



HAL
open science

Projet Inva-Biomonitoring Développement de méthodes de biomonitoring pour le suivi des espèces invasives en lacs Livrable 3 : Synthèse Bibliographique Ecologie et impacts du gobie à tache noire en milieu lacustre

Julien Dublon, Marine Vautier, Victor Delay

► To cite this version:

Julien Dublon, Marine Vautier, Victor Delay. Projet Inva-Biomonitoring Développement de méthodes de biomonitoring pour le suivi des espèces invasives en lacs Livrable 3 : Synthèse Bibliographique Ecologie et impacts du gobie à tache noire en milieu lacustre. INRAE - CARRTEL; INRAE RECOVER; Pôle ECLA. 2024. hal-04888379

HAL Id: hal-04888379

<https://hal.science/hal-04888379v1>

Submitted on 15 Jan 2025

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.

Projet Inva-Biomonitoring

Développement de méthodes de biomonitoring pour le suivi des espèces invasives en lacs

Livrable 3 : Synthèse Bibliographique

Ecologie et impacts du gobie à tache noire en milieu lacustre

Julien Dublon^{*2,3}, Marine Vautier^{*1,3}, Victor Delay^{*2,3}

*1 INRAE - UMR CARTELE, Thonon-les-Bains, France

*2 INRAE – UMR RECOVER, Aix en Provence, France

*3 Pôle R&D ECLA



SOMMAIRE

I. Introduction et objectifs	4
II. Caractéristique générales	4
II.1 Origine et répartition de l'espèce	4
II.2 Morphologie.....	5
II.3 Reproduction	6
II.4 Régime alimentaire	9
II.5 Habitats	10
II.6 Succès de l'invasion.....	10
III. Impacts en milieu lacustre	11
III.1 Modifications des flux trophiques et interactions biotiques.....	11
III.2 Impacts sur les cycles des nutriments	12
III.3 Bioaccumulation	13
III.4 Parasitisme.....	13
III.5 Modification de l'habitat.....	14
III.6 Schéma de synthèse des impacts potentiels	14
IV. Perspectives de Gestion	16
V. Références bibliographiques.....	18



I. Introduction et objectifs

Les espèces exotiques envahissantes (EEE) représentent un des enjeux majeurs de conservation de la biodiversité et des écosystèmes à travers le monde. L'une de ces espèces, le gobie à tâche noire (GTN), *Neogobius melanostomus*, suscite une attention croissante en raison de son potentiel impact dans plusieurs types d'écosystèmes aquatiques. Originaire de la mer Caspienne et de la mer Noire, il a été introduit dans de nombreuses autres régions, notamment en Europe et en Amérique du Nord, où il est considéré comme une espèce envahissante.

Il a été introduit souvent accidentellement, essentiellement par les eaux de ballast du transport maritime et fluvial (transocéanique et canaux), mais également par d'autres facteurs de dissémination comme la pêche ou l'expansion naturelle des populations (canaux, rivières). *N. melanostomus* est présent dans les grands lacs américains connectés aux rivières, en mer Baltique, et récemment dans des bassins versants du Nord et du Nord Est de la France. En 2016-2017, cette espèce de poisson a été détectée dans les Alpes de Hautes Provence, sur la retenue de Sainte-Croix et le plan d'eau de Brunet, qui sont proches géographiquement. Les rivières à proximité, le Verdon et la Durance, ne semblent pas encore colonisées.

L'introduction du gobie à tâche noire dans les écosystèmes lacustres peut engendrer de multiples impacts. L'objectif de cette synthèse bibliographique vise à explorer les caractéristiques générales du gobie à tâche noire, ainsi que son impact potentiel sur les écosystèmes lacustres, notamment français.

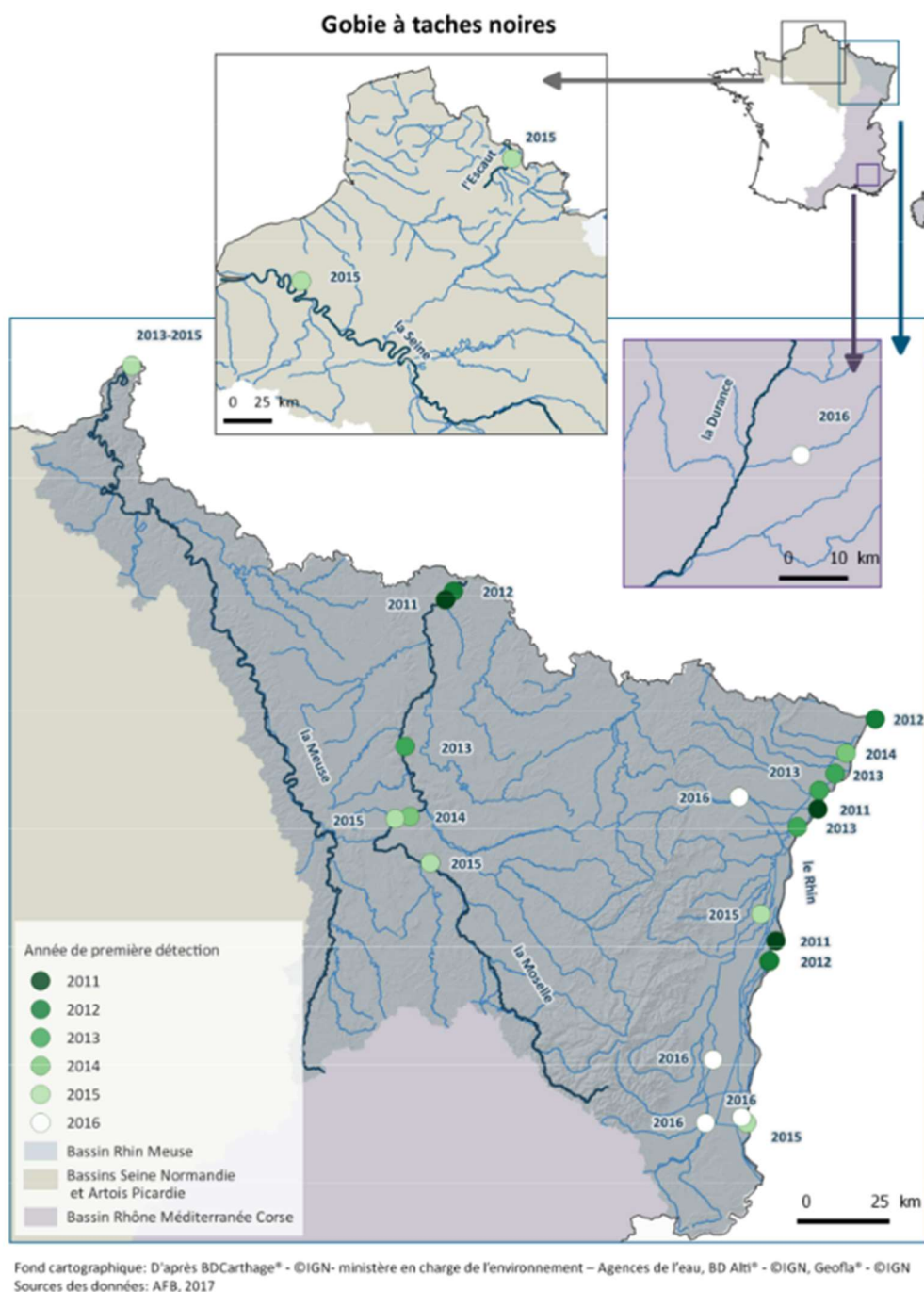
II. Caractéristique générales

II.1 Origine et répartition de l'espèce

Le Gobie à tâche noire est originaire de la région Ponto Caspienne, en Europe de l'Est. Il est présent dans les estuaires de la Mer Caspienne, de la mer Noire, d'Azov et de Marmara, et a colonisé dans les années 50 la Turquie, l'Iran, et le Kazakhstan par diverses introductions accidentelles liées au transport maritime (Benoit 2012). Les eaux de ballast des navires semblent avoir été la voie de dissémination principale de *N. melanostomus* vers d'autres continents et territoires depuis la mer Caspienne (Corkum et al. 2004). L'espèce est en effet présente depuis les années 90 dans les grands lacs Nord-américains, qu'il a colonisés initialement par le transport transocéanique et par la Rivière St Clair (Benoit 2012). *N. melanostomus* est également très présent en région Baltique, qu'il a colonisé via son transport dans les eaux de ballast depuis la mer Baltique dans les années 90 (Sapota 2004; Azour et al. 2015).

Il possède des caractéristiques euryhalines et des capacités d'adaptation particulièrement efficaces qui lui permettent de coloniser rapidement les milieux dulçaquicoles. Son taux de dispersion a été étudié dans les grands lacs Nord-américains, où il s'est propagé plus rapidement que n'importe quelle autre EEE (Kornis et al. 2012).

En Europe, il gagne la partie occidentale, par le fleuve Danube puis via le Rhin et la Moselle. L'espèce colonise les bassins versants du Nord-Est de la France où il est identifié pour la première fois en 2011 et représente aujourd'hui de 60 à 90 % des effectifs globaux capturés par pêche électrique dans certains secteurs. En 2015, il est identifié pour la première fois dans des cours d'eau en Normandie, dans le Nord de la France et sur la Seine, puis il est signalé en 2016 par la Fédération de pêche des Alpes de Hautes Provence dans le plan d'eau de Brunet puis dans le plan d'eau de Sainte Croix l'année suivante (Manné 2017). Les modalités de cette dernière colonisation dans le Sud de la France restent inconnues, mais témoignent de l'expansion incontrôlée de l'espèce. En 2023, il est observé dans les plans d'eau en aval de Sainte Croix, le lac de Quinson et le lac d'Esparron (Dublon, 2023 *comm. pers.*).



