoés que *M. australe*, alors que chez ce dernier aucun échange n'a été exposé (Atkinson, 1977 ; Ito et al., 2002 ; Zimmerman, 2009). Ceci peut induire des différences de dispersion, une autre hypothèse serait que le comportement des larves des deux espèces pourrait être différent notamment vis-à-vis des



courants marins empruntés ou de la position des larves dans la colonne d'eau (Zimmerman, 2009).

d) *La colonisation des juvéniles*

Suite à la réalisation de plusieurs stades larvaires dans un estuaire ou en mer sous forme planctonique, les larves deviennent benthiques au fur et à mesure de leur métamorphose en post-larves (Anger, 2001 ; Bauer, 2011b). Le lieu de métamorphose est encore méconnu, elle pourrait se produire à l'embouchure d'une rivière avant d'entamer la migration vers l'habitat adulte (Bauer, 2013). De même, les stimuli attirant les larves vers les embouchures n'ont pas été étudié (Bauer, 2013). La migration en amont des crevettes juvéniles serait une potentielle source de nutriment estuarien ou marin vers l'eau douce (Benstead et al., 2010 ; Kikkert et al., 2009 ; Novak et al., 2017a).

Une fois la métamorphose accomplie, les juvéniles ont la capacité de quitter les cours d'eau afin de contourner un débit rapide ou une cascade dans la zone mouillée de la berge (Ibrahim, 1962 ; Ling, 1969 ; Hamano and Hayashi, 1992 ; Hamano and Honke, 1997 ; Holmquist et al., 1998 ; Benstead et al., 1999 ; Fievet, 1999a ; Benbow et al., 2002 ; March et al., 2003 ; Kikkert et al., 2009 ; Kreutzenberger et al., 2019). Les juvéniles migrent en amont la nuit (Ibrahim, 1962 ; Hamano and Hayashi, 1992 ; Benstead et al., 1999 ; Bauer and Delahousaye, 2008 ; Kikkert et al., 2009) sûrement afin d'éviter des prédateurs (Kikkert et al., 2009). Ainsi, l'un des facteurs de migration en amont serait une intensité lumineuse réduite la nuit (Kikkert et al., 2009 ; Bauer, 2013). La diminution du débit a été identifié comme autre facteur de migration (Bauer and Delahousaye, 2008 ; Kikkert et al., 2009 ; Novak et al., 2017a). En effet, le phénomène a lieu quelques mois après la reproduction qui se produit généralement pendant la saison de pluies, avec un à deux mois chez *M. amazonicum* et *M. vollenhoveni* (Etim and Sankare, 1998 ; Lima et al., 2014), alors que le délai est de 3 à 4 mois chez *M. spinipes* (Novak et al., 2015). Chez *M. australe* aux Fidji, cette montaison est observée de février à mai pendant et à la fin de la saison des pluies (Williams, 2018). Contrairement aux études citées précédemment, à La Réunion, chez *M. australe*, une augmentation de l'intensité de la migration est observée de janvier à juin pendant les débits les plus élevés, un mois après la forte période de reproduction (Lagarde and Grondin, 2012 ; Hoarau et al., 2018). Les auteurs suggèrent que la montaison des juvéniles est moins sensible aux modifications de débit de rivière que la dévalaison des larves (Hoarau et al., 2018). D'autres facteurs de migration des



juvéniles ont été identifiés chez *Macrobrachium* : l'influence de la marée, la couverture nuageuse, l'illumination de la lune et l'heure de la nuit (Bauer, 2011a ; Fievet, 1999a ; Kikkert et al., 2009 ; Novak et al., 2017b). Néanmoins, plus récemment à La Réunion une étude a montré que *M. australe* colonise la rivière du Mât essentiellement durant la saison sèche de juin à juillet (Borie et al., 2021).

En outre, Novak et al. (2017a) ont observé chez *M. spinipes* une variation de la taille des juvéniles au cours de la montaison. Leur taille a diminué au cours de la première semaine de migration (Novak et al., 2017a). Ce phénomène a été observé chez les civelles (Chisnall et al., 2002). Ces différences de taille seraient expliquées par les conditions de vie en mer et la durée de la phase marine (Chisnall et al., 2002). Cependant, Novak et al. (2017a) réfutent cette hypothèse pour *M. spinipes* et proposent que cette différence soit le résultat de meilleure capacité de nage des gros individus expliquant qu'ils seraient les premiers à être capturés.

À La Réunion, la saison de colonisation de *M. australe* n'est pas encore précisément résolue car les études réalisées ne sont pas en accord (Lagarde and Grondin, 2012 ; Hoarau et al., 2018 ; Borie et al., 2021).

e) La colonisation de l'habitat

Capacité de franchissement



Figure 4.1.7 : Photographie de *M. lar* en franchissement par marche à Mayotte (Kreutzenberger et al., 2019)

Dans les îles tropicales à relief, les cours d'eau sont généralement escarpés, peu profonds et à courant rapide (Kikkert et al., 2009). Les juvéniles des crevettes amphidromes sont capables de quitter complètement le cours d'eau et de marcher sur la zone mouillée proche des berges afin de contourner un débit rapide (Ibrahim, 1962 ; Ling, 1969 ; Hamano and Hayashi, 1992 ; Hamano and Honke, 1997 ; Holmquist et al., 1998 ; Benstead et al.,

1999 ; Fievet, 1999a ; Benbow et al., 2002 ; March et al., 2003 ; Kikkert et al., 2009). Leur capacité de marcher et d'escalader leur permet de franchir des obstacles artificiels grâce à des rampes peu inclinées avec un débit ralenti (Bauer, 2011b). Cependant, chez les



Macrobrachium, les adultes possèdent une capacité de franchissement moindre comparés aux juvéniles (Kreutzenberger et al., 2019) (Figure 4.1.6). Leur taille et leur poids devient un facteur limitant malgré l'utilisation de leurs pinces afin de s'agripper (Fievet, 1999a).

Habitat préférentiel

Les adultes du genre *Macrobrachium* colonisent une vaste gamme d'habitats incluant les étangs, les lacs, les rivières, les estuaires et les lagons côtiers (Wowor et al., 2009 ; Murphy and Austin, 2004). En milieu tropical, les espèces de crevettes amphidromes peuvent vivre aussi bien être observées des courants rapides aux eaux oxygénées que dans des eaux stagnantes des étangs où la température peut être très importante (Wowor et al., 2004). À La Réunion, les principales espèces de crustacés en dehors de *A. serrata* sont principalement présentes jusqu'à 450 m d'altitude. Les individus affectionnent généralement les habitats de berges végétalisés principalement constitués de Fataque (*Panicum maximum*), de songe (*Colocasia esculenta*) ou de papyrus (*Cyperus papyrus*) (Anthea et al., 2011 ; Keith et al., 2013). *M. australe* est couramment observée dans les cours inférieurs des rivières, jusqu'en zone littorale dans les estuaires, en eau douce et en eau saumâtre (Keith et al., 2006a ; Poupin and Juncker, 2010). Pendant la journée, elle est cachée à l'abri sous les rochers ou les herbes et arbustes en surplomb de l'eau et se nourrit la nuit (Poupin and Juncker, 2010). À La Réunion, Faivre et al. (2020), ont montré que *M. australe* est abondant à proximité des berges et en chenal principal, dans des zones à faible profondeur et à faible vitesse dans les rivières pérennes. L'espèce est qualifiée d'espèce limnophile (Faivre et al., 2020). L'espèce est également observée dans des étangs de l'île (Grondin and Richarson, 2011 ; Valade et al., 2016).

À la Réunion, *M. australe* est essentiellement observée dans des zones à faible profondeur et à faible vitesse, à proximité des berges et dans le chenal principal (Faivre et al., 2020). L'espèce est également observée dans certains étangs de l'île (Grondin and Richarson, 2011 ; Valade et al., 2016).

Distribution

Il est à noter que chez *Macrobrachium*, l'habitat peut varier tout au long du cycle de vie (Keith et al., 2006a ; Novak et al., 2017c). L'utilisation de l'habitat, à l'échelle de la rivière jusqu'au méso-habitat, est déterminée par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques, y compris les exigences physiologiques, les prédateurs, l'hydrologie, les ressources alimentaires et la



reproduction (Angermeier and Karr, 1984 ; King, 2004 ; Arrington et al., 2005 ; Snyder et al., 2016). De façon générale, les larves et juvéniles de *Macrobrachium* sont souvent associés à un habitat lentique structurellement complexe (Humphries et al., 2006 ; Richardson and Cook, 2006 ; Scealy et al., 2007) permettant d'offrir des refuges contre les prédateurs (Meager et al., 2005) et les débits trop importants (Richardson et al., 2004 ; Humphries et al., 2006 ; Richardson and Cook, 2006). Des distributions différentes peuvent apparaître en fonction des changements saisonniers (Novak et al., 2017c). Par exemple, chez *M. spinipes* l'utilisation de l'habitat évolue avec l'ontogénèse et la colonisation de l'habitat par les algues et macrophytes au fur et à mesure que la saison sèche avance. Les juvéniles quittent les berges pour coloniser les fonds sablonneux recouverts de macrophytes et d'algues à la mi-saison sèche (Novak et al., 2017c). Ces végétaux fourniraient une structure d'habitat et une source de nourriture (Warfe and Barmuta, 2004 ; Montoya et al., 2014). Des comportements territoriaux de mâles adultes de *Macrobrachium* peuvent également influencer la sélectivité et l'utilisation de l'habitat (Peebles, 1980 ; Karplus and Harpaz, 1990). En outre, il s'avère que la taille des pinces influence sur la taille du territoire défendu chez les mâles de *M. Lar* (Seidel et al., 2007). Pour rappel, chez les espèces du genre *Macrobrachium*, en cas de fuite si leurs pinces sont saisies elles sont capables de rompre l'attache de ces organes afin de se libérer, et les pinces se régénéreront, c'est l'autotomie (Wasson et al., 2002 ; Davis et al., 2005). Cet avantage devient alors un inconvénient dans la défense de leur territoire (Smith, 1992), les mâles ayant les deux pinces intactes ont un territoire plus important que les mâles n'ayant qu'une pince ou aucune (Seidel et al., 2007).

Adaptabilité

En Polynésie française, une étude visant à comparer l'évolution des communautés de crustacés en 20 ans et l'effet potentiel des changements climatiques, a montré que les populations de *Macrobrachium* semblent avoir été résilientes malgré les modifications environnementales observées (Goldstein., 2016). Zimmerman et al. (2011) ont montré une variation de la carapace de *M. australe* selon le type d'habitat occupé à La Réunion. Dans un habitat lotique les individus ont une carapace épaisse et un rostre court, robuste et droit alors que dans un habitat lentique ils ont une carapace fine et un rostre long et fin orienté vers le haut (Zimmerman et al., 2011). Cette différence met en avant la capacité d'adaptation et la flexibilité de l'espèce, lui permettant de coloniser une large gamme de cours d'eau insulaires écologiquement différents (West-Eberhard, 2003 ; Zimmerman et al., 2011).



Régime alimentaire

Chez les *Macrobrachium*, la première paire de périoïpodes permet de capturer la nourriture localisée au toucher à l'aide de filaments présents sur les antennes et antennules (Nandlal, 2005). Le régime alimentaire évolue en fonction du stade de développement (Keith et al., 2006a). Le régime alimentaire des adultes est varié, les espèces peuvent être détritivores, nécrophages et prédatrices (Rodd and Reznick, 1991 ; Wowor et al., 2004). De façon général, les crevettes sont omnivores, ce qui est un avantage lorsque le milieu est fréquemment perturbé (Russel-Hunter, 1970 ; Lamberti, 1996).

Aucune étude ne porte sur le régime alimentaire de *M. australe*, en revanche il existe quelques études sur *M. lar* qui est identifié comme omnivore à tendance carnivore (Kubota, 1972 ; Maciolek, 1972 ; Nandlal, 2005 ; Sethi et al., 2013). En milieu naturel, le régime alimentaire de *M. lar* est composé de matière animale constituée de poissons, crustacés, vers, mollusques, palourdes et insectes, et de matière végétale constituée de fruit, graines, noix, plantes aquatiques, mousse et feuilles (Kubota, 1972 ; Nandlal, 2005). En aquaculture l'espèce est nourrie de poudre de songe (*Colocasia esculenta*) (Nandlal, 2005). Sethi et al. (2013) ont

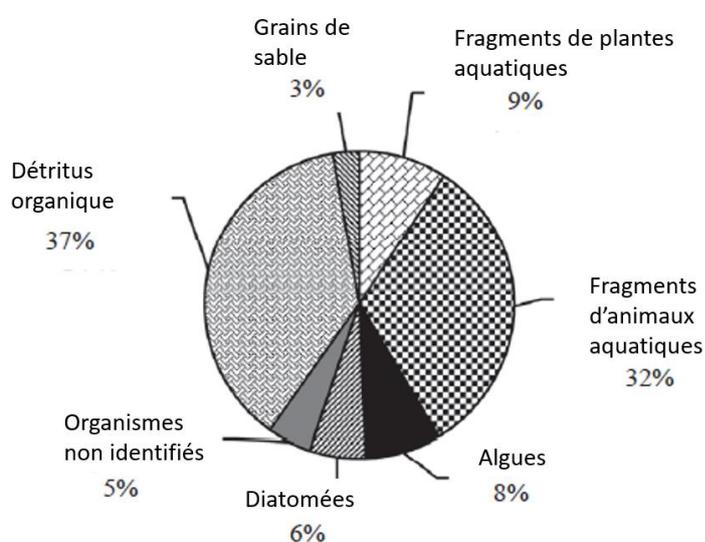


Figure 4.1.8 : Importance relative des principaux groupes d'aliments du régime alimentaire de *M. lar* (Sethi et al., 2013).

montré que le régime alimentaire de l'espèce est composé principalement de débris organiques, de matière animale et de matière végétale, par ordre d'importance (Figure 4.1.7), et quel que soit le stade de croissance.

Les variations selon la taille, le sexe et la saison sont minimales. Les auteurs ont observé que les individus de grandes tailles ont une légère préférence pour les aliments d'origine animale vivants tandis que les petits individus sont davantage

des charognards. En outre, l'intensité de l'alimentation serait plus importante pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche (Sethi et al., 2013). La matière animale est préférée à la matière végétale chez *M. lar* (Sethi et al., 2013), c'est également le cas de chez d'autres espèces de *Macrobrachium* d'eau douce : *M. carcinus* (Lewis et al., 1966), *M.*



rosenbergii (Costa and Wanninayake, 1986), *M. vollenhovenii* (Bello-Olusoji et al., 2006), *M. vollenhovenii* et *M. macrobrachion* (Bello-Olusoji et al., 2006). Chez d'autres espèces, la matière végétale est préférée à la matière animale (Murthy and Rajagopal, 1990 ; Roy and Singh, 1997 ; Collins and Paggi, 1998 ; Sharma and Subba, 2005 ; Jimoh et al., 2011).

5. Conclusion

Cette synthèse fait un état des lieux des connaissances locales et internationales sur les principales espèces migratrices amphihalines présentes à La Réunion. La diadromie est le résultat d'un processus évolutif permettant à ces espèces de persister par le processus de dispersion afin de coloniser des régions éloignées (Chubb et al., 1998 ; Keith, 2003). Les espèces qui colonisent des milieux insulaires tropicaux font preuve d'une grande adaptabilité, la durée de leur phase larvaire marine varie selon les saisons et les régions, et les adultes peuvent coloniser différents types d'habitat au stade adulte malgré des préférentiels notables (Chino and Arai, 2010 ; Feutry et al., 2012c ; Teichert et al., 2012 ; Goldstein, 2016). En outre, ces espèces ont tendance à se reproduire toute l'année avec une intensité plus importante durant la saison des pluies (Manacop, 1953 ; Delacroix, 1987 ; Erdman, 1987 ; Hogan and Nicholson, 1987 ; Lewis and Hogan, 1987 ; Phillip, 1993 ; Aiken, 1998 ; Way et al., 1998 ; Arai et al., 2001 ; Miller et al., 2002 ; Jellyman, 2003 ; Sugeha et al., 2006 ; Hutchinson et al., 2009 ; Henderson, 2010 ; Ribeiro and Villa lobos, 2010 ; Eljaiek and Diaz, 2011 ; Schabetsberger et al. 2013 ; Arai et al., 2016 ; Arai and Kadir 2017 ; Hoarau et al., 2018 ; Hoarau et al., 2019 ; Gelineau et al., 2020).

Néanmoins, les connaissances sur ces espèces ne sont pas encore suffisantes au vu des questions posées pour leur préservation (Tableau 2). Compte tenu de leur cycle de vie, les problématiques de gestion et de conservation de ces espèces portent à la fois en mer et en eau douce (à terre). L'amélioration des connaissances sur les espèces migratrices amphihalines de La Réunion pourrait s'acquérir grâce à plusieurs pistes d'étude à mener :

1. Acquérir ou améliorer les connaissances à l'échelle de l'île

- Réaliser un état des lieux régulier des stocks à partir des données du réseau piscicole de l'Office de l'Eau de La Réunion, mais en intégrant aussi d'autres milieux peu ou pas étudiés jusqu'alors : plan d'eau, zones lenticques proches des embouchures, ravines, ...



- Étudier la dynamique temporelle et spatiale de migration en eau douce selon les stades de vie (recrutement, colonisation des habitats, dévalaison, changement d'habitat, ...).
- Décrire les traits d'histoire de vie liés à la reproduction : taille et âge à la maturité sexuelle, nombre de pontes par an, fécondité, ...
- Identifier l'influence des facteurs biotiques et environnementaux, avec et sans modification anthropique, sur les traits d'histoire de vie à tous les stades de vie.

2. Acquérir ou améliorer des connaissances à l'échelle régionale (SOOI)

- Déterminer ou confirmer le statut taxonomique et la structuration génétique afin de confirmer la distribution et caractériser la dynamique des populations.
- Réaliser un état des lieux régulier des stocks dans différents types (altitudes, faciès, habitats, ...) de site d'étude, soit des bassins versants témoins.
- Décrire et comparer les traits d'histoire de vie liés à la reproduction des espèces au sein des différents territoires du SOOI.

3. Acquérir ou améliorer les connaissances dans le milieu marin

- Étudier la dynamique migratoire : identifier les routes migratoires, les zones clefs de reproduction et de croissance.
- Définir le développement ontogénique et des clefs d'identification au stade larvaire.

Pour des raisons d'accès aux individus, de technicité et de coût, les phases se déroulant en milieux continentaux ou côtiers ont davantage été étudiées que les phases marines. À moyen terme, un éclairage de ces phases marines, par des moyens d'investigation direct ou indirects semble cependant nécessaire pour mieux comprendre l'importance des interactions avec chacun des milieux.

Ce travail de synthèse présenté ici est un outil permettant à tous les acteurs, à mettre en œuvre des actions de gestion et des études. Il peut aussi aider l'élaboration de plans de gestion dans le cadre de la préservation des espèces migratrices amphihalines à La Réunion.



Ce travail pourrait également permettre l'ajustement plus spécifiques et précis des moyens de gestion de locaux notamment la réglementation de pêche. Un second travail d'analyse devrait être réalisé avec un état des connaissances des moyens de gestion existants ou en cours d'élaboration sur les espèces migratrices amphihalines dans les milieux tropicaux.



Tableau 2 : Résumé non exhaustif des connaissances manquantes sur la biologie et l'écologie des espèces migratrices amphihalines prises en compte.

	Espèces	Connaissances manquantes
Poissons	<i>Anguilla marmorata/ Anguilla bicolor bicolor/ Anguilla mossambica</i>	Phase marine (écologie, route migratoire, zone de reproduction, accouplement, développement ontogénique) Connaissances à l'échelle du SOOI (stocks, géniteurs, saison de reproduction et de colonisation, habitat, régime alimentaire, ...) Distribution locale autre que 13 rivières pérennes (étangs, ...) Saison de reproduction et de colonisation locale Dynamique migratoire durant la phase de croissance en eau douce Régime alimentaire local Influence facteurs biotiques et abiotiques à tous les stades du cycle de vie Distinction des traits de vie de chaque espèce localement Régime alimentaire local Taille à maturité locale
	<i>Sicyopterus lagocephalus/ Cotylopus acutipinnis/ Awaous commersoni</i>	Phase marine (écologie et route migratoire) Dynamique migratoire durant la phase de croissance en eau douce Accouplement Influence facteurs biotiques et abiotiques à tous les stades du cycle de vie
	<i>Cotylopus acutipinnis/ Awaous commersoni</i>	Statut taxonomique Distribution à plus grande échelle Développement ontogénique Connaissances à l'échelle du SOOI (stocks, géniteurs, saison de reproduction et de colonisation, habitat, régime alimentaire, ...)
	<i>Awaous commersoni</i>	Caractéristiques de reproduction (fécondité, saison, durée, taille à maturité, accouplement, ...) Durée de la phase marine Capacité de franchissement Régime alimentaire local
	<i>Agonostomus telfairii</i>	Type de diadromie Phase marine Connaissances à l'échelle du SOOI (stocks, géniteurs, saison de reproduction et de colonisation, habitat, régime alimentaire, ...) Influence facteurs biotiques et abiotiques à tous les stades du cycle de vie Caractéristiques de reproduction (fécondité, saison, durée, taille à maturité, accouplement, ...) Dynamique migratoire durant la phase de croissance en eau douce Saison de reproduction et de colonisation locale Régime alimentaire local
Crustacés	<i>Atyoida serrata</i>	Phase marine Connaissances à l'échelle du SOOI (stocks, géniteurs, saison de reproduction et de colonisation, habitat, régime alimentaire, ...) Influence facteurs biotiques et abiotiques à tous les stades du cycle Régime alimentaire local
	<i>Macrobrachium australe</i>	Phase marine Influence facteurs biotiques et abiotiques à tous les stades du cycle Dynamique migratoire durant la phase de croissance en eau douce Fécondité Connaissances à l'échelle du SOOI (stocks, géniteurs, saison de reproduction et de colonisation, habitat, régime alimentaire, ...) Régime alimentaire local



Bibliographie

- A**arestrup, K., F. Økland, M. M. Hansen, D. Righton, P. Gargan, M. Castonguay, L. Bernatchez, P. Howey, H. Sparholt, and M. I. Pedersen. 2009. Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Science* **325** : 1660-1660.
- Aboussouan, A. 1969. Note sur les « Bichiques » de l'île de la Réunion. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume, Fasc. hors-série suppl* **9**:25-31.
- Aceró, A., Larson, H.K. and Murdy, E. 2010. *Cotylopus acutipinnis* (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T155197A115284543. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-4.RLTS.T155197A4742502.en>. Downloaded on 09 November 2021.
- Accioly, I. V., Lima-Filho, P. A., Santos, T. L., Barbosa, A. C. A., Campos, L. B. S., Souza, J. V., ... and Wagner, F. M. 2013. Sexual dimorphism in *Litopenaeus vannamei* (Decapoda) identified by geometric morphometrics. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, **8**(4), 276-281.
- Acou, A., P. Boury, P. Laffaille, A. J. Crivelli, and E. Feunteun. 2005. Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Archiv für Hydrobiologie* **164**:237-255.
- Aiken, K. A. 1998. Reproduction, diet and population structure of the mountain mullet, *Agonostomus monticola*, in Jamaica, West Indies. *Environmental Biology of Fishes*, **53**, 347–352.
- Almeida, A.O., Mossolin, E.C., and Luz, J.R. 2010. Reproductive biology of the freshwater shrimp *Atya scabra* (Leach, 1815) (Crustacea: Atyidae) in Ilhéus, Bahia, Brazil. *Zool. Stud.* **49** (2), 243–252.
- Alonso-Reyes, M., Bortolini-Rosales, J. L., and Álvarez, F. 2010. Análisis discriminante aplicado a los grupos sexuales de *Potimirim mexicana*, camarón hermafrodita protándrico. *Revista mexicana de biodiversidad*, **81**, 187-192.
- Anastasiadou, C., and Leonardos, I. D. 2008. Morphological variation among populations of *Atyaephyra desmarestii* (Decapoda: Caridea: Atyidae) from freshwater habitats of northwestern Greece. *Journal of Crustacean Biology*, **28**(2), 240-247.
- Allredge, A.L., and Silver, M.W. 1988. Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanogr.* **20**(1) : 41–82.
- Anderson, W. W. 1957. Larval forms of the fresh-water mullet (*Agonostomus monticola*) from the open ocean off the Bahamas and south Atlantic coast of the United States. US Government Printing Office.
- Anger, K. 1995. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **193**:119–145
- Anger, K., 2001. *The Biology of Decapod Crustacean Larvae*. Crustacean Issues, vol. 14. 419 pp. A.A. Balkema, Lisse.
- Anger, K., Moreira, G. S., and Ismael, D. 2002. Comparative size, biomass, elemental composition (C, N, H), and energy concentration of caridean shrimp eggs. *Invertebrate reproduction & development*, **42**(2-3), 83-93.
- Anger, K., and Moreira, G. S. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. *Journal of Crustacean Biology*, **18**(4), 823-838.
- Angermeier, P.L., and Karr, J.R. 1984. Relationships between woody debris and fish habitat in a small warmwater stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **113**(6), 716–726. doi:10.1577/1548-8659(1984)113,716:RBWDAF.2.0.CO;2
- Antea, Ocea Consult', Hydrétudes and Ecogea. 2011. Évaluation de la continuité écologique des 13 rivières pérennes de la réunion. Rapports pour la DEAL Service Eau et Biodiversité.



