



**Suivi de la reproduction du poisson-lion (*Pterois* sp.) en
Martinique**

MÉMOIRE PRÉSENTÉ

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

©NICOLAS VACHON

Juin 2024

Composition du jury :

David Deslauriers, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Céline Audet, directrice de recherche, Université du Québec à Rimouski

Benjamin de Montgolfier, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Fabrice Teletchea, examinateur externe, Université de Lorraine

Dépôt initial le 3 avril 2024

Dépôt final le 17 juin 2024

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à te remercier, Céline, pour m'avoir dirigé dans ce projet. Jamais je n'aurais espéré avoir une mentore aussi engagée, passionnée et bienveillante. Sous ta direction, j'ai appris énormément et me suis développé en tant que scientifique. Je suis excessivement fier de ce que j'ai accompli, après les efforts immenses que j'ai déployés, et derrière lesquels tu m'as supporté du début à la fin.

Benjamin, tu m'as initié à la recherche au baccalauréat et accompagné jusqu'à la maîtrise. Merci pour tes conseils, ta patience et ton expertise, j'ai été extrêmement choyé d'avoir bénéficié de ton appui durant ces dernières années.

J'aimerais spécialement exprimer ma gratitude envers toute l'équipe d'Aquasearch, ainsi que toutes les autres personnes qui ont participé au projet poisson-lion en Martinique. Vous avez réellement fait le gros du boulot et sans vous je n'aurais jamais eu l'occasion de prendre part à ce projet aussi important et stimulant.

Je souhaite remercier toutes les personnes que j'ai côtoyées au sein du laboratoire Audet : Ghizlane Banousse, Nina Bellenger, Baptiste Brunet, Virginie Chalifoux, Émilie Leblond, Maria Angelica Martinez-Silva, et Julie Viana. Vous avez chacun·e·s eu influencé positivement mon cheminement à l'ISMER. J'aimerais aussi remercier les professeurs, techniciens, ressources humaines et tou·te·s les employé·e·s de l'ISMER qui m'ont énormément aidé durant mon parcours.

Je remercie également la préfecture de la Martinique, le CRSNG, l'Office de l'eau de la Martinique et le Parc naturel marin de la Martinique de m'avoir soutenu financièrement et donné l'opportunité de réaliser ce projet. Un merci spécial à Ressources aquatiques Québec dont le soutien financier m'a permis de présenter mon projet lors d'un congrès au American Fisheries Society au Michigan.

Merci à toustes mes ami·e·s rimouskois·e·s, Pitpit, Fred, Amé, Daph, Isa, Luis et innombrables belles personnes que j'ai côtoyées durant mon parcours à Rimouski, sans

lesquel·le·s la vie n'aurait pas été aussi belle au Bas-Saint-Laurent.

Merci à mes parents, mes frères mes grand-mères et toute ma famille de m'avoir accompagné et encouragé durant ces deux dernières années. Votre soutien indéfectible, vos conseils et encouragements ont réellement fait la différence dans l'aboutissement de ce projet.

Enfin, j'aimerais remercier ma copine, Mélodie, de m'avoir encouragé et appuyé dans mes ambitions, et ce, malgré la distance. Tu as été ma source d'inspiration et je ne peux exprimer toute la gratitude que je ressens pour tout ce que tu as fait pour moi.

RÉSUMÉ

Le poisson-lion (*Pterois* sp.) est un poisson marin envahissant qui a été introduit dans l'Atlantique Ouest au milieu des années 1980. La colonisation de l'écosystème par cette espèce cause des dégâts importants sur les communautés de poissons et les écosystèmes récifaux. Les efforts de contrôle mis en place pour atténuer les effets de l'invasion dépendent de la dynamique de population et de la reproduction du poisson-lion, mais ces paramètres varient en fonction du lieu d'étude et des conditions environnementales. L'objectif de cette étude était de décrire le cycle de reproduction du poisson-lion en Martinique en étudiant les variations annuelles de l'indice gonado-somatique (IGS), de la maturation des gonades ainsi que des concentrations de stéroïdes sexuels, ces dernières n'ayant jamais été rapportées chez cette espèce. Il était attendu que le poisson-lion puisse se reproduire toute l'année, sans saisonnalité dans la reproduction. À cette fin, les poissons-lions ont été échantillonnés sur une période de 15 mois, en mai et juillet 2021 et de septembre 2021 à septembre 2022 sur la côte ouest de la Martinique, capturant 453 poissons dont la taille variait entre 7,5 et 42,3 cm. Nos observations histologiques indiquent la présence de mâles et de femelles sexuellement matures tout au long de l'année. Les concentrations en stéroïdes sexuels et les mesures d'IGS des mâles et des femelles étaient suffisamment élevées pour attester la présence de maturation sexuelle toute l'année. Nous n'avons pas observé de saisonnalité dans les concentrations de stéroïdes sexuels, mais l'IGS des femelles indiquerait qu'un effort reproductif plus important serait déployé vers la fin du printemps. Cette étude permet d'acquérir des renseignements importants sur la dynamique de population du poisson-lion en Martinique qui seront également essentiels dans les stratégies de gestion de cette espèce envahissante.

Mots clés : poisson-lion, espèce envahissante, reproduction

ABSTRACT

The lionfish species complex (*Pterois* sp.) are invasive marine fishes that were introduced into the western Atlantic in the mid 1980s. The colonization of ecosystems by lionfish causes significant damage to fish communities and reef ecosystems. Management efforts to attenuate the invasion effects depend on the population dynamics and reproduction of the lionfish, but these parameters vary depending on the study location and environmental conditions. The objective of this study was to describe the lionfishes' reproduction cycle in Martinique by studying annual variations in gonadosomatic index (GSI), gonad maturation, and concentrations of sex steroids, the latter of which have never been reported for this species complex. It was expected that lionfish could reproduce year-round, with no seasonality. Lionfish were sampled over 15 months, from May and July 2021 and from September 2021 to September 2022, on the west coast of Martinique. We captured 453 fish ranging from 7.5 to 42.3 cm. Histological observations indicated the presence of sexually mature males and females throughout the year, and we found that concentrations of sex steroids and GSI for both sexes were high enough to allow year-round sexual maturation. There were no seasonal differences in sex steroid concentrations, but GSI in females indicated that a greater reproductive effort may occur towards the end of spring. This study provides important insights into the population dynamics of lionfish in Martinique, which is essential for developing management strategies for this invasive species complex.

Keywords : lionfish, invasive species, reproduction

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iv
RÉSUMÉ	vi
ABSTRACT	vii
TABLE DES MATIÈRES	viii
LISTE DES TABLEAUX	x
LISTE DES FIGURES	xi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Le transport international d'espèces invasives.....	1
1.2 Les espèces exotiques envahissantes	1
1.3 Le poisson-lion	2
1.3.1 Description et traits de vie	2
1.3.2 Problématique	6
1.3.3 Le poisson-lion en Martinique	8
1.4 L'étude de la reproduction comme base de la gestion	8
1.5 Objectifs et hypothèses	11
CHAPITRE 1	
MONITORING THE REPRODUCTIVE CYCLE OF THE INVASIVE LIONFISH (<i>PTEROIS</i> SP.) IN MARTINIQUE.....	12
2.1 Introduction	12
2.2 Material and methods	14
2.2.1 Fish capture and sampling	14
2.2.2 Histology	16
2.2.3 Hormone analysis	19
2.2.4 Data analysis.....	19
2.3 Results	20

2.3.1	Females.....	20
2.3.2	Males	24
2.4	Discussion	26
2.4.1	Reproductive characteristics	26
2.4.2	Spawning	30
2.4.3	Lionfish management.....	31
	DISCUSSION GÉNÉRALE.....	32
	CONCLUSION	36
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	37
	LISTE DES SITES WEB CONSULTÉS.....	53
	ANNEXES	55
	Annexe I. Températures mensuelles des eaux littorales en Martinique	55

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Captures of lionfish	15
-------------------------------------	----

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Poisson-lion	3
Figure 2. Localisation de la Martinique et des sites d'échantillonnage.....	9
Figure 3. Development stages in female lionfish ovary	17
Figure 4. Development stages in male lionfish testes.....	18
Figure 5. Variations in the gonado-somatic index in females over the year	20
Figure 6. Gonado-somatic index relative to size in females	21
Figure 7. Sexual maturity stages relative to size in females	22
Figure 8. Plasma testosterone concentration relative to size in females	23
Figure 9. Plasma testosterone concentration in 20-30 cm females.....	23
Figure 10. Sexual maturity stages relative to size in males	24
Figure 11. Plasma 11-keto testosterone concentration relative to size in males	25
Figure 12. Gonades d'un poisson-lion hermaphrodite.....	33

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

11-KT	11-keto testosterone (11-cétotestostérone)
CA	Cortical alveolar oocyte (Ovocyte alvéolaire cortical)
E2	17 β -estradiol
FSH	Follicle stimulating hormone (Hormone folliculostimulante)
GSI	Gonadosomatic index
IGS	Indice gonado-somatique
LH	Luteinizing hormone (Hormone lutéinisante)
MPA	Marine protected area (Aire marine protégée)
OMMM	Observatoire du Milieu Marin Martiniquais
PG	Primary growth (Croissance primaire)
POF	Postovulatory follicle complex (Complexe folliculaire posovulatoire)
SC1	Primary spermatocyte (Spermatocyte primaire)
SC2	Secondary spermatocyte (Spermatocyte secondaire)
SG1	Primary spermatogonia (Spermatogonie primaire)
SG2	Secondary spermatogonia (Spermatogonie secondaire)
ST	Spermatid (Spermatide)
SZ	Spermatozoa (Spermatozoïde)
T	Testosterone (Testostérone)
VTG1	Primary vitellogenic oocyte (Ovocyte vitellogène primaire)
VTG2	Secondary vitellogenic oocyte (Ovocyte vitellogène secondaire)
VTG3	Tertiary vitellogenic oocyte (Ovocyte vitellogène tertiaire)
WG	Gonad weight (Masse de la gonade)
WT	Fish weight (Masse du poisson)

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Le transport international d'espèces invasives

L'humain cherche constamment à améliorer sa qualité de vie en développant des méthodes qui lui permettront d'accéder à davantage de richesses. Parmi les révolutions qui ont eu lieu un peu plus récemment, la mondialisation a permis une accélération du flux des échanges internationaux et une augmentation de la production des biens. Bien que cela ait entraîné des conséquences sociales importantes à travers le monde, de nombreuses répercussions environnementales découlent également de la mondialisation (Perrings et al. 2005 ; Hulme 2009). La pollution en lien avec la production, le transport et la consommation des biens a drastiquement augmenté, les échanges internationaux ont également favorisé les invasions biologiques (Perrings et al. 2005). Le nombre d'espèces ainsi que le taux d'introduction d'espèces exotiques pourraient être expliqués par la magnitude des imports de marchandise d'un pays (Westphal et al. 2008). Certaines espèces introduites sont transportées délibérément pour en faire la culture ou l'élevage, comme des plantes horticoles ou des poissons destinés à l'aquaculture, mais d'autres sont transportées accidentellement dans les conteneurs de marchandise ou les eaux de ballast des bateaux, par exemple (Hulme 2009). Qu'elles soient transportées volontairement ou non, les espèces introduites ont le potentiel de devenir envahissantes (Hulme 2009).

1.2 Les espèces exotiques envahissantes

Plusieurs termes et définitions existent afin de catégoriser le statut des espèces. On désigne une espèce exotique lorsqu'elle colonise un milieu où elle n'était pas présente et duquel elle n'était pas native, la colonisation se faisant pratiquement toujours par l'intermédiaire direct ou indirect de l'être humain (Simberloff 2013). Une espèce envahissante a tendance à se répandre facilement, ce qui peut causer des enjeux, économiques, environnementaux ou de santé (Pimentel et al. 2005 ; Simberloff 2013). Ainsi,

une espèce exotique envahissante peut prospérer davantage dans le milieu envahi que dans l'habitat d'origine, puisqu'elle pourrait profiter d'une diminution de la compétition, de la prédation ou du parasitisme, ainsi que d'une augmentation de l'abondance des ressources alimentaires (Barker 2015).

1.3 Le poisson-lion

1.3.1 Description et traits de vie

Le poisson-lion (*Pterois sp.*) (Fig. 1) est un poisson marin de la famille des Scorpaenidae, originaire de l'océan Indopacifique (Schultz 1986). On considère le poisson-lion comme un complexe de deux espèces difficilement différenciables, *P. volitans* (Linnaeus, 1758), présent dans l'ouest de l'océan Pacifique et *P. miles* (Bennett, 1828) qui peuple l'océan Indien. Le poisson-lion est considéré comme l'une des plus grandes menaces à la biodiversité dans différents écosystèmes marins (Albins & Hixon 2013). Il a envahi à la fois la mer Méditerranée ainsi que l'océan Atlantique Ouest. Le premier poisson-lion recensé dans la mer Méditerranée a été observé en 1991 au large d'Israël (Golani & Sonin 1992). Il a ensuite fallu attendre jusqu'en 2012 avant qu'une seconde observation soit rapportée, qui a été suivie d'observations régulières. Présentement établi dans l'est de la mer Méditerranée, le poisson-lion serait en pleine période de colonisation de la partie nord et ouest de la Méditerranée (Savva et al. 2020). L'espèce colonisatrice serait *P. miles*, présent dans la mer Rouge, qui aurait atteint la mer Méditerranée *via* le canal de Suez (Kletou et al. 2016 ; Bottacini et al. 2023). Dans l'Atlantique Ouest, le poisson-lion a été observé pour la première fois en 1985 en Floride (Schofield 2009). On estime que l'introduction de cette espèce envahissante serait liée à la pratique de l'aquariophilie (Whitfield et al. 2002 ; Semmens et al. 2004), étant donné que c'est une espèce très prisée pour cette activité (Teletchea 2016) et qu'une remise en liberté accidentelle a été documentée en Floride en 1992 à la suite d'un ouragan (Courtenay 1995 ; Whitfield et al. 2002). L'Atlantique Ouest serait présentement colonisé par le poisson-lion de l'état du Rhode Island aux États-Unis (Hixon et al. 2016) jusqu'au Brésil (Soares et al. 2023). La dispersion du poisson-lion aurait

notamment été favorisée par les courants marins ainsi que des épisodes de tempêtes tropicales (Freshwater et al. 2009 ; Morris 2009 ; Ahrenholz & Morris 2010 ; Smith et al. 2017).



Fig. 1. Poisson-lion. © Aquasearch

Pour expliquer la capacité à coloniser un territoire aussi vaste, le poisson-lion doit être en mesure de s'adapter à une large gamme de conditions environnementales. Les basses températures des régions plus au nord de l'Atlantique Ouest semblent limiter son expansion. La température létale minimale pour cette espèce est de 10,7°C et il cesserait de s'alimenter en dessous de 15,3°C (Kimball et al. 2004). L'échelle de températures préférentielles du poisson-lion se situerait entre 27,7°C et 29,7°C (Barker 2015) alors que la température optimale d'alimentation serait 29,1°C (Cerino et al. 2013). Selon Barker et collaborateurs (2018), le poisson-lion serait plus apte à tolérer des fluctuations de température que d'autres poissons strictement récifaux. Le poisson-lion tolère également une grande variation des conditions de salinité et peut survivre autant à de larges fluctuations journalières de salinité qu'à de brèves expositions à une salinité d'environ 1‰ (Jud et al. 2015). Il peut également

tolérer pendant quelques jours une exposition à une salinité de 5‰ (Schofield et al. 2015). Par contre, une exposition prolongée à une salinité de 10‰ pendant plus de deux mois peut affecter négativement la croissance du poisson-lion en conditions de ressources alimentaires limitées (Trehern 2019). Cela peut également réduire le taux métabolique maximal, la consommation maximale de nourriture et prolonger le temps de digestion, restreignant potentiellement la croissance de la population dans des milieux peu salins (Trehern 2019).

Grâce à ces traits, le poisson-lion peut occuper une grande variété d'habitats. Dans les milieux natifs et envahis, il peut notamment occuper des récifs coralliens, rocheux, et artificiels, des pentes sablonneuses, des herbiers, des mangroves ou des estuaires (Barbour et al. 2010 ; Claydon et al. 2012 ; Kulbicki et al. 2012 ; Cure et al. 2014). Cependant, les habitats peuvent être utilisés différemment et préférentiellement. Par exemple, les poissons-lions seraient généralement de plus petite taille dans les herbiers marins que dans les habitats récifaux (Biggs & Olden 2011). Les poissons-lions coloniseraient d'abord les habitats peu profonds avant les récifs profonds où ils seraient plus gros et plus abondants (Claydon et al. 2012). Bien que le poisson-lion soit présent à des densités plus grandes entre 30 et 60 m dans les milieux envahis (Andradi-Brown 2019), il peut être présent à des profondeurs allant jusqu'à 300 m (Gress et al. 2017 ; Andradi-Brown 2019). Les tailles et les densités de poissons-lions dans les environnements envahis sont significativement plus grandes que dans les milieux natifs (Green & Côté 2008 ; Morris & Whitfield 2009 ; Darling et al. 2011 ; Kulbicki et al. 2012 ; Cure et al. 2014). Par contre, Darling et collaborateurs (2011) ont montré que la densité de poisson-lion dans les milieux envahis était similaire à celle des milieux natifs lorsque la densité combinée des cinq espèces de Scorpaenidae natifs (genres *Pterois* et *Dendrochirus*) était comparée à celle du poisson-lion envahissant (moyenne de ~ 100 individus ha^{-1}). Cependant, certaines études ont rapporté des densités moyennes de poisson-lion excessivement élevées dans les habitats envahis, de près de 4000 individus par hectare (Dahl & Patterson III 2014 ; Benkwitt

2016). L'abondance du poisson-lion pourrait notamment être expliquée par une absence de contrôle par des prédateurs potentiels (del Río et al. 2023). Bien qu'il ait été rapporté que les mérours natifs de l'Atlantique Ouest puissent se nourrir de poisson-lion (Maljković et al. 2008), d'autres études ont montré que sa prédation par le mérour était rare, voire inexistante (Côté & Smith 2018 ; Smith & Côté 2021) et que la présence de prédateurs potentiels n'avait pas d'influence sur l'abondance du poisson-lion (Hackerott et al. 2013 ; Dahl & Patterson III 2014).

