HAL
open science

Interprétation des écailles et estimation de l'âge chez la truite arc-en-ciel (Oncorhynchus mykiss) dans les écosystèmes aquatiques de l'île de la Réunion : Contribution à la connaissance de ses traits d'histoire de vie

Jean-Luc J.-L. Baglinière, Amandine Marie, Marie Nevoux, Hoarau Gabriel, Frédéric Marchand, Jean-Marc Roussel

To cite this version:

Jean-Luc J.-L. Baglinière, Amandine Marie, Marie Nevoux, Hoarau Gabriel, Frédéric Marchand, et al.. Interprétation des écailles et estimation de l'âge chez la truite arc-en-ciel (Oncorhynchus mykiss) dans les écosystèmes aquatiques de l'île de la Réunion : Contribution à la connaissance de ses traits d'histoire de vie. [Rapport de recherche] INRAE. 2021. hal-03302162

HAL Id: hal-03302162

https://hal.inrae.fr/hal-03302162

Submitted on 27 Jul 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Interprétation des écailles et estimation de l'âge chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) dans les écosystèmes aquatiques de l'île de la Réunion : Contribution à la connaissance de ses traits d'histoire de vie.

Baglinière J-L. [(1)], Marie A. [(1)], Nevoux M. [(1)], Hoarau G. [(2)], Marchand F. [(3)], Roussel J-M. [(1)]

(1) INRAE, UMR ESE, F-35042, Rennes, France
(2) Fédération Départementale des Associations Agréées de Pêche et de Protection du Milieu Aquatique de la Réunion, 208 route de la Passerelle - 97480 Saint-Joseph
(3) INRAE, U3E, F-35042, Rennes, France

Janvier 2021

Résumé

L'objectif général de ce document est de fournir un manuel d'utilisation et d'interprétation des écailles pour l'estimation de l'âge afin de caractériser les traits de l'histoire de vie de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) présente dans les cours d'eau réunionnais. Cette espèce introduite dans les années 1940 est actuellement naturalisée sur les parties amont de six des treize rivières pérennes. Suite à la mise en place d'une étude sur la place et l'impact de la truite arc-en-ciel sur les écosystèmes aquatiques réunionnais, des inventaires, des opérations de capture-marquage-recapture et des échantillonnages de poissons capturés à la ligne ont été réalisés de 2017 à 2020 sur sept sites où l'espèce est naturalisée permettant la récolte et l'analyse de 1080 écailles. Après une brève présentation de l'île et de l'écologie de la truite arc-en-ciel à la Réunion, la structure de son écaille, les méthodes de récolte, de préparation et de montage sont décrites en détail. Des définitions des structures scalimétriques et un système de notation de l'âge standard sont donnés en se référant aux propositions faites dans les guides scalimétriques du genre *Salmo*. Le document est illustré à l'aide d'exemples d'écailles montrant les structures typiques observées et les difficultés rencontrées pour l'estimation de l'âge. Enfin, ce document présente les traits généraux de l'histoire de vie de la truite arc-en-ciel à la Réunion obtenus à l'aide de la méthode scalimétrique qui reste fiable même s'il existe certaines limites liées au contexte réunionnais.

Mots-clés : Truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss,* écaille, scalimétrie, structure dure, estimation de l'âge, histoire de vie, île de la Réunion

Introduction

La truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1972) a été introduite depuis les années 1870 dans 82 pays (Welcomme, 1988). À la Réunion, l'espèce a été transplantée pour la première fois en 1940 (Robert, 1978) à partir d'individus introduits à Madagascar en 1922 (Therezien, 1960). Les premiers constats d'acclimatation ont eu lieu en 1949. Les opérations d'ensemencements ont été poursuivies par l'Office National des Forêts (ex-Service Eaux et Forêts), puis sous la forme de déversements par la FDAAPPMA 974 créée en 1997 et les trois AAPPMA associées. De premières études réalisées en 2006 (Bouju et *al.*, 2006) puis reprises en 2017 (Suel, 2017) ont permis d'avoir une première estimation du niveau d'implantation de la truite arc-en-ciel et de premiers éléments sur sa biologie et ses exigences écologiques dans le contexte réunionnais.

La truite arc-en-ciel est placée sur la liste des « 100 pires espèces invasives » par l'IUCN (Lowe *et al.*, 2000). Parmi les salmonidés, l'espèce est une des plus tolérantes à la température de l'eau (Kerr & Lasenby, 2000) et est reconnue comme l'une des espèces générant le plus de dégâts (Casal, 2006). Néanmoins, suite à son introduction à la Réunion, aucune étude n'a été réalisée à ce jour pour évaluer les effets de la truite arc-en-ciel sur les écosystèmes récepteurs. Ce défi est d'autant plus important que cette île volcanique est particulièrement vulnérable aux espèces exotiques envahissantes comme le sont Hawaï et Madagascar. Le cadre réglementaire relatif à l'introduction d'espèces exotiques est cependant dans une phase longue et évolutive (il a débuté en 1998), notamment dans les DOM et TOM (Marie *et al.*, données non publiées, 2020). Un décret interministériel du 9 février 2018 relatif à la prévention de l'introduction et de la propagation d'espèces animales exotiques envahissantes sur le territoire de la Réunion a été signé. Celui-ci établit une liste des espèces autorisées à l'introduction, dont la truite arc-en-ciel fait partie, mais sous certaines conditions. Le décret appelle à la réalisation d'études pour « évaluer l'impact de ces espèces sur le milieu naturel, les usages qui lui sont associés et sur la flore et la faune sauvages ». Dans ce contexte, une étude est en cours à La Réunion avec deux objectifs depuis 2019 : (1) acquérir des connaissances sur le fonctionnement démographique de populations naturalisées de truite arc-en-ciel et (2) déterminer les effets de la truite arc-en-ciel sur les écosystèmes récepteurs, et notamment sur les espèces indigènes (Marie *et al.*, données non publiées). La réalisation du premier objectif passe par l'étude des structures démographiques des différentes populations et donc de la connaissance de la relation taille-âge. L'acquisition de cette donnée essentielle est faite par la méthode scalimétrique largement utilisée chez les salmonidés du genre *Salmo* (Baglinière *et al.*, 2020). Si des protocoles d'étude et d'interprétation des écailles ont déjà été mis au point chez la truite arc-en-ciel dans son aire de répartition originelle (Minard & Dye, 1998 ; Clemens *et al.*, 2013 ; Borgerson *et al.*, 2014) a priori aucune étude n'a été réalisée sur l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge chez une population de truite arc-en-ciel introduite en milieu tropical. Ainsi, le travail présenté a pour objectif de fournir un manuel d'utilisation et d'interprétation des écailles pour l'estimation de l'âge afin de caractériser les traits de l'histoire de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) présente sur les cours d'eau réunionnais. Ce travail est basé sur l'examen et l'interprétation d'un grand nombre d'écailles de truites capturées lors d'inventaires par pêche électrique à différents stades de développement mais également par pêche à la ligne entre 2016 et 2020 sur la plupart des sites ou parties de cours d'eau où l'espèce est acclimatée. L'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge sont validées par des opérations de marquage mises en place

depuis 2019. Ce travail s'appuie sur les guides d'utilisation de la scalimétrie chez le genre *Salmo* (Baglinière, 1985 ; Baglinière *et al.*, 2000).

L'île de la Réunion : géographie, climat et réseau hydrographique

L'île de la Réunion est la partie émergée d'un strato-volcan formé de deux cônes basaltiques jumelés, le piton des Neiges (3069 m) et le piton de la Fournaise (2631 m) qui couvre une superficie de 2512 km². Le relief de l'île présente 4 types principaux de structures topographiques : les pentes externes, les grands cirques, les vallées encaissées et les plaines littorales (Robert, 1986).

La Réunion est soumise à un climat tropical océanique humide caractérisé par deux grandes saisons, la saison « des pluies » (de janvier à mars) et la saison « sèche » (de mai à novembre). Il existe trois grandes zones climatiques : la côte « au vent » à l'est, la côte « sous le vent » à l'ouest et les « Hauts ». La pluviométrie moyenne annuelle montre une grande dissymétrie entre l'Est et l'Ouest : une hydrométrie importante à Takamaka (7560 mm / an, côte est) et une faible hydrométrie à Saint-Gilles (540 mm / an, côte ouest). L'île détient tous les records mondiaux d'intensité pluviométrique entre 12 heures et 15 jours car les conditions de la cyclogénèse sont régulièrement réunies en été austral (Robert, 1986). Le caractère insulaire, l'influence des alizés et les hauts reliefs sont la cause de cette dissymétrie Est/Ouest et concourent également à maintenir des températures de l'air modérément élevées (Davy & Robert, 1988 ; Robert, 2001). La décroissance des températures avec l'altitude est rapide : le gradient thermique vertical est d'environ - 0.6°C pour 100 m (Roberte, 2001).

L'hydrologie de la Réunion est caractérisée par trois critères : deux massifs volcaniques opposés aux comportements hydrogéologiques différents, l'opposition de deux versants (est et ouest) arrosés irrégulièrement, et l'opposition entre versants extérieurs et cirque où la topographie est facteur de dispersion de l'eau pour l'un et facteur de concentration en eau pour l'autre (Davy et Robert, 1988).

Le relief de l'île est strié par un réseau hydrographique radial très dense et très marqué. Sur les 56 bassins versants correspondants aux 750 rivières et ravines de l'île, seuls 13 sont drainés par des rivières pérennes. La Réunion est considérée comme une région du monde où les débits spécifiques de certaines rivières sont les plus élevés. Trois régimes principaux caractérisent ainsi les fleuves. Les bassins très perméables (par exemple Bras de La Plaine, Rivière des Marsouins, Rivière Langevin), avec des rivières régulières, se caractérisent par un régime important en saison chaude et faible en saison froide. Les torrents de cirque possèdent un double régime maximal, l'un en saison chaude et l'autre en saison froide, la régularité de leurs rivières étant moyenne. Et, des torrents de pentes externes, qui ont des régimes complexes et irréguliers, sont soumis à des précipitations en raison de l'absence d'aquifère (Davy & Robert, 1988). Sauf quelques rares cas, ces rivières se caractérisent par leur torrentialité qui atteint le paroxysme lors des perturbations tropicales (ex : débit spécifique 20000 à 30000 l/s/ km² sur quelques km² de bassin versant).

Les cours d'eau peuvent être découpés en trois zones selon des critères d'altitude, de vitesse de courant et de pente : le cours supérieur au-dessus de 700 m d'altitude caractérisé par une pente et des vitesses de courant fortes ; le cours moyen entre 200 et 700 m d'altitude, et le cours inférieur en dessous de 200 m d'altitude (Malavoi, 1999).

En raison de la jeunesse de cette ile volcanique (2 millions d'années), les milieux aquatiques réunionnais possèdent une faible diversité spécifique animale. Le peuplement d'eau douce

est composé de 26 espèces de poissons et 11 espèces de crustacés décapodes dont 82 % sont indigènes et 18 % ont été introduites (Keith, 2002). Plus de la moitié de ces espèces de poissons et de macrocrustacés sont des espèces diadromes (catadromes et amphidromes). Cependant un certain nombre d'espèces d'invertébrés benthiques, de macrocrustacés ou des poissons sont endémiques de l'ile ou de la région des Mascareignes (Couteyen, 2006 ; Keith, 2002).

La truite arc-en-ciel à la Réunion : distribution, caractéristiques des zones colonisées et écologie

570 km de cours d'eau à la Réunion sont en première catégorie piscicole. Cette zone correspond aux secteurs amont des cours d'eau qui sont, dans la quasi-totalité des cas, séparés des parties aval par des chutes infranchissables. Ces secteurs sont essentiellement colonisés par la truite (déversée ou naturelle). La truite arc-en-ciel fait l'objet d'une importante pêche sportive et reste l'espèce la plus recherchée par les pêcheurs à la ligne en eau douce (Lepinay, 2017).

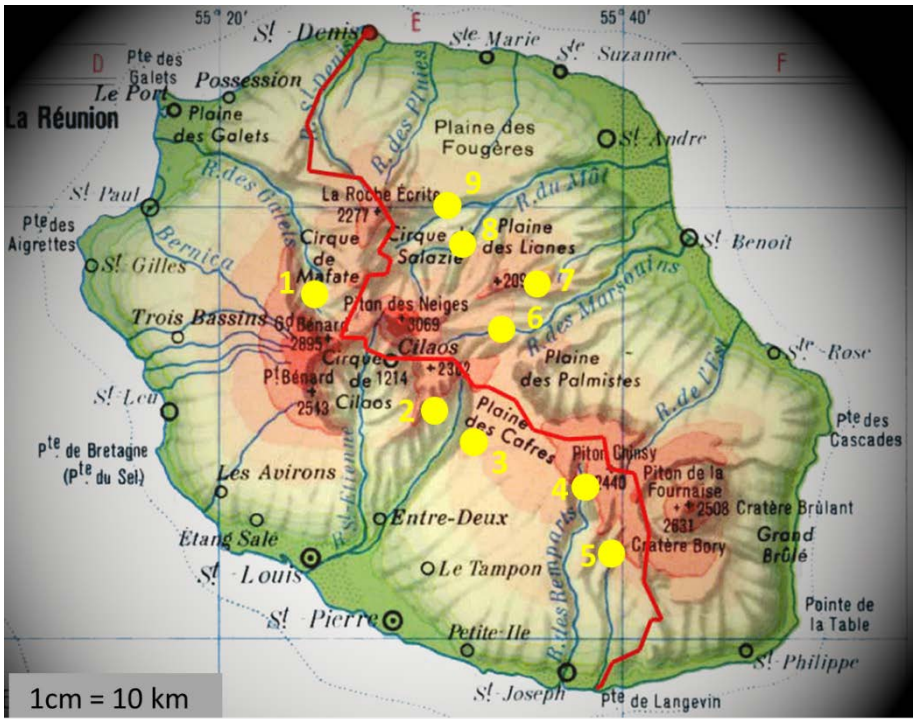


Figure 1 – Localisation des neuf tronçons ou partie de cours d'eau de l'Ile de la Réunion où la truite arc-en-ciel est naturalisée : 1 rivière des Galets, 2 et 3 bras des Roches Noires et sainte Suzanne à Grand bassin (rivière saint Etienne), 4 Bras Caron (rivière des Remparts), 5 Cap blanc ravine des Sept Bras (rivière Langevin), 6 et 7 Takamaka et bras cabot (rivière des Marsouins), 8 et 9 Source pétrifiante et Fleurs jaunes (rivière du Mât)

Actuellement, il existe neuf populations naturalisées de truites arc-en-ciel identifiées à La Réunion réparties sur le cours supérieur de six rivières : Source Pétrifiante (Trou blanc) et Fleurs Jaunes (camp pierrot) (rivière du Mât), Rivière des Galets, Ravine des Sept Bras au Cap blanc (rivière Langevin), Bras sainte-Suzanne et bras des Roches Noires à Grand Bassin (rivière saint Etienne), Bras Caron (Rivière des Remparts) et Takamaka et bras cabot (Rivière des Marsouins) (Marie *et al.*, données non publiées ; Figure 1). Par ailleurs, des déversements

d'individus d'élevage sont toujours réalisés sur les parties moyennes et aval des cours d'eau réunionnais.

Une étude de l'habitat a permis de classer les rivière réunionnaises colonisées par la truite en trois types suivant le niveau de stabilité de l'habitat (Suel, 2017) : type 1 habitat stable, type 2 habitat plus ou moins stable et type 3 habitat instable. Au-delà de cette typologie, les rivières réunionnaises où la truite est naturalisée présentent des caractéristiques physiques communes permettant d'identifier une image d'une rivière à truite (population naturalisée) typique de la Réunion. Ce sont (Suel, 2017) :

- une altitude située entre 550 et 1050 m, qui correspond à la zone supérieure des cours d'eau avec une largeur de 6 à 8 m ;

- un habitat caractérisé par une majorité de faciès lotiques (torrentialité des faciès > 68%) avec une granulométrie majoritairement de type grossier constituée de dalles et gros blocs (> 60 cm) voire de petits blocs et gros galets (20-60 cm) ;

- des berges principalement inclinées ou verticales (cours d'eau encaissés entre des remparts), naturelles et préservées (pas d'anthropisation) dans un milieu forestier dense (végétation arborée dominante) ;

- des types de caches (sous-blocs, gros-blocs, zones turbulentes, zones profondes et sous-berges) observés sur tous les tronçons ;

- une température moyenne journalière de l'eau inférieure à 14°C plusieurs jours de l'année.

La diversité pisciaire des secteurs amont où la truite se maintient naturellement est faible puisque ne sont présentes que des espèces rhéophiles adaptées à de fortes vitesses de courant et possédant des capacités de franchissement des obstacles telles que les cabots bouche-ronde *Sicyopterus lagocephalus* et *Cotylopus acutipinnis*, et la crevette bouledogue *Atyoida serrata* (Keith *et al*., 2006) voire aussi certaines espèces d'anguilles.