- Antemi E., Loumouamou M., Valade P., Thomas C. and B. Voegtle. 2011-2013. Evaluation de la continuité écologique des 13 rivières pérennes de La Réunion. DEAL Réunion, Rapport phase 1, 165 p. ; Rapport phase 2, 50 p.
- Aoyama, J. 2003. Origin and evolution of the freshwater eels, genus *Anguilla*. Pages 19-29 Eel Biology. Springer.
- Aoyama, J., and M. Miller. 2003. The silver eel. In "Eel Biology" Ed by K Aida, K Tsukamoto, K Yamauchi. Springer, Tokyo.
- Aoyama, J., S. Wouthuyzen, M. J. Miller, T. Inagaki, and K. Tsukamoto. 2003. Short-Distance Spawning Migration of Tropical Freshwater Eels. The Biological Bulletin **204** : 104-108.
- Aoyama, J., S. Wouthuyzen, M. J. Miller, Y. Minegishi, M. Kuroki, S. R. Suharti, T. Kawakami, K. O. Sumardiharga, and K. Tsukamoto. 2007. Distribution of leptcephali of the freshwater eels, genus *Anguilla*, in the waters off west Sumatra in the Indian Ocean. Environmental Biology of Fishes **80**:445-452.
- Aoyama, J., S. Watanabe, M. J. Miller, N. Mochioka, T. Otake, T. Yoshinaga, and K. Tsukamoto. 2014. Spawning sites of the Japanese eel in relation to oceanographic structure and the West Mariana Ridge. PLoS One **9**.
- Arai, T. 2014. Evidence of local short-distance spawning migration of tropical freshwater eels, and implications for the evolution of freshwater eel migration. Ecology and evolution **4** : 3812-3819.
- Arai, T. 2016. Biology and ecology of anguillid eels. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Arai, T., T. Otake, and K. Tsukamoto. 1997. Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. Marine Ecology Progress Series **161**:17-22.
- Arai, T., D. Limbong, T. Otake, and K. Tsukamoto. 1999a. Metamorphosis and inshore migration of tropical eels *Anguilla spp.* in the Indo-Pacific. Marine Ecology Progress Series **182**:283-293.
- Arai, T., Aoyama J., D. Limbong and K. Tsukamoto. 1999b. Species composition and inshore migration of the tropical eels *Anguilla spp.* recruiting to the estuary of the Poigar River, Sulawesi Island. Marine Ecology Progress Series **188** : 299-303.
- Arai, T., T. Otake, and K. Tsukamoto. 2000. Timing of metamorphosis and larval segregation of the Atlantic eels *Anguilla rostrata* and *A. anguilla*, as revealed by otolith microstructure and microchemistry. Marine Biology **137**:39-45.
- Arai, T., D. Limbong, T. Otake, and K. Tsukamoto. 2001. Recruitment mechanisms of tropical eels *Anguilla spp.* and implications for the evolution of oceanic migration in the genus *Anguilla*. Marine Ecology Progress Series **216**:253-264.
- Arai, T., M. Marui, M. Miller, and K. Tsukamoto. 2002. Growth history and inshore migration of the tropical eel, *Anguilla marmorata*, in the Pacific. Marine Biology **140**:309-316.
- Arai, T., A. Kotake, P. M. Lokman, and K. Tsukamoto. 2003. Migratory history and habitat use by New Zealand freshwater eels *Anguilla dieffenbachii* and *A. australis*, as revealed by otolith microchemistry. Ichthyological Research **50**:190-194.
- Arai, T., N. Chino, S. Zulkifli, and A. Ismail. 2011. Age at maturation of a tropical eel *Anguilla bicolor bicolor* in Peninsular Malaysia, Malaysia. Malaysian Applied Biology **40**:51-54.
- Arai, T., and N. Chino. 2012. Diverse migration strategy between freshwater and seawater habitats in the freshwater eel genus *Anguilla*. J Fish Biol **81** : 442-455.
- Arai, T., S. R. Abdul Kadir, and N. Chino. 2016. Year-round spawning by a tropical catadromous eel *Anguilla bicolor bicolor*. Marine Biology **163**.
- Arai, T., and S. R. Kadir. 2017. Opportunistic spawning of tropical anguillid eels *Anguilla bicolor bicolor* and *Anguilla bengalensis bengalensis*. Sci Rep **7** : 41649.
- Arai, T., and N. Chino. 2018. Opportunistic migration and habitat use of the giant mottled eel *Anguilla marmorata* (Teleostei: Elopomorpha). Sci Rep **8** : 5666.
- ARDA, and GIP ECOFOR. 2003. Premier inventaire des poissons et des macrocrustacés d'eau douce des principales rivières pérennes de l'île Maurice. Rapport de mission d'échantillonnages du 11 au 15 novembre 2002.



- Arribas, C., C. Fernández-Delgado, F. J. Oliva-Paterna, and P. Drake. 2012. Oceanic and local environmental conditions as forcing mechanisms of the glass eel recruitment to the southernmost European estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 107:46-57.
- Arrington, D. A., Winemiller, K., and Layman, C. 2005. Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia* 144(1), 157–167[In English]. doi:10.1007/S00442-005-0014-7
- Arthington, A. H., N. K. Dulvy, W. Gladstone, and I. J. Winfield. 2016. Fish conservation in freshwater and marine realms : status, threats and management. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 26 : 838-857.
- Atkinson, J.M. 1977. Larval development of a freshwater prawn, *Macrobrachium lar* (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. *Crustaceana*, 33: 119-132.
- Avise, J. C. 2003. Catadromous eels of the North Atlantic : a review of molecular genetic findings relevant to natural history, population structure, speciation, and phylogeny. Pages 31-48 *Eel biology*. Springer.
- Avise, J. C., G. S. Helfman, N. C. Saunders, and L. S. Hales. 1986. Mitochondrial DNA differentiation in North Atlantic eels : population genetic consequences of an unusual life history pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 83 : 4350-4354.
- B** Balasundaram, C., and Pandian, T. J. (1982). Egg loss during incubation in *Macrobrachium nobilii* (Henderson & Mathai). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 59(2-3), 289-299.
- Balon, E., and M. Bruton. 1994. Fishes of the Tatinga River, Comoros, with comments on freshwater amphidromy in the goby *Sicyopterus lagocephalus*. *Ichthyological exploration of freshwaters*. Munchen 5:25-40.
- Banarescu, P. 1990. Zoogeography of fresh waters. Aula-Verlag.
- Barbier, J., Jimmy, R., and Nandlal, S. 2006. Monculture of the freshwater prawn, *Macrobrachium lar*, in Vanuatu and integrated prawn-taro farming in Wallis and Futuna. : ACIAR.
- Barbin, G., and J. McCleave. 1997. Fecundity of the American eel *Anguilla rostrata* at 45 N in Maine, USA. *Journal of Fish Biology* 51 : 840-847.
- Bardonnet, A., and P. Riera. 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63:201-209.
- Bauer, R.T. 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species. *Invertebr. Reprod. Dev.* 22 (1–3), 193–202. <https://doi.org/10.1080/07924259.1992.9672272>.
- Bauer, R.T., 2000. Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. *J. Crustac. Biol.* 20, 116e128.
- Bauer, R.T. 2004. Remarkable shrimps. *Adaptations and Natural History of the Carideans*. Norman, University of Oklahoma Press, 282p.
- Bauer, R.T., 2006. Same sexual system but variable sociobiology: evolution of protandric simultaneous hermaphroditism in Lysmata shrimps. *Integr. Comp. Biol.* 46, 430e438.
- Bauer, R. T. 2011a. Amphidromy and migrations of freshwater shrimps. II. Delivery of hatching larvae to the sea, return juvenile upstream migration, and human impacts. In *New frontiers in crustacean biology* (pp. 157-168). Brill.
- Bauer, R. T. 2011b. Amphidromy and migrations of freshwater shrimps. I. Costs, benefits, evolutionary origins, and an unusual case of amphidromy. In C. Franssen & A. Asakura (Eds.), *New frontiers in crustacean biology* (pp. 145–156). Leiden, the Netherlands: Koninklijke Brill NV.
- Bauer, R.T. 2013. Amphidromy in shrimps: a life history pattern between rivers the sea. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41 (4), 633–650.



- Bauer, R. T., and Delahoussaye, J. 2008. Life history migrations of the amphidromous river shrimp *Macrobrachium ohione* from a continental large river system. *Journal of Crustacean Biology*, 28(4), 622-632.
- Béguet-Pon, M., Benchetrit, J., Castonguay, M., Aarestrup, K., Campana, S.E., Stokesbury, M.J., Dodson, J.J., 2012. Shark predation on migrating adult American eels (*Anguilla rostrata*) in the Gulf of St. Lawrence. *PLoS One* 7.
- Béguet-Pon, M., M. Castonguay, S. Shan, J. Benchetrit, and J. J. Dodson. 2015. Direct observations of American eels migrating across the continental shelf to the Sargasso Sea. *Nature communications* 6 : 1-9.
- Béguet-Pon, M., J. J. Dodson, M. Castonguay, D. Jellyman, K. Aarestrup, and K. Tsukamoto. 2018. Tracking anguillid eels: five decades of telemetry-based research. *Marine and Freshwater Research* 69 : 199.
- Bell, K. N. 1999. An overview of goby-fry fisheries. *Naga, the ICLARM quarterly*, 22(4), 30-36.
- Bell, K.N., 2007. Opportunities in stream drift: methods, goby larval types, temporal cycles, in situ mortality estimation, and conservation implications. *Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies*, 3, pp.35-61.
- Bell, K. N. 2009. What comes down must go up: the migration cycle of juvenile-return anadromous taxa. Pages 321-341 in *American Fisheries Society Symposium*.
- Bell, K., and J. Brown. 1995. Active salinity choice and enhanced swimming endurance in 0 to 8-d-old larvae of diadromous gobies, including *Sicydium punctatum* (Pisces), in Dominica, West Indies. *Marine Biology* 121:409-417.
- Bello-Olusoji, O. A., Balogun, A. M., Fagbenro, O. A. and Ugbaja, N. 1995. Food and feeding studies of the African river prawn *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots, 1857). In: Lavens, P., Jasper, E. and Rowlant, I. (Eds.), *Larvi '95 Fish and shellfish symposium*, 3 - 7 September, Gent, Belgium, European Aquaculture Society Special Publication No. 24, p. 425-427.
- Benbow, M. E., Orzetti, L. L., McIntosh, M. D., and Burky, A. J. 2002. A note on cascade climbing of migrating goby and shrimp post larvae in two Maui streams. *Micronesica-Agana*, 34, 243-248.
- Benstead, J.P., March, J.G., Pringle, C.M., Scatena, F.N. 1999. Effects of a low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota. *Ecol. Appl.* 9 (2): 656-668. doi:10.1890/1051-0761(1999)009[0656:EOALHD]2.0.CO;2
- Benstead, J. P., Cross, W. F., March, J. G., McDowell, W. H., Ramirez, A. and Covich, A. P. 2010. Biotic and abiotic controls on the ecosystem significance of consumer excretion in two contrasting tropical streams. *Freshwater Biology*, 55, 2047-2061.
- Benzie, J.A., and De Silva, P.K. 1988. The distribution and ecology of the freshwater prawn *Caridina singhalensis* (Decapoda, Atyidae) endemic to Sri Lanka. *Journal of Tropical Ecology*, 4(4), 347-359.
- Berg, T., and J. Steen. 1966. Regulation of ventilation in eels exposed to air. *Comparative biochemistry and physiology* 18:511-516.
- Berrebi, P., G. Cattaneo-Berrebi, P. Valade, J.-F. Ricou, and T. Hoareau. 2005. Genetic homogeneity in eight freshwater populations of *Sicyopterus lagocephalus*, an amphidromous gobiid of La Réunion Island. *Marine Biology* 148:179-188.
- Berrebi, P., T. Galewski, and P. Keith. 2006. *Sicyopterus "lagocephalus"*, a unique widespread taxon confirmed by mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 3:903-904.
- Bertini, G., Baeza, J.A. and Perez, E. 2014. A test of large-scale reproductive migration in females of the amphidromous shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Caridea : Palaemonidae) from south-eastern Brazil. *Mar. Freshw. Res.* 65: 81-93.
- Bevacqua, D., P. Melia, G. A. De Leo, and M. Gatto. 2011. Intra-specific scaling of natural mortality in fish: the paradigmatic case of the European eel. *Oecologia* 165:333-339.
- Bielsa, S., Francisco, P., Mastrorillo, S., and Parent, J. P. 2003. Seasonal changes of periphytic nutritive quality for *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) (gobiidae) in three streams of Reunion Island. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 39, No. 2, pp. 115-127). EDP Sciences.



- Bielsa, S., P. Francisco, S. Mastorrillo, and J. P. Parent. 2009. Seasonal changes of periphytic nutritive quality for *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) (gobiidae) in three streams of Reunion Island. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* **39**:115-127.
- Biotope, 2018. Suivi des éléments biologiques « poissons et macrocrustacés » des rivières du bassin Réunion - Campagne 2017. Office de l'Eau Réunion. 241 p + annexes.
- Biotope, 2019. Suivi des éléments biologiques « poissons et macrocrustacés » des rivières du bassin Réunion - Campagne 2018. Office de l'Eau Réunion. 247 p + annexes.
- Biotope, 2020. Suivi des éléments biologiques « Poissons et Macrocrustacés » des rivières du bassin Réunion - Campagne 2019. Maîtrise d'ouvrage Office de l'Eau de la Réunion. 196p.
- Bebler, M. H., and Foltz, D. W. 2004. Genetic diversity in Hawaiian stream macroinvertebrates. *Micronesica*, 37(1), 119-128.
- Blaber, S.J.M. 1987. Factors affecting recruitment and survival of mugilids in estuaries and coastal waters of southern Africa. *American Fisheries Society Symposium* 1: 507–518.
- Blanco, G. J. 1956. Assay of the goby fry (ipon) fisheries of the Laoag River and its adjacent marine shores, Ilocos Norte Province. *Philipp. J. Fish*, 4, 31-80.
- Blob R.W., R. Lagarde, K.M. Diamond, R.M. Keeffe, R.S. Bertram, D. Ponton, and H.L. Schoenfuss. 2019. Functional diversity of evolutionary novelties: insights from waterfall-climbing kinematics and performance of juvenile gobiid fishes. *Integr Org Biol* 1:1–8.
- Blob, R. W., Rai, R., Julius, M. L., and Schoenfuss, H. L. 2006. Functional diversity in extreme environments: effects of locomotor style and substrate texture on the waterfall-climbing performance of Hawaiian gobiid fishes. *Journal of Zoology*, 268(3), 315-324.
- Boëtius, I., and J. Boëtius. 1985. Lipid and protein content in *Anguilla anguilla* during growth and starvation. *Dana* (Denmark).
- Boguhe, G.F.D.H., Bi, G.G., N'Zi, K.G., Yao, S.S., Kouamelan, E.P., and Kouassi, N.J. 2011. Premières données sur la pêche crevette du fleuve Bandama (Côte d'Ivoire): Acteurs et Engins de pêche. *Sciences & Nature* 8 (1-2), 107–118.
- Bonhommeau, S., B. Blanke, A.-M. TrÉGuier, N. Grima, E. Rivot, Y. Vermard, E. Greiner, and O. Le Pape. 2009. How fast can the European eel (*Anguilla anguilla*) larvae cross the Atlantic Ocean? *Fisheries Oceanography* **18**:371-385.
- Bonnemaison, J. 1973. Espaces et paysages agraires dans le nord des Nouvelles-Hébrides. L'exemple des îles d'Aoba et de Maewo (étude de géographie agraire) (1ère partie). *Journal de la Société des Océanistes* **30**:163-232.
- Bosc P., 2003. Connaissance de l'état des peuplements de poissons et de macrocrustacés des eaux douces de la Réunion. Caractérisation des espèces endémiques, biorépartition et application à la gestion. Rapport de résultats – Convention ECOFOR/ARDA n°200 0.25. Programme Ecosystèmes Tropicaux 1999-2002 GIP ECOFOR, 240p.
- Boseto, D., C. Morrison, P. Pikacha, and T. Pitakia. 2007. Biodiversity and conservation of freshwater fishes in selected rivers on Choiseul Island, Solomon Islands. *The South Pacific Journal of Natural and Applied Sciences* **25** : 16-21.
- Breder, C.M. and D.E. Rosen, 1966. Modes of reproduction in fishes. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey. 941 p.
- Brejão, G. L., Hoesinghaus, D. J., Pérez-Mayorga, M. A., Ferraz, S. F., and Casatti, L. 2017. Threshold responses of Amazonian stream fishes to timing and extent of deforestation. *Conservation Biology*, 32, 860–871.
- Briggs, J. C. 1974. Marine zoogeography.
- Briones Alex, A., A. V. Yambot, J.-C. Shiao, Y. Iizuka, and W.-N. Tzeng. 2007. Migratory pattern and habitat use of tropical eels *Anguilla spp.* (Teleostei: Anguilliformes: Anguillidae) in the Philippines, as revealed by otolith microchemistry. *The Raffles Bulletin of Zoology Supplement*:141-149.
- Bruton, M. N., A. H. Bok, and M. T. Davies. 1987. Life history styles of diadromous fishes in inland waters of southern Africa.



- Buden, D. W., Lynch, D. B., Short, J. W., and Leberer, T. 2001. Decapod crustaceans of the headwater streams of Pohnpei, eastern Caroline Islands, Federated States of Micronesia. *Pacific Science*, 55(3), 257-265.
- Budimawan. 1997. The early life history of the tropical eel *Anguilla marmorata* (Quoy & Gaimard, 1824) from four Pacific estuaries, as revealed from otolith microstructural analysis. *JOURNAL OF APPLIED ICHTHYOLOGY-ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ICHTHYOLOGIE* **13** : 57-62.
- Bureau du Colombier, S. B., P. Lambert, and A. Bardonnnet. 2008. Is feeding behaviour related to glass eel propensity to migrate? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **80** : 323-329.
- Bordage, E. 1908. Recherches expérimentales sur les mutations évolutives de certains Crustacés de la famille des Atyidés.
- Borie G., Faivre L. Randimbisoa H., Grondin H., Ponton D. and Valade P. 2021. Projet « Bichique « la montée » : Mise en place d'une stratégie de suivi halieutique et environnemental de la pêche de bichiques de La Réunion. Projet réalisé par OCEA et l'IRD – UMR ENTROPIE avec le soutien financier de l'OFB dans le cadre de l'appel à projets "biodiversité outre-mer" paru en 2018. Rapport final.
- C**ai, Y. and Ng, P.K.L. 2002. The freshwater palaemonid prawns (Crustacea: Decapoda: Caridea) of Myanmar. *Hydrobiologia*, 487: 59-83.
- Cai, Y., Naiyanetr, P. and Ng, P.K.L. 2004. The freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868, of Thailand (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Journal of Natural History*, 38: 581-649.
- Cai, Y. and De Grave, S. 2013. *Atyoida serrata* (errata version published in 2019). The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T197942A147791980. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T197942A147791980.en>. Downloaded on 15 November 2021.
- Cairns, D., J. Shiao, Y. Iizuka, W. Tzeng, and C. MacPherson. 2004. Movement patterns of American eels in an impounded watercourse, as indicated by otolith microchemistry. *North American Journal of Fisheries Management* 24:452-458.
- Casselman, J. M. 2003. Dynamics of resources of the American eel, *Anguilla rostrata* : declining abundance in the 1990s. Pages 255-274 *Eel biology*. Springer.
- Castelin, M., Feutry, P., Hautecoeur, M., Marquet, G., Wowor, D., Zimmermann, G., and Keith, P. 2013. New insight on population genetic connectivity of widespread amphidromous prawn *Macrobrachium lar* (Fabricius, 1798)(Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Marine Biology*, 160(6), 1395-1406.
- Castelin, M., de Mazancourt, V., Marquet, G., Zimmerman, G., and Keith, P. 2017. Genetic and morphological evidence for cryptic species in *Macrobrachium australe* and resurrection of *M. ustulatum* (Crustacea, Palaemonidae). *European Journal of Taxonomy*, (289).
- Castonguay, M., and J. D. McCleave. 1987. Vertical distributions, diel and ontogenetic vertical migrations and net avoidance of leptocephali of *Anguilla* and other common species in the Sargasso Sea. *Journal of Plankton Research* **9** : 195-214.
- Chace, F. A. 1983. The Atya-like shrimps of the Indo-Pacific Region (Decapoda: Atyidae). *Smiths. Contrib. Zool.* 384: 1-54.
- Chace, F.A. and Bruce, A.J. 1993. The Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatros Philippine expedition, 1907-1910, Part 6: Superfamily Palaemonoidea. Smithsonian Institution Press, Washington DC, 152 pp.
- Chang, Y.-L., J. Sheng, K. Ohashi, M. Béguer-Pon, and Y. Miyazawa. 2015. Impacts of interannual ocean circulation variability on Japanese eel larval migration in the western North Pacific Ocean. *PLoS One* **10**.
- Chen, I.-S., and M. Kottelat. 2003. Three new freshwater gobies of the genus *Rhinogobius* (Teleostei: Gobiidae) from northeastern Laos. *Raffles Bulletin of Zoology* **51**:87-96.
- Cheng, P., and W. Tzeng. 1996. Timing of metamorphosis and estuarine arrival across the dispersal range of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* 131:87-96.
- Chino, N., and T. Arai. 2010. Migratory history of the giant mottled eel (*Anguilla marmorata*) in the Bonin Islands of Japan. *Ecology of Freshwater Fish* **19**:19-25.



- Chisnall, B., D. Jellyman, M. Bonnett, and J. Sykes. 2002. Spatial and temporal variability in length of glass eels (*Anguilla spp.*) in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36:89-104.
- Chong, S.S.C., Khoo, H.W. and Ng, P.K.L. 1987a. Presence of the Japanese freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in Singapore. *Zoologische Mededelingen, Leiden* 61: 313-317.
- Chong, S.S.C., Khoo, H.W. and Ng, P.K.L. 1987b. The abbreviated development of the freshwater prawn *Macrobrachium malayanum* (Roux, 1934) (Decapoda, Palaemonidae) reared in the laboratory. *Crustaceana*, 53: 29-42.
- Chong, S.S.C., Khoo, H.W. and Ng, P.K.L. 1987c. Abbreviated larval development of the freshwater prawn *Macrobrachium pilimanus* (De Man, 1879) (Decapoda, Palaemonidae) reared in the laboratory. *Journal of Natural History*, 21: 763:774.
- Choudhury, P.C. 1971. Complete larval development of the palaemonid shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.), reared in the laboratory (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 20: 51-69.
- Chow, S., Kurogi, H., Mochioka, N., Kaji, S., Okazaki, M., Tsukamoto, K., 2009. Discovery of mature freshwater eels in the open ocean. *Fisheries Science* **75** : 257-259.
- Chubb, A. L., R. M. Zink and J. M. Fitzsimons. 1998. Patterns of mtDNA variation in Hawaiian freshwater fishes: the phylogeographic consequences of amphidromy. *Journal of Heredity* 89: 8–16.
- Coke, M. 2018. First records of *Atyoida serrata* (CS Bate, 1888) from South Africa (Crustacea: Caridea: Atyidae). *Afr J Aquat Sci* 43:175–177. <https://doi.org/10.2989/16085914.2018.1474084>
- Collins, P. A. and Paggi, J. C. 1998. Feeding ecology of *Macrobrachium borelli* (Nobili) (Decapoda, Palaemonidae) in the flood valley of the river Parana, Argentina. *Hydrobiol.*, 362(1-3): 21-30. Costa, H. H. 1979. Result of the Australian-Indian hydrobiological mission 1976 to the Andaman Islands: Part-V: Taxonomy and ecology of the Decapoda-Caridea. *Ann. Natur. Hist. Mus. Wien.*, 86(B): 205-211.
- Cort, M.C. and Schoonbee, H.J. 1993. Investigations into the salinity preferences of successive larval developmental forms of five indigenous species of the freshwater prawn *Macrobrachium*. *Water SA*, 19(2), 153-162.
- Costa, H.H., and Wanninayaki, T.B. 1986. Food, feeding and fecundity of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* from natural habitats in Sri Lanka. In 1. Asian Fisheries Forum, Manila (Philippines), 26-31 May 1986.
- Cotta-Ribeiro, T. and H. Molina-Ureña. 2009. Ontogenic changes in the feeding habits of the fishes *Agonostomus monticola* (Mugilidae) and *Bryconbehreae* (Characidae), Térraba River, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 57: 285-290.
- Couret, C. L., Jr. 1976. The biology and taxonomy of a freshwater shrimp, *Atya bisulcata* Randall, endemic to the Hawaiian Islands. M.S. thesis, University of Hawaii at Manoa, Honolulu.
- Couret, C. L., and D. Wong. 1978. Larval development of *Halocaridina rubra* Holthuis (Decapoda, Atyidae). *Crustaceana* (Leiden) 34: 301-309.
- Covich, A. P., Crowl, T. A., Johnson, S. L., and Pyron, M. 1996. Distribution and abundance of tropical freshwater shrimp along a stream corridor: response to disturbance. *Biotropica* 28(4), 484–492. doi:10.2307/2389090
- Covich, A. P., Crowl, T. A., Hein, C. L., Townsend, M. J. and McDowell, W. H. 2009. Predator–prey interactions in river networks: comparing shrimp spatial refugia in two drainage basins. *Freshwater Biology*, 54(3): 450–465. <http://doi.org/10.1111/j.1365--2427.2008.02121.x>
- Crochelet, E., N. Barrier, M. Andreello, F. Marsac, A. Spadone, and C. Lett. 2020. Connectivity between seamounts and coastal ecosystems in the Southwestern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **176**:104774.
- Cross, W. F., Covich, A. P., Crowl, T. A., Benstead, J. P., and Ramirez, A. 2008. Secondary production, longevity and resource consumption rates of freshwater shrimps in two tropical streams with contrasting geomorphology and food web structure. *Freshwater Biology*, 53(12), 2504-2519.