Le généralisme alimentaire est une autre caractéristique contribuant au succès envahisseur du poisson-lion. En effet, le poisson-lion est un mésoprédateur opportuniste et généraliste (Peake et al. 2018). La composition de l'alimentation du poisson-lion passe d'une diète dominée par les crevettes à une diète dominée par les poissons avec l'augmentation de la taille corporelle de celui-ci (Morris & Akins 2009 ; Peake et al. 2018 ; Sancho et al. 2018). La nature cryptique du poisson-lion lui donnerait un avantage pour la capture des proies, puisque certaines d'entre elles n'expriment pas de comportement défensif lorsqu'elles sont exposées au poisson-lion (Lönngstedt & McCormick 2013). L'efficacité de la prédation du poisson-lion serait également due à la naïveté des proies face à ce prédateur. L'étude de Black et collaborateurs (2014) a révélé que certaines proies échouent à réagir au poisson-lion lors de la parade nuptiale, alors que Anton et collaborateurs (2016) ont montré que plusieurs espèces de proies dans l'Atlantique Ouest tendent à laisser le poisson-lion s'approcher davantage que dans le Pacifique. Ainsi, bien que le poisson-lion passe autant de temps à chasser et exprime un succès de capture similaire entre les milieux envahis et natifs (Cure et al. 2012), la biomasse de proies ingérées est supérieure dans les milieux envahis que natifs (Green et al. 2011 ; Cure et al. 2012).

Les caractéristiques reproductives du poisson-lion contribuent également à son succès envahisseur. Ce poisson se reproduit de manière asynchrone, par pontes fractionnées indéterminées (Morris et al. 2011). Ses ovaires sont spécialisés dans la

formation d'une masse flottante d'œufs gélatineux (Koya & Muñoz 2007) qui est libérée à la surface de l'eau pour être ensuite fécondée par les mâles (Fishelson 1975). Le poisson-lion possède la capacité d'avoir de longues saisons de reproduction, pouvant se reproduire toute l'année (Morris 2009). Cependant, la durée de la période reproductive peut être contrainte par les variables environnementales, comme la température de l'eau (Fogg et al. 2015, 2017 ; Eddy et al. 2019). Durant cette période, les femelles auraient la capacité de pondre tous les 2 à 4 jours (Morris 2009 ; Fogg et al. 2015, 2017 ; Gardner et al. 2015), pour un nombre annuel d'œufs pondus totalisant environ 2,3 millions (Morris 2009 ; Fogg et al. 2017). Le nombre d'œufs par événement de ponte pourrait varier entre 1800 et 41 945, ce qui serait comparable à d'autres poissons pondant des masses d'œufs gélatineux flottants (Gardner 2012 ; Gardner et al. 2015). Cependant, la quantité d'œufs par ponte est moins importante que chez d'autres gros poissons ovipares récifaux, comme *Mycteroperca microlepis* qui pond jusqu'à 865 295 œufs (Collins et al. 1998) et *Epinephelus morio* (Collins et al. 2002) qui pond jusqu'à 2,3 millions d'œufs (Morris 2009 ; Morris et al. 2011 ; Gardner et al. 2015). La matrice gélatineuse autour des œufs pourrait retenir le sperme et assurer leur fécondation, réduisant le besoin de produire un nombre important d'œufs (Muñoz et al. 2005 ; Muñoz 2010). L'apport régulier de nouveaux œufs combiné à la dispersion des œufs et des larves *via* les courants océaniques aurait facilité l'établissement du poisson-lion dans les milieux envahis (Freshwater et al. 2009 ; Ahrenholz & Morris 2010). Bien que la reproduction de ce poisson ait été sujette à de nombreuses études dans l'Atlantique Ouest, la saisonnalité de la reproduction du poisson-lion est inconnue dans leur environnement natif (Burford Reiskind et al. 2019).

1.3.2 Problématique

L'invasion du poisson-lion dans l'Atlantique Ouest est liée à de nombreux enjeux environnementaux, économiques et sociaux. Plusieurs études ont traité des impacts potentiels du poisson-lion sur les écosystèmes envahis. La prédation efficace du poisson-lion peut diminuer le recrutement des poissons récifaux, dont certains poissons

importants pour l'écosystème (poissons-perroquets, Scaridae) (Albins & Hixon 2008). Il pourrait également causer un changement dans l'assemblage de la communauté benthique en diminuant l'abondance de certains organismes, tels que les crevettes et les crabes (Layman et al. 2014). Le poisson-lion induit une diminution de l'abondance des petits poissons récifaux 2,5 fois plus importante qu'un prédateur natif de même taille et peut également causer une diminution de la richesse de ces espèces (Albins 2012). Des effets significatifs sur les communautés de poissons récifaux ont également été constatés, tels qu'une diminution de la densité des petits poissons (< 10 cm) (Green et al. 2012 ; Albins 2015 ; Malpica Cruz 2017). D'ailleurs, la diminution des poissons herbivores dans les environnements envahis par le poisson-lion peut entraîner une transition vers un écosystème dominé par la communauté algale, au détriment des coraux et des éponges (Lesser & Slattery 2011). La réduction des effectifs de proies potentielles pourrait avoir des implications indirectes sur les piscivores indigènes en compétition avec le poisson-lion, certains étant économiquement significatifs (Morris & Whitfield 2009 ; Albins 2015). De plus, le poisson-lion se nourrit de plusieurs espèces de poissons exploités par la pêche (*Lutjanus campechanus*, *Rhomboplites aurorubens*, *Paranthias furcifer*) (Valdez-Moreno et al. 2012 ; Eddy et al. 2016 ; Dahl et al. 2017), ce qui pourrait contribuer à la diminution du recrutement de ces poissons d'importance économique (Morris & Whitfield 2009). D'autre part, dans les régions envahies, les revenus liés au tourisme marin pourraient être compromis à cause d'un attrait touristique moins grand envers les écosystèmes qui ont été affectés par le poisson-lion (Malpica-Cruz et al. 2017). Le poisson-lion représente également une menace pour les humains, puisqu'il est muni de 17 à 18 épines venimeuses, dont le symptôme prédominant du venin est une douleur intense et persistante (Vetrano et al. 2002). De plus, le poisson-lion est présent dans les mêmes environnements qui attirent les touristes marins et ceux-ci peuvent s'approcher du poisson par curiosité ou par inadvertance (Norton & Norton 2021), ce qui augmente les risques d'envenimation et peuvent représenter un enjeu de santé majeur dans certaines régions (Resiere et al. 2016).

1.3.3 Le poisson-lion en Martinique

C'est en 2011 que le poisson-lion a été observé pour la première fois dans les eaux côtières de la Martinique (Fig. 2), à la Pointe de la Baleine aux Anses d'Arlet (14°31'08.12"N 61°05'51.09"W). La colonisation du poisson-lion dans les Petites Antilles s'est faite du nord vers le sud, ce qui veut dire que la Martinique était parmi les dernières îles des Petites Antilles à être colonisée. Trois ans après la première observation, le poisson-lion était bien établi en Martinique, c'est-à-dire que la densité de population du poisson était similaire à celle observée dans d'autres milieux envahis dans l'Atlantique Ouest (Trégarot et al. 2015). Des efforts de retrait du poisson-lion ont été mis en place par l'Observatoire du Milieu Marin Martiniquais (OMMM) en 2011, après la première observation de l'espèce envahissante. Malgré des efforts de retraits réguliers, la densité des populations de poisson-lion est restée stable et la population ne tend pas à être plus petite ou plus jeune (Trégarot & Maréchal 2014). Plus récemment, Valin et collaborateurs (2023) ont observé que les densités de population de poisson-lion restaient très élevées malgré des efforts de contrôle, ce qui pourrait être attribuable à sa forte capacité de recolonisation, car sa fidélité au site en Martinique serait moins importante que dans d'autres régions colonisées (Trégarot & Maréchal 2014).

1.4 L'étude de la reproduction comme base de la gestion

Les exemples d'espèces envahissantes sont très nombreux et les enjeux en lien avec celles-ci le sont davantage. Afin de remédier ou d'atténuer ces problèmes, une gestion adéquate des espèces envahissantes est cruciale. Cependant, chaque cas est unique et demande un plan de gestion unique et approprié. Chez les poissons, par exemple, l'étude de la reproduction d'une espèce envahissante peut s'avérer un outil pertinent afin de mettre en place des mesures de gestion adaptées (Nguyen et al. 2021). Une étude au niveau local s'avère également essentielle, étant donné que les facteurs environnementaux, changeant dans le temps et dans l'espace, peuvent affecter les traits de vie de l'espèce et mener à des variations écologiques intraspécifiques (Caselle et al. 2011 ; Sorensen 2021). Les

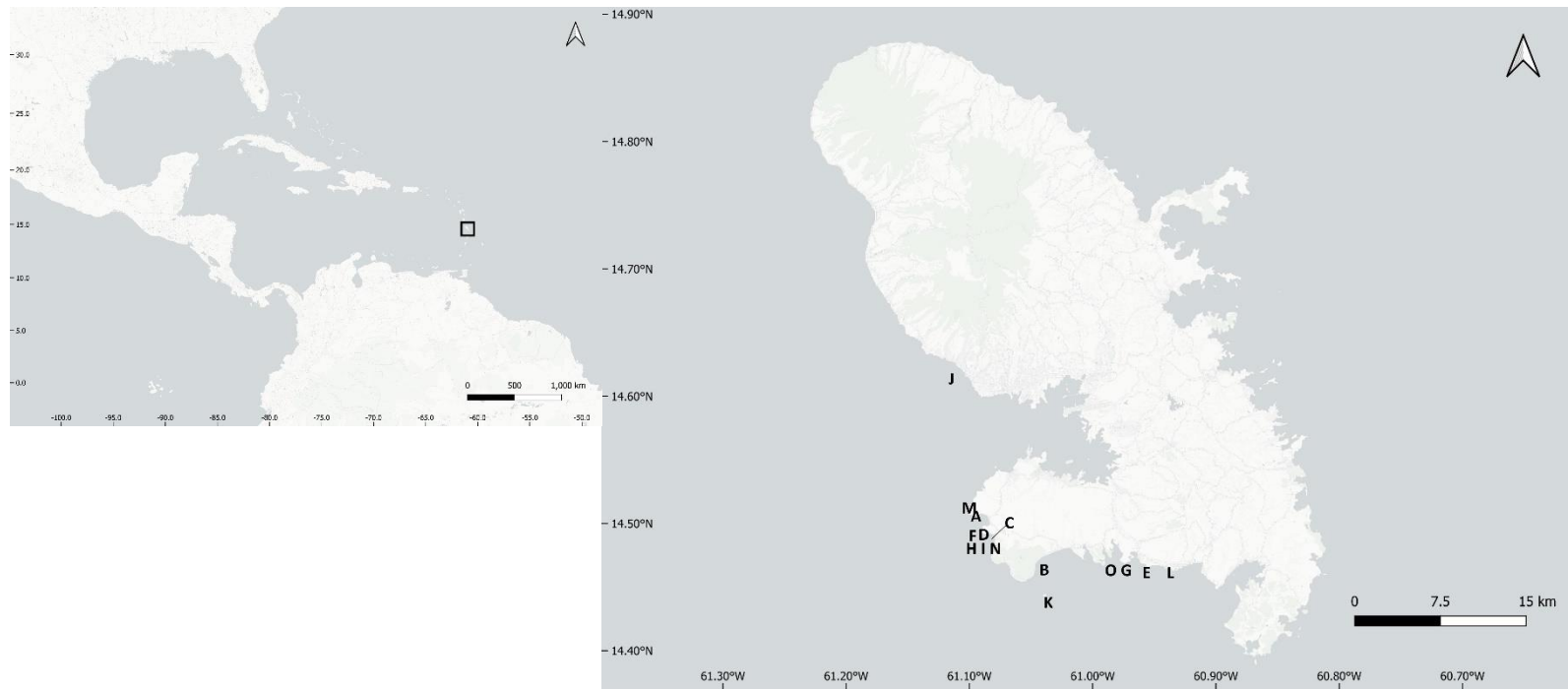


Fig. 2. Localisation de la Martinique et des sites d'échantillonnage. (A) Arbre mort; (B) L'Arche; (C) Coin perdu; (D) Petite Sirène; (E) Acropora; (F) Crique Abricot; (G) Trois-Rivières; (H) Grandes Jorasses; (I) Burgos; (J) Fond Boucher; (K) Rocher du Diamant; (L) Grande Kay; (M) Nahoon/Baleine; (N) Lézarde; (O) Corps de garde.

paramètres reproductifs sont essentiels à la compréhension de l'histoire de vie et la dynamique de population de ces espèces (King 2007 ; Sorensen 2021). Plusieurs modèles de gestion nécessitent l'intégration de ces paramètres afin de pouvoir faire des projections adéquates (Thompson et al. 2021). Aux Philippines, par exemple, la reproduction du poisson dulcicole envahissant *Chitala ornata* a été étudiée afin d'établir des périodes et des stratégies de contrôle afin d'assurer l'efficacité des efforts (Castro et al. 2018).

L'indice gonado-somatique (IGS) est obtenu en calculant le ratio du poids des gonades sur le poids corporel. C'est un paramètre simple à déterminer et qui est calculé rapidement sur un grand nombre d'individus. De ce fait, l'IGS est couramment utilisé afin de déterminer la période reproductive d'une population de poissons (Brewer et al. 2008). L'IGS assume la variation de la taille des gonades liée à l'allocation différentielle d'énergie durant la reproduction. Durant la période de reproduction, l'énergie allouée à la reproduction augmente afin de produire les gamètes, ce qui fait augmenter le poids des gonades, lequel diminue une fois la ponte effectuée (Gardner 2012).

L'analyse histologique des gonades permet d'observer le développement des gamètes, d'évaluer leur taille et d'estimer le stade de maturation des gonades. Il est ainsi possible de déterminer la stratégie reproductive (synchrone ou asynchrone, annuelle, multiple ou continue) et de décrire le cycle de reproduction des poissons (Rinchar & Kestemont 1996 ; Gardner 2012). L'histologie peut également être utile dans la détermination de la fécondité, afin de distinguer les femelles prêtes à pondre et celles qui ont déjà pondu. Il est également possible de déterminer la fécondité d'une femelle par méthode stéréométrique à l'aide de l'histologie (Murua et al. 2003). L'étude des hormones sexuelles peut également permettre d'obtenir diverses informations en lien avec la reproduction, telles que la période et la fréquence de la reproduction (Malison et al. 1994). En combinant les taux d'hormones sexuelles avec l'étude histologiques des gonades, il est possible de déterminer avec davantage de précision le développement reproducteur des poissons (Kumar et al. 2015). Chez les téléostéens, la testostérone (T), le 17 β -estradiol (E2) et la 11-cétotestosterone (11-KT) sont

parmi les stéroïdes sexuels les plus communs (Borg 1994 ; Kumar et al. 2021). La T, synthétisée à partir du cholestérol, est l'hormone précurseur du E2 et de la 11-KT. Chez les femelles, le E2 est sécrété par les gonades et stimule la prolifération des ovogonies ainsi que la vitellogenèse en régulant la synthèse de vitellogénine par le foie. La sécrétion du E2 est régulée par l'hormone folliculostimulante (FSH), elle-même sécrétée par l'hypophyse. Chez les mâles, la 11-KT est également sécrétée par les gonades et régule la spermatogenèse, la spermiogenèse et aide également à maintenir la viabilité des spermatozoïdes. La FSH et l'hormone lutéinisante (LH), sécrétées par l'hypophyse, peuvent toutes les deux stimuler la sécrétion du 11-KT (Yaron & Levavi-Sivan 2011 ; Kumar et al. 2021).

1.5 Objectifs et hypothèses

Bien que la reproduction du poisson-lion ait été étudiée dans l'Atlantique Ouest, la période de reproduction est variable selon le lieu d'étude (Morris 2009 ; Fogg et al. 2015, 2017 ; Gardner et al. 2015 ; Eddy et al. 2019). Ainsi, afin de favoriser la mise en place de mesures de contrôle locales efficaces, il est primordial d'étudier la reproduction du poisson-lion en Martinique. Ma maîtrise avait donc comme objectif de déterminer la périodicité de la reproduction du poisson-lion en Martinique. L'hypothèse émise était que la reproduction de la population de poisson-lion pouvait avoir lieu toute l'année. Pour tester celle-ci, j'ai étudié le développement sexuel des gonades par histologie, quantifié les concentrations plasmatiques de stéroïdes sexuels et mesuré certains traits morphométriques des individus. Ces données, recueillies chaque mois, ont été comparées entre elles à travers le temps afin de déterminer la périodicité de la reproduction du poisson-lion.