Une analyse génétique (microsatellites avec 5 loci) réalisée en 2005 sur l'ensemble des zones colonisées par la truite-arc-en-ciel (populations soutenues et naturalisées) montrait l'existence d'une forte hétérogénéité au sein des populations et l'absence de souche réunionnaise. Dans le même temps, de premières connaissances ont été acquises sur l'écologie la truite arc-en-ciel dès 2005 (Bouju *et al*., 2006). Elles ont été complétées récemment (Suel, 2017) mais restent restreintes. La période de reproduction a lieu entre début juin et fin août (voire début de septembre) lorsque la température de l'eau se situe en moyenne entre 12 et 14 °C soit en limite des conditions thermiques optimales pour la reproduction de cette espèce (Bruslé *et al.*, 2001) même si la reproduction peut se dérouler jusqu'à des valeurs de 15,5°C (Scott & Crossman, 1974). Le substrat de l'habitat de reproduction est constitué de plages de sables et de graviers. Mais le pourcentage de ce type de substrat reste très faible sur les rivières réunionnaises (0,6 à 2,3 %) (Suel, 2017). Rappelons également que la durée de la phase sous-graviers (depuis la fécondation jusqu'à l'émergence) est en moyenne de 600 degrés-jours (D°J) (Calderon, 1966 ; Velsen, 1987). Les alevins émergents en fin de résorption de vésicule mesurent entre 21 et 23 mm et sont capables de capturer leur nourriture à partir de 500 D°J (Vernier, 1969).
Les premiers suivis démographiques effectués en 2005-2006 sur Bras Caron ont montré que la taille moyenne était de 145 mm en fin de première année de croissance et de 200 mm à l'âge de 1+. Ces premiers résultats avaient alors conduit la fédération de pêche à instaurer

une taille légale à 200 mm. Cependant, cette première étude avait été réalisée sans estimer l'âge individuel à partir des écailles.

Matériel et Méthodes

De 2016 à 2020, des inventaires par pêche électrique incluant des mesures biométriques (taille et poids) et des prélèvements d'écailles ont été effectués sur cinq sites où les populations de truite sont naturalisées : Source pétrifiante, Fleurs jaunes, Grand bassin, Cap blanc et Bras Caron. En 2019 et 2020, ces inventaires ont été réalisés à deux périodes de l'année (mai-juin et septembre) et couplés à des opérations de CMR (capture- marquage individuel par pit-tag - recapture) pour les quatre premiers sites. A ce premier échantillon, se sont ajoutés 20 poissons capturés par pêche à ligne le 03 octobre 2020 sur Bras Caron et Takamaka, autre site où la truite arc-en-ciel est également naturalisée. Au total, 1239 écailles ont été prélevées et 1080 analysées (Tableau 1).

Tableau 1 - Nombre d'écailles prélevées, régénérées et analysées chez la truite arc-en-ciel de 2016 à 2020 sur six sites de rivières réunionnaises où l'espèce est naturalisée ; (1) captures à la ligne

Site	Année		2016	2017	2018	2019	2020	Total
Source pétrifiante (rivière du Mât)	total		0	14	0	70	106	190
	régénérées	N	0	0	0	6	4	10
		%	0	0	0	8,6	6,7	5,3
	analysées		0	14	0	66	102	182
Grand bassin (rivière saint Etienne)	total		0	25	0	123	62	210
	régénérées	N	0	4	0	13	15	32
		%	0	0	0	10,8		15,2
	analysées		0	21	0	111	47	179
Fleurs jaunes (rivière du Mât)	total		0	25	38	121	170	354
	régénérées	N	0	8	8	16	54	86
		%	0	32	21,1	13,2	31,8	24,3
	analysées		0	25	30	106	116	277
Cap blanc (rivière Langevin)	total		7	42	59	120	111	339
	régénérées	N	3	6	4	7	23	43
		%	42,9	14,3	6,8	5,83	20,7	12,7
	analysées		5	36	55	113	98	307
Bras Caron (rivière des Remparts)	total		1	30	16	0	77	124
	régénérées	N	0	0	4	0	8	12
		%	0	0	25	0	10,4	9,7
	analysées		1	30	12	0	70	113
Takamaka (rivière des Marsouins) et Bras Caron (1)	total		0	0	0	0	20	20
	régénérées	N	0	0	0	0	0	0
		%	0	0	0	0	0	0
	analysées		0	0	0	0	20	20
Total	total		8	136	113	434	546	1237
	régénérées	N	3	18	16	42	104	183
		%	37,5	13,235	14,159	9,7	19,0	14,8
	analysées		6	126	97	396	453	1078

Lors des campagnes 2019 et 2020, le sexe et l'état de maturation ont été déterminés soit par un examen externe (pression des flancs chez les mâles et papille urogénitale chez les femelles) soit par un examen interne par échographie (Nevoux *et al.*, 2019) ou par le sacrifice du poisson effectué pour l'analyse des contenus stomacaux. Cet examen ajouté à la présence d'une marque de reproduction sur les écailles (à la capture comme à la recapture) a permis d'estimer l'âge de première reproduction et la proportion d'individus se reproduisant une première fois dans les populations de truite arc-en-ciel de la Réunion. Par ailleurs, le taux de croissance mensuel (G) a été calculé en utilisant les données de CMR selon la relation proposée par Ricker (1975) :

G = b (LnL2-LnL1) /(T2-T1) avec b coefficient d'allométrie de la relation taille poids (données récoltées en 2019 et 2020), L1 et L2 les tailles respectives aux instants T1 et T2.

Enfin, l'âge estimé à partir de la lecture de l'échelle a pu être comparé à l'âge réel des poissons recapturés marqués pour 104 individus essentiellement âgés d'un an et plus.

Toutes illustrations présentant des écailles sont légendées de la façon suivante : lieu, numéro de marque (si marquage), date de capture (jjmmaaaa), longueur à la fourche en mm, sexe si connu, âge ; observations particulières concernant le poisson ou son écaille. Les anneaux hivernaux sont notés ▶ et les marques de reproduction ★ . Si l'*annulus* est visible en plus de la marque de reproduction, il est noté en même temps que cette dernière.

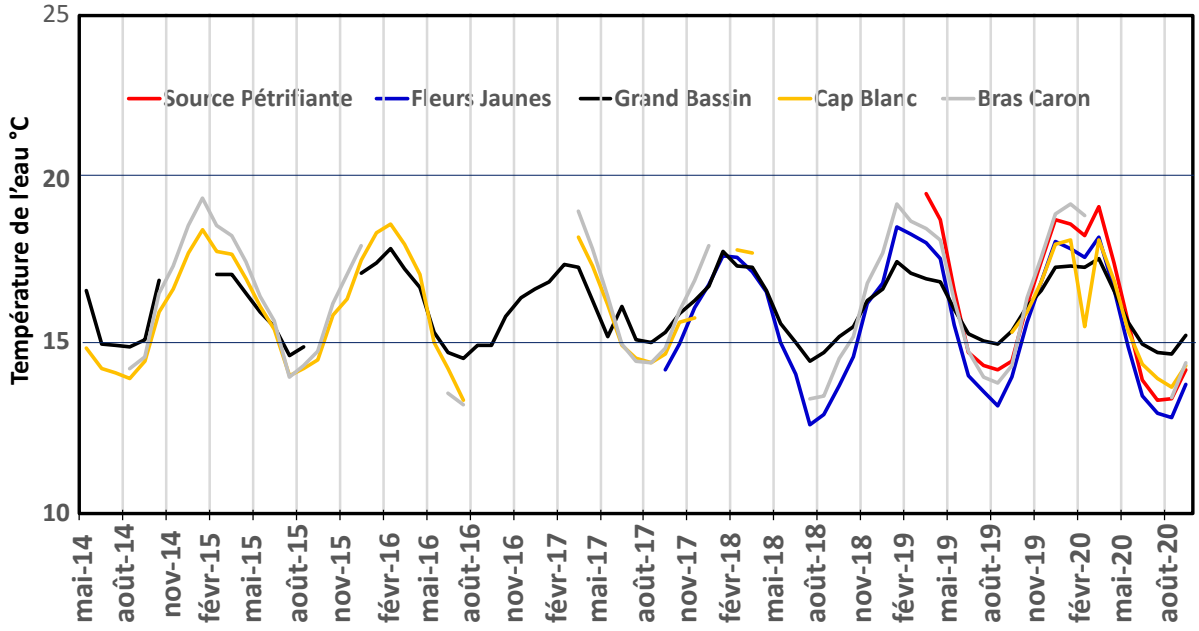


Figure 2- Evolution de la température de l'eau mensuelle sur cinq sites naturellement colonisés par la truite arc-en-ciel dans les rivières réunionnaises de mai 2014 à septembre 2020 (données FDAAPMA 974 et INRAe)

Par ailleurs, la température de l'eau a été relevée en continu sur les cinq bassins étudiés de 2014 à 2020 et une moyenne mensuelle a été calculée pour chacun des sites. En dépit de données manquantes, l'analyse de ces températures montre que (Figure 2) :

- La variabilité annuelle est faible puisque l'on passe de 12 à 19 °C entre la période hivernale et estivale.
- Le régime thermique reste semblable entre les différents sites même si la variabilité annuelle semble plus réduite pour Grand bassin

- Les températures les plus basses se situent entre les mois de juin et septembre, période correspondant à la saison de reproduction. Cette période semble correspondre également à la fin de la saison de croissance même si les températures restent dans l'optimum thermique de croissance de la truite arc-en-ciel.

Morphologie et structure de l'écaille de truite arc-en-ciel

L'écaille de truite arc-en-ciel est semblable à celle d'une truite commune (*Salmo trutta*) mais de plus petite taille, car les écailles des espèces du genre *Salmo* sont plus grandes que celles des espèces du genre *Oncorhynchus* (Figure 3). L'écaille de truite arc-en-ciel est de type cycloïde, le plus ancien des deux types d'écaille élasmoïde (Ombredane & Baglinière, 1992). Elle est constituée de deux couches principales : une couche fibreuse profonde et une couche minéralisée superficielle sur laquelle s'inscrivent des ornementations (Ombredane & Baglinière, 1992). L'écaille a une forme caractéristique circulaire à ovalaire nette, typique de la sous famille des salmoninés. Cette forme peut varier avec l'âge et la taille des individus en lien avec le taux de croissance et la maturation sexuelle. Les bords sont lisses et le focus (ou centre) reste relativement centré.

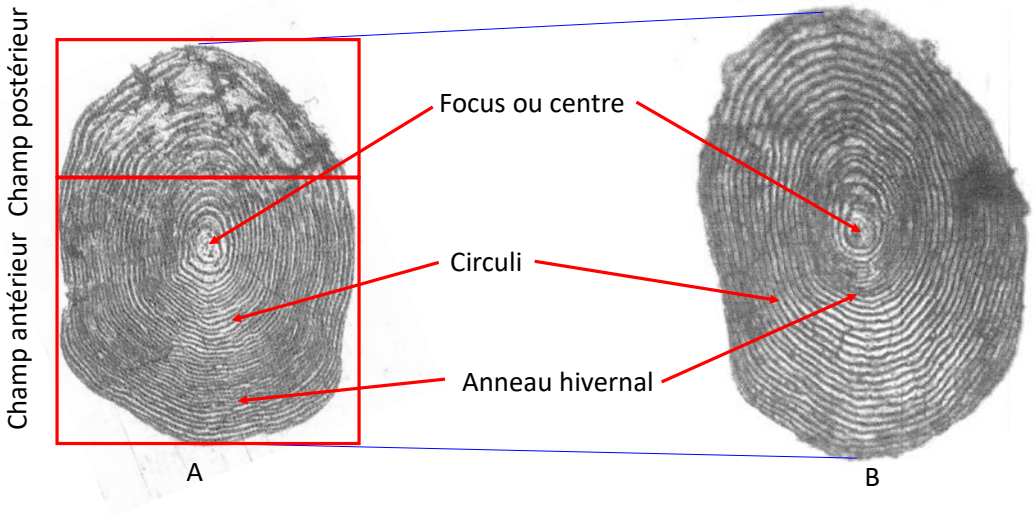


Figure 3 - Structure générale d'une écaille de truite arc-en-ciel (A ; Cap Blanc 05072018 Lf 164 âge 1+) et comparaison avec celle d'une truite commune de même âge et de taille identique (B ; Touques 11092002 Lf 166 âge 1+)

Un seul grand type d'ornementations est observé à la surface de l'écaille (Figure 3). Il s'agit d'une striation très fine et serrée correspondant à un dépôt en surface de crêtes calcaires de croissance ou *circuli*. Ces *circuli* sont déposés sur le champ antérieur qui est inclus dans le derme, d'une manière relativement concentrique et régulière autour du centre de l'écaille. Bien que cette striation soit quasi absente du champ postérieur qui est la partie visible de l'écaille sur le corps du poisson, il est parfois possible d'observer des *circuli* dans cette zone. Les ornementations complémentaires observées sur le champ antérieur sont dues à des modifications structurelles du dépôt des *circuli* (discontinuités, variabilité de l'espace inter *circuli*, disparition par érosion du bord de l'écaille) et leur variabilité de forme traduit les événements de l'histoire de vie du poisson (âge, reproduction, changement de milieu).

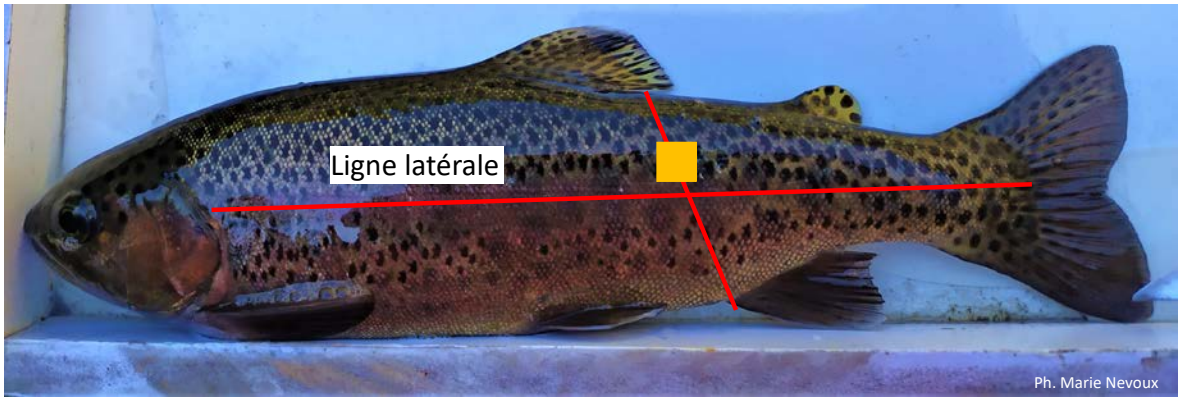
De fait, l'examen et l'interprétation des écailles se fait essentiellement à partir du champ antérieur qui s'accroît plus que le champ postérieur. Néanmoins, dans certains cas, l'examen de ce dernier permet de compléter l'information issue de l'analyse du champ antérieur car

certaines structures peuvent y être partiellement conservées (*circuli*, *annuli*, marque de reproduction).

Examen scalimétrique

Prélèvement, préparation et montage des écailles

La zone standard de prélèvement des écailles définie chez le genre *Oncorhynchus* (Clemens *et al.*, 2013) est identique à celle utilisée chez le genre *Salmo* (Baglinière, 1985 ; Baglinière *et al.*, 2020) (Figure 4). Cette zone se situe au-dessus de la ligne latérale sur une droite joignant l'arrière de la nageoire dorsale et l'avant de la nageoire anale. Elle correspond à la zone où se forment les premières écailles du poisson au stade juvénile qui intègrent toute l'histoire de vie du poisson (Clemens *et al.*, 2013) et ont un taux de régénération moins élevé.



Scalpel inox

Pinces inox

Sachet type enveloppe bulle

Figure 4 – Prélèvement des écailles chez la truite arc-en-ciel : zone optimale ■ ; outils utilisés et sachet de conservation

L'apparition d'écailles régénérées correspond à une perte d'écailles due à une blessure cicatrisée du tégument du poisson. Dans ces conditions, les ostéoblastes synthétisent d'abord une couche superficielle désorganisée (ce qui permet de reconnaître facilement le centre d'une écaille régénérée) avant de reprendre un dépôt plus régulier des *circuli*. De fait, ces nouvelles écailles n'intègrent plus toute l'histoire de vie du poisson avant sa blessure et ne permettent généralement pas d'estimer l'âge (Figure 5). La proportion de truites pour lesquelles toutes les écailles prélevées étaient régénérées est faible dans les cours d'eau réunionnais puisqu'elle atteint 14,8 % (183/1237). Ce pourcentage est beaucoup plus faible sur Source pétrifiante (5,3 %) où le taux de croissance est plus fort, et plus élevé sur Fleurs jaunes (24,3 %) que sur les autres cours d'eau (Grand bassin, Cap Blanc et Bras Caron) (Tableau 1). Il est plus élevé en 2020 lié en partie aux opérations de CMR. Néanmoins, cette proportion moyenne est similaire à celle observée pour des populations de truite arc-en-ciel néo-zélandaises (14 %) (Jellyman & Graynoth, 1994).