Carte des connaissances actuelles sur la répartition et la détection de *N. melanostomus* en France
(Manné 2017)

II.2 Morphologie

Le gobie à tache noire est de petite taille, avec un corps mesurant entre 7 et 12 cm de longueur, bien que certains individus puissent atteindre jusqu'à 20 cm.

Avec ce corps allongé et légèrement comprimé, il présente une morphologie et une coloration caractéristique permettant facilement sa détermination : de couleur gris à brun clair, de petites taches noires ou brunes sont réparties sur toute sa longueur. La pigmentation de *N. melanostomus* est cependant très variable. Bien que la tête soit toujours plus sombre que le reste du corps, la coloration change en fonction de l'habitat et du stade biologique. Chez les mâles reproducteurs, le corps et les nageoires peuvent être complètement noirs selon la stratégie variable de reproduction (Kornis et al. 2012).

Il possède deux nageoires dorsales, dont la première est souvent dotée de rayons épineux. La première, plus petite, arbore une tache noire caractéristique de l'espèce, et la deuxième est plus longue. Ses nageoires pelviennes sont fusionnées pour former un disque ventral en forme de ventouse, d'une longueur correspondant à 4.2 à 5.3 fois la longueur standard. Elle lui permet de s'attacher et de se déplacer rapidement sur des surfaces lisses. Sa tête, aplatie est relativement de la même largeur que sa partie postérieure et présente des yeux globuleux et proéminents, ainsi qu'une bouche protractile à lèvres épaisses et une langue légèrement dentelée. L'angle postérieur des mâchoires s'étend jusqu'au-dessous du quart antérieur de l'œil (Benoit 2012).

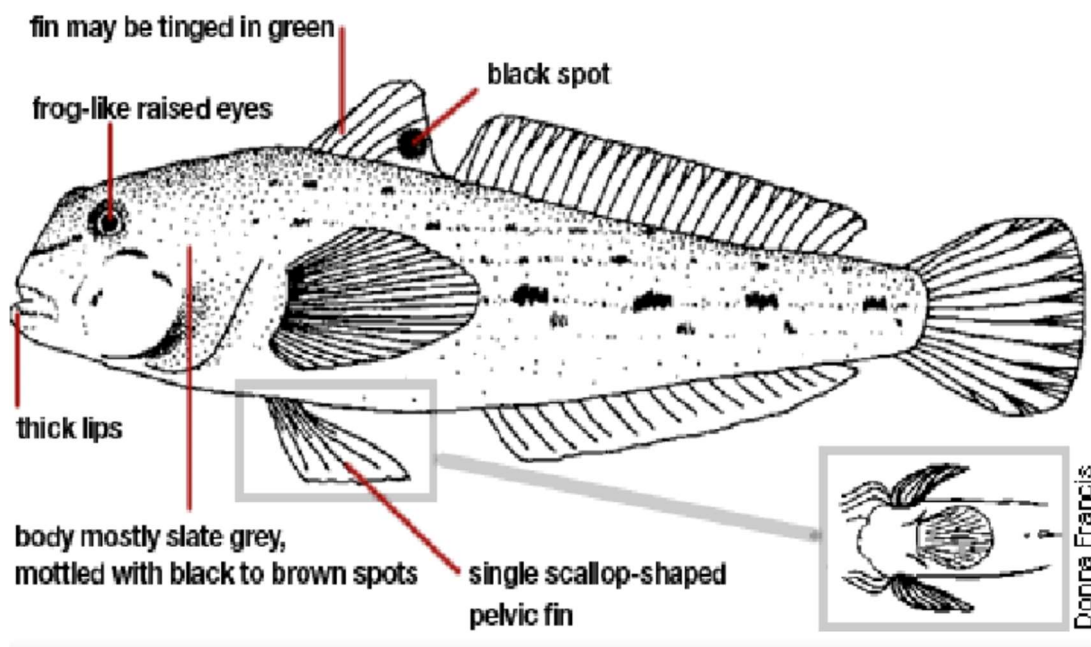


Schéma de l'anatomie externe du gobie à tache noire (Clark 2007)

Il a aussi été démontré qu'il existait plusieurs morphes chez le gobie à tache noire selon le milieu de développement. En lacs et lagunes, par rapport aux milieux marins, les individus sont plus petits, avec une nageoire pelvienne surdéveloppée. Ils ont également une durée de vie plus courte et atteignent leur maturité sexuelle plus rapidement (Houston et al. 2014)

II.3 Reproduction

La reproduction du gobie à tache noire est un processus complexe qui implique plusieurs étapes. Cette espèce présente avant tout un dimorphisme sexuel. Les mâles se distinguent par leurs couleurs plus foncées, leurs nageoires plus développées, leur taille plus importante et leurs joues plus larges. Les deux sexes présentent une papille urogénitale érectile entre l'anus et la base de la nageoire anale. Celle de la femelle, large et émoussée, se distingue bien de celle du mâle, plus longue, pointue et dotée d'une fente terminale (Kornis et al. 2012).

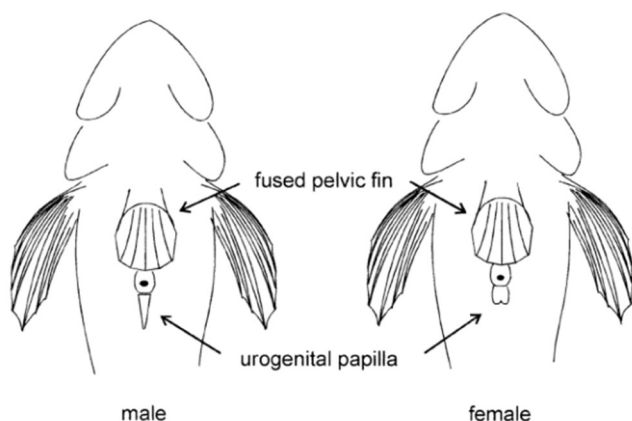


Schéma de la différenciation mâle/femelle au niveau de la papille urogénitale (Charlebois, 1997) et photo des nageoires pelviennes fusionnées chez une femelle *N. melanostomus* (Dublon, 2023)

La reproduction se déroule généralement dans des eaux peu profondes, comme les zones côtières, les estuaires et les lacs, où les conditions environnementales sont favorables à la reproduction, avec un courant faible à modéré. La saison de reproduction est très étendue, et se situe principalement pendant les mois d'été d'avril à septembre lorsque la température de l'eau est plus élevée (entre 9°C et 26°C) (Charlebois et al. 1997, 2001; MacInnis and Corkum 2000). En tant que colonisateur important, le temps de génération est très court avec une fécondité et un taux de croissance élevés, le gobie à tache noire se multiplie très rapidement, en effectuant un nouveau cycle de reproduction toutes les 3-4 semaines (Houston et al. 2014).

Les mâles atteignent la majorité sexuelle vers 3 ou 4 ans, et les femelles entre 1 et 2 ans. Avant la reproduction, les mâles préparent la zone de fraie en creusant des dépressions dans le substrat, tels que des graviers, du sable ou des coquillages, nids qui servent de sites de ponte et de protection pour les œufs. Les mâles résident et modifient l'intérieur du nid en ramassant des graviers puis en les recrachant à l'entrée, ils gardent le nid jusqu'à ce que les femelles déposent les œufs, sur le plafond du nid (Meunier et al. 2009).

Pour attirer les femelles, ils utilisent des comportements de parade, tels que des mouvements de nage, des changements de couleur et des affichages de nageoires. Certains mâles émettent également des vocalisations pour maximiser les chances de reproduction (Dubs and Corkum 1996). Une fois qu'une femelle est attirée, elle se rapproche du nid construit par le mâle et y dépose ses œufs. Le mâle féconde ensuite les œufs par fertilisation externe et il joue un rôle actif dans l'incubation des œufs, en les surveillant et en les protégeant dans le nid. L'ensemble de son corps devient alors plus noir et de petites taches jaunes peuvent apparaître. Il ventile les œufs en battant doucement ses nageoires pour maintenir une bonne oxygénation et adopte des comportements agressifs afin de les protéger contre les prédateurs jusqu'à l'éclosion (2 à 3 semaines, Kornis et al. 2012).

Les œufs sont ovales avec une extrémité pointue d'une taille d'environ 3,9 x 2,2 mm. Le nombre d'œufs pondus par ponte semble être en corrélation avec la masse corporelle de la femelle, et on peut estimer qu'elles peuvent pondre entre 150 et 10 000 œufs par ponte (Charlebois et al. 1997; Wandzel 2000; MacInnis and Corkum 2000; Corolla and Kupfer 2019).