- Crowl, T. A., McDowell, W. H., Covich, A. P., and Johnson, S. L. 2001. Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream. *Ecology*, 82: 775–783.
- Cruz, G.A. 1987. Reproductive biology and feeding habits of cuyamel, *Joturus pichardi* and tepemechín, *Agonostomus monticola* (Pisces: Mugilidae) from Rio Plátano, Mosquitia, Honduras. *Bulletin of Marine Science* 40:63–72.
- Cruz-Soltero, S., and Alston, D. E. 1992. Status report on research with *Atya lanipes* and *A. scabra* in Puerto Rico.
- D**a Silva, R.R., Sampaio, C.M.S. and Santos, J.A. 2004. Fecundity and fertility of *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea, Palaemonidae). *Brazilian Journal of Biology*, 64, 489-500
- Damsteegt, E. L., A. Falahatimarvast, S. P. McCormick, and P. M. Lokman. 2015. Triacylglyceride physiology in the short-finned eel, *Anguilla australis*—changes throughout early oogenesis. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 308:R935-R944.
- Daoulas, C., A. Economou, T. Psarras, and R. Barbieri-Tseliki. 1993. Reproductive strategies and early development of three freshwater gobies. *Journal of Fish Biology* 42:749-776
- Daverat, F., J. Tomas, M. Lahaye, M. Palmer, and P. Elie. 2005. Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios: validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde–Garonne–Dordogne watershed. *Marine and Freshwater Research* 56:619-627.
- Davey, A. J., and D. J. Jellyman. 2005. Sex determination in freshwater eels and management options for manipulation of sex. *Reviews in fish biology and fisheries* 15:37-52.
- Davis, J.L.D., N.A. Dobroski, J.T. Carlton, J. Prevas, S. Parks, D. Hong, and E. Southworth. 2005. Autotomy in the Asian shore crab (*Hemigrapsus sanguineus*) in a non-native area of its range. *Journal of Crustacean Biology* 25: 655-660.
- Davies P.E., and Nelson M., 1994. Relationships between Riparian Buffer Widths and the Effects of Logging on Stream Habitat, Invertebrate Community Composition and Fish Abundance. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 45:1289-1305.
- De Grave, S., and Franssen, C.H. 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*, 85, 195-589.
- De Grave, S., Pentcheff, N.D., Ahyong, S.T., Chan, T.-Y., Crandall, K.A., Dworschak, P.C., Felder, D.L., Feldmann, R.M., Franssen, C.H.J.M., Goulding, L.Y.D., Lemaitre, R., Low, M.E.Y., Martin, J.W., Ng, P.K.L., Schweitzer, C.E., Tan, S.H., Tshudy, D., Wetzer, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bull. Zool.* 21, 1–109.
- De Ligny, W., and E. M. Pantelouris. 1973. Origin of the European eel. *Nature* 246 : 518-519.
- De Silva, K.H.G.M. 1990. *Caridina kumariae*, a new species from Sri Lanka and some aspects of its ecology (Decapoda, Atyidae). *Crustaceana*, 59, 9-24.
- De Grave, S., Cai, Y. and Anker, A. 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda:Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 287-293.
- De Grave, S., Wowor, D. and Page, T. 2013. *Macrobrachium australe*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T198235A2517134. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T198235A2517134.en>. Downloaded on 17 November 2021
- DEAL, 2011. Evaluation de la continuité écologique des 13 rivières pérennes de La Réunion. Proposition d'un plan d'un plan d'action pour reconquérir cette continuité. Phase 1 Diagnostic, Phase 2 évaluation de la continuité. Antea, Hydrétudes, Océa Consult. Rapport Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de La Réunion Service Eau et Biodiversité 59391/E, pp. 214 p.
- Dębowska, M., J. Nowosad, K. Targońska, D. Żarski, M. Biłas, J. Łuczyńska, and D. Kucharczyk. 2015. Fecundity of migrating European eel (*Anguilla anguilla*) from Polish waters. *Italian Journal of Animal Science* 14 : 3898.
- Dekker, W. 2003a. Status of the European eel stock and fisheries. Pages 237-254 *Eel biology*. Springer.



- Dekker, W. 2003b. Did lack of spawners cause the collapse of the European eel, *Anguilla anguilla* ? Fisheries Management and Ecology **10** : 365-376.
- Delacroix, P. 1987. Étude des « Bichiques », juvéniles de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas), poisson gobiidae migrateur des rivières de la Réunion (Océan Indien) : Exploitation, répartition, biologie de la reproduction et de la croissance. PhD thesis, University of La Réunion
- Delacroix, P., and Champeau, A. 1992. Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion. Hydroécologie Appliquée, 4(1), 49-63.
- Depeche, J., Billard, R. 1994. Embryology in fish – a review. Paris: Ed. Société Française d’Ichtyologie, 120 pp.
- Dhaouadi Hassen S., Zaouali, J. and Boumaiza M. 2006. Période de reproduction et fécondité chez les femelles de trois populations tunisiennes d'*Atyaephyra desmaresti* (Millet, 1831) (Crustacea, Decapoda, Caridea). Zoologica baetica, 17: 33-46.
- Ditty, J.G., T. Farooqi, and R.F. Shaw. 2006. Mugilidae: Mulletts. In : W.J. Richards, ed. Early Stages of Atlantic Fishes. CRC Press, Boca Raton, FL, USA. p. 891–899.
- Donaldson, J. A., B. C. Ebner, and C. J. Fulton. 2013. Flow velocity underpins microhabitat selection by gobies of the Australian Wet Tropics. Freshwater Biology **58**:1038-1051.
- Dou, S.-Z., and K. Tsukamoto. 2003. Observations on the nocturnal activity and feeding behavior of *Anguilla japonica* glass eels under laboratory conditions. Environmental Biology of Fishes 67:389-395.
- Dufour, V., Planes, S. and Doherty, P. 1995. Les poissons des récifs coralliens. La Recherche, 26: 640-647.
- Dumas, J. and Marty, S., 2006. A new method to evaluate egg-to-fry survival in salmonids, trials with Atlantic salmon. Journal of Fish Biology, 68(1), pp.284-304.
- Durand, J.-D., and P. Borsa. 2015. Mitochondrial phylogeny of grey mullets (Acanthopterygii: Mugilidae) suggests high proportion of cryptic species. Comptes Rendus Biologies **338**:266-277.
- Durand, J.-D., K.-N. Shen, W.-J. Chen, B. W. Jamandre, H. Blel, K. Diop, M. Nirchio, F. G. De León, A. K. Whitfield, and C.-W. Chang. 2012. Systematics of the grey mullets (Teleostei: Mugiliformes: Mugilidae): molecular phylogenetic evidence challenges two centuries of morphology-based taxonomy. Molecular Phylogenetics and Evolution **64**:73-92.
- E**bner, B., S. de Alwis Goonatilake, M. Fernando, and O. Kotagama. 2019. *Sicyopterus lagocephalus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T196371A58336239. Downloaded on 09 November 2021.
- Edeline, E. 2007. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. Marine Ecology Progress Series **341**: 229–232.
- Ege, V. 1939. A revision of the genus *Anguilla* Shaw. Dana Rep **16** : 8-256.
- Ego, K. 1956. Life history of freshwater gobies. Freshwater Game Fish Management Research, Project **4**:1-23.
- Eljaiek, E. P. and Díaz V. R. 2011. Reproducción de *Joturus pichardi* y *Agonostomus monticola* (Mugiliformes: Mugilidae) en ríos de la sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Revista de Biología Tropical, 59(4), 1717-1728.
- Ellien, C., Valade, P., Bosmans, J., Taillebois, L., Teichert, N. and Keith, P. 2011. Influence of a salinity gradient on the acquisition of marine characters for *Sicyopterus lagocephalus* larvae. Cybium, 35(4), pp.381-390.
- Ellien, C., U. Werner, and P. Keith. 2014. Morphological changes during the transition from freshwater to sea water in an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus*(Pallas 1770) (Teleostei). Ecology of Freshwater Fish **25**:48-59.
- Ellien, C., U. Werner, and P. Keith. 2016. Morphological changes during the transition from freshwater to sea water in an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas 1770)(Teleostei). Ecology of Freshwater Fish **25**:48-59.



- Ellien, C., R. Causse, U. Werner, N. Teichert, and K. Rousseau. 2019. Looking for environmental and endocrine factors inducing the transformation of *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas 1770) (Teleostei: Gobiidae: Sicydiinae) freshwater prolarvae into marine larvae. *Aquatic Ecology* **54**:163-180.
- Ellis-Neill, L. 1987. Distributional and production dynamics of benthic invertebrates in a tropical stream on Guam. Master Thesis. University of Guam. 51pp.
- Enin, U. I. 1998. The *Macrobrachium* fishery of the Cross River estuary, Nigeria. *Archive of Fishery and Marine Research*, 46, 263-272.
- Erdman, D. S. 1977. Spawning patterns of fish from the northeastern caribbean. In H. B. Stewarts (Eds.), *Cooperative investigations of the Caribbean and adjacent regions* (pp. 145–170). Rome: FAO Fisheries Reports.
- Eschmeyer, W.N., Fricke, R. and Van der Laan, R. (eds). 2016. *Catalog of Fishes: genera, species, references*. Updated 2 June 2016. Available at: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. (Accessed: 2 June 2016).
- Espinoza-Fuenzalida, N. L., Thiel, M., Dupre, E., and Baeza, J. A. 2008. Is *Hippolyte williamsi* gonochoric or hermaphroditic ? A multi-approach study and a review of sexual systems in *Hippolyte* shrimps. *Marine Biology*, 155(6), 623-635.
- F** AO. 2007. *Aquaculture production 2005*. FAO Fishery and Aquaculture Information and Statistics Service, Rome.
- Fahmi, M. R. 2015. Conservation genetic of tropical eel in Indonesian waters based on population genetic study.
- Falvo, C.A. 2013. Overcoming barriers: the climbing ability and distribution of three species of diadromous shrimp (*A. pilipes*, *C. weberi*, and *Macrobrachium spp.*) on Moorea, French Polynesia. *Biology and Geomorphology of Tropical Islands*, UC Press, Oakland, 12 pp.
- Faivre L., M. A., Forcellini M., Lamouroux N., Valade P. 2020. Etude des préférences d'habitat des espèces piscicoles et caractérisation des rivières de La Réunion - PHACAR. Rapport final OCEA, Office de l'Eau, FDAAPPMA 974 et IRSTEA, Volet A : Préférences d'habitat. Page 114.
- Fazio, G., P. Sasal, G. Mouahid, R. Lecomte-Finiger, and H. Moné. 2012. Swim bladder nematodes (*Anguillicoloides crassus*) disturb silvering in European eels (*Anguilla anguilla*). *Journal of Parasitology* **98** : 695-705.
- Feldman, C. 1996. "Distribution and Ecology of Freshwater Shrimp (Decapoda) in the Opunohu River, Moorea, French Polynesia." *The Biology and Geomorphology of Tropical Islands* : 151-62. Web.
- Felgenhauer, B. E. and L. G. Abele. 1985. Feeding structures of two atyid shrimps with comments on caridean phylogeny. *J. crustac. Biol.* 5: 397–419.
- Feunteun, E., T. Robinet, P. Valade, and P. Bosc. 2007. Anguilles du Sud-Ouest de l'Océan Indien : aires de ponte, dispersion larvaire, structure et conservation des populations. *Compte-rendu d'exécution final*. Convention INTERREG IIB - Région Réunion.
- Feunteun, E. 2012. Le rêve de l'anguille, une sentinelle en danger. *Petite encyclopédie sur un poisson extraordinaire*. Page (B. et Castel, Ed.). Ecologiste.
- Feunteun, E., P. Laffaille, T. Robinet, C. Briand, A. Baisez, J.-M. Olivier, and A. Acou. 2003. A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels: toward a general theory. Pages 191-213 *Eel biology*. Springer.
- Feunteun, E., M. J. Miller, A. Carpentier, J. Aoyama, C. Dupuy, M. Kuroki, M. Pagano, E. Réveillac, D. Sellos, S. Watanabe, K. Tsukamoto, and T. Otake. 2015. Stable isotopic composition of anguilliform leptocephali and other food web components from west of the Mascarene Plateau. *Progress in Oceanography* **137** : 69-83.
- Feutry, P., P. Keith, C. Pécheyran, F. Claverie, and T. Robinet. 2011. Evidence of diadromy in the French Polynesian *Kuhlia malo* (Teleostei : Percoidae) inferred from otolith microchemistry analysis. *Ecology of Freshwater Fish* **20** : 636-645.



- Feutry, P., M. Castelin, H. Grondin, C. Cruaud, A. Couloux, and P. Keith. 2012a. First record of *Kuhlia sauvagii* Regan, 1913 (Perciformes) in Mayotte and Réunion islands, western Indian Ocean. *Cybium* **36** : 493-494.
- Feutry, P., H. Tabouret, K. Maeda, C. Pécheyran, and P. Keith. 2012b. Diadromous life cycle and behavioural plasticity in freshwater and estuarine Kuhlidae species (Teleostei) revealed by otolith microchemistry. *Aquatic Biology* **15** : 195-204.
- Feutry, P., P. Valade, J. R. Ovenden, P. J. Lopez, and P. Keith. 2012c. Pelagic larval duration of two diadromous species of Kuhlidae (Teleostei : Percoidae) from Indo-Pacific insular systems. *Marine and Freshwater Research* **63** : 397.
- Feutry, P., A. Vergnes, D. Broderick, J. Lambourdiere, P. Keith, and J. R. Ovenden. 2012d. Stretched to the limit ; can a short pelagic larval duration connect adult populations of an Indo-Pacific diadromous fish (*Kuhlia rupestris*)? *Mol Ecol* **22** : 1518-1530.
- Feutry, P., M. Castelin, J. R. Ovenden, A. Dettai, T. Robinet, C. Cruaud, and P. Keith. 2013. Evolution of diadromy in fish : insights from a tropical genus (*Kuhlia* species). *Am Nat* **181** : 52-63.
- Fievet, E. 1999a. An experimental survey of freshwater shrimp upstream migration in an impounded stream at Guadeloupe Island, Lesser Antilles. *Arch. Hydrobiol.*, 144: 339-355.
- Fiévet, É. 1999b. Daylight migration of freshwater shrimp (Decapoda, Caridea) over a weir during water release from the impoundment. *Crustaceana*, 72, 351–356.
- Fitzsimons, J. M. 1993. Courtship and territorial behavior in the native Hawaiian stream goby, *Sicyopterus stimpsoni*. *Ichthyol Explor Freshw*, 4, 1-10.
- Fitzsimons, J. M., J. E. Parham, and R. T. Nishimoto. 2002. Similarities in behavioral ecology among amphidromous and catadromous fishes on the oceanic islands of Hawaii and Guam. *Environmental Biology of Fishes* **65** : 123-129.
- Fitzsimons J.M., McRae M.G., Schoenfuss H.L., Nishimoto R.T., 2003. Gardening behavior in the amphidromous Hawaiian fish *Sicyopterus stimpsoni* (Osteichthyes : Gobiidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 14, 185-191.
- Fontaine, Y.-A. 1989. Les anguilles: migration et reproduction. *Océanis* (Paris) 15:197-206.
- Fossati, O., Vallier, P., and Mosseron, M. 1998. Macroinvertebrate assemblages in rivers of Nuku-Hiva, French Polynesia, before and after antisimuliid treatments. *Arch. Hydrobiol.* 142, 229–240. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/142/1998/229>.
- Fossati, O., Mosseron, M., and Keith, P. 2002. Distribution and habitat utilization in two atyid shrimps (Crustacea: Decapoda) in rivers of Nuku-Hiva Island (French Polynesia). *Hydrobiologia*, 472(1), 197-206.
- Frankowski, J., K. Lubke, M. Coke, and O. L. F. Weyl. 2019. Genetic variability and demographic history of *Anguilla mossambica* (Peters, 1852) from continental Africa and Madagascar. *J Fish Biol*.
- Freeman, M. C., Pringle, C. M., Greathouse, E. A., and Freeman, B. J. 2003. Ecosystem-level consequences of migratory faunal depletion caused by dams. *American Fisheries Society Symposium*, 35, 255–266.
- Fricke R., Eschmeyer W.N. and Van Der Laan R. 2020. Eschmeyer's Catalog of Fishes: genera, species, references [Online]. California Academy of Sciences. Available: [http:// researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp](http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp) [Accessed 25-Nov-2020].
- Froese, R., and D. Pauly. 2015. FishBase, vol 2014, 11/2014 edn. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, (12/2019)
- Frotté, L., J. Ringelstein, D. Monti, M. Robert, C. Pécheyran, N. Améziane, and H. Tabouret. 2020. Detection of full and limited amphidromous migratory dynamics of fish in Caribbean rivers. *Ecology of Freshwater Fish* 29:132-144.
- Fryer, G., 1977. Studies on the functional morphology and ecology of the atyid prawns of Dominica. *Philosoph. Trans. r. Soc. Lond. B.* 279: 57–129.



Fujita, J., Zenimoto, K., Iguchi, A., Kai, Y., Ueno, M., and Yamashita, Y. 2016. Comparative phylogeography to test for predictions of marine larval dispersal in three amphidromous shrimps. *Marine Ecology Progress Series*, 560: 105–120.

- G**agnaire, P. A., Y. Minegishi, J. Aoyama, E. Réveillac, T. Robinet, P. Bosc, K. Tsukamoto, E. Feunteun, and P. Berrebi. 2009. Ocean currents drive secondary contact between *Anguilla marmorata* populations in the Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **379** : 267-278.
- Gagnaire, P. A., Y. Minegishi, S. Zenboudji, P. Valade, J. Aoyama, and P. Berrebi. 2011. Within-population structure highlighted by differential introgression across semipermeable barriers to gene flow in *Anguilla marmorata*. *Evolution* **65** : 3413-3427.
- Galvão, R., and Bueno, S.L. 2000. Population structure and reproductive biology of the camacuto shrimp, *Atya scabra* (Decapoda, Caridea, Atyidae), from São Sebastião, Brazil. *Crustacean Issues*, 12, 291-300.
- Gamba, A. and Rodriguez, G. 1987. Migratory behavior of postlarval white, *Penaeus Schmitti*, and river shrimps, *Macrobrachium acanthurus*, in their zone of overlap in a tropical lagoon. *Bull Mar Sci* 40:454–463
- Ganachaud, A., S. Cravatte, A. Melet, A. Schiller, N. Holbrook, B. Sloyan, M. Widlansky, M. Bowen, J. Verron, and P. Wiles. 2014. The Southwest Pacific Ocean circulation and climate experiment (SPICE). *Journal of Geophysical Research : Oceans* **119** : 7660-7686.
- Gandolfi, G., M. Pesaro, and P. Tongiorgi. 1984. Environmental factors affecting the ascent of elvers, *Anguilla anguilla* (L.), into the Arno River. *Oebalia* 10:17-35.
- Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Dupont, P., Daszkiewicz, P. and Poncet, L. 2020. TAXREF v14, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion. Muséum national d’Histoire naturelle, Paris. Rapport UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN). 63 pp.
- Gelineau, Y., and B. Anamparela. 2014. Rivière Saint-Etienne, étude scientifique de *Kuhlia rupestris* Rapport final, phase 1 : état des connaissances *in* L. Réunion, editor. Région Réunion.
- Gelineau Y., Anamparela B. and M. Saget. 2015. Rivière Saint-Etienne, étude scientifique de *Kuhlia rupestris*. Rapport final phase 1 : Etat des connaissances. 79 p + annexes. Aquascop & Ichtyosphere.
- Gelineau Y. and M. Saget. 2016. Rivière Saint-Etienne, étude scientifique de *Kuhlia rupestris*. Rapport de phase 2 : Expertises de terrain. 132 p + annexes. Aquascop.
- Gelineau, Y., M. Saget, V. Brault, B. Anamparéla, C. Aboulker, J. Martinet, K. Maeda, and P. Feutry. 2020. Biology of jungle perch, *Kuhlia rupestris*, identification of threats and knowledge gaps to improve local and global management. *Cybium* **44(1)** : 45-55.
- Gerlach, J. (Ed.). 2011. Crustacea, Platyhelminthes, Nematoda, Nemertea, Annelida, Rotifera and Tardigrada of the Seychelles Islands. Siri Scientific Press.
- Goldstein, A. H. 2016. A 20-year comparison of shrimp populations in the Opunohu Valley of Moorea, French Polynesia (No. e2674v1). PeerJ Preprints.
- Gollock, M., H. Shiraishi, S. Carrizo, V. Crook, and E. Levy. 2018. Status of non-CITES listed anguillid eels. TRAFFIC Report.
- Gore, R. H. 1985. Molting and growth in decapod larvae. In: A. M. Wenner, (ed.), *Larval Growth, Crustacean Issues*, Vol. 2. A. A. Balkema Publishers, Rotterdam, pp. 1–65.
- Goudswaard, K., F. Witte, and J. H. Wanink. 2006. The shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria (East Africa), before and after the Nile perch increase. *Hydrobiologia* 563: 31-44.
- Grandgirard V., D.Monti, P. Valade, N. Lamouroux, J.P. Mallet, et al. 2014. Hydraulic preferences of shrimps and fishes in tropical insular rivers. *River Research and Applications*, Wiley, 30 (6), p. 766 - p. 779. 10.1002/rra.2675. hal-01072479
- Greathouse, E. A., and Pringle, C. M. 2006. Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(1), 134-152.