Figure 5 - Ecaille de truite arc-en ciel régénérée (Bras Caron 06092016 Lf 240)

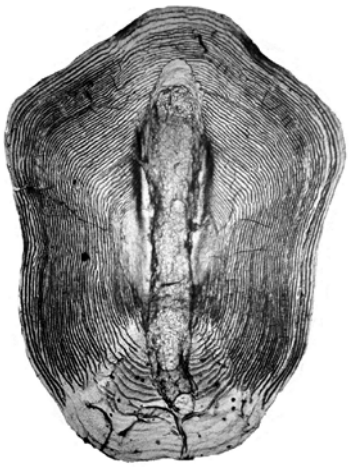


Figure 6 - Ecaille prélevée sur la ligne latérale d'une truite et inutilisable pour l'estimation de l'âge

Par ailleurs, aucune écaille ne doit être prélevée sur la ligne latérale en raison de leur perforation par le canal sensoriel latéral (ligne latérale) limitant les interprétations (Figure 6). Il est recommandé de prélever entre 10 à 15 écailles sur un poisson vivant (plus sur un poisson mort). Le nombre minimal de 10 est plus particulièrement recommandé à la fois pour les poissons âgés, et en raison de la petite taille des écailles de la truite arc-en-ciel et du phénomène de régénération. Les écailles peuvent être prélevées soit en raclant le derme avec un scalpel ou un couteau soit à l'aide d'une pince à dissection (Figure 3). Cette dernière est souvent utilisée lorsque le prélèvement a lieu avant ou en période de reproduction car les écailles sont plus adhérentes au derme et assez fortement érodées, la partie affleurante du champ postérieur étant alors moins importante. Par ailleurs, quelle que soit la période de prélèvement, la pince présente un double avantage sur le scalpel. Elle est tout d'abord moins invasive, car elle limite l'altération du derme. Mais elle permet également de répartir le prélèvement d'écailles sur l'ensemble de la zone favorable, là ou un scalpel ne prélève qu'en un point. Ainsi, le risque de ne prélever que des écailles régénérées et donc de ne pouvoir interpréter l'âge de l'individu est plus limité avec l'utilisation d'une pince. Par ailleurs, lors d'opérations de CMR, pour éviter de récolter trop d'écailles régénérées, il est important de changer de zone de prélèvement soit en considérant l'autre flanc soit en décalant la zone standard vers la nageoire caudale.

Après prélèvement, les écailles doivent être placées dans un sachet papier (Figure 4) et stockées dans un endroit sec pour assurer leur longue conservation (séchage sans décomposition). Cette technique de conservation permet leur réutilisation plus de 50 ans après, pour une nouvelle lecture de l'âge ou à des fins d'analyse génétique (présence d'ADN dans le mucus et les tissus résiduels) (Perrier *et al.*, 2013). Au laboratoire, les écailles prélevées doivent être triées (examen effectué à la loupe binoculaire) et nettoyées afin de garder six à dix écailles non régénérées et exploitables pour l'analyse. Généralement, un nettoyage léger suffit en trempant l'écaille dans l'eau et en retirant les impuretés présentes à la surface de l'écaille à l'aide d'un pinceau raide. Une méthode de nettoyage efficace consiste à placer les écailles dans un bain de produits décapants à très faible concentration (KOH à 5 %, Trypsine) durant un temps limité (< trois minutes). Il faut ensuite bien les rincer à l'eau et les nettoyer immergées dans de l'eau à l'aide d'un pinceau.

Après nettoyage, les écailles peuvent être lues directement sans montage mais il est préférable de placer au moins 6 écailles par poisson entre lame et lamelle (voire entre deux

lames) de façon à avoir au moins une écaille lisible et obtenir une répétabilité suffisante de l'âge estimé.

Lecture des écailles

En général, les écailles qu'elles soient montées ou non, sont lues et interprétées à l'aide de matériels optiques grossissants (x 10 à 50) tels que les loupes binoculaires et les lecteurs de microfiches. Les écailles peuvent également être interprétées à partir d'images numériques produites à partir d'une caméra équipant les matériels optiques mais leur résolution doit être élevée et les réglages de fond et de contraste doivent être optimisés. La réalisation d'images possède deux avantages : i) renouveler la lecture en cas de difficulté d'interprétation, ii) partager l'interprétation avec des collègues et iii) constituer une collection de référence.

Identification et définitions des structures scalimétriques observées

***Annulus* ou anneau hivernal**

L'*annulus* ou l'anneau hivernal est une marque histomorphologique périodique. Cette marque correspond à la période de ralentissement ou d'arrêt de croissance des salmonidés en période froide. En scalimétrie, l'*annulus* correspond à une discontinuité structurale qui suit la forme circulaire de l'écaille et qui se traduit par un resserrement, un recoupement ou une fusion de *circuli* (Baglinière *et al.*, 1992). Dans le contexte réunionnais, la saison sèche correspond à la période où les températures de l'eau sont les plus basses (entre 12 et 15°C) pouvant provoquer alors un ralentissement de la croissance. Ainsi comme chez la truite brune en métropole (Baglinière *et al*., 2020), les anneaux hivernaux présents sur les écailles de truite arc-en-ciel à la Réunion apparaissent généralement sous la forme d'une bande de *circuli* resserrés plus ou moins épaisse faisant le tour de l'écaille (Figure 7a).

Par ailleurs, comme chez la truite brune (Baglinière *et al*., 2020), le premier anneau hivernal peut apparaître également comme le dernier *circulus* formé entre deux zones homogènes de croissance rapide, la première constituée de *circuli* plus resserrés que la seconde (Figure 7b). L'on parle alors comme pour les os, les dents et les otolithes, de ligne d'arrêt de croissance (LAC) qui est une limite théorique fixée au premier *circulus* discontinu présent avant la nouvelle zone annuelle (Baglinière *et al*., 1992).

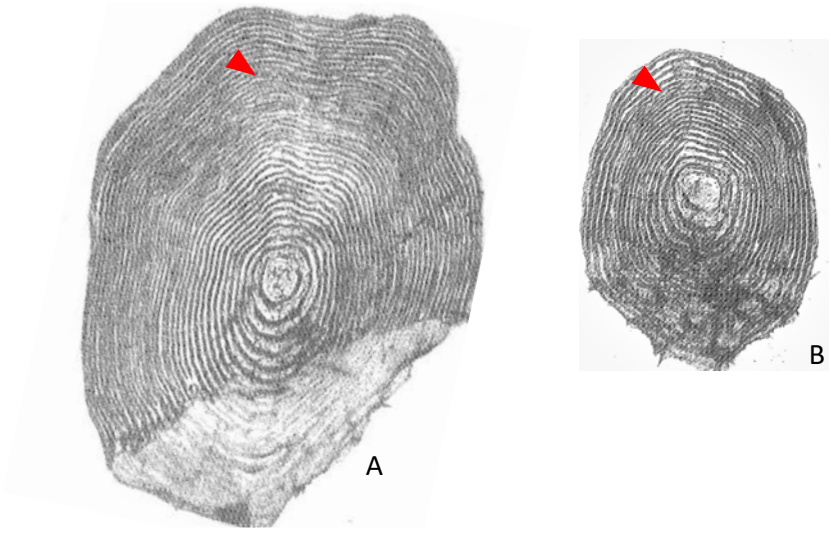


Figure 7 - Anneau hivernal ► (A) typique (Cap Blanc 20032018 Lf 183 age 1+) et (B) souvent observé entre la première et la seconde année de croissance (LAC) (Fleurs Jaunes 22032018 Lf 112 âge 1+).

Enfin, la correspondance entre la fin de la saison de croissance et la période reproduction et une maturation sexuelle précoce dès la première année pour une majeure partie de la population de truite arc-en-ciel de la Réunion font que cette maturation sexuelle peut participer à la formation du premier anneau hivernal en ralentissant la croissance du poisson.

Zone annuelle

La zone annuelle est définie par la succession d'une zone de croissance (*circuli* espacés), d'un anneau hivernal (*circuli* resserrés) (Figure 8).

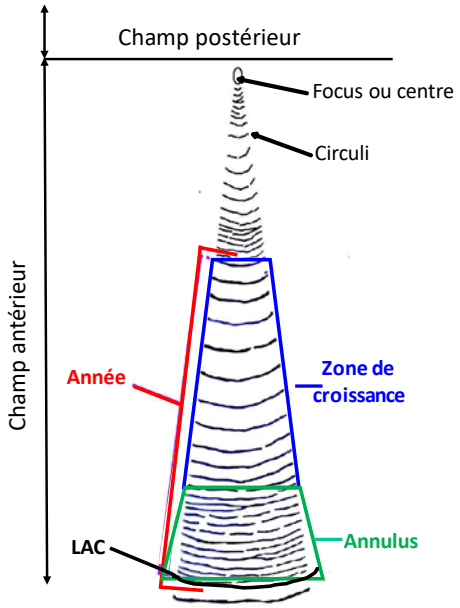


Figure 8 - Schéma d'une zone annuelle d'une écaille de truite

Marque de reproduction

La marque de reproduction est une marque histomorphologique périodique. D'une manière générale, une marque de reproduction (fraie) se définit par une ligne continue concentrique avec un recoupement de *circuli* plus ou moins important (il n'y a plus de parallélisme entre ceux déposés avant et après la fraie) (Figure 9).

Figure 9 - Marque de reproduction ★ chez une truite arc-en-ciel capturée sur une rivière de la Réunion (Bras Caron aval 22062017 245 1+1)

Cette marque fait souvent le tour de l'écaille et peut donc apparaître sur sa partie postérieure ce qui reste un critère déterminant. Elle est très souvent visible sur les champs latéraux où apparaît un plus grand niveau de désorganisation (bande blanche continue).

Cette marque est la résultante du phénomène d'érosion lié à l'utilisation des réserves calciques de l'écaille par le poisson lors de sa maturation sexuelle comme observé chez le saumon atlantique (Kacem *et al.*, 2013).

Enfin, la correspondance entre la fin de la saison de croissance et la période reproduction pour la truite arc-en-ciel dans le contexte réunionnais fait que la marque de reproduction peut soit se superposer à l'anneau hivernal soit le remplacer en particulier lorsque le premier hiver apparaît uniquement sous forme d'une LAC.

Estimation de l'âge

Date anniversaire et période de formation de l'anneau hivernal

La date anniversaire correspond à la date médiane théorique d'émergence des alevins. Elle a été estimée en tenant compte de la moyenne des températures de l'eau observée en période hivernale sur les cinq sites (14,3 °C de 2014 à 2020) et de la durée de la phase sous graviers estimée à 600 D°J. Cette date se situe alors durant la troisième semaine du mois d'août et devrait peu varier selon l'année et le cours d'eau en raison de la relative homogénéité du régime thermique interannuelle des cours d'eau réunionnais (voir Figure 2).

Cependant plus que cette date anniversaire, il est important de connaître la période de formation de l'anneau hivernal. L'analyse des écailles montre que l'hiver se forme généralement entre fin juin et mi-septembre. Il en est de même pour la marque de reproduction (Figure 10 à 14). L'apparition de cette marque hivernale (anneau ou marque de reproduction) peut varier dans le temps en fonction de l'âge (reproduction ou non), des conditions de croissance (maintien d'un certain niveau de croissance vs difficulté de reprise) et climatiques (crues cycloniques).

Figure 10 – Pas d'anneau hivernal en formation en début juillet (cap blanc 05072018 Lf 119 âge 0+)

Figure 11 - Anneau hivernal présent en bordure d'écaille (Bras Caron amont 22062017 Lf 148 âge 0+)

Figure 12- Marque de reproduction en formation en début juillet (Bras Caron 04072018 176 0+ 1)

Figure 13 - Anneau hivernal et marque de reproduction bien visibles en fin septembre (Cap Blanc 23092019 155 1 1)

Figue 14 - Anneau hivernal bien visible en fin septembre avec déjà une légère reprise de croissance ; le poisson ne s'est pas reproduit (Cap Blanc 23092019 148 1+)

Figue 15 – Marque de reproduction en formation sur une écaille de truite en début octobre (Takamaka 03102020 225 3 3)

Mais, l'anneau hivernal ou la marque de reproduction peut également apparaître sur l'écaille plus tardivement qu'à la mi-septembre. Ainsi, c'est le cas d'une truite capturée à la ligne à Takamaka chez laquelle la marque de reproduction est en formation sur l'écaille en début octobre (Figure 15) ou celui de poissons recapturés marqués en mai-juin 2020 sur Cap Blanc

montrant sur leurs écailles la présence d'un anneau hivernal qui était absent lors de leur capture en fin septembre 2019 (Figure 16).

Figure 16 - L'anneau hivernal n'est pas présent sur l'écaille en fin septembre lors de la capture (A) (Cap blanc CBTAC0230 23092019 138 1). Il apparaît d'une manière peu prononcée sur l'écaille lors de la recapture en mai 2020 (B) (Cap Blanc CBTAC230 27052020 148 1+). Il faut noter la faible reprise de croissance

Convention de notation de l'âge

L'âge est noté en comptabilisant le nombre total d'*annuli* présents sur l'écaille. Il est accompagné du signe conventionnel « + » si le poisson est toujours en phase de croissance (pas d'anneau hivernal en bordure de l'écaille). Cet âge est accompagné d'un ou plusieurs chiffres correspondant aux années où le poisson s'est reproduit. Ainsi, un poisson noté 1+ signifie qu'il est âgé d'au moins un an et qu'il est dans sa deuxième année de vie et qu'aucune marque de reproduction n'était visible sur l'écaille ; s'il est noté 1 (+) cela implique une faible reprise de croissance (entre deux et cinq *circuli*) ; s'il est noté 1((+)) cela signifie soit une absence de reprise de croissance ou une croissance très faible (entre zéro et deux *circuli*) ; s'il est noté 1+1, cela signifie que le poisson est âgé d'au moins 1 an, qu'il est dans sa deuxième année de vie et qu'il s'est reproduit déjà une fois lors de sa première année de vie ; enfin, si un poisson est noté 2+12, cela signifie que le poisson est âgé d'au moins deux ans, qu'il est dans sa troisième année de vie et qu'il s'est reproduit déjà deux fois lors de sa première et deuxième année de vie .

Exemples d'écailles typiques

Des écailles ne présentant a priori pas ou peu de difficultés de lecture sont présentées en essayant de couvrir une large gamme de tailles et d'âges chez des individus immatures ou s'étant déjà reproduits et issus des différentes populations analysées. Cette présentation est faite dans un ordre croissant d'âge (Figure 17 à 38).

0+

Figure 17 – Cap blanc (A) 20032018 112 0+ ; (B) 20032018 132 0+

Figure 18 - Fleurs jaunes 04062020 105 0+

Figure 19 - Grand bassin 14052019 152 0+

Figure 20 - Bras Caron 04072018 162 0+

Figure 21- Source Pétrifiante (A) 09052019 155 0+ ; (B) 09052019 191 0+

1-1+

Figure 22- Takamaka 03102020 235 1 1. Le premier anneau hivernal est encore visible et la marque de reproduction est en formation

Figure 23 - Fleurs jaunes 04062020 185 1+

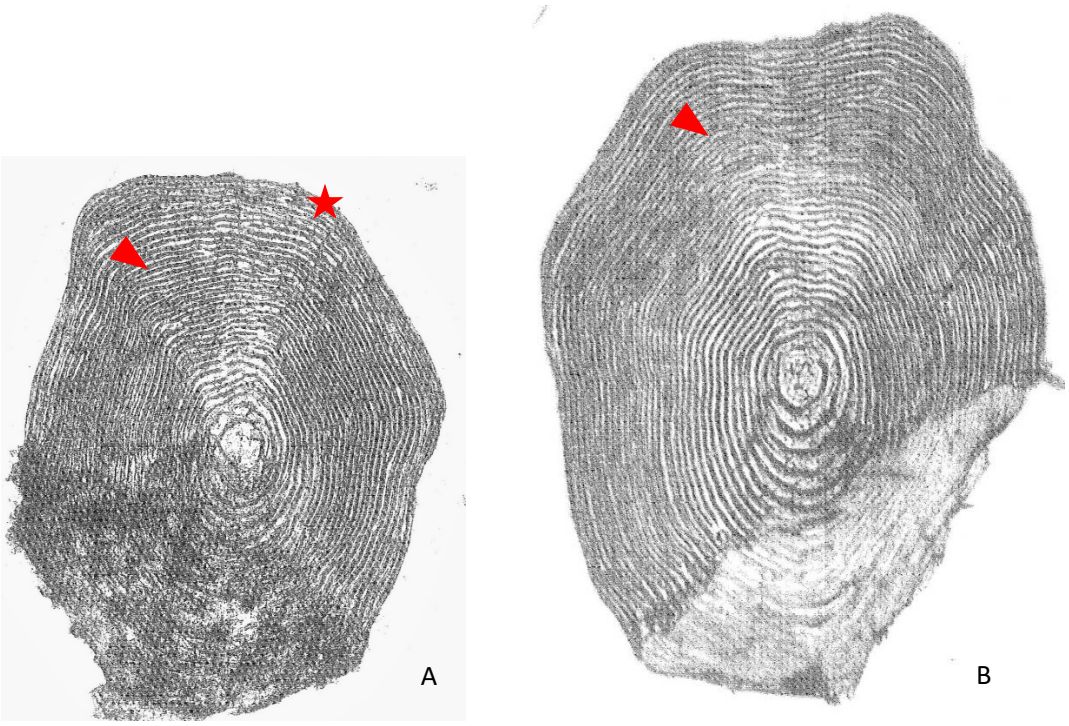


Figure 24 - Cap blanc (A) 27052020 168 1+1. La marque de reproduction est en formation au bord de l'écaille ; (B) 20032018 183 1+