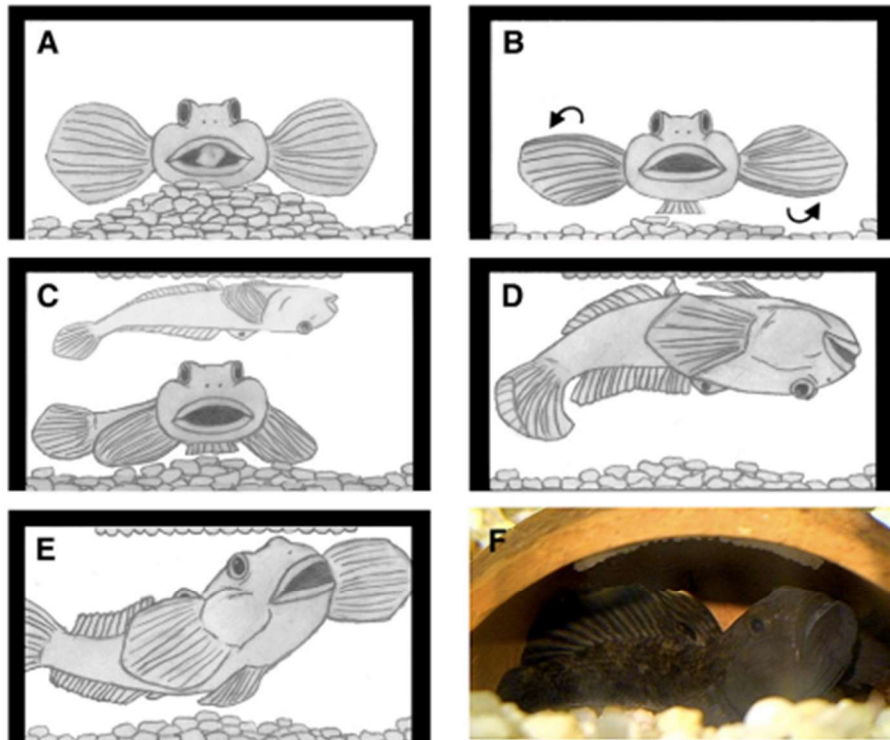


Fig. 1. Example of spawning and nest-guarding behaviours observed in the round goby: (A) Nest excavation by the male, (B) Nest fanning by the male, (C) Egg deposition by the female, (D) Egg fertilization by the male, (E) Inspection of eggs by the male, and (F) Photograph of nest-guarding male with eggs in a nest (flower pot). Eggs are depicted on the ceiling of nests in (C-F). The photograph (F) was taken using a "flower pot" nest so that the eggs could be more easily seen under the curved ceiling than in the rectangular box nests used in the video recordings. Although the nest-guarding male is black, the drawings depict the male in a lighter shade so that details of the fish may be seen. Drawings were prepared by Jolanta Kita.

Comportement reproducteur du mâle *N. melanostomus* (Meunier et al. 2009)

Tous les mâles reproducteurs n'ont pas la même morphologie et le même comportement. Ils peuvent adopter une stratégie alternative à la parade de la femelle et à la protection du nid : certains, appelés mâles parasites clairs ou « sneaker », essaient de féconder les pontes déjà attribuées à un autre mâle de morphologie reproducteur sombre (guarder), attirés par les vocalisations de ce dernier (Charlebois et al. 1997; Isabella-Valenzi and Higgs 2013, 2016; McCallum et al. 2019). Morphologiquement et physiologiquement, les deux statuts reproducteurs mâles sont différents. Les mâles « sneakers » sont plus petits, plus colorés et plus clairs, et investissent bien plus dans la masse des gonades, la densité de spermatozoïdes. Ils ont également des papilles urogénitales plus grandes que les morphes sombres (Marentette et al. 2009).



Différences morphologiques entre les deux stratégies reproductives des mâles *Neogobius melanostomus* : male reproducteur sombre en haut et mâle parasites clairs en bas (© J. Dublon).

Une fois les œufs éclos, les larves se développent et commencent à nager librement. Dans les lacs, il existe une migration verticale nocturne vers la surface au stade larvaire, ce qui pourrait être une stratégie de dispersion, un comportement de poursuite des proies (ostracodes) ou un évitement des prédateurs. Cette dispersion verticale se produit à un optimum de taille, entre 6.5 mm et 8.9 mm, probablement pour des coûts énergétiques plus avantageux (Hensler and Jude 2007).

Les gobies à tache noire n'ont pas de vessie natatoire et la croissance très rapide des larves les conduit rapidement à devenir exclusivement benthique au stade juvénile. Les jeunes gobies à tache noire deviennent plus foncés avec la croissance, ils connaissent une croissance rapide et commencent à se nourrir de petites proies, telles que des larves d'insectes et des crustacés (Kornis et al. 2012).

Il a été montré que le gobie à tache noire juvénile effectue une migration verticale diurne, en se nourrissant de plancton pendant la nuit (Hayden and Miner 2009). Il migre verticalement depuis des profondeurs ≥ 10 mètres jusqu'à 2 mètres, avec des densités plus élevées entre 5 et 8 mètres. Comme de nombreux cargos prennent de l'eau de ballast entre 6 et 9 mètres de profondeur, le remplacement de l'eau de ballast pendant la nuit pourrait entraîner le transport de juvéniles de gobies à tache noire (Hensler and Jude 2007; Hayden and Miner 2009).

II.4 Régime alimentaire

N. melanostomus a un régime alimentaire opportuniste et varié, il se nourrit d'une grande variété d'invertébrés et de petits poissons. Son régime alimentaire est souvent dominé par les mollusques, et en particulier les bivalves filtreurs tels que la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) et la moule Quagga (*Dreissena bugensis*) dans les lacs nord-américains. Ces mollusques sont également des espèces exotiques envahissantes (EEE) et sont rarement consommés par d'autres espèces de poissons (Corolla and Kupfer 2019).

La composition taxonomique du régime alimentaire du gobie à tache noire varie considérablement en fonction de sa position géographique, et il semble se spécialiser davantage dans les milieux lacustres. Dans ces habitats, *N. melanostomus* se nourrit principalement de zooplancton, en particulier d'ostracodes, pendant ses stades larvaires et juvéniles. Les ostracodes sont rarement consommés par d'autres poissons benthiques, ce qui démontre la grande flexibilité de son régime alimentaire en fonction des proies disponibles et des stades de développement. Les invertébrés benthiques tels que les amphipodes (*Gammarus spp*) et les gastéropodes sont les proies les plus consommées par les individus plus grands (Schaeffer et al. 2005). Le gobie à tache noire montre une préférence sélective pour sa proie favorite, les bivalves dreissenidés, lorsqu'elles sont disponibles. En l'absence de ces proies, son alimentation reflète la diversité des proies présentes dans son

environnement (Schrandt et al. 2016).

En outre, *N. melanostomus* peut également consommer ses propres œufs ainsi que ceux d'individus de la même espèce. Cependant, le cannibalisme reste faible en raison de l'efficacité des comportements de protection du nid chez les mâles et l'opportunisme de cette espèce (MacInnis and Corkum 2000). Il peut aussi se nourrir des œufs d'autres espèces telles que des salmonidés comme la truite arc-en-ciel (Chotkowski and Ellen Marsden 1999).

II.5 Habitats

La large tolérance du gobie à tache noire pour de nombreux facteurs environnementaux se traduit par une occupation d'habitats très diversifiés, à la fois du point de vue de la température, de la salinité, de la profondeur et du type de substrat. Le gobie à tache noire est présent dans une grande variété d'hydrosystèmes d'eaux douces, saumâtres, salées et même hyper-salées. Sa survie dans des milieux hyperhalins, jusqu'à 40 parties par millier (ppt) a été observée en région Ponto Caspienne, mais il semble néanmoins avoir un optimum à 15 ppt (Karsiotis et al. 2012). Cependant, aucune population n'a été signalée comme vivant pleinement dans des habitats océaniques (Charlebois et al. 1997), ce qui est corroboré par des expérimentations en laboratoire qui ont montré qu'il ne pouvait pas survivre plus de 48h avec une salinité de 30 ppt (Ellis and Macisaac 2009). Il supporte des températures de -1 à +30°C, mais préfère des températures proches de son optimum énergétique, autour de 26°C (Moskal'kova 1996; Lee and Johnson 2005). Les populations présentent également un très fort taux de survie en conditions hivernales (99 %) grâce des mécanisme d'adaptation face aux hiver rigoureux (Houston et al. 2014).

Organisme benthique, il est généralement présent près des substrats rocheux ou parmi des bancs de moules, mais il fréquente également les fonds de graviers fins et sableux dans lesquels il peut s'enfouir. Le gobie à tache noire présenterait également une activité pélagique nocturne pendant son stade juvénile, lorsqu'il est en quête de nourriture (Hayden and Miner 2009; Jüza et al. 2016).

N. melanostomus est tolérant pour des teneurs très faibles en oxygène dissous, mais cherche à échapper le plus possible aux conditions hypoxiques, avec des valeurs létales inférieures à 1,3 mg/l (Kornis et al. 2012).

La large tolérance de *N. melanostomus* pour de nombreux facteurs environnementaux inclue largement aussi les habitats. En effet, dans sa région d'origine, comme en Europe, il occupe principalement des blocs rocheux ou dalles, et des zones côtières coquillères et sablonneuses, mais est également très adapté aux fonds argilo-limoneux, contenant de l'humus ou envahis par la flore benthique, comme dans les lacs Nord-Américains (Charlebois et al. 2001). De plus, dans les lacs, le domaine vital des gobies est bien plus large qu'en rivière, et les affinités avec un type d'habitat sont moins importantes. Les habitats sont variables au cours d'un cycle journalier, et le gobie semble préférer des substrats rocheux la nuit et les substrats sableux le jour (Ray and Corkum 2001).