- Greathouse, E. A., Pringle, C. M., McDowell, W. H., and Holmquist, J. G. 2006. Indirect upstream effects of dams: Consequences of migratory consumer extirpation in Puerto Rico. *Ecological Applications*, 16, 339–352.
- Grondin, H., and M. Richarson. 2011. ARDA. Inventaire faunistique des zones humides de La Réunion, volet macrofaune aquatiques. DEAL Réunion
- Grorud-Colvert, K., and S. Sponaugle. 2006. Influence of condition on behavior and survival potential of a newly settled coral reef fish, the bluehead wrasse *Thalassoma bifasciatum*. *Marine Ecology Progress Series* **327**:279-288.
- H**a, P. Y., and R. A. Kinzie. 1996. Reproductive biology of *Awaous guamensis*, an amphidromous Hawaiian goby. *Environmental Biology of Fishes* **45**:383-396.
- Hagihara, S., J. Aoyama, D. Limbong and K. Tsukamoto. 2010. Morphological and physiological changes of female tropical eels, *Anguilla celebesensis* and *Anguilla marmorata*, in relation to downstream migration. *J. Fish Biol.* 81: 408–426
- Hagihara, S., J. Aoyama, D. Limbong, and K. Tsukamoto. 2018a. Age and growth of migrating tropical eels, *Anguilla celebesensis* and *Anguilla marmorata*. *J Fish Biol* **92** : 1526-1544.
- Hagihara, S., J. Aoyama, D. Limbong, and K. Tsukamoto. 2018b. Interspecific and sexual differences in riverine distribution of tropical eels *Anguilla spp.* *J Fish Biol* **93**:21-29.
- Hamano, T., and Hayashi, K. 1992. Ecology of an atyid shrimp *Caridina japonica* (De Man, 1892) migrating to upstream habitats in the Shiwagi Rivulet, Tokushima Prefecture. *Researches on Crustacea*, 21: 1–13. (in Japanese with English abstract)
- Hamano, T. and K. Honke. 1997. Control of the migrating course of freshwater amphidromous shrimps by lighting. *Crust. Res.*, 26: 162-171.
- Hamano, T., Ideguchi, K., and Nakata K. 2005. Larval drift and juvenile recruitment of amphidromous freshwater shrimps (Decapoda: Caridea) in the Nishida River, western Japan. *Aquacult Sci* 53: 439–446. (in Japanese with English abstract)
- Hamasaki, K., Nishimoto, S., Okada, M., Kimura, A., Otsubo, K., and Dan, S. 2020. Dietary effects of phytoplankton and zooplankton on larval survival, duration and growth of four *Caridina* species (Decapoda: Caridea: Atyidae) under laboratory conditions. *Crustacean Research*, 49, 225-237.
- Hamer, P., A. Henderson, M. Hutchison, J. Kemp, C. Green, and P. Feutry. 2015. Atypical correlation of otolith strontium : calcium and barium: calcium across a marine–freshwater life history transition of a diadromous fish. *Marine and Freshwater Research* **66** : 411-419.
- Han, K.-H., Y. U. Kim, and K.-J. Choe. 1998. Spawning behavior and development of eggs and larvae of the Korea freshwater goby, *Rhinogobius brunneus* (Gobiidae: Perciformes). *Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **31**:114-120.
- Han, Y.-S., C.-L. Hung, Y.-F. Liao, and W.-N. Tzeng. 2010. Population genetic structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* : panmixia at spatial and temporal scales. *Marine Ecology Progress Series* **401** : 221-232.
- Han, C. C., Chang, C. S., Cheng, I. M., Fang, L. S., and Tew, K. S. 2011. Population dynamics of a landlocked and amphidromous freshwater shrimp, *Caridina gracilipes* (Decapoda: Caridea) in subtropical waters. *Journal of Crustacean Biology*, 31(2), 278-285.
- Handler, A., and S. A. James. 2006. *Anguilla marmorata* (Giant Mottled Eel) Discovered in a New Location : Natural Range Expansion or Recent Human Introduction ? *Pacific Science* **60** : 109-115.
- Harding J.S., Benfield E.F., Bolstad P.V., Helfman G.S. and Jones E.B.D. III. 1998. Stream biodiversity : The ghost of land use past. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95 : 14843-14847.
- Haro, A. 2003. Downstream migration of silver-phase anguillid eels. Pages 215-222 *Eel biology*. Springer.
- Haro, A., W. Richkus, K. Whalen, A. Hoar, W.-D. Busch, S. Lary, T. Brush, and D. Dixon. 2000. Population decline of the American eel : implications for research and management. *Fisheries* **25** : 7-16.



- Hart, R.C. 1981. Population dynamics and production of the tropical freshwater shrimp *Caridina nilotica* (Decapoda: Atyidae) in the littoral of Lake Sibaya. *Freshwater Biology*, 11(6): 531-547.
- Hartmann, G. 1958. Apuntes sobre la biología del camarón de río, *Cryphiops caementarius* (Molina) Palaemonidae, Decapoda. *Pesca Casa*, 8: 15-28.
- Hayashi, K.I., and Hamano T. 1984. The complete larval development of *Caridina japonica* De Man 975 (Decapoda, Caridea, Atyidae) reared in the laboratory. *Zool. Sci.* 1: 571-589.
- Hayashi, K. 2000. Prawns, Shrimps and lobsters from Japan (112). Family Palaemonidae, subfamily Palaemoninae-genus *Macrobrachium* 1. *Aquabiology*, 22, 240-245.
- Heartsill-Scalley, T., F.N. Scatena, S. Moya and A.E. Lugo. 2012. Long-term dynamics of organic matter and elements exported as coarse particulates from two Caribbean montane waters. *J. Trop. Ecol.*, 28: 127-139.
- Hebel, D. V., and D. M. Karl. 2001. Seasonal, interannual and decadal variations in particulate matter concentrations and composition in the subtropical North Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 48 : 1669-1695.
- Heerbrandt, T.C., and Lin, J. 2006. Larviculture of red front shrimp, *Caridina gracilirostris* (Atyidae, Decapoda). *J. World Aquacult. Soc.* 37(2): 186-190.
- Heim-Ballew, H., K. N. Moody, M. J. Blum, P. B. McIntyre, and J. D. Hogan. 2020. Migratory flexibility in native Hawaiian amphidromous fishes. *J Fish Biol* 96:456-468.
- Helfman, G. S., D. E. Facey, L. S. Hales Jr, and E. L. Bozeman Jr. 1987. Reproductive ecology of the American eel. Pages 42-56 in *American Fisheries Society Symposium*.
- Herrera-Correal, J., Mossolin, E. C., Wehrmann, I. S., and Mantelatto, F. L. 2013. Reproductive aspects of the caridean shrimp *Atya scabra* (Leach, 1815)(Decapoda: Atyidae) in São Sebastião Island, southwestern Atlantic, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4).
- Hernández Martínez, M., Serrano-Cervantes, L., Sermeño-Chicas, J., Paniagua, M., Pérez, D., Springer, M. et al. 2010. Atlas geográfico de los insectos acuáticos indicadores de calidad ambiental del agua de los ríos de El Salvador. In M. Springer, & J. Sermeño-Chicas (Eds.), *Formulación de una guía metodológica estandarizada para determinar la calidad ambiental de las aguas de los ríos de El Salvador, utilizando insectos acuáticos* (pp. 1-104). El Salvador: Proyecto Universidad de El Salvador (UES)/ Organización de los Estados Americanos (OEA).
- Henderson, A. 2010. Evaluation of population dynamics of Jungle perch *Kuhlia rupestris* using non-destructive methods in a world heritage area. PhD Thesis, 44 p. Department of Aquaculture, University of Tasmania.
- Hoarau, P. 2009. Étude de la croissance du poisson plat (*Kuhlia rupestris*) et de l'impact du Managuense (*Parachromis managuensis*) sur les tilapias (*Oreochromis sp.*). Rapport de fin d'étude, 20 p. Institut Universitaire de Technologie de Saint-Pierre.
- Hoareau, T. 2005. Dynamique structurale des populations de bichiques (*Sicyopterus lagocephalus*), Gobiidae amphidromes des rivières de La Réunion. PhD, Université de La Réunion.
- Hoarau, P. 2018. Size at maturity, reproduction and recruitment in an amphidromous shrimp *Caridina serratirostris* De Man, 1892 in Reunion Island (Decapoda: Atyidae). *Cahiers scientifiques de l'océan Indien occidental*, 9, 1-10.
- Hoarau, P. E., Treilhes, C. R., and Valade, P.B. 2018. Reproductive biology and recruitment in an amphidromous prawn *Macrobrachium australe* in Reunion Island. *Invertebrate Biology*, 137(3), 231-239.
- Hoarau, P. E., Courtecuisse, E., Treilhes, C. R., Lagarde, R., Teichert, N., and Valade, P. B. 2019a. Reproductive biology of a small amphidromous shrimp *Atyoida serrata* on Reunion Island, south-west Indian Ocean. *Limnologica*, 76, 41-47.
- Hoarau, P.E., and Courtecuisse, E. 2019b. Etude de la biologie de la reproduction de la chevaquine *Atyoida serrata*. OCEA Consult' et FDAAPPMA974.



- Hoareau, T. B., P. Bosc, P. Valade, and P. Berrebi. 2007a. Gene flow and genetic structure of *Sicyopterus lagocephalus* in the south-western Indian Ocean, assessed by intron-length polymorphism. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **349**:223-234.
- Hoareau, T. B., R. Lecomte-Finiger, H.-P. Grondin, C. Conand, and P. Berrebi. 2007b. Oceanic larval life of La Réunion 'bichiques', amphidromous gobiid post-larvae. *Marine Ecology Progress Series* **333**:303-308.
- Hobson, K. A., R. Smith, and P. Sorensen. 2007. Applications of stable isotope analysis to tracing nutrient sources to Hawaiian gobioid fishes and other stream organisms. *Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies* **3**:99-111.
- Hoffmann, P., and Negreiros-Fransozo, M. L. 2010. Reproductive cycle and fecundity of *Potimirim glabra* (Kingsley, 1954) (Caridea, Atyidae) from a littoral stream. *Invertebrate Reproduction & Development*, 54(3), 133-141.
- Hogan, A., and P. Graham. 1994. Tully–Murray floodplain fish distributions and fish habitat. Report to the consultants, Tully–Murray Sugar Industry Infrastructure Package. Queensland Department of Primary Industries. Walkamin.
- Hogan, A., and J. Nicholson. 1987. Sperm motility of sooty grunter, *Hephaestus fuliginosus* (Macleay), and jungle perch, *Kuhlia rupestris* (Lacepede), in different salinities. *Marine and Freshwater Research* **38** : 523-528.
- Holloway, C. F., and J. P. Cowen. 1997. Development of a scanning confocal laser microscopic technique to examine the structure and composition of marine snow. *Limnology and Oceanography* **42** : 1340-1352.
- Holmquist, J.G., J.M. Schmidt-Gengenbach and B. Buchanan-Yoshioka. 1998. High dams and marine-freshwater linkages: effects on native and introduced fauna in the Caribbean. *Conserv. Biol.*, 12: 621-630.
- Holthuis, L.B. 1950. The Palaemonidae collected by the Siboga and Snellius Expeditions, with remarks on other species. The Decapoda of the Siboga Expedition. Part X. The Palaemonidae. I. Subfamily Palaemoninae. *Siboga-Expeditie*, 39: 1-268.
- Holthuis, L.B. 1980. FAO species catalogue Vol. 1 Fao.
- Hoskin, M. L., M. J. Hutchison, A. C. Barnes, J. R. Ovenden, and L. C. Pope. 2015. Parental contribution to progeny during experimental spawning of jungle perch, *Kuhlia rupestris*. *Marine and Freshwater Research* **66** : 375.
- Houser J.N., Mulholland P.J. and Maloney K.O. 2006. Upland disturbance affects headwater stream nutrients and suspended sediments during baseflow and stormflow. *Journal of Environmental Quality* 35:352-365.
- Hughes, N. F. 1992. Nile perch, *Lates niloticus*, predation on the freshwater prawn, *Caridina nilotica*, in the Nyanza Gulf, Lake Victoria, East Africa. *Environmental Biology of Fishes* 33: 307-309.
- Huisman, J., Verhelst, P., Deneudt, K., Goethals, P., Moens, T., Nagelkerke, L. A., ... and Mouton, A. 2016. Heading south or north: novel insights on European silver eel *Anguilla anguilla* migration in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 554, 257-262.
- Humphries, P., Cook, R.A., Richardson, A.J., and Serafini, L.G. 2006. Creating a disturbance: manipulating slackwaters in a lowland river. *River Research and Applications* 22(5), 525–542. doi:10.1002/RRA.920
- Hunt, D.M., N.S. Hart and S.P. Collin. 2013. Sensory systems. pp. 118–159. In: F. Trischitta, Y. Takei and P. Sébert (eds.). *Eel Physiology*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, USA.
- Hunte, W. 1978. The distribution of freshwater shrimps (Atyidae and Palaemonidae) in Jamaica. *Zool. J. Linn. Soc.*, 64: 35-150.
- Hutchison, M., R. Simpson, A. Elizur, D. Willet, and A. Collins. 2002. Restoring jungle perch *Kuhlia rupestris* recreational fisheries to south east Queensland. A pilot study. Department of Primary Industries : Qld.
- Hutchison, M., P. Lee, A. Norris, D. Nixon, D. Shorten, T. Borchert, S. Wang, K. Chilcott, P. Palmer, and T. Marsden. 2016. Developing jungle perch fingerling production to improve fishing opportunities. Fisheries Research and Development Corporation.



- Ibrahim, K.H. 1962. Observations on the fishery and biology of the freshwater prawn *Macrobrachium malcomsonii* Milne Edwards in River Godvari. *Indian J. Fish.*, 9: 433-467.
- Iguchi, K. and Mizuno, N. 1990. Diel changes of larval drift among amphidromous gobies in Japan, especially *Rhinogobius brunneus*. *Journal of Fish Biology*, 37(2), pp.255-264.
- Iguchi, K. and Mizuno, N. 1999. Early starvation limits survival in amphidromous fishes. *Journal of Fish Biology*, 54(4), pp.705-712.
- Ideguchi K., and Yamahira K. 2004. Effects of artificial structures in rivers on abundance of diadromous invertebrates: comparative studies among rivers. *Ecol Civil Engineer* 6: 145–156. (in Japanese with English abstract)
- Iida, M., S. Watanabe, and K. Tsukamoto. 2011. Reproductive biology of an amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* (Gobiidae: Sicydiinae). *Cybium* 35:329-336.
- Iida, M., S. Watanabe, and K. Tsukamoto. 2013. Riverine life history of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* (Gobiidae: Sicydiinae) in the Ota River, Wakayama, Japan. *Environmental Biology of Fishes* 96:645-660.
- Iida, M., S. Watanabe, A. Shinoda, and K. Tsukamoto. 2008. Recruitment of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* to the estuary of the Ota River, Wakayama, Japan. *Environmental Biology of Fishes* 83:331-341.
- Iida, M., Watanabe, S. and Tsukamoto, K. 2009. Life history characteristics of a Sicydiinae goby in Japan, compared with its relatives and other amphidromous fishes. In *Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment*. American Fisheries Society, Symposium (Vol. 69, pp. 355-373).
- Iida, M., S. Watanabe, Y. Yamada, C. Lord, P. Keith, and K. Tsukamoto. 2010. Survival and behavioral characteristics of amphidromous goby larvae of *Sicyopterus japonicus* (Tanaka, 1909) during their downstream migration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 383:17-22.
- Iida, M., M. Kondo, H. Tabouret, K. Maeda, C. Pécheyran, A. Hagiwara, P. Keith, and K. Tachihara. 2017. Specific gravity and migratory patterns of amphidromous gobioid fish from Okinawa Island, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 486:160-169.
- Idrisi, N., and Salman, S. D. 2005. Distribution, development, and metabolism of larval stages of the warmwater shrimp, *Caridina babaulti basrensis* (Decapoda, Atyidae). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 38(1), 31-42.
- Ismael, D. and New B. 2000. Biology. In: New B, Valenti WC (eds) *Freshwater prawn culture. The farming of Macrobrachium rosenbergii*. Blackwell Science, Oxford, p 18–22
- Ishikawa, S., K. Tsukamoto, and M. Nishida. 2004. Genetic evidence for multiple geographic populations of the giant mottled eel *Anguilla marmorata* in the Pacific and Indian oceans. *Ichthyological Research* 51 : 343-353.
- Ito, S., and Yanagisawa, Y. 2000. Mate choice and cannibalism in a natural population of a stream goby, *Rhinogobius sp.* *Ichthyological Research*, 47(1), 51-58.
- Ito, A., Fujita, Y., and Shokita, S. 2002. Larval stages of *Macrobrachium australe* (Guérin Méneville, 1838) (Decapoda: Palaemonidae), described from laboratory-reared material. *Crustacean Research*, 31, 47-72.
- Jackson, P. 1976. The distribution and growth of eels of the genus *Anguilla* Shaw, 1830, in the Western Indian Ocean. *Travaux et Documents de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer* 47:189-192.
- Jacoby, K. 2014. *Crimes against nature*. University of California Press.
- Jalihal, D. R., K. N. Sankolli, and S. Shenoy. 1993. Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 65: 365-376.
- Jayachandran K. 2001. Palaemonid prawns: biodiversity, taxonomy, biology and management. *Aquaculture International* 9 (6): 545–548. <https://doi.org/10.1023/A:1020581119018>



- James, P.S.B.R., V.S. Rengaswamy, A. Raju, G. Mottanraj and V. Gandhi. 1983. Induced spawning and larval rearing of the grey mullet *Liza macrolepis* (Smith). *Indian Journal of Fisheries* 30: 185–202.
- Jellyman, D. 2003. The Distribution and Biology of the South Pacific Species of Anguillid. Pages 275-292 *Eel biology*. Springer.
- Jellyman, D., and K. Tsukamoto. 2002. First use of archival transmitters to track migrating freshwater eels *Anguilla dieffenbachii* at sea. *Marine Ecology Progress Series* **233** : 207-215.
- Jespersen, P. 1942. Indo-Pacific leptocephalids of the genus *Anguilla*. Systematic and biological studies. Dana-Rep Carlsberg Found **22** : 1-128.
- Jessop, B., J.-C. Shiao, Y. Iizuka, and W.-N. Tzeng. 2002. Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series* 233:217-229.
- Jesús-Crespo, and Ramírez, A. 2011. Effects of urbanization on stream physicochemistry and macroinvertebrate assemblages in a tropical urban watershed in Puerto Rico. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(3), 739-750.
- Jimoh, A. A., Clarke, E. O., Whenu, O. O. and Adeoye, H. B. 2011. Food and feeding habits of the African river prawn (*Macrobrachium vollenhovenii*, Herklots, 1857) in Epe Lagoon, south-west Nigeria. *Int. J. Fish. Aquacult.*, 3(1): 10-15.
- Jubb, R. 1964. The eels of South African rivers and observations on their ecology. *Ecological Studies in Southern Africa*:186-206.
- Julius, M. L., Blob, R. W., and Schoenfuss, H. L. 2005. The survival of *Sicyopterus stimpsoni*, an endemic amphidromous Hawaiian gobiid fish, relies on the hydrological cycles of streams: evidence from changes in algal composition of diet through growth stages. *Aquatic Ecology* 39, 473–484. doi:10.1007/S10452-005-9007-1
- K**adir, S. R., L. Yamin, and T. Arai. 2017. Fecundity of the tropical catadromous eels *Anguilla bicolor bicolor*, *A. bengalensis bengalensis* and *A. marmorata*. *Environmental Biology of Fishes* **100** : 1643-1648.
- Kadjo V., Etchian A.O., Yapi J.N., Otchoumou A., Agnissan A.J.P. and blé M.C. 2017. – Dynamique de la population de la crevette d'eau douce *Atya scabra* (Leach, 1815) (Decapoda: Atyidae) dans la rivière Bia, région du Sud-Comoé (Côte d'Ivoire). *European Scientific Journal*, 13(12) : 84-101.
- Karplus, I., and Harpaz, S. 1990. Preliminary observations on behavioral interactions and distribution patterns of freshwater prawns *Macrobrachium rosenbergii* under semi-natural conditions (Decapoda, Caridea). *Crustaceana* 59(2), 193–203. Doi : 10.1163/156854090X00660
- Kawakami, Y., N. Mochioka, and A. Nakazono. 1999a. Immigration patterns of glass-eels *Anguilla japonica* entering river in northern Kyushu, Japan. *Bulletin of Marine Science* 64:315-327.
- Kawanabe, H., and N. Mizuno. 1989. *Freshwater fishes of Japan*. Jama to Keikoku-sha.
- Keith, P. 2002a. Freshwater fish and decapod crustacean populations on Réunion Island, with an assessment of species introductions. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*:97-107.
- Keith, P. 2002b. Les Gobiidae amphidromes des systèmes insulaires Indo-Pacifiques : endémisme et dispersion. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches (HDR) Toulouse : ENSAT.
- Keith, P. 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of Fish Biology* **63**:831-847.
- Keith, P., and Vigneux, E. 1997. Inventaire des poissons et crustacés d'eau douce de Polynésie française. Report MNHN/EPHE/CSP, Paris, pp. 110 p.
- Keith, P. and Vigneux, E., 2000. First capture of *Macrobrachium lepidactylus* (Hilgendorf, 1879) (Crustacea: Palaemonidae) on Reunion Island, followed by a commentary on *Macrobrachium hirtimanus* (Olivier, 1811). *Crustaceana*, 73(2): 215-222.



- Keith, P., and Vigneux E. 2002. Revue des crustacés Atyidae et Palaemonidae d'eau douce de Polynésie Française avec description d'une nouvelle espèce de *Macrobrachium*. B. Fr. Peche Piscic. 364: 121–145.
- Keith, P., and G. Marquet. 2005. *Sicyopus (Smilosicyopus) sasali*, a new species of freshwater goby from Futuna Island (Gobioidei: Sicydiinae). *Cybium* **29**:389-394.
- Keith, P., and G. Marquet. 2007. *Stiphodon rubromaculatus*, a new species of freshwater goby from Futuna Island (Gobioidei: Sicydiinae). *Cybium* **31**:45-49.
- Keith, P., E. Vigneux, and P. Bosc. 1999. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de la Réunion. Collection Patrimoines naturels
- Keith, P., Vigneux, E., and Marquet, G. 2002a. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de Polynésie française (No. 55). Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Keith, P., Watson, R. E., and Marquet, G. 2002b. *Stenogobius (Insularigobius) yateiensis*, a new species of freshwater goby from New Caledonia (Teleostei: Gobioidei). *Bulletin français de Pêche et de Pisciculture*, 364, 187-196.
- Keith, P., T. Galewski, G. Cattaneo-Berrebi, T. Hoareau, and P. Berrebi. 2005a. Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobioidei) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome b gene. *Mol Phylogenet Evol* **37**:721-732.
- Keith, P., T. Hoareau, and P. Bosc. 2005b. The genus *Cotylopus* (Teleostei: Gobioidei) endemic to the rivers of islands of the Indian Ocean with description of a new species from Mayotte (Comoros). *Journal of Natural History* **39**:1395-1406.
- Keith, P., G. Marquet, P. Valade, P. Bosc, and E. Vigneux. 2006a. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce des Comores, Mascareignes et Seychelles, Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris.
- Keith, P., Lord, C., and Vigneux, E. 2006b. In vivo observations on postlarval development of freshwater gobies and eleotrids from French Polynesia and New Caledonia. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17(2), 187.
- Keith, P., T. B. Hoareau, C. Lord, O. Ah-Yane, G. Gimonneau, T. Robinet, and P. Valade. 2008. Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei: Gobiidae : Sicydiinae). *Marine and Freshwater Research* **59**:876.
- Keith P., Lord C., Segura G. and P., Gaucher. 2009. Étude des espèces dulçaquicoles des rivières Ni et Pourina (côte oubliée, Province Sud, Nouvelle Calédonie). MNHN, 45 p.
- Keith, P., C. Lord, J. Lorion, S. Watanabe, K. Tsukamoto, A. Couloux, and A. Dettai. 2010. Phylogeny and biogeography of Sicydiinae (Teleostei: Gobiidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Marine Biology* **158**:311-326.
- Keith, P., C. Lord, J. Lorion, S. Watanabe, K. Tsukamoto, A. Couloux, and A. Dettai. 2011. Phylogeny and biogeography of Sicydiinae (Teleostei: Gobiidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Marine Biology* **158**:311-326.
- Keith, P., Marquet, G., Gerbeaux, P., Vigneux, E. and Lord C. 2013. Poissons et Crustacés d'Eau douce de Polynésie. Société française d'Ichthyologie, Paris.
- Keith, P., and L. Taillebois. 2014. Status and distribution of *Smilosicyopus* species (Teleostei, Gobioidei). *Cybium* **38**:69-73.
- Kenny, J.S. 1995. Views from the bridge: a memoir on the freshwater fishes of Trinidad. Maracas, Trinidad and Tobago. 98pp.
- Kido, M. H. 1996. Morphological variation in feeding traits of native Hawaiian stream fishes.
- Kido, M. H., Ha, P., and Kinzie III, R. A. 1993. Insect introductions and diet changes in an endemic Hawaiian amphidromous goby, *Awaous stamineus* (Pisces: Gobiidae).
- Kido, M.H. and D.E. Heacock, 1991. The spawning ecology of 'Onakea (*Awaous stamineus*) in Wainiha River and other selected north shore Kauai rivers. pp. 142-157. In: W. Devick (Ed). *New Directions in Research, Management and Conservation of Hawaiian Freshwater Stream Ecosystems: Proceedings of the 1990 Symposium on Freshwater Stream Biology and Fisheries Management*, State of Hawaii, Department of Land and Natural Resources, Division of Aquatic Resources, Honolulu. 318 pp.