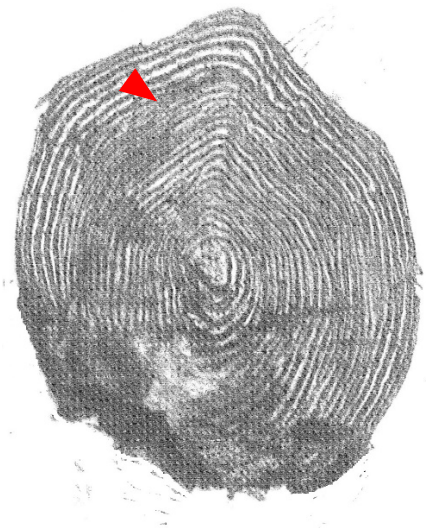


Figure 25- Grand bassin 14052019 151 1+

Figure 26 - Source Pétrifiante 02062020 205 1+

Figure 27 -Grand bassin 14052019 176 1+1

Figure 28 - Fleurs jaunes 09072018 223 1+1

Figure 29 - Bras Caron 04072018 236 1+ 1

Figure 30 - Source pétrifiante 07082017 226 1+1. La marque de reproduction n'est pas très prononcée et l'anneau hivernal est visible

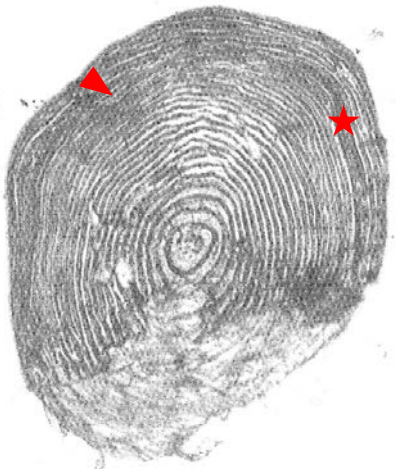


Figure 31 - Cap blanc 20032018 172 1+1. La marque de fraie n'est pas très prononcée et l'anneau hivernal est visible

2-2+

Figure 32 - Source pétrifiante 21092020 298 2. Forte croissance et second anneau hivernal en formation en bordure d'écaille

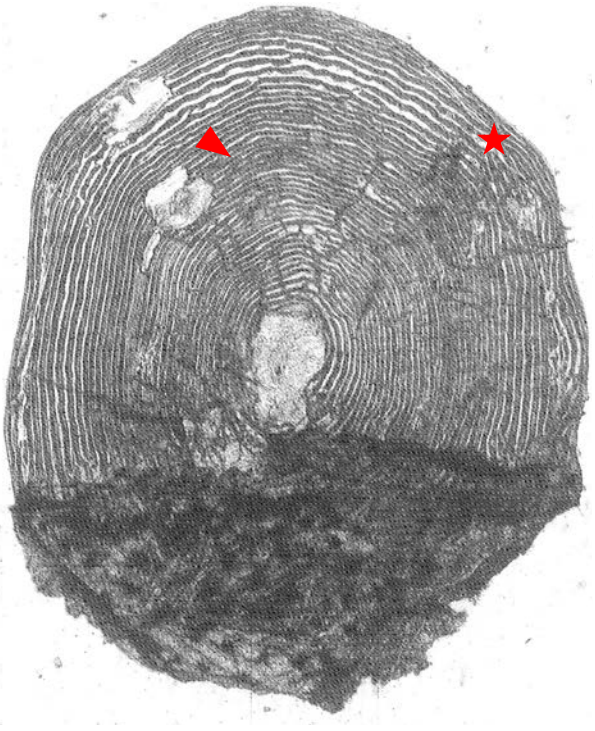


Figure 33 - Source Pétrifiante 10092019 265 2 2. La marque de reproduction est bien apparente lors du deuxième hiver

Figure 34 - Source pétrifiante 10092019 260 2 12. La deuxième marque de reproduction est en formation

Figure 35 -Takamaka (A) 03102020 350 2 12 et (B) 03102020 240 2 12. Dans les deux cas, seule la première marque de reproduction est visible, la deuxième étant en formation

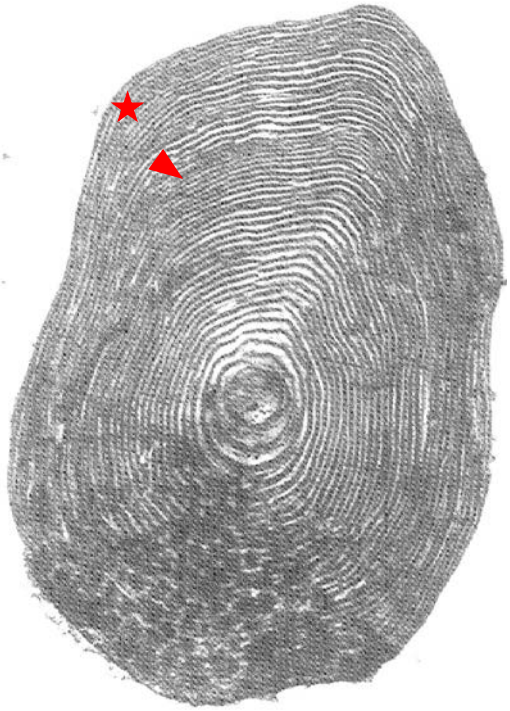


Figure 36 - Bras Caron 04072018 202 2 (+) 2.
Légère reprise de croissance

3

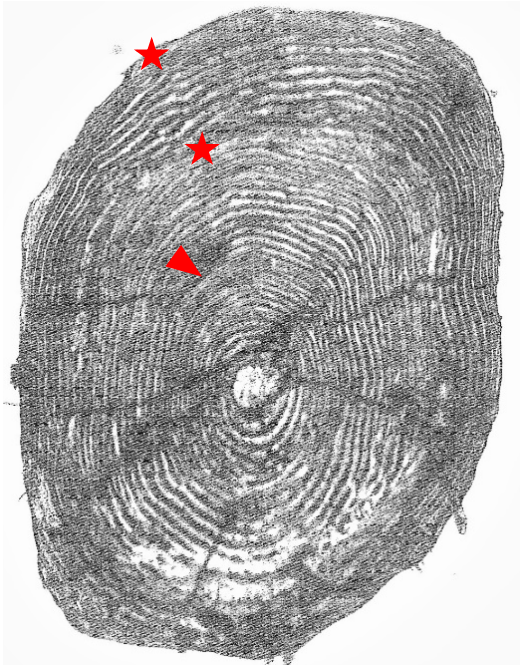


Figure 37 - Takamaka 03102020 240 3 23.
Deuxième marque de reproduction en formation

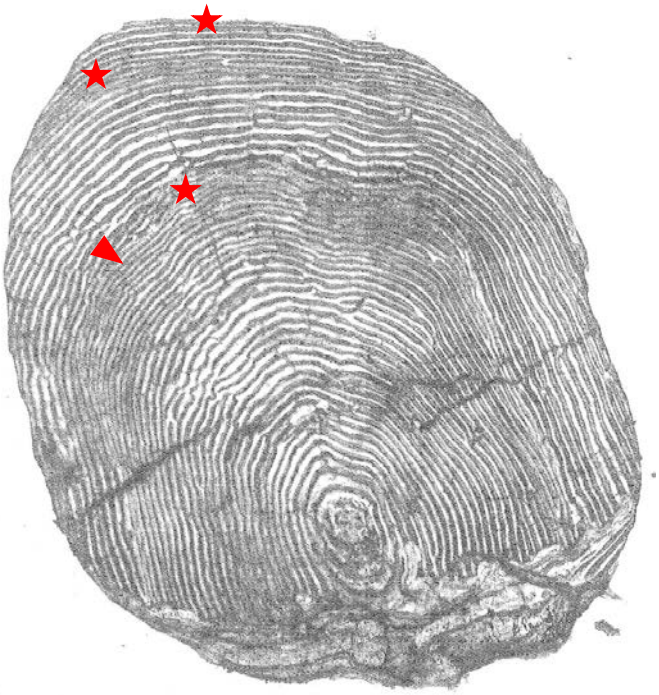


Figure 38 - Takamaka 03102020 290 M 3 123. Marque de reproduction en formation lors du troisième hiver

Difficultés rencontrées

Généralités

Les difficultés rencontrées pour l'estimation de l'âge chez la truite arc-en-ciel dans les rivières réunionnaises sont très semblables à celles identifiées pour la truite commune (Baglinière *et al.*, 2020). Elles vont de l'absence de structures saisonnières ou annuelles (absence de marques hivernales ou de reprise de croissance annuelle) à la formation de structures atypiques à la surface de l'écaille en passant par leur multiplicité. Ces difficultés se traduisent alors par une impossibilité à estimer l'âge, une sous-estimation ou une surestimation de l'âge. Contrairement à la truite commune (Baglinière *et al.*, 2020), ces difficultés dans le cas de la truite-arc-en-ciel ne sont pas liées à l'âge dans la mesure où l'âge le plus vieux estimé chez la truite arc-en-ciel à la Réunion ne dépassait pas quatre ans dans l'échantillon analysé. En revanche, ces difficultés semblent liées à la fois à la forte différence du taux de croissance entre les deux premières années et à la très grande variabilité des histoires de vie observées en liaison probable avec le sexe, les conditions de milieu et l'impact plus ou moins prononcé de la reproduction (figures 39 à 41).

Outre l'âge et les conditions de milieu, ces difficultés d'estimation d'âge varient également en fonction de la population et même de l'écaille (d'où l'importance de monter au moins six écailles par poisson) (figure 42).

Figure 39 – Deux truites arc-en-ciel de même âge capturées sur le même cours d'eau à une période similaire, mais présentant une histoire de vie différente (A) Fleurs jaunes 18072018 294 1+ et (B) Fleurs jaunes 04062020 147 1+1. Dans le premier cas, ce poisson a une forte croissance lors de ces deux premières années de vie et ne s'est pas encore reproduit alors que dans le second cas si la croissance est forte la première année, elle est faible lors de la seconde année après une première reproduction.

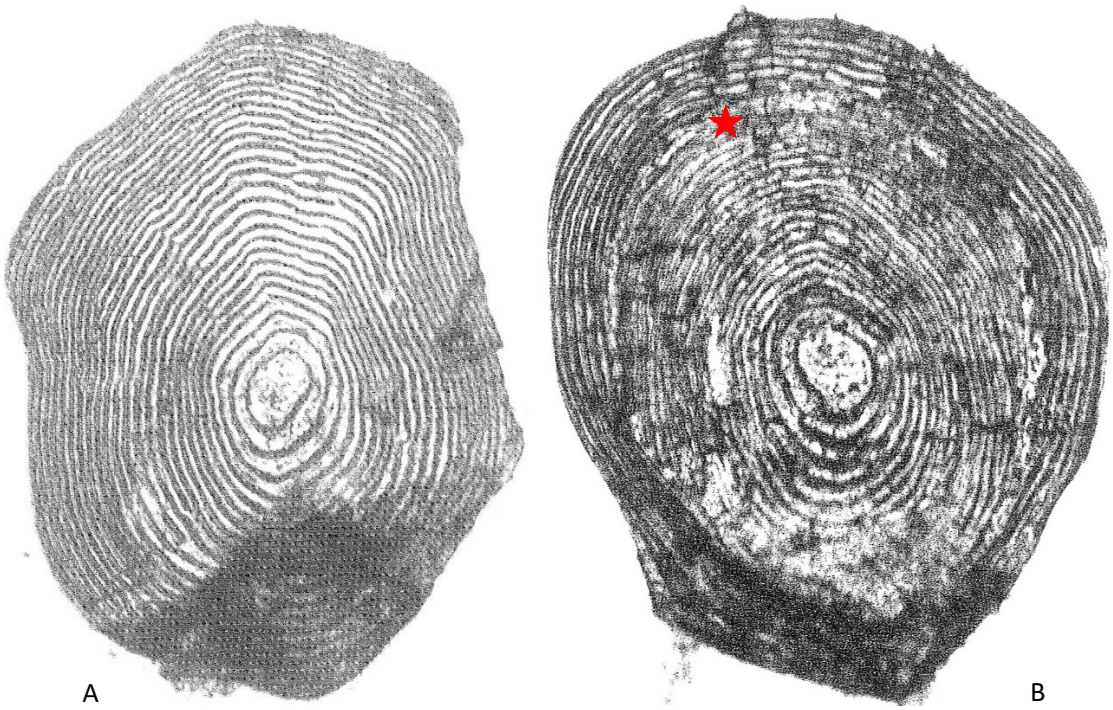


Figure 40 - Deux truites arc-en-ciel de taille identique, capturées à la même date et sur le même cours d'eau, mais présentant une histoire de vie différente : (A) Source pétrifiante 09052019 195 0+ et (B)Source pétrifiante 09052019 196 1+1. Dans le premier cas, le poisson est en fin de première année sans marque de reproduction visible alors que dans le second cas, le poisson arrive en fin de seconde année après une première reproduction

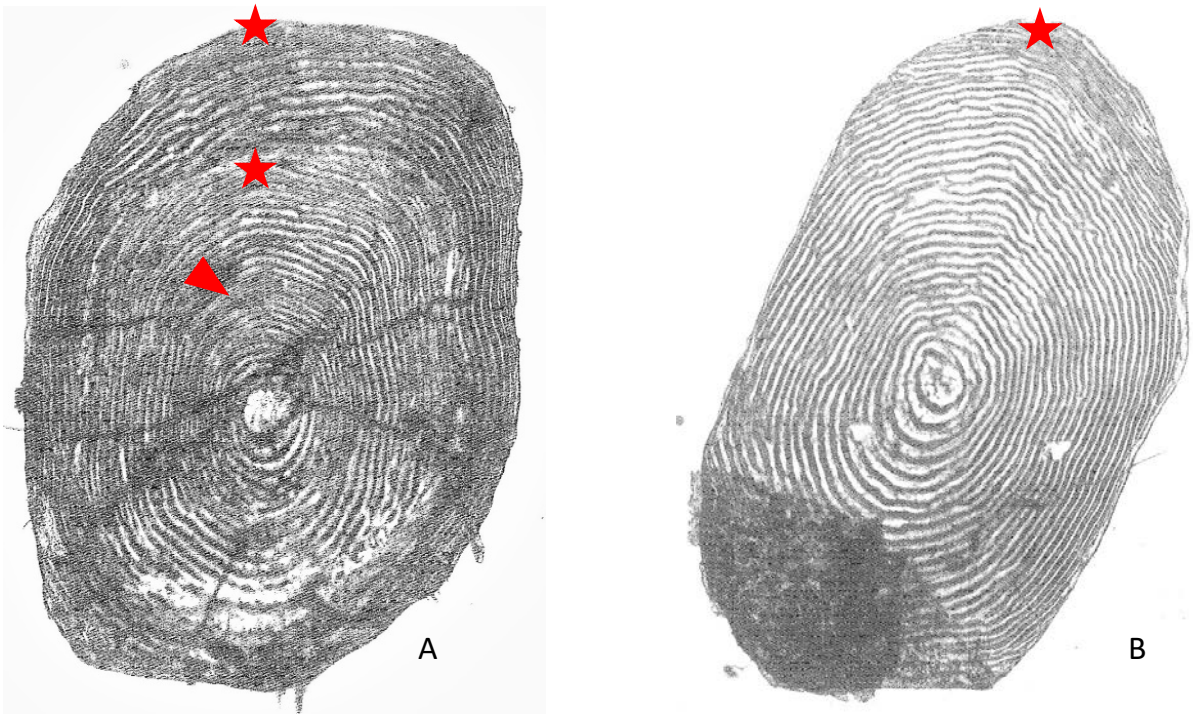


Figure 41 - Deux truites arc-en-ciel de taille similaire capturées par pêche à la ligne en début octobre et présentant une histoire de vie différente : (A) Takamaka 03102020 240 F 3 23 dernière marque de reproduction en formation et (B) Takamaka 03102020 235 1 1 première marque de reproduction en formation

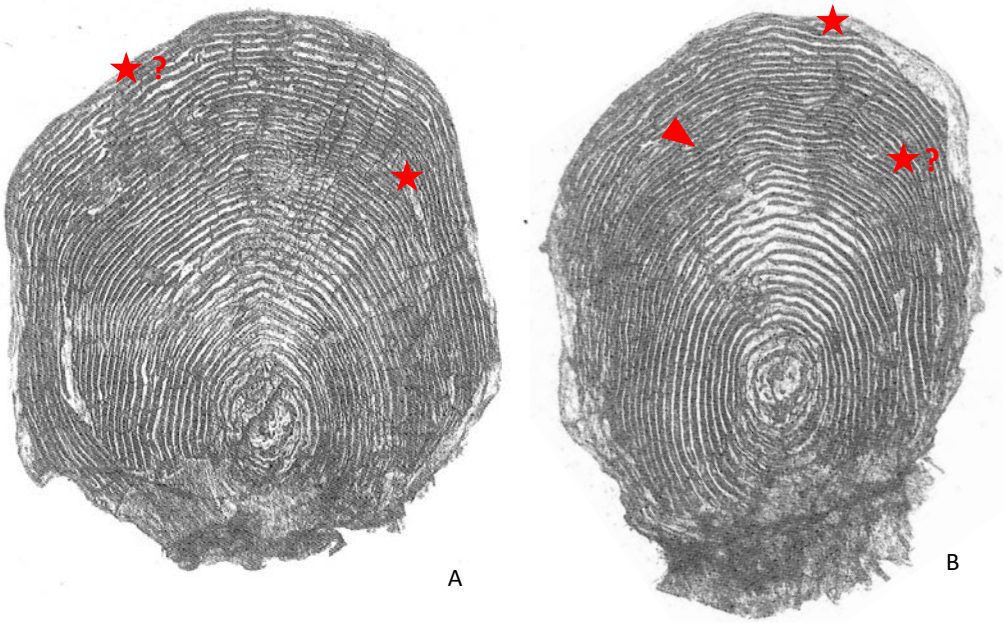


Figure 42- Importance d'avoir plusieurs écailles lisibles et interprétables pour un même poisson. Sur l'écaille A, la première marque de reproduction est bien visible alors que la seconde marque ne l'est pratiquement pas ; Sur l'écaille B, seul le premier anneau hivernal est bien visible comme la seconde marque de reproduction en formation (Bras Caronl 22062017 230 M 1+12)

Type de difficultés

Poissons d'origine domestique

En règle générale, la structure d'une écaille de poisson domestique montre soit de fortes irrégularités de croissance soit une croissance continue ne permettant d'identifier l'anneau hivernal notamment au cours des premières années de vie (Figure 43).