II.6 Succès de l'invasion

Les caractéristiques biologiques de l'espèce citées précédemment expliquent en partie sa capacité de colonisations très rapide des nouveaux habitats (opportunisme, tolérance, comportement territorial, forte fécondité). Toutefois, ces traits biologiques sont régis par des mécanismes évolutifs qui sont aussi nécessaires à la compréhension des dynamiques de colonisation. Le gobie à tache noire présente d'abord des niveaux de plasticité et d'adaptation élevés pour certains traits, entre différents habitats : la morphologie externe, la croissance, la maturation, la fécondité et le régime alimentaire (Cerwenka et al. 2017).

De plus, les différentes phases d'invasion peuvent agir comme un filtre sur certains traits et accentuent l'adaptabilité de l'espèce. En effet, les phénotypes des individus envahissants comprennent un ensemble de traits, acquis au fur à mesure de l'invasion (Cerwenka et al. 2023). Par exemple : la phase de transport (eaux de ballast) peut agir comme un potentiel filtre sur un stress futur de température ou permettre une meilleure résistance aux pathogènes ; les individus occupent un niveau trophique plus élevé lors de la phase de première colonisation (population pionnière). Enfin les traits biologiques et d'histoire de vie individuels, semblent aussi déterminer le succès de l'invasion. En effet, « l'hypothèse des traits individuels » est souvent étudiée chez les populations invasives dont le gobie à tache noire, et elle suggère qu'un individu de la population, par plasticité et

adaptation, porte des traits biologiques particuliers. Ces traits lui permettent de coloniser de nouveaux habitats, et d'étendre la population par effet fondateur ou dérive génétique (Cerwenka et al. 2023).

III. Impacts en milieu lacustre

III.1 Modifications des flux trophiques et interactions biotiques

L'introduction d'une nouvelle espèce dans un écosystème lacustre engendre des modifications dans les transferts d'énergie entre les communautés d'une même chaîne trophique. Le gobie à tache noire, est un des rares consommateurs piscicoles de *Dreissenidae* dans les lacs et lagunes (Moule zébrée, Moule Quagga) lorsqu'il est au stade adulte (Corolla and Kupfer 2019). Devenant à son tour une nouvelle proie benthique, très disponible pour les poissons piscivores du lac, la présence du gobie en grand nombre engendre de nouveaux flux énergétiques : il permet le transfert de cette énergie vers le haut du réseau trophique (Johnson et al. 2005).

Cette colonisation des lacs par le gobie à tache noire et les *Dreissenidae* constitue également un transfert inverse de l'énergie, de la zone pélagique vers la zone benthique. En effet, les coquilles des moules nouvellement consommées sont davantage présentes sur le fond, ce qui constitue une accumulation de biomasse supplémentaire pour l'écosystème (Turschak et al. 2014).

Les espèces piscivores initialement présentes dans le milieu modifient alors considérablement leur régime alimentaire en prédatant le gobie à tache noire en fonction de leurs besoins énergétiques, ce qui pourrait largement changer les densités des espèces indigènes (proies et prédateurs) et bouleverser le fonctionnement des réseaux trophiques (Kornis et al. 2012).

Cependant, cette modification du régime est changeante selon l'espèce prédatrice : chez les petits prédateurs comme l'achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*), une relation linéaire positive est établie entre la probabilité d'occurrence du gobie à tache noire dans l'estomac et la longueur du prédateur, alors que la relation inverse a été trouvée chez les grands prédateurs comme le doré jaune (*Sander vitreus*) et chez le grand brochet (*Esox lucius*) (Brodeur et al. 2011).

La prédation exercée par le gobie à tache noire est ainsi motrice de plusieurs changements de composition taxonomique des communautés benthiques. Les populations d'invertébrés amphipodes, trichoptères, gastéropodes et bivalves (moules dreissenidés), voient leur densité décroître fortement à mesure que la population de *N. melanostomus* augmente notamment dans le lac Michigan (Lederer et al. 2008). Toutefois, pour les *Dreissenidae*, aucune corrélation négative significative entre la densité de dreissenidés et celle en gobies à tache noire n'a été trouvée dans le fleuve Saint-Laurent (Kipp and Ricciardi 2012). Cette différence entre les deux types d'écosystèmes pourrait révéler un impact beaucoup plus important du gobie sur les communautés benthiques en lacs.

On notera également qu'une compétition trophique et d'habitats, s'installe avec les espèces ayant une niche écologique similaire ou très proche à celle du gobie à tache noire. Bien souvent, lorsqu'une concurrence se met en place avec une espèce très adaptative et colonisatrice, l'espèce indigène est fortement menacée de disparition dans l'écosystème.

Par exemple, dans les lacs nord-américains, le chabot tacheté (*Cottus bairdi*) est une espèce indigène benthique fortement associée à la niche écologique de *N. melanostomus*. Dans les écosystèmes où les deux espèces coexistent, la compétition pour la nourriture est assez faible (le gobie peut se nourrir des bivalves), mais c'est au niveau de l'habitat qu'elle est plus importante. En effet, par un comportement plus agressif, une territorialité et une morphologie plus imposante, le gobie à tache noire a conduit le chabot tacheté à ne plus fréquenter son habitat d'origine, ce qui a entraîné à terme la disparition du chabot tacheté dans certaines lacs (Dubs and Corkum 1996).

Le même constat a été fait pour d'autres espèces benthiques des lacs nord-américains : *Percina caprodes* (*Persidae benthique*) est fortement entré en compétition pour l'habitat et menace de disparaître du lac Ontario (Balshine et al. 2005). De plus, il a été montré que le gobie à tache noire ne présentait pas d'avantages sensoriels de détection des proies par rapport aux autres espèces benthiques, par l'analyse du temps de réaction face aux proies, et la sensibilité de sa ligne latérale (Bergstrom and Mensinger 2009). Son avantage compétitif sur les poissons benthiques résiderait donc bien plus dans son comportement, plutôt que dans sa physiologie au cours de son cycle biologique et son opportunisme pour les proies le conduirait plutôt à entrer en compétition pour l'habitat.

Toutefois, il a été montré que la compétition avec le chabot tacheté pour les ressources alimentaires était significative uniquement pour les petites tailles (larves, juvéniles), avant que celle pour l'habitat et l'espace de fraie ne prenne le dessus aux tailles supérieures (Janssen and Jude 2001).

Des études menées dans la Meuse suggèrent que les gobies à tache noire ont joué un rôle

dans le déclin rapide de la population de chabot fluviatile (*Cottus perifretum*), (Patzner 2011; Van Kessel et al. 2016), mais parallèlement, une étude sur le long terme sur un proche parent du chabot de rivière, le chabot commun (*Cottus gobio*, Linnaeus, 1758), dans le Donau autrichien, a montré que les gobies à tache noire n'avaient aucun impact négatif sur cette espèce (Janáč et al. 2018). Il a d'ailleurs été montré dans une même étude que les gobies à tache noire pouvaient avoir des effets négatifs, positifs ou neutres sur les assemblages de poissons (Morissette 2018). Cette étude ayant montré que le gobie à tache noire avait un impact négatif sur l'abondance du raseux-de-terre gris (*Etheostoma olmstedii* Storer, 1842) par l'exclusion compétitive, mais le crayon d'argent (*Labidesthes sicculus* Cope, 1865) et le méné émeraude (*Notropis atherinoides* Rafinesque, 1818), ont vu leur abondance augmenter dans le même temps. Si les études mentionnées jusqu'à présent illustrent des impacts imprévisibles et complexes, la tendance générale est que les gobies à tache noire ont tendance à affecter négativement les petites populations de poissons benthiques d'une manière ou d'une autre (Hirsch et al. 2016; Janáč et al. 2018).

N. melanostomus peut aussi fortement entrer en compétition avec des espèces d'écrevisses envahissantes comme *Procambarus virginalis*, ou indigènes, par la proximité des habitats, du bol nutritif, ou la prédation sur les juvéniles (Roje et al. 2021).

Dans les lacs américains, le gobie à tache noire est en compétition avec le chabot tacheté pour la consommation d'œufs de truites. Le chabot tacheté consomme bien plus d'œufs que le gobie, mais la taille de la population de *N. melanostomus* étant plus importante, la prédation que cela implique menace considérablement la survie des truites dans les lacs, alors que les impacts n'étaient pas visibles avec la présence seule du chabot tacheté (Chotkowski and Ellen Marsden 1999).

N. melanostomus est aussi consommateur d'œufs d'autres espèces de poissons. Dans les grands lacs américains, il exerce une prédation sur les œufs du grand brochet (*Esox lucius*) et du maskinongé (*Esox masquinongy*), surtout dans les habitats auxiliaires de la fraie, moins complexes (nus et vaseux) (Miano et al. 2019). En effet bien que les deux ésocidés fraient sur une végétation submergée et algues filamenteuses, des œufs se déposent sur les habitats auxiliaires, très fréquentés par *N. melanostomus*. Ainsi, les espèces se reproduisant par diffusion, ne construisant pas de nid, ne protégeant pas leurs œufs ou frayant dans des habitats sableux, graveleux ou vaseux pourraient être particulièrement vulnérables face à l'introduction du gobie à tache noire.