CHAPITRE 1

MONITORING THE REPRODUCTIVE CYCLE OF THE INVASIVE LIONFISH (*PTEROIS* SP.) IN MARTINIQUE

2.1 Introduction

The lionfish (*Pterois* sp.; Scorpaenidae), a marine fish native to the Indo-Pacific Ocean (Schultz 1986), is a complex of two nearly indistinguishable species, *P. volitans* (Linnaeus, 1758) and *P. miles* (Bennett, 1828). These species are sought after by the aquarium industry (Teletchea 2016) and were presumably released from aquaria in Florida in 1985 and subsequently invaded the western Atlantic (Whitfield et al. 2002; Semmens et al. 2004; Schofield 2009). They are now considered one of the biggest threats to this marine ecosystem (Albins & Hixon 2013). Despite many long-term local removal attempts, lionfish population densities are greater in invaded habitats than in their native environment (Whitfield et al. 2007; Green & Côté 2008; Kulbicki et al. 2012; Valin et al. 2023). Lionfish cause many disruptions in invaded environments, which now extend from Rhode Island (USA) to Brazil (Hixon et al. 2016; Soares et al. 2023). Invasive lionfish ingest a greater prey biomass than they do in their native habitat (Green et al. 2011; Cure et al. 2012), thus reducing the abundance and richness of small reef fish communities (Albins 2012, 2015; Green et al. 2012; Malpica Cruz 2017) and potentially reducing benthic invertebrate abundance (Layman et al. 2014). A reduction in small herbivorous fish can lead to a transition to ecosystems dominated by algal communities at the expense of corals and sponges (Lesser & Slattery 2011). Some economically significant fish species may be negatively impacted due to competition with or predation on their juveniles by lionfish (Morris & Whitfield 2009; Valdez-Moreno et al. 2012; Eddy et al. 2016; Dahl et al. 2017). The venomous lionfish also poses a threat to human health (Vetrano et al. 2002; Resiere et al. 2016) since it inhabits the same environments targeted by the marine tourism industry (Norton & Norton 2021).

Before its invasion of the western Atlantic, little was known about lionfish reproduction, and its reproductive seasonality in native habitats is still unknown (Burford Reiskind et al. 2019). The reproductive cycle of lionfish has been broadly studied in invaded regions, and it was found that its characteristics greatly contributed to its establishment in invaded habitats (Morris 2009; Morris et al. 2011; Côté et al. 2013; Fogg et al. 2015; Eddy et al. 2019). In its invaded range, female fecundity ranges from 1800 to 42,000 eggs (Gardner 2012; Gardner et al. 2015), compared to an average 75,450 eggs in its native habitat (Priyadharsini et al. 2013). Lionfish are indeterminate batch spawners that release a buoyant gelatinous mass of eggs to the surface during spawning events that occur every two to four days (Koya & Muñoz 2007; Morris 2009; Fogg et al. 2015, 2017; Gardner et al. 2015). The regular input of new eggs combined with high fertilization and hatching rates (Morris 2009; Morris et al. 2011; Gardner et al. 2015) as well as the dispersion of eggs and larvae by oceanic currents may have facilitated the establishment of lionfish in new environments (Freshwater et al. 2009; Ahrenholz & Morris 2010). The seasonality of lionfish spawning varies regionally (Fogg et al. 2017); potential year-long reproduction was reported in Little Cayman (UK) (Gardner et al. 2015), whereas the reproductive season was found to be limited to six months in Bermuda (UK) (Eddy et al. 2019), 10 months in North and South Carolina (USA) and the Bahamas (Morris 2009) and 11 months in the northern Gulf of Mexico (Fogg et al. 2017).

Lionfish were first observed in Martinique (French Lesser Antilles) in 2011; three years later, their densities were similar to other invaded areas of the western Atlantic (Trégarot et al. 2015). Studying lionfish reproduction on a local scale is crucial for understanding the potential impacts of their invasion on the ecosystem because their reproductive characteristics vary regionally (Morris 2009; Fogg et al. 2015; Gardner et al. 2015; Fogg 2017; Eddy et al. 2019). The objective of this study was to assess the reproductive cycle of the lionfish in Martinique. To do so, we used gonadosomatic index measurements, gonad histology and measurements of plasma sexual steroids in lionfish sampled over 15 months.

2.2 Material and methods

2.2.1 Fish capture and sampling

Lionfish sampling took place off the Caribbean coast of Martinique in the French Lesser Antilles (14°39' N, 61°00' W) (Fig. 2). Four sites (Anses d'Arlet, Bellefontaine, Le Diamant, and Sainte-Luce) were sampled for preliminary tests in May and July 2021 and then monthly from September 2021 to September 2022 (Table 1). Captures were authorized by the Direction de la Mer de Martinique on 3 March 2021 for a period of 18 months. Fishing generally occurred in the morning. To maximize captures, different sites were visited each month. Licensed scientific divers working with Aquasearch, a consulting firm specialized in oceanographic studies, captured and killed lionfish using fish spears and containment tubes (ZooKeeper, Sunrise, FL, USA). Dives lasted 60 min at depths between 0 and 45 m. Once the dive ended, collected fish were kept in sea water at ambient temperature and transported to the Aquasearch laboratory. A maximum of 2 h separated the beginning of the dive to arrival to the lab. It was necessary to kill fish considering the injury hazards posed by venomous spines. Upon arrival at the lab, lionfish were weighed to the nearest gram and total length was measured to the nearest 0.1 cm. Fish were photographed on each side and spines removed to facilitate handling. Blood was extracted with a heparinized syringe (Lovenox 100000 UI, 100 units 100 mL⁻¹ NaCl 0.9%), centrifuged for 10 min at 700 g, and plasma aliquots were immediately frozen at -20°C. Gonads were excised, weighed to the nearest 0.01 g, and fixed in Bouin's solution (Sigma-Aldrich, Saint Louis, MO, USA). Sex was determined visually, and fish were considered immature if gonads were undeveloped or undetectable. Gonadosomatic indices (GSI) were calculated by dividing gonad weight (WG) by total fish weight (WT) using the formula $GSI = (WG / WT) * 100$. Plasma and gonad samples were transported to UQAR – ISMER (Rimouski, QC, Canada; 48°27' N, 68°30' W) for further analyses.

Table 1 – Captures of lionfish. When the number of total individuals is greater than n males + n females, the remaining individuals were immature or sex was not determined.

Year	Month	Day	Town	Site	Total individuals (n)	Males (n)	Females (n)
2021	May	27	Anses d'Arlet	L'arbre mort	5	0	4
2021	July	20	Sainte-Luce	L'Arche	24	15	9
2021	September	07	Sainte-Luce	Coin perdu	30	7	20
2021	September	09	Sainte-Luce	Corps de garde	24	10	7
2021	October	05	Anses d'Arlet	Petite Sirène	37	16	16
2021	November	08	Sainte-Luce	Acropora	23	10	11
2021	December	07	Sainte-Luce	Acropora	19	6	12
2021	December	10	Anses d'Arlet	Crique Abricot	3	3	0
2022	January	07	Sainte-Luce	Acropora	10	5	3
2022	January	10	Sainte-Luce	Trois-Rivières	11	7	3
2022	January	11	Anses d'Arlet	Petite Sirène	9	6	3
2022	January	25	Anses d'Arlet	Petite Sirène	6	3	3
2022	February	07	Anses d'Arlet	Grandes Jorasses	14	7	7
2022	February	08	Anses d'Arlet	Petite Sirène	3	3	0
2022	February	10	Anses d'Arlet	Burgos	9	3	6
2022	March	07	Anses d'Arlet	Petite Sirène	3	2	1
2022	March	10	Bellefontaine	Fond Boucher	9	6	1
2022	March	11	Le Diamant	Rocher Diamant	19	6	10
2022	April	01	Anses d'Arlet	Petite Sirène	4	1	3
2022	April	07	Sainte-Luce	Trois-Rivières	9	5	4
2022	April	08	Sainte-Luce	Acropora	14	9	5
2022	May	04	Anses d'Arlet	Burgos	10	6	4
2022	May	05	Anses d'Arlet	Petite Sirène	2	2	0
2022	May	06	Anses d'Arlet	Grandes Jorasses	25	9	15
2022	June	07	Anses d'Arlet	Grandes Jorasses	19	10	8
2022	June	08	Sainte-Luce	Grande Kay	5	2	3
2022	June	10	Anses d'Arlet	Nahoon/Baleine	3	1	1
2022	July	01	Anses d'Arlet	Burgos	35	9	24
2022	July	08	Anses d'Arlet	Lézarde	8	6	2
2022	August	04	Sainte-Luce	Trois-Rivières	6	4	1
2022	August	05	Anses d'Arlet	Grandes Jorasses	19	6	11
2022	August	10	Sainte-Luce	Corps de garde	5	3	1
2022	September	08	Sainte-Luce	Sainte-Luce	31	12	17

2.2.2 Histology

Fixed gonad samples were dehydrated in 50%, 70%, 80%, 90%, and 95% ethanol for 15 minutes at each concentration and embedded in methacrylate resin (JB-4 kit, Sigma-Aldrich, Saint Louis, MO, USA). Once hardened, the embedded samples were cut using a Reichert-Jung Ultracut 2050 microtome with glass knives. Each embedded gonad sample was cut into four subsections, each separated by approximately 100 μm , and put on glass slides. Sections were stained for 15 s in Lee's methylene blue-basic fuchsin (0.0013 g mL⁻¹ methylene blue, 0.0013 g mL⁻¹ basic fuchsin in 0.2 M phosphate buffer, pH 7.6).

For each sampling month, gonads from three females and three males from four size classes (10–20 cm, 20–30 cm, 30–40 cm, 40–50 cm) were randomly selected for microscopic evaluation using an Olympus BX50 optic microscope equipped with an Olympus DP27 digital camera (Olympus U-TV0.5XC-3) and using the cellSens software (Olympus Corporation, 2017). The gonad developmental stage of each slide was rated according to Brown-Peterson et al. (2011) and Priyadharsini et al. (2013), and the average rating based on the four slides was assigned to the individual. Immature female ovaries (stage 1) contained only oogonia and primary growth (PG) oocytes (Fig. 3A). In developing female ovaries (stage 2), PG, cortical alveolar (CA), primary vitellogenic (VTG1) and secondary vitellogenic (VTG2) oocytes were present while tertiary vitellogenic (VTG3) oocytes were absent (Fig. 3B). In mature female ovaries (stage 3), all stages of oogenesis could be present, including VTG3 oocytes, postovulatory follicle complex (POF), and atresia of VTG3 oocytes (Fig. 3C).

Immature male testes (stage 1) contained only primary spermatogonia (SG1) (Fig. 4A). In developing male testes (stage 2), secondary spermatogonia (SG2), primary spermatocytes (SC1), secondary spermatocytes (SC2), and spermatids (ST) could be present (Fig. 4B). In maturing male testes (stage 3), all stages of spermatogenesis could be present, including

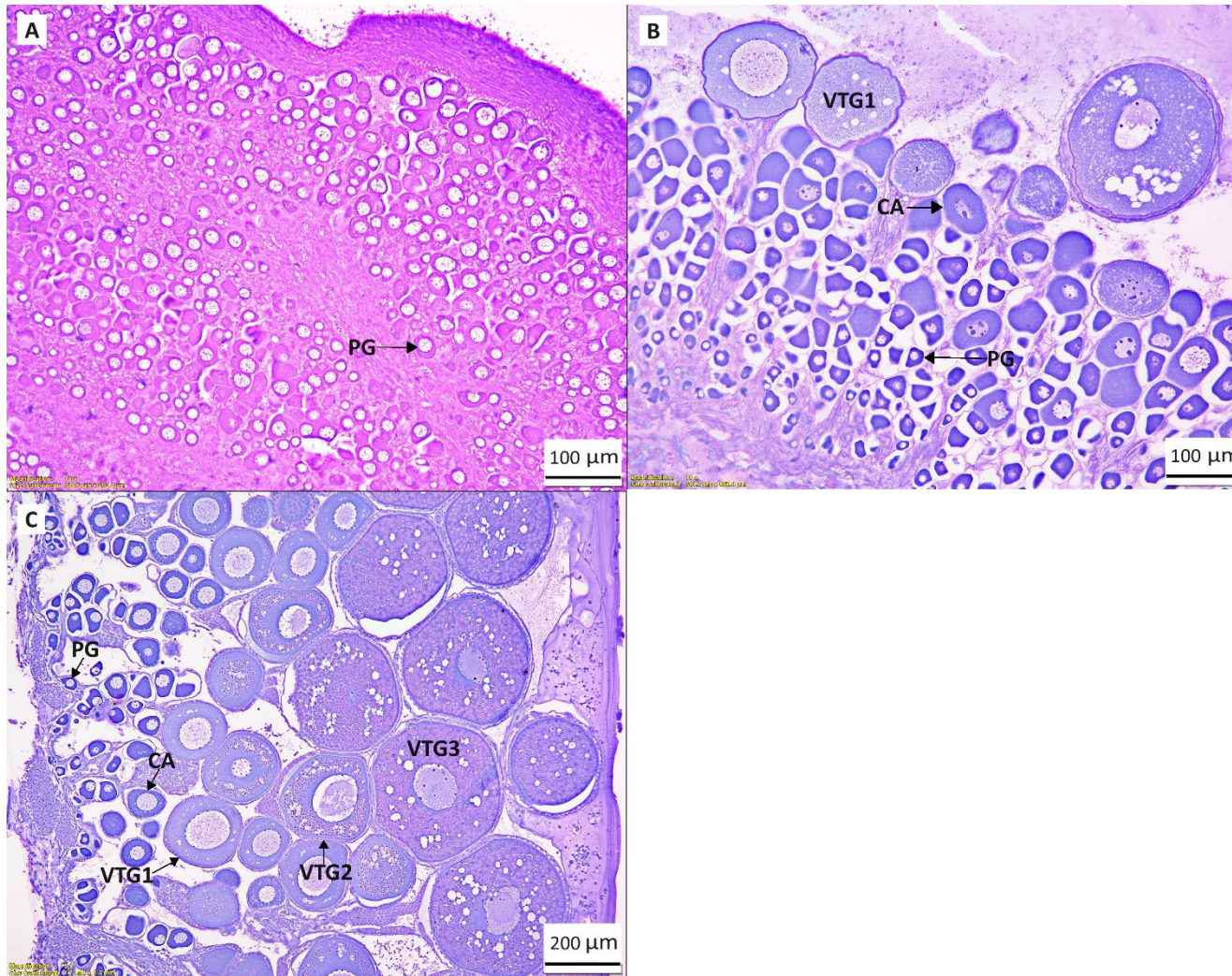


Fig. 3. Photomicrographs of three development stages of female lionfish ovary. (A) Immature phase (stage 1); (B) developing phase (stage 2); (C) mature phase (stage 3). PG: primary growth; CA: cortical alveolar; VTG1: primary vitellogenesis; VTG2: secondary vitellogenesis; VTG3: tertiary vitellogenesis. Scale bars are shown in the lower right corner of images.