Figure 43 - Ecaille de truite d'origine domestique. La forme est régulière. La régénération centrale n'est pas très importante mais l'on observe de nombreux patrons de croissance alors que ce poisson n'a qu'un an.

Par ailleurs, la forme de l'écaille peut être irrégulière et le taux de régénération important. Cependant, cet impact sur la structure et la forme de l'écaille est d'autant plus limité que le poisson a été relâché à un stade jeune en milieu naturel.

A la Réunion, les pratiques de repeuplement avec des poissons d'origine domestique ne concernent plus depuis 2016 les portions de cours d'eau où la truite arc-en-ciel est acclimatée (Suel, 2017). Par ailleurs, même si des déversements sont encore effectués sous forme d'alevins de trois mois dans les secteurs où la population est soutenue (Fonteneau, 2018), le risque de se retrouver confronté à analyser des écailles de truite d'origine domestique reste présente très limité sauf si des déversements ont lieu sur certaines zones colonisées naturellement.

Absence et/ou distinction difficile des anneaux hivernaux

Cela concerne deux cas

* *Premiers anneaux hivernaux imperceptibles ou absents*

L'écaille présente alors une structure continue sans réelles marques histomorphologiques. De telles observations concernent toutes les populations analysées (Figures 44 à 47).

Enfin, rappelons que cette croissance continue de l'écaille est aussi caractéristique des poissons domestiques (voir paragraphe précédent).

Dans ces conditions de croissance continue, il est difficile voire impossible d'estimer l'âge du poisson.

Figure 44 - Anneau hivernal non visible et remplacé par une marque de reproduction très peu prononcée (Source pétrifiante 02062020 244 2 1?)

Figure 45 - Anneaux hivernaux difficiles à identifier. Les deux premiers hivers sont très peu marqués et un début d'érosion apparaît au bord de l'écaille, signe d'une probable marque de reproduction (Fleurs jaunes 11092019 320 3 possible)

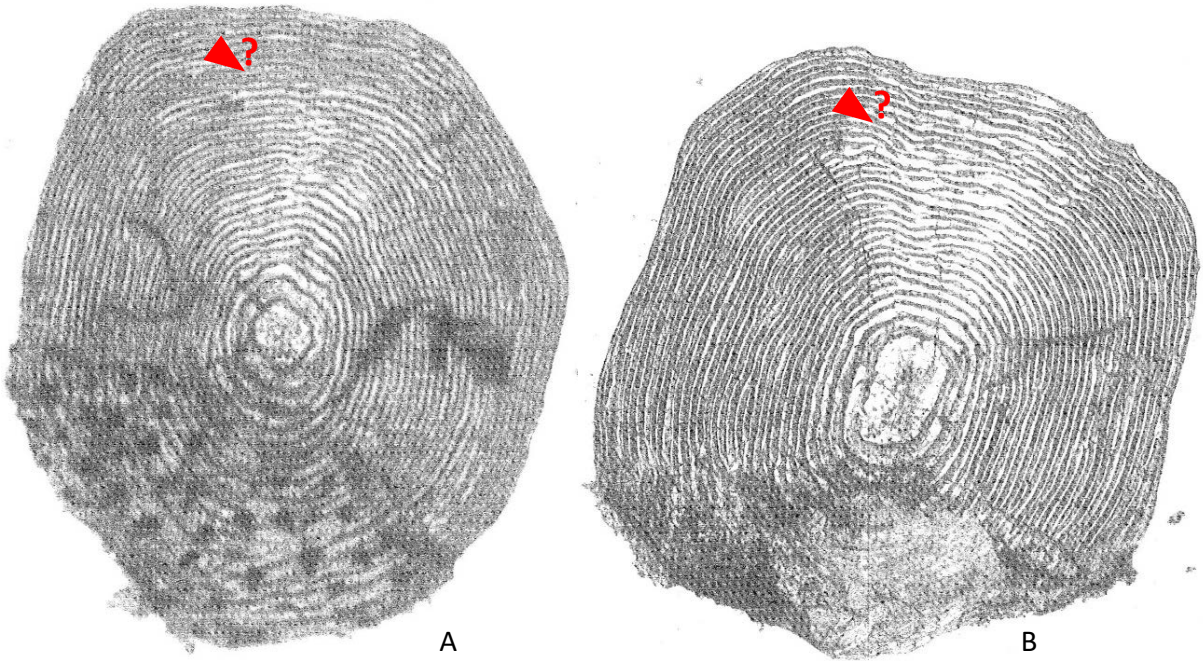


Figure 46 – Anneau hivernal difficile à identifier (A) capture Cap Blanc 23092019 183 ; la croissance est relativement continue et il est difficile de localiser l'anneau hivernal âge probable 1+ ; (B) recapture Cap blanc CBTAC0219 27052020 193 probable 1+, la croissance a été faible et il est toujours aussi difficile de localiser l'anneau hivernal

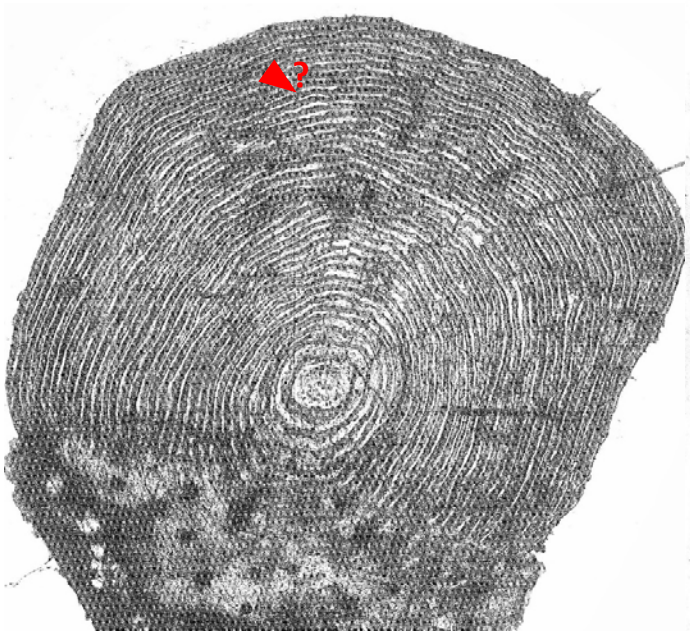


Figure 47 - Anneau hivernal très difficile à identifier en raison d'une croissance continue de l'écaille (Source pétrifiante 02062020 243 1+ possible).

Figure 48 - Absence de marque hivernale en bordure d'écaille. La seconde marque de reproduction n'est pas encore visible alors que la truite s'était reproduite (papille urogénitale dilatée et maigreur). Le premier anneau hivernal et la première marque de reproduction sont bien apparentes (Bras Caron 06092016 240 F 2 12)

** Absence ou identification difficile des dernières marques hivernales (anneaux ou marque de reproduction)*

Ce cas concerne les truites capturées en fin d'hiver chez lesquelles le dernier anneau hivernal ou bien la dernière marque de reproduction ne s'est pas encore formée en bordure d'écaille (Figure 48). Ce cas reste assez fréquent pour les populations de truite-arc-en-ciel de la Réunion. Rappelons cependant que l'anneau hivernal ou la marque de reproduction a lieu généralement entre fin juin et mi-septembre mais quelque fois plus tardivement car dépendant de l'état général du poisson (conditions hivernales, reproduction ou non).

Croissance annuelle faible à nulle

L'examen des écailles et les opérations de CMR ont montré que la croissance de la truite arc-en-ciel à la Réunion pouvait se ralentir fortement dès la deuxième année sur certains cours d'eau (Figure 49). Les opérations de CMR ont même montré qu'il pouvait ne pas y avoir de reprise de croissance (Figure 50). Ainsi, cela se traduit lors de l'examen de l'écaille d'un poisson recapturé par la présence, soit d'un anneau hivernal/marque de reproduction en bordure de l'écaille soit d'un nombre très faible de stries de croissance après un anneau hivernal/marque de reproduction souvent mal identifié. Or, de telles structures sont également observées sur les écailles de truite arc-en-ciel en fin de première année soit à l'âge 0+ avec notamment l'apparition d'un anneau surnuméraire près du bord de l'écaille. C'est le cas de truites capturées en septembre 2019 à l'âge d'un an et recapturés en mai-juin 2020 sur Cap blanc et Fleurs jaunes qui n'avaient peu ou pas grandi (Figures 51 et 52).

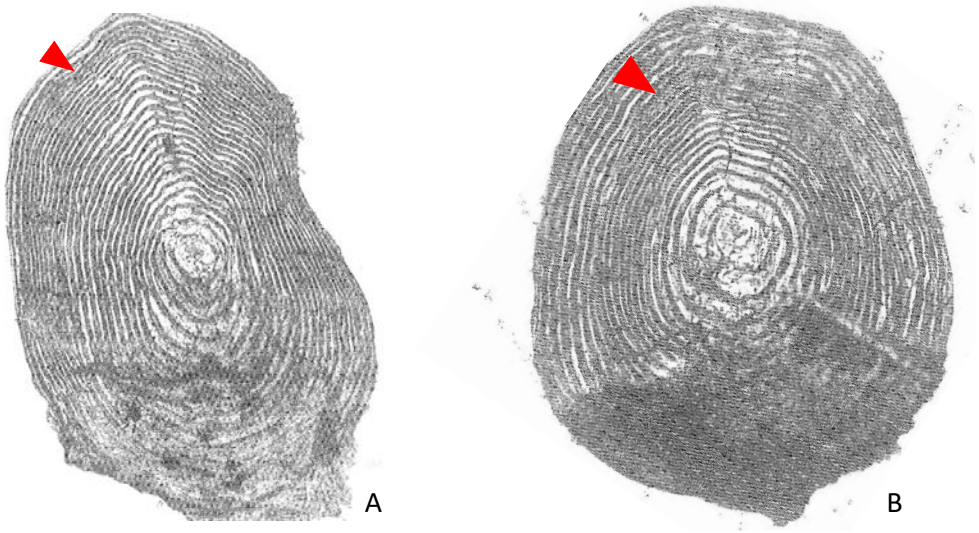


Figure 49 - Faible croissance lors de la deuxième année (A) Cap blanc 05072018 120 1((+)) et (B) Fleurs jaunes 07072017 130 1+

C'est également le cas d'un poisson capturé sur Grand bassin âgé d'1+ an pour lequel il est très difficile d'identifier la marque de reproduction ni de visualiser la seule strie de croissance correspondant à une troisième année (Figure 53).

Ainsi, en l'absence de données de CMR, le seul examen des écailles peut entraîner une sous-estimation de l'âge de certains poissons.

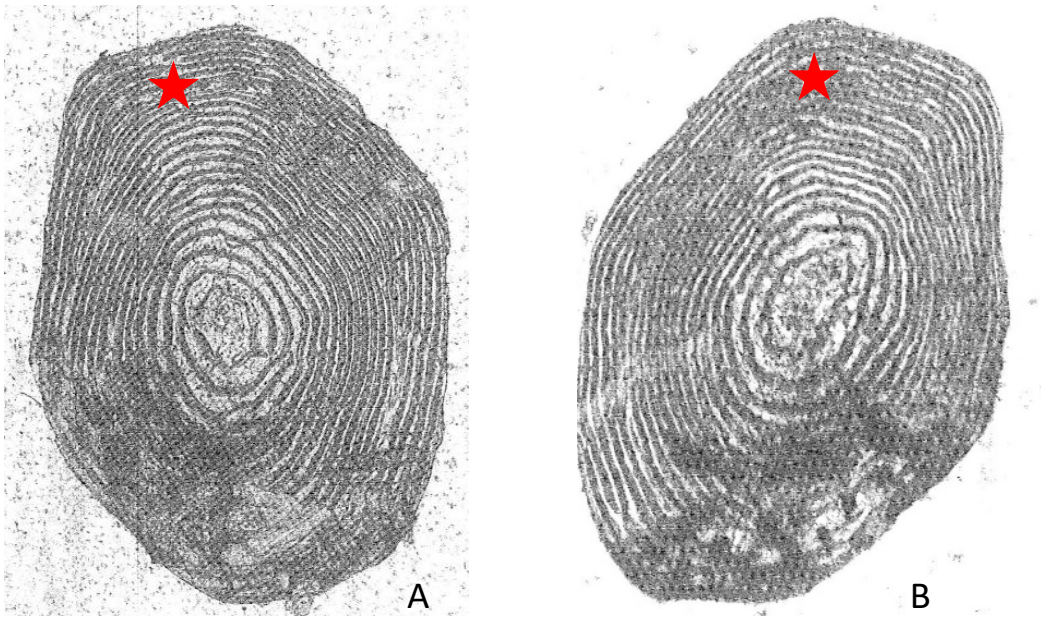


Figure 50 - Absence de croissance annuelle chez une truite arc-en-ciel (A) capture Fleurs Jaunes CPTAC0254 11092019 128 1+1 et (B) recapture Fleurs Jaunes CPTAC0254 04062020 130 1+1. Le poisson n'a grandi que de deux 2 mm (intervalle d'erreur de mesure) et il n'apparaît aucun circulus *supplémentaire sur l'écaille entre les deux dates et le premier hiver n'est visible que sous la forme d'une marque de reproduction qui semble moins apparente lors de la recapture.*

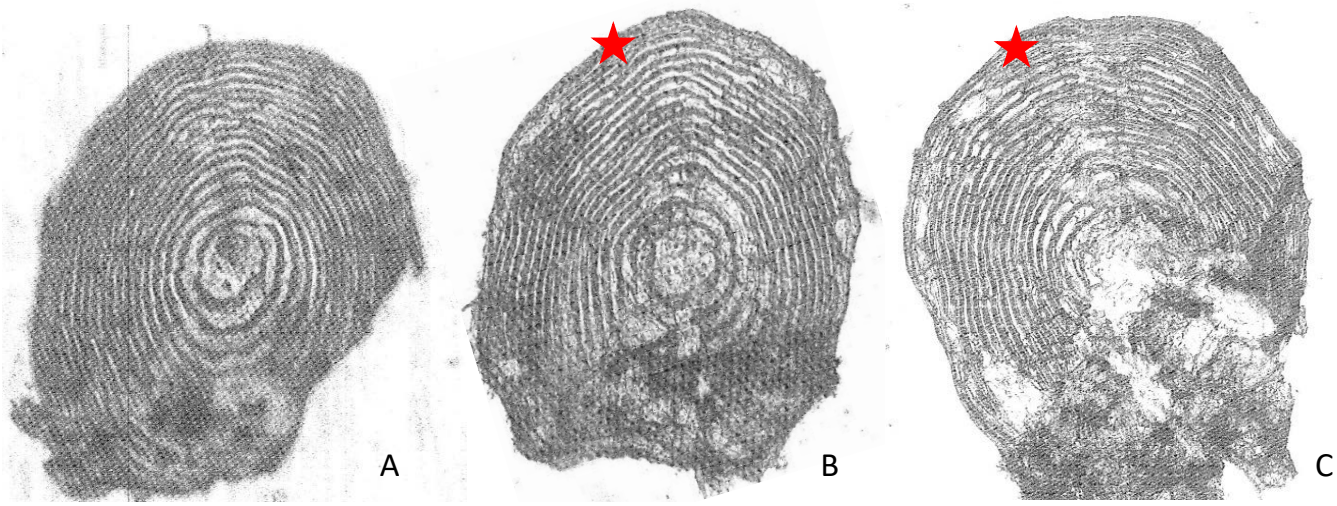


Figure 51 - Pas de reprise croissance au cours de la deuxième année. (A) capture Fleurs jaunes CPTAC0215 11092019 142 1, le poisson a un an mais aucun anneau hivernal ni marque de reproduction n'est visible alors que celle-ci apparaît au bord de l'écaille lors de la première recapture le 4 juin 2020 (B) signifiant une quasi absence de reprise de croissance au cours de l'année (Lf 149). Lors de la seconde recapture faite le 22 septembre 2020 (C), la structure de l'écaille est identique même si le poisson a légèrement grandi (Lf 156). Dans les deux derniers cas, l'âge de la truite estimé à partir de l'écaille est de 1 an alors que le poisson a réellement deux ans