III.2 Impacts sur les cycles des nutriments

Comme d'autres EEE, l'introduction du gobie à tache noire en lacs pourrait influencer le cycle du phosphore. Directement par les excréments, et indirectement par la consommation des bivalves dreissenidés (organismes filtreurs), dont l'excrétion par les gobies engendre une redynamisation et un recyclage important du phosphore. Cependant, selon une étude sur le lac Érié (Pennsylvanie) les gobies à tache noire n'atteignent vraisemblablement pas des densités de biomasse suffisantes pour influencer le cycle du phosphore (Bunnell et al. 2005). Lorsqu'ils sont introduits dans des réseaux trophiques déjà bien développés, les effets de *N. melanostomus* sur le cycle du phosphore dépendraient donc de leur succès à atteindre des densités de biomasse extraordinairement élevées. L'issue des interactions compétitives et prédatrices serait alors un facteur déterminant dans l'extension de la biomasse du gobie à tache noire.

S'il était introduit dans un écosystème moins complexe, avec moins de prédateurs et de compétiteurs, *N. melanostomus* pourrait atteindre des biomasses suffisantes pour influencer le cycle du phosphore. Ceci a d'ailleurs été montré pour d'autres espèces introduites ou migratrices : la truite arc en ciel dans les lacs de montagnes non empoisonnés au départ (Schindler et al. 2001) ou encore l'aloë (*Alosa pseudoharengus*) du lac Michigan dans les années 1970 (Walters et al. 2009). Ces dernières sont responsables d'une remise en circulation du phosphore en zone pélagique par leur consommation d'organismes filtrants, et influencent la production primaire (phytoplancton) par leur excrétion.

La colonisation des lacs par les moules dreissenidés a engendré une large oligotrophisation des écosystèmes, par leur importante filtration de nutriments. Avec une biomasse suffisante *N. melanostomus* pourrait considérablement modifier la productivité des lacs, par leur consommation de moules et donc redynamisation des nutriments.

Avec certaines espèces, le gobie à tache noire entretient des interactions facilitatrices. C'est notamment le cas en région Baltique, avec un autre bivalve envahissant, la palourde asiatique (*Corbicula fluminea*). Par rapport au chabot (*Cottus gobio*), *N. melanostomus* tolère mieux les abondances de coquilles de corbiculés (accumulation de biomasse dans l'habitat) lorsque l'abondance

des proies est à forte densité (Coughlan et al. 2022). Les deux espèces peuvent également consommer des corbiculés. La complexification de l'habitat induite par la colonisation des corbiculés accentue le potentiel de colonisation et de prédation sur d'autres proies du gobie par rapport au chabot, et la survie de ce dernier est menacée.

III.3 Bioaccumulation

Par l'ajout d'un nouvel axe de circulation de l'énergie dans les chaînes trophiques des lacs, les espèces exotiques envahissantes constituent une potentielle voie de bioamplification supplémentaire des composés polluants présents dans l'eau.

Avec un régime opportuniste, *N. melanostomus* semble occuper une place importante dans la transmission de composés à des niveaux trophiques supérieurs. Dans le lac Erié, l'espèce exotique crée un nouveau transfert trophique, entre la moule zébrée et l'achigan à petite bouche avec une concentration en PCB dans les tissus multipliés par 3 à 5 à chaque niveau trophique successif. Ces changements au niveau trophique intermédiaires peuvent jouer un rôle de plus en plus important dans la détermination du cycle des polluants et donc des résidus de polluants chez les prédateurs supérieurs (Kwon et al. 2006). Les prédateurs supérieurs (Brochet, Doré jaune, Achigan à petite bouche) sont largement consommés par les humains et les prédateurs terrestres dans les grands lacs américains, ce qui constitue une source importante de contamination au PCB. *N. melanostomus* pouvant être très abondant dans ces habitats pollués, cela peut attirer les prédateurs et faciliter la mobilisation des contaminants dans les réseaux trophiques (Marentette et al. 2009).

D'autres études, réalisées sur des rivières centre européennes, n'ont cependant pas révélé que l'invasion des gobies à tache noire modifiait le transfert trophique de contaminants par rapport aux espèces indigènes (Perches, Goujon), et par conséquent n'a pas modifié les niveaux de menaces pour les prédateurs supérieurs, et les humains. Les niveaux de mercure étaient en effet similaires à ceux des espèces occupant la même place trophique (Jurajda et al. 2020).

III.4 Parasitisme

L'invasion d'un milieu par une nouvelle espèce peut engendrer différentes réponses en terme de parasitisme et de transmission de pathogènes, et plusieurs hypothèses sur le rôle du gobie à tache noire dans les transmissions parasitaires au sein des écosystèmes lacustres ont pu être émises.

On peut supposer que *N. melanostomus* est peu sensible au parasitisme dans les nouveaux milieux qu'il colonise puisque les espèces de parasites de ce nouveau milieu n'ont pas coévolué avec le gobie. Cette inégalité dans le parasitisme par rapport à d'autres espèces indigènes serait ainsi un moteur important dans l'accroissement des populations de gobies à tache noire. Cette tendance en écologie de l'invasion constitue ainsi une nouvelle théorie sur l'expansion des EEE dans les nouveaux milieux qu'il colonise : c'est l'« enemy release hypothesis », qui relie donc le succès des espèces non indigènes à la réduction du contrôle exercé par des ennemis tels que les pathogènes, les parasites, les prédateurs (Colautti et al. 2004). Une autre hypothèse est que le poisson exotique introduise à son tour de nouveaux parasites exotiques dans le lac, parasites qui pourraient perturber les espèces natives, même si elles n'ont pas co-évolué ensemble. Ou alors, sans introduction de nouveaux parasites exotiques, il constituerait simplement un nouvel hôte pour les parasites indigènes, ce qui augmenterait fortement les possibilités de transmissions (nouveau maillon trophique).

Il semblerait que ce soit plutôt un faible parasitisme des gobies à tache noire, basé sur l'« enemy release hypothesis ou libération des ennemis », qui soit observé pour cette espèce (Kvach and Stepien 2008; Gendron et al. 2012). Un plus faible parasitisme du gobie à tache noire par rapport à d'autres espèces présentes dans les milieux colonisés a en effet été observé, ce qui engendrerait un potentiel meilleur accroissement de la population de *N. melanostomus* par rapport aux autres espèces.

Toutefois, en 15 ans, l'abondance et la richesse parasitaire du gobie à tache noire ont plus que doublé, et l'hypothèse de l'« enemy release hypothesis ou libération des ennemis » semble valable uniquement dans les populations jeunes de *N. melanostomus*, ce qui suggère que l'avantage sur les espèces indigènes serait de courte durée. Le gobie à tache noire présente d'ailleurs une prévalence importante pour certains parasites, notamment pour les trématodes du genre *Diplostomum spp* (46% *Diplostomum spathaceum*), responsables de la douve de l'œil, qui manipule d'ailleurs le comportement de *N. melanostomus*. Les poissons infectés sont moins susceptibles de réagir aux signaux de danger, tels que la présence de prédateurs, et sont plus enclins à se rapprocher des zones de prédation potentielles. Cette modification du comportement des gobies infectés peut augmenter leur vulnérabilité à la prédation par les oiseaux, qui sont les hôtes finaux des trématodes *Diplostomum*

spathaceum(Flink et al. 2017; Ojaveer et al. 2020).

Le gobie à tache noire apparait aussi, comme un contributeur clé dans la transmission du parasite *Clostridium botulinum*, responsable du botulisme et transmis par les oiseaux(Charlebois et al. 1997; Kornis et al. 2012). En effet, en milieu lacustre *N. melanostomus* est très abondant dans les zones peu profondes, où les oiseaux piscivores peuvent se nourrir facilement, et il présente des comportements de nage erratique et d'hyperpigmentation qui favorisent sa capture par les oiseaux et donc la transmission parasitaire (Charlebois et al. 1997). Le gobie à tache noire présente aussi des taux de contamination plus importants que d'autres espèces.

La transmission du botulisme aux humains par les poissons n'est pas une menace compte tenu des très faibles teneurs en *Clostridium botulinum* dans les tissus, mais pour les oiseaux, cela pourrait être moteur de nombreuses disparitions ou sur-transmissions.

Une corrélation positive entre une transmission du botulisme, un niveau d'eau bas et une forte température moyenne de l'eau a été révélée dans le lac Michigan, ce qui suggère l'importance de la qualité du milieu dans la contamination (Essian et al. 2016).

III.5 Modification de l'habitat

Les gobies à tache noire ont été observés creusant des nids dans les substrats mous, tels que le sable et la boue, ainsi que sous les rochers et autres structures. Ces activités de creusement peuvent modifier la structure des fonds des lacs, perturber les habitats benthiques existants, remettre en suspension des éléments, influencer les communautés de plantes et d'animaux qui y vivent (Corkum et al. 2004).