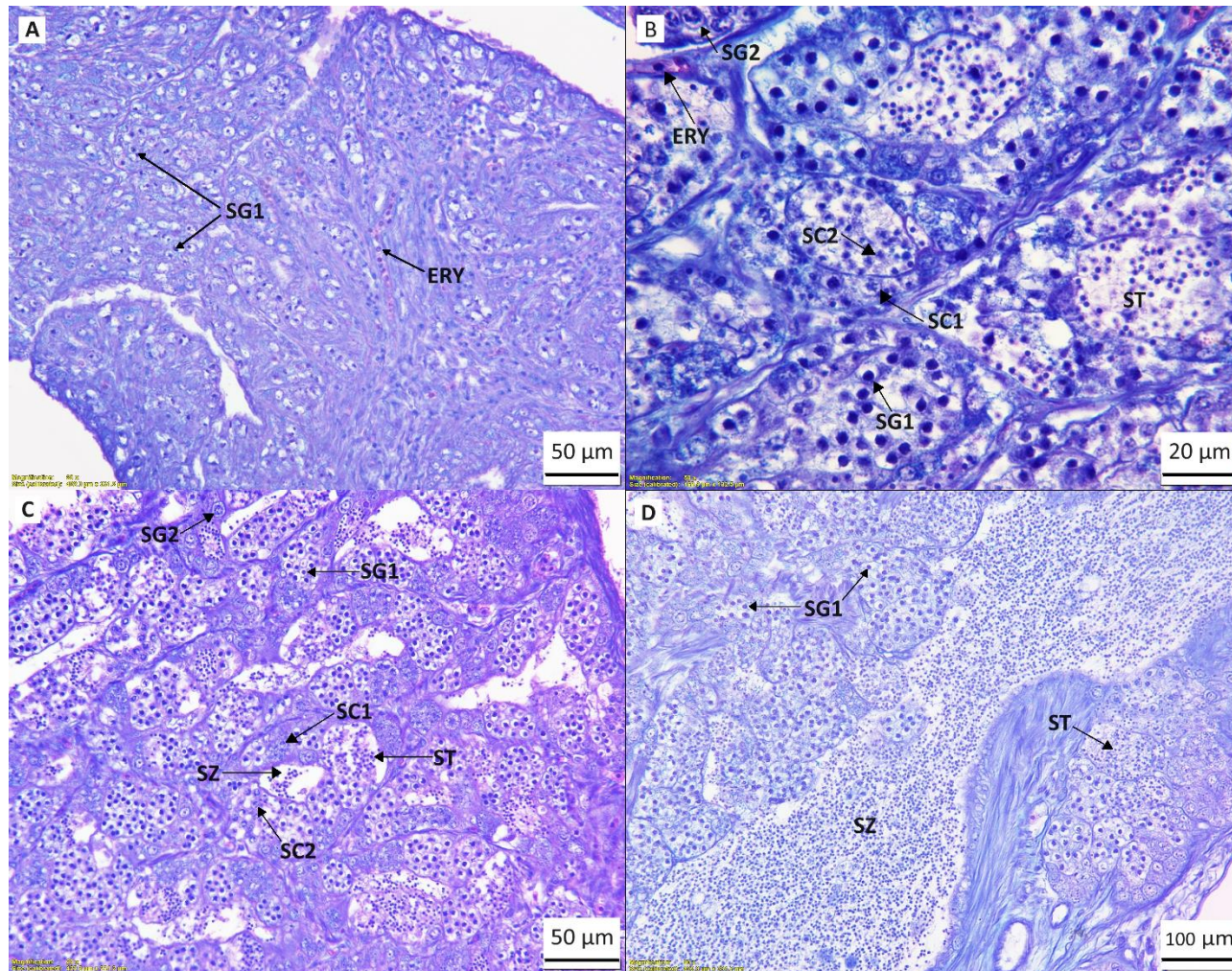


Fig. 4. Photomicrographs of four development stages of male lionfish testes. (A) Immature phase (stage 1); (B) developing phase (stage 2); (C) maturing phase (stage 3); (D) mature phase (stage 4). ERY: erythrocytes; SG1: primary spermatogonia; SG2: secondary spermatogonia; SC1: primary spermatocytes; SC2: secondary spermatocytes; ST: spermatids; SZ: spermatozoa. Scale bars are shown in the lower right corner of images.

spermatozoa (SZ), although these were scarce (Fig. 4C). Mature male testes (stage 4) included all stages of spermatogenesis, and lobule lumen and sperm ducts were filled with SZ (Fig. 4D).

2.2.3 Hormone analysis

We determined 17 β -estradiol (E2) and testosterone (T) concentrations in female plasma samples and 11-keto testosterone (11-KT) and T concentrations in male plasma using Cayman Chemical ELISA kits (Ann Arbor, MI, USA) (T: no. 582701; E2: no. 501890; 11-KT: no. 582751). Measurements were made in duplicate except for samples with a limited quantity of plasma. For each month of sampling, measurements were made on a maximum of eight randomly selected females and males for E2 and 11-KT. On average, 11 males and 7 females per month were used T plasma concentration measurements. Absorbances were read using a V Max Kinetic Microplate Reader at a wavelength of 414 nm.

2.2.4 Data analysis

For each sex, hormone and GSI data were analyzed using ANCOVA (month as fixed factor and total length as covariate) after assessment of normality (Kolmogorov-Smirnov test) and homoscedasticity (Levene's test). Tukey's HSD test was used for a posteriori mean comparisons when significant fixed effects were present. Normality of residuals were verified by visualising distribution curves before proceeding to correlations analyses and linear regressions. Correlations between histological scores and total length were analyzed using Kendall's nonparametric correlation tests for both males and females as normality was not present. Differences among months were tested using Kruskal-Wallis tests. Statistical analyses were performed using the Statistica software (Tibco Statistica, CA, USA).

2.3 Results

2.3.1 Females

Female sizes ranged from 10.1 to 37 cm. Female GSI showed small but significant differences over the year ($F_{11} = 2.05$, $p = 0.03$): GSI was significantly lower in December than in March, with all other monthly values being intermediate (Fig. 5). The length covariable was significantly correlated with GSI ($F_1 = 48.55$, $p < 0.001$) (Fig. 6). To verify whether the monthly differences were associated with female size, we tested how GSI varied within each size class and found that GSI did not significantly vary through time (10–20 cm: $F_8 = 1.36$, $p = 0.31$, $1.36 \pm 3.35\%$; 20–30 cm: $F_{11} = 0.93$, $p = 0.51$, $4.72 \pm 2.67\%$; 30–40 cm: $F_{11} = 2.16$, $p = 0.03$, $5.45 \pm 2.65\%$).

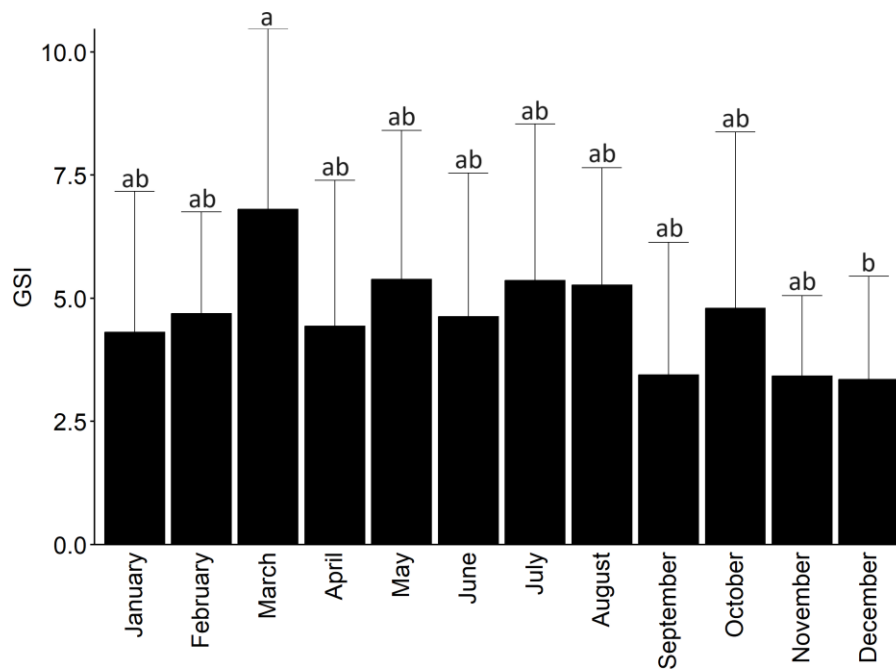


Fig. 5. Variations in the gonado-somatic index in females over the year. Different letters indicate significant differences.

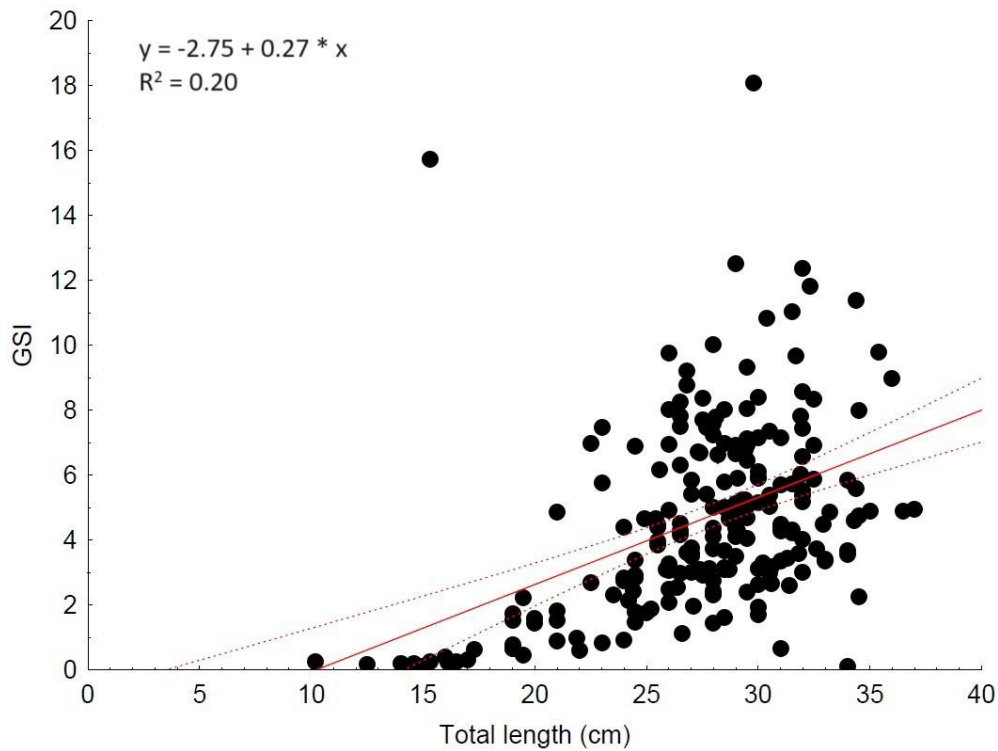


Fig. 6. Gonado-somatic index relative to size in females. Dotted lines show the 95% confidence interval.

Histological examinations indicated that the average sexual maturity stage in females was 2.72 ± 0.64 and did not change over the year ($df = 11$, $\chi^2 = 9.92$, $p = 0.54$), but a significant correlation with size was found ($\tau = 0.50$) (Fig. 7). The number of females measuring 10–20 cm was insufficient to test for monthly comparisons (1.72 ± 0.84). No monthly variations in sexual maturity stage were observed within other size classes (20–30 cm: $df = 11$, $\chi^2 = 6.57$, $p = 0.83$, 2.98 ± 0.14 ; 30–40 cm: $df = 11$, $\chi^2 = 6.50$, $p = 0.84$, 2.98 ± 0.15).

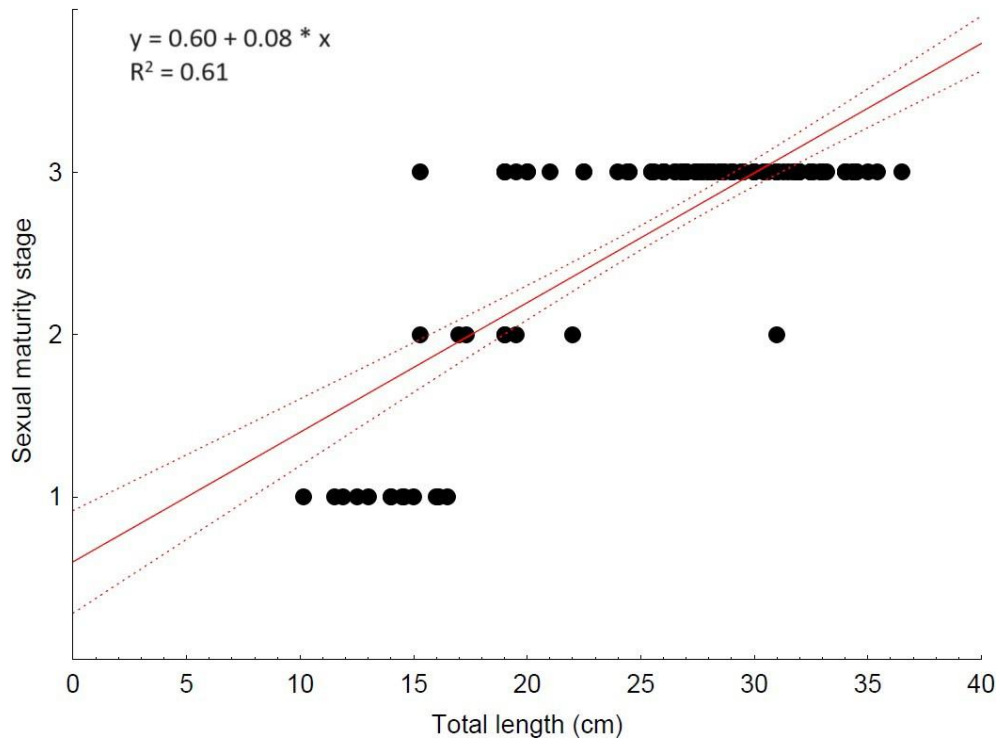


Fig. 7. Sexual maturity stages relative to size in females. Dotted lines show the 95% confidence interval.

Plasma T concentrations did not vary over the year in females ($F_{11} = 1.47$, $p = 0.16$, $200.1 \pm 129.6 \text{ pg mL}^{-1}$), but they did significantly increase with female length ($F_1 = 7.42$, $p = 0.008$) (Fig. 8). In females ranging from 20 to 30 cm, plasma T was significantly higher in October than in July ($F_8 = 4.59$, $p < 0.001$; Fig. 9). However, plasma T concentrations did not vary among sampling months in 30–40 cm females ($F_6 = 0.68$, $p = 0.67$, $249.7 \pm 150.9 \text{ pg mL}^{-1}$).

Average plasma E2 concentrations did not vary over the year ($F_{11} = 1.52$, $p = 0.14$, $519.2 \pm 514.8 \text{ pg mL}^{-1}$), and there was no significant correlation with female length ($F_1 = 0.10$, $p = 0.75$).

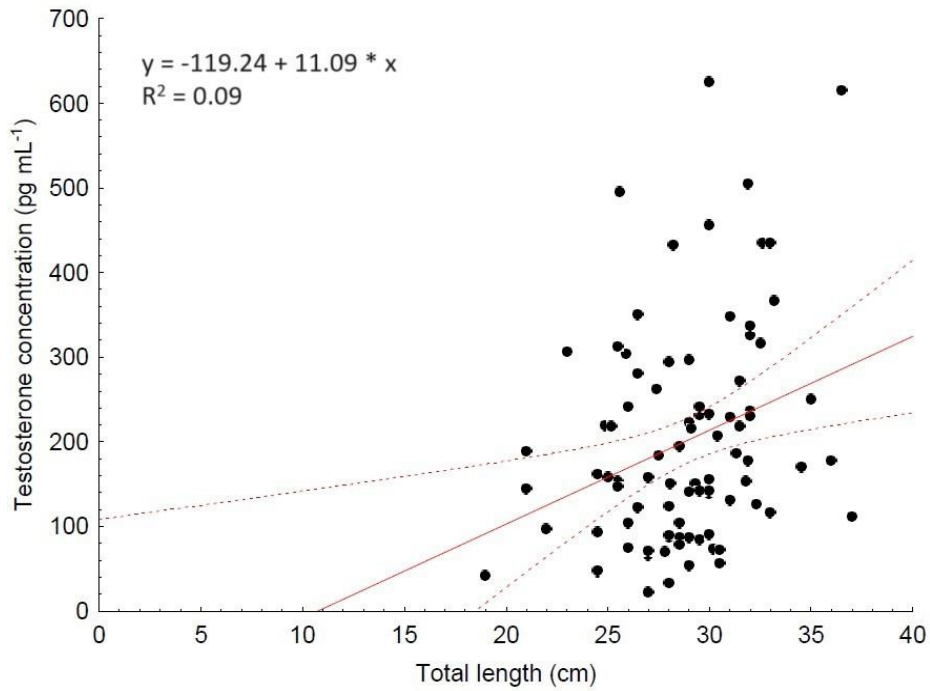


Fig. 8. Plasma testosterone concentration relative to size in females. Dotted lines show the 95% confidence interval.

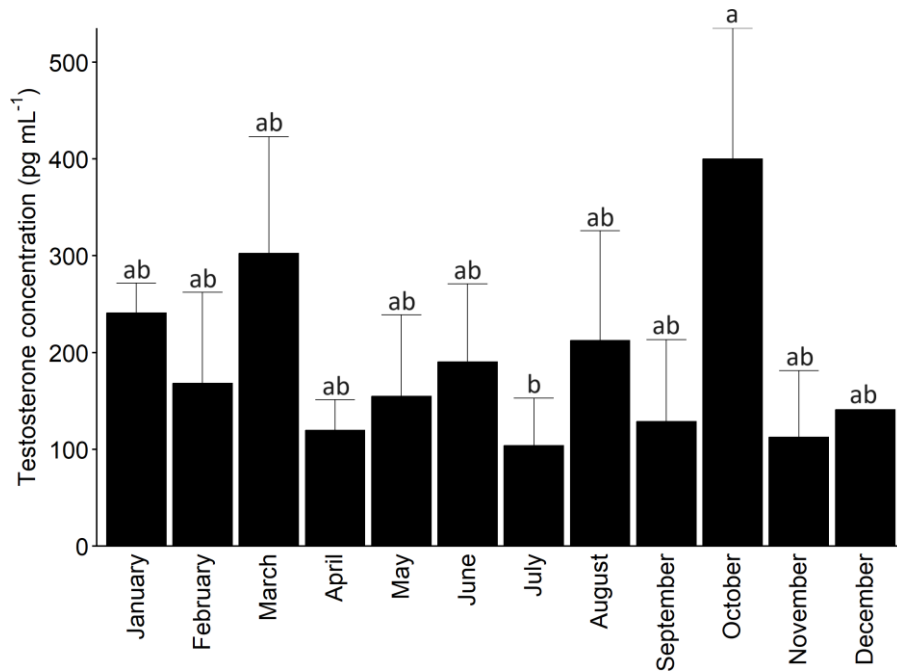


Fig. 9. Variations of testosterone concentration in 20–30 cm females over the year. Different letters indicate significant differences.