Figure 52 - Absence de croissance en deuxième année chez une truite arc-en-ciel (A) capture Cap blanc CBTAC0230 23092019 138 1 et (B) recapture Cap blanc CBTAC0230 2705 2020 148 1 ((+)) 1. La truite n'a grandi que d'un centimètre en 8,1 mois ce qui se traduit sur l'écaille lors de la recapture par une absence de reprise de croissance alors qu'il semble apparaître une marque de reproduction. Dans ces conditions, l'âge de 1 an lu avec les écailles est sous-estimé puisque les données de CMR montrent que ce poisson a 1+ an et donc presque 2 ans

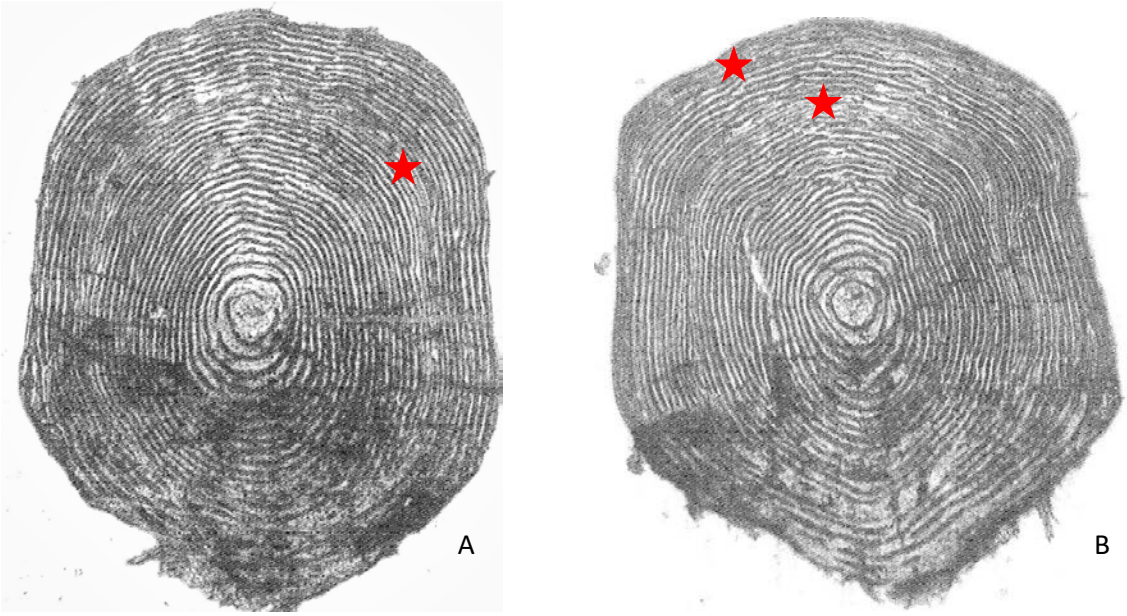


Figure 53 - Pas de reprise de croissance au cours de la troisième année chez une truite arc-en-ciel (A) capture Grand bassin GBP0077 14052019 176), le poisson était âgé de 1+ an et montrait une marque de reproduction lors du premier hiver. (B) recapture Grand bassin GBP0077 14092020, le poisson mesurait 197 mm et était âgé de 3 ans, âge difficile à estimer à partir de l'écaille. En effet, si l'on retrouve la première marque de reproduction, il est très difficile d'identifier une seconde marque de reproduction très proche du bord de l'écaille ainsi que le seul circulus *correspondant à la troisième année de croissance.*

La présence de marques supplémentaires

Ces anneaux supplémentaires naissent lors d'un stress physiologique qui va modifier la vitesse de croissance et entraîne sur l'écaille le resserrement de quelques *circuli* (appelé « *check* ») (Bilton & Robins, 1971a et b). Ce choc peut être lié à *(i)* un stress de capture (Ottaway & Simkiss, 1977), *(ii)* des variations des ressources trophiques (Bilton & Robins, 1971c) notamment chez les individus immatures présentant un fort taux de croissance, *(iii)* des changements de milieux (Bilton, 1974), (*iv)* à l'impact de maladies et/ou de parasites (Van Oosten, 1957) ou *(v)* des événements climatiques extrêmes (Hofstede, 1974) (crues cycloniques dans le cas de la Réunion). Par ailleurs, des études expérimentales très récentes réalisées chez les post smolts de saumon atlantique ont notamment montré que *i*) Le taux de dépôt de *circuli* dépendait de la température et du régime alimentaire, et était généralement proportionnel à la croissance du poisson, mais avec un certain découplage de la relation pour des températures de 15° C et *ii)* Les distances inter-*circuli* étaient très variables et ne reflétaient pas le taux de croissance, un resserrement de *circuli* sur les écailles pouvant avoir lieu pendant les périodes où la croissance était ralentie mais également pendant les périodes de croissance rapide à 15 °C (Thomas *et al.*, 2019).

En règle générale, les marques supplémentaires se distinguent des anneaux d'âge par plusieurs caractéristiques : elles ne font que rarement le tour complet de l'écaille, leur structure est moins bien marquée (largeur/épaisseur plus faible) que celle d'un anneau hivernal. Cependant, dans le contexte réunionnais où les anneaux hivernaux peuvent apparaître peu marqués sur les écailles, il peut y avoir confusion avec ces marques supplémentaires sauf lorsqu'elle apparaît comme un dédoublement de la marque hivernale (Figure 54). Si ce dédoublement n'entraîne généralement pas une surestimation de l'âge, il rend difficile la rétromesure en raison d'un positionnement flou de la fin de l'anneau hivernal.

Figure 54 - Dédoublement de l'anneau hivernal ► (Source Pétrifiante 10092019 288 2)

Figure 55 - Anneaux surnuméraires ► . Le premier moins prononcé est dû à la régénération de l'écaille (Source Pétrifiante 09052019 182 0+)

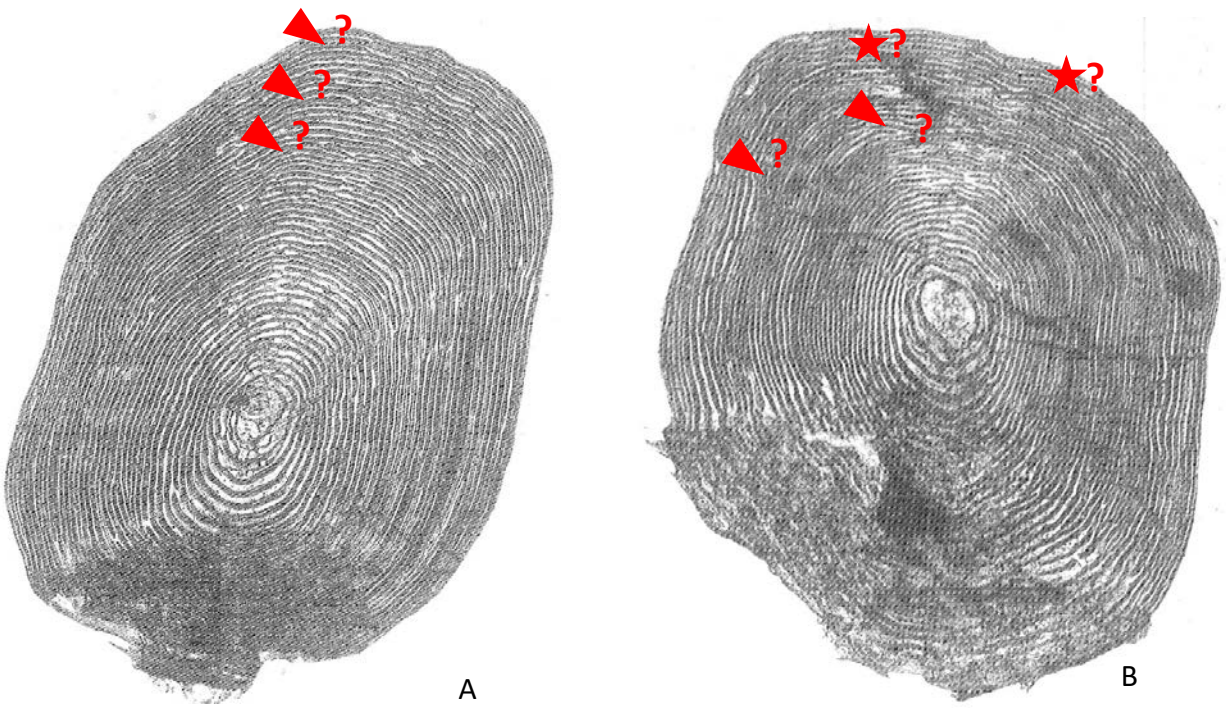


Figure 56 – Marques multiples. L'âge est difficile à estimer (A) Bras Caron 22062017 205 1+ possible) et (B) (Bras Caron 04072018 205 3((+)) 23 possible)

Dans le cas d'écailles régénérées, il peut apparaître, après la couche superficielle désorganisée correspondant au nouveau centre de l'écaille, un dépôt de *circuli* resserrés suggérant la présence d'un anneau hivernal. La plupart du temps, la formation de cette zone de *circuli* peu espacés correspond à la reprise progressive du dépôt des *circuli* et non pas à la formation d'un anneau hivernal (Figure 55).

En règle générale, lorsque tous les anneaux (hiver, marque de reproduction ou anneau supplémentaire) sont très nombreux et ont une structure identique, il devient alors difficile voire impossible d'estimer l'âge du poisson (Figure 56).

L'identification ou non d'une marque de reproduction (ou marque de fraie)

L'identification d'une marque de reproduction reste quelque fois problématique. L'intensité de cette marque semble dépendre du milieu, de la taille, de l'âge, du taux de croissance de l'individu et du sexe. Rappelons que la présence d'une marque de fraie est suffisante pour dire que le poisson s'est reproduit mais son absence sur l'écaille ne signifie pas qu'il ne s'est pas reproduit.

D'une façon générale, cette marque est beaucoup plus prononcée chez les individus de grande taille ou âgés en raison d'une remobilisation plus importante du matériel calcique contenue dans l'écaille (érosion périphérique plus élevée pouvant souvent s'accompagner d'érosion surfacique) (Figure 57). Mais cette intensité de la marque de reproduction peut également être très différente pour des poissons de même taille (Figure 58).

Par ailleurs, la marque de reproduction peut être quelquefois difficile à identifier en raison d'une faible croissance dans plusieurs cas :

- Lorsqu'elle est très proche de la bordure de l'écaille (Figure 59)

- Lorsque deux marques de reproduction se surimposent plus ou moins fortement notamment sur les champs latéraux de l'écaille (Figure 60) ou bien sont extrêmement proches (Figure 61).

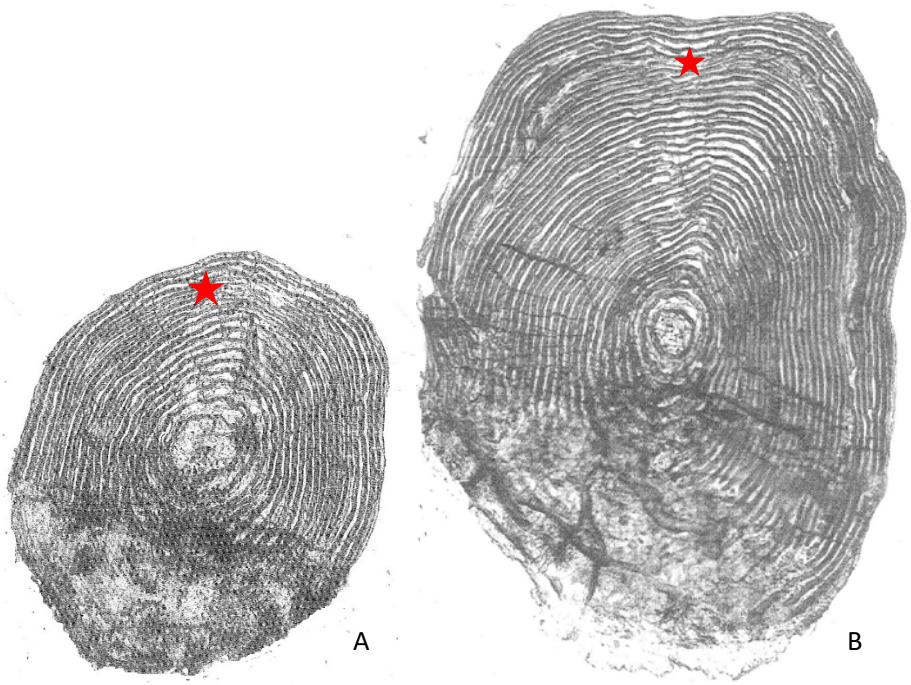


Figure 57 – Différence d'intensité de la marque de reproduction chez deux truites arc-en-ciel en relation avec la taille (A) marque peu prononcée chez un poisson de petite taille (Cap blanc 27052020 119 1+ 1) et (B) marque très prononcée chez un poisson de plus grande taille (Fleurs jaunes 18072018 223 M 1+1).

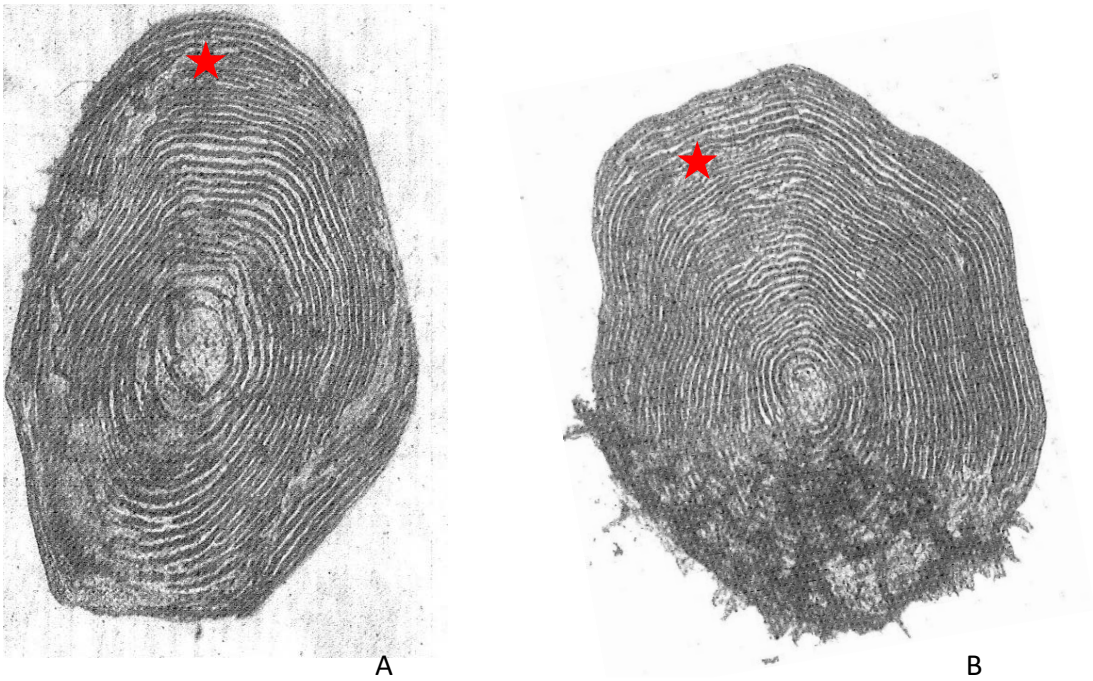


Figure 58 – Différence d'intensité de la marque de reproduction chez deux truites arc-en-ciel de même taille (A) marque très prononcée (Fleurs jaunes 22032018 178 1+ 1) et (B) marque peu prononcée (Source pétrifiante 10092019 178 M 1+1)

Figure 59 – Marque de reproduction peu visible. Cette marque présente en fin de première année est peu visible en raison de la faible reprise de croissance en deuxième année (Cap blanc 20032018 189 1+1)

Figure 60 - Marques de reproduction se surimposant sur les champs latéraux de l'écaille (Bras Caron 22062017 230 2+12)