III.6 Schéma de synthèse des impacts potentiels

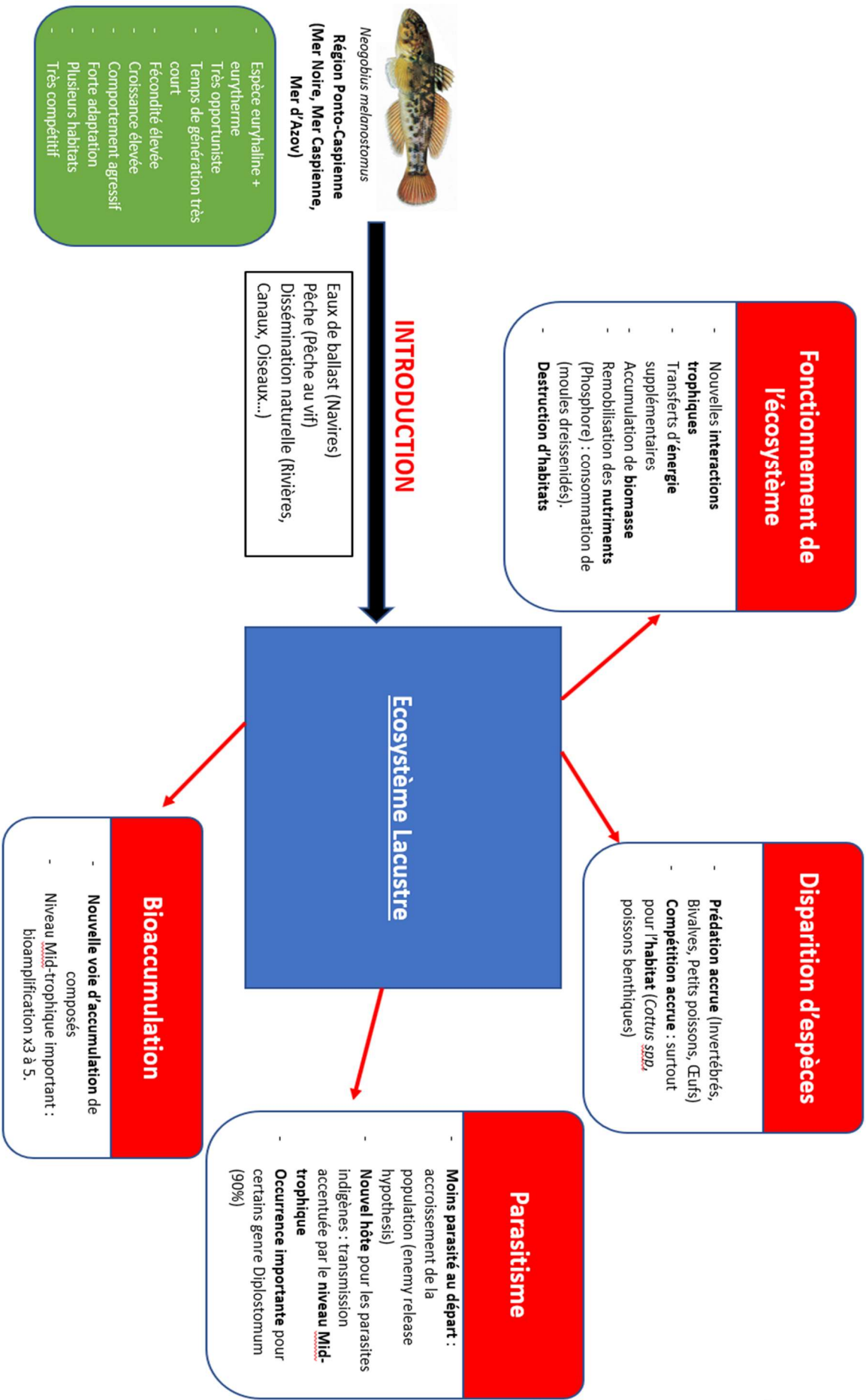


Schéma de Synthèse : Impacts potentiels de l'introduction de N.melanostomus en milieu lacustre

IV. Perspectives de Gestion

La gestion des EEE est certainement un des plus grands enjeux dans la sauvegarde des écosystèmes et des espèces indigènes. Dans le cas d'une espèce comme le gobie à tache noire et bien d'autres EEE, plusieurs grands types de gestion peuvent être appliqués en fonction de l'état des populations (Cerwenka et al. 2023) :

- Prévention de l'invasion en premier lieu
- Éradication de l'espèce si possible (premiers stades de colonisation)
- Prévention de la dispersion au sein des systèmes
- Atténuation des impacts
- Examen des risques de sur-invasion

L'éradication des EEE est en effet possible uniquement lors des premiers stades de la colonisation, car en raison de la rapidité d'expansion de leurs populations, elles deviennent rapidement incontrôlables à mesure que la densité d'individus augmente. La prévention de la dispersion de ces espèces se révèle également presque impossible lorsque les populations sont déjà bien installées (Kornis et al. 2012). Ainsi, dans les milieux lacustres où les générations de *N. melanostomus* sont nombreuses, la gestion de cette EEE se limiterait essentiellement à des méthodes d'atténuation des impacts, de prévention des risques de sur-invasion, et de limitation de la dispersion. Au niveau mondial, la prévention des invasions de gobies à tache noire passe aussi par la limitation de son transport via les eaux de ballast. Il serait donc pertinent d'intensifier le traitement et la gestion des ballasts et des navires, sachant que l'encrassement des coques des navires peut permettre l'accueil de la faune mobile, ou servir de substrat pour les œufs dans les endroits les moins exposés comme les trous de prise d'eau de ballast (Ojaveer et al. 2015).

En France l'espèce est surtout présente en rivière et dans le quart nord-est, mais sa récente colonisation dans les plans d'eau des Alpes de Haute Provence semble mettre en évidence une prévention peu efficace sur cette espèce. Ainsi, étant donné la très récente colonisation d'une partie du territoire français par *N. melanostomus*, c'est d'abord au niveau de la sensibilisation des acteurs de la gestion des écosystèmes aquatiques que l'invasion des milieux encore non envahis pourra être prévenue. Bien que les impacts du gobie à tache noire aient déjà été identifiés dans plusieurs pays, en France il n'appartient pas encore à la liste des poissons susceptibles de provoquer des déséquilibres biologiques, selon l'article L432-10 du code de l'environnement et la loi « Biodiversité » du 8 août 2016-art.136. Étant une espèce exotique, et donc non originaire des milieux aquatiques français, son introduction est strictement punie par la loi, mais sa remise à l'eau immédiate après sa capture par un pêcheur ou lors d'une pêche à l'électricité n'est pas interdite (Manné 2017). Ainsi une amélioration de la sensibilisation du public et des acteurs pourrait d'abord passer par l'inscription de *N. melanostomus* sur la liste des EEE en France, pour limiter au maximum son expansion.

Ensuite, les milieux déjà colonisés doivent être contrôlés de manière à limiter les impacts et la dispersion de l'espèce. Plusieurs méthodes de contrôle sont envisageables pour *N. melanostomus*. Tout d'abord des méthodes de contrôle biologique, et notamment par la stimulation de processus biologiques naturels. Il s'agit d'introduire délibérément dans le milieu colonisé des prédateurs naturels, des pathogènes ou des substances synthétisées naturellement qui affectent significativement la survie des populations d'EEE. Les organismes introduits, dans la mesure du possible, ne doivent pas pouvoir se reproduire dans le milieu envahi, ce qui nécessite une constante réintroduction des individus pour assurer une lutte pérenne (Manné 2017). Dans les grands lacs nord-américains, *N. melanostomus* est prédaté par l'achigan à petite bouche, le doré jaune, le brochet ou la perche commune, et ces genres sont également présents en France (Black Bass, Sandre, Brochet, Perche, silure, truite). Ainsi les prédateurs naturels du gobie à tache noire étant déjà présents, le contrôle biologique par introduction de prédateurs pourrait être envisageable dans nos milieux lacustres, avec tout de même le risque de déséquilibrer le milieu. Un autre mode de contrôle biologique a été testé sur le gobie à tache noire: le piège à fraie (Holmes et al. 2019). En reposant sur le ralentissement du développement de la population, cette méthode ne permet pas l'éradication totale de l'espèce, mais se révèle efficace pour limiter le taux d'accroissement des populations.

D'autres méthodes visant à limiter spatialement l'expansion du gobie à tache noire ou l'éradiquer peuvent être mises en place, comme le contrôle physique ou chimique. Bien souvent, ces méthodes sont utilisées lorsque les populations n'ont pas encore colonisé un milieu ou de manière à créer un fort

confinement des individus. Par exemple, une barrière électrique pour empêcher le gobie de rejoindre le bassin du Mississippi a été mise en place près de Chicago (Kornis et al. 2012). Cependant, ces méthodes sont souvent très peu sélectives, bloquant le passage de nombreuses autres espèces, et ne sont adaptées que dans des canaux ou rivières étroites.

Toutefois, des méthodes de piégeage acoustique du gobie à tache noire ont récemment été testées et ont révélé une bonne sélectivité vis-à-vis de l'espèce ciblée. En reposant sur les techniques de vocalisation du mâle reproducteur lors du gardiennage du nid, les pièges équipés de haut-parleurs capturent significativement plus de femelles et de mâles non reproducteurs du gobie que de poissons d'autres espèces (Isabella-Valenzi and Higgs 2016). Cependant, ces méthodes acoustiques ne semblent pas permettre de réduire significativement la taille des populations de gobies en milieu lacustre, et elles sont relativement difficiles à mettre en place en dehors des habitats littoraux, la portée des hauts parleurs dans l'eau étant faible (Voinin, 2022).