2.3.2 Males

Male sizes ranged from 14.6 to 42.3 cm. Male GSI showed no significant difference over the year ($F_{11} = 1.15$, $p = 0.32$, average GSI: $0.09 \pm 0.09\%$), and there was no significant correlation with male total length ($F_1 = 0.13$, $p = 0.72$).

Histological observations indicated that the average sexual maturity stage of males was 3.26 ± 0.88 and did not change over the year ($df = 11$, $\chi^2 = 12.72$, $p = 0.31$). However, there was a significant correlation with total length ($\tau = 0.45$) (Fig. 10). When we tested for annual variations within size classes, no significant effect was found (10–20: $df = 6$, $\chi^2 = 8$, $p = 0.24$, 1.56 ± 0.88 ; 20–30: $df = 11$, $\chi^2 = 16.50$, $p = 0.12$, 3.16 ± 0.75 ; 30–40: $df = 11$, $\chi^2 = 7.78$, $p = 0.73$, 3.59 ± 0.62 ; 40–50: $df = 8$, $\chi^2 = 6.94$, $p = 0.54$, 3.73 ± 0.47).

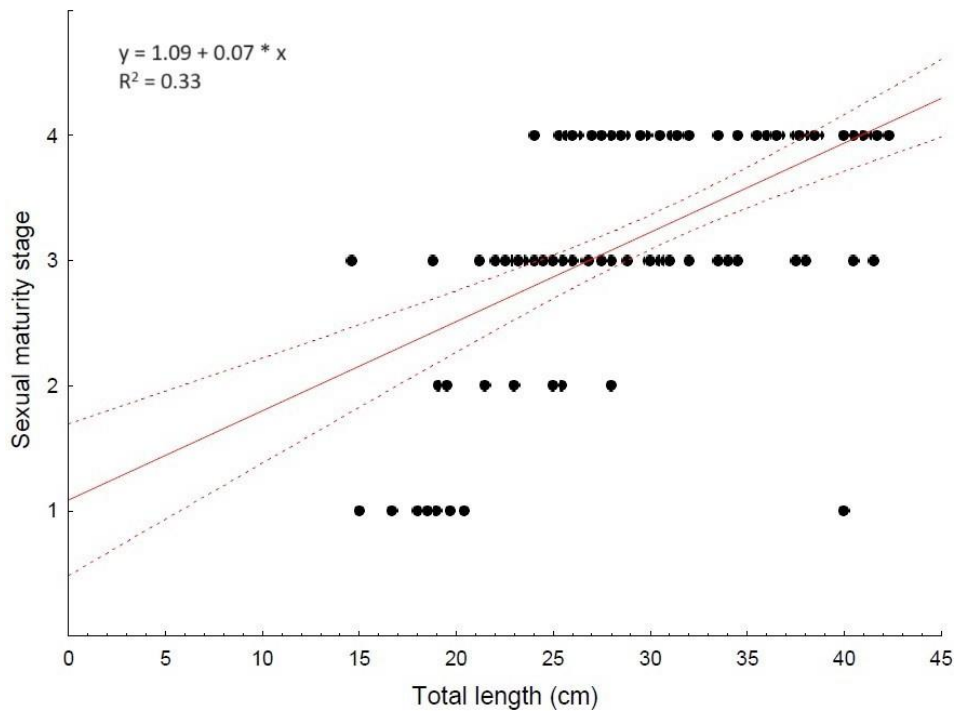


Fig. 10. Sexual maturity stages relative to size in males. Dotted lines show the 95% confidence interval.

Monthly plasma T concentrations were not significantly different over the year ($F_{11} = 0.64$, $p = 0.79$, $112.4 \pm 71.4 \text{ pg mL}^{-1}$) and were not influenced by male length ($F_1 = 0.07$, $p = 0.79$).

Plasma 11-KT concentrations did not vary significantly throughout the year ($F_{11} = 1.64$, $p = 0.10$; average plasma concentration: $108.2 \pm 34.6 \text{ pg mL}^{-1}$). However, a significant correlation with total length was present ($F_1 = 35.24$, $p < 0.001$) (Fig. 11). We tested for annual variations in plasma 11-KT concentrations within the size classes and found no significant effect (10–20: $F_3 = 1.81$, $p = 0.49$, $28.6 \pm 27.2 \text{ pg mL}^{-1}$; 20–30: $F_{11} = 1.41$, $p = 0.23$, $95.0 \pm 39.5 \text{ pg mL}^{-1}$; 30–40: $F_{11} = 1.25$, $p = 0.28$, $119.7 \pm 21.5 \text{ pg mL}^{-1}$; 40–50: $F_6 = 19.81$, $p = 0.17$, $113.7 \pm 32.1 \text{ pg mL}^{-1}$).

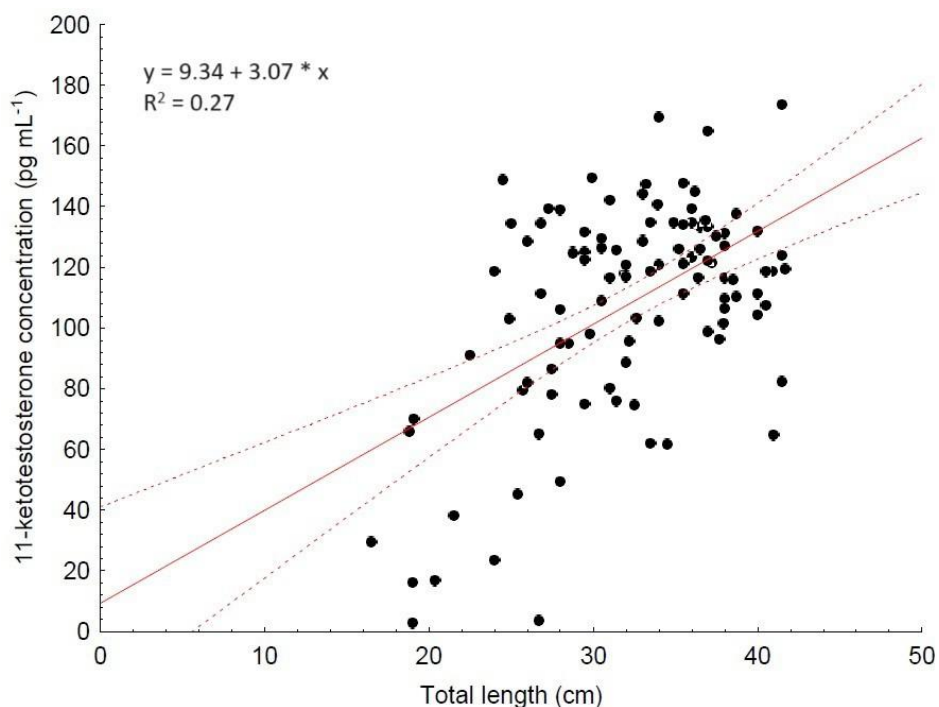


Fig. 11. Plasma 11-keto testosterone concentration relative to size in males. Dotted lines show the 95% confidence interval.

2.4 Discussion

The objective of this study was to establish for the first time the reproductive cycle of lionfish in Martinique using histology for gonad development and an analysis of plasma sexual steroid concentrations. Our results showed that the Martinique lionfish population can reproduce all year long. GSI values were similar throughout the year in both males and females, indicating that there were no seasonal variations in gonad development. This was confirmed by histological observations, which indicated that some portion of the gonads always showed advanced vitellogenesis (females) or spermatozooids (males), as well as plasma sexual steroid concentrations, which remained constant throughout the year and were high enough to induce gonad maturation.

2.4.1 Reproductive characteristics

We observed a progression of oocyte development within female gonads, with the presence of PG to VTG3 oocytes. This progression is typical of warm-water indeterminate batch spawners such as the lionfish because continuous recruitment of mature oocytes is crucial to spawning over a protracted period (Lowerre-Barbieri et al. 2011). Sustained gonad maturation is expected in year-round spawners and has been observed in *Sparisoma viride* and *S. chrysopterum* (Figuerola et al. 1998). Many tropical reef fishes have an extensive reproductive period (Danilowicz 1995), and many of them, such as *S. viride* and *S. chrysopterum* (Figuerola et al. 1998), spawn year-round in the tropical northwest Atlantic (Robertson & Kaufmann 1998). On the contrary, seasonal batch spawners like *Crenicichla menezesi* will undergo periods where there are no mature individuals, and they lack a continuous oocyte maturation gradient (de Araújo et al. 2012). Other Scorpaenidae (*Scorpaena notata* and *S. porcus*) exhibit shorter spawning periods with little to no gonad development except during the spawning period (Muñoz et al. 2005; Bilgin & Çelik 2009). In Bermuda, low water temperatures are believed to shorten spawning periods of lionfish, which are characterized by individuals periodically lacking mature oocytes (Eddy et al. 2019).

In most fishes, T is the precursor for E2 and 11-KT, which are the main steroids regulating fish reproduction (Yaron & Levavi-Sivan 2011). E2 concentrations rise during early vitellogenic phases to initiate oocyte maturation *via* vitellogenin production, while 11-KT regulates spermatocyte maturation (Yaron & Levavi-Sivan 2011; Soranganba & Singh 2019; Kumar et al. 2021). Contrary to non-seasonal spawners, seasonal spawners such as *Sebastes melanops* (Scorpaenidae) have patterns of E2 peaks during their spawning period and very low steroid concentrations the rest of the year (Martin-Mills 2007). To ensure constant gonad maturation throughout the year in non-seasonal breeders, sufficient plasma steroid concentrations must be maintained (Ismail et al. 2011). We observed that steroid concentrations enabled gonad maturation throughout the year in lionfish, and this was also observed in the non-seasonal spawners *Tor tambroides* and *Hemibagrus nemurus* (Ismail et al. 2011; Adebisi et al. 2013). In *T. tambroides*, *H. nemurus* and seasonal spawner *Salvelinus fontinalis*, spermatogenesis coincided with a peak of 11-KT, whereas in *T. tambroides* and *H. nemurus* and seasonal spawner *Oncorhynchus mykiss*, vitellogenesis corresponded with a peak of E2 (Schulz 1984; de Montgolfier et al. 2009; Ismail et al. 2011; Adebisi et al. 2013). These peaks occurred during conditions that were suitable for spawning (Ismail et al. 2011; Adebisi et al. 2013). Our results indicate that endocrine regulation should allow lionfish spawning throughout the year, similar to many tropical fish species that have extended reproductive seasons throughout the year (Johannes 1978).

Plasma steroid analysis usually requires that blood samples be taken from live individuals or immediately after capture to prevent blood coagulation and hormone degradation or alteration (Clark et al. 2011). Due to the injury hazard of manipulating live lionfish, a lethal capture method was preferred. It was not possible to bring fish to the surface until the end of the dive; the time between the beginning of the dive and the beginning of the lab manipulations was around 2 hours and similar among sampling days. E2 in human blood has been shown to be stable at 25°C for up to three days without alteration, while T in goat blood decreased significantly after 24h at 25°C (Taieb et al. 2000; Gholib et al. 2021). No

significant change of 11-KT concentration was observed in the testes of *Sarotherodon mossambicus* during a 3h incubation ranging from 15 to 30°C, but a significant drop was observed at 40°C (Kime & Hyder 1983). Steroid degradation mediated by microorganisms can also occur naturally and will reduce steroid concentrations (Chiang et al. 2020). While steroid concentration levels that we measured were similar to those observed in the non-seasonal spawner *H. nemurus* (Adebiyi et al. 2013), the non-seasonal spawner *T. tambroides* expressed higher levels of E2 (threefold), male 11-KT (sixfold) and male T (~sevenfold) than what we observed in lionfish (Ismail et al. 2011). Although it is hard to estimate the effect of a 2h delay before blood sampling, it might be safe to assume that if altered at all our steroid concentrations would be underestimated.

Average GSI values $> 0.05\%$ for males and $> 2.0\%$ for females were observed all year long, which also support the absence of a peak spawning season. The reproductive pattern of lionfish in Martinique is similar to that observed in other invaded regions of the western Atlantic. In North and South Carolina (USA) and in the Bahamas, histologic observations of actively spawning female lionfish were reported all year, except for September and November (Morris 2009). In the northern Gulf of Mexico, no histologic observation of actively spawning females was found in March, but peak female spawning seasonality (GSI $> 2\%$) was reported to be from May to October (Fogg et al. 2017). In Bermuda (UK), histologic observations of actively spawning females were reported from June to November, while peak spawning was between July and October (Eddy et al. 2019). Female lionfish in Little Cayman (UK) exhibited similar reproductive characteristics to those in Martinique, where histologic observations indicated that actively spawning females and GSI $> 2\%$ occurred throughout the year (Gardner et al. 2015). Gardner et al. (2015) determined that monthly mean female GSI [95% confidence limits] ranged from 1.96 [1.82, 2.10] to 6.19 [5.97, 6.42], while monthly mean female GSI in our study ranged from 3.35 [2.02, 4.68] to 6.80 [4.48, 9.13]. Although the annual variation of water temperature in Little Cayman and Martinique are similar (26 – 30 °C), the lowest mean female GSI was higher in Martinique,

suggesting that females in Martinique might have a globally higher reproductive potential than in any previously studied region. In their native range, female lionfish GSI values range from 0.062 to 3.064 (Priyadharsini et al. 2013), which are far below our observations, indicating a higher reproductive potential in Martinique than in their native range (Fogg et al. 2017). Gardner et al. (2015) suggested that GSI values were lowest when temperatures changed rapidly and highest during or following stable temperatures. When compared with monthly water temperatures in Martinique, the female GSI peak in March corresponds to a period of water temperature stability from January to March, while the lowest GSI value in December occurs following a period of continuously decreasing water temperatures. Our results seem to indicate that water temperature stability enhances spawning efforts, which would be consistent with the observations of Gardner et al. (2015). Moreover, the female GSI peak observed in March might suggest an increased spawning effort in the following months. As observed in other studies, warmer temperatures during spring or summer can increase spawning because conditions would be optimal for larvae survival and development (Morris 2009; Gardner et al. 2015; Fogg et al. 2017). A significantly lower female GSI in December compared to March could be explained by increased feeding to restore energy reserves lost during spawning. Indeed, Edwards (2012) showed that stomach contents of lionfish collected in Little Cayman were significantly higher in September and December (Edwards 2012; Gardner et al. 2015).

Sex steroid concentrations seem to be related to gonad maturation stage, which is limited by fish age or length; this was observed in *Sebastes melanops* (Martin-Mills 2007). 11-KT is only involved at the end of gonad maturation in males, which can explain the positive relationship we observed between size and 11-KT, suggesting that smaller fish are not at the final stage of gonad maturation. We found no immature and few stage 2 females, which might explain the absence of a size relationship for E2. GSI is a proxy for gonad maturation, assuming that the gonad increases in size during development (Flura et al. 2015). It was observed for *Sebastolobus macrochir* and *Eutropiichthys vacha* that a minimal body size

had to be attained before the first gonad maturation (Koya et al. 1995; Hossain et al. 2012). Our results are in accordance with those from the non-seasonal marine spawner *Parastromateus niger*, in which female GSI increases with size (Dadzie et al. 2008). Gardner et al. (2015) observed low male lionfish GSI values (0.03 to 0.056) and smaller variations than in female GSI (1.96 to 6.19), which is consistent with our findings.

2.4.2 Spawning

Lionfish in our study area can spawn throughout the year despite environmental variations. Studies have estimated that lionfish spawning frequency varies between two and four days (Morris 2009; Gardner et al. 2015; Fogg 2017). It is not known what triggers spawning events, but inferences can be drawn from ecologically and phylogenetically similar species, e.g., *Dendrochirus brachypterus* and *D. zebra* (Scorpaenidae: Pteroinae) (Fishelson 1975; Moyer & Zaiser 1981). Both these species are reef dwelling predators native to the Indo-Pacific Ocean. Like the lionfish, females of these related species release a buoyant mass of eggs to the surface when spawning (Fishelson 1975; Moyer & Zaiser 1981). This type of spawning reportedly protects gametes and eggs from benthic reef predators (Johannes 1978). Specific boulders in rocky reefs are used as rendezvous sites by males and females to initiate courtship behaviour prior to spawning, which usually occurs around dawn (Fishelson 1975; Moyer & Zaiser 1981; Morris 2009). Although spawning occurred throughout their study, Moyer and Zaiser (1981) observed peaks of rendezvous site occupations by females near full and new moons, which might suggest a weak semilunar reproductive cycle for *D. zebra*. Despite the similarities between the *Pterois* and *Dendrochirus* genera, further research is necessary to investigate the spawning grounds and behaviour of invasive lionfish in Martinique.

2.4.3 Lionfish management

Since their first sighting in Martinique in 2011, lionfish have thrived and are now permanently and densely established in the region (Trégarot et al. 2015; Valin et al. 2023).