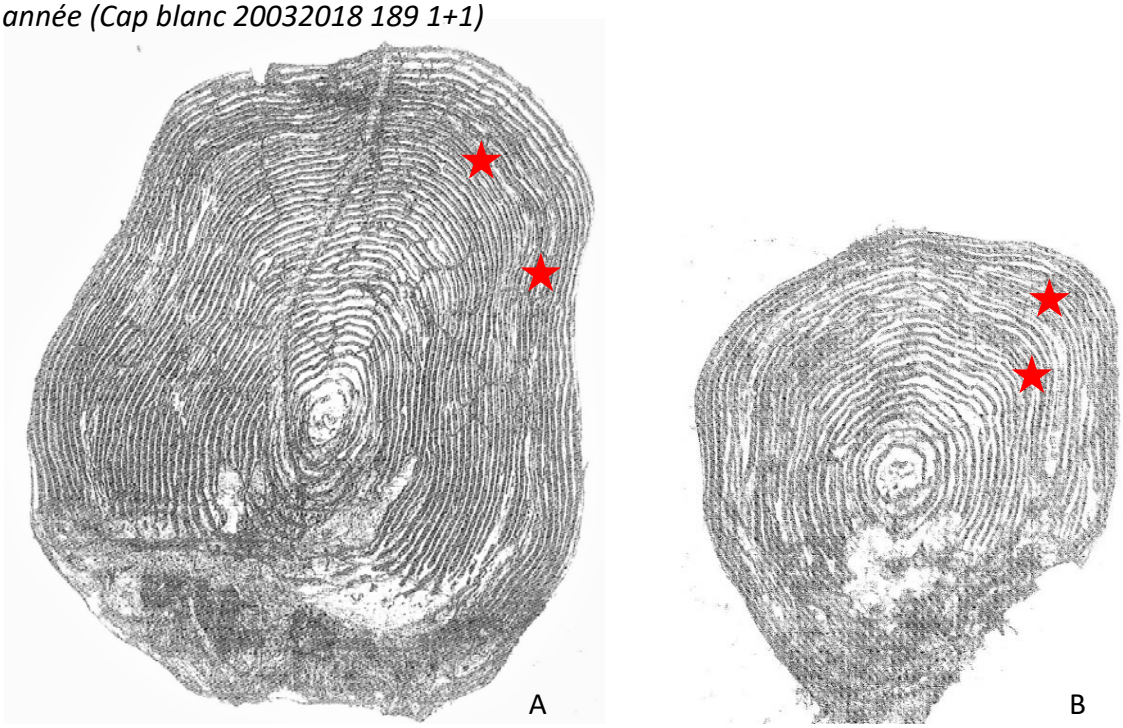


Figure 61 - Marques de reproduction suffisamment proches pour qu'elles puissent être confondues en raison d'une faible croissance (A) lors de la deuxième année (Takamaka 03102020 240 2+12) et (B) lors de la deuxième et troisième année (Cap blanc 27052020 182 2(+) 12).

Enfin, en dernier lieu, la marque de reproduction peut ne pas se marquer sur l'écaille. C'est le cas d'une truite identifiée comme femelle maturante (échographie) capturée sur

Source pétrifiante en septembre 2019. Ce poisson s'est certainement reproduit en fin de première année mais aucune marque de reproduction n'apparaît sur l'écaille alors que l'anneau hivernal est bien présent suivi par une très légère reprise de croissance (Figure 62).

Figure 62- Aucune marque de reproduction visible sur l'écaille alors que le poisson était une femelle mature lors de la capture qui s'est donc reproduite. Seul l'anneau hivernal est bien apparent avec une très légère reprise de croissance (Source pétrifiante 10092019 212 1(+)).

Dans le contexte réunionnais, ce cas n'est pas isolé dans la mesure où l'analyse de l'ensemble de l'échantillon écaille de 2019 et 2020 montre que seulement 75,9 % des poissons maturants en première année de vie présentent des marques reproduction sur leurs écailles en septembre soit après la période de reproduction. Cette proportion apparaît plus faible pour les femelles que pour les mâles (respectivement 37,1 % contre 55,1 % dans l'échantillon de truites dont le sexe est connu) (Tableau 2).

Tableau 2 - Nombre de poissons capturés après la reproduction (septembre) présentant (1 1) ou non (1) une marque de reproduction à un an sur les écailles

âge	1		1 1		
rivière	M	F	NA	M	F
Source pétrifiante	0	2	1	2	2
Grand bassin	1	5	0	5	6
Fleurs jaunes	11	10	22	4	4
Cap blanc	4	5	10	4	1
Bras caron	0	0	15	12	0
Total	16	22	48	27	13

Cette absence de marque de reproduction peut être reliée à deux constats

- D'abord, comme cela a déjà été évoqué, l'apparition de la marque de reproduction peut être décalée dans le temps et ne pas être observée sur l'écaille du poisson lors de sa capture/recapture.

- Ensuite, l'impact de la reproduction sur le statut énergétique de la truite pourrait être plus faible qu'attendu en raison notamment des conditions thermiques prévalant pendant la

période de reproduction qui peuvent permettre le maintien d'un certain niveau de croissance. De fait, les opérations de CMR ont montré que le taux de croissance apparaissait (échantillon faible sur certains cours d'eau) plus élevé entre juin et septembre qu'entre septembre et juin pour les truites d'1 an et plus (Tableau 3). Néanmoins, ces mêmes opérations ont montré qu'entre septembre et juin sur Fleurs jaunes, les truites qui ne se sont pas reproduites lors de leur premier hiver ont grossi en moyenne un centimètre de plus que celles qui se sont reproduites.

Tableau 3 - Taux de croissance mensuel de la truite arc-en-ciel sur quatre sites réunionnais où la population est naturalisée

Période	juin-septembre 2019			septembre 2019 à mai juin 2020		Septembre 2019-septembre 2020		Juin-septembre 2020	
Cours d'eau/site	0+-1 an	1+-2 ans	2+-3 ans	1-1+ an	2 - 2+ ans	1--2 an	2-3 ans	0+-1 an	1+- 2ans
Source Pétrifiante	0,237 (6)	0,076 (9)	0,138 (1)					0,238 (8)	0,119 (1)
Grand bassin	0,115 (38)	0,030 (7)	0,113 (1)			0,052 (14)	0,022 (3)		
Fleurs Jaunes				0,068 (32)	0,033 (3)	0,047 (21)	0,042 (1)	0,080 (10)	0,039 (12)
Cap blanc				0,044 (19)	0,028 (2)	0,045 (13)	0,013 (1)	0,176 (9)	0,043 (5)

( ) nombre d'individus

Par ailleurs, la différence entre mâles et femelles concernant la présence ou non d'une marque de reproduction peut être reliée à une observation faite chez le saumon atlantique (*Salmon salar*). En effet, il a été montré chez cette espèce que la femelle contrairement au mâle réutilise plus les réserves calciques accumulées dans ses vertèbres que celles emmagasinées dans ses écailles (Kacem *et al.* 2013).

De fait, pour bien identifier une marque de reproduction sur les écailles de truite arc-en-ciel à la Réunion, il faut se tenir au plus près de la description qui est proposée en tenant compte de l'évolution possible de la structure de cette marque au cours du temps. Dans le contexte réunionnais, la marque de fraie dès les premières reproductions s'identifie par la présence d'une ligne continue concentrique bien apparente sur les parties latérales et souvent visible dans le champ postérieur de l'écaille couplée à celle d'un nombre plus ou moins important de *circuli* cassés et coupés par de plus récents. Par ailleurs, dans ce contexte réunionnais, la marque de reproduction remplace souvent l'anneau hivernal pas toujours visible et ceci dès le premier hiver.

Conclusions

Ainsi, l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge des truites arc-en-ciel capturées lors d'inventaires par pêche électrique de 2017 à 2020 (deux inventaires par an et opérations de capture-marquage-recapture en 2019 et 2020) et par pêche à la ligne en 2020 (taille légale de capture 200 mm en longueur totale) ainsi que l'analyse des données de CMR et de la structure de taille ont permis à la fois de :

Caractériser les principaux traits de l'histoire de vie de la truite arc-en-ciel à la Réunion

- L'espérance de vie de la truite arc-en-ciel à la Réunion ne dépasse pas quatre ans lorsque l'on considère l'échantillon d'écailles analysées. Cependant, comme la plupart des inventaires ont eu lieu après la fermeture de la pêche, seulement 14,8 % des poissons capturés avaient une taille supérieure à 200 mm (il est tenu compte d'un décalage de 10 mm existant entre les

longueurs à la fourche (poissons inventoriés) et totale (poissons capturés à la ligne) d'une truite arc-en-ciel). Cette observation semble indiquer l'existence d'une forte mortalité sélective sur les gros poissons liée à l'exploitation par pêche. De même, parmi les 20 poissons capturés à la ligne de taille moyenne 262 mm (235 < Lf < 350 mm), aucun n'avait atteint l'âge de 4 ans et seulement 5 d'entre eux étaient rentrés dans leur quatrième année.

- La croissance reste en général élevée à très élevée lors de la première saison de croissance (Figure 63), la taille moyenne de la classe d'âge 0+ variant entre 108 à 155 mm (est exclus Bras Caron car il n'y a eu aucun inventaire en mai/ juin). Ce constat est lié à la température de l'eau qui reste élevée pendant la période hivernale pouvant correspondre à une plage thermique optimale de croissance pour la truite. Il en a en effet été montré en utilisant les données de CMR que le taux de croissance mensuel des poissons d'un an et plus lors de la période juin septembre était souvent supérieur à celui estimé pour la période septembre juin (Tableau 3).

En revanche, le taux de croissance apparaît en règle générale faible lors de la seconde année de vie (Figure 63) en liaison probable avec des conditions trophiques inadaptées aux besoins du poisson et cela d'autant plus que l'impact d'une première reproduction peut détériorer le statut énergétique déjà déséquilibré du poisson. Cette croissance peut même être nulle entre les mois de septembre et mai-juin (Figure 51). La taille moyenne atteinte par les poissons en fin de seconde année est souvent inférieure à 200 mm (taille moyenne des 1+ an variant entre 149 et 199 mm) même si l'on tient compte du décalage évoqué plus haut entre longueur à la fourche et totale.

L'analyse de la clé taille-âge sur les deux années 2019 et 2020 montre que la croissance est la plus élevée sur Source pétrifiante quel que soit l'âge (Figures 64 et 65).

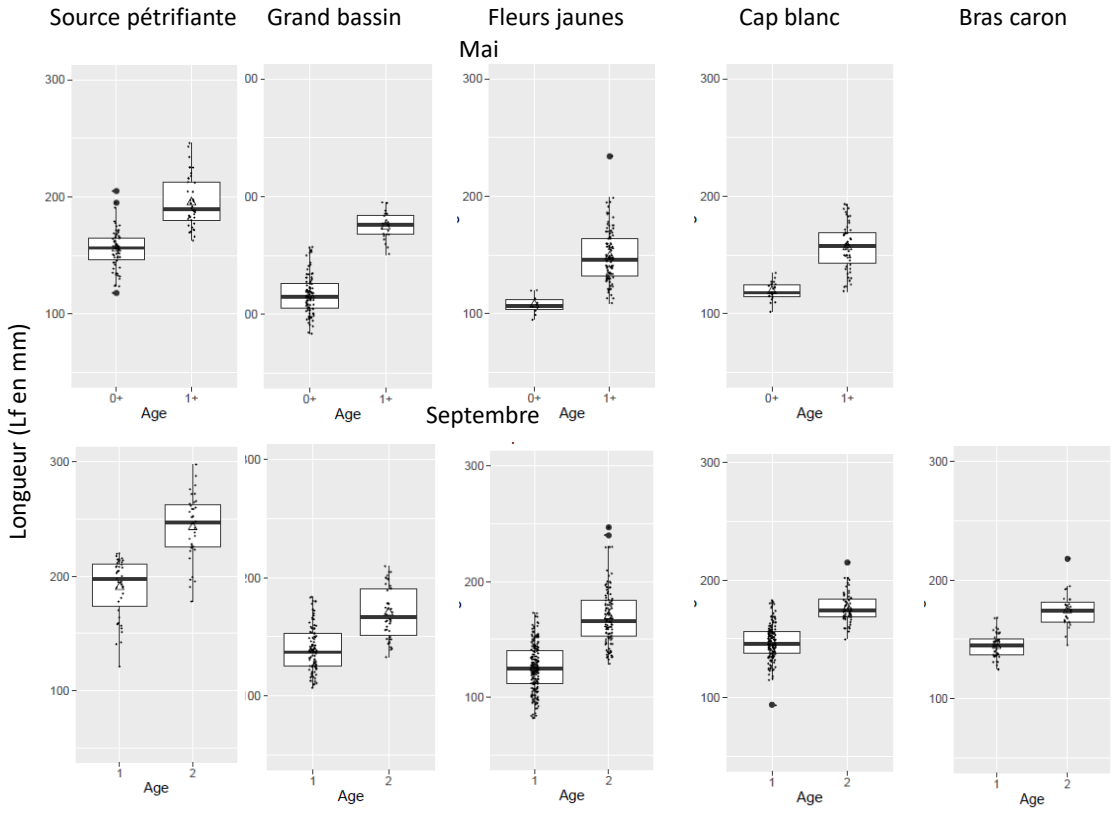


Figure 63 - Distribution de la taille (Lf en mm) en fonction de l'âge chez la truite arc-en-ciel naturalisée dans cinq cours d'eau réunionnais

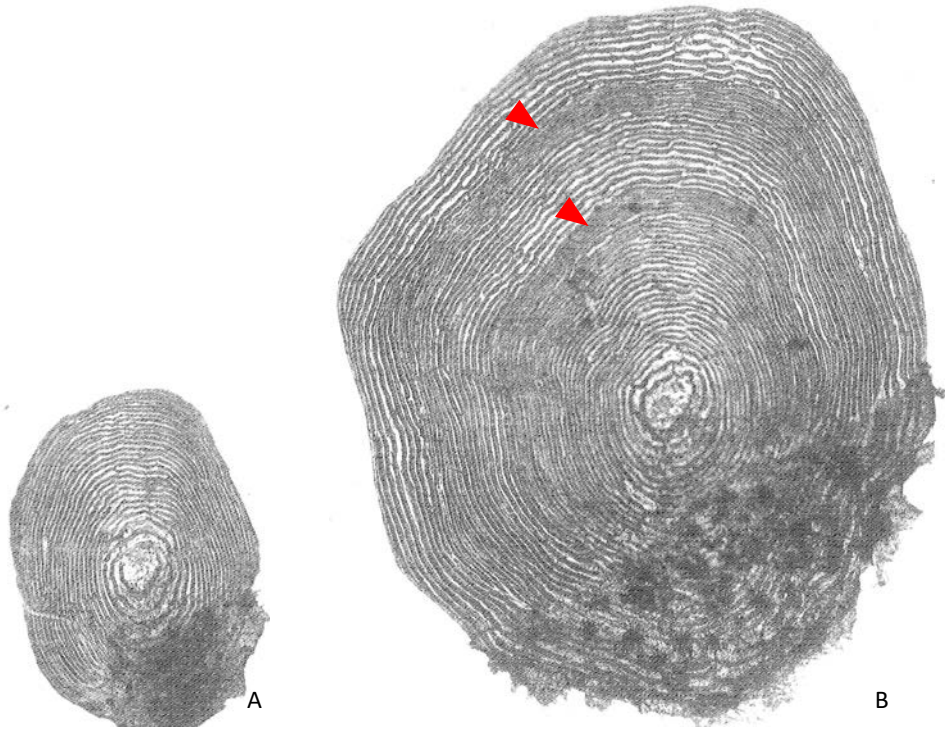


Figure 64 - Source pétrifiante est la rivière réunionnaise où la croissance de la truite arc-en-ciel est la plus élevée (A) capture TB2TAC0034 09052019 135 0+ et (B) recapture TB2TAC0034 21092020 266 2+

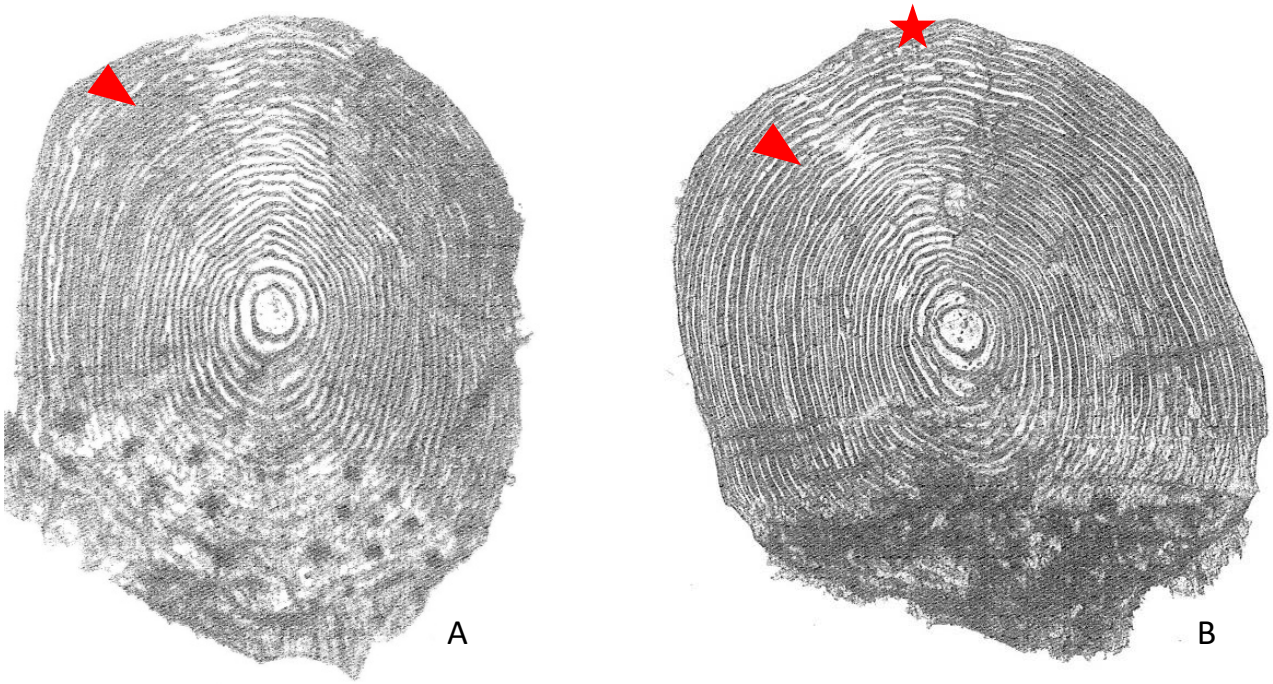


Figure 65 - La croissance de la truite arc-en-ciel est toujours plus faible sur les autres rivières réunionnaises) (A) capture Cap blanc CBTAC0029 23092019 145 1+ et (B) recapture Cap blanc CBTAC0029 24092020 169 2. 4 à 5 circuli *se sont ajoutés entre les deux périodes et il apparaît vraisemblablement une marque de reproduction en bordure d'écaille lors de la recapture, le poisson étant encore spermiant.*

C'est sur ce cours d'eau que l'on trouve la proportion la plus importante de poisson de taille supérieure à 200 mm (48,2 %). Cette analyse semble également permettre de distinguer trois

groupes en liaison avec le niveau de croissance notamment lors de la première année ordre décroissant) : Source pétrifiante, Cap blanc et Bras Caron, Grand bassin et Fleurs jaunes

- La première reproduction a lieu à un an pour près de la moitié de la population quand on considère l'ensemble des cours d'eau (49,7%) (Tableau 4).