- Kiener, A. 1963. Poissons, pêche et pisciculture à Madagascar. Poissons curieux, espèces d'aquarium et poissons fossiles. Place du poisson dans le folklore et dans l'art malgache, Madagascar. 244 pp.
- Kikkert, D.A., T.A. Crowl and A.P. Covich. 2009. Upstream migration of amphidromous shrimp in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico: temporal patterns and environmental cues. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 28: 233.
- Kim, M. H., Kim, J. N. and Hong, S. Y. 2004. Two hermit crabs of genus *Pagurus* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Paguridae) from East Sea of Korea. *Animal Systematics, Evolution and Diversity*, 20(2), 87-98.
- King, A.J. 2004. Ontogenetic patterns of habitat use by fishes within the main channel of an Australian floodplain river. *Journal of Fish Biology* 65(6), 1582–1603. doi:10.1111/J.0022-1112.2004.00567.X
- Kinzie, R. A. III and J. I. Ford. 1982. Population biology in small Hawaiian streams. Technical Report No.147. Water Resources Research Center, University of Hawaii at Manoa, Honolulu, HI. 246.
- Kinzie III, R. A. 1992. How unique are Hawaiian freshwater gobies. *New Directions in Research Management and Conservation of Hawaiian Freshwater Stream, Biology and Fisheries Management*, 18-39.
- Kinzie, R. A. 1993. Reproductive biology of an endemic, amphidromous goby *Lentipes concolor* in Hawaiian streams. *Environmental Biology of Fishes* 37:257-268.
- Kjørboe, T. 2000. Colonization of marine snow aggregates by invertebrate zooplankton: abundance, scaling, and possible role. *Limnology and Oceanography* 45 : 479-484.
- Kleckner, R.C., McCleave, J.D., Wippelhauser, G.S., 1983. Spawning of American eel, *Anguilla rostrata*, relative to thermal fronts in the Sargasso Sea. *Environmental Biology of Fishes* 9 : 289-293.
- Kettle, A. J., and K. Haines. 2006. How does the European eel (*Anguilla anguilla*) retain its population structure during its larval migration across the North Atlantic Ocean? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63:90-106.
- Knowlton, R. E. 1974. Larval developmental processes and controlling factors in decapod Crustacea, with emphasis on Caridea. *Thalassia Jugoslavica*, 10: 138–158.
- Koji, E., Noah Ewoti, O. V., Onana, F. M., Tchakonté, S., Lonsi Djimeli, C., Tamsa Arfao, A., et al. 2017. Influence of Anthropogenic Pollution on the Abundance Dynamics of Some Freshwater Invertebrates in the Coastal Area of Cameroon. *Journal of Environmental Protection*, 8: 810–829. <http://doi.org/10.4236/jep.2017.87051>
- Kondo, M., Maeda, K., Hirashima, K., and Tachihara, K. 2013. Comparative larval development of three amphidromous *Rhinogobius* species, making reference to their habitat preferences and migration biology. *Marine and Freshwater Research* 64, 249–266. doi:10.1071/MF12234
- Kondo, S., Hamasaki, K., and Dan, S. 2021. Larval performance of three amphidromous shrimp species in the genus *Caridina* (Decapoda: Caridea: Atyidae) under different temperature and salinity conditions. *Crustacean Research*, 50, 41-54.
- Kondolf, G.M., 2000. Assessing salmonid spawning gravel quality. *Transactions of the American fisheries Society*, 129(1), pp.262-281.
- Kotake, A., T. Arai, T. Ozawa, S. Nojima, M. Miller, and K. Tsukamoto. 2003. Variation in migratory history of Japanese eels, *Anguilla japonica*, collected in coastal waters of the Amakusa Islands, Japan, inferred from otolith Sr/Ca ratios. *Marine Biology* 142 :849-854.
- Koutrakis, E. 2015. Biology and ecology of fry and juveniles of Mugilidae. In: D. Crosetti and S.J.M. Blaber (eds.). *Biology, Ecology and Culture of Grey Mullet (Mugilidae)*. CRC Press, Boca Raton, USA (this book).
- Kreutzenberger, K., P. Sagnes, P. Valade, and B. Voegtli. 2019. Évaluer le franchissement des obstacles par les poissons et les macro-crustacés dans les départements insulaires ultramarins. Principes et méthode. Agence française pour la biodiversité. Collection Comprendre pour agir. Page 176.
- Krueger, W. H., and K. Oliveira. 1999. Evidence for environmental sex determination in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environmental Biology of Fishes* 55:381-389.



- Kubota, W. T. 1972. The biology of an introduced prawn, *Macrobrachium lar* (Fabricius), in Kahana Stream. M.S. thesis, University of Hawai'i at Manoa, Honolulu.
- Kumar, A., Doan, H., Barnes, M., Chapman, J. C. and Kookana, R. S. 2010a. Response and recovery of acetylcholinesterase activity in freshwater shrimp, *Paraty australiensis* (Decapoda: Atyidae) exposed to selected anti--cholinesterase insecticides. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 73(7): 1503--1510. <http://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2010.07.016>
- Kumar, A., R., C., Grocke, S. and Bajet, C. 2010b. Toxicity of selected pesticides to freshwater shrimp, *Paraty australiensis* (Decapoda: Atyidae): Use of time series acute toxicity data to predict chronic lethality. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 73(3): 360--369. <http://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2009.09.001>
- Kuo, C.M., Z.H. Shedhdah and K.K. Milisen. 1973. A preliminary report on the development, growth and survival of laboratory reared larvae of the grey mullet, *Mugil cephalus* L. *Journal of Fish Biology* 5: 459--470.
- Kutty, M. N., and Valenti, W. C. 2010. Culture of other freshwater prawn species. *Freshwater prawns: biology and farming*. Blackwell Publishing, Oxford, 502-523.
- Kuroki, M., J. Aoyama, M. J. Miller, S. Wouthuyzen, T. Arai, and K. Tsukamoto. 2006. Contrasting patterns of growth and migration of tropical anguillid leptocephali in the western Pacific and Indonesian Seas. *Marine Ecology Progress Series* 309 : 233-246.
- Kuroki, M., J. Aoyama, S. Wouthuyzen, K. Sumardiharga, M. J. Miller, and K. Tsukamoto. 2007. Age and growth of *Anguilla bicolor bicolor* leptocephali in the eastern Indian Ocean. *Journal of Fish Biology* 70:538-550.
- Kuroki, M., J. Aoyama, M. J. Miller, T. Yoshinaga, A. Shinoda, S. Hagihara, and K. Tsukamoto. 2009. Sympatric spawning of *Anguilla marmorata* and *Anguilla japonica* in the western North Pacific Ocean. *J Fish Biol* 74 : 1853-1865.
- Kuroki, M., M. J. Miller, and K. Tsukamoto. 2014. Diversity of early life-history traits in freshwater eels and the evolution of their oceanic migrations. *Canadian Journal of Zoology* 92 : 749-770.
- Kyomo, J. 2000. Intraspecific variation of reproductive strategies of the crab *Sesarma intermedia*: a consequence of habitat variations. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 157-171.
- Lagarde, R. 2018. Phénologies, mécanismes et perturbations anthropiques des dynamiques de migration dulçaquicoles des espèces amphidromes : cas des Sicydiinae de La Réunion. Thèse pour l'obtention du titre de Docteur en biologie des populations. (Université de La Réunion, Ecole doctorale Sciences, Technologies et Santé).
- Lagarde, R., G. Teichert, and H. Grondin. 2012. ARDA - Observation des Flux Migratoires de poissons et de macrocrustacés diadromes de la Réunion. Rapport Final. Soutien FEDER, Région Réunion et DEAL Réunion.
- Lagarde, R., N. Teichert, G. Boussarie, H. Grondin, and P. Valade. 2015. Upstream migration of amphidromous gobies of La Réunion Island: implication for management. *Fisheries Management and Ecology* 22:437-449.
- Lagarde, R., Teichert, N., Grondin, H., Magalon, H., Pirog, A., and Ponton, D. 2016. Temporal variability of larval drift of tropical amphidromous gobies along a watershed in Réunion Island. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(6), 948-957.
- Lagarde, R., G. Borie, R. W. Blob, H. L. Schoenfuss, and D. Ponton. 2018. Intra- and inter-specific morphological diversity of amphidromous gobies influences waterfall-climbing performance. *Journal of Zoology* 306:243-251.
- Lagarde, R., N. Teichert, L. Faivre, H. Grondin, H. Magalon, A. Pirog, P. Valade, and D. Ponton. 2018. Artificial daily fluctuations of river discharge affect the larval drift and survival of a tropical amphidromous goby. *Ecology of Freshwater Fish* 27:646-659.
- Lagarde, R., N. Teichert, H. Grondin, T. Hue, P. Gaudin, and D. Ponton. 2019. Influence of larval and juvenile life history on age at first maturity in two tropical amphidromous fish species. *Ecology of Freshwater Fish* 29:63-73.
- Lagarde, R., D. Ponton, G. Borie, A. Hiebert, and C. M. R. LeMoine. 2020. Climbing Waterfalls: How Metabolism and Behavior Impact Locomotor Performance of Tropical Climbing Gobies on Reunion Island. *Physiol Biochem Zool* 93:376-383.



- Lagarde, R., Teichert, N., Valade, P., and Ponton, D. 2020. Structure of small tropical island freshwater fish and crustacean communities: A niche-or dispersal-based process ?. *Biotropica*, 53(1), 243-254.
- Lai, H. T., and Shy, J. Y. 2009. The larval development of *Caridina pseudodenticulata* (Crustacea: Decapoda: Atyidae) reared in the laboratory, with a discussion of larval metamorphosis types. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 20, 97-107.
- Lal, M. M., Seeto, J., Pickering, T. D., and Hodge, S. 2012. Salinity and temperature requirements for larviculture of the Monkey River prawn *Macrobrachium lar* (Fabricius, 1798)(Decapoda: Caridea: Palaemonidae). *Aquaculture*, 366, 1-8.
- Lamberti, G. A. 1996. The role of periphyton in benthic food webs. In Stevenson, R. J. M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego: 533–573.
- Lamouroux, N., Statzner, B., Fuchs, U., Kohmann, F. and Schmedtje, U. 1992. An unconventional approach to modeling spatial and temporal variability of local shear stress in stream segments. *Water Resources Research*, 28(12), pp.3251-3258.
- Larned, S. T., Kinzie III, R. A., Covich, A. P., and Chong, C. T. 2003. Detritus processing by endemic and non-native Hawaiian stream invertebrates: a microcosm study of species-specific effects. *Archiv für Hydrobiologie*, 156(2), 241-254.
- Larson, H. 2020. *Awaous commersoni*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020 : e.T57509025A58341446. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T57509025A58341446.en>. Downloaded on 09 November 2021.
- Leberer, T., and Nelson, S. G. 2001. Factors affecting the distribution of atyid shrimps in two tropical insular rivers. *Pacific Science*, 55(4), 389-398.
- Leberer, T., and Cai, Y. 2003. Shrimps of the family Atyidae from Guam, Mariana Islands. *Micronesica*, 35(36), 353-358.
- Lecomte-Finiger, R. 1992. Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Marine Biology* 114:205-210.
- Lefrançois E., Coat S., Lepoint G., Vachiéry N., Gros O., Monti D., 2010. Epilithic biofilm as a key factor for small-scale river fisheries on Caribbean islands. *Fisheries Management and Ecology* 18(3), 211-220.
- Legault A. 1986. Comportement d'escalade de l'anguille et colonisation du bassin versant de la Sèvre Niortaise. Les publications de l'ENSA de Rennes n°3, 41p.
- Legault A. 1987. L'anguille dans le bassin de la Sèvre Niortaise. Biologie, écologie, exploitation. Les publications de l'ENSA de Rennes n°6, 305p
- Leis, J. M. 2002. Pacific coral-reef fishes: the implications of behaviour and ecology of larvae for biodiversity and conservation, and a reassessment of the open population paradigm. *Environ. Biol. Fish.* **65**:199–208.
- Leis, J. M. 2006. Are larvae of demersal fishes plankton or nekton ? . *Adv. Mar. Biol.* **51**:57–141.
- Leuven, R.S.E.W., Van Den Brink, F.W.B., and Van Der Velde, G. 2008. Biometrics and fecundity of the freshwater shrimp, *Caridina nilotica* (P. Roux, 1833) (Decapoda, Caridea, Atyidae) in the lower Nile River (Egypt). *Crustaceana*, 81, 227-239.
- Lewis, J.B., Ward, J. and McIver, A. 1966. The breeding cycle, growth and food of the freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus). *Crustaceana* 10(1): 48– 52.
- Lewis, A., and A. Hogan. 1987. The enigmatic jungle perch : recent research provides some answers. *South Pacific Commission Fisheries Newsletter* 40 : 24-31.
- Liénard, C., E. Feunteun, M. J. Miller, J. Aoyama, J.-M. Mortillaro, C. Hubas, M. Kuroki, S. Watanabe, C. Dupuy, and A. Carpentier. 2016. Geographic variation in stable isotopic and fatty acid composition of anguilliform leptocephali and particulate organic matter in the South Pacific. *Marine Ecology Progress Series* **544** : 225-241.
- Lima, J.D.F., Silva, L.M.A.D, Silva, T.C.D, Garcia, J.D.S, Pereira, I.D.S and Amaral K.D.S. 2014. Reproductive aspects of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda : Palaemonidae) in the State of Amapa, Amazon River mouth. *Acta Amazon.* 44: 245–254.



- Lim P., Meunier F., Keith P., Noël P., 2002. Atlas des poissons d'eau douce de la Martinique. Patrimoines naturels, vol. 51. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Limburg, K. E., H. Wickstrom, H. Svedang, M. Elfman, and P. Kristiansson. 2003. Do stocked freshwater eels migrate ? Evidence from the Baltic suggests "yes". Pages 275-284 in American Fisheries Society Symposium. Citeseer.
- Lin, Y. J., B. Jessop, O. Weyl, Y. Iizuka, S. H. Lin, W. N. Tzeng, and C. L. Sun. 2012. Regional variation in otolith Sr: Ca ratios of African longfinned eel *Anguilla mossambica* and mottled eel *Anguilla marmorata*: a challenge to the classic tool for reconstructing migratory histories of fishes. *Journal of Fish Biology* **81**:427-441.
- Lin, Y.-J., B. M. Jessop, O. L. F. Weyl, Y. Iizuka, S.-H. Lin, and W.-N. Tzeng. 2014. Migratory history of African longfinned eel *Anguilla mossambica* from Maningory River, Madagascar: discovery of a unique pattern in otolith Sr:Ca ratios. *Environmental Biology of Fishes* **98**:457-468.
- Lindstrom, D.P. 1998. Reproduction, early development and larval transport dynamics of amphidromous Hawaiian gobioids. University of Hawaii at Manoa.
- Lindstrom, D.P. and C.L. Brown. 1994. Early development of the amphidromous Hawaiian stream goby, *Lentipes concolor*. Proc. 4th Indo-Pacific Fish Conference, Kasetsart University, Bangkok.
- Lindstrom, D. P., M. J. Blum, R. P. Walter, R. B. Gagne, and J. F. Gilliam. 2012. Molecular and morphological evidence of distinct evolutionary lineages of *Awaous guamensis* in Hawai'i and Guam. *Copeia* **2012**:293-300.
- Ling, S.W. 1969. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *FAO Fish. Rep.*, 57: 589-606.
- Lissaker, M. and Kvarnemo, C. 2006. Ventilation or nest defense—parental care trade-offs in a fish with male care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(6), pp.864-873.
- Loftus, W. F., Kushlan, J. A., and Voorhees, S. A. 1984. Status of the mountain mullet in southern Florida. *Florida Scientist*, 256-263.
- Loiselle, P. V., and M. L. Stiassny. 2007. Rehabilitation of the Malagasy endemic *Kuhlia sauvagii* Regan, 1913 (Teleostei: Perciformes), with the designation of a neotype for *Centropomus rupestris* Lacepede, 1802. *American Museum Novitates* 2007 : 1-13.
- Lopes, D., Frédou, F.L., Silva, E., Calazans, N., and Peixoto, S. 2017. Reproductive cycle of seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Crustacea, Penaeidea) from the northeast coast of Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 61(3), 137-141.
- Lorang, C., De Mazancourt, V., Marquet, G., and Keith, P. 2020. Taxonomic study of the freshwater shrimps genus *Atyoida* Randall, 1840 (Crustacea: Decapoda: Atyidae) in Polynesia with a revalidation of *A. tahitensis* Stimpson, 1860. *Zootaxa*, 4751(1), 55-74.
- Lord, C., and Keith, P. 2008. Threatened fishes of the world: *Sicyopterus sarasini* Weber & de Beaufort, 1915 (Gobiidae). *Environmental Biology of Fishes*, 83(2), 169-170.
- Lord, C., C. Brun, M. Hauteœur, and P. Keith. 2010. Insights on endemism: comparison of the duration of the marine larval phase estimated by otolith microstructural analysis of three amphidromous *Sicyopterus* species (Gobioidei: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia. *Ecology of Freshwater Fish* **19**:26-38.
- Lord, C., Tabouret, H., Claverie, F., Pécheyran, C., and Keith, P. 2011. Femtosecond laser ablation ICP-MS measurement of otolith Sr: Ca and Ba: Ca composition reveal differential use of freshwater habitats for three amphidromous *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidei: Sicydiinae) species. *Journal of Fish Biology*, 79(5), 1304-1321.
- Lord, C., Lorion, J., Dettai, A., Watanabe, S., Tsukamoto, K., Cruaud C. and Keith P. 2012. From endemism to widespread distribution: phylogeography of three amphidromous *Sicyopterus* species (Teleostei: Gobioidei: Sicydiinae). *Mar Ecol Prog Ser* 455:269–285
- Lucas, M.C. and E. Baras. 2001. *Migration of Freshwater Fishes*. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Lucas, M. and Baras, E. 2008. *Migration of freshwater fishes*. John Wiley & Sons.



- Lord, C., J. Lorion, A. Dettai, S. Watanabe, K. Tsukamoto, C. Cruaud, and P. Keith. 2012. From endemism to widespread distribution: phylogeography of three amphidromous *Sicyopterus* species (Teleostei: Gobioidi: Sicydiinae). *Marine Ecology Progress Series* **455**:269-285.
- Louvel, M. 1930. L'exploitation des eaux douces de Madagascar. Tananarive, Madagascar, G. Pitot & Cie.Mantel
- M**acArthur, R. H., and Wilson, E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 373-387.
- Maciel, C.R., and Valenti, W.C. 2009. Biology, fisheries, and aquaculture of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*: a review. *Nauplius*, 17(2), 61-79.
- Maciolek, A. 1972. *Macrobrachium lar* as a culture prawn in the tropical insular Pacific. Pages 550-558 in Western Association of State Game and Fish Commissioners. Proceedings of the 52nd Annual Conference of Western Association of State Game and Fish Commissioners, Portland, Oregon.
- MacNamara, R., E. Koutrakis, A. Sapounidis, D. Lachouvaris, F. Arapoglou, D. Panora, and K. Mccarthy. 2014. Reproductive potential of silver European eels (*Anguilla anguilla*) migrating from Vistonis Lake (northern Aegean Sea, Greece). *Mediterranean Marine Science* **15** : 539-544.
- MacNamara, R., and T. K. McCarthy. 2012. Size-related variation in fecundity of European eel (*Anguilla anguilla*). *ICES Journal of Marine Science/Journal du Conseil* **69**.
- MacNamara, R., T. K. McCarthy, H. Wickström, and P. D. Clevestam. 2016. Fecundity of silver-phase eels (*Anguilla anguilla*) from different habitat types and geographic locations. *ICES Journal of Marine Science* **73** : 135-141.
- Maeda, Ken, and Katsunori Tachihara. 2010. "Diel and Seasonal Occurrence Patterns of Drifting Fish Larvae in the Teima Stream, Okinawa Island1." *Pacific Science* 64, no. 2 : 161-176.
- Maeda, K., and T. Saeki. 2018. Revision of Species in *Sicyopterus* (Gobiidae: Sicydiinae) Described by de Beaufort (1912), with a First Record of *Sicyopterus longifilis* from Japan. *Species Diversity* **23**:253-262.
- Maeda, K., N. Yamasaki, and K. Tachihara. 2007. Size and age at recruitment and spawning season of sleeper, genus *Eleotris* (Teleostei: Eleotridae) on Okinawa Island, southern Japan. *Raffles Bulletin of Zoology* **14**:199-207.
- Magaelhães, C, and I. Walker. 1988. Larval development and ecological distribution of central Amazonian palaemonid shrimps (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, 55: 279-292.
- Maie, T., M. P. Wilson, H. L. Schoenfuss, and R. W. Blob. 2009. Feeding kinematics and performance of Hawaiian stream gobies, *Awaous guamensis* and *Lentipes concolor*: linkage of functional morphology and ecology. *J Morphol* **270**:344-356.
- Mailautoka, K. and D. Hoese. 2012. *Kuhlia rupestris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012 : e. T183158A1730675. DOI : 10.2305/IUCN.UK.2012.RLTS. T183158A1730675.en. Downloaded on 28 August 2017
- Mailautoka, K., D. Hoese, and J. S. Sparks. 2017. *Kuhlia rupestris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017 : e.T183158A58334078. Downloaded on 05 May 2020.
- Mailautoka, K., D. Hoese, J. S. Sparks, B. Ebner, and S. Brooks. 2019. *Kuhlia rupestris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019 : e.T183158A123380122. Downloaded on 05 May 2020.
- Mailautoka, K., D. Hoese, J. S. Sparks, B. Ebner, and S. Brooks. 2019. *Kuhlia rupestris* (amended version of 2019 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2020 : e.T183158A173723091. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T183158A173723091.en>. Downloaded on 18 November 2020.
- Manacop, P. R. 1953. The life history and habits of the goby, *Sicyopterus extraneus* Herre (anga) Gobiidae with an account of the goby-fry fishery of Cagayan River, Oriental Masamis. *Philipp J Fish* **2**:1-57.
- Mantel, S.K., and Dudgeon, D. 2004. Dietary variation in a predatory shrimp *Macrobrachium heinanense* (Palaemonidae) in Hong Kong forest streams. *Arch. Hydrobiol.* 160 (3), 305–328. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0160-0305>.