Culling lionfish can decrease their abundance and mitigate their impacts on the ecosystem (de León et al. 2013; Green et al. 2014; Dahl et al. 2016; Malpica-Cruz et al. 2017). Lionfish capture campaigns set up in Martinique in 2011 by the Observatoire du Milieu Marin Martiniquais (OMMM) did not seem to slow their invasion of the region despite constant efforts (Trégarot & Maréchal 2014). The results of our study, which showed year-long reproduction and high reproductive potential, combined with its strong recolonization capacity (Valin et al. 2023) could explain the ineffectiveness of culling efforts. Restricted fishing in protected areas, natural marine reserves and chlordecone contaminated zones can also constraint culling and offer lionfish control-free grounds to thrive (Trégarot et al. 2015; Observatoire de l'eau de la Martinique 2022). In addition, culling can be ineffective over large areas and represents a financial burden (Morris 2012; Malpica-Cruz et al. 2017; Andradi-Brown 2019). In light of our results, we suggest that constant control efforts be maintained in high priority areas, such as marine protected areas (MPAs), the reproductive sites of vulnerable species, and areas notable for their marine tourism (Morris 2012; Mizrahi et al. 2017). Although complete lionfish eradication may not be possible, prioritizing removal in these areas will lead to an increased positive impact on marine tourism, human health, and on economically or commercially important marine fish species. Sustained lionfish management efforts can also help to protect key marine ecosystems and restore fish populations that can be affected by the lionfish (Green et al. 2014; Dahl et al. 2016).

DSCUSSION GÉNÉRALE

Dans le cadre de mon projet de maîtrise, j'ai tenté de déterminer le cycle de reproduction du poisson-lion en Martinique en étudiant les paramètres morphométriques, le développement des gonades ainsi que les concentrations plasmatiques de stéroïdes sexuels. L'analyse des stéroïdes sexuels était inexplorée chez le poisson-lion. L'approche combinant l'histologie des gonades avec la périodicité de l'IGS et des stéroïdes sexuels était donc tout à fait novatrice pour cette espèce. Je ne reprendrai pas ici les points discutés au chapitre 1, mais insisterai plutôt sur des éléments qui n'y ont pas été abordés.

La famille des Scorpaenidae est composée principalement d'espèces gonochoriques. Seules deux espèces sur 454 (soit 0,44 %) sont des hermaphrodites fonctionnels (Muñoz 2010 ; Pla et al. 2021). L'intersexualité avait été observée chez les poissons-lions, où des ovocytes s'étaient développés parmi les tissus testiculaires (Gardner 2012 ; Fogg 2017 ; Matthews & Morris 2019). Des mâles intersexes avaient été détectés à la suite d'analyses histologiques dans la région nord du Golfe du Mexique et à Little Cayman, mais seuls des ovocytes PG avaient été observés (Gardner 2012 ; Fogg 2017). Des mâles intersexes avec des ovocytes matures avaient été décrits pour la première fois aux Bahamas ainsi qu'en Caroline du Nord et du Sud (Matthews & Morris 2019). Tous les stades de maturation des ovocytes avaient été observés chez ces mâles intersexes, jusqu'aux ovocytes vitellogènes pré-ovulatoires. Ceux-ci étaient décrits comme étant plus petits que les ovocytes vitellogènes femelles, qui mesurent au minimum 500 μm de diamètre (Morris et al. 2011 ; Matthews & Morris 2019). Deux mâles intersexes ont été observés dans notre étude. L'un avait uniquement des ovocytes PG, tandis que l'autre présentait différents stades de développement des gamètes, dont des ovocytes matures, ainsi que des spermatozoïdes, ce qui constitue la première observation d'un poisson-lion hermaphrodite (Fig. 12). Des ovocytes VTG3 d'un diamètre maximal de 310 μm ont été observés chez cet individu, ainsi que des ovocytes

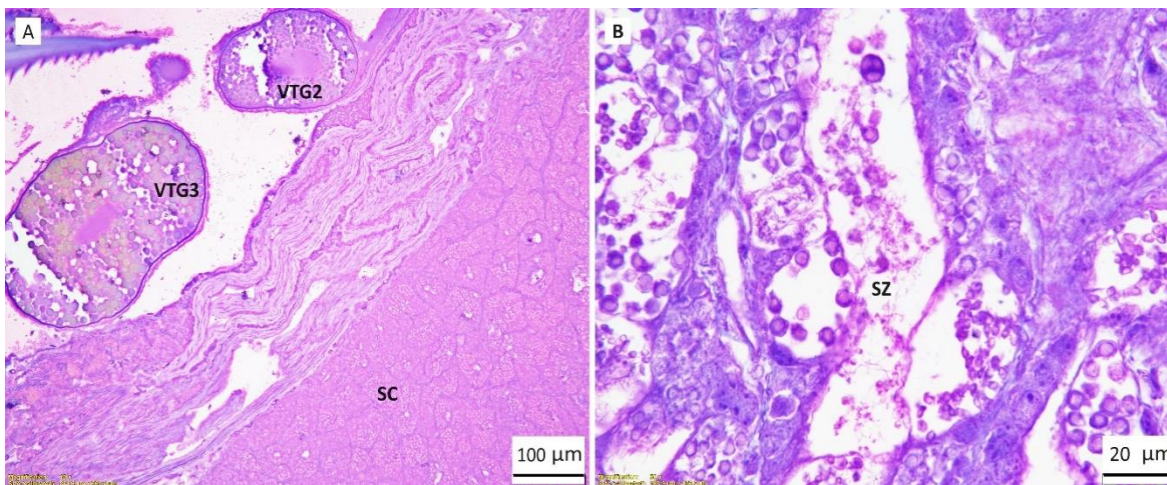


Fig. 12. Photomicrographies d'un poisson-lion hermaphrodite. (A) Ovocytes de différents stades de maturation qui se sont développés sur une gonade mâle. (B) Spermatozoïdes matures entourés de différents stades de développement de spermatocytes. VTG2 : Vitellogénèse de stade 2 ; VTG3 : Vitellogénèse de stade 3 ; SC : Spermatocytes ; SZ : Spermatozoïdes. L'échelle de grandeur en μm est présente en bas à droite.

VTG2, VTG1 et CA. Matthews et Morris (2019) ont noté que les mâles avec des stades avancés de développement des ovocytes produisaient des spermatocytes à un stade précoce, ce qui est contraire à nos observations chez l'individu hermaphrodite. Bien que la cause de l'intersexualité chez les poissons-lions mâles ne soit pas bien comprise, la présence de perturbateurs endocriniens dans l'eau pourrait être une explication. Ces produits chimiques peuvent perturber le système endocrinien et ont le potentiel d'affecter le développement sexuel des poissons (Bortone & Davis 1994 ; Gray et al. 1999). De 1973 à 1993, le chlordécone a été utilisé comme insecticide dans les plantations de bananes dans les Antilles françaises (Guadeloupe et Martinique) et est notable pour sa toxicité et sa persistance dans l'environnement (Multigner et al. 2016). Il a été démontré que le chlordécone peut agir comme perturbateur endocrinien chez les poissons, notamment en causant une augmentation de la vitellogénine et l'E2, ce qui peut causer l'intersexualité chez les mâles *Gobiocypris rarus* (Yang et al. 2016). Cependant, en raison de la faible prévalence des mâles intersexes observés (2 sur 108 ; 1,85 %), nous ne pouvons pas conclure avec certitude que la perturbation endocrinienne est la principale cause de l'intersexualité chez les poissons-lions mâles;

certaines autres facteurs naturels peuvent influencer la détermination du sexe. Chez certains poissons, des procédés génétiques peuvent influencer l'expression du sexe, notamment en modifiant l'expression d'enzymes responsables de la synthèse de stéroïdes sexuels (Oldfield 2005 ; Bahamonde et al. 2013). Chez plusieurs poissons gonochoriques, des facteurs génétiques peuvent également influencer la différenciation sexuelle tôt dans le développement, alors que des individus initialement femelles peuvent devenir des mâles, chez lesquels des ovocytes peuvent toujours être présents après la maturation (Uchida et al. 2002).

Des gonades femelles (23) et mâles (2) entières ont été échantillonnées pour effectuer des analyses histologiques sur les parties proximale, centrale et distale. L'objectif des analyses était d'évaluer la maturation des différentes parties des gonades. Nous n'avons trouvé aucune différence dans la maturation des différentes parties des gonades femelles ou des gonades mâles. De nombreux stades de développement des ovocytes étaient présents simultanément chez les individus matures en raison de son développement asynchrone du poisson-lion (Morris et al. 2011; Sanjuan-Muñoz et al. 2022). Les analyses histologiques réalisées sur les gonades femelles ont révélé une occurrence très rare de POC. Les POC sont des follicules d'ovocytes vides qui restent dans l'ovaire après l'ovulation de l'ovocyte mature et peuvent être réabsorbés par l'ovaire après la ponte (Morris et al. 2011). La ponte nocturne présumée des poissons-lions et la réabsorption des POC, dont la vitesse est dépendante de la température, peuvent expliquer la faible abondance de POC chez les poissons-lions capturés pendant la journée (Gardner 2012).

L'analyse des stéroïdes sexuels a causé plusieurs problèmes expérimentaux. La quantité de plasma disponible par individu était très variable, de même que la consistance du plasma. Pour plusieurs individus, il n'a pas été possible de faire de répliquas ou de réutiliser le plasma pour des analyses subséquentes d'autres hormones, puisque la quantité de plasma disponible était insuffisante. Ce problème était surtout constaté chez les petits individus, chez lesquels la quantité de sang prélevée est généralement inférieure, puisqu'elle est

proportionnelle à leur taille (Witeska et al. 2022). De plus, certains échantillons de plasma contenaient encore des globules rouges, ce qui signifie que le prélèvement du plasma suite à la centrifugation n'avait pas été bien effectué. La présence de globules rouges dans le plasma peut interférer avec la liaison des protéines dans le puits, ce qui peut diminuer la concentration réelle (Tate & Ward 2004).

Les méthodes utilisées pour étudier la reproduction du poisson-lion sont très répandues dans ce type d'étude sur les poissons. Nous les avons donc employées afin d'avoir une base de comparaison avec les autres études sur la reproduction du poisson-lion et compléter l'acquisition de connaissances fondamentales sur sa reproduction avec la méthode d'analyse des stéroïdes sexuels. Plusieurs autres analyses auraient pu être effectuées, telles que des analyses de fécondité ou de contenus stomacaux. Ces analyses complémentaires auraient été utiles dans la détermination du nombre d'œufs pondus et de la fréquence de ponte, ainsi que le type de proies consommées et la variation de la consommation de proies à travers le temps. Il aurait également été intéressant de se pencher sur la taille corporelle à maturation. Cependant, l'expérience réalisée durant ma maîtrise a permis de déterminer avec précision la période reproductive du poisson-lion en Martinique. Afin de compléter l'acquisition de connaissance sur la présence du poisson-lion en Martinique, d'autres études ont été réalisées dans le cadre du même projet, notamment sur la photo-identification et la recolonisation du poisson-lion (Valin et al. 2023), ainsi que sa place socio-économique auprès des habitants de l'île (Bellego, 2023).

CONCLUSION

En conclusion, notre étude a permis de déterminer que le poisson-lion se reproduit toute l'année en Martinique. Ce résultat a été observé à la fois dans la présence d'individus matures sexuellement tous les mois de l'année, l'absence de périodicité des concentrations de stéroïdes sexuels, ainsi qu'un IGS moyen mensuel indiquant une activité de ponte toute l'année. Ces observations sont attendues chez les poissons récifaux à reproduction indéterminée comme le poisson-lion. Nous avons également constaté que les niveaux de stéroïdes sexuels maintenus toute l'année sont suffisamment élevés pour permettre la maturation des gonades. Chez les femelles, nous avons observé une différence significative dans l'IGS entre le mois de mars et de décembre, ce qui suggérerait un effort reproductif plus important de la part des femelles vers la fin du printemps. Nos observations ont également permis de confirmer que la température joue un rôle important dans la détermination de l'effort reproductif : les températures stables permettent un effort reproductif plus élevé que les températures variables, alors que les températures chaudes sont plus propices à la ponte que les températures froides. Bien que nous ayons pu déterminer la périodicité de la reproduction du poisson-lion, des analyses plus poussées auraient pu permettre de déterminer d'autres paramètres reproductifs, tels que la taille à maturité ainsi que la fécondité des femelles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adebiyi, F. A., Siraj, S. S., Harmin, S. A., & Christianus, A. (2013). Plasma sex steroid hormonal profile and gonad histology during the annual reproductive cycle of river catfish *Hemibagrus nemurus* (Valenciennes, 1840) in captivity. *Fish Physiology and Biochemistry*, 39, 547–557. <https://doi.org/10.1007/S10695-012-9718-X/FIGURES/5>
- Ahrenholz, D. W., & Morris, J. A., Jr. (2010). Larval duration of the lionfish, *Pterois volitans* along the Bahamian Archipelago. *Environmental Biology of Fishes*, 88, 305–309.
- Albins, M. A. (2012). Effects of invasive Pacific red lionfish *Pterois volitans* versus a native predator on Bahamian coral-reef fish communities. *Biological Invasions*, 15, 29–43. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0266-1>
- Albins, M. A. (2015). Invasive Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce abundance and species richness of native Bahamian coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 522, 231–243. <https://doi.org/10.3354/MEPS11159>
- Albins, M. A., & Hixon, M. A. (2008). Invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 367, 233–238. <https://doi.org/10.3354/meps07620>
- Albins, M. A., & Hixon, M. A. (2013). Worst case scenario: potential long-term effects of invasive predatory lionfish (*Pterois volitans*) on Atlantic and Caribbean coral-reef communities. *Environmental Biology of Fishes*, 96, 1151–1157. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9795-1>
- Andradi-Brown, D. A. (2019). Invasive Lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*): Distribution, Impact, and Management. In Y. Loya, K. Puglise, & T. Bridge (Eds.), *Mesomorphic Coral Ecosystems. Coral Reefs of the World, vol 12* (pp. 931–941). Springer, Cham.
- Anton, A., Cure, K., Layman, C. A., Puntilla, R., Simpson, M. S., & Bruno, J. F. (2016). Prey naiveté to invasive lionfish *Pterois volitans* on Caribbean coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 544, 257–269. <https://doi.org/10.3354/MEPS11553>
- Bahamonde, P. A., Munkittrick, K. R., & Martyniuk, C. J. (2013). Intersex in teleost fish: Are we distinguishing endocrine disruption from natural phenomena? *General and Comparative Endocrinology*, 192, 25–35. <https://doi.org/10.1016/J.YGCEN.2013.04.005>
- Barbour, A. B., Montgomery, M. L., Adamson, A. A., Díaz-Ferguson, E. E., & Silliman, B. R. (2010).

- Mangrove use by the invasive lionfish *Pterois volitans*. *Marine Ecology Progress Series*, 401, 291–294.
- Barker, B. D. (2015). *Thermal Preferences and Critical Temperature Regimes of the Western North Atlantic Invasive Lionfish Complex (Pterois spp.)* [Master's thesis]. Nova Southeastern University, Florida, USA.
- Barker, B. D., Horodysky, Andrij. Z., & Kerstetter, David. W. (2018). Hot or not? Comparative behavioral thermoregulation, critical temperature regimes, and thermal tolerances of the invasive lionfish *Pterois sp.* versus native western North Atlantic reef fishes. *Biological Invasions*, 20, 45–58. <https://doi.org/10.1007/S10530-017-1511-4/TABLES/2>
- Bellego, A. (2023). *Actualisation de la place socio-économique du poisson-lion (Pterois volitans) en Martinique* [Master's]. Université de la Réunion, Réunion, France.
- Benkwitt, C. E. (2016). Invasive lionfish increase activity and foraging movements at greater local densities. *Marine Ecology Progress Series*, 558, 255–266. <https://doi.org/10.3354/MEPS11760>
- Biggs, C. R., & Olden, J. D. (2011). Multi-scale habitat occupancy of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in coral reef environments of Roatan, Honduras. *Aquatic Invasions*, 6, 447–453. <https://doi.org/10.3391/ai.2011.6.3.11>
- Bilgin, S., & Çelik, E. Ş. (2009). Age, growth and reproduction of the black scorpionfish, *Scorpaena porcus* (Pisces, Scorpaenidae), on the Black Sea coast of Turkey. *Journal of Applied Ichthyology*, 25, 55–60. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0426.2008.01157.X>
- Black, A. N., Weimann, S. R., Imhoff, V. E., Richter, M. L., & Itzkowitz, M. (2014). A differential prey response to invasive lionfish, *Pterois volitans*: Prey naiveté and risk-sensitive courtship. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 460, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.06.002>
- Borg, B. (1994). Androgens in teleost fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, 109, 219–245. [https://doi.org/10.1016/0742-8413\(94\)00063-G](https://doi.org/10.1016/0742-8413(94)00063-G)
- Bortone, S. A., & Davis, W. P. (1994). Fish intersexuality as indicator of environmental stress. Monitoring fish reproductive systems can serve to alert humans to potential harm. *BioScience*, 44, 165–172. <https://doi.org/10.2307/1312253>