Un essai d'éradication chimique de *N. melanostomus* a été réalisé en traitant 5km d'une rivière à la roténone (Pefferlaw Brook, tributaire du lac Simcoe, Ontario), mais des captures dans le lac plusieurs mois après ont révélé l'inefficacité du traitement (Kornis et al. 2012). Ces modes de contrôle chimique sont très peu sélectifs pour les espèces visées, et leur utilisation peut avoir de graves conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème, d'autant plus en milieu lacustre, où les substances peuvent s'accumuler.

L'habitat optimum du gobie à tache noire étant constitué d'enrochements et de blocs, notamment pour sa reproduction, il est envisageable que toute action menant à la réduction de ce type d'habitat puisse permettre de réduire les densités de gobies à tache noire (Manné 2017).

Toutefois, des actions de restauration d'habitats, tels que les berges, se révèlent favorables à l'expansion du gobie à tache noire. En effet, d'après des études réalisées sur le Rhin (Staentzel et al. 2019), la restauration des berges provoque une amélioration et une diversification des habitats et des formes fluviales, entraînant un fort succès de l'invasion par les populations de gobies à tache noire. Les méso-habitats (habitat de taille moyenne) étant favorisés, cela crée une nouvelle niche favorable à *N. melanostomus* et aux communautés d'invertébrés benthiques. Très opportuniste en termes de conditions environnementales et régime alimentaire, le gobie à tache noire semble être favorisé par la restauration hydromorphologique, ce qui se révèle être un moteur de sa colonisation.

Les méthodes de contrôle ou d'éradication de l'espèce étant peu efficaces, les efforts devraient se concentrer sur la prévention pour lutter contre la prolifération du gobie à tache noire dans les plans d'eau français, et voici des moyens de prévention qui pourraient être appliqués :

- Plan national d'action en France : La France a lancé son premier plan d'action pour prévenir l'introduction et la propagation des espèces exotiques envahissantes. Ce plan, couvrant la période 2022-2030, vise à renforcer la coordination et la mobilisation des acteurs et à lutter contre ces espèces qui menacent la biodiversité. Il s'agit d'une initiative importante pour agir en amont et éviter la prolifération des EEE, et l'inscription du gobie à tache noire sur la liste française des EEE pourrait donc être déterminante pour la gestion de sa propagation en France (Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires 2022).
- Détection précoce : Mettre en place une surveillance accrue des lacs de manière proactive pour détecter rapidement toute nouvelle arrivée du gobie à tache noire dans un nouveau milieu. Parmi les méthodes de détection précoce des EEE les plus efficaces figure l'ADN environnemental (ADNe), méthode par laquelle la présence de l'espèce est détectée via un échantillon d'eau prélevé dans le milieu. Cette méthode a déjà été mise en place pour cibler le gobie à tache noire, et il a été montré que cette approche était plus sensible et efficace que la pêche ou le piégeage pour détecter la présence de cette espèce en lacs (Nevers et al. 2018; Przybyla-Kelly et al. 2023).
- Intervention rapide : En cas de mise en évidence d'une détection du gobie à tache noire dans un nouveau milieu, il faut mettre rapidement en place des mesures pour la contenir, l'éradiquer, la contrôler et éviter une sur-introduction. Dans ces cas, il peut être mis en place des mesures telles que la quarantaine, la suppression ciblée ou la gestion des populations.
- Éducation et sensibilisation : Informer le public, les pêcheurs, les plaisanciers et les riverains sur les risques liés aux espèces exotiques envahissantes et encourager les bonnes pratiques pour éviter leur propagation.

- Nettoyage des embarcations et du matériel : Lors des activités de pêche et de loisir, mettre en place des arrêtés pour permettre l'inspecter et le nettoyer des bateaux, des engins et de tout autre équipement pour éviter de transporter involontaire du gobie à tache noire d'un lac à un autre.

V. Références bibliographiques

- Azour F, Deurs M, Behrens J, et al (2015) Invasion rate and population characteristics of the round goby *Neogobius melanostomus*: Effects of density and invasion history. *Aquatic Biology* 24:41–52. <https://doi.org/10.3354/ab00634>
- Balshine S, Verma A, Chant V, Theysmeyer T (2005) Competitive Interactions between Round Gobies and Logperch. *Journal of Great Lakes Research* 31:68–77. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(05\)70238-0](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(05)70238-0)
- Benoit O (2012) CONTRÔLE DES ESPÈCES AQUATIQUES ENVAHISSANTES DU QUÉBEC : LE CAS DU GOBIE À TACHES NOIRES (*NEOGOBIUS MELANOSTOMUS*) AU LAC SAINT-PIERRE
- Bergstrom MA, Mensinger AF (2009) Interspecific Resource Competition between the Invasive Round Goby and Three Native Species: Logperch, Slimy Sculpin, and Spoonhead Sculpin. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:1009–1017. <https://doi.org/10.1577/T08-095.1>
- Brodeur P, Reyjol Y, Mingelbier M (2011) Prédation du gobie à taches noires par les poissons du Saint-Laurent : contrôle potentiel d'une espèce exotique ? *Le naturaliste canadien*
- Bunnell DB, Johnson TB, Knight CT (2005) The impact of introduced round gobies (*Neogobius melanostomus*) on phosphorus cycling in central Lake Erie. *Can J Fish Aquat Sci* 62:15–29. <https://doi.org/10.1139/f04-172>
- Cerwenka AF, Brandner J, Dashinov D, Geist J (2023) Small but Mighty: The Round Goby (*Neogobius melanostomus*) as a Model Species of Biological Invasions. *Diversity* 15:528. <https://doi.org/10.3390/d15040528>
- Cerwenka AF, Pagnotta A, Böker C, et al (2017) Little association of biological trait values with environmental variables in invasive alien round goby (*Neogobius melanostomus*). *Ecol Evol* 7:4076–4085. <https://doi.org/10.1002/ece3.2942>
- Charlebois PM, Corkum LD, Jude DJ, Knight C (2001) The Round Goby (*Neogobius melanostomus*) Invasion: Current Research and Future Needs. *Journal of Great Lakes Research* 27:263–266. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(01\)70641-7](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(01)70641-7)
- Charlebois PM, Marsden JE, Goettel RG, et al (1997) The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas): a review of European and North American literature. the Illinois-Indiana Sea Grant Program and Illinois History Survey ANHSSpecial Publication 76
- Chotkowski MA, Ellen Marsden J (1999) Round Goby and Mottled Sculpin Predation on Lake Trout Eggs and Fry: Field Predictions from Laboratory Experiments. *Journal of Great Lakes Research* 25:26–35. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(99\)70714-8](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(99)70714-8)
- Clark J (2007) Round Goby (*Neogobius melanostomus*) Mussel Predation. University of Michigan Biological Station
- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, Maclsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7:721–733. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00616.x>

- Corkum LD, Sapota MR, Skora KE (2004) The Round Goby, *Neogobius melanostomus*, a Fish Invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biological Invasions* 6:173–181. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022136.43502.db>
- Corolla J-P, Kupfer M (2019) *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814). DORIS
- Coughlan NE, Dickey JWE, Dick JTA, et al (2022) When worlds collide: Invader-driven benthic habitat complexity alters predatory impacts of invasive and native predatory fishes. *Science of The Total Environment* 843:156876. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156876>
- Dubs DOL, Corkum LD (1996) Behavioral Interactions Between Round Gobies (*Neogobius melanostomus*) and Mottled Sculpins (*Cottus bairdi*). *Journal of Great Lakes Research* 22:838–844. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(96\)71005-5](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(96)71005-5)
- Ellis S, Macisaac HJ (2009) Salinity tolerance of Great Lakes invaders. *Freshwater Biology* 54:77–89. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02098.x>
- Essian DA, Chipault JG, Lafrancois BM, Leonard JBK (2016) Gut content analysis of Lake Michigan waterbirds in years with avian botulism type E mortality, 2010–2012. *Journal of Great Lakes Research* 42:1118–1128. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2016.07.027>
- Flink H, Behrens JW, Svensson PA (2017) Consequences of eye fluke infection on anti-predator behaviours in invasive round gobies in Kalmar Sound. *Parasitol Res* 116:1653–1663. <https://doi.org/10.1007/s00436-017-5439-5>
- Gendron AD, Marcogliese DJ, Thomas M (2012) Invasive species are less parasitized than native competitors, but for how long? The case of the round goby in the Great Lakes-St. Lawrence Basin. *Biol Invasions* 14:367–384. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0083-y>
- Hayden TA, Miner JG (2009) Rapid dispersal and establishment of a benthic Ponto-Caspian goby in Lake Erie: diel vertical migration of early juvenile round goby. *Biol Invasions* 11:1767–1776. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9356-5>
- Hensler SR, Jude DJ (2007) Diel Vertical Migration of Round Goby Larvae in the Great Lakes. *Journal of Great Lakes Research* 33:295–302. [https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2007\)33\[295:DVMORG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2007)33[295:DVMORG]2.0.CO;2)
- Hirsch PE, N'Guyen A, Adrian-Kalchhauser I, Burkhardt-Holm P (2016) What do we really know about the impacts of one of the 100 worst invaders in Europe? A reality check. *Ambio* 45:267–279. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0718-9>
- Holmes M, Kotta J, Persson A, Sahlin U (2019) Marine protected areas modulate habitat suitability of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 229:106380. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106380>
- Houston BE, Rooke AC, Brownscombe JW, Fox MG (2014) Overwinter survival, energy storage and reproductive allocation in the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) from a river system. *Ecology of Freshwater Fish* 23:224–233. <https://doi.org/10.1111/eff.12071>
- Isabella-Valenzi L, Higgs DM (2013) Sex- and state-dependent attraction of round gobies, *Neogobius melanostomus*, to conspecific calls. *Behav* 150:1509–1530. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003107>
- Isabella-Valenzi L, Higgs DM (2016) Development of an acoustic trap for potential round goby (*Neogobius melanostomus*) management. *Journal of Great Lakes Research* 42:904–909. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2016.05.004>
- Janáč M, Roche K, Šlapanský L, et al (2018) Long-term monitoring of native bullhead and invasive gobiids in the Danubian rip-rap zone. *Hydrobiologia* 807:263–275. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3398-6>