- March, J. G., and Pringle, C. M. 2003. Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. *Biotropica*, 35: 84–93.
- Mantel, S.K. and Dudgeon, D. 2005. Reproduction and sexual dimorphism of the Palaemonid Shrimp *Macrobrachium hainanense* in Hong Kong streams. *J. Crustac. Biol.* 25: 450–459.
- March, J.G., Benstead, J.P., Pringle, C.M. and Scatena, F.N. 1998. Migratory drift of larval freshwater shrimps in two tropical streams, Puerto Rico. *Freshwater Biology*, 40(2), pp.261-273.
- March, J.G., Pringle, C.M., Townsend, M.J. and Wilson, A.I. 2002. Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*, 47, 377–390.
- March, J. G., and Pringle, C. M. 2003. Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. *Biotropica*, 35: 84–93.
- Marquet, G. 1991. Freshwater crustaceans of French Polynesia: taxonomy, distribution and biomass (Decapoda). *Crustaceana* 61: 125-140.
- Marquet, G. 1992. L'étude du recrutement et de la physiologie des anguilles de Polynésie française permet-elle de cerner leur aire de ponte? *Bulletin de l'Institut océanographique (Monaco)*:129-147.
- Marquet, G., and P. Lamarque. 1986. Acquisitions récentes sur la biologie des anguilles de Tahiti et de Moorea (Polynésie française): *A. marmorata*, *A. megastoma*, *A. obscura*. *Vie Milieu* 36:311-315.
- Marquet, G., Keith, P. and Vigneux, E. 2003. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de Nouvelle-Calédonie. Patrimoines naturels, Vol. 56. Paris: Museum National d'Histoire Naturelle.
- Martin F. Gomon and Dianne J. Bray, *Awaous acritosus* dans *Fishes of Australia*, consulté le 12 novembre 2021, <https://fishesofaustralia.net.au/home/species/1310>
- Martínez-Mayén, M., Romá-Contreras, R., Rocha-Ramírez, A., Chazaro-Olvera, S., 2000. Relative growth of *Atya margaritacea* A. Milne-Edwards, 1864 (Decapoda, Atyidae) from the southern Pacific coast of Mexico. *Crustaceana* 73 (5), 525–534.
- Marui, M., T. Arai, M. J. Miller, D. J. Jellyman, and K. Tsukamoto. 2001. Comparison of early life history between New Zealand temperate eels and Pacific tropical eels revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Marine Ecology Progress Series* **213** : 273-284.
- Mashiko, K. 1983. Differences in the egg and clutch sizes of the prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan) between brackish and freshwaters of a river. *Zoological Magazine* 92: 1-9. (In Japanese).
- Mashiko, K. 1990. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan). *Journal of Crustacean Biology* 10: 306-314.
- Masuda, H., K. Amaoka, C. Araga, T. Uyeno et T. Yoshino. 1984. Les poissons de l'archipel japonais. Vol. 1. Tokai University Press, Tokyo, Japon. 437 p. (texte).
- Matamoros W. A., Schaefer J., Mickle P., Arthurs W., Ikoma R.J., Ragsdale R. 2009. First record of *Agonostomus monticola* (family: Mugilidae) in Mississippi freshwaters with notes of its distribution in the southern United States. *The Southeastern Naturalist* 8 (1): 175–179. <https://doi.org/10.1656/058.008.0116>
- Matsui, I. 1972. Eel biology-biological study. Koseisha-Koseikaku, Tokyo:1-47.
- Mazancourt, V., M. Castelin, C. Renneville, M. C. Mlambo, G. Marquet, and P. Keith. 2019a. Revalidation of *Caridina natalensis* De Man, 1908 (Crustacea: Decapoda: Atyidae) in the South Western Indian Ocean. *Zootaxa* 4543:375-387.
- Mazancourt, V., Klotz, W., Marquet, G., Mos, B., Rogers, D.C. and Keith, P. 2019b. The complex study of complexes: the first well-supported phylogeny of two species complexes within genus *Caridina* (Decapoda: Caridea: Atyidae) sheds light on evolution, biogeography, and habitat. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 131, 164–180. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.11.002>



- Mazzoldi, C., and Rasotto, M. B. 2002. Alternative male mating tactics in *Gobius niger*. *Journal of Fish Biology*, 61(1), 157-172.
- McCleave, J.D., 2003. Spawning areas of the Atlantic eels, *Eel biology*, Springer, pp. 141-155.
- McCormick, M. I. 1999. Delayed metamorphosis of a tropical reef fish (*Acanthurus triostegus*) : a field experiment. *Marine Ecology Progress Series* **176** : 25-38.
- McCosker, J. E., R. H. Bustamante, and G. M. Wellington. 2003. The freshwater eel, *Anguilla marmorata*, discovered in Galápagos. *NOTICIAS DE GALÁPAGOS* **62** : 2-6.
- McDowall, R. 1988. *Diadromy of Fishes. Migrations between Freshwater and Marine Environments*. Croom Helm, London, 308 pp.
- McDowall, R. M. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in fish biology and fisheries* **7**:443-462.
- McDowall, R. 2003. Hawaiian biogeography and the islands' freshwater fish fauna. *Journal of biogeography* **30**:703-710.
- McDowall, R.M. 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and fisheries*, 8(1), pp.1-13.
- McDowall, R. 2008. Diadromy, history and ecology: a question of scale. Pages 5-14 *Fish and Diadromy in Europe (ecology, management, conservation)*. Springer.
- McDowall, R. M. 2009. Early hatch: a strategy for safe downstream larval transport in amphidromous gobies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **19**, 1–8. doi:10.1007/S11160-008-9085-Y
- McDowall, R. 2010. Why be amphidromous: expatrial dispersal and the place of source and sink population dynamics? *Reviews in fish biology and fisheries* **20**:87-100.
- McIntosh, M. D., Benbow, M. E., and Burky, A. J. 2002. Effects of stream diversion on riffle macroinvertebrate communities in a Maui, Hawaii, stream. *River Research and Applications*, 18(6), 569-581.
- McMahan C.D., Davis M.P., Domínguez-Domínguez O., García-de-León F.J., Doadrio I. and Piller K.R. 2013. From the mountains to the sea: phylogeography and cryptic diversity within the Mountain Mullet, *Agonostomus monticola* (Teleostei: Mugilidae). *Journal of Biogeography* **40** (5): 894–904. <https://doi.org/10.1111/jbi.12036>
- MCRae, M. G. 2007. The potential for source-sink population dynamics in Hawaii's amphidromous fishes. *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*, 3, 87-98.
- Meekan, M. G., J. Carleton, A. McKinnon, K. Flynn, and M. Furnas. 2003. What determines the growth of tropical reef fish larvae in the plankton: food or temperature? *Marine Ecology Progress Series* **256**:193-204.
- Meekan, M. G., J. Carleton, A. McKinnon, K. Flynn, and M. Furnas. 2003. What determines the growth of tropical reef fish larvae in the plankton: food or temperature? *Marine Ecology Progress Series* **256**:193-204.
- Mensah, P. K., Muller, W. J., and Palmer, C. G. 2011. Acute toxicity of Roundup® herbicide to three life stages of the freshwater shrimp *Caridina nilotica* (Decapoda: Atyidae). *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C*, 36(14---15): 905---909. <http://doi.org/10.1016/j.pce.2011.07.071>
- Merrick, J. R., and G. n. E. Schmida. 1984. *Australian freshwater fishes*. JR Merrick.
- Meunier, B., Yavno, S., Ahmed, S. and Corkum, L.D. 2009. First documentation of spawning and nest guarding in the laboratory by the invasive fish, the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research*, 35(4), pp.608-612.
- Miller, M. J. 2002. Contrasting migratory strategies of marine and freshwater eels. *Fisheries Science* 68:37-40.
- Miller, M. J. 2009. Ecology of anguilliform leptocephali : remarkable transparent fish larvae of the ocean surface layer. *Aqua-BioScience Monographs* **2** : 1-94.
- Miller, M. J. 2015. Nighttime vertical distribution and regional species composition of eel larvae in the western Sargasso Sea. *Regional Studies in Marine Science* **1** : 34-46.



- Miller, M., N. Mochioka, T. Otake, and K. Tsukamoto. 2002. Evidence of a spawning area of *Anguilla marmorata* in the western North Pacific. *Marine Biology* 140:809-814.
- Miller, M. J., S. Wouthuyzen, G. Minagawa, J. Aoyama, and K. Tsukamoto. 2006. Distribution and ecology of leptocephali of the congrid eel, *Ariosoma scheelei*, around Sulawesi Island, Indonesia. *Marine Biology* 148 : 1101-1111.
- Miller, M. J., J. Aoyama, and K. Tsukamoto. 2009. New perspectives on the early life history of tropical anguillid eels : implications for resource management. *Eels at the edge: science, status and conservation concerns*. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society :71-84.
- Miller, R. R., Minckley, W., and Norris, S. M. 2009. Peces dulceacuícolas de México. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Miller, M. J., T. Otake, J. Aoyama, S. Wouthuyzen, S. Suharti, H. Y. Sugeha, and K. Tsukamoto. 2011. Observations of gut contents of leptocephali in the North Equatorial Current and Tomini Bay, Indonesia. *Coast Mar Sci* 35 : 277-288.
- Miller, M. J., D. Stepputtis, S. Bonhommeau, M. Castonguay, M. Schaber, M. Vobach, K. Wysujack, and R. Hanel. 2013. Comparisons of catches of large leptocephali using an IKMT and a large pelagic trawl in the Sargasso Sea. *Marine Biodiversity* 43 : 493-501.
- Miller, M. J., and J. M. Casselman. 2014. The American eel : a fish of mystery and sustenance for humans. Pages 155-169 *Eels and Humans*. Springer.
- Miller, M. J., S. Bonhommeau, P. Munk, M. Castonguay, R. Hanel, and J. D. McCleave. 2015. A century of research on the larval distributions of the Atlantic eels : a re-examination of the data. *Biological Reviews* 90 : 1035-1064.
- Miller, M. J., and K. Tsukamoto. 2017. The ecology of oceanic dispersal and survival of anguillid leptocephali. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74 : 958-971.
- Minegishi, Y., J. Aoyama, J. G. Inoue, M. Miya, M. Nishida, and K. Tsukamoto. 2005. Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eels genus *Anguilla* based on the whole mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34 : 134-146.
- Minegishi, Y., P. A. Gagnaire, J. Aoyama, P. Bosc, E. Feunteun, K. Tsukamoto, and P. Berrebi. 2012. Present and past genetic connectivity of the Indo-Pacific tropical eel *Anguilla bicolor*. *Journal of biogeography* 39 : 408-420.
- Milton, D. A. 2009. Living in two worlds: diadromous fishes, and factors affecting population connectivity between tropical rivers and coasts. In *Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems* (pp. 325-355). Springer, Dordrecht.
- Mochioka, N., and M. Iwamizu. 1996. Diet of anguillid larvae : leptocephali feed selectively on larvacean houses and fecal pellets. *Marine Biology* 125 : 447-452.
- Mochioka, N. 2003. Leptocephali. Pages 51–60 in *Eel Biology* K. Aida, K. Tsukamoto and K. Yamauchi. Springer, Tokyo.
- Monod, T. 1980. Décapodes. In: *Flore et faune aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne* (Eds DURAND J.R. & LEVEQUE C.). ORSTOM, Paris, Tome I, 44: 369-389.
- Monod, T. 1977. Sur quelques Crustacés Décapodes africains (Sahel, Soudan). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3ème série, 500: 1201-1215.
- Monti, D., Keith, P., and Vigneux, E. 2010. *Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de la Guadeloupe*. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle.
- Morgan, D. L., Rowland, A. J., Gill, H. S., and Doupé, R. G. 2004. The implications of introducing a large piscivore (*Lates calcarifer*) into a regulated northern Australian river (Lake Kununurra, Western Australia). *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 9, 181–193.
- Moriarty, C., and W. Dekker. 1997. Management of the European eel. *Fisheries Bulletin*. The Marine Institute Dublin, Ireland.
- Moriarty, C. (2003). The Yellow Eel. In K. Aida, K. Tsukamoto, & K. Yamauchi (Eds.), *Eel Biology* (pp. 89-105). Tokyo: Springer Japan.



- Morrisson, W. E., D. E. Secor, and P. M. PICCOLI. 2003. Estuarine habitat use by Hudson River American eels as determined by otolith strontium: calcium ratios. Pages 87-99 in American Fisheries Society Symposium.
- Montoya, J.V., Arrington, D.A., and Winemiller, K.O. 2014. Seasonal and diel variation of shrimp (Crustacea, Decapoda) on sandbanks of a tropical floodplain river. *Journal of Natural History* 48(9-10), 557-574. doi:10.1080/00222933.2013.840398
- Murcia, S., and Álvarez, F. S. 2018. Your place, my place..., distribution of *Agonostomus monticola* and *Sicydium multipunctatum* in the Acahuapa Watershed. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(3), 854-864.
- Murphy, C. A., and J. Cowan. 2007. Production, marine larval retention or dispersal, and recruitment of amphidromous Hawaiian gobioids: issues and implications. *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries* 3:63-74.
- Murthy, D. K. and Rajagopal, K. V. 1990. Food and feeding habits of the freshwater prawn *Macrobrachium equidens* (Dana). *Indian J. Anim. Sci.*, 60(1): 118-122.
- Myers, G. S. 1938. Fresh water fishes and West Indian zoogeography (Vol. 3465). US Government Printing Office.
- Myers, G.S. 1949. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migrator fishes. *Copeia*, No.2, June 30. 1949, pp. 89-96.
- N**akabo, T. 2013. *Fishes of Japan with Pictorial Keys to the Species*. I : xlix+ 1-864; II : xxii+ 865-1747; III : xvi+ 1751-2428. Tokai University Press, Hadano. (In Japanese.).
- Nakahara, Y., Hagiwara A., Miya Y., and Hirayama K. 2005. Larval rearing of three amphidromous shrimp species (Atyidae) under different feeding and salinity. *Aquacult Sci* 53: 305-310. (in Japanese with English abstract)
- Nakahara, Y., Hagiwara, A., Miya, Y., and Hirayama, K., 2007. Larval development of three amphidromous shrimp species (Atyidae). *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Nagasaki University*, 88: 43-59. (in Japanese with English abstract)
- Nandlal, S. 2005. Monoculture of the native freshwater prawn *Macrobrachium lar* in Vanuatu, and integrated with taro in Wallis and Futuna. *SPC Fisheries Newsletter*, 112, 40-44.
- Nazari, E. M., Simões-Costa, M. S., Müller, Y. M. R., Ammar, D., and Dias, M. 2003. Comparisons of fecundity, egg size, and egg mass volume of the freshwater prawns *Macrobrachium potiuna* and *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology*, 23(4), 862-868.
- Nelson, S. G., Camacho, F. A., Parham, J. E., Tibbatts, R. B., and Smith, B. D. 1997. Distributions and habitats of Micronesian stream fishes. *Micronesica*, 30, 83-91.
- New, M. B. 2005. Freshwater prawn farming: global status, recent research and a glance at the future. *Aquaculture Research* 36: 210-230.
- New, W. C. Valenti, J. H. Tidwell, L. R. D'abramo, and M. N. Kuty. 2010. *Freshwater prawns: biology and farming*. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Ngoc-Ho N. 1976. The larval development of the prawns *Macrobrachium equidens* and *Macrobrachium sp.* (Decapoda: Palaemonidae), reared in the laboratory. *Journal of Zoology*, 178: 15-55.
- Nico, L., and Neilson, M. 2011. *Poecilia reticulata*. USGS Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. Disponible sur <<http://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?speciesID=863>>
- Nordlie, F. G. 1981. Feeding and reproductive biology of eleotrid fishes in a tropical estuary. *Journal of Fish Biology*, 18(1), 97-110.
- Novak, P.A., Douglas, M.M., Garcia, E.A., Bayliss, P. and Pusey, B.J. 2015. A life-history account of *Macrobrachium spinipes* (Schenkel, 1902) (Cherabin) in a large tropical Australian River. *Freshw. Sci.* 32: 620-633.



- Novak, P.A., Garcia, E.A., Pusey, B.J., and Douglas, M.M. 2016. Importance of the natural flow regime to an amphidromous shrimp: a case study. *Mar. Freshwater Res.* 68 (5), 909–921. <https://doi.org/10.1071/MF16034>.
- Novak, P. A., Bayliss, P., Crook, D. A., Garcia, E. A., Pusey, B. J., and Douglas, M. M. 2017a. Do upstream migrating, juvenile amphidromous shrimps, provide a marine subsidy to river ecosystems ? *Freshwater biology*, 62(5), 880-893.
- Novak, P.A., Garcia, E.A., Pusey, B.J. and Douglas M.M. 2017b. Importance of the natural flow regime to an amphidromous shrimp: a case study. *Mar. Freshw. Res.* 68(5): 909–921.
- Nwosu, F. M., Holzlohner, S., and Enin, U. I. 2007. The exploited population of the brackish river prawn (*Macrobrachium macrobrachion* Herklots 1851) in the Cross River estuary, Nigeria. *Scientia Marina*, 71(1), 115-121.
- OCEA. 2012. Inventaire et recommandations de gestion pour la préservation de l'ichtyofaune de la zone humide de l'étang du Gol. Rapport Final pour le compte du Conservatoire du Littoral - Antenne de La Réunion.
- OCEA. 2014. Suivi des réseaux de contrôle de surveillance de la qualité des masses d'eau de surface de l'île de Mayotte - Volet Poissons et macro-crustacés. Programme de l'année 2014. Rapport de synthèse pour le compte du BRGM-Mayotte.
- OCEA, and ETHYCO. 2014. ZNIEFF aquatiques à Mayotte : proposition de listes d'espèces déterminantes de poissons et d'invertébrés et premier découpage de périmètres. Données mobilisables dans le cadre du Système d'Information Nature et Paysage Phase 1 – Bilan des données d'inv.
- OCEA, BRGM, and ONEMA. 2015. Suivi des réseaux de contrôle de surveillance de la qualité des masses d'eau de surface de l'île de Mayotte - Volet Poissons et macro-crustacés. Programme de l'année 2015. Rapport de synthèse.
- OCEA, and Hydrô Réunion. 2016. Inventaires complémentaires ichtyologiques et crucifologiques en eau douce dans le cadre des inventaires ZNIEFF de Mayotte. Rapport pour le compte de la DEAL 976.
- Oeding, S., Taffs, K. H., Reichelt-Brushett, A., and Oakes, J. M. 2020. Carbon and nitrogen stable isotope analyses indicate the influence of land use on allochthonous versus autochthonous trophic pathways for a freshwater atyid shrimp. *Hydrobiologia*, 847: 2377–2392
- Oka, S.-i., and K. Tachihara. 2001. Estimation of spawning sites in the spotted flagtail, *Kuhlia marginata*, based on sperm motility. *Ichthyological Research* 48 : 425-427.
- Oka, S.-i., and K. Tachihara. 2008. Migratory history of the spotted flagtail, *Kuhlia marginata*. *Environmental Biology of Fishes* 81 : 321-327.
- Okuthe, E. G., Muller, W. J., and Palmer, C. G. 2004. Histological analysis of gonad development in a freshwater shrimp, *Caridina nilotica* (Decapoda: Atyidae). In *Proceedings of the 2004 Water Institute of Southern Africa (WISA) Biennial Conference*. Cape Town, South Africa (pp. 345-348).
- Olele NF, & Okonkwo JC 2012. Reproductive biology of freshwater prawn *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklot, 1857) caught in Warri River. *Arch. Zootech.* 15: 41–57.
- Olii, A. H., Sahami, F. M., Hamzah, S. N., and Pasingi, N. 2017. Preliminary findings on distribution pattern of larvae of nike fish (*Awaous sp.*) in the estuary of Bone River, Gorontalo Province, Indonesia. *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation*, 10(5), 1110-1118.
- Olivier, J.-M., Valade, P. and Bosc, P. 2004. Analyse des données du réseau de suivi piscicole de La Réunion : Etude de faisabilité d'un outil d'expertise de la qualité des 209 peuplements piscicoles et de la fonctionnalité des milieux aquatiques associés. ARDA, Etang Salé. 55 p.
- Olivier, T.J. and R.T. Bauer. 2011. Downstream female hatching migration of the river shrimp *Macrobrachium ohione* in the lower Mississippi River system. *Am. Midl. Nat.*, 166: 379-393.
- Olivier, T. J., Conner, S. L., and Bauer, R. T. 2012. Evidence of extended marine planktonic larval development in far-upstream populations of the river shrimp *Macrobrachium ohione* (Smith, 1874) from the Mississippi River. *Journal of Crustacean Biology*, 32(6), 899-905.



- Oliveira, K., and J. D. McCleave. 2000. Variation in population and life history traits of the American eel, *Anguilla rostrata*, in four rivers in Maine. *Environmental Biology of Fishes* **59**:141-151.
- Olsson, K. H., Kvarnemo, C., and Svensson, O. 2009. Relative costs of courtship behaviours in nest-building sand gobies. *Animal Behaviour*, *77*(2), 541-546.
- Otake, T. 2003. Metamorphosis. In "Eel Biology". Springer-Verlag, Tokyo.
- Otake, T., K. Nogami, and K. Maruyama. 1993. Dissolved and particulate organic matter as possible food sources for eel leptocephali. *Marine Ecology Progress Series* : 27-34.
- P**anfili, J. 2007. Les otolithes, intégrateurs de l'histoire individuelle des poissons (Institut de Recherche pour le Développement, IRD; Laboratoire ECOLAG - UMR 5119). Université Montpellier 2
- Paschoal, L. R., Guimarães, F. J., and Couto, E. C. 2016. Growth and reproductive biology of the amphidromous shrimp *Palaemon pandaliformis* (Decapoda: Caridea) in a Neotropical river from northeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, *33*.
- Paula, J. 1998. Larval retention and dynamics of the prawns *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards and *Crangon crangon* Linnaeus (Decapoda, Caridea) in the Mira estuary, Portugal. *Invertebr Reprod Dev* *33*:221–228
- Pavlov, D.S. and Savvaitova, K.A., 2008. On the problem of ratio of anadromy and residence in salmonids (Salmonidae). *Journal of Ichthyology*, *48*(9), pp.778-791.
- Phillip, D. A. 1993. Reproduction and feeding of the mountain mullet, *Agonostomus monticola*, in Trinidad, West Indies. *Environmental biology of fishes*, *37*(1), 47-55.
- Pike, C., V. Crook, M. Gollock, and D. Jacoby. 2019. *Anguilla bicolor*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019 : e.T166894A96228348.
- Pike, C., V. Crook, M. Gollock, and D. Jacoby. 2019. *Anguilla marmorata* (errata version published in 2020). The IUCN Red List of Threatened Species 2019 : e.T166189A167699312.
- Pike, C., V. Crook, M. Gollock, and D. Jacoby. 2019. *Anguilla mossambica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019 : e.T183155A96229580.
- Pillai, N. N. 2002. Larval history of *Caridina longirostris* H. Milne Edwards. *Journal of the Marine Biological Association of India*, *44*(1 & 2), 59-75.
- Peebles, J.B. 1980. Competition and habitat partitioning by the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* *38*(1), 49–54. doi:10.1163/156854080X00391
- Penaz, M. 2001. A general framework of fish ontogeny: a review of the ongoing debate. *Folia Zoologica (Czech Republic)*.
- Peuget, S., and A. Serre. 2015. Variabilité spatiale et temporelle de la durée de vie larvaire et du recrutement estuarien d'un gobie amphidrome de La Réunion, *Awaous commersoni*.
- Pezold, F., T. Iwamoto, and I. Harrison. 2006. Multivariate analysis of sicydiines of São Tomé and Príncipe with redescription of *Sicydium brevifile* and *S. bustamantei* (Teleostei: Gobiidae) and a key to west African sicydiines. The California Academy of Sciences Gulf of Guinea Expedition (2201). V. *Proceedings of California Academy of Science*:965-980.
- Pileggi, L.G. and F.L. Mantelatto. 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. *Invertebr. Syst.*, *24*: 194-208.
- Pitcher, T. J., and Parrish, J. K. 1993. Functions of schooling behavior in fishes. The behavior of teleost fishes. Chapman and Hall, New York, 363-440.
- Planes, S., and R. Galzin. 1997. New perspectives in biogeography of coral reef fish in the Pacific using phylogeography and population genetics approaches. *Vie et Milieu (France)*.



- Poole, W. R., J. D. Reynolds, and C. Moriarty. 1990. Observations on the silver eel migrations of the Burrishoole River system, Ireland, 1959 to 1988. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* **75**:807-815.
- Postel S., 2000. Entering an era of water scarcity: the challenges ahead. *Ecological Applications* 10(4) :941-948.
- Pous, S., E. Feunteun, and C. Ellien. 2010. Investigation of tropical eel spawning area in the South-Western Indian Ocean: Influence of the oceanic circulation. *Progress in Oceanography* **86** :396-413.
- Pothin, K. 2005. Analyse de la dispersion larvaire des poissons récifaux à La Réunion à travers l'étude de leurs otolithes. Thèse de doctorat de l'Université de La Réunion, 243 pp.
- Poupin, J., and Juncker, M. 2010. A guide to the decapod crustaceans of the South Pacific/Guide des crustacés décapodes du Pacifique Sud. SPC FAME Digital Library.
- Powell, C.B., 1983. Fresh and brackish water shrimps of economic importance in the Niger Delta. Proceedings of the 2nd Annual Conference of the Fisheries Society of Nigeria (FISON), Calabar 25–27.
- Pratiwi, Y., Fahri, F., and Annawaty, A. 2016. Udang Air Tawar Genus *Atyoida* Di Sungai Pondo, Palu, Sulawesi Tengah, Indonesia. *Natural Science: Journal of Science and Technology*, 5(2).
- Pringle, C. M., and Blake, G. A. 1994. Quantitative effects of atyid shrimp (Decapoda: Atyidae) on the depositional environment in a tropical stream: use of electricity for experimental exclusion. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(6), 1443-1450.
- Pringle, C. M., Blake, G. A., Covich, A. P., Buzby, K. M., and Finley, A. 1993. Effects of omnivorous shrimp in a montane tropical stream: sediment removal, disturbance of sessile invertebrates and enhancement of understory algal biomass. *Oecologia*, 93: 1–11.
- Pringle, C.M., Hemphill, N., McDowell, W.H., Bednarek, A. and March J.G. 1999. Linking species and ecosystems: different biotic assemblages cause interstream differences in organic matter. *Ecology*, 80, 1860–1872.
- Pusey, B., Kennard, M. J., and Arthington, A. H. 2004. Freshwater fishes of north-eastern Australia. CSIRO publishing.
- Q**uignard, J., and H. Farrugio. 1981. 5. Age and growth of grey. *Aquaculture of grey mullets* **26**:155.
- Quinn, B. K., 2016. Extra and intermediate larval stages in decapod crustacea: a review of physiological causes and ecological implications, with emphasis on lobsters, *Homarus* spp. In: V. Alvarado, (ed.), *Crustaceans: Physiological Characteristics, Evolution and Strategies*, Nova Science Publishers, Hauppauge, NY, pp. 19–80.
- R**a'Anan, Z. and Sagi, A. 1985. Alternative mating strategies in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *Biol. Bull.* 169, 592–601.
- Rabadá, D., 1993. Crustáceos decápodos lacustres de las calizas litográficas del Cretácico inferior de España: Las Hoyas (Cuenca) y el Montsec de Rúbies (Lleida). *Cuadernos de Geología Ibérica* 17, 345–370.
- Rajyalakshmi, T. 1980. Comparative study of the biology of the freshwater prawn *Macrobrachium malcolmsonii* of Godavari and Hoogly river system. *Proc. Indian Natl Sci. Acad.* 46: 72–89.
- Radtke, R. L., and R. A. Kinzie III. 1996. Evidence of a marine larval stage in endemic Hawaiian stream gobies from isolated high-elevation locations. *Transactions of the American Fisheries Society* **125**:613-621.
- Radtke, R. L., R. A. Kinzie, and S. D. Folsom. 1988. Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies. *Environmental Biology of Fishes* **23**:205-213.
- Radtke, R., R. Kinzie Iii, and D. Shafer. 2001. Temporal and spatial variation in length of larval life and size at settlement of the Hawaiian amphidromous goby *Lentipes concolor*. *Journal of Fish Biology* **59**:928-938.
- Randall, J. E., and H. A. Randall. 2001. Review of the fishes of the genus *Kuhlia* (Perciformes : Kuhliidae) of the Central Pacific. *Pacific Science* 55 : 227-256.