- Bottacini, D., Pollux, B. J. A., Nijland, R., Jansen, P. A., Naguib, M., & Kotrschal, A. (2023). Lionfish (*Pterois miles*) in the Mediterranean Sea: a review of the available knowledge with an update on the invasion front. *ARPHA Preprints*, 4, e111273-. <https://doi.org/10.3897/ARPHAPREPRINTS.E111273>
- Brewer, S. K., Rabeni, C. F., & Papoulias, D. M. (2008). Comparing histology and gonadosomatic index for determining spawning condition of small-bodied riverine fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 17, 54–58. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0633.2007.00256.X>
- Brown-Peterson, N. J., Wyanski, D. M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B. J., & Lowerre-Barbieri, S. K. (2011). A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries*, 3, 52–70. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724>
- Burford Reiskind, M. O., Reed, E. M. X., Elias, A., Giacomini, J. J., McNear, A. F., Nieuwsma, J., Parker, G. A., Roberts, R. B., Rossi, R. E., Stephenson, C. N., Stevens, J. L., & Williams, B. E. (2019). The genomics of invasion: characterization of red lionfish (*Pterois volitans*) populations from the native and introduced ranges. *Biological Invasions*, 21, 2471–2483. <https://doi.org/10.1007/S10530-019-01992-0/FIGURES/3>
- Caselle, J. E., Hamilton, S. L., Schroeder, D. M., Love, M. S., Standish, J. D., Rosales-Casián, J. A., & Sosa-Nishizaki, O. (2011). Geographic variation in density, demography, and life history traits of a harvested, sex-changing, temperate reef fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68, 288–303. <https://doi.org/10.1139/F10-140/ASSET/IMAGES/LARGE/F10-140F8.JPEG>
- Castro, J. M. C., Camacho, Ma. V. C., & Gonzales, J. C. B. (2018). Reproductive biology of invasive knifefish (*Chitala ornata*) in Laguna de Bay, Philippines and its implication for control and management. *Asian Journal of Conservation Biology*, 7, 113–118.
- Cerino, D., Overton, A. S., Rice, J. A., & Morris, J. A., Jr. (2013). Bioenergetics and trophic Impacts of the invasive Indo-Pacific lionfish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 142, 1522–1534. <https://doi.org/10.1080/00028487.2013.811098>
- Chiang, Y. R., Wei, S. T. S., Wang, P. H., Wu, P. H., & Yu, C. P. (2020). Microbial degradation of steroid sex hormones: implications for environmental and ecological studies. *Microbial Biotechnology*, 13, 926–949. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13504>

- Clark, T. D., Donaldson, M. R., Drenner, S. M., Hinch, S. G., Patterson, D. A., Hills, J., Ives, V., Carter, J. J., Cooke, S. J., & Farrell, A. P. (2011). The efficacy of field techniques for obtaining and storing blood samples from fishes. *Journal of Fish Biology*, *79*, 1322–1333. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8649.2011.03118.X>
- Claydon, J. A. B., Calosso, M. C., & Traiger, S. B. (2012). Progression of invasive lionfish in seagrass, mangrove and reef habitats. *Marine Ecology Progress Series*, *448*, 119–129. <https://doi.org/10.3354/meps09534>
- Collins, A. L., Fitzhugh, G. R., Lombardi-Carlson, L. A., Lyon, H. M., Walling, W. T., & Oliver, D. W. (2002). Characterization of red grouper (Serranidae: *Epinephelus morio*) reproduction from the eastern Gulf of Mexico. *Panama City Laboratory Contribution Series 2002-07*, 1-21.
- Collins, A. L., Johnson, A. G., Koenig, C. C., & Baker, S. M., Jr. (1998). Reproductive patterns, sex ratio, and fecundity in gag, *Mycteroperca microlepis* (Serranidae), a protogynous grouper from the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, *96*, 415–427.
- Côté, I. M., Green, S. J., & Hixon, M. A. (2013). Predatory fish invaders: Insights from Indo-Pacific lionfish in the western Atlantic and Caribbean. *Biological Conservation*, *164*, 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.014>
- Côté, I. M., & Smith, N. S. (2018). The lionfish *Pterois* sp. invasion: Has the worst-case scenario come to pass? *Journal of Fish Biology*, *92*, 660–689. <https://doi.org/10.1111/jfb.13544>
- Courtenay, W. R. (1995). Marine fish introductions in southeastern Florida. *American Fisheries Society Introduced Fish Section Newsletter*, *14*, 2–3.
- Cure, K., Benkwitt, C. E., Kindinger, T. L., Pickering, E. A., Pusack, T. J., McIlwain, J. L., & Hixon, M. A. (2012). Comparative behavior of red lionfish *Pterois volitans* on native Pacific versus invaded Atlantic coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, *467*, 181–192. <https://doi.org/10.3354/meps09942>
- Cure, K., McIlwain, J. L., & Hixon, M. A. (2014). Habitat plasticity in native Pacific red lionfish *Pterois volitans* facilitates successful invasion of the Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, *506*, 243–253. <https://doi.org/10.3354/meps10789>
- Dadzie, S., Abou-Seedo, F., & Manyala, J. O. (2008). Length–length relationship, length–weight relationship, gonadosomatic index, condition factor, size at maturity and fecundity of

- Parastromateus niger* (Carangidae) in Kuwaiti waters. *Journal of Applied Ichthyology*, 24, 334–336. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0426.2008.01061.X>
- Dahl, K. A., & Patterson III, W. F. (2014). Habitat-specific density and diet of rapidly expanding invasive red lionfish, *Pterois volitans*, populations in the northern Gulf of Mexico. *PLOS ONE*, 9, e105852. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0105852>
- Dahl, K. A., Patterson III, W. F., Robertson, A., & Ortmann, A. C. (2017). DNA barcoding significantly improves resolution of invasive lionfish diet in the northern Gulf of Mexico. *Biological Invasions*, 19, 1917–1933. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1407-3>
- Dahl, K. A., Patterson III, W. F., & Snyder, R. A. (2016). Experimental assessment of lionfish removals to mitigate reef fish community shifts on northern Gulf of Mexico artificial reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 558, 207–221. <https://doi.org/10.3354/MEPS11898>
- Danilowicz, B. S. (1995). The role of temperature in spawning of the damselfish *Dascyllus albisella*. *Bulletin of Marine Science*, 57, 624–636.
- Darling, E. S., Green, S. J., O’Leary, J. K., & Côté, I. M. (2011). Indo-Pacific lionfish are larger and more abundant on invaded reefs: a comparison of Kenyan and Bahamian lionfish populations. *Biological Invasions*, 13, 2045–2051. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0020-0>
- de Araújo, A. S., do Nascimento, W. S., Yamamoto, M. E., & Chellappa, S. (2012). Temporal dynamics of reproduction of the neotropical fish, *Crenicichla menezesi* (Perciformes: Cichlidae). *The Scientific World Journal*, 2012. <https://doi.org/10.1100/2012/579051>
- de León, R., Vane, K., Bertuol, P., Chamberland, V. C., Simal, F., Imms, E., & Vermeij, M. J. A. (2013). Effectiveness of lionfish removal efforts in the southern Caribbean. *Endangered Species Research*, 22, 175–182. <https://doi.org/10.3354/ESR00542>
- de Montgolfier, B., Faye, A., Audet, C., & Cyr, D. G. (2009). Seasonal variations in testicular connexin levels and their regulation in the brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *General and Comparative Endocrinology*, 162, 276–285. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.03.025>
- del Río, L., Navarro-Martínez, Z. M., Cobián-Rojas, D., Chevalier-Montegudo, P. P., Angulo-Valdes, J. A., & Rodríguez-Viera, L. (2023). Biology and ecology of the lionfish *Pterois volitans/Pterois miles* as invasive alien species: a review. *Peer J*, 11:e15728. <https://doi.org/10.7717/peerj.15728>

- Eddy, C., Pitt, J. M., Morris, J. A., Jr., Smith, S., Goodbody-Gringley, G., & Bernal, D. (2016). Diet of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Marine Ecology Progress Series*, 558, 193–206. <https://doi.org/10.3354/meps11838>
- Eddy, C., Pitt, J. M., Oliveira, K., Morris, J. A., Jr., Potts, J., & Bernal, D. (2019). The life history characteristics of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Environmental Biology of Fishes*, 102, 887–900. <https://doi.org/10.1007/s10641-019-00877-4>
- Edwards, M. A. (2012). *Age, Growth and Diet of Lionfish (Pterois spp.) From Little Cayman Island, B.W.I.* [Master's thesis]. University of Florida, Florida, USA.
- Figuerola, M., Matos-Caraballo, D., & Torres, W. (1998). Maturation and reproductive seasonality of four reef fish species in Puerto Rico. *Proceedings of the 50th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 938–968.
- Fishelson, L. (1975). Ethology and reproduction of pteroid fishes found in the Gulf of Aqaba (Red Sea), especially *Dendrochirus brachypterus* (Cuvier) (Pteroidae: Teleostei). *Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli*, 39, 635–656.
- Flura, Rahman, B. M. S., Rahman, M. A., Alam, M. A., & Pramanik, M. M. H. (2015). Length-weight relationship and GSI of hilsa, *Tenualosa ilisha* (Hamilton, 1822) fishes in Meghna river, Bangladesh. *International Journal of Natural and Social Sciences*, 2, 82–88.
- Fogg, A. Q. (2017). *Life History of the non-native invasive red lionfish (Pterois volitans) in the northern Gulf of Mexico* [Degree of Master of Science]. University of Southern Mississippi, Mississippi, USA.
- Fogg, A. Q., Brown-Peterson, N. J., & Peterson, M. S. (2015). Northern Gulf of Mexico lionfish: Insights into their reproductive life history. *Proceedings of the 67th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 194-195.
- Fogg, A. Q., Brown-Peterson, N. J., & Peterson, M. S. (2017). Reproductive life history characteristics of invasive red lionfish (*Pterois volitans*) in the northern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 93, 791–813. <https://doi.org/10.5343/bms.2016.1095>
- Freshwater, D. W., Hines, A., Parham, S., Wilbur, A. E., Sabaoun, M., Woodhead, J., Akins, J. L., Purdy, B., Whitfield, P. E., & Paris, C. B. (2009). Mitochondrial control region sequence analyses indicate dispersal from the US East Coast as the source of the invasive Indo-Pacific lionfish

- Pterois volitans* in the Bahamas. *Marine Biology*, 156, 1213–1221. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1163-8>
- Gardner, P. G. (2012). *Reproductive biology of invasive lionfish (Pterois volitans/miles complex) from Little Cayman Island* [Master's]. University of Florida, Florida, USA.
- Gardner, P. G., Frazer, T. K., Jacoby, C. A., & Yanong, R. P. E. (2015). Reproductive biology of invasive lionfish (*Pterois spp.*). *Frontiers in Marine Science*, 2, 1–10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00007>
- Gholib, G., Wahyuni, S., Abdilla, A., & Nugraha, T. P. (2021). Pre-analytical factors affect the accurate measurement of testosterone concentrations in plasma and serum of goats. *Polish Journal of Veterinary Sciences*, 24, 355–363. <https://doi.org/10.24425/pjvs.2021.138726>
- Golani, D., & Sonin, O. (1992). New Records of the Red Sea Fishes, *Pterois miles* (Scorpaenidae) and *Pteragogus pelycus* (Labridae) from the Eastern Mediterranean Sea. *Japanese Journal of Ichthyology*, 39, 167–169. <https://doi.org/10.11369/jji1950.39.167>
- Gray, M. A., Niimi, A. J., & Metcalfe, C. D. (1999). Factors affecting the development of testis-ova in medaka, *Oryzias latipes*, exposed to octylphenol. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 18, 1835–1842. <https://doi.org/10.1002/ETC.5620180834>
- Green, S. J., Akins, J. L., & Côté, I. M. (2011). Foraging behaviour and prey consumption in the Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 433, 159–167. <https://doi.org/10.3354/meps09208>
- Green, S. J., Akins, J. L., Maljković, A., & Côté, I. M. (2012). Invasive lionfish drive Atlantic coral reef fish declines. *PLOS ONE*, 7, e32596. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0032596>
- Green, S. J., & Côté, I. M. (2008). Record densities of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Coral Reefs*, 28, 107. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0446-8>
- Green, S. J., Dulvy, N. K., Brooks, A. M. L., Akins, J. L., Cooper, A. B., Miller, S. E., & Côté, I. M. (2014). Linking removal targets to the ecological effects of invaders: a predictive model and field test. *Ecological Applications*, 24, 1311–1322. <https://doi.org/10.1890/13-0979.1>
- Gress, E., Andradi-Brown, D. A., Woodall, L., Schofield, P. J., Stanley, K., & Rogers, A. D. (2017). Lionfish (*Pterois spp.*) invade the upper-bathyal zone in the western Atlantic. *Peer J*, 5:e3683. <https://doi.org/10.7717/peerj.3683>

- Hackerott, S., Valdivia, A., Green, S. J., Côté, I. M., Cox, C. E., Akins, J. L., Layman, C. A., Precht, W. F., & Bruno, J. F. (2013). Native predators do not influence invasion success of Pacific lionfish on Caribbean reefs. *PLOS ONE*, 8, e68259. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0068259>
- Hixon, M. A., Green, S. J., Albins, M. A., Akins, J. L., & Morris, J. A., Jr. (2016). Lionfish: a major marine invasion. *Marine Ecology Progress Series*, 558, 161–165. <https://doi.org/10.3354/MEPS11909>
- Hossain, M. Y., Jewel, M. A. S., Nahar, L., Mosaddequr Rahman, M., Naif, A., & Ohtomi, J. (2012). Gonadosomatic index-based size at first sexual maturity of the catfish *Eutropiichthys vacha* (Hamilton, 1822) in the Ganges River (NW Bangladesh). *Journal of Applied Ichthyology*, 28, 601–605. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0426.2012.01954.X>
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46, 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- Ismail, M. F. S., Siraj, S. S., Daud, S. K., & Harmin, S. A. (2011). Association of annual hormonal profile with gonad maturity of mahseer (*Tor tambroides*) in captivity. *General and Comparative Endocrinology*, 170, 125–130. <https://doi.org/10.1016/J.YGCEN.2010.09.021>
- Johannes, R. E. (1978). Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environmental Biology of Fishes*, 3, 65–84. <https://doi.org/10.1007/BF00006309/METRICS>
- Jud, Z. R., Nichols, P. K., & Layman, C. A. (2015). Broad salinity tolerance in the invasive lionfish *Pterois spp.* may facilitate estuarine colonization. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 135–143. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0242-y>
- Kimball, M. E., Miller, J. M., Whitfield, P. E., & Hare, J. A. (2004). Thermal tolerance and potential distribution of invasive lionfish (*Pterois volitans/miles* complex) on the east coast of the United States. *Marine Ecology Progress Series*, 283, 269–278. <https://doi.org/10.3354/meps283269>
- Kime, D. E., & Hyder, M. (1983). The effect of temperature and gonadotropin on testicular steroidogenesis in *Sarotherodon (tilapia) mossambicus* *in vitro*. *General and Comparative Endocrinology*, 50, 105–115. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(83\)90247-2](https://doi.org/10.1016/0016-6480(83)90247-2)
- King, M. G. (2007). *Fisheries biology, assessment, and management* (2nd ed.). Blackwell Publishing.