- Janssen J, Jude DJ (2001) Recruitment Failure of Mottled Sculpin *Cottus bairdi* in Calumet Harbor, Southern Lake Michigan, Induced by the Newly Introduced Round Goby *Neogobius melanostomus*. *Journal of Great Lakes Research* 27:319–328. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(01\)70647-8](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(01)70647-8)
- Johnson TB, Bunnell DB, Knight CT (2005) A Potential New Energy Pathway in Central Lake Erie: the Round Goby Connection. *Journal of Great Lakes Research* 31:238–251. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(05\)70317-8](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(05)70317-8)
- Jurajda P, Vřetičková L, Švecová H, et al (2020) Trophic mercury biomagnification patterns in two European rivers following introduction of invasive round gobies (*Neogobius melanostomus*). *Limnologica* 84:125817. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2020.125817>
- Jůza T, Zemanová J, Tušer M, et al (2016) Pelagic occurrence and diet of invasive round goby *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii, Gobiidae) juveniles in deep well-mixed European reservoirs. *Hydrobiologia* 768:197–209. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2548-y>
- Karsiotis SI, Pierce LR, Brown JE, Stepien CA (2012) Salinity tolerance of the invasive round goby: Experimental implications for seawater ballast exchange and spread to North American estuaries. *Journal of Great Lakes Research* 38:121–128. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2011.12.010>
- Kipp R, Ricciardi A (2012) Impacts of the Eurasian round goby (*Neogobius melanostomus*) on benthic communities in the upper St. Lawrence River. *Can J Fish Aquat Sci* 69:469–486. <https://doi.org/10.1139/f2011-139>
- Kornis MS, Mercado-Silva N, Vander Zanden MJ (2012) Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *Journal of Fish Biology* 80:235–285. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03157.x>
- Kvach Y, Stepien CA (2008) Metazoan Parasites of Introduced Round and Tubenose Gobies in the Great Lakes: Support for the “Enemy Release Hypothesis.” *Journal of Great Lakes Research* 34:23–35. [https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2008\)34\[23:MPOIRA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2008)34[23:MPOIRA]2.0.CO;2)
- Kwon T-D, Fisher SW, Kim GW, et al (2006) Trophic transfer and biotransformation of polychlorinated biphenyls in zebra mussel, round goby, and smallmouth bass in Lake Erie, USA. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25:1068–1078. <https://doi.org/10.1897/05-180R.1>
- Lederer AM, Janssen J, Reed T, Wolf A (2008) Impacts of the Introduced Round Goby (*Apollonia melanostoma*) on Dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) and on Macroinvertebrate Community between 2003 and 2006 in the Littoral Zone of Green Bay, Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 34:690–697. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(08\)71611-3](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(08)71611-3)
- Lee VA, Johnson TB (2005) Development of a Bioenergetics Model for the Round Goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research* 31:125–134. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(05\)70244-6](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(05)70244-6)
- MacInnis AJ, Corkum LD (2000) Fecundity and Reproductive Season of the Round Goby *Neogobius melanostomus* in the Upper Detroit River. *Transactions of the American Fisheries Society* 129:136–144. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2000\)129<0136:FARSOT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2000)129<0136:FARSOT>2.0.CO;2)
- Manné S (2017) Les gobies d’origine Ponto-Caspienne en France :détermination, biologie-cologie, répartition,expansion, impact écologique et élémentsde gestion. Synthèse des connaissances 10 ans aprèsles premières observations dans les rivières du nord-est de la France. Agence Française pour la Biodiversité
- Marentette JR, Fitzpatrick JL, Berger RG, Balshine S (2009) Multiple male reproductive morphs in the invasive round goby (*Apollonia melanostoma*). *Journal of Great Lakes Research* 35:302–308. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2009.01.009>

- McCallum ES, Bose APH, Lobban N, et al (2019) Alternative reproductive tactics, an overlooked source of life history variation in the invasive round goby. *Can J Fish Aquat Sci* 76:1562–1570. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0340>
- Meunier B, Yavno S, Ahmed S, Corkum LD (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* 35:608–612. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2009.08.012>
- Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires (2022) Lancement du plan d'action pour prévenir l'introduction et la propagation des espèces exotiques envahissantes. <https://www.ecologie.gouv.fr/lancement-du-plan-daction-prevenir-lintroduction-et-propagation-des-especes-exotiques-envahissantes>. Accessed 15 Oct 2023
- Morissette O (2018) Spatio-temporal changes in littoral fish community structure along the St. Lawrence River (Québec, Canada) following round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion. *AI* 13:501–512. <https://doi.org/10.3391/ai.2018.13.4.08>
- Moskal'kova KI (1996) Moskal'kova, K. I. (1996). Ecological and morphophysiological characteristics of the round goby *Neogobius melanostomus* underlying the species range expansion under conditions of anthropogenic pollution. *Voprosy Ikhtiologii* 615–621
- Nevers MB, Byappanahalli MN, Morris CC, et al (2018) Environmental DNA (eDNA): A tool for quantifying the abundant but elusive round goby (*Neogobius melanostomus*). *PLoS ONE* 13:e0191720. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191720>
- Ojaveer H, Galil B, Lehtiniemi M, et al (2015) Twenty five years of invasion: management of the round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea. *MBI* 6:329–339. <https://doi.org/10.3391/mbi.2015.6.4.02>
- Ojaveer H, Turovski A, Nõomaa K (2020) Parasite infection of the non-indigenous round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Baltic Sea. *AI* 15:160–176. <https://doi.org/10.3391/ai.2020.15.1.11>
- Patzner RA (ed) (2011) *The biology of gobies*, 1st ed. Science Publishers ; Distributed by CRC Press, Enfield, NH : Boca Raton, FL
- Przybyla-Kelly KJ, Spoljaric AM, Nevers MB (2023) Round Goby Detection in Lakes Huron and Michigan—An Evaluation of eDNA and Fish Catches. *Fishes* 8:41. <https://doi.org/10.3390/fishes8010041>
- Ray WJ, Corkum LD (2001) Habitat and Site Affinity of the Round Goby. *Journal of Great Lakes Research* 27:329–334. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(01\)70648-X](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(01)70648-X)
- Roje S, Richter L, Worischka S, et al (2021) Round goby versus marbled crayfish: alien invasive predators and competitors. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 18. <https://doi.org/10.1051/kmae/2021019>
- Sapota MR (2004) The round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Gulf of Gdańsk — a species introduction into the Baltic Sea. In: Kautsky H, Snoeijs P (eds) *Biology of the Baltic Sea*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 219–224
- Schaeffer JS, Bowen A, Thomas M, et al (2005) Invasion History, Proliferation, and Offshore Diet of the Round Goby *Neogobius melanostomus* in Western Lake Huron, USA. *Journal of Great Lakes Research* 31:414–425. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(05\)70273-2](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(05)70273-2)
- Schindler DE, Knapp RA, Leavitt PR (2001) Alteration of Nutrient Cycles and Algal Production Resulting from Fish Introductions into Mountain Lakes. *Ecosystems* 4:308–321
- Schrandt M, Stone L, Klimek B, et al (2016) A laboratory study of potential effects of the invasive round goby on nearshore fauna of the Baltic Sea. *AI* 11:327–335.

<https://doi.org/10.3391/ai.2016.11.3.10>

Staentzel C, Combroux I, Barillier A, et al (2019) Effects of a river restoration project along the Old Rhine River (France-Germany): Response of macroinvertebrate communities. *Ecological Engineering* 127:114–124. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.10.024>

Turschak B, Bunnell D, Czesny S, et al (2014) Nearshore energy subsidies support Lake Michigan fishes and invertebrates following major changes in food web structure. *Ecology* 95:1243–52. <https://doi.org/10.1890/13-0329.1>

Van Kessel N, Dorenbosch M, Kranenbarg J, et al (2016) Invasive Ponto-Caspian gobies rapidly reduce the abundance of protected native bullhead. *AI* 11:179–188. <https://doi.org/10.3391/ai.2016.11.2.07>

Walters AW, Barnes RT, Post DM (2009) Anadromous alewives (*Alosa pseudoharengus*) contribute marine-derived nutrients to coastal stream food webs. *Can J Fish Aquat Sci* 66:439–448. <https://doi.org/10.1139/F09-008>

Wandzel T (2000) The fecundity and reproduction of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811) in the Puck Bay (Baltic Sea). *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 4351