- Rayner, T. S., Pusey, B. J., and Pearson, R. G. 2008. Seasonal flooding, instream habitat structure and fish assemblages in the Mulgrave River, north-east Queensland: towards a new conceptual framework for understanding fish-habitat dynamics in small tropical rivers. *Marine and Freshwater Research*, 59(2), 97-116.
- Read, G.H.L. 1986. A surface response analysis of the role of salinity in the development of larval and post larval *Macrobrachium petersi* (Hilgendorf). *Comp Biochem Phys A* 84:159–168
- Reckordt, M., C. Ubl, C. Wagner, J. Frankowski, and M. Dorow. 2014. Downstream migration dynamics of female and male silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in the regulated German lowland Warnow River. *Ecology of Freshwater Fish* **23**:7-20.
- Reimer, D., K. Strawn and A. Dixon. 1974. Notes on the river shrimp, *Macrobrachium ohione* (Smith) 1874, in the Galveston Bay System of Texas. *T. Am. Fish. Soc.*, 103: 120-126.
- Resh, V.H., Barnes, J.R. and D.A. Craig. 1990. Distribution and Ecology of Benthic Macro Invertebrates in the Opunohu River Catchment, Moorea, French Polynesia. *Annales de Limnologie* 26: 195-214.
- Resh, V. H., J. R. Barnes, B. Benis-Steger and D. A. Craig. 1992. Life history features of some macroinvertebrates in a French Polynesia stream. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 27: 145–153.
- Réveillac, E., E. Feunteun, P. Berrebi, P.-A. Gagnaire, R. Lecomte-Finiger, P. Bosc, and T. Robinet. 2008. *Anguilla marmorata* larval migration plasticity as revealed by otolith microstructural analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65** : 2127-2137.
- Réveillac, E., T. Robinet, M. W. Rabenevanana, P. Valade, and E. Feunteun. 2009. Clues to the location of the spawning area and larval migration characteristics of *Anguilla mossambica* as inferred from otolith microstructural analyses. *J Fish Biol* **74** : 1866-1877.
- Ribeiro, T.C. and H.M. Ureña. 2009. Ontogenic changes in the feeding habits of the fishes *Agonostomus monticola* (Mugilidae) and *Brycon behreae* (Characidae), Térraba River, Costa. Rica. *Rev. Biol. Trop.* 57: 285–290.
- Ribeiro, T. C. and Villalobos, G. U. 2010. Distribution of *Agonostomus monticola* and *Brycon behreae* in the Río Grande de Térraba, Costa Rica and relations with water flow. *Neotropical Ichthyology*, 8, 841–849.
- Richardson, A. J., and Cook, R. A. 2006. Habitat use by caridean shrimps in lowland rivers. *Marine and Freshwater Research* 57(7), 695–701. doi:10.1071/MF05160
- Richarson, M., Valade P., and Grondin, H. 2008. Synthèse du Réseau Piscicole de La Réunion en 2007. Rapport ARDA, DIREN, ONEMA, Région Réunion, Département de la Réunion, 186 p.
- Richarson M., H. Grondin, and P. Valade. 2009. Révision de la liste des espèces animales protégées de la Réunion. Poissons et Macrocrustacés d'eau douce. ARDA, 39p.
- Rigaud, C., P. Laffaille, P. Prouzet, E. Feunteun, E. Diaz, J. Castellano, and M.-N. De Casamajor. 2008. Des compléments sur la biologie. L'anguille européenne, Indicateurs d'abondance et de colonisation, QUAE, Paris:43-86.
- Righton, D., K. Aarestrup, D. Jellyman, P. Sébert, G. van den Thillart, and K. Tsukamoto. 2012. The *Anguilla* spp. migration problem : 40 million years of evolution and two millennia of speculation. *Journal of Fish Biology* **81** : 365-386.
- Riney, M. H. 2015. The impacts of stream flow rates on food resource quality and diets of native endemic atyid shrimps (*Atyoida bisulcata*) in Hawaiian streams (Doctoral dissertation, University of Hawai'i at Hilo).
- Rintelen, K., Page, T. J., Cai, Y., Roe, K., Stelbrink, B., Kuhajda, B. R., ... & von Rintelen, T. 2012. Drawn to the dark side: a molecular phylogeny of freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea: Atyidae) reveals frequent cave invasions and challenges current taxonomic hypotheses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63(1), 82-96.
- Robert, R. 1986. Climat et hydrologie à la Réunion : étude typologique, étude régionale des pluies, de l'alimentation et de l'écoulement (in french). France, 438 p.
- Robert, M. 2015. Analyse des capacités de franchissement des espèces de poissons et de macro-crustacés des cours d'eau des DOM insulaires pour le diagnostic de l'impact des ouvrages transversaux sur la continuité écologique et le



dimensionnement des ouvrages de franchissement. Rapport du Parc National de Guadeloupe pour l'Onema et l'Université des Antilles, 33p.

- Robins, C.R., Cohen, D.M., Robins, C.H., 1979. The eels, *Anguilla* and *Histiobranchus*, photographed on the floor of the deep Atlantic in the Bahamas. *Bulletin of Marine Science* **29** : 401-405.
- Robinet, T., and E. Feunteun. 2002. First Observations of Shortfinned *Anguilla Bicolor Bicolor* and Longfinned *Anguilla Marmorata* Silver Eels in the Reunion Island. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 87-95.
- Robinet, T., R. Lecomte-Finiger, K. Escoubeyrou, and E. Feunteun. 2003a. Tropical eels *Anguilla spp.* recruiting to Réunion Island in the Indian Ocean : taxonomy, patterns of recruitment and early life histories. *Marine Ecology Progress Series* **259** : 263-272.
- Robinet, T., S. Guyet, G. Marquet, B. Mounaix, J.-M. Olivier, K. Tsukamoto, P. Valade, and E. Feunteun. 2003b. Elver Invasion, Population Structure and Growth of Marbled eels *Anguilla marmorata* in a Tropical River on Réunion Island in the Indian Ocean. *Environmental Biology of Fishes* **68** : 339-348.
- Robinet, T., E. Feunteun, P. Keith, G. Marquet, J.-M. Olivier, E. Réveillac, and P. Valade. 2007. Eel community structure, fluvial recruitment of *Anguilla marmorata* and indication for a weak local production of spawners from rivers of Réunion and Mauritius islands. *Environmental Biology of Fishes* **78** : 93-105.
- Robinet, T., E. Réveillac, M. Kuroki, J. Aoyama, K. Tsukamoto, M. W. Rabenevanana, P. Valade, P. A. Gagnaire, P. Berrebi, and E. Feunteun. 2008. New clues for freshwater eels (*Anguilla spp.*) migration routes to eastern Madagascar and surrounding islands. *Marine Biology* **154** : 453-463.
- Rocha, S. S., Bueno, S. L. S., Shimizu, R. M., and Mantelatto, F. L. 2013. Reproductive biology and population structure of *Potimirim brasiliiana* Villalobos, 1959 (Decapoda, Atyidae) from a littoral fast-flowing stream, Sao Paulo state, Brazil. *Crustaceana*, 86(1), 67-83.
- Rodd, F. H., and Reznick, D. N. 1991. Life history evolution in guppies: III. The impact of prawn predation on guppy life histories. *Oikos*, 13-19.
- Romanda, R., D. F. Putra, I. Dewiyanti, N. Nurfadillah, A. S. Batubara, M. Mustaqim, C. R. Muthmainnah, F. M. Nur, and Z. A. Muchlisin. 2019. Feeding habits and length-weight relationship of giant marbled eel *Anguilla marmorata* in the Brayeun River, Aceh Besar District, Aceh Province, Indonesia. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* **348**:012035.
- Rome, N. E., Conner, S. L., and Bauer, R. T. 2009. Delivery of hatching larvae to estuaries by an amphidromous river shrimp: tests of hypotheses based on larval moulting and distribution. *Freshwater Biology* 54, 1924–1932. doi:10.1111/J.1365-2427.2009.02244.X
- Rousseau, K., S. Aroua, M. Schmitz, P. Elie, and S. Dufour. 2009. Silvering: metamorphosis or puberty? Pages 39-63 *Spawning migration of the european eel*. Springer.
- Roy, D. and Singh, S. R. 1997. The food and feeding habits of a freshwater prawn *Macrobrachium choprai*. *Asian Fish. Sci.*, 10: 51-63.
- Russell-Hunter, W. D., 1970. *Aquatic Productivity*. Macmillan, New York.
- Russell, D., and R. Garrett. 1985. Early life history of barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch), in north-eastern Queensland. *Marine and Freshwater Research* 36 : 191-201.
- Rypina, I. I., J. K. Llopiz, L. J. Pratt, and M. S. Lozier. 2014. Dispersal pathways of American eel larvae from the Sargasso Sea. *Limnology and Oceanography* **59** : 1704-1714.
- Sabar, F. 1979. Life history of Regang prawn, *Macrobrachium sintangense* (de Man). *Berita biologi*, 2: 45-49.
- Sakai, H., T. Arai, C. Imai, H. Sugiyama, H. Sato, and S.-R. Jeon. 2004. Landlocked populations of an amphidromous goby, *Rhinogobius* sp. CO. Japan. *Japanese Journal of Ichthyology* **51**:175-180.



- Salman, S.D., Page, T.J., Naser, M.D. and Yasser, A.G., 2006. The invasion of *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) (Caridea: Palaemonidae) into the Southern Iraqi Marshes. *Aquatic Invasions*, 1(3): 109-115.
- Sang, T.-K., H.-Y. Chang, C.-T. Chen, and C.-F. Hui. 1994. Population structure of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Molecular Biology and Evolution* **11** : 250-260.
- Sasal, P., Taraschewski, H., Valade, P., Grondin, H., Wielgoss, S., and Moravec, F. 2008. Parasite communities in eels of the Island of Reunion (Indian Ocean): a lesson in parasite introduction. *Parasitology Research*, 102(6), 1343-1350.
- Sastry, A.N.. 1983. Ecological aspects of reproduction. In. *The biology of Crustacea*. Vol. 8, edited by J.J.
- Scaico, M. 1992. Fecundidade e fertilidade de *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea, Decapoda) de un açude do Nordeste brasileiro. *Bolentim do Instituto de Pesca* 19: 89-96.
- Scanlon, M., and T. Marsden. 2010. Jungle Perch in the Whitsunday Region.
- Scealy, J.A., Mika, S.J., and Boulton, A.J. 2007. Aquatic macroinvertebrate communities on wood in an Australian lowland river: experimental assessment of the interactions of habitat, substrate complexity and retained organic matter. *Marine and Freshwater Research* 58(2), 153–165. doi:10.1071/MF06105
- Schabetsberger, R., F. Økland, D. Kalfatak, U. Sichrowsky, M. Tambets, K. Aarestrup, C. Gubili, J. Sarginson, B. Boufana, R. Jehle, G. Dall’Olmo, M. J. Miller, A. Scheck, R. Kaiser, and G. Quartly. 2015. Genetic and migratory evidence for sympatric spawning of tropical Pacific eels from Vanuatu. *Marine Ecology Progress Series* **521** :171-187.
- Schabetsberger, R., F. Økland, K. Aarestrup, D. Kalfatak, U. Sichrowsky, M. Tambets, G. Dall’Olmo, R. Kaiser, and P. I. Miller. 2013. Oceanic migration behaviour of tropical Pacific eels from Vanuatu. *Marine Ecology Progress Series* 475:177-190.
- Shanks, A. L. 2009. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. *The Biological Bulletin*, 216: 373–385.
- Shanks, A. L., and K. Walters. 1997. Holoplankton, meroplankton, and meiofauna associated with marine snow. *Marine Ecology Progress Series* 156 : 75-86.
- Schmidt, J. 1922. The breeding places of the eel. *Ann. Report Smithsonian Inst.* 1924 : 279-316.
- Schmidt, J. 1927. Les anguilles de Tahiti. *La Nature, Paris* (Part 15, July), 57–65.
- Schmidt, J. 1935. Danish Eel Investigations.
- Schmidt, R. E., and McMullin, E. R. 2017. Occurrence of a Colorful Prejuvenile Mountain Mullet (*Agonostomus monticola*) in Brackish Water of Montserrat, Lesser Antilles. *Gulf and Caribbean Research*, 28(1), SC1-SC4.
- Schoenfuss H.L. and R.W. Blob. 2003. Kinematics of waterfall climbing in Hawaiian freshwater fishes (Gobiidae): vertical propulsion at the aquatic-terrestrial interface. *J Zool* 261:191–205.
- Schoenfuss H.L., T. Maie, S.M. Kawano, and R.W. Blob. 2011. Performance across extreme environments: comparing waterfall climbing among amphidromous gobioid fishes from Caribbean and Pacific Islands. *Cybiurn* 35:361–369.
- Schoenfuss, H. L., and Blob, R. W. (2007). The importance of functional morphology for fishery conservation and management: applications to Hawaiian amphidromous fishes. *Bishop Museum Bulletin of Cultural and Environmental Studies* 3, 125–141.
- Schoenfuss, H. L., Blanchard, T. A., & Kuamo'o, D. G. K. (1997). Metamorphosis in the cranium of postlarval *Sicyopterus stimpsoni*, an endemic Hawaiian stream goby. *MICRONESICA-AGANA-*, 30, 93-104.
- Shokita, S. 1973. Abbreviated larval development of freshwater atyid shrimp, *Caridina brevirostris* Stimpson from Iriomote Island of the Ryukyus (Decapoda, Atyidae). *Bulletin of the Science and Engineer Division, University of the Ryukyus*, 16, 222-231.
- Shokita, S. 1981. Life-history of the family Atyidae (Decapoda, Caridea). *Aquabiology*, 12, 15-23.



- Schoth, M., Tesch, F.-W., 1982. Spatial distribution of 0-group eel larvae (*Anguilla sp.*) in the Sargasso Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **35** : 309-320.
- Searcy, S. P., and S. Sponaugle. 2000. Variable larval growth in a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series* **206**:213-226.
- Seidel, R. A., Schaefer, R. L., and Donaldson, T. J. 2007. The role of cheliped autotomy in the territorial behavior of the freshwater prawn *Macrobrachium lar*. *Journal of Crustacean Biology*, 27(2), 197-201.
- Sethi, S.N., Ram, N., and Venkatesan, V. 2013. Food and feeding habits of *Macrobrachium lar* (Decapoda, Palaemonidae) from Andaman and Nicobar islands, India. *Indian Journal of Fisheries*, 60(4), 131-135.
- Sethi, S.N., Ram, N. and Venkatesan, V. 2014. Reproductive biology of *Macrobrachium lar* (Fabricius, 1798) in Andaman Islands. *Indian J. Mar. Sci.* 43: 1–8.
- Setiawan, I., N. Mochioka, H. Amarullah, and A. Nakazono. 2001. Inshore migration and spawning season of the tropical eel *Anguilla bicolor bicolor* recruiting to the Cimandiri River estuary, Java Island, Indian Ocean. Pages 125-127 in *Proceedings of the International Symposium: Advances in Eel Biology*. The University of Tokyo, Tokyo.
- Sharma, S. and Subba, B. R. 2005. General biology of freshwater prawn, *Macrobrachium lamarrei* (H. Milne-Edwards) of Biratnagar, Nepal. *Our Nat.*, 3: 31-41.
- Shen, K. N., and Tzeng, W. N. 2002. Formation of a metamorphosis check in otoliths of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 228, 205-211.
- Shen, K., and W. Tzeng. 2008. Reproductive strategy and recruitment dynamics of amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* as revealed by otolith microstructure. *Journal of Fish Biology* **73**:2497-2512.
- Shen, K.-N., Y.-C. Lee, and W.-N. Tzeng. 1998. Use of otolith microchemistry to investigate the life history pattern of gobies in a Taiwanese stream. *ZOOLOGICAL STUDIES-TAIPEI-* **37**:322-329.
- Sherwood, A.R. and R.T. Nishimoto. 2005. Algal food preferences of the endemic Hawaiian stream goby *Sicyopterus stimpsoni* (Teleostei: Gobiidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 16: 97-106.
- Shiao, J.-C., W.-N. Tzeng, A. Collins, and Y. Iizuka. 2002. Role of marine larval duration and growth rate of glass eels in determining the distribution of *Anguilla reinhardtii* and *A. australis* on Australian eastern coasts. *Marine and Freshwater Research* **53** : 687-695.
- Shiao, J.-C., C.-S. Tzeng, P.-C. Li, and K. N. I. Bell. 2014. Upstream migration and marine early life history of amphidromous gobies inferred from otolith increments and microchemistry. *Environmental Biology of Fishes* **98**:933-950.
- Shima, J. S., and A. M. Findlay. 2002. Pelagic larval growth rate impacts benthic settlement and survival of a temperate reef fish. *Marine Ecology Progress Series* **235**:303-309.
- Shimizu, A., K. Uchida, M. Udagawa, M. Ohkubo, H. Ito, S. Yamamoto, and T. Takasawa. 2008. Multiple spawning of amphidromous type ayu *Plecoglossus altivelis* in a large river, Mogami River System. *Fisheries Science* **74**:1283-1289.
- Shokita, S. 1985. Larval development of the Palaemonid prawn, *Macrobrachium grandimanus* (Randall), reared in the laboratory, with special reference to larval dispersal. *Zoological Science* 2: 785-803.
- Short, J. W. 2004. A revision of Australian river prawns, *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Hydrobiologia*, 525, 1–100.
- Shy, J. Y., Liou, W. H., and Yu, H. P. 1987. Morphological observation on the development of larval *Neocaridina brevisrostris* Stimpson, 1860 (Crustacea: Decapoda: Atyidae) reared in the laboratory. *J. Fish. Soc. Taiwan*, 14, 15-24
- Sidqi, M., M. A. Sarong, A. S. Batubara, and Z. A. Muchlisin. 2018. Feeding habit, length weight relationships and condition factors of the tropical shortfin eel *Anguilla bicolor bicolor* in Banda Aceh waters, Indonesia. *IOP Conference Series : Earth and Environmental Science* **216**:012049.
- Smith, D. 1989. Introduction to leptocephali. *Fishes of the western North Atlantic* **9** : 657-668.



- Smith, L.D. 1992. The impact of limb autotomy on mate competition in blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun. *Oecologia* 89: 494-501.
- Smith, R. J. F., and Smith, M. J. 1998. Rapid acquisition of directional preferences by migratory juveniles of two amphidromous Hawaiian gobies, *Awaous guamensis* and *Sicyopterus stimpsoni*. *Environmental Biology of Fishes*, 53(3), 275-282.
- Smith, W. E., and Kwak, T. J. 2014a. A capture–recapture model of amphidromous fish dispersal. *Journal of fish biology*, 84(4), 897-912.
- Smith, W. E., and Kwak, T. J. 2014b. Otolith microchemistry of tropical diadromous fishes: spatial and migratory dynamics. *Journal of fish biology*, 84(4), 913-928.
- Snyder, M. N., Freeman, M. C., Purucker, S. T., and Pringle, C. M. 2016. Using occupancy modeling and logistic regression to assess the distribution of shrimp species in lowland streams, Costa Rica: does regional groundwater create favorable habitat? *Freshwater Science* 35(1), 80–90. doi:10.1086/684486
- Sollaud, 1923. Le développement larvaire des “Palaemoninae.” 1. Partie descriptive. La condensation progressive de l’ontogénèse. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique* 57: 509-603, Tables XVI-XVIII.
- Sorensen, P. W., and K. A. Hobson. 2005. Stable Isotope Analysis of Amphidromous Hawaiian Gobies Suggests Their Larvae Spend a Substantial Period of Time in Freshwater River Plumes. *Environmental Biology of Fishes* 74:31-42.
- Souza-Ferreira-de-Barros, M., Dos-Santos-Calado, T. C., Vieira-dos-Santos, E., Santos-Silva, A., and Gomes-de-Andrade-Albuquerque, L. 2020. Population biology and sexual dimorphism in the freshwater prawn *Atya scabra* (Decapoda: Atyidae) in the Contas River, Bahia, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 68(3), 743-751.
- Sparks, J.S. 2016. *Agonostomus telfairii* (errata version published in 2020). The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T697A174775712. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T697A174775712.en>
- Sponaugle, S., Cowen, R.K., Shanks, A., Morgan, S.G., Leis, J.M., Pineda, J., Boehlert, G.W., Kingsford, M.J., Lindeman, K.C. and Grimes, C. 2002. Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bull Mar Sci* 70:341–375
- Sponaugle, S., and D. Pinkard. 2004. Impact of variable pelagic environments on natural larval growth and recruitment of the reef fish *Thalassoma bifasciatum*. *Journal of Fish Biology* 64:34-54.
- Statzner, B. and MÜLLER, R. 1989. Standard hemispheres as indicators of flow characteristics in lotic benthos research. *Freshwater Biology*, 21(3), pp.445-459.
- Stoffels, R. J. 2013. Trophic ecology. Pages 131–158 in P. Humphries and K. Walker, editors. *Ecology of Australian Freshwater Fishes*.
- Subramoniam, T. 2016. *Sexual biology and reproduction in crustaceans*. Academic Press.
- Sugeha, H. Y. 2003. Life history of tropical eel *Anguilla marmorata* in the Indonesian waters. 東京大学.
- Sugeha, H. Y., J. Aoyama, and K. Tsukamoto. 2006. Downstream migration of tropical anguillid silver eels from lake Poso, Central Sulawesi, Indonesia. *Limnotek* XIII:18–25.
- Sullivan, M., K. Able, J. Hare, and H. Walsh. 2006. *Anguilla rostrata* glass eel ingress into two, US east coast estuaries: patterns, processes and implications for adult abundance. *Journal of Fish Biology* 69:1081-1101.
- Suzuki, H., and Ohtomi, J. 2005. Reproductive biology of the freshwater palaemonid prawn, *Macrobrachium lanchesteri* (De Man, 1911) from Myanmar. *Crustaceana* 78 (2): 201–213.

Tabeta, O., and N. Mochioka. 2003. The glass eel. Pages 75-87 *Eel biology*. Springer.



- Tabouret, H., G. Bareille, F. Claverie, C. Pécheyrans, P. Prouzet, and O. Donard. 2010. Simultaneous use of strontium: calcium and barium: calcium ratios in otoliths as markers of habitat: application to the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Adour basin, South West France. *Marine Environmental Research* 70:35-45.
- Tabouret, H. 2012. Les poissons migrateurs amphihalins des Départements d'Outremer : état des lieux. Synthèse générale sur les DOM insulaires. AFB-MNHN et Office national de l'eau et des milieux aquatiques (ONEMA), editor.
- Tabouret, H. 2013. Les poissons migrateurs amphihalins des Départements d'Outremer : état des lieux. Partie 2 : Quels outils de gestion ? Experience internationale et propositions. AFB-MNHN et Office national de l'eau et des milieux aquatiques (ONEMA), editor.
- Tabouret, H., M. Tomadin, L. Taillebois, M. Iida, C. Lord, C. Pécheyrans, and P. Keith. 2014. Amphidromy and marine larval phase of ancestral gobioids *Rhyacichthys guilberti* and *Protogobius attiti* (Teleostei: Rhyacichthyidae). *Marine and Freshwater Research* 65:776-783.
- Taillebois, L. 2012. Endémisme et dispersion chez les Gobiidae Sicydiinae : traits d'histoire de vie et histoire évolutive.
- Taillebois, L., Keith, P., Valade, P., Torres, P., Baloché, S., Dufour, S., and Rousseau, K. 2011. Involvement of thyroid hormones in the control of larval metamorphosis in *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobiodei) at the time of river recruitment. *General and Comparative Endocrinology*, 173(2), 281-288.
- Takahashi, D., 2008. Life-history variation in relation to nest site abundance in males of the freshwater goby *Tridentiger brevispinis*. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(1), pp.71-77.
- Takahashi, D., and Kohda, M. 2002. Female preference for nest size in the stream goby *Rhinogobius* sp. DA. *Zoological science*, 19(11), 1241-1244.
- Takahashi, D., and Kohda, M. 2004. Courtship in fast water currents by a male stream goby (*Rhinogobius brunneus*) communicates the parental quality honestly. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(5), 431-438.
- Takahashi, D., Kohda, M. and Yanagisawa, Y. 2001. Male-male competition for large nests as a determinant of male mating success in a Japanese stream goby, *Rhinogobius* sp. DA. *Ichthyological Research*, 48(1), pp.91-95.
- Tamada, K. 2009. Variations in clutch and egg sizes in the amphidromous goby *Rhinogobius* sp. CB along a river course and within a spawning season. *Ichthyol Res* 56(1):69-75
- Tamada, K. 2011. River bed features affect the riverine distribution of two amphidromous *Rhinogobius* species. *Ecology of Freshwater Fish*, 20(1), 23-32.
- Tamada, K., and K. Iwata. 2005. Intra-specific variations of egg size, clutch size and larval survival related to maternal size in amphidromous *Rhinogobius* goby. *Environmental Biology of Fishes* 73:379-389.
- Tanaka, H., H. Kagawa, H. Ohta, K. Okuzawa, and K. Hirose. 1995. The first report of eel larvae ingesting rotifers. *Fisheries Science* 61 : 171-172.
- Tate, D. C. 1997. The role of behavioral interactions of immature Hawaiian stream fishes (Pisces: Gobiodei) in population dispersal and distribution. *Micronesica*, 30, 51-70.
- Tate, D. C., Fitzsimons, J. M., and Cody, R. P. 1992. Hawaiian freshwater fishes (Osteichthyes, Gobiodei) a field key to the species of larvae and postlarvae during recruitment into fresh waters. *Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University*, 1(65), 1.
- Taquet, M. 2004. Le comportement agrégatif de la dorade doryphène (*Coryphaena hippurus*) autour des objets flottants. Thèse de doctorat de l'Université Paris 6, 264 pp.
- Taylor, S. M., E. R. Loew, and M. S. Grace. 2011. A rod-dominated visual system in leptocephalus larvae of elopomorph fishes (Elopomorpha : Teleostei). *Environmental Biology of Fishes* 92 : 513-523.
- Teichert N. 2007. Premières analyses écologiques et comportementales de la reproduction du cabot bouche-ronde : *S. lagocephalus* et *C. acutipinnis*. Rapport de stage de Master 1, Université de Poitiers, 25p.