- Kletou, D., Hall-Spencer, J. M., & Kleitou, P. (2016). A lionfish (*Pterois miles*) invasion has begun in the Mediterranean Sea. *Marine Biodiversity Records*, *9*, 1–7. <https://doi.org/10.1186/S41200-016-0065-Y/TABLES/1>
- Koya, Y., Hamatsu, T., & Matsubara, T. (1995). Annual reproductive cycle and spawning characteristics of the female kichiji rockfish *Sebastolobus macrochir*. *Fisheries Science*, *61*, 203–208. <https://doi.org/10.2331/FISHSCI.61.203>
- Koya, Y., & Muñoz, M. (2007). Comparative study on ovarian structures in scorpaenids: possible evolutionary process of reproductive mode. *Ichthyological Research*, *54*, 221–230. <https://doi.org/10.1007/S10228-006-0394-7>
- Kulbicki, M., Beets, J., Chabanet, P., Cure, K., Darling, E. S., Floeter, S. R., Galzin, R., Green, A., Harmelin-Vivien, M., Hixon, M. A., Letourneur, Y., Lison de Loma, T., McClanahan, T., McIlwain, J. L., MouTham, G., Myers, R., O’Leary, J. K., Planes, S., Vigliola, L., & Wantiez, L. (2012). Distributions of Indo-Pacific lionfishes *Pterois spp.* in their native ranges: implications for the Atlantic invasion. *Marine Ecology Progress Series*, *446*, 189–205. <https://doi.org/10.3354/meps09442>
- Kumar, P., Arasu, A. R. T., Kailasam, M., Sukumarran, K., Subburj, R., Tyagraj, G., & Natarajan, M. (2015). Gonadal development and steroid hormone profile of wild caught grey mullet (*Mugil cephalus*). *Biological Rhythm Research*, *46*, 601–610. <https://doi.org/10.1080/09291016.2015.1034974>
- Kumar, P., Behera, P., Christina, L., & Kailasam, M. (2021). Sex hormones and their role in gonad development and reproductive cycle of fishes. In J. K. Sundaray, M. A. Rather, S. Kumar, & D. Agarwal (Eds.), *Recent Updates in Molecular Endocrinology and Reproductive Physiology of Fish* (pp. 1–22). Springer Singapore. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-981-15-8369-8_1
- Layman, C. A., Jud, Z. R., & Nichols, P. K. (2014). Lionfish alter benthic invertebrate assemblages in patch habitats of a subtropical estuary. *Marine Biology*, *161*, 2179–2182. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2491-x>
- Lesser, M. P., & Slattery, M. (2011). Phase shift to algal dominated communities at mesophotic depths associated with lionfish (*Pterois volitans*) invasion on a Bahamian coral reef. *Biological*

- Invasions*, 13, 1855–1868. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0005-z>
- Lönnstedt, O. M., & McCormick, M. I. (2013). Ultimate predators: Lionfish have evolved to circumvent prey risk assessment abilities. *PLOS ONE*, 8, e75781. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075781>
- Lowerre-Barbieri, S. K., Ganas, K., Saborido-Rey, F., Murua, H., & Hunter, J. R. (2011). Reproductive timing in marine fishes: Variability, temporal scales, and methods. *Marine and Coastal Fisheries*, 3, 71–91. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.556932>
- Malison, J. A., Procarione, L. S., Barry, T. P., Kapuscinski, A. R., & Kayes, T. B. (1994). Endocrine and gonadal changes during the annual reproductive cycle of the freshwater teleost, *Stizostedion vitreum*. *Fish Physiology and Biochemistry*, 13, 473–484. <https://doi.org/10.1007/BF00004330>
- Maljković, A., Van Leeuwen, T. E., & Cove, S. N. (2008). Predation on the invasive red lionfish, *Pterois volitans* (Pisces: Scorpaenidae), by native groupers in the Bahamas. *Coral Reefs*, 27, 501. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0372-9>
- Malpica-Cruz, L. (2017). *Assessing the ecological and socioeconomic impacts of the lionfish invasion in the Wider Caribbean Region*. [Ph.D. Thesis] Simon Fraser University, British Columbia, Canada.
- Malpica-Cruz, L., Haider, W., Smith, N. S., Fernández-Lozada, S., & Côté, I. M. (2017). Heterogeneous attitudes of tourists toward lionfish in the Mexican Caribbean: implications for invasive species management. *Frontiers in Marine Science*, 4, 1-15. <https://doi.org/https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00138>
- Martin-Mills, B. E. (2007). *An assessment of the reproductive cycle in black rockfish, *Sebastes melanops* (Girard, 1856) on the central Oregon Coast: a blood plasma protein and sex steroid used as potential indicators of sex and stage of gonadal maturity*. [Master's thesis] Oregon State University, Oregon, USA.
- Matthews, D. G., & Morris, J. A. (2019). Intersex in male invasive Atlantic lionfish, *Pterois spp.* *Aquatic Biology*, 28, 13–19. <https://doi.org/10.3354/AB00705>
- Mizrahi, M., Chapman, J. K., Gough, C. L. A., Humber, F., & Anderson, L. G. (2017). Management implications of the influence of biological variability of invasive lionfish diet in Belize. *Management of Biological Invasions*, 8, 61–70.

<https://doi.org/http://dx.doi.org/10.3391/mbi.2017.8.1.06>

- Morris, J. A., Jr. (2009). *The Biology and Ecology of the Invasive Indo-Pacific Lionfish*. [Ph.D. thesis] North Carolina State University, North Carolina, USA.
- Morris, J. A., Jr. (Ed.). (2012). *Invasive Lionfish: A Guide to Control and Management*. Gulf and Caribbean Fisheries Institute Special Publication Series Number 1.
- Morris, J. A., Jr., & Akins, J. L. (2009). Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Bahamian archipelago. *Environmental Biology of Fishes*, 86, 389–398. <https://doi.org/10.1007/s10641-009-9538-8>
- Morris, J. A., Jr., Sullivan, C. V., & Govoni, J. J. (2011). Oogenesis and spawn formation in the invasive lionfish, *Pterois miles* and *Pterois volitans*. *Scientia Marina*, 75, 147–154. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n1147>
- Morris, J. A., Jr., & Whitfield, P. E. (2009). Biology, ecology, control and management of the invasive Indo-Pacific lionfish: An updated integrated assessment. *NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 99*, 57.
- Moyer, J. T., & Zaiser, M. J. (1981). Social organization and spawning behavior of the pteroine fish *Dendrochirus zebra* at Miyake-jima, Japan. *Japanese Journal of Ichthyology*, 28, 52–69. <https://doi.org/10.11369/JJI1950.28.52>
- Multigner, L., Kadhel, P., Rouget, F., Blanchet, P., & Cordier, S. (2016). Chlordecone exposure and adverse effects in French West Indies populations. *Environmental Science and Pollution Research*, 23, 3–8. <https://doi.org/10.1007/S11356-015-4621-5/METRICS>
- Muñoz, M. (2010). Reproduction in Scorpaeniformes. In K. S. Cole (Ed.), *Reproduction and sexuality in marine fishes: patterns and processes* (pp. 65–90). University of California Press.
- Muñoz, M., Sàbat, M., Vila, S., & Casadevall, M. (2005). Annual reproductive cycle and fecundity of *Scorpaena notata* (Teleostei, Scorpaenidae). *Scientia Marina*, 6, 555–562. <https://doi.org/10.3989/SCIMAR.2005.69N4555>
- Murua, H., Kraus, G., Saborido-Rey, F., Witthames, P. R., Thorsen, A., & Junquera, S. (2003). Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 33, 33–54. <https://digital.csic.es/handle/10261/26870>

- Nguyen, H., Bell, J. D., & Patil, J. G. (2021). Daily ageing to delineate population dynamics of the invasive fish *Gambusia holbrooki*: implications for management and control. *Biological Invasions*, 23, 2261–2270. <https://doi.org/10.1007/S10530-021-02504-9/FIGURES/8>
- Norton, B. B., & Norton, S. A. (2021). Lionfish envenomation in Caribbean and Atlantic waters: Climate change and invasive species. *International Journal of Women's Dermatology*, 7, 120–123. <https://doi.org/10.1016/J.IJWD.2020.05.016>
- Oldfield, R. G. (2005). Genetic, abiotic and social influences on sex differentiation in cichlid fishes and the evolution of sequential hermaphroditism. *Fish and Fisheries*, 6, 93–110. <https://doi.org/10.1111/J.1467-2979.2005.00184.X>
- Peake, J., Bogdanoff, A. K., Layman, C. A., Castillo, B., Reale-Munroe, K., Chapman, J. K., Dahl, K. A., Patterson III, W. F., Eddy, C., Ellis, R. D., Faletti, M. E., Higgs, N., Johnston, M. A., Muñoz, R. C., Sandel, V., Villasenor-Derbez, J. C., & Morris, J. A. , Jr. (2018). Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *Pterois miles*) in the temperate and tropical western Atlantic. *Biological Invasions*, 20, 2567–2597. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1720-5>
- Perrings, C., Dehnen-Schmutz, K., Touza, J., & Williamson, M. (2005). How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 212–215. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.011>
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52, 273–288. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLECON.2004.10.002>
- Pla, S., Maynou, F., & Piferrer, F. (2021). Hermaphroditism in fish: incidence, distribution and associations with abiotic environmental factors. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 31, 935–955. <https://doi.org/10.1007/S11160-021-09681-9>
- Priyadharsini, S., Manoharan, J., Varadharajan, D., & Subramaniyan, A. (2013). Reproductive biology and histological study of red lionfish *Pterois volitans* from Cuddalore, Southeast coast of India. *Journal of Aquaculture Research and Development*, 4, 1-9. <https://doi.org/10.4172/2155-9546.1000201>
- Resiere, D., Cerland, L., De Haro, L., Valentino, R., Criquet-Hayot, A., Chabartier, C., Kaidomar, S., Brouste, Y., Mégarbane, B., Mehdaoui, H., & Egarbane, B. M. (2016). Envenomation by the

- invasive *Pterois volitans* species (lionfish) in the French West Indies—a two-year prospective study in Martinique. *Clinical Toxicology*, 54, 313–318. <https://doi.org/10.3109/15563650.2016.1143100>
- Rinchar, J., & Kestemont, P. (1996). Comparative study of reproductive biology in single- and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. *Journal of Fish Biology*, 49, 883–894. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8649.1996.TB00087.X>
- Robertson, D. R., & Kaufmann, K. W. (1998). Assessing early recruitment dynamics and its demographic consequences among tropical reef fishes: Accommodating variation in recruitment seasonally and longevity. *Australian Journal of Ecology*, 23, 226–233. <https://doi.org/10.1111/J.1442-9993.1998.TB00724.X>
- Sancho, G., Kingsley-Smith, P. R., Morris, J. A., Jr., Toline, C. A., McDonough, V., & Doty, S. M. (2018). Invasive Lionfish (*Pterois volitans/miles*) feeding ecology in Biscayne National Park, Florida, USA. *Biological Invasions*, 20, 2343–2361. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1705-4>
- Sanjuan-Muñoz, A., Bustos-Montes, D., Polo-Silva, C. J., Henao-Castro, A., Marrugo, M., Delgado-Huertas, A., Vinyoles-Cartanya, D., & Acero P., A. (2022). Biology and ecology of lionfish (*Pterois volitans*) in the Corales de Profundidad Natural National Park, Colombian Caribbean. *Bulletin of Marine and Coastal Research*, 51, 75–98. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2022.51.1.1087>
- Savva, I., Chartosia, N., Antoniou, C., Kleitou, P., Georgiou, A., Stern, N., Hadjioannou, L., Jimenez, C., Andreou, V., Hall-Spencer, J. M., & Kletou, D. (2020). They are here to stay: the biology and ecology of lionfish (*Pterois miles*) in the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology*, 97, 148–162. <https://doi.org/10.1111/JFB.14340>
- Schofield, P. J. (2009). Geographic extent and chronology of the invasion of non-native lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] and *P. miles* [Bennett 1828]) in the Western North Atlantic and Caribbean Sea. *Aquatic Invasions*, 4, 473–479. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.3.5>
- Schofield, P. J., Huges, D. H., Rezek, T. C., Slone, D. H., & Morris, J. A., Jr. (2015). Survival and growth of invasive Indo-Pacific lionfish at low salinities. *Aquatic Invasions*, 10, 333–337. <https://doi.org/10.3391/AI.2015.10.3.08>
- Schultz, E. T. (1986). *Pterois volitans* and *Pterois miles*: Two Valid Species. *Copeia*, 1986, 686–690.

<https://doi.org/10.2307/1444950>

- Schulz, R. (1984). Serum levels of 11-oxotestosterone in male and 17 β -estradiol in female rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during the first reproductive cycle. *General and Comparative Endocrinology*, 56, 111–120. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(84\)90067-4](https://doi.org/10.1016/0016-6480(84)90067-4)
- Semmens, B. X., Buhle, E. R., Salomon, A. K., & Pattengill-Semmens, C. V. (2004). A hotspot of non-native marine fishes: evidence for the aquarium trade as an invasion pathway. *Marine Ecology Progress Series*, 266, 239–244. <https://doi.org/10.3354/meps266239>
- Simberloff, D. (2013). *Invasive Species: What Everyone Needs to Know*. Oxford University Press.
- Smith, N. S., & Côté, I. M. (2021). Biotic resistance on coral reefs? Direct and indirect effects of native predators and competitors on invasive lionfish. *Coral Reefs*, 40, 1127–1136. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02117-7>
- Smith, N. S., Green, S. J., Akins, J. L., Miller, S. E., & Côté, I. M. (2017). Density-dependent colonization and natural disturbance limit the effectiveness of invasive lionfish culling efforts. *Biological Invasions*, 19, 2385–2399. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1449-6>
- Soares, M. O., Pereira, P. H. C., Feitosa, C. V., Maggioni, R., Rocha, R. S., Bezerra, L. E. A., Duarte, O. S., Paiva, S. V., Noleto-Filho, E., Silva, M. Q. M., Csapo-Thomaz, M., Garcia, T. M., Arruda Júnior, J. P. V., Cottens, K. F., Vinicius, B., Araújo, R., Eirado, C. B. do, Santos, L. P. S., Guimarães, T. C. S., ... Giarrizzo, T. (2023). Lessons from the invasion front: Integration of research and management of the lionfish invasion in Brazil. *Journal of Environmental Management*, 340, 1-11. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2023.117954>
- Soranganba, N., & Singh, I. J. (2019). Role of some steroidogenic hormones in fish reproduction. *Chemical Science Review and Letters*, 8, 64–69.
- Sorensen, P. W. (2021). Introduction to the biology and control of invasive fishes and a special issue on this topic. *Fishes*, 6, 69. <https://doi.org/10.3390/FISHES6040069>
- Taieb, J., Benattar, C., Birr, A. S., Lindenbaum, A., Frydman, R., & Olivennes, F. (2000). Delayed assessment of serum and whole blood estradiol, progesterone, follicle-stimulating hormone, and luteinizing hormone kept at room temperature or refrigerated. *Fertility and Sterility*, 74, 1053–1054. [https://doi.org/10.1016/S0015-0282\(00\)01546-6](https://doi.org/10.1016/S0015-0282(00)01546-6)
- Tate, J., & Ward, G. (2004). Interferences in Immunoassay. *The Clinical Biochemist Reviews*, 25, 105-

120.

- Teletchea, F. (2016). Domestication level of the most popular aquarium fish species: is the aquarium trade dependent on wild populations? *Cybium*, 40, 21–29. <https://doi.org/10.26028/cybium/2016-401-002>
- Thompson, B. K., Olden, J. D., & Converse, S. J. (2021). Mechanistic invasive species management models and their application in conservation. *Conservation Science and Practice*, 3, e533. <https://doi.org/10.1111/CSP2.533>
- Trégarot, E., Fumaroli, M., Arqué, A., Hellio, C., & Maréchal, J.-P. (2015). First records of the red lionfish (*Pterois volitans*) in Martinique, French West Indies: monitoring invasion status through visual surveys. *Marine Biodiversity Records*, 8, 1-7. <https://doi.org/10.1017/S1755267214001341>
- Trégarot, E., & Maréchal, J.-P. (2014). Effect of regular culling on the red lionfish (*Pterois volitans*) population in Martinique (FWI). *Proceedings of the 67th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 200-202.
- Treherne, R. (2019). *Investigating the effects and potential impacts of lionfish (Pterois spp.) in low salinity habitats* [Master's degree]. University of Exeter, United Kingdom.
- Uchida, D., Yamashita, M., Kitano, T., & Iguchi, T. (2002). Oocyte apoptosis during the transition from ovary-like tissue to testes during sex differentiation of juvenile zebrafish. *Journal of Experimental Biology*, 205, 711–718. <https://doi.org/10.1242/JEB.205.6.711>
- Valdez-Moreno, M., Quintal-Lizama, C., Gómez-Lozano, R., & García-Rivas, M. del C. (2012). Monitoring an alien invasion: DNA barcoding and the identification of lionfish and their prey on coral reefs of the Mexican Caribbean. *PLOS ONE*, 7, e36636. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0036636>
- Valin, C., Ortolé, C., Feunteun, A., Duporge, N., Safi, M., & de Montgolfier, B. (2023). First study of invasive lionfish (*Pterois sp.*) population dynamics in Martinique, Lesser Antilles using photo-identification method. *Caribbean Journal of Science*, 53, 303–315. <https://doi.org/10.18475/CJOS.V53I2.A12>
- Vetrano, S. J., Lebowitz, J. B., & Marcus, S. (2002). Lionfish envenomation. *The Journal of Emergency Medicine*, 23, 379–382. [https://doi.org/10.1016/S0736-4679\(02\)00572-3](https://doi.org/10.1016/S0736-4679(02)00572-3)

- Westphal, M. I., Browne, M., MacKinnon, K., & Noble, I. (2008). The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions*, *10*, 391–398. <https://doi.org/10.1007/S10530-007-9138-5/FIGURES/1>
- Whitfield, P. E., Gardner, T., Vives, S. P., Gilligan, M. R., Courtenay Jr, W. R., Ray, G. C., & Hare, J. A. (2002). Biological invasion of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* along the Atlantic coast of North America. *Marine Ecology Progress Series*, *235*, 289–297. <https://doi.org/10.3354/meps235289>
- Whitfield, P. E., Hare, J. A., David, A. W., Harter, S. L., Muñoz, R. C., & Addison, C. M. (2007). Abundance estimates of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans/miles* complex in the Western North Atlantic. *Biological Invasions*, *9*, 53–64. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9005-9>
- Witeska, M., Kondera, E., Ługowska, K., & Bojarski, B. (2022). Hematological methods in fish – Not only for beginners. *Aquaculture*, *547*, 1–17. <https://doi.org/10.1016/J.AQUACULTURE.2021.737498>
- Yang, L., Zhou, B., Zha, J., & Wang, Z. (2016). Mechanistic study of chlordecone-induced endocrine disruption: Based on an adverse outcome pathway network. *Chemosphere*, *161*, 372–381. <https://doi.org/10.1016/J.CHEMOSPHERE.2016.07.034>
- Yaron, Z., & Levavi-Sivan, B. (2011). Endocrine Regulation of Fish Reproduction. In *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment: Volume 1-3* (Vols. 1–3, pp. 1500–1508). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00058-7>

LISTE DES SITES WEB CONSULTÉS

Observatoire de l'eau de la Martinique. <https://www.observatoire-eau-martinique.fr/base-documentaire/document/1073>
<https://www.observatoire-eau-martinique.fr/mer-et-littoral/usages-et-pressions/peche-en-mer/les-zones-d-interdiction-de-peche>

ANNEXES

Annexe I. Températures mensuelles des eaux littorales en Martinique. Modifié de l'Observatoire de l'eau de la Martinique.