Tableau 4- Proportion de truites arc-en-ciel se reproduisant à la fin de leur première année

Site	Total		Mâles		Femelles	
	N	%	N	%	N	%
Source pétrifiante	8	100	3	37,5	4	50
Grand bassin	18	94,7	7	38,9	11	61,1
Fleurs jaunes	54	54	18	33,3	14	25,9
Cap blanc	25	26	9	36	6	24
Bras caron	27	60	12	44,4	0	0
Total	132	49,7	49	37,1	35	26,5

Cette proportion varie fortement selon les cours d'eau puisque la totalité des individus et 94 % d'entre eux maturent à un an respectivement sur Source pétrifiante et Grand Bassin. En revanche, la plus faible proportion d'individus maturant à un an est observée sur Cap Blanc (26 %). De plus, cette première reproduction à l'âge d'un an ne concerne pas que les mâles. Si la proportion d'individus est plus élevée chez ces derniers, elle atteint néanmoins en moyenne 26,5 % sur l'ensemble de l'échantillon des femelles, cette proportion variant également selon les bassins (tableau 4). D'une manière globale, ces proportions sont certainement largement sous-estimées dans la mesure (1) où, à la différence de l'examen interne (échographie et sacrifice), la détermination du sexe par l'examen externe (mâle spermiant ou femelle ovulée) et l'observation de marques de reproduction sur les écailles reste fonction de la date de capture du poisson et (2) où toutes ces méthodes de détermination du sexe n'ont pas toujours été employées lors des inventaires notamment en septembre 2020 de sorte qu'il n'a pas été possible d'estimer la proportion de femelles se reproduisant à un an sur Bras Caron. A cela s'ajoute le fait que, dans certains cas, aucune marque de reproduction n'apparaît sur les écailles alors que le poisson était maturant et s'était donc reproduit.

La truite arc-en-ciel, dans le contexte réunionnais reste itéropare puisque trois marques de reproduction ont été observées sur les écailles de deux poissons mâles l'un de 290 mm pris à la ligne sur Takamaka en octobre 2020 et l'autre de 187 mm pris en inventaire sur Cap blanc en septembre 2020. De plus 31,3 % des poissons de 2 ans et plus présentaient sur les écailles deux marques de reproduction.

- Une histoire de vie très variable d'un individu à l'autre bien illustrée par les exemples donnés en figure 39 à 41. Même s'il existe des différences entre les cours d'eau puisque trois groupes semblent se dégager, la variabilité inter individuelle au sein d'un même cours d'eau semblerait plus élevée que la variabilité entre les cinq cours d'eau.

Valider la scalimétrie comme méthode fiable d'estimation d'âge pour la truite arc-en-ciel dans le contexte réunionnais.

Lorsque l'on compare les estimations d'âge faites à partir des écailles aux données de CMR, le pourcentage de non agrément atteint en moyenne 13,5 % (tableau 5). Ce pourcentage est plus élevé sur Fleurs jaunes alors qu'il y a un agrément total sur Source pétrifiante. Dans tous

les cas, cette différence entre les deux méthodes est liée à une sous-estimation de l'âge de la truite à partir de la lecture d'écaille.

Table 5 - Pourcentage d'agrément entre l'âge estimé par scalimétrie et celui calculé à partir des données de CMR

Rivière	Nombre de cas de comparaison	Nbre de cas de non agréement	
		N	%
Source pétrifiante	11	0	0
Grand bassin	16	2	12,5
Fleurs jaunes	41	7	17,073
Cap blanc	36	5	13,889
Total	104	14	13,462

Néanmoins, la scalimétrie reste un outil performant pour estimer l'âge individuel de la truite arc-en-ciel présente sur les cours d'eau réunionnais dans la mesure où les opérations de CMR ont validé d'une manière significative les interprétations des écailles et l'estimation de l'âge à partir de ces structures osseuses. Mais, cette lecture des écailles montre à la fois des spécificités et des limites liées aux réponses adaptatives de cette espèce aux conditions environnementales particulières des rivières réunionnaises qui se traduisent par :

- La difficulté à identifier le premier anneau hivernal en raison soit d'une faible réduction de l'espace inter-*circuli* soit de sa faible épaisseur (entre 2 et 4 *circuli*), pouvant le faire passer comme un anneau surnuméraire. Dans certains cas, il n'est même pas apparent, l'écaille montrant une croissance continue liée aux conditions de croissance évoquées plus haut. Néanmoins, l'âge précoce de reproduction à savoir à un an dans les populations réunionnaises de truite arc-en-ciel a deux conséquences sur la structure de l'écaille. D'abord, le resserrement de *circuli* formant habituellement l'anneau hivernal proviendrait plus d'un ralentissement de croissance liée à la maturation sexuelle qu'à celui provoqué par une baisse de la température de l'eau. Ensuite, la première marque hivernale n'est souvent visible que sous la forme d'une marque de reproduction.

- la possibilité de sous-estimer l'âge de certains poissons en raison d'une faible à très faible reprise de croissance voire d'une absence au moins lors de la deuxième année de vie.

- la difficulté à identifier une marque de reproduction qui peut être peu prononcée ou même totalement absente.

Pour pallier en partie à ces difficultés et en raison d'une variabilité dans la formation et l'intensité des marques, il est indispensable, dans un premier temps, de multiplier le nombre d'écailles analysées par individu, soit au moins 6 par poisson. Dans un second temps, il est important de faire un examen à un fort grossissement (x 50 voire x 100). Cet examen permettra d'analyser plus finement les structures présentes sur les différentes parties de l'écaille (champs antérieur, latéraux et postérieur, bord antérieur de l'écaille). Il permettra, notamment en se référant aux définitions données et aux exemples proposés, d'identifier plus facilement les anneaux hivernaux, de les différencier des anneaux surnuméraires et d'identifier correctement les marques de reproduction.

Ainsi, si la scalimétrie reste un outil indispensable pour le suivi démographique des populations de truite arc-en-ciel à la Réunion, les opérations de capture marquage recapture

constituent à la fois un outil de validation et complémentaire pour estimer, d'une manière fiable, l'âge individuel.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier toute l'équipe de la Fédération des Associations Agréées de Pêche et de Protection du Milieu aquatique de la Réunion mais également le personnel d'OCEA pour la récolte d'écailles sur le terrain.

Références

Baglinière J.L., 1985. La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique dans son aire de répartition méridionale : Utilisation pratique et difficultés de la méthode. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems, 298, 69-105.

Baglinière J-L., Castanet J., Conand F. & Meunier F-J., 1992. Terminologie en sclérochronologie chez les vertébrés. *In* " Tissus durs et âge individuel des vertébrés ", Baglinière J.L., Castanet J., Conand F., Meunier F-J. (Eds), ORSTOM-INRA Paris, pp. 443-447.

BaglinièreJ.-L., Hamelet V., Guéraud F., Aymes J.-C., Goulon C., Richard A., Josset Q. & Marchand F., 2020. Guide pour l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge chez la truite commune (*Salmo trutta*) dans les populations françaises. Collection Guides et protocols, Office français de la biodiversité, 154 p.

Bilton H.T., 1974. Effects of starvation and feeding on circulus formation on scales of young sockeye salmon of four racial origins, and one race of young kokanee, coho and chinook salmon. *In* " The ageing of fish " Bagenal T.B. (Ed), Unwin Brothers Ltd., London, p. 40-70

Bilton H.T., & Robins G.L., 1971a. Effects of feeding level on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Journal of Fisheries Research Board of Canada 28, 861-868.

Bilton H.T., & Robins G.L., 1971b. Effects of starvation, feeding and light period on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhunchus nerka*). Journal of Fisheries Research Board of Canada, 28, 1749- 1755.

Bilton H.T., & Robins G.L., 1971c. Response of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to prolonged period of starvation. Journal of Fisheries Research Board of Canada, 28, 1757-1761.

Borgerson L., Clemens B., Bowden K., & Gunckel S., 2014. Fish life history analysis project: methods for scale analysis. Information Report 2014-10. Oregon Department of Fish and Wildlife.

Bouju V., Valade P., Abizanda E. & Grondin H., 2006. Connaissance de l'état des populations de truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) de La Réunion – Répartition, caractérisation des populations de truites et application à la gestion. Rapport final ARDA-FDAAPPMA974. 45 p.+ Annexes

Bruslé J. & Quignard J-P., 2001. Biologie des poisson d'eau douce européens. Collection, Aquaculture- Pisciculture, J. Arrignon (Ed.), Yec&Doc, Paris. 625 p.

Calderon E.G., 1966. L'élevage de la truite fario et de la truite arc-en-ciel dans les eaux à température très élevée. Knowledge and management of aquatic ecosystems Knowledge http://dx.doi.org/10.1051/kmae:1966002.

Casal C.M.V., 2006. Global Documentation of Fish Introductions: the Growing Crisis and Recommendations for Action. Biological Invasions 8(1), 3-11. doi: 10.1007/s10530-005-0231-3.

Clemens B., Bowden K. & Borgerson L., 2013. Fish life history analysis project: Methods for scale analysis. Oregon Department of Fish and Wildlife, 13 p.

Couteyen S., 2006. Effets de l'introduction de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum, 1792) sur les populations larvaires de deux espèces de Zygoptères de l'Île de la Réunion. Martinia, 22, 55-63.

Davy L. & Robert R., 1988. Géographie de l'eau à l'île de La Réunion : Essai de distribution régionale de l'alimentation et de l'écoulement. Annales de Géographie 97, 112-116.

Fonteneau R., 2018. Etat des lieux des populations de truites arc-en-ciel soutenues par alevinage à La Réunion : historique, efficacité des rempoissonnements et propositions de mesures de gestion. Master 2 « Gestion des Habitats et des Bassins Versants » Université de Rennes 1, 68 p.

Hofstede A.E ., 1974. Studies on growth, ageing and back-calculation of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and dace (*Leuciscus leuciscus* (L.)). *In* " The ageing of fish " , Bagenal T.B. (Ed), Unwin Brothers Ltd., London.

Kacem A., Baglinière J-L. & Meunier F., 2013. Resorption of scales in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during its anadromous migration: A quantitative study. Cybium, 37, 199-206.

Keith P. 2002., Freshwater fish and decapod crustacean populations on Reunion Island, with an assessment of species introductions. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 364, 97-107.

Keith P., Marquet G., Valade P., Bosc P. & Vigneux E., 2006. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce des Comores, Mascareignes et Seychelles. Patrimoines naturels, 65. Muséum d'Histoire Naturelle, Paris. 250 p.

Kerr S.J. & Lasenby T.A., 2000. Rainbow trout stocking in inland lakes and streams: An annotated bibliography and literature review. Fish and Wildlife Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Peterborough, Ontario. 220 p. + appendices

Jellyman D.J. & Graynoth E., 1994. Headwater trout fisheries in New Zealand. New Zealand Freshwater Research Report, No. 12, 88 p.

Lepinay A., 2017. Evaluation du poids socio-économique de la pêche de loisir à La Réunion. Master 2 « Développement Durable et Aménagement du Territoire » Université de la Réunion, 57 p.

Lowe S., Browne M., Boudjelas S., & De Poorter M., 2000. Hundred of the world's worst invasive alien species: A selection from the Global Invasive Species Database. Invasive Species Specialist Group of the IUCN - World Conservation Union.

Malavoi J. R., 1999. Typologie et sectorisation des petits cours d'eau de la Réunion. Rapport DIREN Réunion, 42p.

Minard R.E., & Dye J.E., 1998. Rainbow Trout Sampling and Aging Protocol. Special Publication No. 98-2, Alaska Department of Fish and Game Division of Sport Fish, Research and Technical Services, 39 p

Nevoux M., Marchand F., Forget G., Huteau D., Tremblay J. & Destouches J-P., 2019. Field assessment of precocious maturation in salmon parr using ultrasound imaging. bioRxiv 425561, ver. 3 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology.

Ombredane D. & Baglinière J-L., 1992. Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. *In* " Tissus durs et âge individuel des vertébrés ", Baglinière J.L., Castanet J., Conand F. & Meunier F-J. (Eds), ORSTOM-INRA, Paris, pp. 151-192.

Ottaway E.M. & Simkiss K., 1977. A method for assessing factors influencing "false check" formation in fish scales. Journal of Fish Biology 11, 681-687.

Perrier C., Guyomard R., Nikolic N., Baglinière J-L. & Evanno G., 2013. Changes in the genetic structure of Atlantic salmon populations over four decades reveal substantial impacts of stocking and potential resiliency. Ecology and Evolution, 3, 2334–2349. doi: 10.1002/ece3.629.

Ricker E. W., 1975, Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. Department of the Environment, Fisheries and Marine Service, 1975, 382 p.

Robert R., 1978. La salmoniculture à la Réunion. Revue bois et forêts des tropiques, 77, 65-70.

Robert R., 1986. Climat et hydrologie à la Réunion. Étude typologique et régionale des pluies et de l'écoulement. Thèse de doctorat, Université de Montpellier, 438 p.

Robert R., 2001. Pluviométrie à l'île de la Réunion : des travaux de J. Defos du Rau (1960) à nos jours. L'information géographique, p. 53-59.

Scott W.B. & Crossman E.J., 1974. Poisson d'eau douce du Canada, bulletin 184. Ottawa : Office des recherches sur les pêcheries du Canada.

Suel C., 2017. Etude des populations de truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) naturalisées à l'échelle de l'île de la Réunion : Caractérisation de l'habitat, de la biologie et de la répartition. Master 2 « Gestion des Habitats et des Bassins Versants » Université de Rennes 1, 100 p.

Therezien Y., 1960. L'introduction de poissons d'eau douce à Madagascar, leur influence sur la modification du biotope. Bulletin Français de Pisciculture 199, 45-61.

Thomas K., Hansen T., Brophy D., Ó Maoiléidigh N. & Fjelldal P. G., 2019. Experimental investigation of the effects of temperature and feeding regime on scale growth in Atlantic salmon *Salmo salar* post smolts. Journal of Fish Biology DOI: 10.1111/jfb.13971.

Van Oosten J., 1957. The skin and scales. *In* " The physiology of fishes ", Brown M.E. (Ed.), Vol. 1: Metabolism. Academic Presse Incorporated, New York, p. 207-244.

Velsen F.P.J., 1987. Temperature and incubation in Pacific salmon and rainbow trout: Compilation of data on median hatching time, mortality and embryonic staging. Canadian Report of Aquatic and Fisheries science, 626, 58 p.

Vernier J-M, 1969. Table chronologique du développement embryonnaire de la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* Rich. 1836. Annales d'Embryologie et de Morphologie, 2, 495-520.

Welcomme, R.L. 1988. International introductions of inland aquatic species. FAO, Rome, Fish Tech Pap294 [Online]. Available: http://www.fao.org/docrep/x5628e/x5628e00.htm #Contents.