- Teichert, N. 2012. Variabilité des traits d'histoire de vie chez les Gobiidae (Sicydiinae) amphidromes de l'île de la Réunion : *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) et *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863). Thèse pour l'obtention du DIPLÔME DE DOCTORAT Spécialité : physiologie et biologie des organismes et des populations. (Université de Pau et des pays de l'Adour)
- Teichert, N., M. Richardson, P. Valade, and P. Gaudin. 2012. Reproduction and marine life history of an endemic amphidromous gobiid fish of Reunion Island. *Aquatic Biology* **15**:225-236.
- Teichert, N., P. Keith, P. Valade, M. Richardson, M. Metzger, and P. Gaudin. 2013a. Breeding pattern and nest guarding in *Sicyopterus lagocephalus*, a widespread amphidromous Gobiidae. *Journal of Ethology* **31**:239-247.
- Teichert, N., P. Valade, P. Bosc, M. Richardson, and P. Gaudin. 2013b. Spawning-habitat selection of an Indo-Pacific amphidromous gobiid fish, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas). *Marine and Freshwater Research* **64**:1058.
- Teichert, N., P. Valade, A. Fostier, R. Lagarde, and P. Gaudin. 2014a. Reproductive biology of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus*, in La Réunion Island. *Hydrobiologia* **726**:123-141.
- Teichert, N., P. Valade, P. Lim, F. Dauba, J. Labonne, M. Richardson, P. Bosc, and P. Gaudin. 2014b. Habitat selection in amphidromous Gobiidae of Reunion Island: *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) and *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863). *Environmental Biology of Fishes* **97**:255-266
- Teichert, N., P. Valade, A. Fostier, H. Grondin, and P. Gaudin. 2016. Reproductive biology of an endemic amphidromous goby, *Cotylopus acutipinnis*, from La Réunion Island. *Marine and Freshwater Research* **67**:526.
- Tesch, F. 1977. The eel: biology and management of anguillid eels. (J. Greenwood, translator). John Wiley & Sons, New York, New York, USA.
- Tesch, F.-W. 1980. Occurrence of eel *Anguilla anguilla* larvae west of the European continental shelf, 1971-1977. *Environmental Biology of Fishes* **5**:185-190.
- Tesch, F.-W. 1982. The Sargasso sea eel expedition 1979. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **35** : 263.
- Tesch, F.-W. 2003. The eel (5th ed.). Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. 408 pp.
- Thomson, J.M. 1966. The grey mullets. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **4**: 301-355.
- Tingley, R. W., Infante, D. M., MacKenzie, R. A., Cooper, A. R., and Tsang, Y. P. 2019. Identifying natural catchment landscape influences on tropical stream organisms: classifying stream reaches of the Hawaiian Islands. *Hydrobiologia*, **826**(1), 67-83.
- Tomihama, M. T. 1972. The Biology of *Sicydium Stimpsoni* Freshwater Goby Endemic to Hawaii.
- Tomoya, I., Shigeru, N. and Mikio, I. 2003. Impacts of past riparian deforestation on stream communities in a tropical rain forest in Borneo. *Ecological Applications*: **13**(2): 461-473.
- Tongnunui, P., N. Yoknoi, P. Pechnoi, H. Yamada, and K. Kon. 2016. The First Record of Female Maturation of the Short-finned Eel, *Anguilla bicolor bicolor*, in the Coastal Waters of Thailand. *Tropical life sciences research* **27**:145.
- Torres, C. I., and Lyons, J. (1999). Diet of *Agonostomus monticola* (Pisces: Mugilidae) in the Río Ayuquila, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, México. *Revista de Biología Tropical*, **47**(4), 1087-1092.
- Trancart, T., P. Lambert, E. Rochard, F. Daverat, J. Coustillas, and C. Roqueplo. 2012. Alternative flood tide transport tactics in catadromous species: *Anguilla anguilla*, *Liza ramada* and *Platichthys flesus*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **99**:191-198.
- Tremblay, V. 2009. Reproductive strategy of female American eels among five subpopulations in the St. Lawrence River watershed. Pages 85-102 in *Eels at the edge : science, status, and conservation concerns*. American Fisheries Society, Symposium.
- Tron L., 2003. Premiers éléments de connaissance du Patrimoine naturel indigène des Hauts de La Réunion. Mission de création du Parc National des Hauts de la Réunion, 256p.



- Tsukamoto, K. 1990. Early life history and oceanic migration of the eel, *Anguilla japonica*. *La mer* 28:188-198.
- Tsukamoto, K. 1992. Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature* **356** : 789-791.
- Tsukamoto, K., and I. Nakai. 1998. Do all freshwater eels migrate ? *Nature* 396:635-636.
- Tsukamoto, K., and T. Arai. 2001. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Marine Ecology Progress Series* **220** : 265-276.
- Tsukamoto, K., J. Aoyama, and M. J. Miller. 2002. Migration, speciation, and the evolution of diadromy in anguillid eels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59 : 1989-1998.
- Tsukamoto, K., Otake, T., Mochioka, N., Lee, T.-W., Fricke, H., Inagaki, T., Aoyama, J., Ishikawa, S., Kimura, S., Miller, M.J., 2003. Seamounts, new moon and eel spawning : the search for the spawning site of the Japanese eel. *Environmental Biology of Fishes* **66** : 221-229.
- Tsukamoto, K., J. Aoyama, and M. J. Miller. 2009. Present status of the Japanese eel : resources and recent research. Pages 21-35 in *Eels at the edge : American Fisheries Society, symposium*. American Fisheries Society Bethesda, MD.
- Tzeng, W. N., P. W. Cheng, and F. Y. Lin. 1995. Relative abundance, sex ratio and population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* in the Tanshui River system of northern Taiwan. *Journal of Fish Biology* 46:183-200.
- Tzeng, W.-N., K. Severin, and H. Wickström. 1997. Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 149:73-81.
- Tzeng, W., J. Shiao, and Y. Iizuka. 2002. Use of otolith Sr : Ca ratios to study the riverine migratory behaviors of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* 245:213-221.
- U**ICN France. 2010. MNHN, SEOR, ARDA, Insectarium de La Réunion, GLOBICE, and Kélonia. La Liste rouge des espèces menacées en France - Faune de La Réunion. Paris, France.
- United States Fish and Wildlife Service. 2017. African Longfin Eel (*Anguilla mossambica*) Ecological Risk Screening Summary.
- Uno, Y. and Kwon, C.S. 1969. Larval development of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) reared in the laboratory. *Journal Tokyo. University of Fisheries*, 55(2): 179-190.
- Urzúa À., and Anger, K. 2011. Larval biomass and chemical composition at hatching in two geographically isolated clades of the shrimp *Macrobrachium amazonicum*: intra- or interspecific variation? *Invertebrate Reproduction & Development* 55, 236–246. doi:10.1080/07924259. 2011.576155
- V**aillant, L. 1890. Remarques sur la pêche de la bichique à l'île de la Réunion. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* **110**:93-95.
- Valade, P. 2001. Etude de la biologie de reproduction et des premiers stades larvaires des cabots bouches ronde à l'île de la Réunion. M. Sc. Thesis, University of La Reunion.
- Valade, P. 2021. Projet de réglementation locale pour la gestion et la pêche des bichiques à La Réunion, rapport final du comité de suivi, DEAL Réunion, 86p. <http://www.reunion.developpement-durable.gouv.fr/eaux-et-milieuxaquatiques-r49.html>
- Valade, P., and P. Hoarau. 2017. Plan Directeur de Conservation de la Loche des sables *Awaous commersoni* à l'île de La Réunion et à l'île de Mayotte 2018-2027, DEAL Réunion. OCEA Consult'
- Valade, P., and P. Hoarau. 2018. Plan Directeur de Conservation en faveur des Anguillidae à l'île de La Réunion 2018-2027, DEAL Réunion. OCEA Consult'
- Valade, P., C. Lord, H. Grondin, P. Bosc, L. Taillebois, M. Iida, K. Tsukamoto, and P. Keith. 2009. Early life history and description of larval stages of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobioidae: Sicydiinae). *Cybiurn* **33**:309-319.



- Valade, P. H., P. Hoarau, Fievet, E., and Fabulet, P.Y. 2019. Etude en vue de la protection des espèces de poissons et de crustacés d'eau douce de La Réunion, DEAL Réunion. OCEA Consult', ECO-MED OI. 177p avec Annexes
- Valencia, D.M. and Campos, M.R. 2007. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa*, 1456: 1-44.
- Valenti W.C., J.T.C. Mello and V.L. Lobão. 1986. Dinâmica da reprodução de *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) e *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus, 1758) do Rio Ribeira de Iguape (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Ciênc. Cult.* 38: 1256-1262.
- Valenti, W. C., Mello, J. D. T., and Lobão, V. L. 1989. Fecundidade em *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) do Rio Ribeira de Iguape (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Revista brasileira de Zoologia*, 6(1), 9-15.
- Van Ginneken V., Durif C., Balm S.P., Boot R., Verstegen M.W.A., Antonissem E., Van Den Thillart G., 2007. Sivering of European eel (*Anguilla anguilla* L.): seasonal changes of morphological and metabolic parameters. *Animal Biology* 57, 63-77.
- Vazzoler, A.E.A. de M. 1996. *Biología da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. EDUEM, Maringa, São Paulo, Brasil.
- Victor, B. C. 1986. Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a Coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43:1208-1213.
- Viglione, J., 2009. Synthèse des connaissances et caractérisation des premiers stades de développement en eau douce chez le cabot bouche-ronde *C. acutipinnis*. Rapport de stage SupAgro, 16p.
- Vøllestad, L., B. Jonsson, N. Hvidsten, T. Næsje, Ø. Haraldstad, and J. Ruud-Hansen. 1986. Environmental factors regulating the seaward migration of European silver eels (*Anguilla anguilla*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43:1909-1916.
- W**ahlberg, M., H. Westerberg, K. Aarestrup, E. Feunteun, P. Gargan, and D. Righton. 2014. Evidence of marine mammal predation of the European eel (*Anguilla anguilla* L.) on its marine migration. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 86 : 32-38.
- Wakiya, R., H. Itakura, and K. Kaifu. 2019. Age, growth, and sex ratios of the giant mottled eel, *Anguilla marmorata*, in freshwater habitats near its northern geographic limit : a comparison to tropical regions. *Zoological studies* 58.
- Walter R.P., Hogan J.D., Blum M.J., Gagne R.B., Hain E.F., Gilliam J.F. and McIntyre P.B. 2012. Climate change and conservation of endemic amphidromous fishes in Hawaiian streams. *Endangered Species Research* 16 :261- 272.
- Warfe, D.M., and Barmuta, L.A. 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141(1), 171–178. doi:10.1007/S00442-004-1644-X
- Wasserman, R. J., L. L. Pereira-da-Conceicao, N. A. Strydom, and O. L. F. Weyl. 2012. Diet of *Anguilla mossambica* (Teleostei, Anguillidae) elvers in the Sundays River, Eastern Cape, South Africa. *African Journal of Aquatic Science* 37:347-349.
- Wasson, K., B. E. Lyon, and M. Knope. 2002. Hair-trigger autotomy in porcelain crabs is a highly effective escape strategy. *Behavioral Ecology* 13: 481-486.
- Watanabe, S. 2003. Taxonomy of the freshwater eels, genus *Anguilla* Schrank, 1798. Pages 3-18 *Eel biology*. Springer.
- Watanabe, S., J. Aoyama, M. J. Miller, S. Ishikawa, E. Feunteun, and K. Tsukamoto. 2008. Evidence of Population Structure in the Giant Mottled Eel, *Anguilla marmorata*, Using Total Number of Vertebrae. *Copeia* 2008 : 680-688.
- Watanabe, S., J. Aoyama, and K. Tsukamoto. 2009. A new species of freshwater eel *Anguilla luzonensis* (Teleostei : Anguillidae) from Luzon Island of the Philippines. *Fisheries Science* 75 : 387-392.
- Watanabe, S., M. Iida, C. Lord, P. Keith, and K. Tsukamoto. 2014. Tropical and temperate freshwater amphidromy: a comparison between life history characteristics of Sicydiinae, ayu, sculpins and galaxiids. *Reviews in fish biology and fisheries* 24:1-14.



- Watson, R. 1992. A review of the gobiid fish genus *Awaous* from insular streams of the Pacific Plate. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* **3**:161-176.
- Watson, R. 1995. Review of the freshwater goby genus *Cotylopus* (Teleostei: Gobiidae: Sicydiinae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **6**:61-70.
- Watson, R., P. Keith, and G. Marquet. 2002. *Lentipes kaaea*, a new species of freshwater goby (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae) from New Caledonia. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*:173-185.
- Watson, R., P. Keith, and G. Marquet. 2002. *Lentipes kaaea*, a new species of freshwater goby (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae) from New Caledonia. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*:173-185.
- Watson, R., G. Marquet, and C. Pöllabauer. 2000. New Caledonia fish species of the genus *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae). *Aqua* **4**:5-34.
- Watson, R. E. 2000. Sicydium from the Dominican Republic with description of a new species (Teleostei: Gobiidae): with 4 tables. *Staatliches Museum für Naturkunde*.
- Watson, R. E., P. Keith, and G. Marquet. 2001. *Sicyopus (Smilosicyopus) chloe*, a new species of freshwater goby from New Caledonia (Sicydiinae). *Cybium* **25**:41-52.
- Watson, R. E., P. Keith, and G. Marquet. 2007. Akihito vanuatu, a new genus and new species of freshwater goby (Sicydiinae) from the South Pacific. *Cybium* **31**:341-349.
- Way, C. M., A. J. Burky, J. M. Harding, S. Hau, and W. K. Puleloa. 1998. Reproductive biology of the endemic goby, *Lentipes concolor*, from Makamaka'ole Stream, Maui and Waikolu Stream, Moloka'i. *Environmental Biology of Fishes* **51**:53-65.
- West-Eberhard, M.J. 2003 – Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press, Oxford, 814 pp.
- Wetzel, R.G. 1983. Recommendations for future research on periphyton. Periphyton of freshwater ecosystem. Wetzel, R.G. eds, The Hague, Dr. W. Junk Publishers.
- Wenner, C. A., and J. Musick. 1974. Fecundity and gonad observations of the American eel, *Anguilla rostrata*, migrating from Chesapeake Bay, Virginia. *Journal of the Fisheries Board of Canada* **31** : 1387-1391.
- White, A. T., P. Martosubroto, and M. S. M. Sadorra. 1989. The coastal environmental profile of Segara Anakan-Cilacap, South Java, Indonesia. *WorldFish*.
- Whitfield, A. K. 2015. Ecological Role of Mugilidae in the Coastal Zone. In *Biology, ecology and culture of mullets (Mugilidae)*. D. Crosetti & S. Blaber (Eds), pp. 324-348, CRC Press, Boca Raton, USA.
- Whitfield, A.K., J. Panfili and J.D. Durand. 2012. A global review of the cosmopolitan flathead mullet *Mugil cephalus* Linnaeus 1758 (Teleostei: Mugilidae), with emphasis on the biology, genetics, ecology and fisheries aspects of this apparent species complex. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **22**: 641–681.
- Williams, L. V. 2018. Assessment of the capture and culture potential of two native freshwater prawns (*Macrobrachium lar* (Fabricius, 1798) AND *Macrobrachium australe* (Guérin-Méneville, 1838)) in the Fiji islands.
- Williamson, G. 1993. The eels *Anguilla marmorata* and *A. japonica* in the Pearl River, China, and Hong Kong. *Asian Fish. Sci.* **6**:129-138.
- Wilgen, B. W., Measey, J., Richardson, D. M., Wilson, J. R., and Zengeya, T. A. 2020. Biological invasions in South Africa: an overview. *Biological Invasions in South Africa*, 1.
- Wilson, J. M., J. C. Antunes, P. D. Bouça, and J. Coimbra. 2004. Osmoregulatory plasticity of the glass eel of *Anguilla anguilla* : freshwater entry and changes in branchial ion-transport protein expression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61** : 432-442.

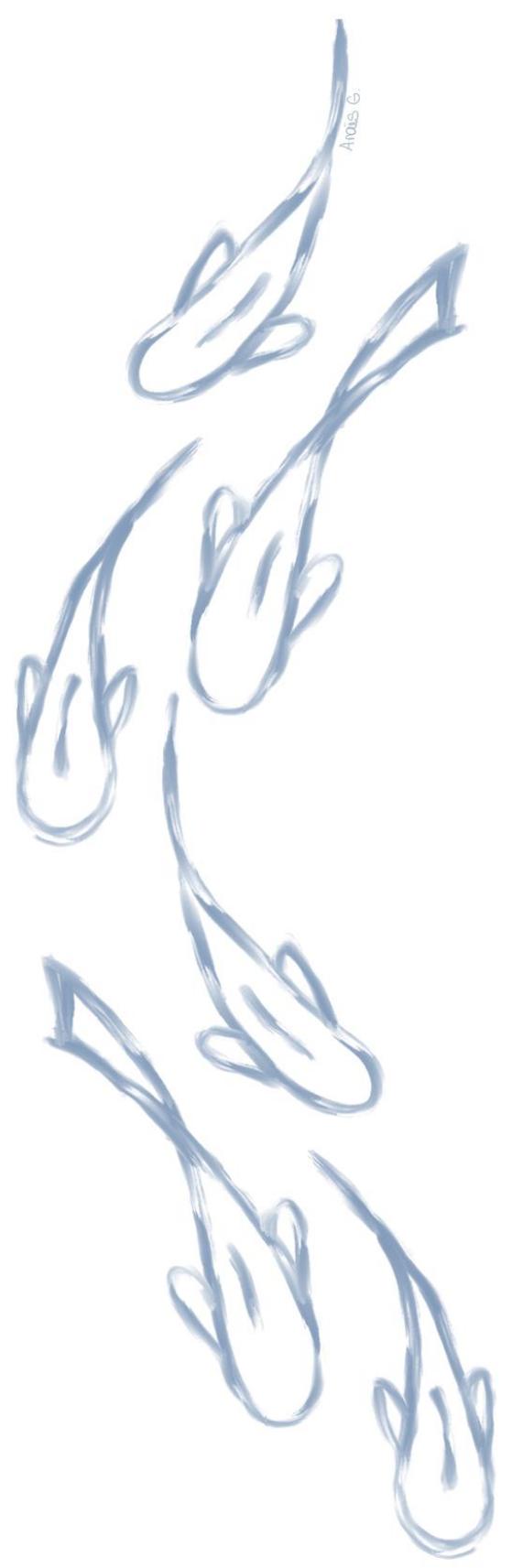


- Wilson, J., P. Reis-Santos, A. V. Fonseca, J. Antunes, P. Bouça, and J. Coimbra. 2007. Seasonal changes in ionoregulatory variables of the glass eel *Anguilla anguilla* following estuarine entry : comparison with resident elvers. *Journal of Fish Biology* **70** : 1239-1253.
- Winemiller, K. O., and Ponwith, B. J. 1998. Comparative ecology of eleotrid fishes in Central American coastal streams. *Environmental Biology of Fishes*, 53(4), 373-384.
- Wowor, D. and Choy, S.C. 2001. The freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from Brunei Darussalam. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 49: 269-289.
- Wowor, D., Cai Y. and Ng P.K.L., 2004. Crustacea: Decapoda, Caridea. In: *Freshwater Invertebrates of the Malaysian Region* (YULE C.M., SEN Y.H, Eds.). Academy of Sciences, Malaysia, Kuala Lumpur, 860 pp.
- Wowor, D., Muthu, V., Meier, R., Balke, M., Cai, Y. and Ng K.L. 2009. Evolution of life history traits in Asian freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) based on multilocus molecular phylogenetic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52(2): 340-50.
- X**ia, R., J.-D. Durand, and C. Fu. 2016. Multilocus resolution of Mugilidae phylogeny (Teleostei: Mugiliformes): implications for the family's taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **96**:161-177.
- Y**am, R.S., and Dudgeon, D., 2005. Stable isotope investigation of food use by *Caridina spp.* (Decapoda: Atyidae) in Hong Kong streams. *J. N. Amer. Benthol. Soc.* 24 (1), 68–81.
- Yam, R.S., and Dudgeon, D. 2006. Production dynamics and growth of atyid shrimps (Decapoda: *Caridina spp.*) in 4 Hong Kong streams: the effects of site, season, and species. *J. North Am. Benthol. Soc.* 25, 406–416.
- Yam, R. S. 2016. Functional morphology of the feeding and associated appendages of the detritivore-collector atyid shrimps, *Caridina cantonensis* and *Caridina trifasciata*—a scanning electron microscopy study. *Crustaceana*, 89(3), 359-368.
- Yamasaki, N., M. Kondo, K. Maeda, and K. Tachihara. 2011. Reproductive biology of three amphidromous gobies, *Sicyopterus japonicus*, *Awaous melanocephalus*, and *Stenogobius sp.*, on Okinawa Island. *Cybiurn* **35**:345-359.
- Yamasaki, N., and K. Tachihara. 2006. Reproductive biology and morphology of eggs and larvae of *Stiphodon percnopterygionus* (Gobiidae: Sicydiinae) collected from Okinawa Island. *Ichthyological Research* **53**:13-18.
- Yamasaki, N., and K. Tachihara. 2007. Eggs and larvae of *Awaous melanocephalus* (Teleostei: Gobiidae). *Ichthyological Research* **54**:89-91.
- Yatsuya, M., Ueno, M., and Yamashita, Y. 2012. Occurrence and distribution of freshwater shrimp in the Isazu and Yura Rivers, Kyoto, western Japan. *Plankton and Benthos Research*, 7(4), 175-187.
- Yatsuya, M., Ueno, M., and Yamashita, Y. 2013. Life history of the amphidromous shrimp *Caridina leucosticta* (Decapoda: Caridea: Atyidae) in the Isazu River, Japan. *Journal of Crustacean Biology*, 33: 488–502.
- Yokouchi, K., N. Fukuda, M. J. Miller, J. Aoyama, F. Daverat, and K. Tsukamoto. 2012. Influences of early habitat use on the migratory plasticity and demography of Japanese eels in central Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **107**:132-140.
- Yuma, M., Maruyama, A. and Rusuwa, B. 2000. Behavior and distribution of upstreammigrating juvenile *Rhinogobius sp.* (the orange form). *Ichthyological Research* 47, 379–384.
- Z**are, P., Naderi, M., Eshghi, H., and Anastasiadou, C. 2011. Reproductive traits of the freshwater shrimp *Caridina fossarum* Heller, 1862 (Decapoda, Caridea, Atyidae) in the Ghomp-Atashkedeh spring (Iran). *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 41(3), 244-248.
- Zeng, C., Li, S., and Zeng, H., 2004. Occurrence of additional Zoea-VI larvae in the mud crab, *Scylla paramamosain* (Estampador), reared in the laboratory. *Hydrobiologia*, 529: 49– 58.



- Zimmermann, G., 2009. Variabilité morphologique et génétique des *Macrobrachium* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) de l'Indo-ouest Pacifique: évolution des peuplements et applications à la gestion. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 257 pp.
- Zimmermann, G., Bosc, P., Valade, P., Cornette, R., Améziane, N., and Debat, V. 2011. Geometric morphometrics of carapace of *Macrobrachium australe* (Crustacea: Palaemonidae) from Reunion Island. *Acta Zoologica*, 93(4), 492-500.
- Zydlewski, J. and M.P. Wilkie. 2013. Freshwater to seawater transitions in migratory fishes. pp. 253–326. In: S.D. McCormick, A.P. Farrell and C.J. Brauner (eds.). *Fish Physiology*, Vol. 32: Euryhaline Fishes. Elsevier, New York.





Artes G